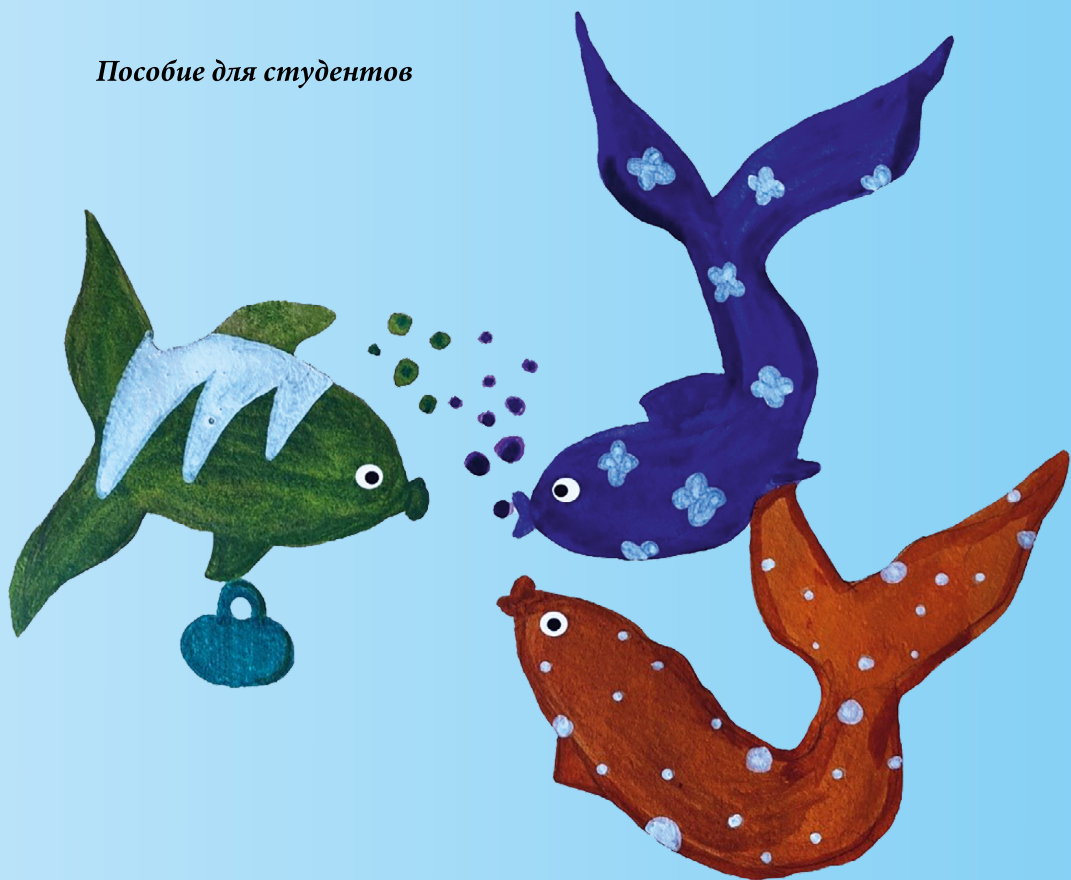


Александр КАСУМЯН

ХЕМОКОММУНИКАЦИЯ РЫБ

**ОБЩЕНИЕ С ПОМОЩЬЮ ДИСТАНТНЫХ
ХИМИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ**

Пособие для студентов



МГУ имени М.В.Ломоносова

Александр КАСУМЯН

ХЕМОКОММУНИКАЦИЯ РЫБ

**ОБЩЕНИЕ С ПОМОЩЬЮ ДИСТАНТНЫХ
ХИМИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ**

Пособие для студентов

**КОНСТАНТА
Белгород, 2026**

УДК 597.2/5
ББК 28.693.33я73
К28

Рекомендовано учёным и Учебно-методическим советами биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова в качестве учебного пособия для студентов биологического факультета

Рецензенты:

К.В. Кузищин, доктор биологических наук, профессор кафедры ихтиологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова
В.Н. Михеев, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции имени А.Н.Северцова РАН

Касумян, Александр Ованесович

К28 Хемокоммуникация рыб. Общение с помощью дистантных химических сигналов : пособие для студентов / А. О. Касумян ; МГУ имени М.В.Ломоносова. – Белгород : КОНСТАНТА, 2026. – 144 с. : ил.
ISBN 978-5-907903-87-6

