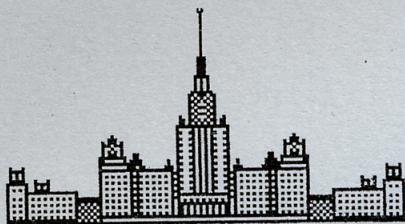


А.О.Касумян

Обонятельная система рыб



Издательство Московского университета

2002

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова
Биологический факультет
Кафедра ихтиологии

А.О.Касумян

Обонятельная система рыб

Учебное пособие к курсу лекций
«Физиология рыб»

Издательство Московского университета
2002

УДК 597

ББК 28.693.32

П 12

Издание осуществлено в авторской редакции при поддержке Программы
“Ведущие научные школы”, проект 00-15-99769

ISBN 5-211-04747-8

© Касумян А.О., 2002

ОГЛАВЛЕНИЕ

1.	Введение	6
2.	Строение органа обоняния	6
3.	Обонятельный эпителий	24
	3.1. Рецепторные клетки	24
	3.2. Опорные клетки	29
	3.3. Слизистые клетки	29
	3.4. Базальные клетки	30
4.	Обонятельный нерв и обонятельный тракт	31
5.	Вентиляция органа обоняния	35
6.	Функциональные свойства обонятельной системы	40
	6.1. Обонятельная чувствительность	40
	6.2. Обонятельные спектры	44
	6.3. Адаптация	47
	6.4. Дистантность и механизмы обонятельной ориентации	48
7.	Химические сигналы рыб	54
	7.1. Классификация химических сигналов	54
	7.2. Источники запаховых веществ	55
	7.3. Природа химических сигналов	57
8.	Роль обоняния в поведении рыб	58
	8.1 Запах вида, популяции, индивидуума	59
	8.2. Репродуктивное поведение	60
	8.3. Взаимоотношения между родителями и потомством	64
	8.4. Оборонительное поведение	65
	8.5. Пищевое поведение	68
	8.6. Миграции	72
	8.7. Территориальное поведение	74

9.	Формирование обонятельной системы в онтогенезе	76
9.1.	Формирование структуры	76
9.2.	Формирование функции	79
10.	Влияние загрязняющих веществ и других повреждающих факторов на обонятельную систему	84
11.	Рекомендованная литература	86
12.	Дополнительная литература	87

1. ВВЕДЕНИЕ

Исследования поведения рыб и их органов чувств занимают видное место среди традиционных ихтиологических дисциплин. Результаты этих исследований наряду с изучением анатомии, морфологии, экологии, систематики, физиологии и генетики рыб являются основой для построения фундаментальных теоретических положений, имеющих общебиологическое значение. Изучение поведения рыб и функциональной организации их сенсорных систем позволяет также эффективно решать многие прикладные задачи, связанные с воспроизводством и охраной ценных или исчезающих видов рыб, промысловой разведкой, совершенствованием существующих и созданием новых методов и орудий лова, аквакультурой и многим другим.

Предметом поведенческих исследований является сложная динамичная система внешней деятельности рыб, которая по своей биологической сущности играет важнейшую роль во взаимодействии организмов с окружающей средой и во многом определяет адаптивные реакции рыб на популяционном и ценотическом уровнях. Анализ и понимание поведения рыб как пластичной полифункциональной системы адаптаций базируется на классических постулятах эволюционной теории и общей экологии.

В настоящее время различные направления этологии рыб интенсивно развиваются во многих странах мира. Растет поток публикаций и по сенсорным системам рыб и их роли в обеспечении важнейших поведенческих реакций. Основные результаты этих исследований отражены в ряде зарубежных обзорных статей и монографий (Kleerekoper, 1969; Atema et al., 1988; Pitcher, 1986, 1992; Hara, 1982, 1992; Moller, 1995; Godin, 1997; и др). Поведение рыб и их органы чувств являлись предметом исследований большого числа ученых и в России, а также в некоторых государствах бывшего СССР, в первую очередь на Украине, в Литве и Латвии. Здесь ежегодно публиковались десятки научных статей и других материалов. К сожалению, конкретные направления этих исследований и их результаты известны лишь крайне ограниченному кругу

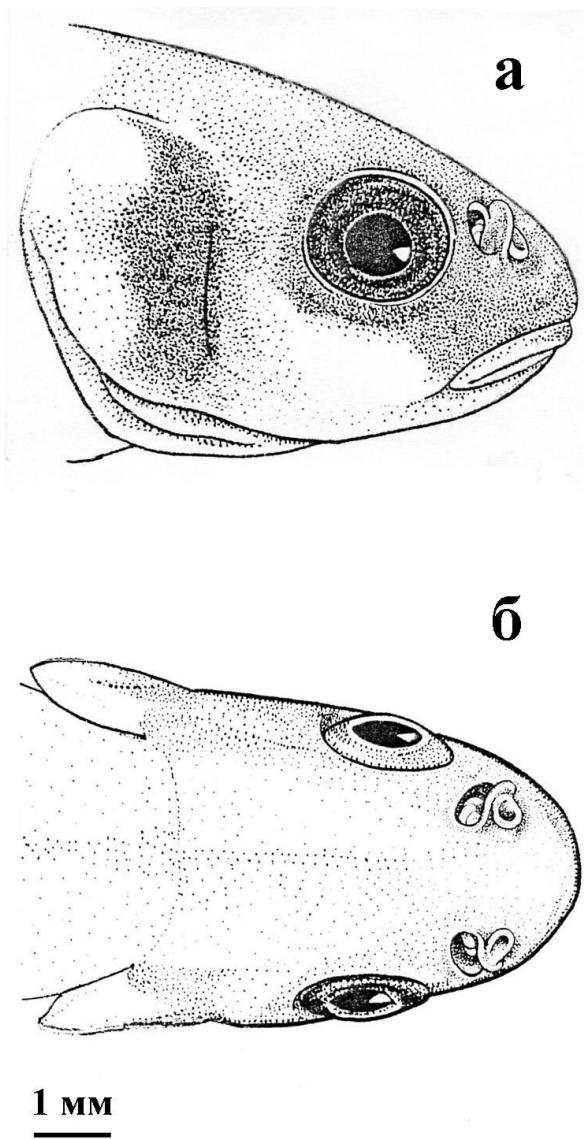


Рисунок 1. Голова гольяна,
Phoxinus phoxinus.
а – вид сбоку, б – вид сверху
(из: Пашенко, Касумян, 1983).

Внутрь органа обоняния – в носовую или **обоняательную полость** (носовой мешок) вода попадает через переднее **обонятельное отверстие** или переднюю ноздрю, выходит из носовой полости через заднее обонятельное отверстие или заднюю ноздрю. Эти отверстия разделяет кожный **носовой мостик** или **носовая перемычка**.

На перемычке у многих рыб

имеется парусовидный кожный вырост или **носовой гребень**, направляющий поток воды в переднюю ноздрю. На дне носового мешка расположены **обонятельные складки**, которые в совокупности образуют **обоняательную розетку**. Поверхность складок покрыта **обонятельным эпителием** (обонятельной выстилкой). У некоторых рыб в органе обоняния имеются так называемые дополнительные, или **вентиляционные обонятельные мешки** (рис. 2).

Эта общая схема устройства органа обоняния имеет чрезвычайно большое число различных модификаций. По своим структурным особенностям орган обоняния существенно отличается у представителей разных

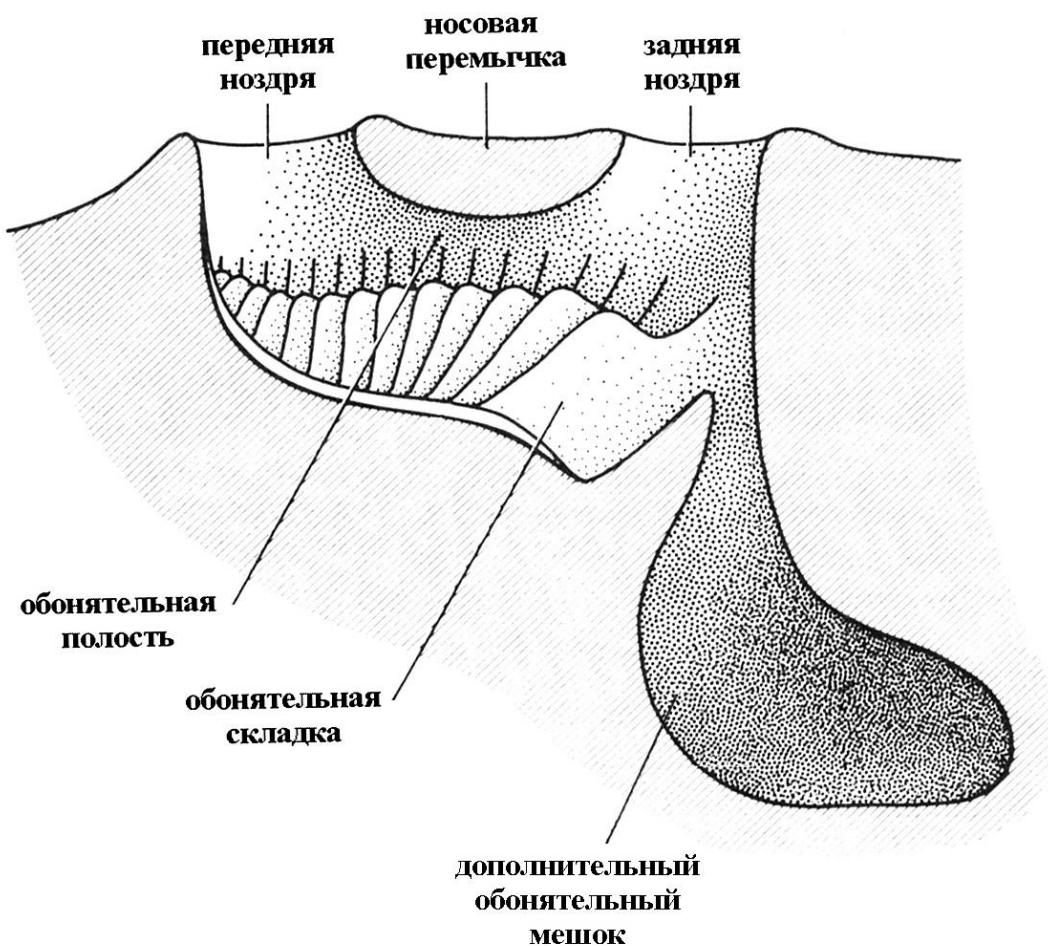


Рисунок 2. Основные структурные элементы органа обоняния рыб (сагиттальный разрез) (из: Zeiske et al., 1992).

таксономических групп рыб и рыбообразных, у видов, отличающихся образом жизни и поведением.

Большое разнообразие строения органа обоняния, его размеров и расположения может быть проиллюстрировано на многочисленных примерах. Так, у круглоротых – миног *Petromyzontes* и миксин *Mixini*, в отличие от рыб, орган обоняния представляет собой непарную структуру (рис. 3). В связи с такой морфологической особенностью, миног и миксин ранее относили к

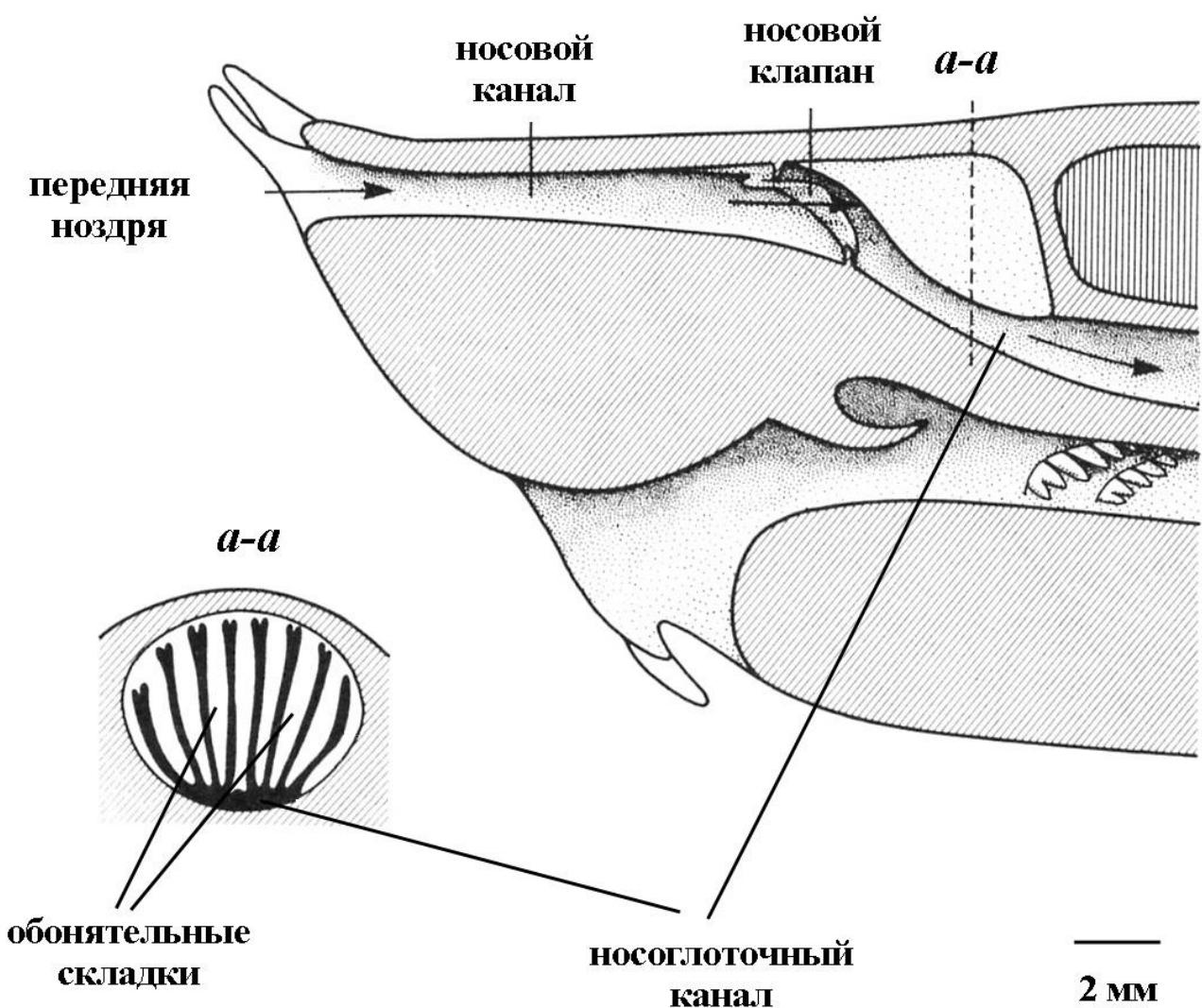


Рисунок 3. Голова миксины *Myxine glutinosa*, сагиттальный разрез.

а-а – орган обоняния, фронтальный разрез (из: Zeiske et al., 1992).

группе *Monorhini*, тогда как всех остальных позвоночных животных, имеющих парные органы обоняния, объединяли в группу *Dirhini* (Геккель). Монориния у круглоротых вторичного происхождения, поскольку обонятельный нерв у миксин и миног парный, а сам орган обоняния разделен перегородкой на две симметричные половины.

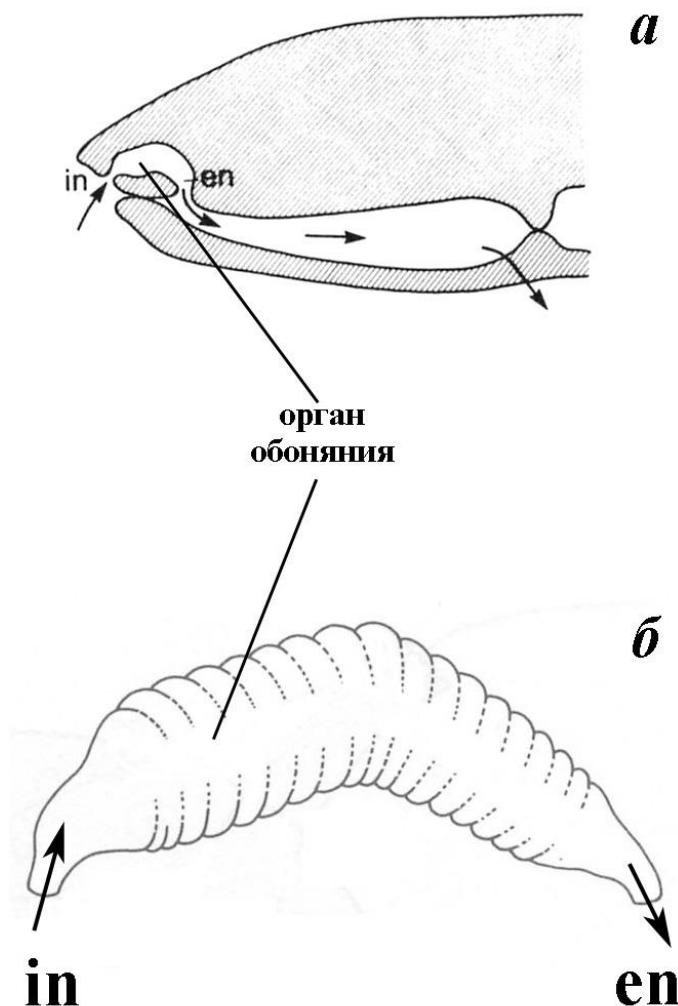


Рисунок 4. Протоптерус

Protopterus annectens:

а – головной отдел

(сагиттальный разрез),

б – орган обоняния.

“in” – переднее обонятельное отверстие, “en” – заднее обонятельное отверстие (из: Zeiske et al., 1992).

Обонятельный мешок у большинства рыб не имеет связи с ротовой полостью. Однако у миксин, а также у некоторых рыб – у двоякодышащих *Dipnoi* и у отдельных представителей костистых – у звездочетов *Astroscopus* (*Uranoscopidae*), у эхеловых *Echelidae* (*Anguilliformes*) такая связь имеется и вода при дыхании попадает из носовой полости в ротовую (рис. 4). При этом у миксин и у звездочетов в назофарингеальном канале имеется специальный клапан, направляющий поступление воды из полости носового мешка в ротовую полость (рис. 3). У миног назофарингеальный канал слепой, т.е. в ротоглоточную полость он не открывается, а заканчивается на уровне первых жаберных отверстий.

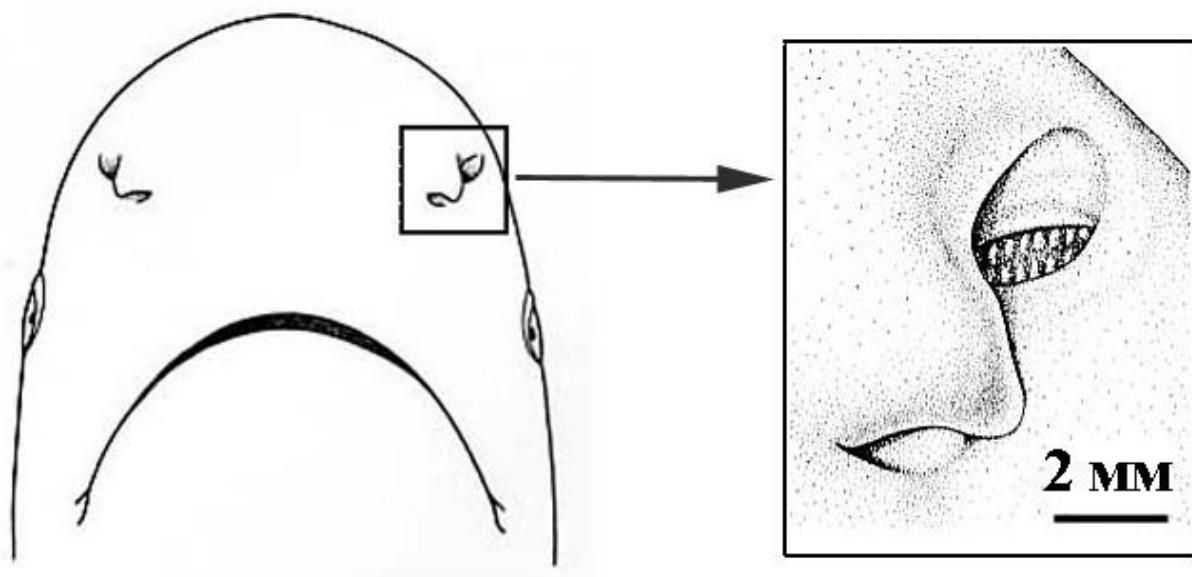


Рисунок 5. Голова лимонной акулы *Negaprion brevirostris*, вид снизу.

В рамке – входное обонятельное отверстие и частично закрывающий его крупный кожный вырост (из: Zeiske et al., 1986, 1987).

У таких древних рыб, как двоякодышащие и хрящевые *Chondrichthys*, органы обоняния расположены на вентральной поверхности головы (рис. 5), тогда как у представителей всех остальных таксономических групп рыб органы обоняния располагаются на дорзальной поверхности головы.

Структурное разнообразие органа обоняния проявляется и по многим другим морфологическим признакам, например, по расположению входных и выходных отверстий, ведущих в орган обоняния, и их размерам, наличию носовой перемычки, разделяющей эти отверстия, и по размерам располагающегося на нем гребня.

У карповых *Cyprinidae*, окуневых *Percidae*, тресковых *Gadidae*, лососевых *Salmonidae* и многих других видов рыб ноздри хорошо заметны на поверхности головы, расположены близко друг к другу, а на носовой

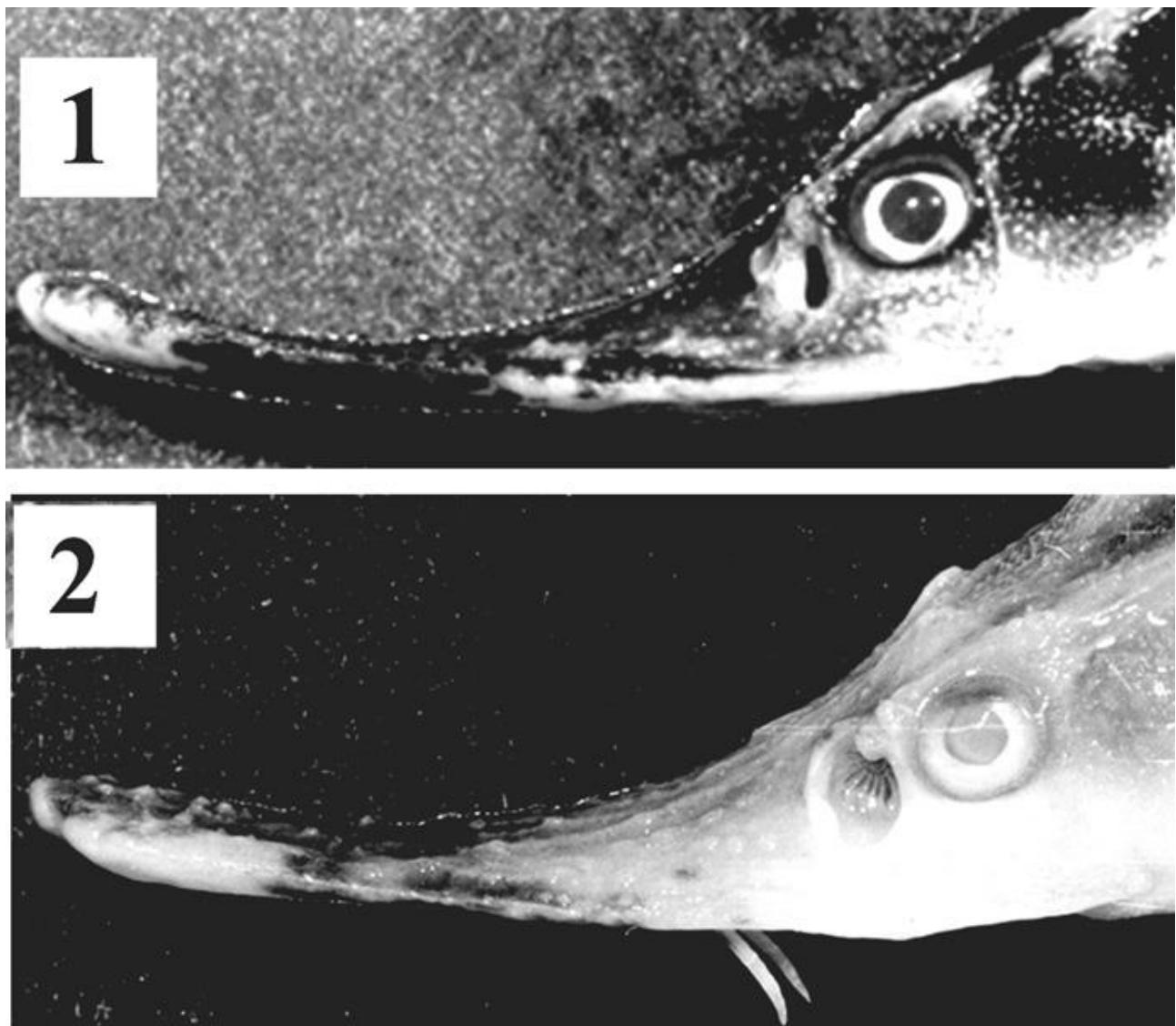


Рисунок 6. Голова молоди севрюги *Acipenser stellatus*: 1 – нормальный орган обоняния, 2 – аномальный орган обоняния (без обонятельной перемычки) (из: Kasumyan, 2002).

перемычке имеется большой парусовидный гребень, образующий своеобразную воронку, направляющую ток воды в носовую полость (рис. 1).

У осетровых рыб *Acipenseridae* (рис. 6) носовая перемычка имеется, но гребень на ней выражен слабо или отсутствует вовсе. При искусственном выращивании этих рыб перемычка может частично или полностью разрушаться (лизироваться) патогенными бактериями. Среди заводской молоди осетровых

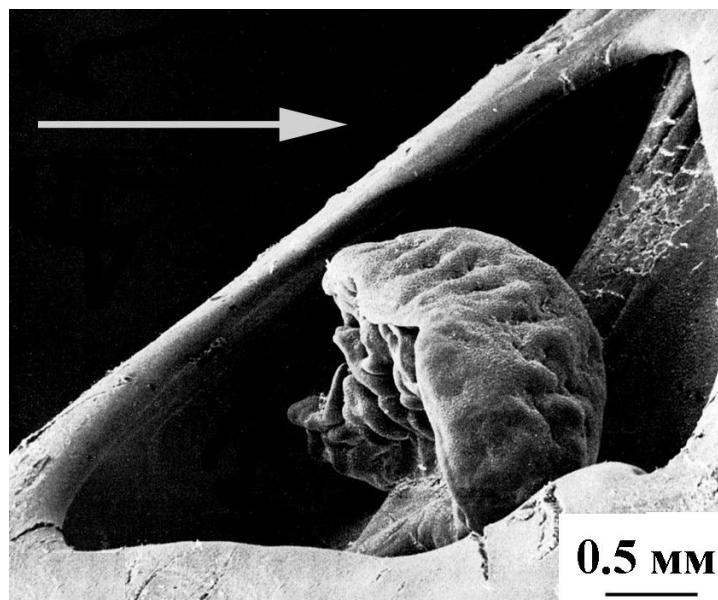
рыб доля особей, у которых отсутствует носовая перегородка, достигает нескольких десятков процентов. Считается, что возникновение подобной аномалии связано с качеством воды, присутствием в ней загрязняющих веществ.



