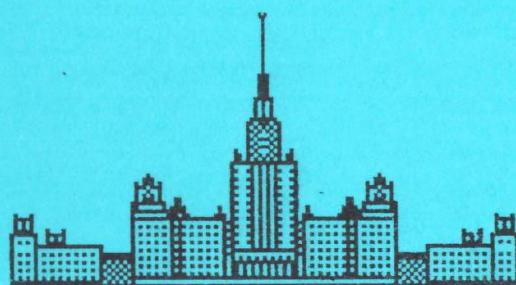


Д.С.Павлов, А.О.Касумян

*Изучение поведения и сенсорных систем
рыб в России*

Часть 2

Сенсорные системы рыб



Издательство Московского университета

2002

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

Д.С.Павлов

А.О.Касумян

*Изучение поведения и сенсорных систем рыб
в России*

Часть 2

Сенсорные системы рыб

Учебное пособие к курсам лекций
«Поведение рыб» и «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 5-211-04718-4 (Ч.2)

ISBN 5-211-04716-8

© Павлов Д.С.,

Касумян А.О., 2002

ОГЛАВЛЕНИЕ

1. Введение	4
2. Зрение	4
3. Хемосенсорные системы	6
3.1. Обоняние	8
3.1.1. Структурно-функциональная организация обонятельной системы	8
3.1.2. Пищевые запахи	12
3.1.3. Половые феромоны	14
3.1.4. Феромон тревоги и другие естественные химические сигналы опасности	15
3.2. Вкус	17
3.3. Тригеминальная хемосенсорная система	20
3.4. Некоторые другие аспекты изучения хеморецепции рыб	21
4. Слух	22
5. Боковая линия	23
6. Электрорецепция	25
7. Рекомендованная литература	27
8. Дополнительная литература	28

1. ВВЕДЕНИЕ

Точный анализ поведенческих реакций, управление поведением рыб невозможны без всесторонних и полных знаний физиологических механизмов и параметров деятельности сенсорных систем. Исследование этих вопросов во многих случаях осуществлялось российскими учеными вместе с решением важнейших этологических задач. Основной целью многих из этих работ являлось выяснение зависимости особенностей структурной и функциональной организации сенсорных систем от экологии рыб или их систематического положения, возраста и физиологического состояния.

2. ЗРЕНИЕ

К числу ведущих органов чувств у большинства видов рыб относится зрение. Многими исследователями проводилось изучение анатомо-гистологического строения глаза и отдельных его структур, электрических реакций на зрительное раздражение в нерве и центральных отделах системы, особенностей пространственного и предметного зрения, абсолютной, контрастной и спектральной чувствительности, оптического момента, остроты зрения, оптических свойств роговицы, хрусталика и стекловидного тела глаза, определялась дальность видения рыбами различных объектов. Показана неразрывная связь этих морфологических и функциональных параметров зрительной системы с экологией рыб, с той ролью, которую зрение играет в их общем рецепторном комплексе (В.Р.Протасов, Д.С.Павлов, Ю.Н.Сбикин). Подробно рассматривалась структурная организация сетчатки, выяснялись функциональные параметры и свойства ее ганглиозных клеток и зрительной системы в целом (Е.А.Бабурина, В.И.Гусельников, В.В.Логинов, С.И.Никоноров, Н.С.Гарина, Г.М.Зенкин, И.Н.Пигарев, Т.А.Подугольникова, Л.А.Хабибулина и др.). Была выявлена морфологическая неоднородность сетчатки, установлена топография колбочковидных рецепторных клеток с

продольным расположением мембранных дисков и высказано предположение, что именно эти фоторецепторные клетки сетчатки рыб позволяют воспринимать поляризованный свет (Л.В.Зуева. В.И.Говардовский). Методом ретроградного аксонного транспорта пероксидазы хрена, инъецированной в зрительный нерв и трехмерной компьютерной реконструкции были получены сведения о морфологии и стратификации дендритного древа ганглиозных клеток сетчатки ряда видов морских рыб. На примере большого числа видов костистых рыб, относящихся к семи семействам было установлено, что отношение активности фермента ацетилхолинэстеразы в сетчатке к активности в тектуме отражает уровень развития зрительной системы и ее роль в жизни рыб. При этом ни в сетчатке, ни в тектуме абсолютные значение активности данного фермента не обнаруживают связи со зрительными способностями рыб (П.А.Гдовский, Н.Н.Ружинская). Рассматривались эволюционные аспекты структурной организации сетчатки (Е.Г.Школьник-Яррос, Е.А.Бабурина).

Большое внимание было уделено онтогенетическим изменениям морфологических и функциональных характеристик зрительной системы, прослеженные на примере большого числа видов рыб и круглоротых. Возрастные изменения структуры и толщины роговицы, формы и расположения хрусталика, дифференцировки рецепторных и ганглиозных слоев сетчатки, формирование глазодвигательных мышц были исследованы у миног, скатов, осетровых, сельдевых, карповых, окуневых рыб. Анализ собственных многочисленных данных и имеющихся в литературе сведений, в том числе полученных и отечественными авторами позволил Е.А.Бабуриной и Ю.Н.Сбикину убедительно показать существование тесной связи между особенностями строения глаза и экологией молоди рыб, подчеркнуть наличие многообразных адаптивных путей развития глаза. Специфические черты формирования глаза были найдены не только у рыб разных систематических и экологических групп, но и у молоди, находящейся на различных стадиях и этапах онтогенетического развития, а также на различных фазах формирования глаза, в том числе и на самых ранних. Были определены закономерности

формирования в онтогенезе рыб таких функциональных параметров зрения как пороговая, спектральная и контрастная чувствительность (Д.С.Павлов, Ю.Н.Сбикин).