В пособии рассматривается хемокоммуникация рыб, осуществляемая с помощью химических сигналов, воспринимаемых дистантными хемосенсорными системами – обонянием и общим химическим чувством (одиночные хемосенсорные клетки). Основное внимание уделено формированию представления о разнообразии хемокоммуникации у рыб и широте спектра форм поведения, регуляцию которых она обеспечивает. На многочисленных конкретных примерах разбирается использование рыбами внутривидовых запахов (феромонов) при размножении и заботе о потомстве, в защитном поведении, для различения видовой, популяционной и групповой принадлежности и индивидуального распознавания, для мечения территории и при совершении миграций. Рассматривается межвидовая хемокоммуникация рыб, в том числе с другими гидробионтами и околотовными животными. Приводятся сведения о влиянии состояния рыб и различных внешних факторов на хемокоммуникацию, о праймерных (отставленных по времени) эффектах феромонов и кайромонов рыб, путях поступления этих сигналов в воду и их химической природе. Сообщается об использовании некоторыми рыбами необонятельной хеморецепции для коммуникации.

Пособие предназначено для студентов-биологов старших курсов, аспирантов и исследователей, специализирующихся в области ихтиологии и других зоологических дисциплин; может быть использовано преподавателями биологических факультетов университетов, а также всеми интересующимися биологией рыб и других животных.

*На первой странице обложки – рисунок «Рыбы»,
предоставлен автором Хлоей-Софи Холодовой.*

УДК 597.2/5
ББК 28.693.33я73

© А.О. Касумян, 2026
© Хлоя-Софи Холодова, художник, 2026
© МГУ имени М.В.Ломоносова, 2026
© КОНСТАНТА, 2026

ISBN 978-5-907903-87-6

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
Глава 1. ВВЕДЕНИЕ	7
1.1. Разнообразие рыб	7
1.2. Коммуникация: термины и понятия	8
1.3. Структура сенсорных систем	11
1.4. Классификация химических сигналов	12
Глава 2. ОБОНЯТЕЛЬНАЯ КОММУНИКАЦИЯ	14
2.1. Обонятельная система	15
2.1.1. Орган обоняния	15
2.1.2. Функциональные характеристики	19
2.2. Репродуктивное поведение	21
2.2.1. Золотая рыбка	22
2.2.2. Тиляпии и другие цихлиды	26
2.2.3. Африканский клариевый сом	28
2.2.4. Гурами	28
2.2.5. Глубоководные удильщики	29
2.2.6. Запаховые железы	32
2.2.7. Видовая специфичность половых феромонов	35
2.2.8. Разнообразие эффектов половых феромонов	36
2.3. Родительское поведение	38
2.4. Защитное поведение	40
2.4.1. Феромон тревоги	41
2.4.2. Феромон стресса	51
2.4.3. Кайромоны тревоги	51
2.4.3.1. Рыбы	52
2.4.3.2. Другие животные	55
2.5. Социальное поведение	57
2.5.1. Запах вида	57
2.5.2. Запах популяции	60
2.5.3. Запах близкородственных особей	60
2.5.4. Индивидуальные запахи, запахи партнёров по группе	61

2.6. Миграции и расселение	64
2.6.1. Феромонная гипотеза хоминга	66
2.6.2. Морская минога	67
2.6.3. Молодь коралловых рыб	69
2.7. Территориальное поведение	74
2.8. Хемокоммуникация между рыбами и другими животными	75
2.8.1. Реакции рыб на запахи животных	75
2.8.1.1. Запахи объектов питания	76
2.8.2. Реакции животных на запахи рыб	80
2.8.2.1. Избегание	81
2.8.2.2. Привлечение	87
2.8.2.3. Околоводные животные	87
2.8.2.4. Врождённая релизерных реакций	89
2.8.2.5. Праймерные ответы	89
2.8.2.5.1. Морфология	90
2.8.2.5.2. Репродуктивные потенции	92
2.8.2.5.3. Сенсорные возможности	93
Глава 3. НЕОБОНЯТЕЛЬНАЯ ХЕМОКОММУНИКАЦИЯ	95
3.1. Хемэстезия	96
3.2. Общее химическое чувство	97
3.2.1. Одиночные хемосенсорные клетки	97
3.2.2. Назначение общего химического чувства	100
3.2.2.1. Морские петухи	101
3.2.2.2. Морские налимы	102
3.2.2.3. Миноги	106
Глава 4. ВНЕШНИЕ ФАКТОРЫ И СОСТОЯНИЕ РЫБ	107
4.1. Загрязняющие вещества	108
Глава 5. ПРИРОДА ХИМИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ	111
Глава 6. ЭВОЛЮЦИЯ ХЕМОКОММУНИКАЦИИ	114
Глава 7. РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	117
Глава 8. ЦИТИРУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	119