Рисунок 7. Примеры расположения и относительных внешних размеров органа обоняния у рыб (из: Zeiske et al., 1992).

Рисунок 8. Орган обоняния саргана *Belone belone*.

Стрелка указывает ростро-каудальное направление (из: Theisen et al., 1980).



У акуловых рыб (рис. 5) перемычка не образуется, но у этих рыб на латеральном и медиальном краях обонятельного отверстия имеются хорошо развитые кожные выросты (складки), направленные навстречу друг другу. Они не срастаются, а налегают один на другой. Размеры этих выростов часто столь велики, что у многих акул и скатов (*Scyliorhinus canicula*, *Raja clavata*, *Trygon pastinaca* и др.) они прикрывают специальную носо-ротовую борозду, идущую от носовой полости к ротовой и обеспечивают таким образом связь между этими полостями. У ряда видов акул эти выросты подвижные.

Внешне орган обоняния хорошо заметен не у всех рыб. У некоторых видов отверстия, ведущие в орган обоняния столь невелики по своим размерам, что их бывает трудно различить на голове рыб, как у бедоции *Bedotia geayi*, а у *Siphonostoma typhle* они не только малы, но и тесно примыкают друг к другу (рис. 7). У 15-иглой колюшки *Spinachia spinachia* обонятельное отверстие всего лишь одно, также как и у саргана *Belone belone*, у которого, в отличие от колюшки, оно широкое (рис. 8). Единое обонятельное отверстие, неразделенное на переднюю и заднюю ноздри имеется и у ряда других представителей колюшковых *Gasterosteidae*, саргановых *Belonidae*, полурыловых *Hemirhamphidae*, помацентровых *Pomacentridae*, у бельдюги *Zoarces viviparus*,

липариса *Liparis montaqui*, щуки *Esox lucius* и др. У бровастых терпугов *Hexagrammos* сохраняется лишь заднее отверстие в виде узкойrudimentарной щели. Орган обоняния с одним обоняльным отверстием называют **монотремным**, в отличие от более типичного для рыб **дитремного**, имеющего два обоняльных отверстия.

У некоторых рыб – преимущественно донных и малоподвижных, зарывающихся в грунт или укрывающихся среди камней и зарослей, ноздри имеют вид трубочек – коротких или сравнительно длинных. Такие ноздри имеют многие мурены, например *Lycodontis javanicus* и *Rhinomuraena ambonensis* (рис. 7), а также ряд видов угревых *Anguillidae* и сомовых *Siluridae* рыб, змееголовы *Channa*, полиптерусы *Polypteridae*, усатые морские налимы *Gaidropsarus* и др. В некоторых случаях эти трубки отстоят довольно далеко друг от друга и снабжены специальными клапанами – впускным на передней трубке и выпускным – на задней. У двоякодышащих рыб задние ноздри открываются в ротовую полость, однако захват атмосферного воздуха у этих рыб происходит не через орган обоняния, а через ротовое отверстие.

У представителя сростночелюстных рыб *Tetraodontidae* – иглобрюха *Tetraodon nigropunctatus* ноздри вовсе отсутствуют, а орган обоняния помещается внутри щупальцеподобных выростов, выступающих над поверхностью головы. Внутренняя полость этих выростов покрыта обоняльным эпителием (рис. 7).

Различаются рыбы отсутствием или наличием дополнительных обоняльных мешков. Эти относительно крупные структуры присущи главным образом малоподвижным донным рыбам или рыбам, обитающим в стоячей воде – двоякодышащим, многоперовым *Polypteridae*, камбаловым *Pleuronectidae*, угреобразным *Anguilliformes*, окунеобразным *Perciformes* и ряду других групп рыб. Но в этом правиле есть много исключений (сельдевые – *Clupeidae*, лососевые – *Salmonidae*, и ряд других).

Таблица 1.

Число складок в органе обоняния рыб разных систематических групп (по Yamamoto, 1982). Для камбалообразных рыб приведено число складок в органе обоняния соответственно на зрячей и слепой сторонах тела.

Отряд и вид рыб	Число складок
<i>Anguilliformes:</i>	
<i>Anguilla japonica</i>	108
<i>Conger myriaster</i>	120
<i>Microdonophis erado</i>	112
<i>Gymnothorax kikado</i>	102
<i>Pleuronectiformes:</i>	
<i>Paralichthys olivaccus</i>	22/19
<i>Pleuronichthys cornutus</i>	15/9
<i>Zebrias zebra</i>	40/30
<i>Areliscus joyneri</i>	64/34
<i>Clupeiformes:</i>	
<i>Clupandon punctatus</i>	26
<i>Sardinops melanosticta</i>	24
<i>Engraulis japonica</i>	28
<i>Scorpaeniformes:</i>	
<i>Sebastes inermis</i>	16
<i>Minous monodactylis</i>	23
<i>Hypodytes rubripinnis</i>	7
<i>Hexagrammus otakii</i>	21
<i>Platycephalus indicus</i>	20
<i>Vellitor centropomus</i>	12

Tetraodontiformes:

<i>Triacanthus brevirostris</i>	22
<i>Fugu niphobles</i>	6
<i>Navodon modestus</i>	1
<i>Rudarius arcodes</i>	0
<i>Ostracion tuberculatus</i>	0

Atheriniformes:

<i>Atherion elymus</i>	3
<i>Iso hawaiiensis</i>	3
<i>Hemiramphus sajori</i>	1
<i>Cheilopogon agoo</i>	1
<i>Cololabis saira</i>	1
<i>Orsyias latipes</i>	0
<i>Gambusia affinis</i>	0

Дополнительные мешки предназначены главным образом для вентиляции носовой полости (см. ниже), поэтому в иностранной литературе их часто называют вентиляционными мешками (olfactory ventilation sacs). Другое назначение дополнительных мешков – продукция обонятельной слизи многочисленными слизистыми клетками, находящимися в эпителии добавочных мешков. Рецепторные клетки в нем отсутствуют. Благодаря добавочным носовым мешкам может возникать связь между органом обоняния и ротовой полостью рыб в результате прорыва стенки на дистальном участке центрального дополнительного мешка, как это происходит у звездочетов *Astroscopus*.

Количество добавочных мешков варьирует от 1 до 3, они отходят от основной обонятельной полости в разных ее частях и получают свое название в соответствие с теми костями черепа, к которым они тесно примыкают – **лакримальный, этмоидальный, суборбитальный, супраорбитальный**. Например, у камбал, сельдей, лососей дополнительные мешки открываются в носовую полость сзади, у некоторых окунеобразных – в ростральной его части. Обычно дополнительные мешки по своим размерам меньше основных носовых мешков, однако у корюшек *Osmerus* единственный дополнительный мешок в несколько раз крупнее основного.

Крайне широкая вариабельность наблюдается по такому количественному признаку как число обонятельных складок (табл. 1). У карповых, осетровых, лососевых, окуневых и ряда других видов рыб число

Таблица 2.

Число складок в обонятельной розетке левого и правого органа обоняния у лягушкового клариевого сома *Clarias batrachus* (по Goel, 1980).

Длина рыб, см	Число складок в розетке:	
	в левом органе обоняния	в правом органе обоняния
9.5	26	27
12.0	33	33
12.6	34	34
13.8	43	43
14.3	45	45
15.0	50	50
16.1	51	52
16.5	55	55

складок в органе обоняния составляет несколько десятков, а у некоторых видов, таких как *Holopagrus guentheri* из семейства луциановых (*Lutjanidae*) их число достигает 230. Но есть рыбы, у которых обонятельных складок очень мало или они отсутствуют вовсе. Так, всего от 1 до 3-х складок имеется в органе обоняния радужных рыб *Melanotaeniidae*, японского полурыла *Hemiramphus sajori*, у 15-иглой колюшки *Spinachia spinachia* и вашингтонской песчанки *Ammodytes personatus*. У гамбузии *Gambusia affinis*, гуппи *Poecilia reticulata*, песчанки *Ammodites lancea* обонятельных складок нет вовсе. Как таковых нет

обонятельных складок и у саргана *Belone belone* – орган обоняния у этих быстро плавающих рыб по существу представляет собой углубление, на дне которого возвышается крупный булавовидный вырост.

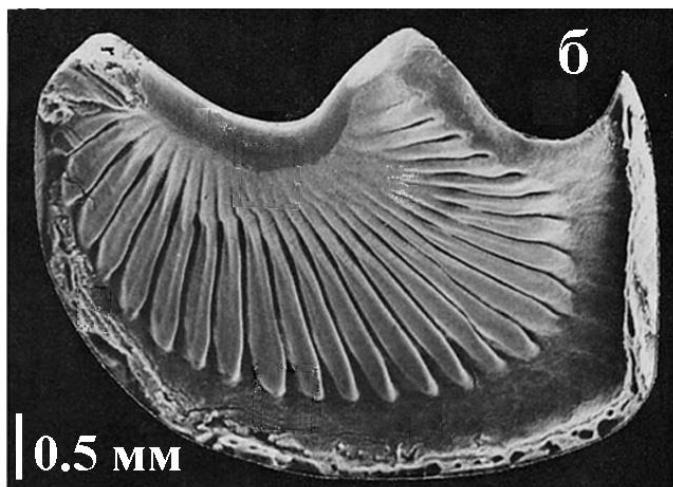
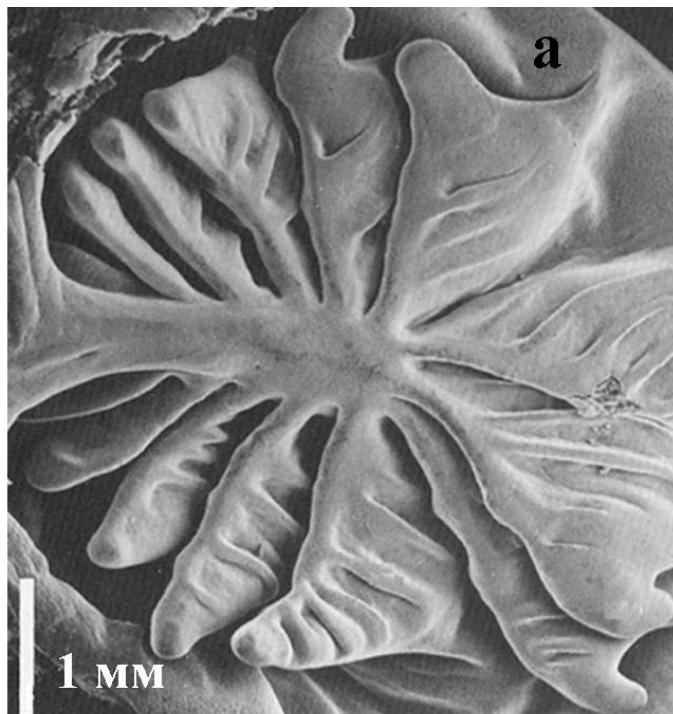


Рисунок 9. Вторичная складчатость: обонятельная розетка арктического гольца *Salvelinus alpinus* (а) и обонятельная складка лимонной акулы *Negaprion brevirostris* (б) (из: Hara et al., 1993; Zeiske et al., 1987).

На его ростральной поверхности, обращенной к потоку воды, имеются неглубокие борозды и гребни, которые лишь отдаленно напоминают обонятельные складки (рис. 8).

У камбал и у большинства других представителей отряда

камбалообразных *Pleuronectiformes* органы обоняния, располагающиеся на зрячей и слепой поверхности тела рыб, значительно отличаются своими размерами и числом складок в обонятельной розетке. У морской камбалы *Pleuronectes platessa*, морского языка *Solea solea* и многих других представителей этого отряда число складок в органе обоняния на зрячей стороне тела больше, чем на слепой в 1.5-2.0 раза (табл. 1). У рыб с симметричной формой тела розетки в левом и правом органе обоняния имеют равное число складок (табл. 2).

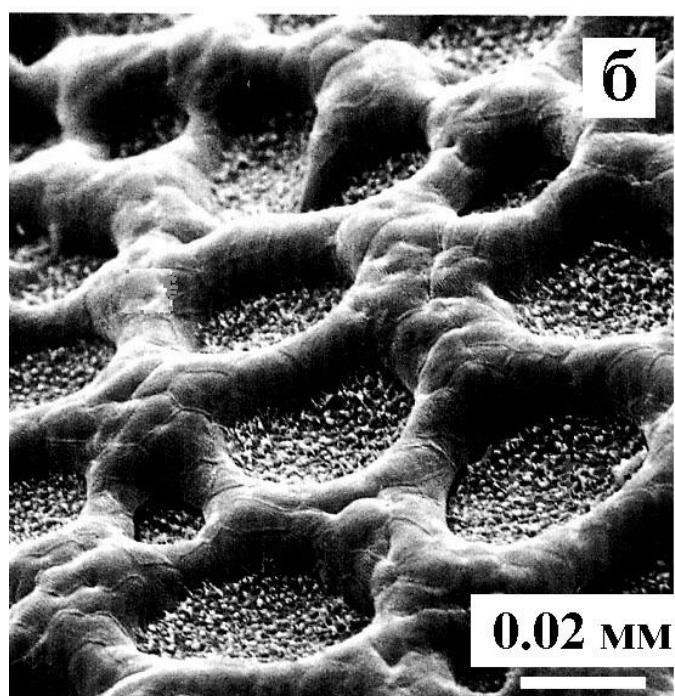
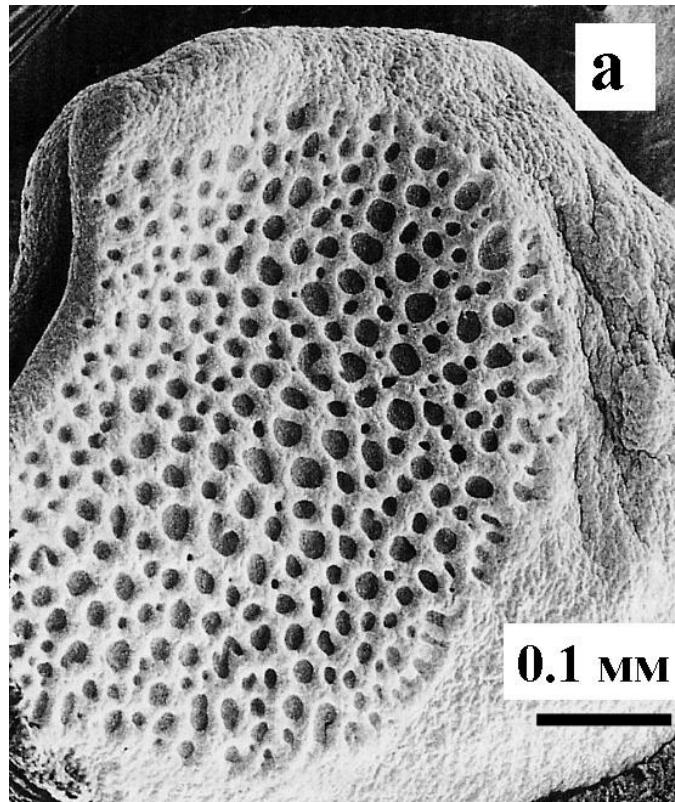


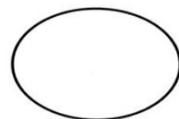
Рисунок 10. Боковая поверхность обонятельной складки угрехвостого сома *Plotosus lineatus* при разном увеличении (из: Theisen et al., 1991).

Рисунок 11. Обонятельная розетка золотой рыбки *Carassius auratus* (из: Zippel, 1993).

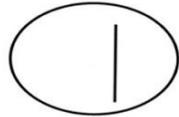


Основное назначение обонятельных складок – увеличение площади обонятельного эпителия, несущего рецепторные клетки, ответственные за восприятие запаха. Этой же задаче служит и так называемая **вторичная складчатость** на поверхности основных обонятельных складок. Вторичная складчатость хорошо выражена у лососевых и осетровых рыб, у налима *Lota lota*. У акул на поверхности складок обнаруживают также и третичную складчатость (рис. 9). У угревостого сома *Plotosus lineatus* боковая поверхность обонятельных складок представляет собой систему участков, полностью изолированных друг от друга гребнями, окружающими эти участки (рис. 10).

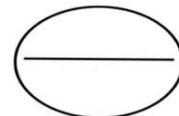
Обонятельные складки образуют **обонятельную розетку** (рис. 11). Выделяют несколько типов обонятельных розеток, различающихся по расположению в них складок - **радиальный** (*Acipenseridae*, *Esocidae*), **стреловидный** (*Cyprinidae*, *Salmonidae*), **параллельный** (*Pleuronectidae*, *Lepisosteus*, *Lophiiformes*) и **биплатеральный** (*Anguilliformes*, *Siluriformes*, *Dipnoi*, *Amia*, *Chondrichthyes*). Между этими основными типами обонятельных розеток существует большое число переходных форм (рис. 12). Близкородственные виды рыб, принадлежащие, например, к одному семейству, обычно имеют обонятельные розетки близкого или одного и того же типа.



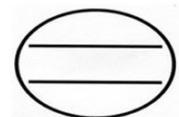
Gambusia affinis, Poecilia reticulata
Ammodytes personatus



Cololabis, Cheilopogon, Hemiramphus



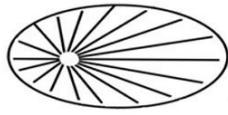
Acanthogobius, Odontamblyopsys, Navodon



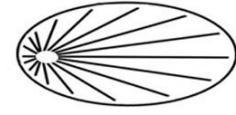
Gasterosteus aculeatus



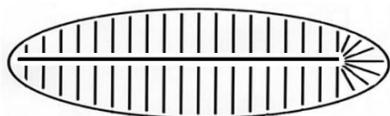
Acipenseridae, Esox



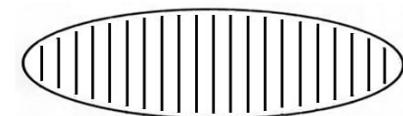
Salmonidae, Clupeidae



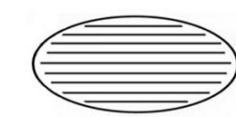
Cyprinidae



Anguilliformes, Amia, Lota



Plotosus, Pleuronectes, Lepisosteus

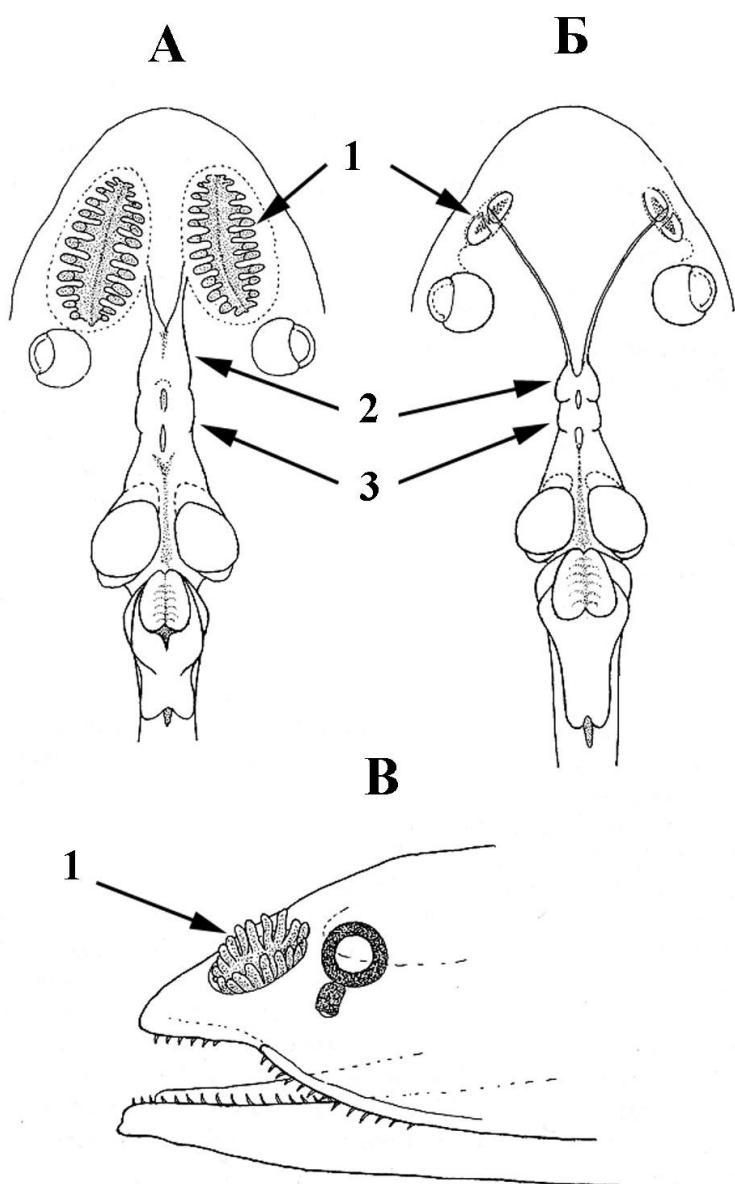


Lophiiformes, Fugu niphobles

R ← → C

Рисунок 12. Типы обонятельных розеток у рыб.

Стрелки указывают ростральное (R) и каудальное (C) направления.



Несмотря на значительную морфологическую вариабельность, **половой диморфизм** в строении органа обоняния у рыб

обычно не наблюдается. Исключение составляют лишь такие крайне специализированные виды, как, например, глубоководные удильщики *Lophiiformes*, а также некоторые другие батипелагические и мезопелагические рыбы – светящие анчоусы *Myctophiformes*, мешкоротые *Saccopharyngidae*, моногнатовые *Monognathidae*, гоностомовые *Gonostomatidae*. У самцов многих из этих рыб орган обоняния и другие отделы обонятельной системы развиты гораздо сильнее, чем у самок (рис. 13), что связывают с важной ролью обоняния в обеспечении поиска самцами зрелых самок во время репродуктивного периода.

3. ОБОНИТЕЛЬНЫЙ ЭПИТЕЛИЙ

Обонятельные складки покрывает **обонятельный эпителий**. Толщина его у разных рыб колеблется от 20 до 130 $\mu\text{м}$. В состав обонятельного эпителия входят клетки различного типа, к основным из них относятся **рецепторные, опорные, слизистые и базальные клетки** (рис. 14).

3.1. Рецепторные клетки

Обонятельные рецепторные клетки принадлежат к **первичночувствующим рецепторам**, т.е. являются нервными клетками (сенсорными нейронами). Рецепторные клетки имеют толстый **дendrit**, который отходит от центральной (ядерной) части нейрона и достигает внешней поверхности эпителия. Апикальная часть дендрита заканчивается закругленной вершиной или **булавой**, которая выступает над поверхностью эпителия. У рыб рецепторные клетки в обонятельном эпителии представлены двумя разными типами – **жгутиковыми и микровиллярными** клетками. В последние годы в обонятельном эпителии различных видов рыб был обнаружен еще один тип рецепторных клеток – так называемые **скрытые** клетки (crypt cells), они относительно малочисленны, а их булава не достигает поверхности эпителия и открывается в небольшую полость, располагающуюся непосредственно под внешней поверхностью эпителия.

Булава жгутиковых рецепторных клеток несет слабоподвижные **жгутики**, их число варьирует от 4-6 до 20, длина составляет 5-7 $\mu\text{м}$, а диаметр 0.25-0.3 $\mu\text{м}$. Число **микровиллей** у микровиллярных рецепторных клеток гораздо больше – от 30 до 80 шт., длина их колеблется от 0.5 до 3-5 $\mu\text{м}$, диаметр около 0.1 $\mu\text{м}$. В обонятельном эпителии некоторых рыб (например, у осетровых) многочисленны жгутиково-микровиллярные рецепторные клетки, на булаве которых можно увидеть одновременно и жгутики и микровилли. Жгутики рецепторных клеток двигаются медленно и асинхронно и обычно вытянуты

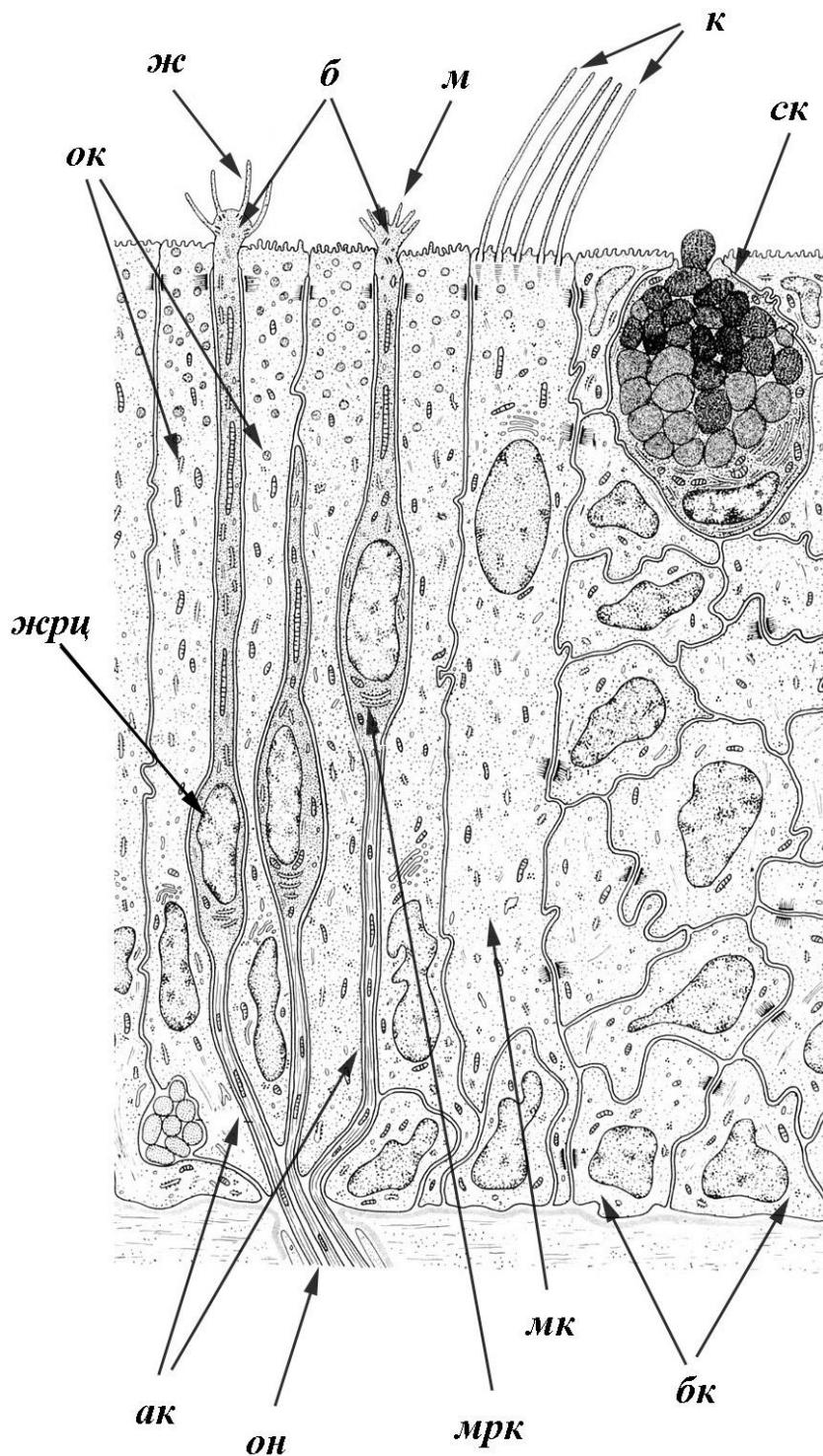


Рисунок 14. Основные клеточные элементы обонятельного эпителия рыб:
 ак – аксоны рецепторных клеток; б – булава; бк- базальные клетки; ж –
 жгутики; жрк – жгутиковая рецепторная клетка; к – киноцилии; м –
 микровилли; мк – мерцательная клетка; мрк – микровиллярная рецепторная
 клетка; ок – опорные клетки; он – обонятельный нерв; ск – слизистая клетка
 (из: Zeiske et al., 1992).