Много работ было выполнено по выяснению роли зрительного канала информации и функциональных особенностей зрительной системы рыб в обеспечении различных форм поведения. Детально изучено значение зрения в проявлении рыбами реореакции и реакции на свет (В.Р.Протасов, Д.С.Павлов, Ю.Н.Сбикин). В ряде работ отечественных авторов анализируется роль зрения в стайном поведении и в группировках нестайного типа, рассматриваются особенности зрительной сигнализации рыб, значение количества особей, их размера, подвижности, формы и окраски тела, сигнальной роли тех или иных поз рыб в процессе состаивания, при питании, агрессивно-оборонительных отношениях и межполовых контактах, в отношениях между родителями и потомством в семейных группах (Д.В.Радаков, А.Д.Чинарина, А.А.Дарков). Проведены исследования влияния уровня освещенности на поведенческие реакции рыб, вызванные стимулами различной модальности, на поведение и распределение рыб разной экологии в естественных водоемах (Б.П.Мантейфель, И.И.Гирса, Т.С.Лещева, Д.С.Павлов). Сведения о работе зрительного анализатора и реакций рыб на оптические стимулы имели важное значение в развитии промысла рыб на свет, повышения уловистости тралов, увеличения эффективности работы рыбопропускных и рыбозащитных сооружений (И.В.Никоноров, В.Р.Протасов, И.И.Гирса, Д.С.Павлов, А.Г.Гусар).

3. ХЕМОСЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ

Известно, что органы хеморецепции у рыб разного систематического положения и экологии достигают высокого уровня развития, а их роль в сенсорном обеспечении таких важнейших форм поведения как оборонительное, пищевое, социальное, репродуктивное, миграционное чрезвычайно велика. В последние десятилетия интерес к проблемам хеморецепции и

хемокоммуникаций рыб резко усилился во всем мире, в том числе и в России. В нашей стране исследования этих вопросов были начаты в 40-50-х годах работами А.П.Андрияшева, Д.С.Павлова и М.П.Аронова. С середины 50-х годов морфологические исследования органа обоняния рыб проводились в Институте эволюционной физиологии и биохимии РАН (А.А.Бронштейн, Я.А.Винников, Л.К.Титова, Г.А.Пяткина), Институте биологии внутренних вод РАН, Институте цитологии и генетики и Институте физиологии Сибирского отделения РАН, (Е.А.Бахтин, Н.В.Бодрова, Е.Е.Филюшина, Н.И.Попова и др.). Интенсивные комплексные исследования различных проблем хеморецепции осуществляются в Московском государственном университете сотрудниками специализированной лаборатории, которая была образована в 1967 году и на протяжении более 25 лет возглавлялась Г.А.Малюкиной. Проводимые в этой лаборатории исследования (Г.В.Девицина, Е.А.Марусов, Н.Е.Лебедева, Л.С.Червова, С.С.Сидоров, А.О.Касумян) направлены на изучение анатомии и морфологии органов обоняния и вкуса, функциональных характеристик обонятельной, вкусовой и тройничной систем, химической природы и свойств естественных химических сигналов, роли химических сигналов в обеспечении различных сложных форм поведения рыб. Особое значение при выполнении этих разносторонних исследований постоянно уделяется сравнительному анализу структурных и функциональных параметров хемосенсорных систем у рыб разной систематики и экологии, физиологического состояния и возраста, поиску общих и специфических особенностей хеморецепции и хемокоммуникации рыб. Активные исследования различных аспектов химической сигнализации рыб осуществляются в Институте эволюционной экологии и морфологии животных РАН (Ю.Б.Мантейфель), в Институте биологии внутренних водоемов РАН (Н.Н.Ружинская, П.А.Гдовский). В 1970-1990 годах подобные работы выполнялись в Иркутском государственном университете (Т.М.Дмитриева, В.А.Остроумов, Р.Б.Валеев), Мурманском морском биологическом институте РАН (И.А.Шпарковский, И.Д.Павлов, А.Д.Чинарина, Н.В.Трошичева). Результаты работ отечественных

исследователей отражены в большом числе публикаций, в том числе и в ряде крупных обзорных и аналитических статей (Б.А.Флеров, Г.А.Малюкина, А.А.Бронштейн, Н.Е.Василевская, Р.А.Певзнер, О.И.Шмальгаузен, Ю.Б.Мандейфель, И.А.Шпарковский, А.О.Касумян).

3.1. Обоняние

Наибольшие усилия российских исследователей были направлены на изучение морфологии периферических и центральных структур обонятельной системы, ее функциональных характеристик, значения запаховой сигнализации в различных формах поведения рыб.

3.1.1. Структурно-функциональная организация обонятельной системы

Изучение морфологии органа обоняния и функциональных особенностей обонятельной системы относится к числу традиционных направлений исследований отечественных специалистов в области хеморецепции рыб. Первые крупные работы, посвященные изучению анатомии и морфологии органа обоняния были выполнены в России еще в 19 веке – О.Гриммом (1873), А.С.Догелем (1886). Анализ тонкого строения обонятельного эпителия осетровых рыб, проведенный с использованием светового микроскопа позволил уже более 100 лет назад описать чувствительные и опорные клетки у этих рыб и впервые предложить классификацию рецепторных клеток по их форме на палочковидные, колбочковидные и нитевидные. Важное значение до настоящего времени сохраняют результаты исследования формирования органа обоняния в раннем онтогенезе костистых рыб, выполненного в начале 20 века А.В.Гавриленко (1910), а также подробное и всестороннее рассмотрение Д.К.Третьяковым строения обонятельного мешка, обонятельной розетки и покрывающего ее эпителия у круглоротых. Большое внимание особенностям анатомии органа обоняния у рыб уделяли при анализе морфологических

закономерностей эволюции животных крупные отечественные теоретики биологии А.Н.Северцов и И.И.Шмальгаузен.

Интенсивность морфологических исследований органа обоняния у рыб резко возрасла в нашей стране начиная с 50-60-х годов. Было выполнено большое число работ по детальному описанию анатомических и морфологических особенностей органа обоняния у большого числа рыб, относящихся к различным систематическим группам и резко различающихся по своей экологии и роли обоняния в поведении. С помощью световой и электронной микроскопии, гистохимии и некоторых других методов были получены данные о макроморфологии обонятельных розеток, числе обонятельных складок, о клеточном составе обонятельного эпителия, количественном соотношении в нем рецепторных, слизистых и других типов клеток, их цитологических характеристиках, топографии, процессах секреции и биохимическом составе обонятельной слизи, принимающей важное участие в рецепции запаховых стимулов (А.А.Бронштейн, Г.А.Пяткина, Г.В.Девицина, Е.К.Бахтин, М.А.Дорошенко). Анализировались морфологические и функциональные признаки макро- и микросматии у рыб. Прослежены изменения ультраструктуры рецепторных обонятельных клеток в нерестовый период, выявлены нарушения макроморфологии органа обоняния при искусственном культивировании рыб, получены данные о воздействии загрязняющих веществ промышленных стоков на обонятельные рецепторные клетки. Большое внимание было уделено изучению органа обоняния у осетровых видов рыб, являющихся важными объектами промысла и индустриального выращивания в России и во многих других странах мира (Г.А.Пяткина, Г.В.Девицина, О.И.Шмальгаузен, Л.А.Сытина). Значительное число работ отечественных исследователей было посвящено анализу закономерностей формирования органа обоняния и других структурных элементов обонятельной системы в онтогенезе рыб (Г.В.Девицина, Н.И.Пашченко, А.О.Касумян). Выяснена ультраструктурная локализация ацетилхолинэстеразы в обонятельной луковице рыб. Для большого числа