ПРЕДИСЛОВИЕ

Способы общения животных друг с другом давно интересуют специалистов. В биологии это направление работ длительное время оставалось за рамками целенаправленного и последовательного изучения. Ситуация стала быстро меняться в середине 20 века с развитием исследований поведения и сенсорных систем у животных, у рыб в частности. Безусловно, большая заслуга в усилении интереса к этим работам принадлежит достижениям известных зоологов – Карла фон Фриша, Конрада Лоренца и Николааса Тинбергена, получивших Нобелевскую премию (1968) с формулировкой «За открытия, связанные с созданием и установлением моделей индивидуального и группового поведения животных». Следует отметить уникальность решения Нобелевского комитета, поскольку премия за работы по этологии была присуждена в номинации «Физиология или медицина»¹! Многие свои исследования Фриш, Лоренц и Тинберген осуществили на рыбах. Достаточно напомнить, что феромон тревоги (alarm pheromone), который в мировой литературе до разработки специальной классификации химических сигналов называли веществом испуга (alarm substance) вслед за его исходным немецким названием (schreckstoff), был обнаружен Карлом фон Фришем в 1938 году у обыкновенного гольяна *Rhoxinus phoxinus*. Феромон тревоги фактически является первым обязательным сигналом, обнаруженным у рыб. Эксперименты Николааса Тинбергена на трёхиглой колюшке *Gasterosteus aculeatus* также хорошо известны, они продемонстрировали широкую палитру зрительных сигналов, которыми трёхиглая колюшка обменивается для предупреждения прямых конфликтов и при нересте. Наблюдениям за рыбами много времени уделял Конрад Лоренц, достаточно вспомнить содержание первых глав его хорошо известной книги о биологической природе агрессии, переведённой на многие языки мира, в том числе на русский (Лоренц, 2017).

Перечень имён крупных учёных, зарубежных и отечественных, внёсших значительный вклад в формирование представлений о поведении и коммуникации рыб и других животных, безусловно, может быть продолжен. Исследования в этой области, начавшие проводиться особенно

¹ Нобелевская премия за работы по этологии, как и по зоологии в целом, не присуждается.

интенсивно с 70–80-х годов прошлого столетия во многих странах, в том числе в СССР (Соколов, Зинкевич, 1983), привели к быстрому накоплению сведений о поведении и способах коммуникации у различных животных. Продолжаются эти работы и сейчас, но во многих исследованиях последних лет основное внимание всё больше смещается в выяснение и понимание физиологических и сенсорных механизмов, лежащих в основе коммуникационных процессов.

В пособии рассматриваются основные типы хемокоммуникации, которые рыбы осуществляют, обмениваясь «дистантными» химическими сигналами, воспринимаемыми обонянием и общим химическим чувством². В пособие не включена хемокоммуникация, основанная на «контактных» химических сигналах³, рецепция которых у рыб происходит благодаря вкусовой системе и, возможно, общему химическому чувству, и требует специального рассмотрения. Учитывая особенности, присущие разным хемосенсорным системам, знакомство с хемокоммуникацией рыб построено по сенсорному принципу. В пределах каждого из сенсорных разделов поддерживается сходная последовательность изложения, при этом для удобства читателя в начале каждого раздела приводится краткое описание структуры и функциональных возможностей соответствующей сенсорной системы. Большое количество иллюстраций в тексте – рисунков, схем и фотографий – облегчает восприятие материала.