вдоль поверхности эпителия. От противоположной стороны рецепторных клеток отходит длинный центральный отросток – **аксон** (рис. 14).

В клеточную мембрану жгутиков и микровиллей встроены специальные рецепторные белковые молекулы, или **белки-рецепторы**. В результате контакта рецепторных белковых молекул и попадающими в орган обоняния запаховых веществ в рецепторной клетке запускается сложный каскад молекулярных превращений, так называемые процессы **трансдукции** сигнала. Эти процессы приводят к изменению работы ионных каналов клетки, генерации **рецепторного потенциала** и распространению его в виде нервного (электрического) импульса от места генерации к первичным и вторичным обонятельным центрам.

Центральная (ядерная) часть рецепторных клеток располагается в толще обонятельного эпителия на разных уровнях. Условно в эпителии выделяют пять таких слоев. Чем ниже слой, в котором находится ядро рецепторной клетки, тем длиннее у нее дендрит, достигающий внешней поверхности эпителия. Установлено, что ядерная часть жгутиковых рецепторных клеток обычно располагается в более глубоких слоях обонятельного эпителия, чем микровиллярных, поэтому дендриты у них более длинные. Наиболее короткие дендриты у скрытых рецепторных клеток, располагающихся в верхнем слое эпителия.

Рецепторные клетки встречаются в обонятельном эпителии на участках, покрывающих боковую поверхность обонятельных складок, они отсутствуют на гребнях складок, нет их также и на сводах обонятельной полости. Участки обонятельного эпителия, несущие рецепторные клетки, называют **рецепторными зонами** или **рецепторным (сенсорным) эпителием**. Эти зоны перемежаются с зонами нерецепторного эпителия. Характер распределения рецепторных клеток на боковой поверхности складок у разных видов рыб может различаться. По этому признаку принято выделять **сплошной, крупнозональный, мелкозональный и нерегулярный** типы распределения рецепторного эпителия (рис. 15). Средняя плотность рецепторных клеток в

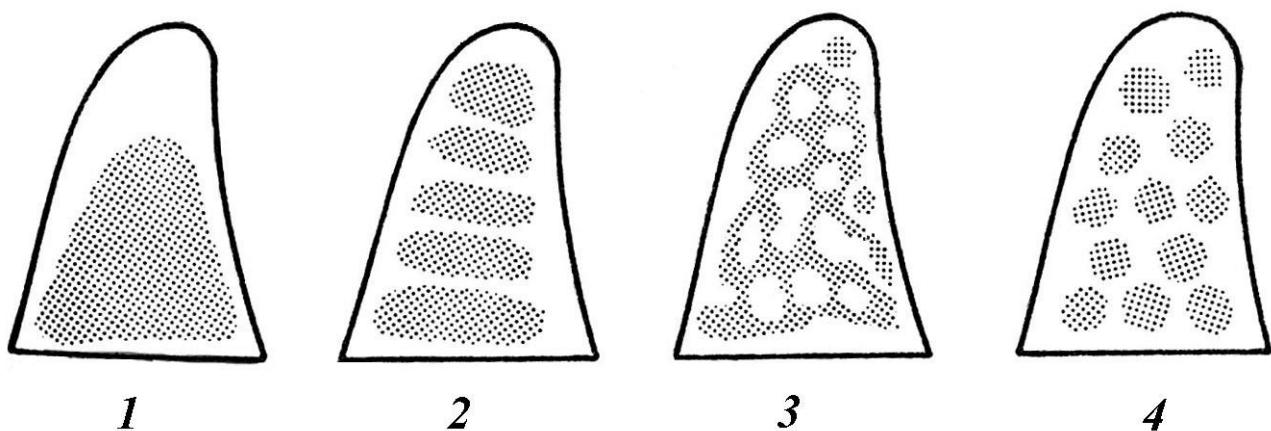


Рисунок 15. Типы распределения рецепторного эпителия на боковой поверхности обонятельных складок: 1 – сплошной; 2 – крупнозональный; 3 – нерегулярный; 4 – мелкозональный (из: Yamamoto, 1982).

рецепторном эпителии колеблется от 20-30 тыс./ мм^2 у лососевых *Salmonidae* до 200-250 тыс./ мм^2 и 400-500 тыс./ мм^2 у меланотениевых *Melanotaeniidae* (*Atheriniformes*) и иглобрююхих *Tetraodontidae*. Общее число рецепторных клеток в органе обоняния составляет от нескольких десятков или сотен тысяч до нескольких миллионов и более. Среди исследованных рыб наибольшее число рецепторных клеток имеется у обыкновенного сома *Silurus glanis*, по этому показателю сом приближается к некоторым из млекопитающих (собака), обладающих высокоразвитыми обонятельными способностями (табл. 3). Следует учитывать, что у рыб линейный рост тела и связанный с ним процесс увеличения размеров органа обоняния происходит в течение всей жизни, поэтому у более крупных особей размеры органа обоняния больше, и соответственно, большее число рецепторных клеток.

У большинства групп рыб в обонятельном эпителии присутствуют все типы рецепторных клеток. Но есть и исключения, например, у хрящевых и двоякодышащих имеются только микровиллярные рецепторные клетки, а у многоперовых *Polypteridae* и кистеперых *Crossoptergii* – только жгутиковые.

Таблица 3.

Число рецепторных клеток в органе обоняния у круглоротых, рыб и некоторых других позвоночных животных

Таблица 3.

Число рецепторных клеток в органе обоняния у круглоротых, рыб и некоторых других позвоночных животных

Вид	Число рецепторных клеток, тыс.
Миноги:	
Морская минога, <i>Petromyzon marinus</i>	800
Рыбы:	
Верховка, <i>Leucaspis delineatus</i>	35
Обыкновенный гольян, <i>Phoxinus phoxinus</i>	900
Речной окунь, <i>Perca fluviatilis</i>	2.000-3.000
Обыкновенная щука, <i>Esox lucius</i>	6.000
Синец, <i>Abramis ballerus</i>	6.000
Налим, <i>Lota lota</i>	11.000
Лещ, <i>Abramis brama</i>	27.000
Обыкновенный сом, <i>Silurus glanis</i>	155.000
Земноводные:	
Краснобрюхая жерлянка, <i>Bombina bombina</i>	500
Серая жаба, <i>Bufo bufo</i>	2.400
Озерная лягушка, <i>Rana ridibunda</i>	2.650
Млекопитающие:	
Человек	10.000
Кролик	100.000
Собака	224.000

По современным представлениям рецепторные клетки разного типа – жгутиковые, микровиллярные и скрытые специализированы и обеспечивают рецепцию разных групп химических стимулов. В пределах этих трех основных типов клеток существует, по-видимому, еще более глубокая функциональная специализация. В отличие от амфибий, рептилий и других позвоночных животных, у рыб эта специализация не сопровождается зональностью в распределении разных типов рецепторов в обонятельном эпителии.

3.2. Опорные клетки

Опорные клетки, окружающие со всех сторон рецепторные клетки, в обонятельном эпителии представлены двумя разными типами – клетками, свободная поверхность которых не несет каких-либо специальных структур, **собственно опорные клетки**, и клетками, которые на своей свободной поверхности, обращенной в носовую полость, несут многочисленные реснички, или **киноцилии – мерцательные клетки**. Число киноцилий у одной мерцательной клетки достигает нескольких десятков, они имеют длину до 5-10 $\mu\text{м}$ и диаметр 0.2-0.3 $\mu\text{м}$. Киноцилии мерцательных клеток синхронно двигаются, благодаря их слаженной работе обеспечивается вентиляция участков обонятельной полости, расположенных между близко стоящими друг к другу складками обонятельной розетки, а также вентиляция всего органа обоняния. Функция этих клеток чрезвычайно важна, поскольку именно они обеспечивают транспорт к рецепторным клеткам воды с растворенными в ней сигнальными химическими веществами.

3.3. Слизистые клетки

Слизистые клетки довольно многочисленны в обонятельном эпителии. Они располагаются в его верхнем слое и могут различаться по своим размерам.

Обычно различают малые и большие слизистые клетки. Функция этих клеток связана с продукцией специальной **обонятельной слизи**, которая покрывает поверхность обонятельного эпителия. Этот слизистый слой, или **гликокаликс**, полностью покрывает жгутики и микровиллии receptorных клеток и основания кинострий мерцательных клеток. В состав обонятельной слизи входят мукополисахариды, белки, липиды, различные ионы.

Считается, что гликокаликс играет важную роль в процессах хеморецепции. Предполагается, что молекулы химических сигнальных веществ вначале переходят из воды в слизь, вступают, возможно, во взаимодействие с ее компонентами и лишь затем достигают receptorных участков, расположенных в клеточной мембране жгутиков и микровиллей. Слизь, прежде всего за счет своего ионного состава, создает оптимальные условия для молекулярных процессов взаимодействия сигнального вещества (лиганды) с receptorными белками.

Полагают, что обонятельная слизь выполняет также важные защитные функции, предохраняя жгутики и микровиллии receptorных клеток от механических повреждений мелкими частицами, несомыми потоком воды. На важную защитную функцию слизистого секрета указывает также и то, что при загрязнении воды различными химическими агентами (детергенты, тяжелые металлы) происходит резкое усиление выработки слизи обонятельной выстилкой. У рыб одного семейства продукция слизи сильнее выражена у морских представителей (треска *Gadus morhua*, навага *Eleginus navaga*), чем у пресноводных (налим *Lota lota*).

3.4. Базальные клетки

Базальные клетки расположены в самом глубоком слое обонятельного эпителия, у базальной мембранны. Из этих неспециализированных клеток происходит образование, или **дифференциация**, новых клеток обонятельного эпителия – receptorных, опорных, слизистых, срок жизни которых ограничен.

Обновление рецепторных клеток, по разным оценкам, происходит каждые 7-15 дней. Отжившие свой срок клетки эпителия дегенерируют, а их содержимое либо выбрасывается в носовую полость в виде секрета, либо они фагоцитируются лимфатическими клетками.

Способность обонятельного эпителия и, прежде всего рецепторных клеток, к постоянному обновлению, является чрезвычайно важной адаптацией, позволяющей рыбам сохранять возможность получать запаховую информацию в условиях высокой вероятности повреждения обонятельных рецепторов. Обонятельный эпителий, в том числе и рецепторные клетки, непосредственно открыт в окружающую среду и слабо защищен от воздействия различных неблагоприятных факторов. Негативное воздействие на эпителий могут оказывать частицы, взвешенные в воде, омывающей обонятельные складки (абразивный эффект). Значительные разрушения в обонятельном эпителии вызывают паразитические организмы – миксоспоридии, грибы, мелкие ракообразные. Рецепторы могут повреждаться при резкой смене солености воды у анадромных и катадромных мигрантов. Глубокие структурные нарушения и полную дегенерацию многих элементов обонятельной выстилки вызывают химические загрязнители водной среды (дeterгенты, тяжелые металлы, низкий pH воды).

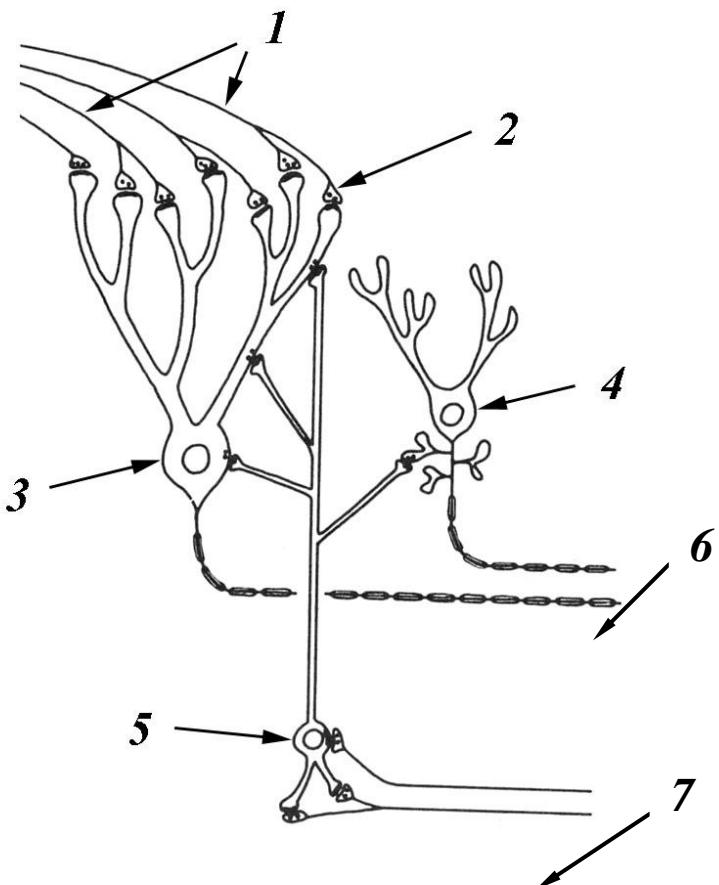
4. ОБОНИТЕЛЬНЫЙ НЕРВ И ОБОНИТЕЛЬНЫЙ ТРАКТ

Аксоны всех рецепторных клеток сразу после прохождения через базальную мембрану обонятельного эпителия объединяются в **обонятельный нерв**, *n. olfactorius* (I пара черепномозговых нервов). Обонятельный нерв связывает орган с первичными обонятельными центрами – парными **обонятельными луковицами** (*bulbus olfactorius*), в которые запаховая информация поступает в виде нервного импульса (рис. 16).

В обонятельной луковице нервные волокна обонятельного нерва, т.е. аксоны рецепторных клеток, ветвятся и образуют поверхностный

Рисунок 16. Схема обонятельной луковицы рыб:

1 – аксоны обонятельных рецепторных клеток;
 2 – гломерула; 3 – митральная клетка; 4 – вставочная (интеркалярная) клетка;
 5 – гранулярная клетка; 6 – аксоны, образующие обонятельный тракт;
 7 – центрифугальные аксоны (из: Satou, 1992).



волокнистый слой. Под ним располагается **гломерулярный слой** обонятельной луковицы, образованный клубочками, или **гломерулами**. Гломерулы представляют собой сложное переплетение сильно ветвящихся веточек обонятельного нерва и дендритов **митральных клеток**, вступающих между собой в синаптические контакты. Соотношение между числом аксонов рецепторных клеток и числом митральных клеток варьирует от 40:1 у верховки *Leucaspis delineatus* до 1000/4000:1 у трески *Gadus morhua*, синца *Abramis ballerus*, леща *Abramis brama*. У обыкновенного сома *Silurus glanis* соотношение между этими клетками превышает 12000:1. Считается, что чем выше это соотношение, тем более развитыми функциональными возможностями обладает обонятельная система.

Ниже слоя гломерул лежит слой **митральных и вставочных (интеркалярных) клеток**. Каждая их вставочных клеток соединяет между

собой несколько митральных клеток, а каждая из митральных клеток, в свою очередь, может иметь контакты с разными вставочными клетками, что приводит к образованию крупных нейронных ансамблей. Под слоем митральных и вставочных клеток находится скопление **гранулярных клеток**, образующих **переднее обоняательное ядро** – *nucleus olfactorius anterior*. Гранулярные клетки имеют синаптические контакты с митральными и вставочными клетками. К гранулярным клеткам поступают центрифугальные воздействия со стороны **вторичного обонятельного центра**, располагающегося в **переднем мозге** (*telencephalon*) и осуществляющего центральную регуляцию работы обонятельной луковицы. Первичный и вторичный обонятельные центры связывает **обонятельный тракт**, образованный аксонами митральных и вставочных клеток, а также подходящими к гранулярным клеткам центрифугальными нервыми волокнами (их относят к системе 0 пары черепно-мозговых нервов – конечного нерва *n. terminalis*). В обонятельном тракте выделяют латеральный и медиальный пучки, каждый из которых в свою очередь подразделяет на более мелкие сегменты. Обонятельные луковицы связаны между собой благодаря межбульбарным связям, проходящим через передний мозг.

У большинства видов рыб обонятельные луковицы расположены вплотную к переднему мозгу и поэтому обонятельный нерв у них имеет значительную длину. Такие луковицы называют **сидячими**. Но у карповых, сомовых и тресковых рыб, у акул, цельноголовых *Holocephali* и клюворыльных *Mormyridae* обонятельные луковицы удалены от переднего мозга и вплотную приближены к органу обоняния. Обонятельные нервы у этих рыб короткие, но обонятельные тракты, идущие от обонятельных луковиц к обонятельным центрам в переднем мозге имеют значительную длину. Такие луковицы называют **стебельчатыми** (рис. 17). У харациновых *Characidae* и некоторых других рыб обонятельные луковицы располагаются посередине между органом обоняния и передним мозгом.

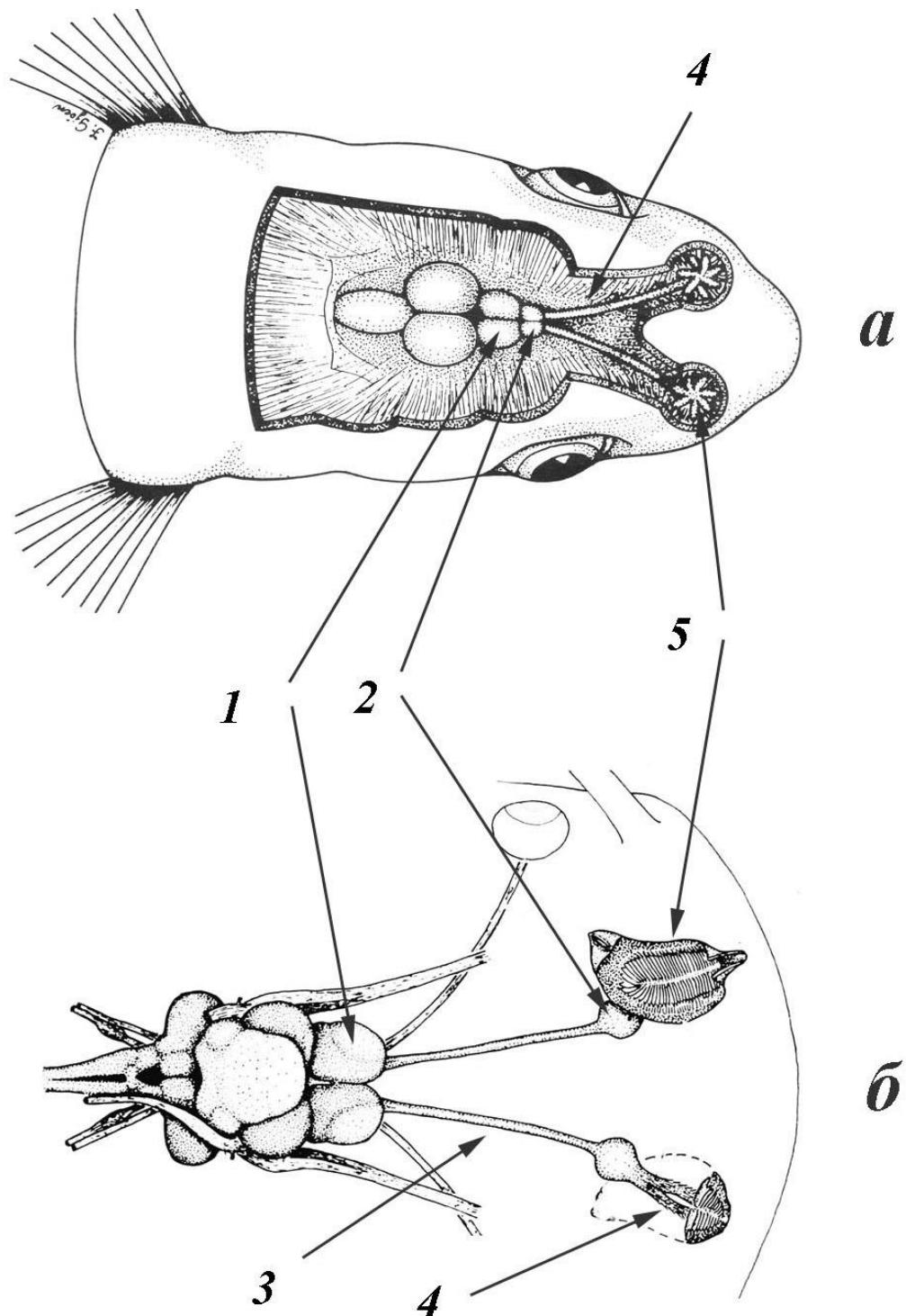


Рисунок 17. Типы обонятельных луковиц рыб. мозг и структурные элементы обонятельной системы арктического гольца *Salvelinus alpinus* (а) и сома *Silurus glanis* (б): 1 – передний мозг; 2 – обонятельная луковица; 3 – обонятельный тракт; 4 – обонятельный нерв; 5 – орган обоняния (из: Døving, 1989 и Jakubowski, Kunysz, 1979, соответственно).

В обонятельной луковице рыб имеется топографическая зональность – при стимуляции обонятельной выстилки разными химическими веществами электрическая активность регистрируется в клетках обонятельной луковицы, располагающихся в разных ее участках. Так, у канального *Ictalurus punctatus* электрическая активность по аксонам жгутиковых клеток, чувствительных к желчным кислотам, поступает в медиальную часть обонятельной луковицы, а по аксонам клеток, чувствительных к свободным аминокислотам – вентральную часть. Во вторичные обонятельные центры эта информация передается по разным пучкам обонятельного тракта. У золотого карася *Carassius carassius*, например, проведение запаховых сигналов, вызывающих у рыб пищевое поисковое поведение происходит по латеральному пучку обонятельного тракта (LOT), тогда как сигналы, вызывающие защитное поведение – по медиальному сегменту медиального пучка обонятельного тракта (mMOT). Латеральный сегмент этого пучка (lMOT), как предполагается, служит для проведения химических сигналов, ответственных за стимуляцию у рыб полового поведения. Исследования топографической и функциональной специализации в обонятельной системе рыб продолжают интенсивно развиваться. Эти исследования направлены на выяснение эволюционных путей возникновения у позвоночных животных так называемой дополнительной обонятельной системы – **вомероназального (Якобсонова) органа**. У млекопитающих эта высокоспециализированная система обеспечивает восприятие половых запахов.

5. ВЕНТИЛЯЦИЯ ОРГАНА ОБОНИЯНИЯ

Вода, несущая запаховые вещества должна постоянно поступать в орган обоняния и достигать рецепторных клеток. Только в этом случае разнообразная информация, которая скрыта в химических сигналах будет вовремя получена и рыбами будет проявлена поведенческая реакция, адекватная поступившей

информации и их мотивационному состоянию. Поступление воды в носовую полость, ее вентиляция обеспечивается различными путями.

Наиболее простой и широко распространенный способ связан с направленным потоком воды, создающимся при движении рыбы или за счет собственно течения воды. Этот способ получил название **напорной вентиляции**. Поступление воды в орган обоняния достигается благодаря особенностям анатомии органа обоняния, прежде всего ноздрей рыб. Передняя ноздря, через которую вода попадает внутрь обонятельной полости, имеет, как правило, вид короткой трубы, округлой в сечении и с достаточно жесткими, утолщенными стенками (рис. 18). Благодаря этому стенки трубы не смыкаются под действием силы потока и просвет ноздри сохраняется широким. Задняя ноздря у большинства рыб намного больше по размерам, обычно она имеет вытянутую форму, а стенки ее тоньше. Через широкий просвет задней ноздри у таких рыб как осетровые, многие карповые, тресковые и многих других видов легко можно увидеть располагающуюся на дне обонятельного мешка обонятельную розетку. У рыб, имеющих монотремный орган обоняния напорная вентиляция также возможна, но имеет свои особенности. Если единственное обонятельное отверстие крупное, а обонятельная полость по существу представляет собой небольшое углубление, то в этом случае водообмен в органе обоняния происходит при любых, даже незначительных перемещениях рыб (сарган *Belone belone*, щука *Esox lucius*). Если же единое обонятельное отверстие относительно небольшое по своим размерам, как у 15-иглой колюшки *Pungitius pungitius* (рис. 7), то водообмен и направленная циркуляция воды в органе достигается благодаря его внутренней архитектуре (рис. 18).