костистых рыб различной систематической принадлежности определена активность этого фермента в обонятельной выстилке, обонятельной луковице и переднем мозге ряда видов пресноводных рыб различной экологии с целью оценки уровня функционального развития у них обонятельной системы. Эти исследования показали, что отношение суммы удельной активности ацетилхолинэстеразы в обонятельной выстилке и луковице к активности фермента в переднем мозге может служить биохимическим критерием, отражающим уровень развития обонятельной системы и ее роль в биологии рыб. Прослежено влияние на активность этого фермента в обонятельной луковице аносмии рыб (П.А.Гдовский, Н.Н.Ружинская). Определено представительство обонятельных афферентов в мозговых структурах у рыб различного систематического положения (С.И.Никоноров, Г.М.Палатников).

С помощью электрофизиологических методов исследовались функциональные свойства обонятельной системы рыб – скорость распространения возбуждения по обонятельному нерву и его центробежная регуляция, вызванные электрические ответы в обонятельной луковице и переднем мозге при стимуляции органа обоняния запаховыми раздражителями, уровень специфичности единичных обонятельных рецепторов к восприятию химических стимулов, чувствительность органа обоняния к механическому раздражению, вызываемому потоком воды (Г.И.Флерова, А.А.Потапов, П.А.Гдовский, Н.Н.Ружинская). Было обнаружено, что характерными функциональными признаками обонятельной системы рыб являются медленная адаптация к запахам и низкая дифференциальная чувствительность к ним. Для многих видов рыб были определены спектры воспринимаемых веществ различной природы, установлены пороговые концентрации для ряда соединений, в том числе свободных аминокислот (Г.В.Девицина, Г.А.Малюкина, Т.А.Белоусова, Н.Н.Ружинская,). Было показано, что естественные запахи обладают для рыб, как правило, значительно большей эффективностью, чем искусственные вещества, при этом среди естественных запахов наибольшей активностью для всех рыб независимо от уровня развития

у них обоняния характеризуются внутривидовые химические сигналы, прежде всего половые. Показано, что рыбы-макросматики и микросматики различаются спектрами воспринимаемых запаховых раздражителей, характером фоновой и вызванной электрической активности во вторичных обонятельных путях, отношением к механическому компоненту стимула, скоростью адаптации и утомления. У рыб-макросматиков обнаружена сенсибилизация органа при действии малых концентраций естественных химических сигналов. Выяснено влияние важнейшего абиотического фактора водной среды – температуры, на скорость распространения возбуждения по волокнам обонятельного нерва и вызванные ответы обонятельного мозга. Показано, что небольшие перепады температуры приводят к росту скорости проведения возбуждения, при низких температурах увеличивается продолжительность латентного периода и длительности ответа. Изучались ГАМК-ергические механизмы функционирования обонятельных центров – обонятельной луковицы и обонятельной зоны конечного мозга, а также влияние фармакологической блокады центрифугальных волокон на ортодромный потенциал обонятельной луковицы (Г.И.Флерова, А.А.Потапов, Н.С.Гарина, П.А.Гдовский, Н.Н.Ружинская). С помощью аналитических и препаративных методов хроматографии из обонятельного эпителия рыб выделены специфические рецепторные белки, определены их некоторые физико-химические свойства и способность связываться с запаховыми веществами (Е.Е.Фесенко, В.И.Новоселов).

Благодаря применению разнообразных поведенческих методов тестирования было установлено, что способность воспринимать запаховые раздражители возникает в онтогенезе рыб (хрящевые ганоиды, костистые) уже на ранних личиночных этапах развития. Возраст, при котором достигается дефинитивный уровень обонятельной чувствительности определяется экологией молоди, характером запахового сигнала и ролью обоняния в поведении молоди данного вида рыб. Сравнение темпов формирования рецепторного оснащения органа обоняния и становления обонятельной

чувствительности к запахам в онтогенезе рыб выявило нескоррелированность протекания этих двух процессов. На основании проведенного анализа было высказано предположение о многократном превышении числа имеющихся в органе обоняния рыб рецепторных клеток того их количества, которое достаточно для восприятия рыбами адекватных концентраций запаховых стимулов. Наличие в органе обоняния рыб структурной избыточности впоследствии было экспериментально подтверждено наблюдениями за процессами регенерации ультраструктурной организации обонятельного эпителия и восстановления обонятельной функции у рыб после обратимой аносмии, вызванной обработкой обонятельной выстилки детергентом трилон Х-100. Было также установлено, что при сохранении неповрежденной лишь незначительного по площади участка обонятельной розетки в одном из носовых мешков диапазоны действующих концентраций естественных запаховых стимулов для подопытных и интактных особей полностью совпадают. Обнаруженная структурная избыточность в органе обоняния рассматривается в качестве основного сенсорного механизма, обеспечивающего надежность восприятия запахового сигнала и сохранения хемокоммуникационных связей у рыб в условиях высокой вероятности повреждения части обонятельных рецепторных элементов (А.О.Касумян, Н.И.Пашенко).

3.1.2 Пищевые запахи

Исследования, связанные с изучением роли обоняния в пищевом поведении рыб относятся к числу первых работ в области экспериментальной хеморецепции рыб, выполненных в России. Опыты и наблюдения, проведенные в 40-50-х годах 20 века А.П.Андряшевым на ряде морских и проходных видов рыб позволили оценить значение обоняния в обеспечении поиска пищи и сформулировать общие представления об адаптивности развития хемосенсорных и других рецепторных систем у рыб. Эти важные с теоретическом и практическом отношении работы были продолжены

Д.С.Павловым и М.П.Ароновым, а впоследствии А.Д.Чинариной и Н.В.Трошичевой. Были выяснены особенности поискового поведения источника пищевого запаха у некоторых видов, влияние мотивационного состояния рыб на их чувствительность к запаху пищи, оценено значение органов обоняния в общем рецепторном комплексе, обеспечивающим поиск рыбами объектов питания.