Пособие создано на основе лекционного спецкурса «Коммуникация рыб», разработанного автором и входящего в учебную программу студентов старших курсов кафедры ихтиологии МГУ имени М.В.Ломоносова, некоторые разделы этого курса вошли в лекционные спецкурсы других кафедр и подразделений Московского университета. Пособие предназначено в помощь студентам, получающим знания в области коммуникации, сенсорных систем и поведения рыб и других животных.

² У сомов и других рыб с экстремально высоким развитием наружных вкусовых органов вкусовая система рыб способна обеспечивать дистантную хеморецепцию (Bardach et al., 1967).

³ Термины дистантные и контактные химические сигналы используют при рассмотрении хемокоммуникации насекомых и некоторых других животных (Baue, 2011).

Глава 1. ВВЕДЕНИЕ

1.1. Разнообразие рыб

Рыбы – наиболее многочисленная группа позвоночных. Аристотель (4 век до н.э.) упоминает лишь о 116 известных ему видах рыб («Historia Animalium»), через примерно полтысячелетия у Плиния Старшего (1 век н.э.) в «Historia Naturalis» сообщается о 144 видах. У Петра Артеди, заслуженно называемого отцом ихтиологии, в книге «Ichthyologia» (1738) перечисляется 228 видов. Карл Линней, друг и продолжатель Петра Артеди, в последнем прижизненном издании «Sistema Naturae» (1766–1768) упоминает уже 414 видов рыб. Согласно авторитетному информационно-справочному ресурсу Fishbase (www.fishbase.org, version 11/2025), общее число видов ныне живущих рыб составляет 36400. Другой авторитетный справочный ресурс Eschmeyer's Catalog of Fishes (<https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>; version 09.12.2025) сообщает о 37474 валидных видах рыб. Это превышает суммарное число всех остальных позвоночных. Перечень валидных видов рыб постоянно корректируется за счет описания новых и исключения из списков видов тех, которых признают невалидными в результате ревизий. Ожидается, что в обозримом будущем число видов рыб приблизится или даже превысит 40000.

Таксономическая категория «Рыбы» в современной систематике отсутствует, но понятие «Рыбы» по-прежнему существует, оно объединяет всех позвоночных животных, сохраняющих в той или иной форме жаберный тип дыхания на протяжении всей жизни (онтогенеза). Сейчас рыб относят к пяти разным классам – это миксины (Muxini), миноги (Petromyzontida), объединяемые в нетаксономическую категорию рыбообразные или круглоротые (Cyclostomata), а также хрящевые (Chondrichthyes), лучепёрые (Actinopterygii) и лопастепёрые (Sarcopterygii) рыбы. Суммарно в этих классах насчитывается более 60 отрядов и более 500 семейств.

Рыб не только много по числу видов, они необычайно разнообразны по образу жизни и другим особенностям биологии. Морские и пресноводные рыбы составляют примерно по 45% от общего числа видов, остальные оби-

тают в солоноватых водах, т. е. в воде с промежуточной солёностью. Некоторые из рыб успешно существуют в ультрагалинных водах с солёностью до 60–80‰⁴. В морях и океанах рыбы встречаются повсеместно – от прибрежных мелководий (около 80–85% всех морских видов) до удалённых открытых участков, населяют эпи-, мезо-, бати-, абиссо- и ультра-абиссо-пелагиаль, океанические впадины и желоба. В пресноводных водоёмах рыб можно встретить от тропиков до полярных зон в водотоках различного типа (реки, ручьи, каналы), в стоячих водах (озёра, пруды, болота, водохранилища), в равнинных, пещерных и высокогорных водоёмах (свыше 6000 м над уровнем моря), в водоёмах временных (пересыхающих) и промерзающих, в термальных источниках и подземных водах. Одни из рыб активны в дневные часы, другие в ночное или сумеречное время суток. Асоциальные рыбы живут поодиночке и не образуют даже временных скоплений, другие рыбы высоко социальные и вне группы, гарема, колонии или стаи существовать не могут. Есть рыбы, меняющие свою социальность с возрастом, другие – в связи с изменением внутреннего состояния или сменой окружающей обстановки.

Разный образ жизни и обитание в разнообразных условиях отражается на структуре и функциональных свойствах сенсорных систем, на форме и способах коммуникаций, осуществляемых рыбами при возникновении опасности, при размножении, поддержании присущей им формы социальности, при распределении в водоёме, территориальных и внутрigrупповых взаимодействиях, во время миграций и других жизненных проявлений. Коммуникационные возможности зависят также от суточных и сезонных условий, от состояния и возраста рыб, особенностей населяемого ими биотопа и прочих многих внешних обстоятельств. Всё это в полной мере касается всех форм коммуникаций рыб, включая связи, поддерживаемые с помощью химических сигналов.