Другой способ поступления воды в орган обоняния – **активная вентиляция**, обеспечивается работой добавочных мешков и мерцательных клеток обонятельного эпителия. Такой способ чаще встречается у малоподвижных донных рыб, таких как камбалообразные *Pleuronectiformes*, двоякодышащие *Dipnoi*, многоперовые *Polypteridae* и др. Рыб, у которых

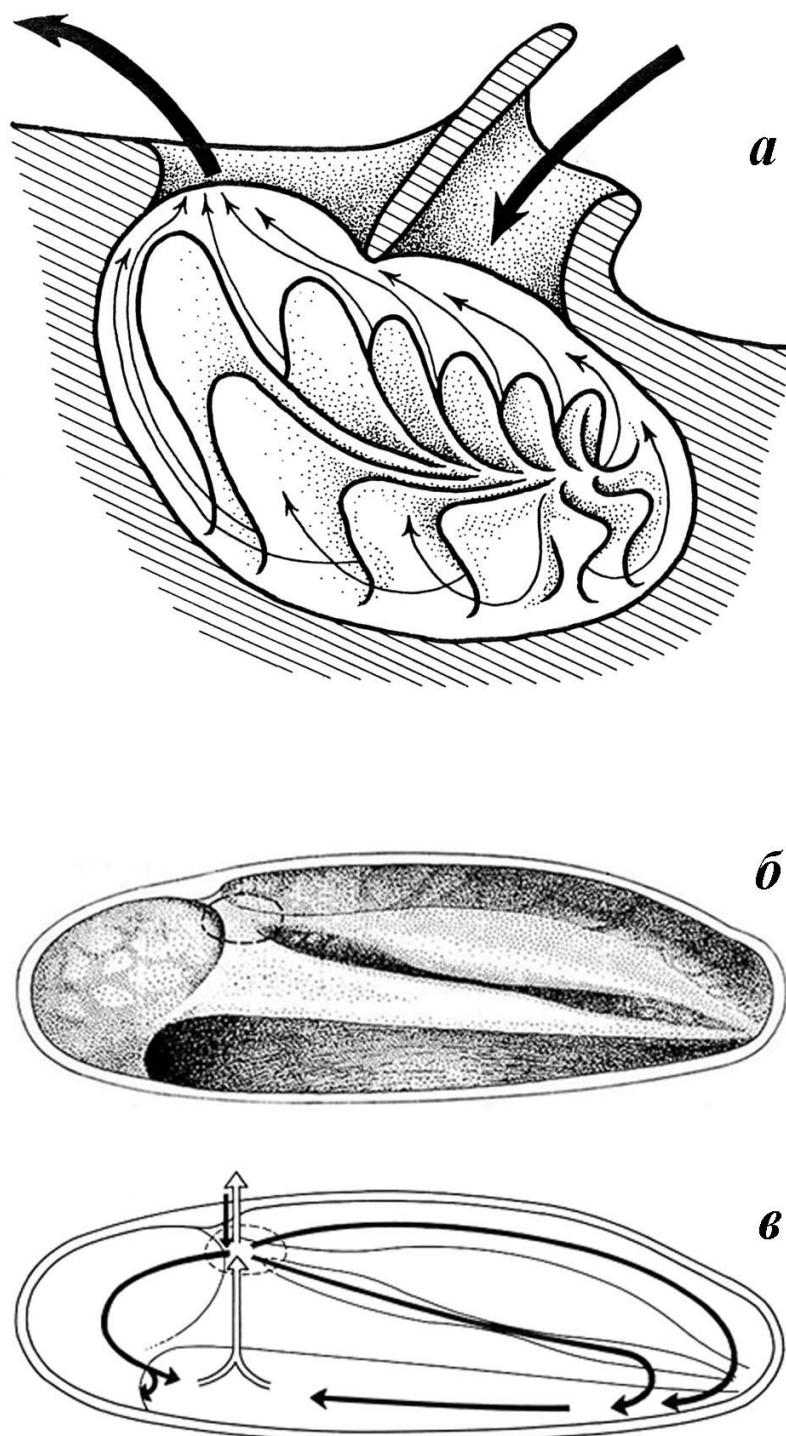


Рисунок 18. Схема напорной вентиляции органа обоняния у дитретмных и монотремных рыб – гольяна *Phoxinus phoxinus* (а) и 15-иглой колюшки *Spinachia spinachia* (б и в).

Стрелки указывают основные направления потоков воды (из: Пащенко, 1986 и Theisen, 1982, соответственно).

вентиляция носового мешка осуществляется преимущественно за счет работы дополнительных мешков, называют **цикlosматами**. Объем этих мешков, располагающихся между костями черепа, изменяется в такт с ритмичными дыхательными движениями рыбы. Благодаря особенностям гидродинамики органа обоняния, а иногда наличию специальных клапанов, всасывание новой порции воды при уменьшении давления в дополнительных мешках происходит через переднее обоняльное отверстие, а выброс – через заднее. Циклосматы могут регулировать вентиляцию обоняльной полости за счет усиления жаберной и челюстной моторики. Так, у камбал, и, возможно, у других рыб, резкое увеличение объема добавочных мешков, а значит, и быстрое втягивание в носовую полость большого объема воды достигается при «кашле» – своеобразных резких движениях межжаберной перепонкой, жаберными крышками и челюстями. Эти движения усиливаются при предъявлении рыбам запахового стимула (экстракта корма), что позволяет рассматривать кашель как своеобразный аналог принюхивания, характерного для наземных млекопитающих.

Рыб, не имеющих дополнительных мешков и у которых активная вентиляция происходит благодаря мерцательным клеткам, называют **изосматами**. Скорость поступления воды в орган обоняния за счет работы только мерцательных клеток хотя и невелика, но все же хорошо заметна в эксперименте. Если ввести суспензию туши вблизи органа обоняния обездвиженных миорелаксантом рыб, то можно легко определить время прохождения частиц через орган обоняния – оно колеблется от 6-7 до 9-10 секунд. При напорной вентиляции скорость водообмена в обоняльной полости существенно выше.

У большинства рыб вентиляция органа обоняния достигается совмещением обоих способов: за счет напорной вентиляции или работы добавочных обоняльных мешков достигается быстрая смена основной массы воды в органе обоняния, тогда как благодаря мерцательным клеткам происходит доставка воды с запахом в узкие пространства между тесно

расположенными обонятельными складками, т.е. к тем зонам, где на складках располагаются рецепторные клетки. У некоторых рыб (обыкновенный сом) расстояние между складками составляет всего 30-50 μm .

Таблица 4.

Обонятельная чувствительность рыб к некоторым типам химических веществ (по электрофизиологическим данным) (из: Hara, 1992)

Вид	Пороговая концентрация, М:		
	L-аминокислоты	стериоиды	F-простагландины
<i>Myxine glutinosa</i>	10^{-5} - 10^{-6}	10^{-5} - 10^{-6}	
<i>Negaprion brevirostris</i>	10^{-7} - 10^{-8}		
<i>Salmo salar</i>	10^{-5} - 10^{-9}		
<i>Salvelinus fontinalis</i>	10^{-7} - 10^{-8}		
<i>Salvelinus namaycush</i>	10^{-7} - 10^{-9}	10^{-8} - 10^{-9}	
<i>Salvelinus alpinus</i>	10^{-7} - 10^{-9}	10^{-8} - 10^{-9}	10^{-9} - 10^{-11}
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	10^{-7} - 10^{-8}	10^{-9} - 10^{-10}	
<i>Oncorhynchus nerka</i>	10^{-6} - 10^{-7}		
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	10^{-6} - 10^{-7}		
<i>Ictalurus catus</i>	10^{-7} - 10^{-9}		
<i>Clarias gariepinus</i>		10^{-10} - 10^{-11}	
<i>Cyprinus carpio</i>	10^{-7} - 10^{-9}		
<i>Carassius auratus</i>	10^{-8} - 10^{-9}	10^{-12} - 10^{-13}	10^{-12}
<i>Misgurnus anguillicaudatus</i>			10^{-10} - 10^{-13}
<i>Mugil cephalus</i>	10^{-7}		
<i>Seriola quinqueradiata</i>	10^{-7}		
<i>Pagrus major</i>	10^{-6} - 10^{-7}		
<i>Conger myriaster</i>	10^{-8} - 10^{-9}		
<i>Anguilla rostrata</i>	10^{-7} - 10^{-9}		

6. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА ОБОНИЯТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

6.1. Обонятельная чувствительность

Рыбы обладают чрезвычайно высокой чувствительностью к запаховым стимулам и по этому показателю они не отличаются от наземных животных, таких как млекопитающие и др. **Порог**, или пороговая концентрация раствора вещества, вызывающая значимые электрофизиологические ответы в обонятельной системе у рыб может достигать крайне низких величин – до 10^{-9} - 10^{-13} М (свободные аминокислоты, желчные кислоты, гормональные вещества, производные этих соединений) (табл. 4). Используются разнообразные способы регистрации электрической активности – от всего обонятельного эпителия, отдельной рецепторной клетки, от обонятельного нерва, обонятельного тракта

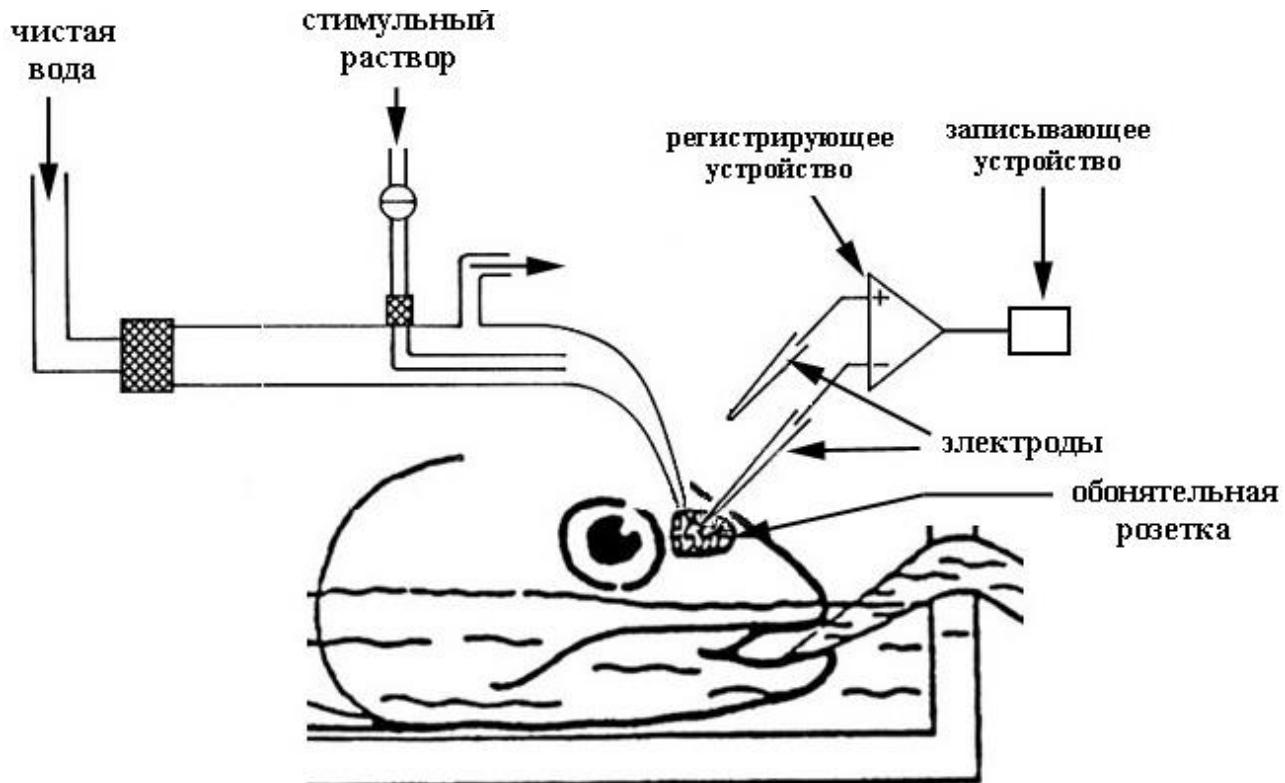


Рисунок 19. Установки для регистрации электроольфактометрии у рыб (схема).

или входящих в их состав отдельных нервных волокон (рис. 19). Соответствующие расчеты показывают, например, что при величине пороговой концентрации 10^{-11} М электрические ответы в обонятельной системе лососевых рыб будут регистрироваться при использовании в качестве стимула воды, взятой из бассейна размером 25x10x2 м (объем 500.000 литров), в котором предварительно растворили 1 каплю (50 μ l) желчи.

Таблица 5.

Обонятельная чувствительность рыб к свободным аминокислотам (по пищевым или оборонительным поведенческим тест-реакциям. * – данные, полученные с использованием метода условных рефлексов).

<i>Вид</i>	Пороговая концентрация, М:
<i>Anguilla anguilla</i>	10^{-8} - 10^{-9}
<i>Salmo salar</i>	5×10^{-9}
<i>Salmo trutta</i>	5×10^{-6}
<i>Salvelinus alpinus</i>	5×10^{-6} - 5×10^{-7}
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	10^{-7}
<i>Ictalurus punctatus</i>	10^{-7} - 10^{-9} *
<i>Carassius carassius</i>	10^{-7}
<i>Cyprinus carpio</i>	2×10^{-7}
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	10^{-6}
<i>Acipenser baerii</i>	10^{-6}
<i>Coregonus clupeaformis</i>	10^{-8} - 10^{-10}
<i>Thunnus albacares</i>	10^{-11}
<i>Anguilla rostrata</i>	10^{-8} - 10^{-9}

Пороговые по концентрации растворы химических веществ, способных вызвать у рыб поведенческие реакции, не столь низкие и обычно колеблются в пределах от 10^{-6} до 10^{-9} М (табл. 5). Методы регистрации поведенческих ответов и используемые для этих целей аквариумные установки также весьма разнообразны. Основное требование к ним – их адекватность, т.е. соответствие особенностям биологии и поведения конкретного вида рыб, возрасту и состоянию подопытных особей, типу регистрируемой поведенческой реакции. Многие из установок представляют собой лабиринты с различным числом отсеков, в один из которых подается запаховый стимул (рис. 20). При использовании приемов, основанных на предварительной выработке у рыб условных рефлексов к запаховому веществу, пороговые концентрации могут приближаться или даже превышать величины, регистрируемые с помощью электрофизиологических методов. На примере угря *Anguilla anguilla* подобным способом установлена рекордная для рыб чувствительность к запахам – 0.5×10^{-18} мг/л для β -фенилэтилового спирта.

Следует отметить, что приведенные выше пороговые величины касаются чувствительности рыб к искусственным химическим веществам. Предполагается, что пороги для натуральных запаховых стимулов могут быть еще более низкими. К сожалению, экспериментальные подтверждения этой гипотезы отсутствуют из-за того, что точная химическая природа естественных запаховых сигналов рыб до настоящего времени остается невыясненной.

Какие-либо правила, характеризующие связь между структурой молекулы вещества и его запаховой эффективность, отсутствуют. Известно лишь, что среди свободных аминокислот более эффективными обонятельными стимулами чаще служат алифатические α -аминокислоты с короткой углеродной цепочкой. Более четким является правило, гласящее, что L-стереоизомеры аминокислот всегда эффективнее их D-энантиомеров. Незначительные структурные модификации в молекуле вещества, например, изменение положения какой-либо из функциональных групп (перенос аминогруппы из α - в β - положение в молекуле аминокислот), включение добавочной функциональной группы или

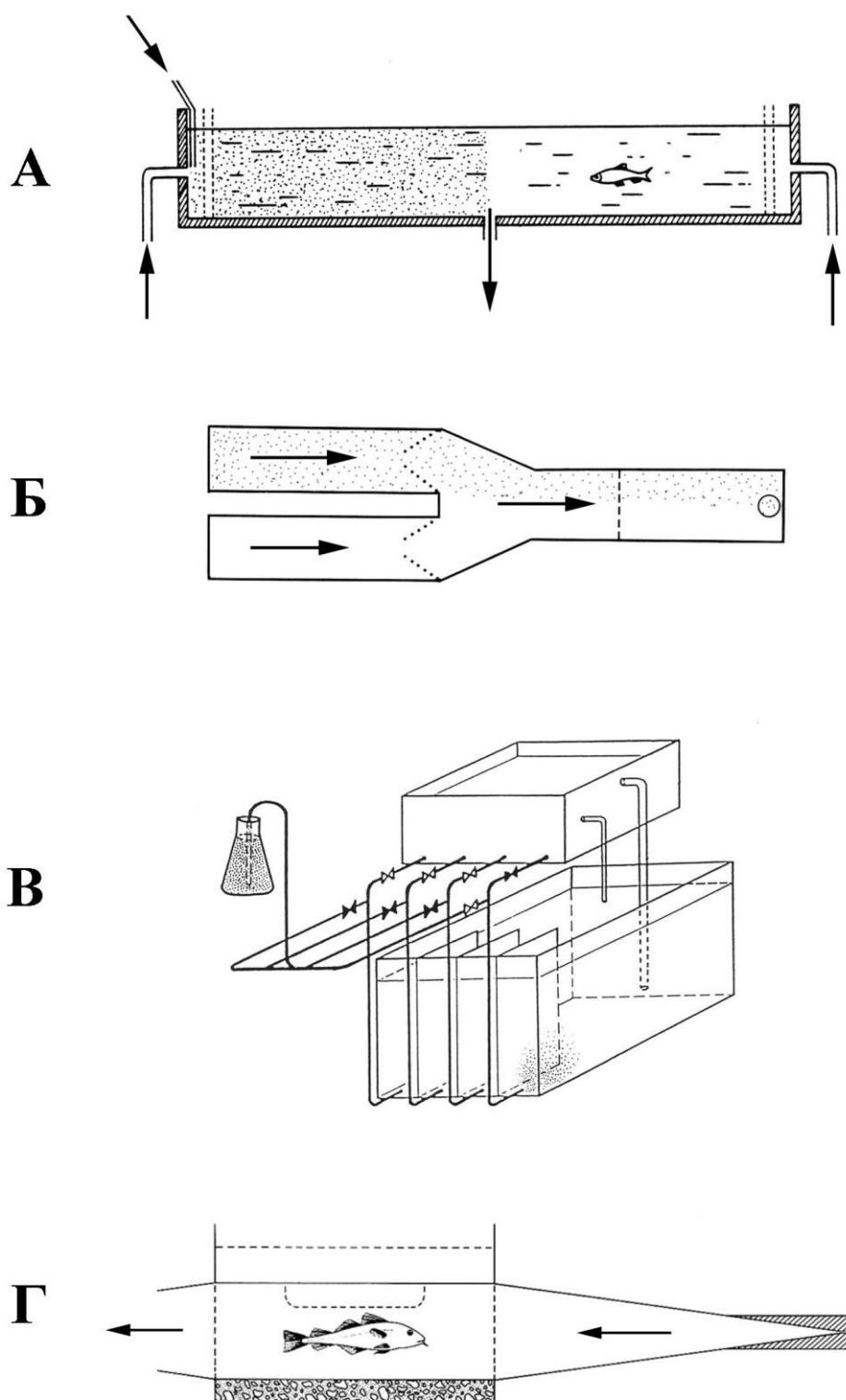


Рисунок 20. Аквариумные установки для изучения поведенческих реакций рыб на запаховые стимулы: А – установка с двумя встречными потоками; Б – Y-образный лабиринт с отсеками- ловушками; В – установка с 4-мя параллельными потоками; Г – проточный аквариум-ольфактометр.

исключение уже существующей, приводит к резким изменениям запаховой эффективности вещества. Простейшие дипептиды, образованные из двух высоко активных аминокислот, могут быть неэффективными. Замечено также, что **смеси веществ** могут обладать иной эффективностью, чем отдельные их компоненты. Результатом такого взаимодействия между веществами могут быть эффекты синергизма, аддитизма и антагонизма.

6.2. Обонятельные спектры

Для рыб обонятельными стимулами служит большой круг разнообразных химических веществ, а также различного рода экстракты, смывы, продукты внешней экскреции животных и растений и т.п. (рис. 21). В соответствие с широтой спектра воспринимаемых запаховых стимулов и уровнем

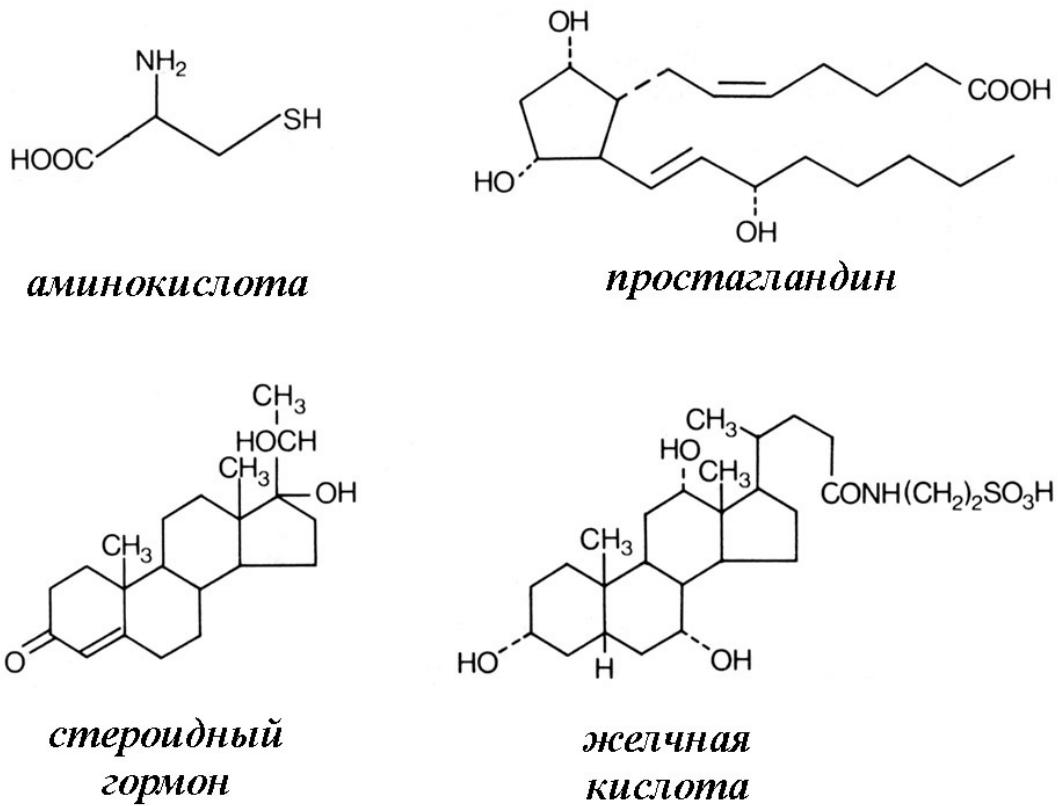


Рисунок 21. Типы химических соединений, служащих эффективными запаховыми стимулами для рыб.

чувствительности к этим стимулам рыб разделяют на две группы. К **макросматикам** относят тех рыб, которые реагируют на широкий круг запаховых стимулов и проявляют к ним высокий уровень обонятельной чувствительности. К **микросматикам** принадлежат рыбы, реагирующих лишь на ограниченный круг запахов. Однако чувствительность к ним может быть столь же высокой, как и у рыб-макросматиков. Иногда выделяют и промежуточную группу, так называемых **рыб-медиосматиков**. Понятия макро- и микросматии касаются не только рыб, но и других животных.

Обонятельные спектры характеризуются специфичностью при сравнении видов, далеких по систематическому положению или образу жизни. Так, аминокислоты цистеин, лейцин, глутаминовая и аспарагиновая являются чрезвычайно эффективными запаховыми раздражителями для сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* и молоди некоторых других лососевых рыб, но не обладают каким-либо действием на поведение осетровых рыб, фундулюса *Fundulus heteroclitus*, менидии *Menidia menidia*. Однако у близкородственных видов наблюдается значительное межвидовое сходство обонятельных спектров – практически полностью совпадают обонятельно-эффективные аминокислоты у 4-х представителей отряда *Siluriformes* – канальных сомиков *Ictalurus punctatus*, *I. catus*, *I. serracanthus* из семейства *Ictaluridae* и сома *Arius felis* из семейства *Ariidae* (электрофизиологический метод регистрации). Аналогичные результаты дали и поведенческие испытания, выполненные на 5-ти видах осетровых рыб: из 20 свободных аминокислот пищевую поисковую реакцию у русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, сибирского осетра *A. baerii*, севрюги *A. stellatus*, зеленого осетра *A. medirostris* и белуги *Huso huso* вызывает только глицин, а у некоторых из этих видов также и L-аланин (табл. 6). Основываясь на филогенетических связях осетровых рыб, выясненных с помощью кариологического анализа, можно прийти к важному выводу о том, что обонятельные спектры рыб весьма стабильны и сохраняются без изменений на

Таблица 6.

Интенсивность пищевой поисковой реакции (баллы) осетровых рыб на растворы свободных аминокислот (10^{-4} М) (из: Касумян, Тауфик, 1994).

Аминокислота	Русский осетр, <i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	Сибирский осетр, <i>Acipenser baerii</i>	Севрюга, <i>Acipenser stellatus</i>	Зеленый осетр, <i>Acipenser medirostris</i>	Белуга, <i>Huso huso</i>
Аланин	0.8*	0.5*	1.7	-	0
Аргинин	0	0	0	-	-
Аспарагин	0	0	0	-	-
Аспарагиновая кислота	0	0	0	-	-
Валин	0	0	0	-	-
Гистидин	0	0	0	-	-
Глицин	2.5*	2.6	1.2	1.4	0.5
Глутамин	0	0	0	-	-
Глутаминовая кислота	0	0	0	-	-
Изолейцин	0	0	0	-	-
Лейцин	0	0	0	-	-
Лизин	0	0	0	-	-
Метионин	0	0	0	-	-
Норвалин	0	0	0	-	-
Пролин	0	0	0	-	-
Серин	0	0	0	-	-
Тирозин	0	0	0	-	-
Треонин	0	0	0	-	-
Фенилаланин	0	0	0	-	-
Цистеин	0	0	0	-	-

Примечание. * - ответы рыб на растворы концентрацией 10^{-5} М.