Начиная с 80-х годов прошлого века исследования особенностей проявления рыбами разной экологии и возраста пищевой поисковой реакции на запах корма резко усилились. Для многих карповых, осетровых и лососевых видов рыб был выяснен поведенческий стереотип реагирования на пищевые химические сигналы и обнаружены характерные элементы реакции на пищевые химические сигналы, установлен уровень обонятельной чувствительности к естественным пищевым раздражителям, а также ко многим свободным аминокислотам. На примере пищевых запахов выяснены закономерности функционального формирования обонятельной хемосенсорной системы в онтогенезе рыб, показано сходство обонятельных аминокислотных спектров реагирования у близкородственных видов рыб (осетровые). Путем препартивного хроматографирования пищевых экстрактов и последующего определения поведенческой активности получаемых фракций получены новые важные сведения о химической природе пищевых химических сигналов. Показано, что естественные пищевые запахи – это сложные смеси веществ, в которых низкомолекулярные соединения, главным образом, по-видимому, аминокислоты, являются неспецифическими компонентами, обеспечивающими основную поведенческую активность сигнала. Специфические запаховые свойства создаются более высокомолекулярными соединениями, не обладающие однако сильным стимулирующим действием на поведение рыб (А.О.Касумян, В.Ю.Пономарев, А.А.Кажлаев).

Разнообразные по направлению экспериментальные исследования роли хеморецепции в пищевом поведении рыб выполнялись Ю.Б.Мантейфелем, Н.Б.Кружаловым, Б.В.Солухой, Д.С.Павловым. В последние годы были

определенены спектры реагирования ряда видов рыб на свободные аминокислоты, для наиболее эффективных аминокислот установлены пороговые концентрации, проанализирована связь между эффективностью аминокислоты и ее некоторыми свойствами. Были проведены наблюдения за ориентированными перемещениями рыб в полях пищевых химических стимулов при создании различных градиентных ситуаций, выяснен характер поведенческих ответов рыб на запахи кормовых объектов, а также содержимое различных отделов пищевого тракта. С целью решения прикладных задач сотрудниками Калининградского политехнического института рыбного хозяйства проводилось изучение реакции молоди карпа к различным химическим раздражителям (В.Ф.Бондаренко).

3.1.3. Половые феромоны

Использование водных экстрактов или смывов с зрелых половых продуктов рыб в качестве химических раздражителей при проведении электрофизиологических исследований обонятельной системы позволило установить, что химическая сигнализация имеет большое значение в репродуктивном поведении не только рыб-макросматиков, обладающих высокой чувствительностью к широкому спектру запахов, но и у рыб-микросматиков, у которых спектр воспринимаемых запахов очень узок и ограничен, как показали эксперименты, главным образом половыми феромонами (Г.В.Девицина, Г.А.Малюкина). Исследование хемокоммуникаций в репродуктивный период у рыб, различающихся сложностью взаимодействия половых партнеров позволили выявить большие различия в степени участия химического канала связи в распознавании пола особи, поиске полового партнера, определении готовности к размножению – образованию брачной пары, осуществлению отдельных фаз полового поведения. Определена также роль химической сигнализации в отношениях между родителями и потомством у рыб (А.В.Голубев, Е.А.Марусов). Впервые обнаружено существование

феромональной регуляции репродуктивного поведения у осетровых рыб, выяснен характер поведенческой реакции самцов на запах зрелых половых продуктов самок, установлена межвидовая эффективность постовуляторного релизерного полового феромона у этих рыб (А.О.Касумян). Экспериментами на гуппи *Poecilia reticulata* показано аттрактивные действие запаха зрелых самок для самцов рыб (Ю.Б.Мантийфель, В.М.Виноградова). В течение ряда лет проводились исследования половых феромонов у ряда эндемичных видов озера Байкал. Для одного из этих видов – байкальской желтокрылой широколобки *Cottocomephorus grewinkii* выяснено, что моча самцов во время нереста содержит половой феромон, вызывающий репродуктивное поведение у самок и обеспечивающий синхронизацию нереста; выполнены работы по выделению полового феромона, идентификации его химической природы и анализу структуры сигнала. Экспериментами, проведенными на байкальском омуле *Coregonus autumnalis migratorius* выяснен характер праймерного и релизерного действия половых феромонов на рыб этого вида, показано, что физиологическое действие феромонов противоположного пола выражено в стимуляции овуляции у самок и спермиации у самцов (В.А.Остроумов, Т.М.Дмитриева, П.Л.Кацель).

3.1.4. Феромон тревоги и другие естественные химические сигналы опасности

Феромон тревоги, впервые обнаруженный Карлом фон Фришем в коже карповых рыб более полувека назад долгие годы привлекал большое внимание исследователей многих стран. Значительное число работ, посвященных изучению оборонительного поведения рыб, вызываемого этим естественным химическим сигналом опасности было выполнено и в России. Основной целью отечественных исследователей являлось выяснение особенностей проявления оборонительной реакции на феромон тревоги у рыб, различающихся по экологии, возрасту и физиологическому состоянию, изучению химической природы этого сигнала. Эксперименты, которые были проведены на большом

числе видов пресноводных рыб позволили выяснить основные элементы оборонительной реакции на феромон тревоги у пелагических и донных рыб, у обитателей укрытий и открытых участков водоема. Был определен уровень обонятельной чувствительности к феромону тревоги, установлено, что наличие и степень проявления реакции на феромон тревоги, его содержание в коже изменяется при голодании и заболеваниях рыб, в нерестовый период. На примере ряда видов карповых рыб был детально прослежен процесс онтогенетического формирования оборонительной реакции на феромон тревоги, чувствительности к нему и увеличения содержания в коже (Г.А.Малюкина, Е.А.Марусов, А.О.Касумян, Н.И.Пашенко).