1.2. Коммуникация: термины и понятия

Коммуникация подразумевает взаимодействие животных с помощью **информационных (коммуникационных) сигналов** – биологически значимых стимулов, несущих полезную (адаптивную) информацию для получателя сигнала или вызывающих у него ответы, являющиеся полезными для того, кто является источником сигнала. Термины **биокоммуникация**, **сиг-**

4 Промилле (‰) — одна тысячная доля, или 1/10 процента.

нализация, биосигнализация в большинстве случаев, кроме специальных публикаций⁵, используются в качестве синонимов коммуникации.

Коммуникация подразумевает участие в процессе информационного взаимодействия как минимум двух партнеров – **донора сигнала (сигнализатора)**, генерирующего коммуникационный сигнал, и **получателя сигнала (реципиента)**, воспринимающего и реагирующего на сигнал⁶. У рыб коммуникация может осуществляться с помощью сигналов различной природы – химической, механической, световой, электрической.

Получать сигналы рыбы могут с помощью почти всех имеющихся у них **сенсорных систем** (органов чувств, сенсорных каналов, информационных каналов), за исключением, по-видимому, лишь некоторых, таких как вестибулярная система (чувство равновесия) и еще слабо изученная магниторецепция. Полученный сигнал может изменять поведение животного, вызывая у него демонстрацию короткой по латентности двигательной реакции – в этом случае говорят о **релизерном ответе**, а сам сигнал называют **релизерным сигналом**. Но полученная информация может приводить не к двигательной реакции или не только к ней, а и к проявлению **праймерного ответа** – к медленно развивающимся физиологическим перестройкам в организме получателя сигнала, который в этом случае считается **праймерным сигналом**. В формировании праймерного ответа участвуют нервная и эндокринная системы. Многие из сигналов вызывают оба этих типа ответа, т. е. являются релизерными и праймерными одновременно.

Обмен информационными сигналами чаще всего происходит между особями, принадлежащими к одному и тому же виду, т. е. между конспецификами. Такое общение называют **внутривидовой коммуникацией**, она не только наиболее обычная, но и разнообразная, в отличие от **межвидовой коммуникации** – контактов между особями разных видов, т. е. между гетероспецификами. Межвидовая коммуникация у рыб и у других животных происходит менее часто, и известно о ней меньше.

Сенсорной основой хемокоммуникации является **хеморецепция** – способность организмов воспринимать химические сигналы и прочие химические раздражители. Хеморецепцию считают одной из наиболее древних форм получения живыми существами внешней информации. Полага-

⁵ Например, см. Фридман В.С. 2013. От стимула к символу. Сигналы в коммуникации позвоночных. М.: Либроком. 560 с.

⁶ В англоязычной литературе доноров сигнала называют donor, signaler, producer, emitter, sender; реципиентов сигнала – recipient, receiver, accepter.

ют также, что именно хеморецепция привела к возникновению нервной системы (Райт, 1966; Никитин, Борман, 2023). Химическими сигналами могут быть отдельные вещества, но чаще это смеси различной сложности и с разным соотношением составляющих их компонентов. У рыб хеморецепция возможна благодаря трём *хемосенсорным системам – обонятельной, вкусовой и общему химическому чувству (общей химической чувствительности)*. На рубеже 19 и 20 веков самостоятельность обонятельной и вкусовой систем у рыб отвергалась, а существование у рыб общего химического чувства ещё не предполагалось. С развитием физиологии сенсорных систем рыб в начале 20 века эти взгляды быстро ушли в историю, поскольку наличие у рыб нескольких хемосенсорных систем стало очевидным. Было убедительно и на многочисленных примерах продемонстрировано, что хемосенсорные системы рыб обладают разными периферическими отделами (органами хеморецепции), разными мозговыми центрами и разными нервами, связывающими периферию и центры. Различаются хемосенсорные системы также своими функциональными свойствами (чувствительностью, спектрами, адаптацией) и ролью, которую эти системы играют в жизни рыб, в их поведении.