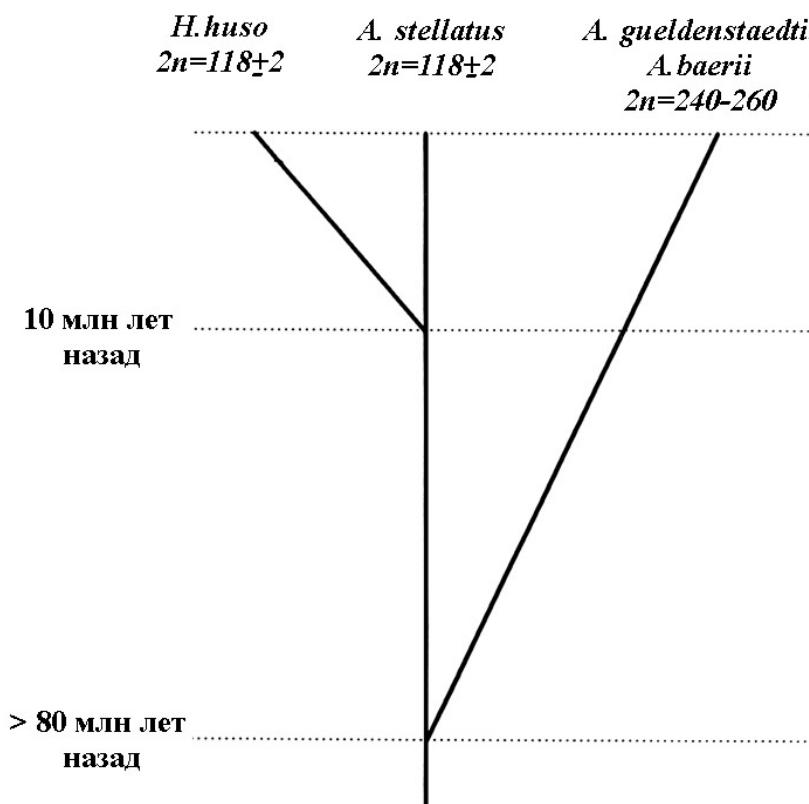


Рисунок 22. Схема филогенетических связей осетровых рыб (из: Васильев, 1985).

протяжении миллионов лет – более 80 млн. лет (рис. 22). У сомиков по ориентировочным оценкам специалистов эта цифра составляет 75-80 млн. лет.

6.3. Адаптация

Обонятельная система характеризуется медленной адаптацией к действующему запаховому стимулу. Благодаря этому свойству запаховые раздражители сохраняют свое сигнальное значение в течение длительного времени, что важно для точной ориентации рыб на источник запаха или для направленного перемещения рыб по запаховому коридору в течение длительного времени, как это происходит, например, при миграциях. Адаптация обонятельной системы к какому-нибудь одному запаховому стимулу может не влиять на чувствительность к другим веществам.

Сохранению сигнальных свойств вещества и возможности для рыб идти к источнику запаха способствует и характер распространения запаха в водной

среде. Запаховый шлейф даже в относительно ламинарном потоке имеет сложную внутреннюю структуру за счет хаотического чередования участков, резко различающихся по концентрации запахового вещества. Это приводит к тому, что при следовании по запаховому коридору интенсивность стимула, воздействующего на обонятельные рецепторы, колеблется в большом диапазоне. Согласно результатам специальных исследований в таких условиях адаптация рецепторов к действующему стимулу происходит значительно медленнее.

6.4. Дистантность и механизмы обонятельной ориентации

Способность воспринимать и реагировать на следовые концентрации запаховых веществ, а также медленная к ним адаптация обонятельной системы позволяет рыбам получать информацию, источник которой находится на значительном удалении. По некоторым оценкам, обоняние обладает наибольшей дистантностью действия по сравнению с другими сенсорными системами (табл. 7). Большой дистантности действия запаховых стимулов способствует относительно высокая продолжительность сохранения запахового шлейфа из-за таких особенностей водной среды, как наличие устойчивых по направленности течений и хорошо выраженной вертикальной стратификации. Выполненные наблюдения показывают, что с помощью обоняния рыбы могут определять присутствие и находить запаховую приманку, удаленную на десятки и даже сотни метров. Лимонные акулы *Negaprion brevirostris* в условиях близких к естественным (в большой изолированной от океана лагуне) следовали только по запаховому следу непрямолинейной траектории, если приманка находилась от них на расстоянии свыше 17 м. Тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*) выбирают нерестовые реки по запаху родных нерестилищ, расположенных от устья на многие десятки и сотни километров вверх по течению.

Таблица 7.

Участие сенсорных систем в обнаружении рыбами кормовых объектов, располагающихся на различном от них расстоянии (по Павлов, Касумян, 1990):

Дистанция, м	Сенсорные системы
свыше 100	– обоняние
100-25	– обоняние, слух
25-5	– обоняние, зрение, слух
5-1	– зрение, обоняние, слух
1-0.25	– зрение, слух, боковая линия, обоняние
менее 0.25	– зрение, боковая линия, электрорецепция, наружная вкусовая чувствительность, общее химические чувство, осязание
0	– наружная и внутривенная вкусовая чувствительность, осязание

Способность рыб быстро и безошибочно обнаруживать источник запаха зависит не только от уровня обонятельной чувствительности и длительности адаптации к запаховому стимулу, но и от гидродинамических особенностей среды. При наличии потока рыбы значительно легче находят источник привлекающего запаха, например запаха пищи; при отсутствии течения на это требуется гораздо больше времени. При этом, как показали наблюдения за поведением глубоководных рыб в естественной обстановке, чем выше скорость течения, тем быстрее и точнее они обнаруживают запаховую приманку. Другой особенностью многих естественных водоемов, облегчающей обонятельную ориентацию рыб, является вертикальная стратификация, наличие относительно устойчивых горизонтальных слоев, различающихся по температуре, солености или по скорости и направлению перемещения (рис. 23).

Скорость течения

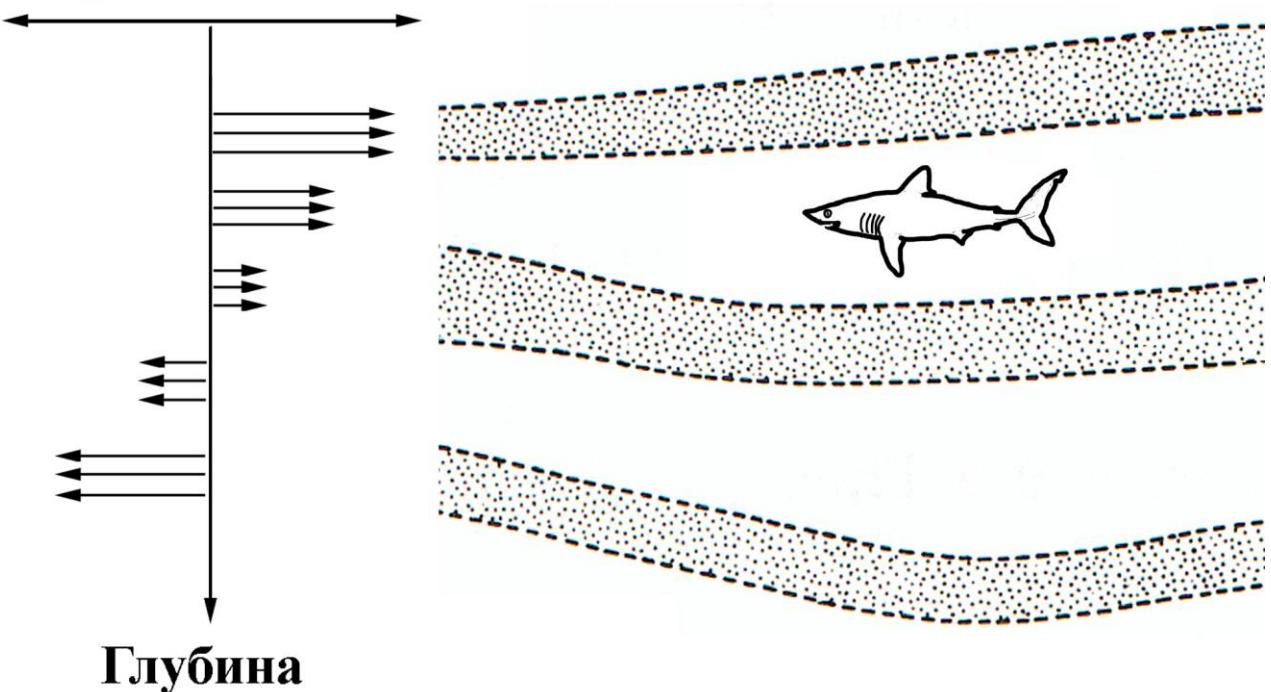


Рисунок 23. Схема возможных горизонтальных течений в водоеме, их направление и относительная скорость.

Считается, что механизмом ориентации рыб на источник запаха в условиях потока служит **клинотаксис**, когда следование рыб против течения навстречу запаху происходит благодаря сравнению концентрации стимула через определенные временные интервалы. Именно таким способом происходит направленное перемещение рыб по градиенту запаха, т.е. из зон с низкой концентрацией в зоны с высокой концентрацией. В стоячей воде ориентация осуществляется преимущественно за счет **тропотаксиса**, т.е. за счет сравнения концентраций привлекающего стимула в правом и левом органах обоняния. В реальных условиях, при поиске источника запаха рыбы, по-видимому, используют оба этих механизма ориентации. Это подтверждают эксперименты на акуле-молоте *Sphyraena tiburo*, выполненные в круглом бассейне. На голове

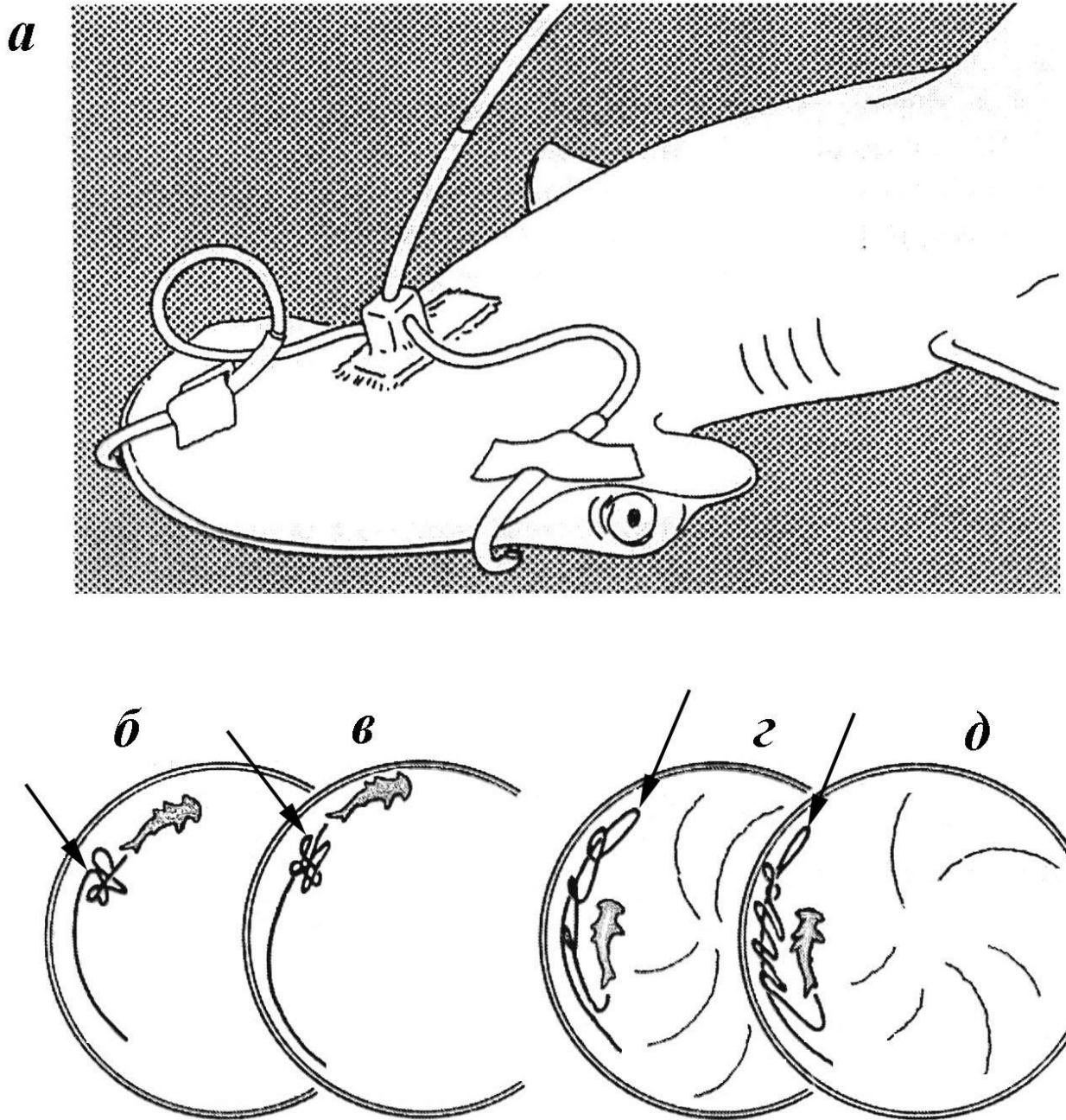


Рисунок 24. Поведение малой молот-рыбы *Sphyraна tiburo* при различных способах стимуляции пищевым запахом – экстрактом голубого краба *Callinectes sapidus*. *а* – устройство для подачи запаха в орган обоняния; *б* и *в*, и *г* и *д* – перемещения рыб соответственно в стоячей воде и при наличии кругового течения; *б* и *г* – при подаче стимульного раствора в воду; *в* и *д* – при подаче стимульного раствора в орган обоняния (уни- или билатеральная стимуляция).

Стрелки указывают положение рыбы в момент подачи запахового стимула (из: Johnsen and Teeter. 1985).

рыб закрепляли специальное устройство (2.4x0.8x1.0 см), которое позволяло по тонким трубкам подавать раздельно в правую и левую ноздри требуемый объем экстракта голубого краба *Callinectes sapidus* (рис. 24). Рыбы в бассейне постоянно перемещались по кругу вдоль стенки бассейна, как при наличии кругового течения, так и при его отсутствии. При отсутствии течения рыбы в ответ на подачу в бассейн 10 мл экстракта задерживались в запаховой зоне и начинали совершать здесь короткие поисковые перемещения. Таким же образом проявлялась реакция рыб и на одновременную подачу в обе ноздри 0.5 мл экстракта. При наличии кругового течения (15 см/сек) реакция рыб на внесение 10 мл экстракта в бассейн была более сложной и выглядела иначе: попав в запаховую зону (которая перемещалась вместе с потоком в виде постепенно размывающегося пятна) рыбы продолжали следовать вперед и поэтому быстро выходили за его пределы. Развернувшись, они начинали плыть вниз по течению до тех пор, пока вновь не достигали запахового пятна. Перемещаясь быстрее, чем скорость потока рыбы уходили вперед за пределы запаха, поэтому они разворачивались и начинали вновь плыть на встречу потоку пока не входили в запаховое пятно. Такое поведение повторялось до тех пор, пока концентрация запаха в пятне не снижалась ниже пороговой величины. Аналогичным образом выглядела реакция рыб при подаче 0.5 мл экстракта в обе ноздри. При подаче запаха только в одну из ноздрей поворот (учитывались повороты более чем на 20°) происходил всегда в сторону органа, в который подавался запах, а не чистая морская вода, или если в орган подавался экстракт более высокой концентрации (перепад концентраций – 50%).

Определение рыбами верного направления движения при длительном следовании по запаховому коридору к удаленному источнику запаха, например, при миграциях, достигается благодаря характерным особенностям поведения рыб в этот период. Детальные наблюдения за мигрирующими к нерестилищам лососями показали, что при подходе к устьям нерестовых рек лососи придерживаются определенного слоя воды, периодически совершая кратковременные выходы за его пределы (рис. 25). Предполагается, что таким

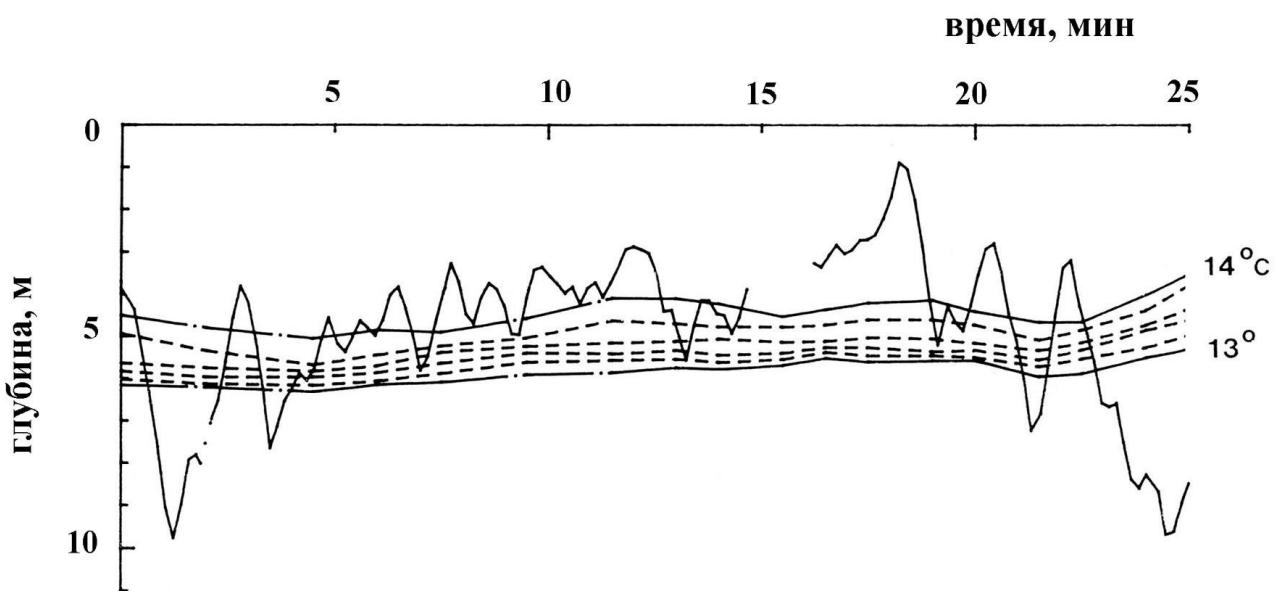


Рисунок 25. Вертикальные перемещения атлантического лосося *Salmo salar* в прибрежной зоне при подходе к устью нерестовой реки. Пунктирными линиями показаны изотермы с шагом в 0.2° между 13° и 14°C (из: Døving et al., 1994).

образом рыбам удается контролировать свое положение в пространстве и не терять зону, в которой концентрация запаха максимальна. Одним из возможных механизмов ориентации в этом случае может быть тропотаксис. Однако унилатеральная обонятельная депривация не приводит к каким-либо нарушениям в поведении и ориентации мигрирующих лососей. Потерю ориентации вызывает лишь полное выключение обонятельной системы.

В реках, особенно в местах впадения крупных притоков, отмечаются горизонтальные зигзагообразные перемещения мигрирующих лососей. Такое плавание дает возможность мигрирующим вверх по течению рыбам придерживаться тех участков потока, которые несут запах родного нерестилища.

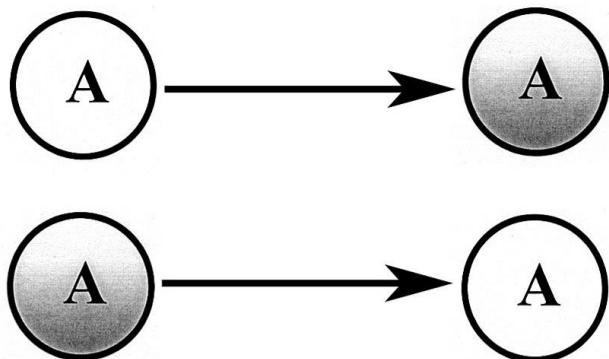
7. ХИМИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ

7.1 Классификация химических сигналов

Химические сигналы, на которые рыбы способны реагировать, весьма разнообразны. Согласно классификации, принятой для всех животных, химические сигналы, регулирующие взаимоотношения между представителями одного и того вида – конспецификами, называют **феромонами**. Взаимоотношения между представителями разных видов регулируются **кайромонами** и **алломонами**. Кайромонами называют такие межвидовые запахи, которые несут полезную информацию для реципиентов сигнала. Если же химический сигнал вызывает поведенческий ответ, полезный не для особей-реципиентов запаха, а для его производителя, то в этом случае такие сигналы называют алломонами (рис. 26). В пределах этих групп химические сигналы подразделяют на половые феромоны, феромоны и кайромоны тревоги, феромоны стресса (испуга), феромоны-маркеры территории и т.п. Некоторые из запаховых стимулов, например, поверхностные смывы с прилегающих к нерестовым рекам участков суши, которые могут, как предполагается, формировать запах родного нерестилища для лососевых рыб, не попадают под определение феромонов или кайромонов и алломонов.

Среди химических сигналов, также как и среди сигналов других модальностей, выделяют **сигналы-релизеры** и **сигналы-праймеры**. Сигналы-релизеры после их рецепции животным вызывают у него быстро развивающийся поведенческий ответ, имеющий относительно небольшую латентность. Сигналы-праймеры вначале запускают, как правило, сложные эндокринные процессы, в результате которых происходит выработка физиологически активных веществ, которые в свою очередь инициируют соответствующие изменения метаболических и регуляторных процессов. Это приводит к сдвигам в обмене веществ и интенсивности дыхания, к изменениям в пигментации тела рыб, развитию стресса и т.п.

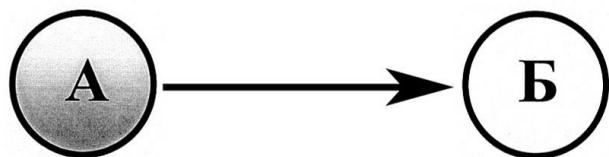
Феромоны



Кайромоны



Алломоны



Продуцент химического сигнала

Реципиент химического сигнала

Рисунок 26. Типы химических сигналов, регулирующих внутри- и межвидовые связи у животных. **А** и **Б** – виды, между особями которых осуществляется хемокоммуникационная связь; затемненный круг означает участника коммуницирующей пары, для которого эта связь ведет к позитивному эффекту.

7.2. Источники запаховых веществ

У наземных животных запахи производятся, как правило, специальными железами. У подавляющего числа рыб такие морфологические образования отсутствуют.

Большинство запаховых веществ рыб представляют собой так называемые экзометаболиты, или внешние метаболиты. Они поступают в

окружающую среду в результате жизнедеятельности рыб – вместе с мочой и фекалиями или экскретируются через кожные покровы, переходя вначале в кожную слизь, а затем в воду. Предполагается, что экскреция некоторых запаховых веществ может происходить и через жаберный эпителий. В составе экзометаболитов выделяются сигнальные вещества, свидетельствующие о видовой, популяционной и индивидуальной принадлежности особи, о ее поле и стадии зрелости половых продуктов, о стрессовом состоянии, иерархическом статусе. Экзометаболиты могут использоваться рыбами для химического маркирования территории. К сигналам-экзометаболитам принадлежат половые феромоны, феромон стресса, кайромоны тревоги и мн. др.

Источником некоторых из половых феромонов служат половые жидкости – овариальная и семенная, поступающие в воду в момент нереста при вымете половых продуктов. У самцов некоторых рыб (у клариевого сома *Clarias gariepinus*) половые феромоны содержатся в секрете семенных пузырьков – специальных структур мочеполовой системы этих рыб.

Существуют запахи (феромон тревоги), которые депонируются в специальных эпителиальных клетках кожи (колбовидные клетки). Выход в воду этих веществ возможен только при повреждении кожных покровов рыб, например, при схватывании жертвы хищником. У погибших рыб эти вещества выходят в воду самопроизвольно в результате потери клеточными мембранами полупроницаемых свойств; наиболее интенсивно самопроизвольный выход феромона тревоги происходит в первые часы после гибели рыб.

У представителей рода *Pardachirus* (сем. *Soleidae*) имеются специальные железы, располагающиеся у основания спинного и анального плавников и открывающиеся наружу многочисленными порами. Секрет, вырабатываемый этими железами, обладает репеллентными свойствами для рыб-ихтиофагов, питающихся этими мелкими прибрежными рыбами. В целом, наличие специальных желез, секретирующих запаховые сигналы нетипично для рыб.

7.3. Природа химических сигналов

Если для наземных животных имеются ограничения на размер запаховых молекул, определяемые требованием их летучести (молекулярная масса летучих веществ не превышает 300-400 Да), то для запаховых сигналов рыб и других обитателей водной среды такого ограничения нет. Поэтому химическими сигналами рыб могут служить вещества, имеющие как небольшой размер молекулы, так и крупные, высокомолекулярные соединения с молекулярной массой до 10.000 Да и выше. Единственное требование к таким веществам – растворимость в воде, причем она не обязательно должна быть высокой, поскольку благодаря хорошо развитой у рыб обонятельной чувствительности они способны воспринимать даже следовые концентрации сигнальных веществ.

Таким требованиям отвечают самые разнообразные химические соединения. Это является основной причиной того, что идентификация химической структуры естественных химических сигналов рыб и других гидробионтов остается сложной, трудно решаемой проблемой, значительно труднее, чем для наземных животных. Для насекомых, в частности, уже выяснена химическая природа нескольких сотен феромонов, многие из них синтезируются искусственным путем и широко применяются человеком в практике. Необходимо отметить, что так было не всегда – за работы, связанные в том числе и с идентификацией первого феромона насекомых – полового феромона тутового шелкопряда, оказавшегося многоатомным спиртом бомбиколом, была присуждена Нобелевская премия (A.Butenandt, 1959 год). Естественные запаховые сигналы у рыб, по-видимому, как и у высших позвоночных, представляют собой многокомпонентные по составу смеси веществ. Это делает проблему идентификации еще более сложной. До настоящего времени природа ни одного из естественных химических сигналов рыб, к сожалению, не выяснена окончательно. Усилия по определению природы некоторых из химических сигналов рыб, например, феромона тревоги

карповых рыб, продолжаются уже более 60 лет, в этих работах в разные годы принимали участие специалисты Германии, России, Швейцарии, Канады, Норвегии, США.

8. РОЛЬ ОБОНИЯНИЯ В ПОВЕДЕНИИ РЫБ

Обоняние участвует в регуляции практически всех форм поведения. Во многом это связано с обитанием рыб в водной среде, в которой восприятие стимулов других модальностей, прежде всего зрительных, затруднено. Диффузия химических веществ в воде происходит медленно, что способствует длительному сохранению запахового следа. С помощью течений, турбулентность которых не столь выражена как в воздушной среде, запахи в воде могут распространяться на большие расстояния. Еще одним преимуществом обонятельного способа коммуникации является возможность передачи с помощью химических сигналов неограниченного объема информации, начиная от общей и заканчивая узко специфичной. Это достигается за счет той легкости, с которой с помощью эндогенных химических веществ могут быть созданы бесчисленные их комбинации, различные по сложности, составу и концентрации входящих в них веществ.