Большое внимание было уделено также изучению защитной реакции мирных видов рыб на запах хищных рыб, восприятие которого, как показали выполненные эксперименты, полностью обеспечивается обонятельной системой. Была выяснена зависимость силы репеллентного действия запаха хищника от тактики его охоты и фаунистической принадлежности – запах хищников-засадчиков вызывал существенно более сильные оборонительные реакции, чем запах хищников, не пользующихся укрытиями и преследующих своих жертв в толще воды. При этом эффект, вызываемый запахом хищников, входящих в тот же фаунистический комплекс, что и жертва был значительно сильнее, чем запах «незнакомых» хищников. Опыты с регистрацией электрокардиограммы хищных рыб позволили установить, что с помощью хеморецепции хищник способен различать запах потенциальных жертв разной длины тела, а также определять функциональное состояние рыбы-жертвы и дифференцированно реагировать на запах спокойной и стрессированной особи (Г.А.Малюкина, Е.А.Марусов, А.О.Касумян, Н.И.Пашенко). Было обнаружено, что феромон тревоги и запах хищника вызывают такие же по характеру и глубине сдвиги ряда физиологических и биохимических показателей у рыб – рецепторов запахов, что и другие типичные стрессовые воздействия. Это позволило отнести химические сигналы опасности к стресс-факторам. В результате многолетних исследований природы феромона тревоги была

показана несостоятельность существовавшей ранее точки зрения о принадлежности его к птериновым веществам. Определены молекулярная масса и некоторые другие физико-химические свойства феромона тревоги. Получены сведения о величине молекулярной массы и некоторых других свойств веществ, обуславливающих репеллентные свойства запаха хищных рыб (Н.Е.Лебедева, А.О.Касумян). Специальными методическими приемами было показано, что запах рыб, продуцируемый ими при испуге, обладает отпугивающим действием на других особей и таким образом может рассматриваться как один из сигналов опасности рыб (Е.А.Марусов). Определен источник стрессового сигнала и его некоторые физико-химические свойства (Н.Е.Лебедева).

3.2. Вкус

Первая работа, посвященная изучению органов вкуса у рыб была выполнена в России еще в 1897 году известным морфологом А.С.Догелем, который впервые привел описание структуры и распределения вкусовых почек на усах и губах осетровых рыб. Морфологические исследования органов вкуса у рыб были продолжены начиная с 50-х годов 20-го столетия. Были выполнены наблюдения за появлением вкусовых почек в онтогенезе осетровых рыб (Н.И.Драгомиров), изучено распределение вкусовых почек на наружной поверхности тела, усиках и плавниках у некоторых морских рыб (М.П.Аронов). Несколько позже детальные исследования ультраструктуры вкусовых почек и цитологических особенностей рецепторных и иных типов клеток у осетровых рыб разного возраста включая ранних личинок и половозрелых особей были выполнены с использованием электронно-микроскопической техники. Особое внимание в этих работах было уделено процессам онтогенетического формирования структуры и топографии экстраоральных и интраоральных вкусовых рецепторов. На примере нескольких видов осетровых рыб было установлено, что вкусовые почки появляются в онтогенезе существенно позже

возникновения обонятельных рецепторов – лишь к началу питания молоди внешних кормом. При этом рецепторы наружной (экстраоральной) и внутриворотовой (интраоральной) вкусовой систем дифференцируются гетерохронно: первыми вкусовые почки появляются на усах рыб, а несколько позже – в ротовой полости. Отмечены некоторые отличия между наружными и внутриворотовыми вкусовыми почками по тем структурам (эпидермальные бугры и вкусовые сосочки), на которых они располагаются. Ультраструктура вкусовых почек была исследована также и у некоторых эндемичных представителей ихтиофауны Байкала (Р.А.Певзнер, Г.В.Девицина, Т.М.Дмитриева).

В 70-е годы предыдущего столетия важные аналитические обобщения и экспериментальные данные о функциональных особенностях вкусового анализатора рыб были получены сотрудниками Санкт-Петербургского университета (Э.Ш.Айрапетьянц, Н.Е.Василевская). С помощью электрофизиологической техники ими были проведены исследования, связанные с регистрацией вызванной активности нейронов продолговатого мозга карпа при стимуляции оклоротовых хеморецепторов растворами некоторых классических вкусовых веществ. Впоследствии аналогичные исследования были выполнены на треске, что позволило выявить специфику в реакциях морских и пресноводных рыб на солевые и кислотные раздражители. Были также подвергнуты анализу ответы в хемочувствительных волокнах отдельных ветвей тройнично-лицевого комплекса на раздражение наружных и внутриворотовых хеморецепторов растворами аминокислот и экстрактов кормовых организмов (И.Д.Павлов, Т.М.Дмитриева).

Впервые эксперименты по выяснению отношения рыб к вкусовым раздражителям были осуществлены в нашей стране А.П.Адрияшевым, который показал способность рыб различать вкус веществ, вызывающих ощущение кислого, горького, сладкого и соленого. В настоящее время это направление исследований интенсивно развивается в Московском государственном университете. Основной целью этих работ является сравнительное изучение

вкусовых ответов рыб различной экологии и систематики на такие адекватные стимулы как свободные аминокислоты и некоторые другие вещества, оценка степени видовой и популяционной специфичности и индивидуальной вариабильности вкусовых спектров реагирования, исследование закономерностей формирования вкусовой чувствительности в онтогенезе рыб и характера повреждающего воздействия антропогенных химических загрязнителей водной среды на способность рыб различать вкусовые качества кормовых объектов. С помощью специально разработанного метода, основанного на поведенческих тест-реакциях, для более чем 30 видов рыб семейства осетровых, лососевых, карповых, тресковых, пецилиевых и некоторых других, были выяснены вкусовые спектры реагирования этих рыб. Было обнаружено, что по своему характеру вкусовые ответы у исследованных видов резко различаются, что, по-видимому, отражает их пищевую специализацию. Вместе с тем четких зависимостей между отношением рыб к вкусовым веществам и особенностями их питания не прослеживается. Видовые паттерны вкусовых предпочтений жестко детерминированы и не зависят от индивидуального пищевого опыта особи. Обонятельные и вкусовые спектры реагирования рыб не совпадают, что подтверждает канализированность этих хемосенсорных систем и их разную роль в поведении рыб. Обнаружено, что свободные аминокислоты могут обладать для рыб не только привлекательным или индифферентным вкусовыми качествами, и оказывать сильное детеррентное действие. Эти данные существенно расширяют существующее представление о функции этой группы химических веществ в регуляции пищевой активности рыб. Экспериментами, проведенными с ранней молодью осетровых рыб, выявлена гетерохрония сроков функционального формирования экстраоральной и интраоральной вкусовой систем, обнаружено, что функциональное развитие экстраоральной вкусовой чувствительности происходит в онтогенезе осетровых рыб существенно более быстрыми темпами, чем интраоральной. Выявленная гетерохрония, по-видимому, связана

с особенностями сенсорного обеспечения пищевого поведения у этой группы рыб (А.О.Касумян).