У высших позвоночных животных имеются и другие хемосенсорные системы, в частности вомероназальная система, или Якобсонов орган. У рыб вомероназальная система отсутствует, но уже имеются предпосылки для возникновения⁷.

Большинство химических сигналов, которыми обмениваются рыбы, поступают в воду в составе экзометаболитов – конечных продуктов метаболизма, выводимых из организма во внешнюю среду. Такими экзометаболитами, содержащими запаховые вещества, являются моча, фекалии, кожные и жаберные выделения, а также половые жидкости – овариальная и семенная, поступающие в воду вместе с половыми продуктами при нересте. Есть запаховые сигналы, которые выходят в воду не постоянно, а лишь в определённых ситуациях, например при стрессе, беспокойстве и испуге, вызванных видом хищника или искусственными раздражителями (удар электрического тока). Некоторые из запахов попадают в воду из кожи только при её повреждении.

⁷ Вомероназальная система возникает у амфибий, её называют «дополнительной обонятельной системой». У амфибий вомероназальная система обеспечивает восприятие запаховых веществ, находящихся в водной среде, у млекопитающих она ответственна за восприятие половых феромонов, представляющих собой слабо летучие или нелетучие вещества. Начиная с амфибий рецепция летучих запаховых веществ осуществляется основной обонятельной системой.

В отличие от наземных позвоночных, у рыб имеется относительно небольшое число примеров запахов, вырабатываемых железами или другими специальными морфологическими образованиями.

1.3. Структура сенсорных систем

О событиях, происходящих в окружающем их пространстве, о присутствии в нём различных объектов живого и неживого мира, их внешних и иных свойствах, перемещениях и многом другом животные узнают благодаря сенсорным системам. Только благодаря сенсорным системам животные получают эту важную для них информацию и адекватным образом на неё реагируют. Без рецепции сигналов какой-либо из сенсорных систем коммуникация не может быть осуществлена.

Рецепция сигналов происходит в *периферическом отделе* сенсорной системы, который может быть морфологически обособлен в виде органа чувств – глаза, уха, органа обоняния. Но есть сенсорные системы, у которых периферический отдел не образует компактного органа и представлен многочисленными и широко распределёнными специальными чувствующими образованиями – невромастами, вкусовыми почками, ампулами Лоренцини, бугорковыми электрорецепторами и др. Во всех них, как и в органах чувств, имеются *сенсорные клетки*. Благодаря находящимся в сенсорных клетках рецепторам происходит *трансдукция* (преобразование) любого по природе информационного сигнала (химического, механического, оптического и др.) в электрический рецепторный потенциал клетки, который далее в виде электрического импульса по *проводящим путям* (нервам) поступает в первичные и вторичные *мозговые центры* (*центральный отдел*) сенсорной системы для декодирования и анализа и последующей передачи в другие центры и отделы мозга. В случае поведенческого ответа сигнал из центрального отдела сенсорной системы в итоге поступает в моторные центры, откуда по нервным путям передаётся к мышцам для реализации двигательного ответа (рис. 1). Для развития физиологического ответа сигнал от рецепторной клетки достигает структур нейроэндокринной системы и изменяет секрецию различных биологически активных веществ, что приводит к каскаду сложных физиологических сдвигов и перестроек в организме. Структура и функциональная характеристика мозговых центров в настоящем пособии не рассматриваются.

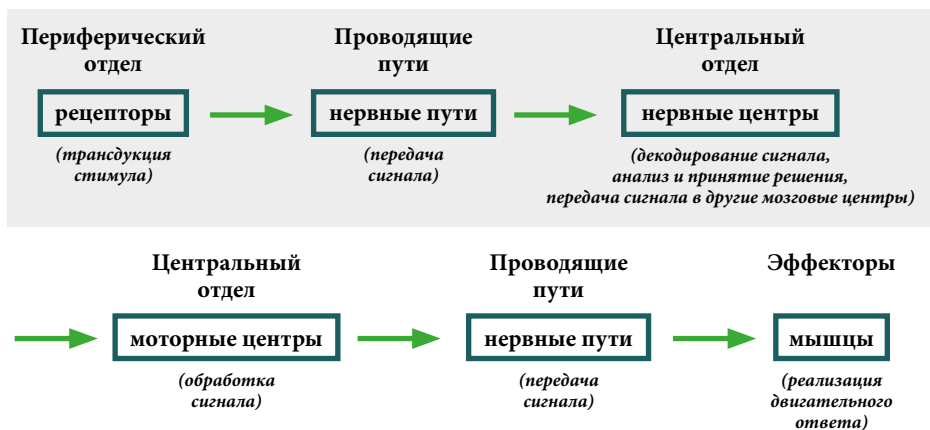


Рис. 1. Схема получения и передачи информационного сигнала в сенсорной системе для реализации поведенческого ответа