Запахи регулируют такие формы поведения как пищевое, нерестовое, родительское, оборонительное, миграционное, социальное, территориальное. Во многих случаях обоняние является **ведущим органом чувств**, т.е. оно в полной мере определяет саму возможность реализации поведенческих реакций или сложного поведенческого репертуара вида. Так, например, **обонятельная депривация** (лишение обонятельной чувствительности путем блокирования поступления воды в орган обоняния, каутилизации обонятельной розетки, обработки обонятельного эпителия детергентами или солями тяжелых металлов, перерезки или удаления участка обонятельного нерва или обонятельного тракта, экстирпации обонятельных луковиц и т.п.) у многих рыб

затрудняет или делает невозможным нерест, поиск пищи, проявление хоминга, поддержание внутригрупповой иерархической структуры и т.п. Наиболее многообразно участие обонятельной рецепции в осуществлении рыбами внутривидовых взаимоотношений – внутривидовых коммуникаций.

8.1. Запах вида, популяции, индивидуума

Еще в ранних исследованиях было обнаружено, что рыбы выделяют в воду вещества, создающие так называемый **запах вида** и позволяющие им с помощью обоняния отличать конспецификов от особей других видов. Запахи, продуцируемые рыбами, характеризуются не только видовой, но и популяционной и индивидуальной специфичностью, что дает рыбам возможность различать представителей разных популяций, а также отдельных индивидуумов. На примере территориальных рыб и рыб с хорошо развитыми иерархическими взаимоотношениями показано, что индивидуальные химические сигналы, источником которых могут быть кожная слизь и моча, несут информацию об иерархическом ранге партнера по группе, его физиологическом состоянии (стрессе), половой принадлежности и степени зрелости половых продуктов, возрасте и размерах тела. Обонятельная депривация приводит к потере рыбами способности получать эту информацию.

Видовые запахи обладают аттрактивным эффектом для рыб, ведущих стайный образ жизни. Однако такое действие проявляется не всегда и в некоторых случаях, как это установлено на примере трески *Gadus morhua*, может варьировать от аттрактивного до репеллентного в зависимости от концентрации запаха или от образа жизни, присущего рыбам в данный момент их жизненного цикла.

8.2. Репродуктивное поведение

Использование химической сигнализации для реализации рыбами репродуктивного поведения показано для всех исследованных в этом отношении видов. Рыбы по запаху отыскивают готовых к нересту половых партнеров, определяют у них зрелость половых продуктов, с помощью запахов происходит стимуляция созревания и синхронизация нереста. В наибольшей мере половые запахи используются самцами рыб, участие химической сигнализации в поведении самок проявляется реже или слабее.

Чувствительность к половым феромонам проявляют рыбы, различные по систематике и образу жизни. Даже для рыб-микросматиков, у которых спектр воспринимаемых запахов крайне невелик и отсутствуют реакции на многие, в том числе и пищевые химические раздражители (щука, колюшки и др.), половые феромоны служат высокоэффективными ольфакторными стимулами.

Интенсивные исследования последних лет установили, что в химической регуляции размножения и полового поведения рыб участвует целый комплекс половых феромонов праймерного и релизерного действия. Каждый из половых феромонов направлен на обеспечение конкретных звеньев сложной последовательности поведенческих актов и физиологических изменений, связанных с финальными стадиями созревания и нереста рыб.

Наиболее исследованной в этом отношении является золотая рыбка *Carassius auratus*, которая служит очень удобным лабораторным объектом при исследовании половых феромонов рыб. Большинство из половых феромонов, регулирующих репродуктивное поведение у золотой рыбки, поступают в воду вместе с мочой, порции которой регулярно выделяются самками (рис. 27). До наступления овуляции яйцеклеток самками золотой рыбки вырабатывается $17\alpha,20\beta$ -дигидропрогестерон, который попадая в воду служит половым преовуляторным феромоном, обладающим праймерным эффектом – он вызывает у самцов увеличение уровня гонадотропного гормона в крови, что,

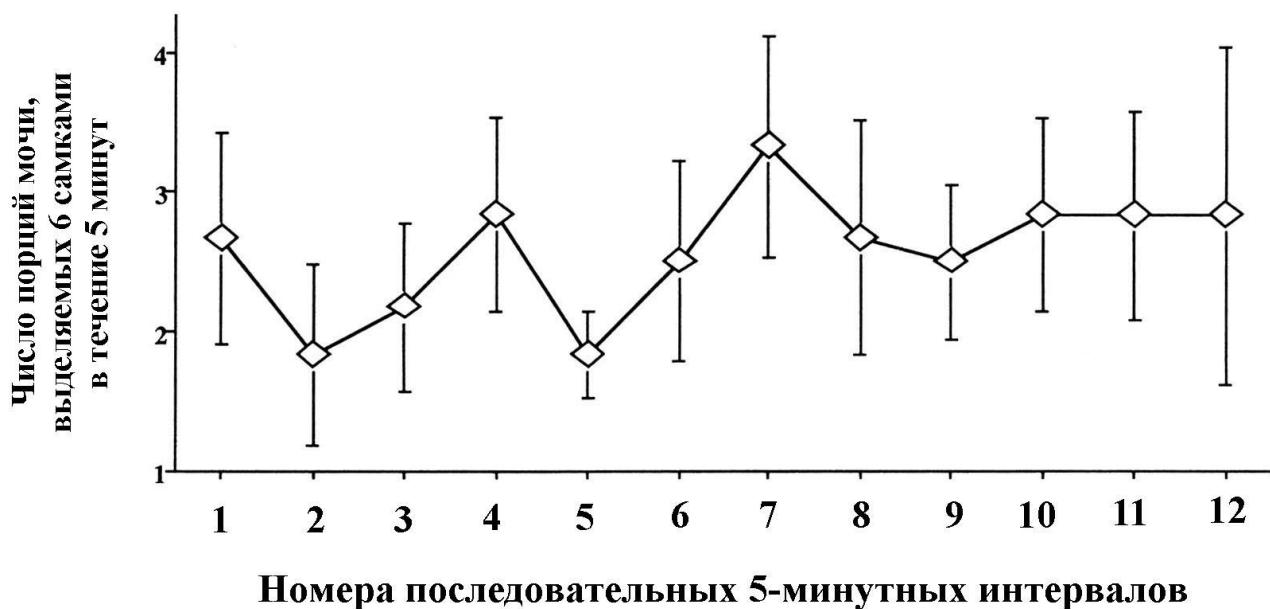


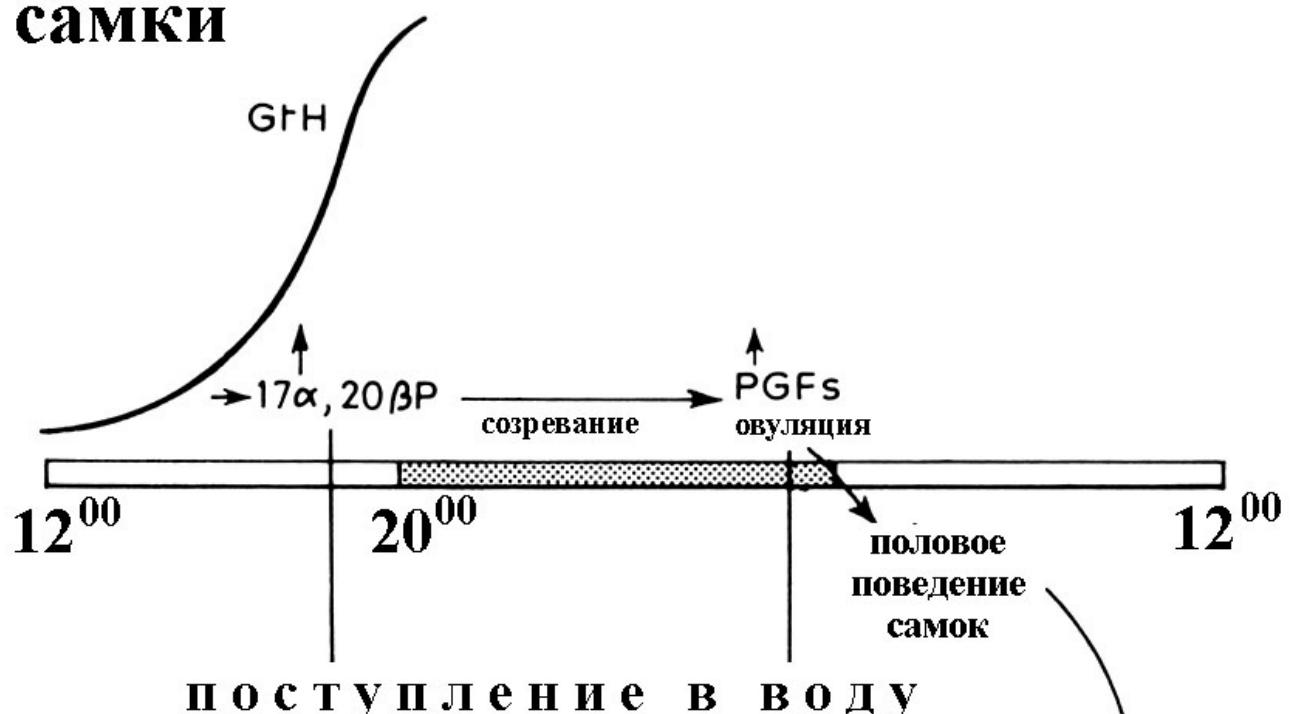
Рисунок 27. Динамика выделения мочи зрелыми самками золотой рыбки *Carassius auratus* (из: Appelt, Sorensen, 1999).

как следствие, приводит к увеличению продуцирования самцами спермы (рис.28).

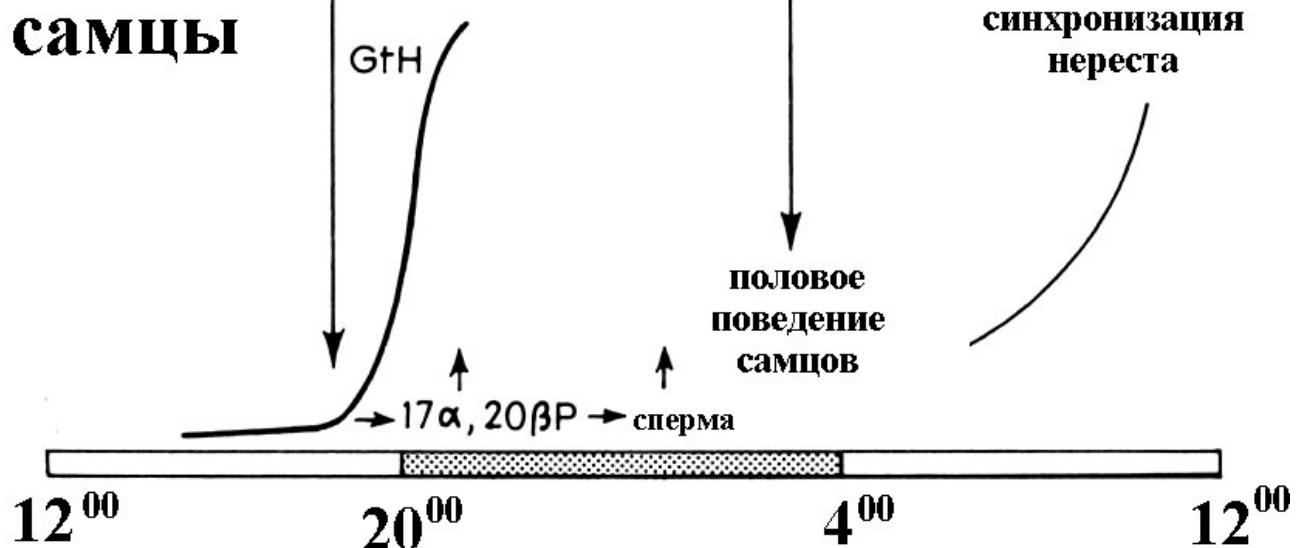
Другой половой феромон начинает выделяться самками золотой рыбки позже, при овуляции, он вызывает у самцов поведение ухаживания. Этот феромон является химическим сигналом релизерного действия. Предполагается, что существует еще один постовуляторный релизерный половой феромон, который попадает в воду в момент вымета самкой икры или непосредственно перед этим и вызывает выброс спермы у самца. Назначение этого полового феромона – синхронизировать нерест у половых партнеров. По своей химической природе половые феромоны рыб представляют собой комплексные смеси, одними из активных компонентов которых являются стероидные гормоны или их производные, а также простагландины (рис. 21).

Половые феромоны характеризуются видовой специфичностью и могут участвовать в репродуктивной изоляции близких видов и даже отдельных

самки



самцы



Время суток, часы

Рисунок 28. Участие половых феромонов в регуляции репродуктивного поведения у золотой рыбки *Carassius auratus* (схема) (из: Sorensen, 1992).

популяций одного вида. Так, на примере жилой (пресноводной) и проходной форм симы *Oncorhynchus masou*, обладающих сходной экологией размножения показано, что для самцов высокоэффективными стимулами нерестового поведения были только те запаховые стимулы, которые продуцировались зрелыми самками своей формы.

Вместе с тем, половые феромоны характеризуются и значительной межвидовой эффективностью, как это продемонстрировано на примере осетровых рыб – раствор овариальной жидкости, взятой от самок русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, вызывал репродуктивное поведение не только у самцов своего вида, но и у самцов севрюги *A. stellatus*.

Как уже отмечалось выше, феромональная регуляция полового поведения присуща всем исследованным видам рыб. Но особое значение этот способ поиска и взаимодействия между нерестовыми партнерами имеет для рыб, у которых в силу их образа жизни, функция необонятельных сенсорных систем, прежде всего зрительной, ограничена. С помощью теоретических построений это положение было продемонстрировано на примере мелкой короткоцикловой мезопелагической рыбы – быстрого топорика *Argyropelecus hemigymnus* (семейство топориковых *Sternopychidae*, отряд *Stomiiformes*). Зрелые особи этих рыб имеют длину тела около 30 мм и населяют океанические глубины от 200 до 600 м. Орган обоняния у самцов топориков морфологически развит гораздо сильнее, чем у самок. Сложные математические расчеты позволили определить время, которое самцы этих рыб могут затрачивать на обнаружение и поиск зрелой самки, пользуясь для этого зрением или обонянием. Расчеты строились на ряде допущений, основанных на знании биологии и поведения топориков и на данных, известных для половых феромонов рыб. Допущения были следующими: 1) средняя плотность популяции самцов этих рыб составляет около $3 \times 10^{-5}/\text{м}^3$; 2) скорость плавания самцов до и после получения сигнала о присутствии самки равна 1.5 и 3.0 см/с соответственно; 3) самка в период эмиссии полового феромона занимает стационарное положение и выделяет в течение одного цикла 2×10^{14} молекул феромона;

4) чувствительность самцов к феромону равна $2 \times 10^{10}/\text{м}^3$; 5) запах распространяется равномерно в пределах 10 см горизонтального слоя воды. Расчеты показали, что при таких допущениях самец топорика в 90% случаев получит сигнал о присутствии самки уже через 1-2 часа после начала эмиссии ею полового феромона, а найдет самку в течение последующих 30 минут, если запах был обнаружен им на расстоянии 20 м от самки. Если самец топорика полагался бы только на зрение (радиус зрения принят равным 1 м), то нахождение неподвижной самки ему потребовалось бы 8 дней непрерывного поиска или 5-6 дней, если самка будет плавать случайным образом (невекторизированные перемещения).

8.3. Взаимоотношения между родителями и потомством

Химическая сигнализация участвует в регуляции другой близкой к репродуктивной форме внутривидовых взаимодействий – взаимоотношений между родителями и их потомством. Различные формы таких взаимоотношений проявляют многие виды рыб. Для цихлид, охраняющих свой выводок, вода из-под собственной молоди стимулирует проявление элементов поведения, связанных с заботой о потомстве. Сигнальная значимость запаха молоди сохраняется в течение всего времени проявления заботы о потомстве вплоть до распада так называемой семейной группы. Самцы трехглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* не способны по запаху отличать собственную молодь от молоди из другого выводка, но легко распознают запах икры из охраняемого ими гнезда и отличают его от запаха «чужой» икры.

8.4. Оборонительное поведение

Запаховая регуляция этого типа поведения осуществляется несколькими естественными химическими сигналами опасности.

Одним из таких сигналов является **феромон тревоги**, который содержится в специальных эпидермальных клетках кожи (колбовидные клетки) и попадает в воду при повреждении кожных покровов жертвы хищником. Поведенческий ответ на этот сигнал опасности выражается в насторожении рыб, а затем в стремительном уходе и затаивании. Вместе с поведенческим эффектом, у рыб происходят и глубокие физиологические сдвиги по типу стрессовых. В течение длительного времени рыбы избегают посещать те участки биотопа, где они сталкивались с этим запахом.

Этот феномен свойственен большому числу преимущественно мелких пресноводных рыб различной систематики. Реакция на феромон тревоги врожденная, т.е. не требует предварительного обучения рыб. Рыбы, ведущие разный образ жизни реагируют на феромон тревоги по-разному, что позволяет выделять **экологические стереотипы** реагирования на этот химический сигнал опасности (стереотипы реагирования донных рыб, рыб пелагиали, рыб зарослей и укрытий). Адаптивный смысл оборонительной реакции, вызываемой феромоном тревоги, заключается в повышении относительной защищенности рыб-жертв при гибели одного из членов группы.

Раннее обнаружение хищника и уход рыб в безопасные участки достигается благодаря другому химическому сигналу опасности – **кайромону тревоги**. Кайромон тревоги постоянно выделяется в воду хищными рыбами, основным источником кайромона тревоги служит кожа и слизь этих рыб. Поведенческая реакция мирных рыб на запах хищника напоминает реакцию на феромон тревоги, но отличается несколько меньшей латентностью проявления. Воспринимая этот запах, мирные рыбы получают информацию о присутствии хищника и покидают опасный для их жизни участок водоема. Установлено, что запах хищников-засадчиков обладает более сильным отпугивающим действием,

чем хищников-угонщиков. Кайромон тревоги кроме релизерного эффекта, обладает и праймерным действием, вызывая, например, изменение пигментации рыб, как это происходит у гольяна *Phoxinus phoxinus*, у которого при предъявлении запаха щуки *Esox luceus* на боковой поверхности тела появляется черная продольная контрастная полоса.

Исследованиями последних лет обнаружено, что у рыб в химической сигнализации об опасности принимает участие еще один тип запаховых раздражителей, обладающих репеллентными свойствами – так называемый **феромон стресса**. Было установлено, что стрессирование подопытных рыб приводит к заметному усилению репеллентного действия продуцируемых ими экзометаболитов. Предполагается, что выделяющиеся при этом отпугивающие вещества не идентичны веществам, определяющим собственно запах вида.

Сильный репеллентный эффект на мигрирующих к местам нереста тихоокеанских лососей оказывает водный смыв с кожи млекопитающих, в частности медведей. Этот химический сигнал получил название **«фактор звериной шкуры»** (согласно классификации химических сигналов он относится к группе кайромонов). Присутствие в воде этого запаха может задерживать нерестовый ход тихоокеанских лососей в реке на довольно длительное время и в некоторых случаях используется для временной остановки миграции рыб. Предполагается, что основным действующим компонентом запаха является аминокислота L-серин.

К числу естественных репеллентов рыб, которые относятся к группе алломонов, т.е. к межвидовым сигналам, «полезным» для продуцентов запаха, относится специальный секрет мраморной павлиньей солеи *Pardachirus marmoratus*. Молочного цвета секрет у этих мелких прибрежных рыб вырабатывается железами, расположенными в основании спинного и анального плавников. У крупных мраморных солей (длиной около 20 см) общий объем секрета достигает 2 мл. Поры, через которые он выделяется, сосредоточены в передней (ростральной) части этих плавников. Общее число пор превышает 200. В воду секрет поступает при испуге рыб и оказывает репеллентное

действие на акул – нападая на жертву они никогда не схватывали живых солей, тогда как рыбы других видов, также служившие наживкой для яруса, заглатывались акулами практически мгновенно. Схватывание солей могло происходить только по прошествии многих часов после смерти или после удаления слизи с поверхности тела. Отпугивающий эффект проявлялся как в искусственных условиях (в бассейнах), так и при натурных испытаниях в море. Репеллентную реакцию демонстрировали акулы разных видов и некоторые из мурен.

Активный компонент этого секрета, получивший название пардаксин (от *Pardachirus*), представляет собой небольшой пептид, составленный из 33 аминокислот и напоминающий по своим фармакологическим и иным свойствам мелиттин – основной компонент пчелиного яда. В последствии на примере другого представителя этого рода солей – *Pardachirus pavoninus* выяснилось, что секрет может содержать не один, а три разных пардаксина, имеющих одинаковое количество аминокислотных остатков. Все они обладают свойствами поверхностно-активных веществ – сурфактантов. В составе секрета *P. pavoninus* было найдено также несколько стероидоподобных моноглюкозидов, названных павонинами, которые вызывают не только репеллентный эффект, но и оказывают токсическое и гемолитическое действие.

Обнаружение этого естественного репеллента акул привлекло большое внимание, поскольку долгие попытки создания искусственного противоакульего отпугивающего средства закончились неудачей несмотря на то, что для решения этой важной проблемы были привлечены большие силы и средства. Необходимость поиска или создания противоакульего репеллента впервые возникла в США, сразу же после вступления страны во Вторую Мировую войну. Скорейшему решению этой проблемы уделялось большое внимание со стороны правительства США, прежде всего военно-морского флота и воздушных сил. Дело в том, что страх подвергнуться нападению акул при авариях или во время боевых действий на море был очень велик среди военных моряков и летчиков несмотря на то, что реальная угроза на самом деле

была не столь высока. Так, например, в 2000 году, который был признан рекордным за всю историю регистраций, число нападений акул на человека было менее 100, причем далеко не все эти нападения закончились летальным исходом.

Первые эксперименты, направленные на поиск противоакульего репеллента были начаты в известном Океанографическом институте в Вудс-Холле, а затем в более широком масштабе – на Багамских и Гавайских островах в условиях максимально приближенных к естественным. Испытаниям были подвергнуты самые разнообразные искусственные вещества, а также натуральные экстракты, смывы, биологически активные вещества, отравляющие и раздражающие химические агенты. Однако все эти вещества либо не обладали необходимым действием, либо были слабо эффективными. Наиболее сильный репеллентный эффект был получен при использовании экстракта протухшего мяса акул (после 4-6 дней хранения мяса при 20°C). Химические анализы обнаружили в нем большое количество уксусной кислоты и ионов меди. Это послужило основой создания репеллента под названием “Shark Chaser” («Истребитель акул»), представляющего собой смесь из ацетата меди (20%) и красителя нигрозина (80%). К сожалению, эффективность репеллента была недостаточно высокой, а часто, например, во время пищевого возбуждения акул, его отпугивающее действие не проявлялось вовсе. Все попытки создания более надежного отпугивающего средства против акул к успеху не привели и постепенно эти работы были прекращены.

8.5. Пищевое поведение

Большая дистантность действия обонятельной рецепции делает эту сенсорную систему исключительно важной в получении рыбами информации о присутствии корма и выбора направления для его поиска. У многих видов рыб, прежде всего с недостаточным развитием зрения (донные, ночные, глубоководные и некоторые другие рыбы), дальний и ближний поиск добычи,

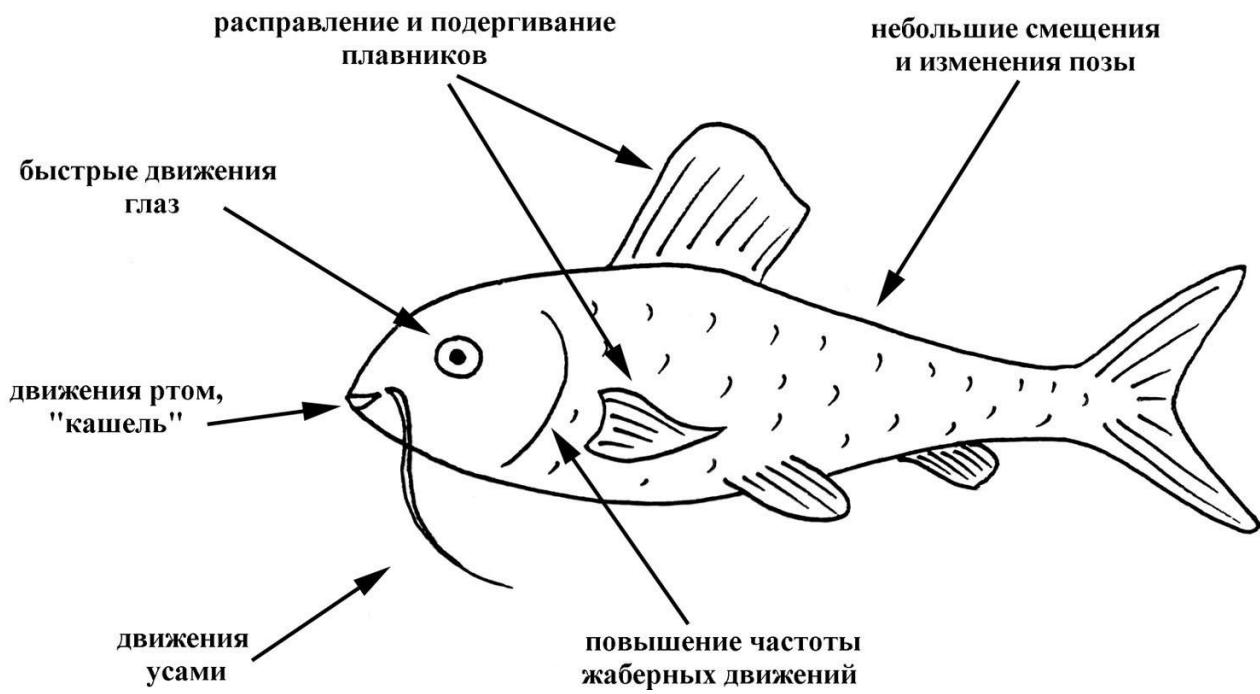


Рисунок 29. Признаки проявления поведенческого ответа на пищевые запахи у рыб малоподвижных или подстерегающих добычу.

по-видимому, полностью или в определяющей степени реализуется за счет обонятельной функции.