В последние годы интенсивно разрабатываются вопросы взаимодействия хемосенсорных систем. Установлено, что потеря обоняния вызывает у хронически аносмированных рыб развитие компенсаторных процессов во вкусовой системе, как на периферии, так и в центральных отделах. Следствием этих процессов является частичное викарирование функции обонятельной системы вкусовой рецепции – спустя некоторое время аносмированные рыбы вновь приобретают способность проявлять адекватные поведенческие ответы на ограниченный спектр химических сигналов (пищевые). Однако полного восстановления чувствительности к пищевым стимулам все же не происходит (А.О.Касумян, Г.В.Девицина, Е.А.Марусов).

3.3. Тригеминальная хемосенсорная система

Общая химическая чувствительность рыб относится к числу наиболее слабо исследованных видов хеморецепции. В нашей стране работы, связанные с этой проблемой, были посвящены преимущественно изучению структурно-функциональных свойств тригеминальной хемосенсорной системы рыб. Было установлено участие тонких ответвлений максиллярной и офтальмической ветвей тройничного нерва в иннервации органа обоняния рыб, а также обнаружены небольшие по размеру, но строго локализованные проекционные области этих ветвей в сенсорном Гассеровом ганглии. В электрофизиологических экспериментах было показано, что тройничный нерв рыб является полимодальной сенсорной системой, воспринимающей тактильные и температурные стимулы и обладающей чувствительностью к широкому спектру химических веществ различного класса и к естественным химическим раздражителям. Установлено также, что тройничная хеморецепция является коротко латентной системой с более высокими скоростями проведения сигнала и более высокими порогами восприятия химических стимулов, чем

обонятельная. Показано существенное влияние тройничной системы на функции обонятельной и вкусовой систем (Г.В.Девицина, Г.А.Малюкина, Т.А.Белоусова, Л.С.Червова, Г.И.Флерова). Экспериментальным путем показано, что блокада тригеминальной системы приводит к нивелированию специфического паттерна электрофизиологических ответов в одиночных волокнах обонятельного тракта рыб на адекватные химические стимулы (А.А.Никонов).

3.4. Некоторые другие аспекты изучения хеморецепции рыб

С помощью различных экспериментальных методов изучалась роль органов хеморецепции в осуществлении так называемого группового эффекта – снижение интенсивности потребления кислорода особью в группе по сравнению с групповым содержанием (Г.А.Малюкина, Н.Г.Дмитриева). Получены данные о влиянии внутривидовых химических сигналов на плавательную способность и проявление поведенческих реакций различного типа, изучены особенности ориентировочно-исследовательского и целенаправленного поведения рыб в полях химических раздражителей, показаны сезонные и половые различия в чувствительности рыб к искусственным и естественным запаховым раздражителям, обнаружена высокая восприимчивость некоторых видов рыб к запахам, имеющим сигнальное значение в миграционном поведении (Г.А.Малюкина, Е.А.Марусов, Д.С.Павлов, В.Б.Солуха). Оценена роль хеморецепции и других органов чувств в ближней ориентации некоторых рыб, выявлена возможность выработки у рыб условного пищевого рефлекса на ряд синтетических запаховых веществ, определена продолжительность сохранения рыбами этого рефлекса без подкрепления (Е.А.Марусов, Ю.Б.Мантейфель, В.Н.Виноградова). Использование поведенческих тест-реакций позволило установить, что характер реакции некоторых видов лососевых рыб на растворы аминокислот

может существенно различаться от аттрактивной до репеллентной (И.А.Шпарковский).

4. СЛУХ

Большое внимание в нашей стране уделялось изучению акустической сигнализации рыб. Теоретические исследования биоакустики рыб были начаты в 50-е годы в ИПЭЭ РАН и в Московском государственном университете. Эти работы были направлены на исследование морфологических и функциональных параметров органов слуха и органов звучания, физических особенностей издаваемых звуков, возможностей акустической коммуникации рыб.

В результате этих работ была впервые экспериментально установлена способность рыб воспринимать низкочастотные звуковые колебания, было выполнено исследование слуха у ряда видов морских и пресноводных рыб в связи с различиями в строении их акустического аппарата и определены верхние частотные пределы слухового восприятия и пороговые величины звукового давления (Г.А.Малюкина). С помощью поведенческих тест-реакций рыб было исследовано действие акустических колебаний низкой частоты (100 гц) на двигательную активность 10 видов пресноводных рыб (Б.М.Логвиненко, Е.В.Фадеев). Были предприняты попытки выяснить информационную структуру акустических сигналов рыб, определить критерии, на основании которых возможно провести идентификацию видовой принадлежности рыб по издаваемым ими звукам (А.Г.Гусар, Л.А.Воловова). На примере ряда видов удалось показать способность рыб определять направление на источник звука. Эта способность зависит от частотных характеристик звукового сигнала (В.Р.Протасов, Е.В.Романенко, М.А.Сорокин). Исследовалась роль плавательного пузыря в слуховой функции рыб и его акустические свойства (С.Ф.Вайтулевич). Большое внимание уделялось выяснению возможности и способов использования реакции на звуки для управления поведением рыб –

отпугивания от опасных для их жизни участков водоема, направления или удержания рыб в зоне орудий лова, увеличения уловистости тралов и неводов, для целей пастбищной аквакультуры (Л.А.Воловова, А.И.Сучков, Ю.Н.Варич, С.И.Данильченко, А.Ю.Непрошин). Рассматривались различные аспекты участия акустического канала получения информации в ориентации рыб и их коммуникациях (В.Р.Протасов, В.М.Круминь). Был проведен анализ акустических характеристик звуков, издаваемых рыбами, составлен атлас звуков более 70 морских и пресноводных видов рыб (И.Д.Никольский, В.Р.Протасов, Е.В.Романенко). Проведено изучение отолитов рыб в связи со слуховой функцией. Установлено, что масса отолитов определяет основные функциональные характеристики утрикулюса, саккулюса и лагены. Предполагается, что варьирование формы отолита у рыб разных видов связано с настройкой этих основных структурных отделов органа слуха рыб на восприятие определенных относительно головы рыбы направлений звука (Д.В.Лычаков). Проблеме акустической сигнализации рыб посвящено ряд обзорных статей и монографий.