1.4. Классификация химических сигналов

Существует принятая классификация химических сигналов, разработанная для всех животных. Химические сигналы, выделяемые одним организмом и влияющие на поведение или состояние других организмов, называют **семиохемиками** (semiochemical), или **инфохемиками** (infochemical). Сигналы, продуцируемые и рецептируемые особями, относящимися к одному и тому же виду, называют **феромонами**⁸ (pheromone) (Karlson, Luscher, 1959). Таким образом, феромоны – это химические сигналы, предназначенные для внутривидовой коммуникации. Вызываемые ими реакции являются врождёнными и адаптивными. Феромоны иногда разделяют на «+/-», «-/+» и «+ /+»-феромоны в зависимости от того, кто из особей – производящая сигнал, рецептирующая или они обе – получает пользу от поступившей информации или от вызванной сигналом ответной реакции.

Запахи межвидового действия продуцируются особью одного вида, но воспринимаются особью другого вида. **Кайромоны** (kairomone) – это те

⁸ В последние годы строгая видовая специфичность уже не рассматривается в качестве обязательного атрибута феромонов, поскольку некоторые из компонентов феромонов могут быть общими для нескольких видов животных и обеспечивать благодаря этому межвидовую эффективность феромонов (Wyatt, 2009).

из запахов межвидового общения, которые несут полезную информацию для реципиентов, тогда как для продуцентов сигнала производимые ими запахи в лучшем случае бесполезны либо контрпродуктивны. **Алломоны** (allomone), как и кайромоны, несут информацию особям другого вида, но ответная реакция на алломоны полезна не реципиентам, а продуцентам сигнала, т. е. тем животным, которые их произвели и распространили. Среди химических сигналов животных существуют варианты, когда ответ на сигнал полезен обоим взаимодействующим особям – реципиенту и продуценту. Такие сигналы называют **синомонами** (synomone). Кайромоны, алломоны и синомоны объединяют под названием **аллелохемики** (allelochemical). Таким образом, семиохемики, или инфохемики, включают в себя феромоны и аллелохемики, т. е. кайромоны, алломоны и синомоны (рис. 2).



Рис. 2. Классификация химических сигналов животных (по: Dicke, Sabelis, 1988)

Запахи, вызывающие быстрые поведенческие ответы, относят к **сигналам-релизерам**. Если же поведение особи в ответ на действие запаха не изменяется, но медленно меняется внутреннее состояние и/или фенотипические признаки, то такие запахи считают **сигналами-праймерами**.

Запахи также классифицируют по типу поведения, которое они регулируют: половые, оборонительные, территориальные, иерархические и другие запахи.

Глава 2. ОБОНЯТЕЛЬНАЯ КОММУНИКАЦИЯ

Обонятельная коммуникация чрезвычайно разнообразна, она в том или ином виде присутствует у всех рыб и участвует в регуляции многих форм поведения и типов взаимоотношений (рис. 3). В ряде случаев обоняние играет роль ведущей сенсорной системы. Это означает, что потеря обоняния, т. е. лишение рыб способности получать запаховую информацию резко снижает или делает невозможным осуществление отдельных поведенческих реакций или важнейших жизненных отправлений, таких как взаимоотношения в группах, нерест и другие. В то же время запахи обостряют чувствительность рыб к сигналам других модальностей, например зрительных (Maaswinkel, Li, 2003).