Поведенческая реакция рыб на пищевые запахи крайне разнообразна по своему проявлению. У малоподвижных рыб, большую часть времени проводящих в укрытиях и подстерегающих свою добычу, собственно пищевой поиск выражен слабо или не проявляется вовсе. О восприятии пищевого запаха этими рыбами свидетельствуют изменение ими позы, подергивание плавниками, движение глазами, учащение ритма жаберных движений, движение челюстями, кашель и т.п. (рис. 29). У нетерриториальных, свободно плавающих рыб пищевой поиск хорошо выражен, но проявляется по-разному у видов, отличающихся образом жизни и общей стратегией пищевого поведения (рис. 30). Рыбы, питающиеся в основном организмами инфауны и населяющие водоемы со стоячей или медленнотекущей водой, ведут интенсивный поиск

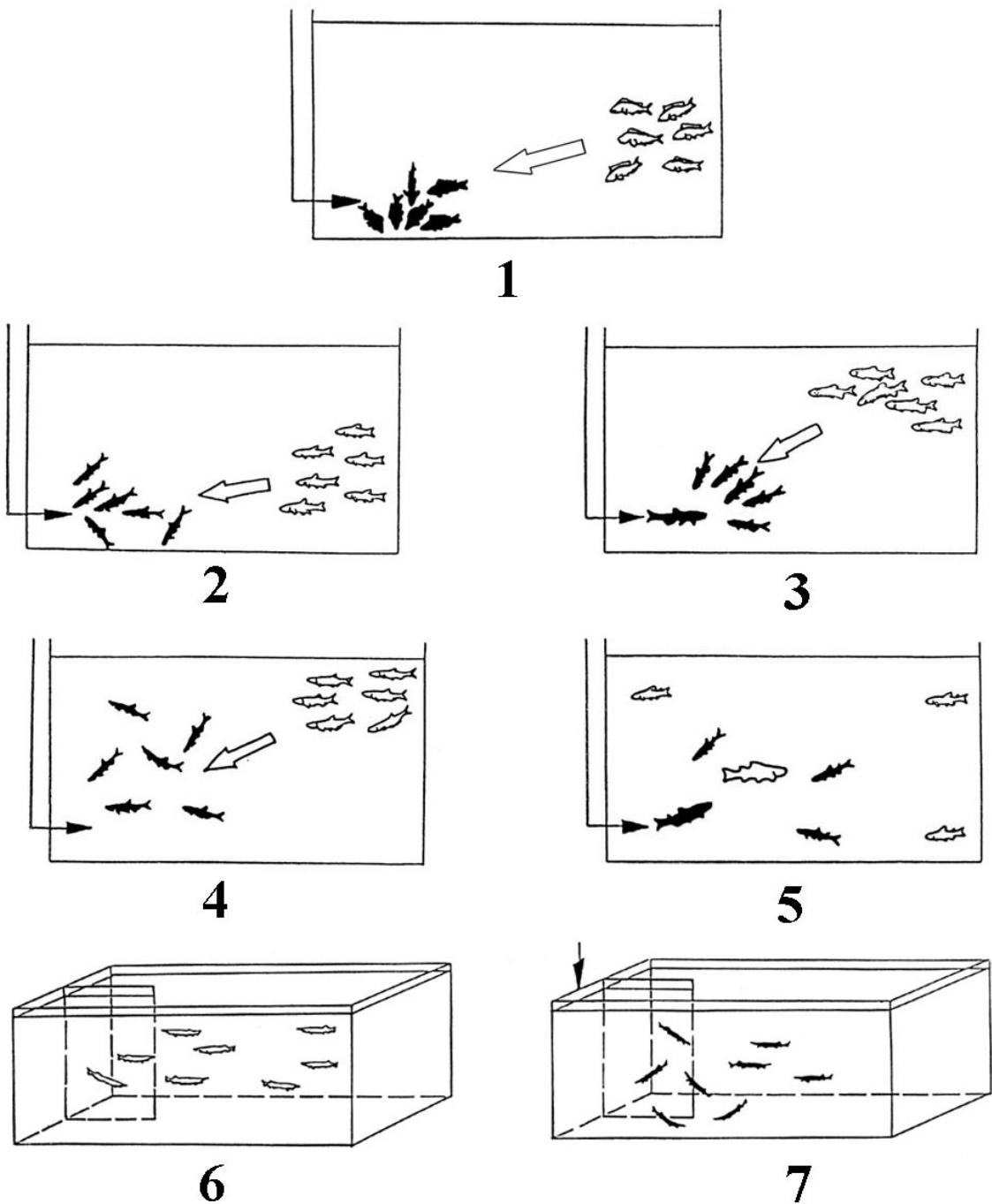


Рисунок 30. Пищевое поисковое поведение рыб различной экологии при стимуляции пищевыми запахами: 1 – карп *Cyprinus carpio*, серебряный карась *Carassius auratus*; 2 – гольян *Phoxinus phoxinus*; 3 – данио-перио *Brachidanio rerio*; 4 – верховка *Leucaspis delineatus*; 5 – кета *Oncorhynchus keta*, европейский хариус *Thymallus thymallus*; 6 и 7 – веслонос *Polyodon spathula*. Светлый силуэт – поведение рыб в предстимульный период, темный силуэт – поведение рыб во время проявления поисковой реакции.

корма на дне вблизи источника пищевого запаха. Для обитателей потока характерны резкие и быстрые разнонаправленные броски при поиске корма, у пелагических рыб поисковая реакция выражена слабее и не сопровождается длительным уходом в донные слои воды. У территориальных рыб и рыб со сложной внутригрупповой структурой пищевой запах приводит к обострению иерархических взаимодействий, усилинию агрессивности. Также как и в случае оборонительной реакции на феромон тревоги, это служит основой для выделения ряда экологических стереотипов пищевого поискового поведения – элементов поведения, общих для экологически близких видов рыб и проявляющихся при сходных биологических ситуациях.

Таблица 8.

Обонятельная чувствительность рыб различного образа жизни к водному экстракту корма (личинки *Chironomidae*)

Вид	Пороговая концентрация экстракта, г/л
Карп, <i>Cyprinus carpio</i>	10^{-4} - 10^{-5}
Серебряный карась, <i>Carassius auratus</i>	10^{-4}
Русский осетр, <i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	10^{-4}
Севрюга, <i>Acipenser stellatus</i>	10^{-4}
Гольян, <i>Phoxinus phoxinus</i>	10^{-4}
Пескарь, <i>Gobio gobio</i>	10^{-4}
Белый амур, <i>Ctenopharyngodon idella</i>	10^{-3}
Верховка, <i>Leucaspis delineatus</i>	10^{-2}
Белуга, <i>Huso huso</i>	10^{-1} - 10^{-2}
Веслонос, <i>Polyodon spathula</i>	10^{-1} - 10^{-2}

С образом жизни рыб тесно связана и их чувствительность к пищевым запахам: наиболее низкие пороговые концентрации пищевых запахов имеют рыбы-бентофаги, наиболее высокие – пелагические планктофаги, пищевое поведение которых основано главным образом на зрительной рецепции (табл. 8).

На примере пищевых запахов установлено, что у рыб формируется **«запаховый образ»** объектов питания, т.е. пищевой запах несет рыбам информацию не о присутствии некого абстрактного кормового объекта, а о вполне определенном кормовом организме, обладающем специфическими поведенческими и иными особенностями биологии. Способность к формированию запаховых образов оптимизирует пищевой поиск, делает его более эффективным, свидетельствует о важной роли обоняния в тонкой регуляции пищевого поведения. Экспериментальным подтверждением таких выводов служат опыты, показывающие, что интенсивность реагирования на запах знакомых для подопытных рыб кормов значительно выше, чем на запах корма, с которыми рыбы ранее не встречались. Еще более убедительным подтверждением существования запаховых образов служат эксперименты, в которых в качестве запаховых стимулов использованы экстракты разных типов кормовых объектов, знакомых для подопытных особей – поисковая реакция на эти стимулы существенно различалась, но в то же время полностью соответствовала экологическим особенностям конкретного объекта питания (рис. 31).

8.6. Миграции

Обонятельная рецепция является важной сенсорной составляющей миграционного поведения многих видов рыб. Наиболее ярко ориентирование по запаху при совершении протяженных миграций выражено у лососевых рыб, половозрелые особи которых возвращаются из мест нагула в море в родные реки и их притоки для нереста. Этот феномен – возвращение к родному участку

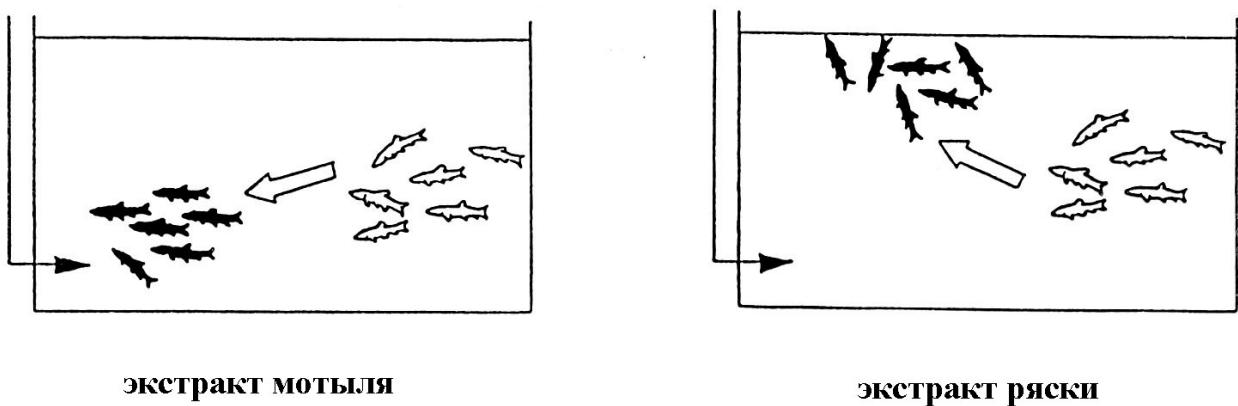


Рисунок 31. Пищевое поисковое поведение белого амура *Ctenopharyngodon idella* при стимуляции экстрактом мотыля (личинки *Chironomidae*) и ряски *Lemna minor*.

или территории называют **хомингом**, а блуждание рыб и ошибочный выбор ими для нереста чужого участка или реки – **стрэингом** (от английских слов home и stray).

К настоящему времени считается твердо установленным, что в основе хоминга лососевых рыб лежит обонятельный **импринтинг** (запечатление) – термин, используемый в этологии для обозначения специфической формы обучения. Честь открытия этого важного биологического свойства, характерного для многих животных принадлежит знаменитому австрийскому зоологу Конраду Лоренцу, лауреату Нобелевской премии по медицине и физиологии (1973 г.). Импринтинг происходит в так называемый **чувствительный период** – ограниченный отрезок времени, лишь в течение которого может происходить запечатление стимула.

У лососевых рыб запечатление запаха приходится на короткий промежуток времени, когда молодь завершает свое пребывание в пресной воде и готовится к скату в море. Этот период носит название смолификационного, а сложный комплекс физиологического-биохимических процессов подготовки молоди к

жизни в морской среде – **смолтификации**. Смолтификация находится под контролем гормональной системы (тиреоидных гормонов). В результате довольно трудоемких и длительных экспериментальных работ (наблюдений за хомингом и стрэингом интактных и аносмированных лососей, выработки у молоди импринтинга к искусственному веществу морфолину, пересадки скатывающейся молоди из одной речной системы в другую и т.п.) было установлено, что чувствительный период у смолтов лососей может продолжаться от нескольких дней до нескольких часов. Существует гипотеза, что в течение этого времени запечатлевается не только запах родного участка реки, но и всего пути скатывающейся молоди от родного участка до устья реки.

Химическими маркерами родного нерестилища, или родного участка реки, являются специфические запахи этого участка. Предполагается, что запах формируется за счет веществ, попадающих в воду вместе со смывами или стоками с прилегающих к реке участков суши. Существует также так называемая феромонная гипотеза хоминга, предложенная норвежским зоологом Хансом Нурдингом (Hans Nording), согласно которой ориентиром для мигрирующих взрослых рыб служит запах молоди своей (родной) популяции, которая обитает в реке. Однако эта гипотеза не универсальна и не может быть применима к тем случаям, когда молодь покидает реки задолго до начала нерестовой миграции половозрелых особей, как, например, это происходит у горбушки *Oncorhynchus gorbuscha*.

8.7. Территориальное поведение

Многие рыбы ведут оседлый образ жизни и не уходят далеко от своих участков. Часто для таких рыб характерна агрессивность по отношению к особям своего вида, приближающимся к территории, занятой резидентом. Некоторые из территориальных рыб используют запахи для мечения собственного участка. Такие запаховые метки несут информацию о том, что данный участок уже занят. Это снижает напряженность агонистических

взаимоотношений внутри популяции. Кроме того, запаховые маркеры помогают рыбам не только охранять, но и находить собственную территорию, если в силу тех или иных причин они вынуждены покидать ее, а затем вновь возвращаться, например, в связи с питанием, при испуге, при сносе течением. У молоди лососевых рыб, ведущей в реке территориальный образ жизни, маркирование собственной территории может происходить за счет веществ (желчные кислоты и их производные), поступающих в воду вместе с фекалиями. У некоторых морских прибрежных рыб, как предполагается, мечение осуществляется за счет веществ кожной слизи, частицы которой остаются на камнях и других предметах при трении о них рыбами. У самцов трехглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* в репродуктивный период мечение собственной гнездовой территории достигается за счет клейкого секрета почек, который используется при сооружении гнезда. Самцы этих рыб легко распознают запах собственного гнезда, который, как предполагается, не только облегчает отыскание самцом гнезда среди зарослей водных растений, но и сигнализирует другим самцам о занятости данного участка.

Определяющую роль обоняние играет в расселении и выборе актинии-хозяина у амфирионов *Amphiprion* и близких к ним представителей рода *Premnas* (*Pomacentridae*). Эти рыбы ведут территориальный образ жизни и большую часть времени проводят под защитой актинии. Недалеко от актинии развивается и отложенная рыбами икра, однако ранняя молодь здесь не задерживается и сразу же после вылупления разносится течениями. По достижению определенного возраста молодь возвращается в прибрежье к рифовой зоне и безошибочно находит актинию-хозяина. Мутуалистические связи объединяют, как правило, строго конкретные виды рыб и актиний, например, амфирион *Amphiprion melanopus* обычно живет среди щупалец актинии *Entacmaea quadricolor*, реже – двух других видов актиний, *Heteractis crispa* и *H.magnifica*. Безошибочный выбор актинии-хозяина происходит благодаря врожденному предпочтению запаха актинии «своего» вида, которое усиливается за счет импринтирования этого запаха молодью во время

вылупления. Попытки искусственным путем добиться импринтирования рыбами запаха актинии, с которой данный вид амфирионов в природе не встречается, заканчиваются неудачей. Идентифицированы и синтезированы вещества (амфикюмины и их аналоги), обусловливающие специфический для рыб запах актиний. Эти химические сигналы межвидового действия относятся к алломонам.

9. ФОРМИРОВАНИЕ ОБОНИЯТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ

9.1. Формирование структуры

Формирование обонятельной системы начинается рано, еще в середине эмбрионального периода на этапе органогенеза, когда становится отчетливо различимой **обонятельная плакода**, из которой развивается будущий орган обоняния. В центральной части плакоды возникает обонятельная ямка, образование которой может идти двумя путями – либо за счет инвагинации верхнего слоя клеток, либо появления внутренней полости и затем ее обнажения за счет слущивания покрывающих клеток. Размеры и глубина обонятельной ямки быстро увеличиваются, на дне ямки еще задолго до вылупления эмбрионов возникают первые специализированные клетки – рецепторные, реснитчатые, опорные, слизистые (рис. 32). К моменту вылупления из-под оболочки количество клеток в органе обоняния значительно возрастает. В дальнейшем происходит увеличение размеров обонятельной ямки, появляются первые обонятельные складки, их число и размеры увеличиваются, а значит, увеличивается и число обонятельных рецепторных клеток, формируется обонятельная розетка, единое обонятельное отверстие разделяется на переднюю и заднюю ноздри. У карповых рыб, например, первая обонятельная складка (центральная) возникает в середине личиночного периода развития (этап D₁ – у гольяна *Phoxinus phoxinus* и шемаи *Chalcalburnus*

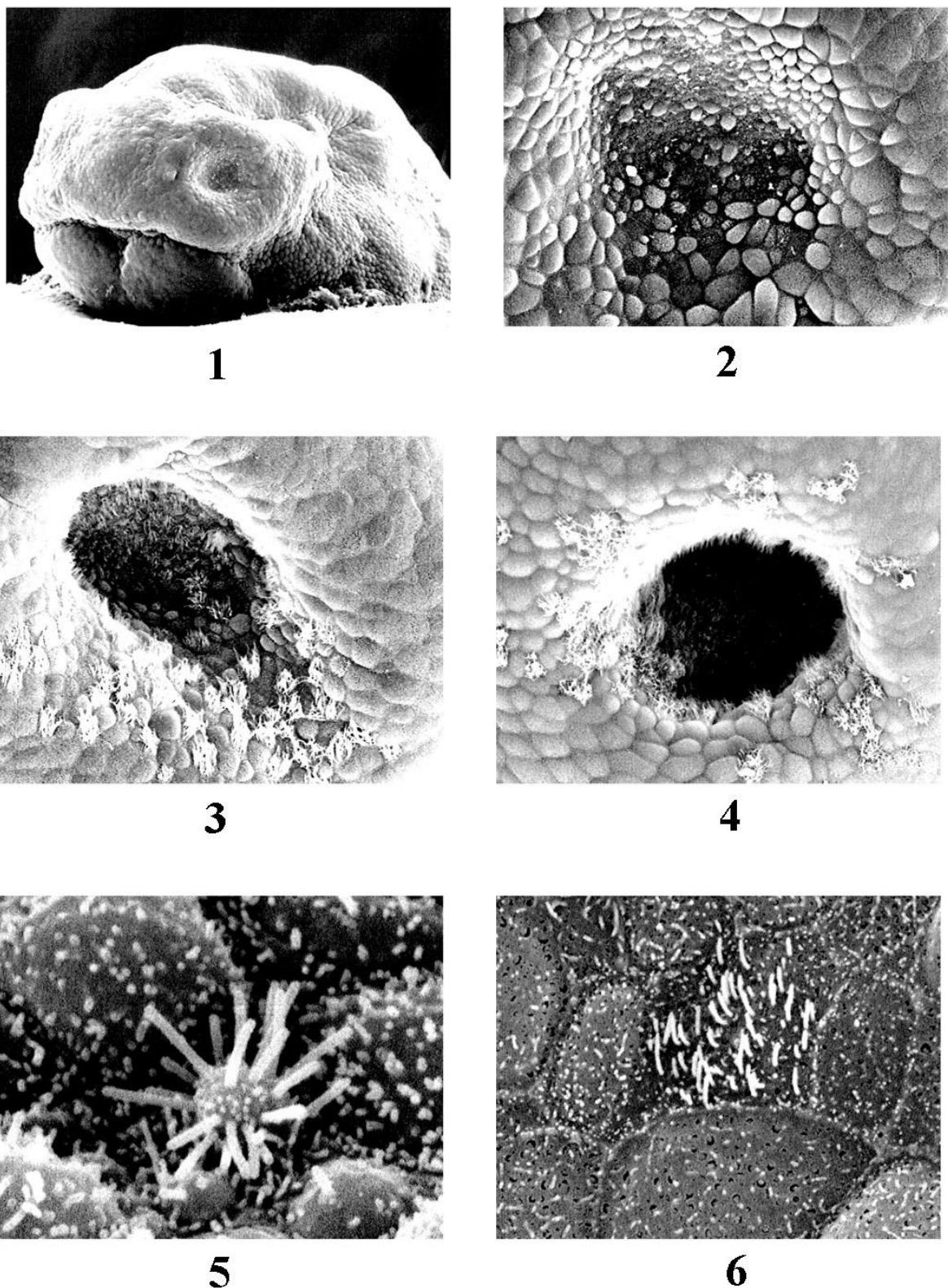


Рисунок 32. Формирование органа обоняния у сибирского осетра *Acipenser baerii*: 1 и 2 – головной отдел эмбриона и обонятельная ямка (возраст 110 часов); 3 и 4 – обонятельная ямка (возраст 132 и 156 часов); 5 и 6 – жгутиковая и мерцательная клетки (возраст 120 часов).

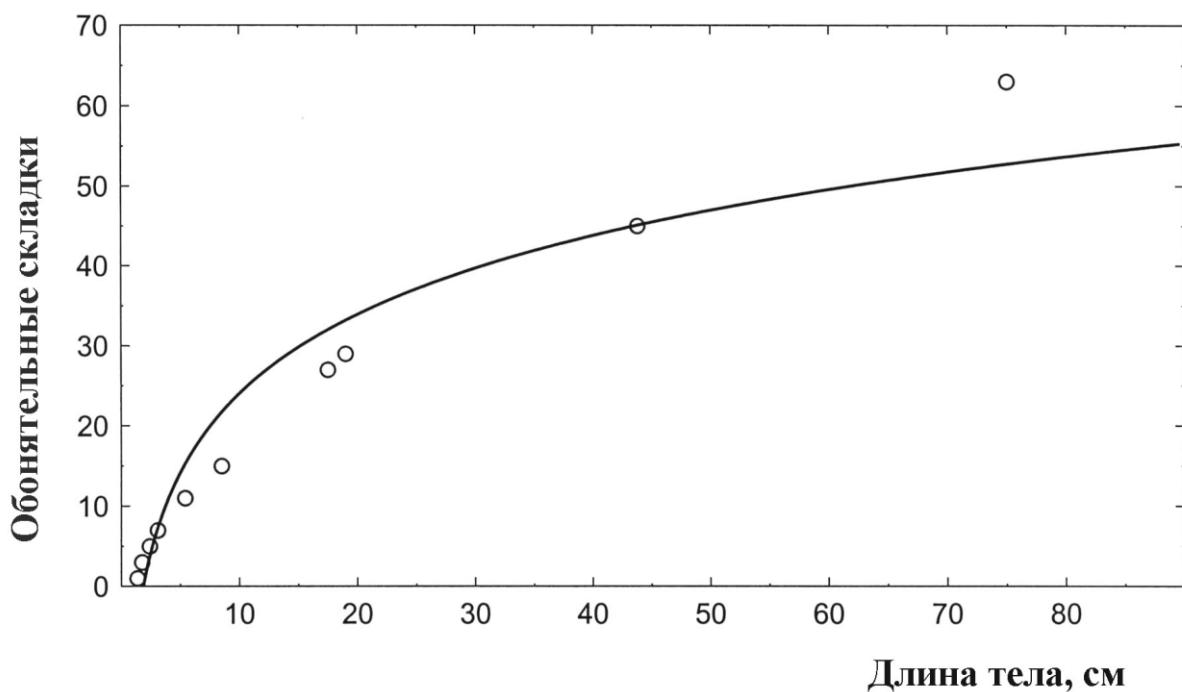


Рисунок 33. Увеличение числа обонятельных складок в онтогенезе белого амура *Ctenopharyngodon idella* (из: Пащенко, 1986).

chalcooides, D₂ – у белого амура *Ctenopharyngodon idella*, толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* и сазана *Cyprinus carpio*, E – у горчака *Rhodeus sericeus amarus*), срастание суперфициальных выростов и образование носовой перемычки происходит к концу личиночного или в начале малькового периодов развития (этапы Е и F). К этому же времени появляются первые боковые складки симметрично относительно центральной складки и возникает простейшая обонятельная розетка, состоящая из 3-х складок. В дальнейшем образование новых складок происходит также парами в ростральной части розетки – по одной с каждой стороны от центральной складки. К концу второго малькового этапа развития на носовой перемычке развивается гребень, число складок в розетке становится еще больше – 7, и по своему строению она полностью напоминает розетку взрослых особей, а орган обоняния в целом приобретает дефинитивный вид. В дальнейшем по мере роста рыб увеличиваются размеры органа и число складок в розетке (рис. 33). Вместе с

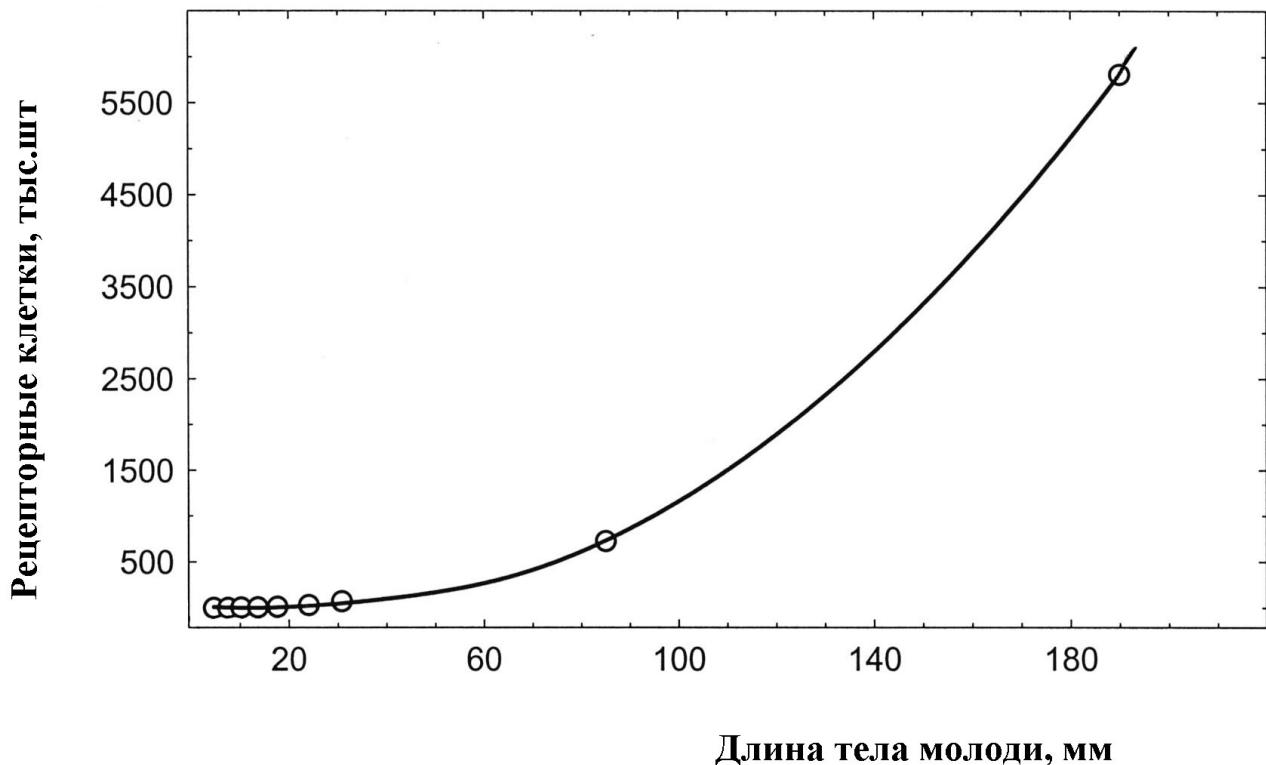


Рисунок 34. Увеличение числа рецепторных клеток в органе обоняния в онтогенезе белого амура *Ctenopharyngodon idella* (из: Пащенко, 1986).