5. БОКОВАЯ ЛИНИЯ

Изучение органов боковой линии у рыб было начато в России еще в 19 веке работами П.И.Митрофанова, который на обширном материале по развитию миног, акуловых и костистых рыб первый показал общность закладки слухового пузырька и органов боковой линии, развивающихся из первичного утолщения слоя эктодермы головы. В начале 20 века эти работы были продолжены исследованиями Н.К.Кольцова, Д.К.Третьякова, В.Владыкова.

Наибольший вклад в изучение боковой линии был сделан Н.Н.Дислером, которым были выполнены детальные исследования процессов формирования морфологии и распределения невромастов на поверхности тела, мест возникновения и дифференцировки невромастов и каналов боковой линии у многих видов рыб. Он успешно сочетал исследования строения органов чувств

системы боковой линии с наблюдениями и экспериментами, направленными на выяснение значения этого вида рецепции в поведении рыб различной экологии и возраста. Такой комплексный подход позволил Н.Н.Дислеру убедительно показать на многочисленных примерах наличие четкой связи между строением и степенью развития органов чувств системы боковой линии и ее ролью в защитном и пищевом поведении рыб. Результаты проведенных многолетних исследований были обобщены в двух крупных монографиях, оказавших заметное влияние на развитие отечественной сенсорной морфологии – "Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб" (1960) и «Система органов чувств боковой линии акуловых рыб» (1977). Изучение морфологии боковой линии рыб и ее сенсорных элементов проводилось также и рядом других российских исследователей – В.М.Макушком, А.В.Нееловым, В.Г.Сиделевой, Н.В.Паринным, А.Д.Астаховым.

Исследованию функциональных параметров органов боковой линии рыб посвящены работы Г.А.Малюкиной, выполненные в 50-е годы 20 века с использованием условнорефлекторной методики. Были выявлены спектральные диапазоны рецепции колебаний низких частот, установлены пороги дифференцирования сигналов по частоте, а также обнаружена способность рыб определять направление на источник колебаний. Показано, что анализ информации, получаемый с помощью рецепторов боковой линии, осуществляется в теле и заслонке мозжечка (*corpus cerebelli* и *valvulae cerebelli*). В последние годы исследования органов чувств боковой линии проводились с использованием электрофизиологической техники, позволившей получить сведения о морфо-функциональных свойствах центральных структур анализатора боковой линии рыб (Ю.Н.Андрянов, О.Б.Ильинский). Эксперименты по выяснению роли органов боковой линии и равновесия в формировании у рыб реакций поддержания равновесия, избегания препятствия и реореакции в условиях потока воды выполнены (Д.С.Павлов, С.Н.Тюрюков).

6. ЭЛЕКТРОРЕЦЕПЦИЯ

В 60-х годах 20 века были начаты и успешно продолжаются в настоящее время исследования электрокоммуникации и роли электрических полей различного происхождения в поведении рыб. Интерес к этому направлению исследований был связан с открытием специализированных органов электрогенерации и электрорецепции у рыб, а также с усилившимся в последние десятилетия воздействием электромагнитных полей искусственного происхождения на рыб. Первые работы в области электрорецепции и электроориентации рыб были выполнены в России в ИПЭЭ РАН под руководством профессора В.Р.Протасова. В его монографиях «Биоэлектрические поля в жизни рыб» (1972), «Поведение рыб. Механизмы ориентации рыб и их использование в рыболовстве» (1978), «Введение в электроэкологию» (1982) был дан подробный анализ данных по слабо- и сильноэлектрическим рыбам, механизмам восприятия ими электрических и магнитных полей, их роли в поведении рыб различной экологии, затрагивались вопросы эволюции электрических органов и их трансформации из неспециализированных тканей, был определен ряд конкретных направлений в исследовании роли и значения электрических и магнитных полей в жизни рыб. Эта область исследований была определена в последствии как электроэкология рыб.

Начиная с первых работ В.Р.Протасова интенсивность изучения электрогенераторных и электрорецепторных систем рыб в России поддерживается на высоком уровне. В отличие от зарубежных исследователей, которые в подавляющем числе случаев для экспериментальных целей использовали представителей отрядов клюворылообразных (*Mormyridae*) и гимнотообразных (*Gymnotidae*), работы российских исследователей были выполнены преимущественно на сомовых (*Siluridae*), пластиножаберных (*Elasmobranchii*) и некоторых других видах рыб. В соответствии с имеющимися методическими возможностями были проведены и проводятся в настоящее

время исследования различных аспектов этой проблемы, связанных с изучением роли электрических полей естественного и искусственного происхождения в экологии рыб и бионическим моделированием электроориентационных систем рыб с целью создания новых технических средств подводной связи и пространственной ориентации. Изучены механизмы электрогенерации внешних электрических полей, связанных с различными поведенческими актами у пресноводных неэлектрических рыб, а также квазипостоянных полей, связанных с активным транспортом ионов через эпителиальные ткани морских неэлектрических рыб (В.Д.Барон, Б.М.Басов, В.Д.Ольшанский, К.С.Моршнев, Б.И.Бессонов). У различных представителей отряда осетрообразных (*Acipenseriformes*) прослежено развитие системы ампулярных рецепторов, что позволило выявить межвидовые, межродовые и межсемейственные морфологические различия ампулярных рецепторов как у личинок, так и у взрослых особей этих рыб (М.П.Никольская).

Получены важные сведения о физиологических, морфологических и биофизических аспектах организации систем электрогенерации у слабоэлектрических морских и пресноводных рыб. Так, на примере звездочета *Uranoscopus scaber* выявлены общие закономерности организации электрогенераторных систем рыб, особенности иннервации генераторных тканей. Установлен характер распределения токового поля при разряде, показано, что ампулированные электрорецепторы принимают активное участие в электроориентации. Выявлено, что согласованное функционирование сети электрорецепторов Лоренцини и системы электрогенерации дает принципиальную возможность существования у слабоэлектрических морских рыб (скатов *Raja*) оригинального, отличного от известного для пресноводных рыб, механизма электролокации. Сотрудниками ИПЭЭ РАН впервые показана способность передачи и приема собственных электрических сигналов скатами *Raja* на расстоянии до 7-10 м, что значительно превышает возможности общения этих рыб с использованием других дистантных сенсорных систем. Специальными методами изучены электромотонейроны в спинном мозге

скатов, дана морфологическая характеристика этих клеток, показано, что в отличие от других мотонейронов для электромотонейронов характерен неметамерный характер распределения. В последние годы впервые обнаружена способность поддерживать электрокоммуникационные отношения у ряда видов африканских сомиков семейства Clariidae, осуществлена регистрация электрогенераторной активности этих рыб в естественных водоемах, выяснена суточная динамика частоты генерируемых электрических импульсов и ее связь с поведением рыб (В.Д.Барон, А.А.Орлов, В.М.Ольшанский, А.Д.Саблин-Яворский, К.С.Моршнев, Н.А.Михайленко, Г.Р.Броун). В работах В.М.Муравейко, выполненных в Мурманском морском биологическом институте РАН, рассматривались функциональные свойства электрорецепторов, роль электрорецепции и электрогенерации в поведении рыб, участие этих систем в реакциях рыб на биологически важные геофизические явления, такие как циклоны, землетрясения. Группой сотрудников Института физиологии РАН проводится изучение физиологии электрорецепторов рыб, их центральных проекций, способности ампулированных электрорецепторов к восприятию магнитного поля, процессы синаптического преобразования слабых электрических сигналов (Г.Р.Броун, Г.И.Акоев, Ю.Н.Андранинов, О.Б.Ильинский).

7. РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

Мандейфель Б.П. 1967а. Изучение поведения рыб в СССР // Поведение и рецепции рыб. М.: Наука. С.3-13.

Мандейфель Б.П. 1967б. Изучение поведения и рецепции рыб в Советском Союзе // Вопросы ихтиологии. Т.7. Вып.5. С.517-525.

Мандейфель Б.П. 1970. Изучение поведения и ориентации рыб в СССР // Биологические основы управления поведением рыб. М.: Наука. С.5-11.

Павлов Д.С., Касумян. 1987. Изучение поведения и рецепции рыб в СССР // Вопросы ихтиологии. Т.27. Вып.5. С.761-770.

Павлов Д.С., Касумян. 1994. Изучение поведения и сенсорных систем рыб в России. Сообщение 1. // Вопросы ихтиологии. Т.34. Вып.4. С.509-525.

Павлов Д.С., Касумян. 1994. Изучение поведения и сенсорных систем рыб в России. Сообщение 2. // Вопросы ихтиологии. Т.34. Вып.5. С.703-718.

Павлов Д.С., Касумян. 1994. Изучение поведения и сенсорных систем рыб в России. Сообщение 3. // Вопросы ихтиологии. Т.34. Вып.6. С.806-815.

8. ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Андреанов Ю.Н., Ильинский О.Б. 1983. Органы боковой линии // Эволюционная физиология. Ч. 2. Л.: Наука. С.110-160.

Бабурина Е.А. 1972. Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. М.: Наука. 146 с.

Барон В.Д. 1982. Электрогенераторные системы рыб : эволюция и механизмы адаптации. М.: Наука. 111 с.

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

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

Василевская Н.Е. 1974. О химической необонятельной рецепции у рыб // Основные особенности поведения и ориентации рыб. М.: Наука. С.36-56.

Гирса И.И. 1981. Освещенность и поведение рыб. М.: Наука. 163 с.

Гусельников В.И., Логинов Б.В. 1976. Зрительный анализатор рыб. М.: Изд-во МГУ. 151 с.

Дарков А.А. 1980. Экологические особенности зрительной сигнализации рыб М.: Наука. 115 с.

Дислер Н.Н. 1960. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Изд-во АН СССР. 228 с.

Дислер Н.Н. 1977. Система органов чувств боковой линии акуловых рыб. М.: Наука. 181 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.

Мантейфель Б.П.,Гирса И.И.,Лещева Т.С., Павлов Д.С. 1965. Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных хищных рыб// Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука. С.3-81.

Муравейко В.М.1988. Электросенсорные системы животных. Апатиты.106 с.

Неелов А.В. 1979. Сеймосенсорная система и классификация керчаковых рыб Cottidae: Myoxocephalinae, Artediellinae. Л.: Наука. 208 с.

Никольский И.Д., Протасов В.Р., Романенко Е.В., Шишкова Е.В. 1968. Звуки рыб. Атлас. 92 с.

Никоноров С.И. 1982. Передний мозг и поведение рыб. Эколого-эволюционный и прикладной аспекты исследования. М.: Наука. 206 с.

Ольшанский В.М. 1990. Бионическое моделирование электросистем слабоэлектрических рыб. М.: Наука. 208 с.

Павлов Д.С.1970. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М.: Наука. 145 с.

Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука. 319 с.

Протасов В.Р. 1965. Биоакустика рыб. М.: Наука. 207 с.

Протасов В.Р.1968. Зрение и ближняя ориентация рыб. М.: Наука. 203 с.

Протасов В.Р. 1972. Биоэлектрические поля в жизни рыб. М.: Наука. 226с.

Протасов В.Р. 1978. Поведение рыб. Механизмы ориентации рыб и их использование в рыболовстве. М.: Пищ.пром-сть. 295 с.

Протасов В.Р., Бондарчук А.И., Ольшанский В.М. 1982. Введение в электроэкологию. М.: Наука. 336 с.

Сбикин Ю.Н. 1980. Возрастные изменения зрения рыб в связи с особенностями их поведения. М.: Наука. 86 с.

Чинарина А.Д. 1978. Сигнальное значение и регуляция приспособительной окраски у рыб. Л.: Наука. 120 с.

Школьник-Яррос Е.Г., Бабурина Е.А. 1982. Структурные вариации сетчатки: экологический и эволюционный аспекты // Сенсорные системы. М.: Наука. С.3-9.

Учебное издание

Павлов Дмитрий Сергеевич
Касумян Александр Ованесович

Изучение поведения и сенсорных систем рыб в России

Часть 2

Сенсорные системы рыб

Подписано в печать 17.10.2002.

Формат 60x84/16. Бумага офс. №1.

Печать Ризо. Усл. печ. л. 1,8

Уч.-изд. л. 1,5. Тираж 75 экз. Заказ 463.

Ордена «Знак Почета» Издательство Московского университета.

125009, Москва, ул. Б.Никитская, 5/7.

Отдел печати МГУ.

119992, Москва, Ленинские горы.