формированием органа обоняния и его основных структур усиливается его рецепторное оснащение, особенно быстро после образования первых складок (рис. 34). У камбалообразных рыб орган обоняния на зрячей стороне развивается более быстрыми темпами, чем на слепой.

9.2. Формирование функции

Довольно много известно и о сроках возникновения обонятельной функции. Согласно этим данным, способность рыб реагировать на запаховые стимулы возникает в онтогенезе существенно позже появления в органе обоняния первых рецепторных клеток.

Показано, что еще не перешедшая на внешнее питание молодь ряда морских видов рыб (треска *Gadus morhua*, тюлбо *Scophthalmus maximus*) уже

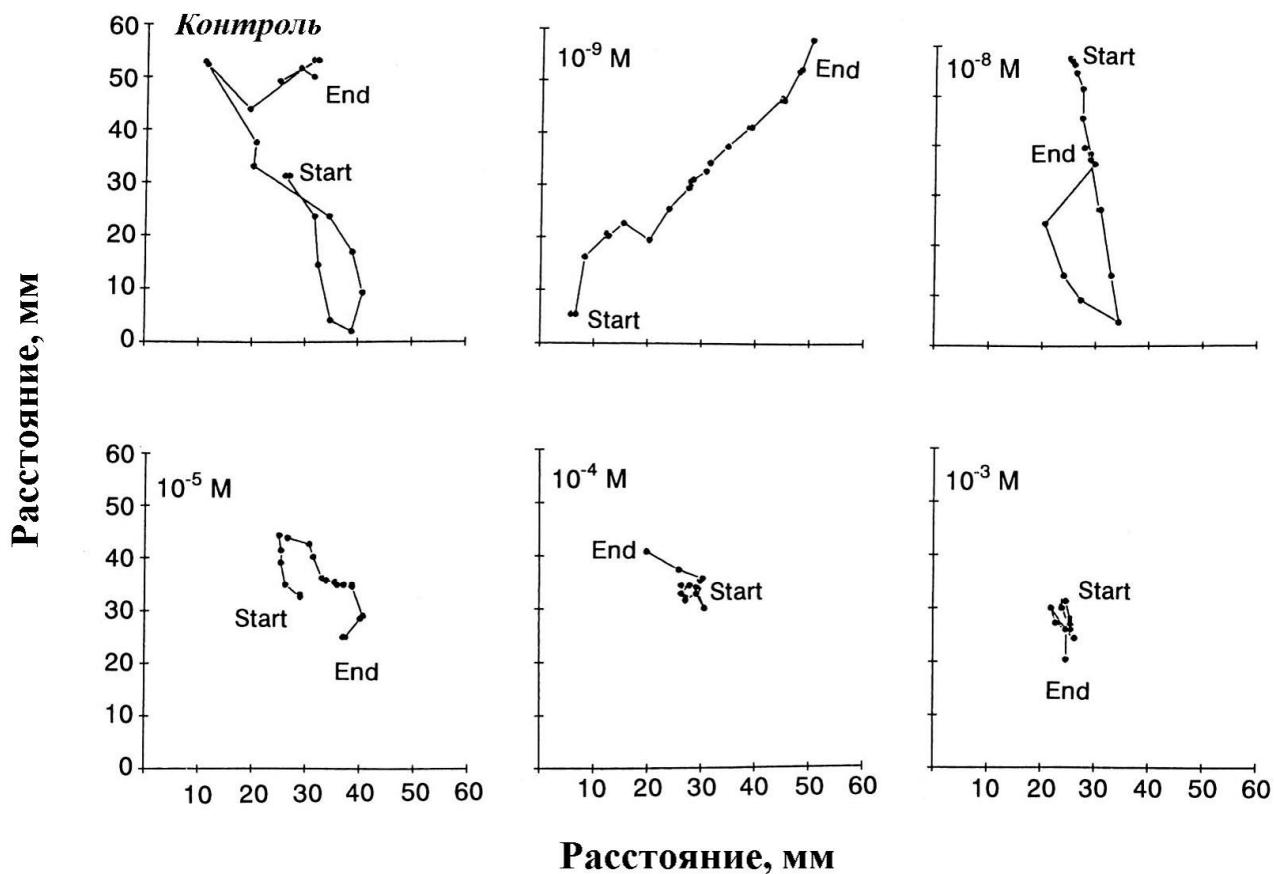


Рисунок 35. Траектория перемещений предличинок трески *Gadus morhua* при стимуляции различными по концентрации растворами аминокислоты L-аргинин. Контроль – перемещения предличинок в искусственной морской воде; End и Start – начало и завершение регистрации перемещений предличинок. Продолжительность регистрации – 1 мин; точками отмечены кратковременные остановки предличинок (из: Døving et al., 1994).

способна проявлять неспециализированные поведенческие ответы на такие химические раздражители как пищевые экстракты и свободные аминокислоты. Реакция предличинок на эти стимулы выражается в замедлении скорости плавания, уменьшении частоты дискретных актов плавания, в уменьшении расстояния, проплытываемого молодью за один двигательный акт и сокращении линейного расстояния между точками положения молоди (в трехмерном пространстве) до и после завершения периода наблюдения (опыта) (рис. 35).

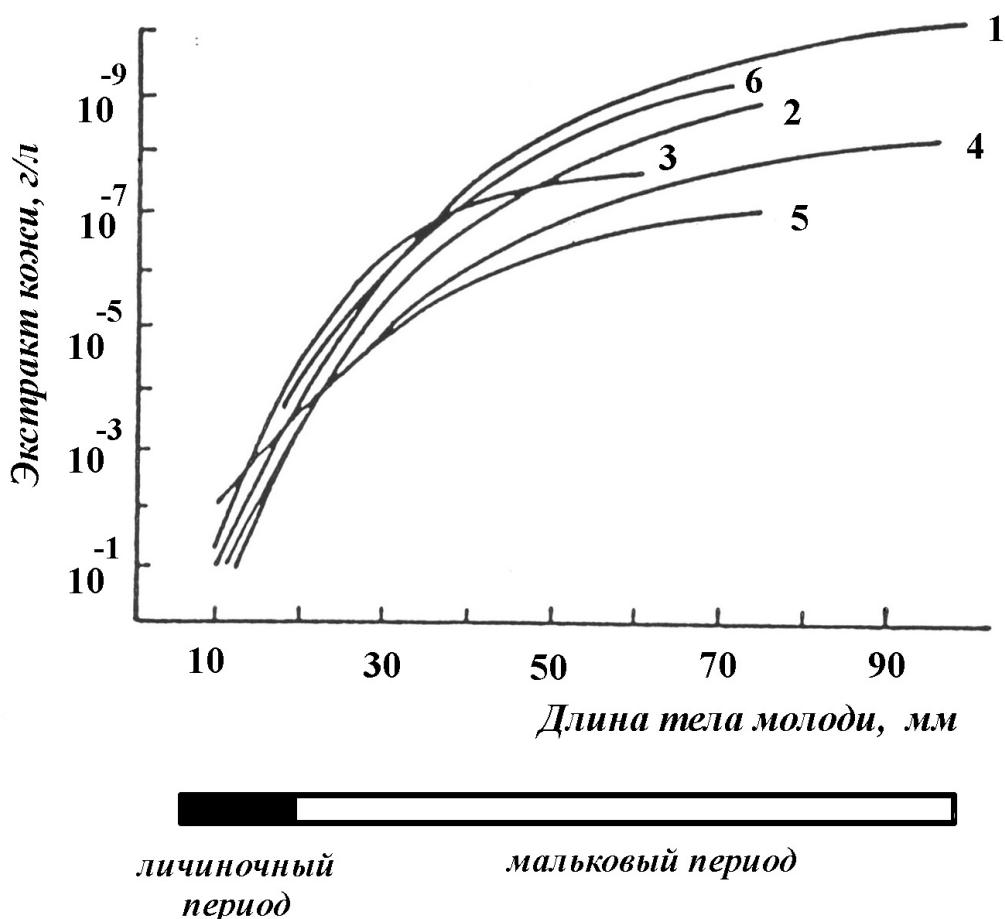


Рисунок 36. Изменение чувствительности к феромону тревоги в онтогенезе белого амура *Ctenopharyngodon idella* (1), горчака *Rhodeus sericeus amarus* (2), кутума *Rutilus frisii kutum* (3), жереха *Aspius aspius* (4), шемаи *Chalcalburnus chalcoides* (5) и толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (6) (из: Касумян, 1982).

Считается, что такие изменения двигательной активности приводят к задержке молоди, которая вскоре должна перейти на внешнее питание, в зоне запаха, создаваемого потенциальными пищевыми объектами. Адаптивный смысл подобного поведения заключается в повышении вероятности обнаружения добычи молодью в период перехода на экзогенное питание, являющийся

критическим для многих морских рыб и от успешного прохождения которого в значительной мере зависит численность поколения.

Формирование специализированных поведенческих реакций на запаховые стимулы начинается позже, в личиночном периоде развития, при этом сроки возникновения и темпы формирования обонятельной чувствительности к разным типам запахов различаются. Так, как это было показано на примере многих видов карповых рыб, уже в самом начале личиночного периода, еще на этапе смешанного питания, молодь начинает реагировать на феромон тревоги, содержащийся в коже этих рыб (рис. 36). Чувствительность к феромону тревоги (также как и к кайромону тревоги) развивается медленно и завершается лишь у сеголетков или у годовиков. Собственно защитная поведенческая реакция на естественные химические сигналы опасности формируется медленнее, чем способность улавливать пороговые концентрации этих запахов. Еще более длительное время требуется для того, чтобы рыбы приобрели способность различать феромоны тревоги разных видов рыб (рис. 37).

Реагировать на пищевые запахи молодь начинает примерно в том же возрасте – в личиночном периоде. На примере пищевых химических сигналов хорошо видно, что развитие обонятельной чувствительности к запахам находится в тесном соответствии с экологией молоди и ее общей сенсорной вооруженностью. Так, реакция на пищевые запахи развивается раньше и быстрее у рыб, у которых роль обоняния в пищевом поведении особенно высока (рис. 38). Например, у осетровых, у которых пищевое поведение в значительной мере основывается на обонятельной функции, реакция на запах корма возникает сразу же после перехода личинок на внешнее питание, а чувствительность к ним достигает дефинитивного уровня уже к середине второго месяца жизни молоди. Менее стремительно чувствительность к пищевым запахам развивается у карповых рыб-бентофагов (карп *Cyprinus carpio*) и значительно медленнее у пелагических планктонофагов, для которых

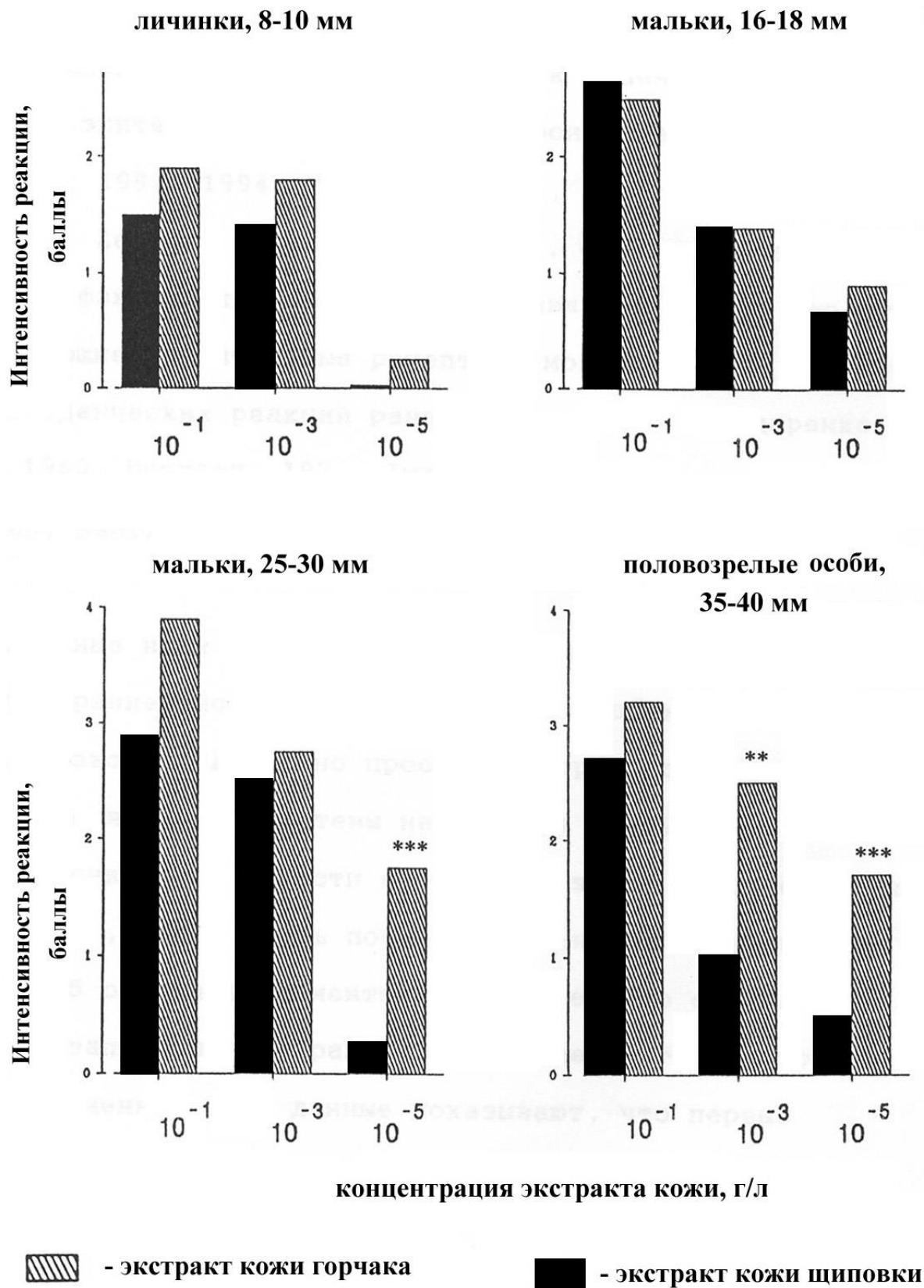


Рисунок 37. Интенсивность оборонительной реакции горчака *Rhodeus sericeus amarus* разных возрастных групп на экстракт кожи конспецификов и щиповки *Cobitis sp.* (из: Касумян, Пономарев, 1986).

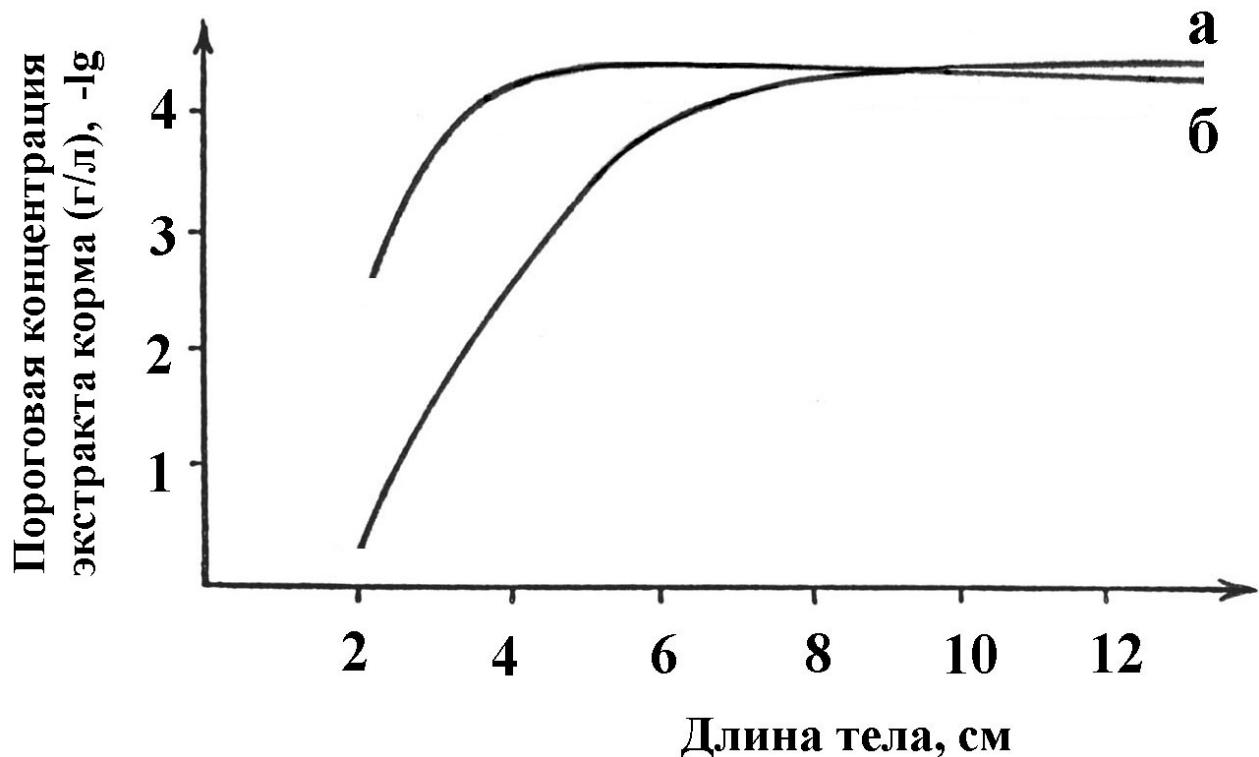


Рисунок 38. Увеличение обонятельной чувствительности к пищевым химическим сигналам в онтогенезе карповых (а) и осетровых (б) рыб.

зрительный канал получения информации является ведущим не только у молоди, но и у взрослых особей (данио рерио *Brachydanio rerio*).

10. ВЛИЯНИЕ ЗАГРЯЗНЯЮЩИХ ВЕЩЕСТВ И ДРУГИХ ПОВРЕЖДАЮЩИХ ФАКТОРОВ НА ОБОНИТЕЛЬНУЮ СИСТЕМУ

Обонятельные рецепторы рыб открыты в окружающую среду и могут подвергаться прямому воздействию различных внешних факторов, биотических и абиотических. В органе обоняния могут поселяться различные организмы (бактерии, миксомицеты, ракообразные) и вызывать повреждения или элиминацию значительной части обонятельного эпителия. Большую опасность представляют различные химические загрязнители водной среды, прежде всего тяжелые металлы и детергенты. Даже кратковременное (в течение нескольких

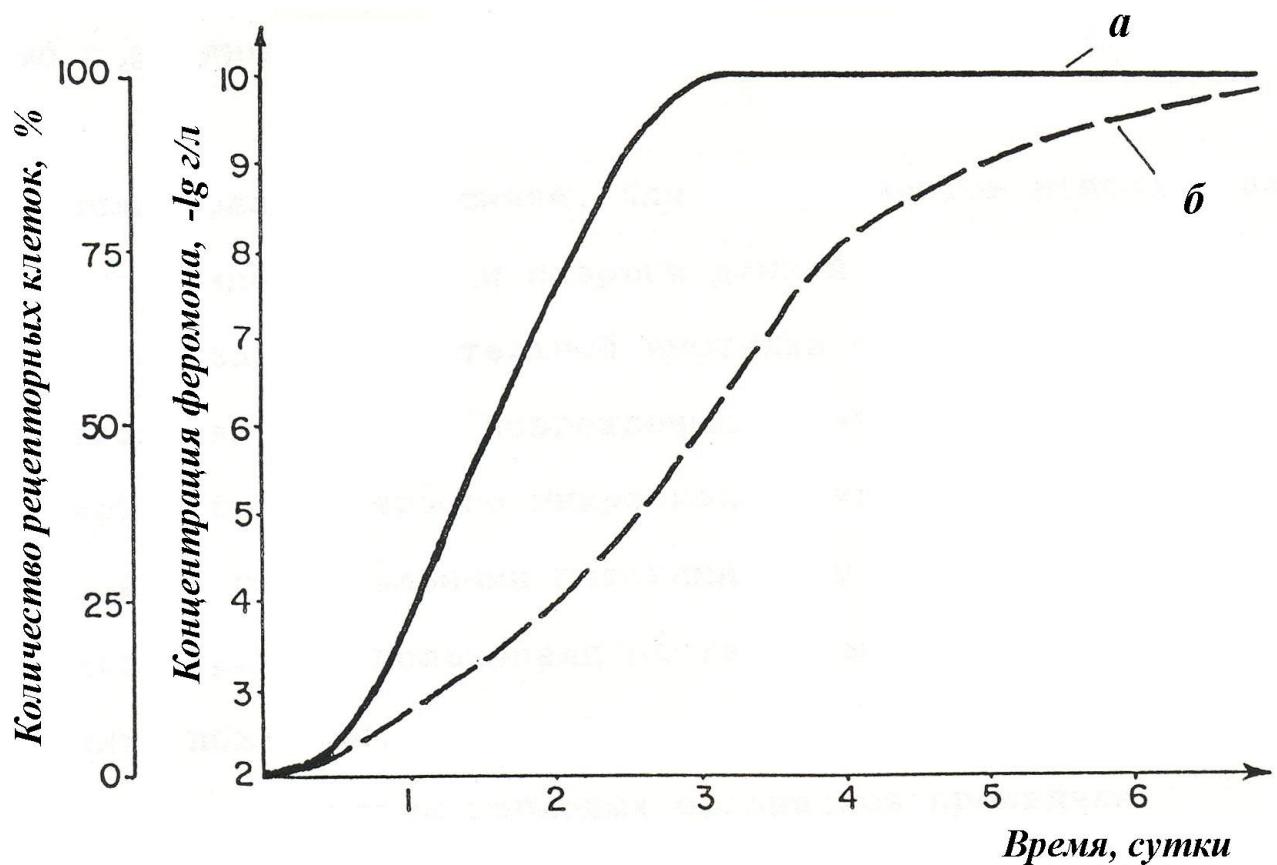


Рисунок 39. Увеличение чувствительности к феромону тревоги (а) числа обонятельных рецепторных клеток (б) у белого амура *Stenopharyngodon idella* после обработки обонятельного эпителия детергентом тритон X-100 (из: Пащенко, Касумян, 1984).

минут или секунд) воздействие таких веществ приводит к быстрой дегенерации обонятельного эпителия, разрушению жгутиков и микровиллей рецепторных клеток и киноцилий мерцательных клеток, и, как следствие, полной потере рыбами способности воспринимать и реагировать на запаховые стимулы.

Потеря обонятельной чувствительности, вызванная загрязняющими веществами, является обратимой и спустя некоторое время полностью восстанавливается. Регенерация происходит за счет новообразования рецепторных и иных типов клеток из базальных клеток. Процесс

восстановления собственно обонятельной функции может протекать достаточно быстро и опережать по срокам регенерацию клеточных структур обонятельного эпителия (рис. 39). Установлено, что для обеспечения нормального уровня чувствительности к запахам достаточно восстановления лишь 1/3 от общего числа рецепторных элементов, имеющихся в органе обоняния интактных рыб. Способность к регенерации и возможность обеспечивать нормальный уровень чувствительности за счет части пула рецепторных клеток служат важнейшими адаптивными свойствами, повышающими надежность функционирования обонятельной системы и получения рыбами разнообразной и важной информации об окружающей среде и происходящих в ней событиях.

11. РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

Бронштейн А.А. 1977. Обонятельные рецепторы позвоночных. Л.: Наука. 160 с.

Малюкина Г.А., Дмитриева Н.Г., Марусов Е.А., Юркевич Г.В. 1969. Обоняние и его роль в поведении рыб // Итоги науки. 1968. Зоология. М.: Изд-во ВИНИТИ АН СССР. С.32-78.

Шмальгаузен О.И. 1962. Морфологическое исследование обонятельных органов рыб // Труды Института морфологии животных. Вып.40. С.157-187.

Døving K.B. 1986. Functional properties of the fish olfactory system // Progress in sensory physiology. V.6. (ed. D.Ottoson). Berlin: Springer-Verlag. P.39-104.

Hara T.J.(Ed.) 1982. Chemoreception in Fishes. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company. 433 p.

Hara T.J. (Ed.) 1992. Fish chemoreception. London: Chapman and Hall. 373 p.

Kleerekoper H. 1969. Olfaction in fishes. Bloomington: Indiana University

Press. 222 p.

Sorensen P.W., Caprio J. 1998. Chemoreception // The physiology of fishes (ed. D.H.Evans). Boca Raton: CRC Press, P.375-405.

12. ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Павлов Д.С., Касумян А.О. 1990. Сенсорные основы пищевого поведения рыб // Вопр. ихтиологии. Т.30. №5. С.720-732.

Atema J. 1980. Chemical senses, chemical signals and feeding behaviour in fishes // Fish behaviour and its use in the capture and culture of fishes. Manila. P.57-101.

Døving K.B. 1989. Molecular cues in salmonid migration // Molecules in physics, chemistry and biology (edited by Jean Maruani). V. IV. P.299-329. Kluwer Academic Press.

Hara T.J. 1986. Role of olfaction in fish behaviour // The behaviour of teleost fishes (ed. T.J.Pitcher). London: Croom Helm, p.152-176.

Hasler A.D. 1966. Underwater guideposts. Madison: University of Wisconsin Press. 155 p.

Hasler A.D., Scholz A.T. 1983. Olfactory imprinting and homing in salmon. Berlin: Springer-Verlag. 134 p.

Liley N.R. 1982. Chemical communication of fishes // Can. J. Fish Aquat. Sci. V.39. N1. P.22-35.

Pfeiffer W. 1962. The fright reaction of fish // Biol. Revs., Cambridge Philos. Soc. V.37. N.4. P.495-511.

Todd J.H. 1971. The chemical languages of fishes // Sci. Am. V.224. P.98-108.

Учебное издание

Касумян Александр Ованесович

Обонятельная система рыб

Подписано в печать .11.2002.

Формат 60x84/16. Бумага офс. №1.

Печать Ризо. Усл. печ. л. 5,1.

Уч.-изд. л. 4,7 . Тираж 150 экз. Заказ 578.

Ордена «Знак Почета» Издательство Московского университета.

125009, Москва, ул. Б.Никитская, 5/7.

Отдел печати МГУ.

119992, Москва, Ленинские горы.