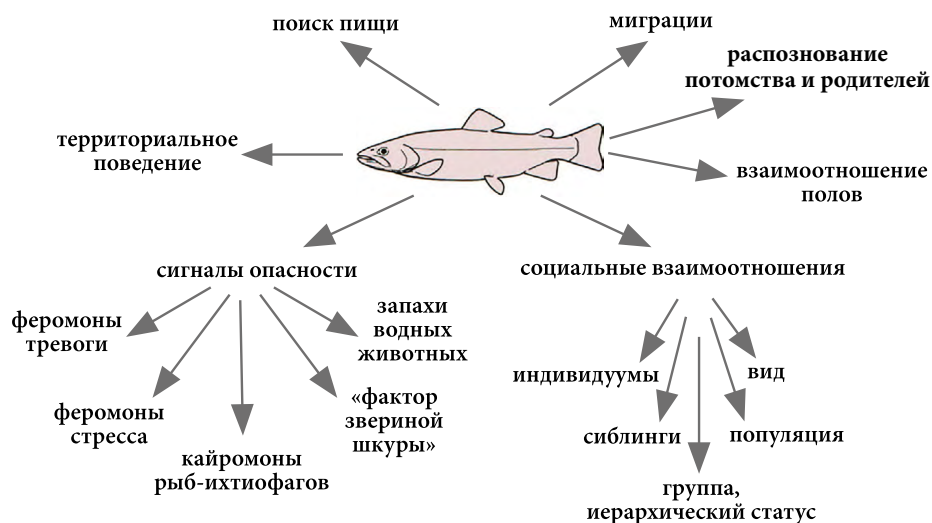


Рис. 3. Разнообразии хемотрокоммуникации у рыб

2.1. Обонятельная система

2.1.1. Орган обоняния

Орган обоняния – это парная структура, у большинства рыб он расположен на голове перед глазами и имеет переднюю ноздрю, по которой вода, несущая запахи, попадает внутрь органа – в обонятельную полость (обонятельный мешок) и заднюю ноздрю, через которую вода выходит наружу (рис. 4). Связь органа с ротовой или жаберной полостями имеется лишь у очень ограниченного числа видов (двоякодышащие, звездчоты и некоторые др.). У многих рыб к обонятельной полости примыкают дополнительные (вентиляционные) мешки, они нужны для регулярной смены воды в обонятельной полости, если это не может происходить самопроизвольно (пассивно) за счёт набегающего потока воды, когда рыба стоит на течении или когда движется.

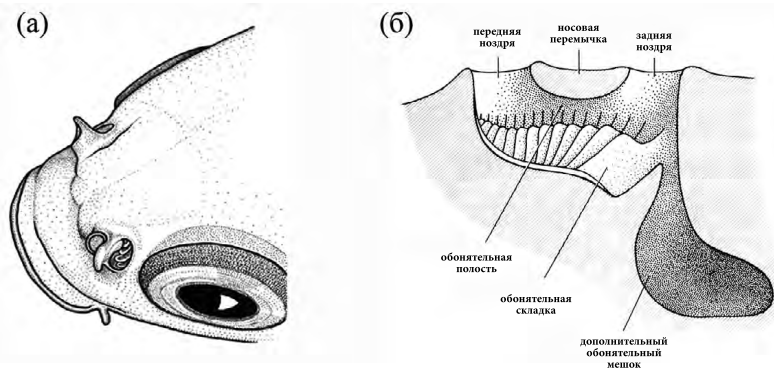


Рис. 4. Орган обоняния: (а) – расположение на голове рыбы, (б) – внутреннее устройство (а – по: Пащенко, Касумян, 2017; б – рисунок Н.И. Пащенко)

На дне полости находится **обонятельная розетка**, она состоит из складок, которых может быть от нескольких штук до десятков и даже сотен. Складки в розетке располагаются у разных рыб по-разному, по этому признаку розетки делят на несколько основных типов – радиальные, стреловидные, билатеральные, параллельные. Складки покрывает обонятельный эпителий, в котором находятся различные клетки, в том числе **рецепторные клетки** (=сенсорные клетки) – их подразделяют на 5 разных типов, общее число рецепторных клеток у многих рыб состав-

ляет несколько десятков миллионов (рис. 5, 6). У акул площадь обонятельного эпителия очень большая из-за сложной вторичной складчатости обонятельных складок, поэтому у некоторых из них число рецепторных клеток превышает 4 млрд штук (рис. 7). Рецепторных клеток в обонятельном эпителии заведомо больше, чем это необходимо для обеспечения нормальной обонятельной чувствительности рыб. В условиях, когда рецепторные клетки могут быть легко повреждены, такая избыточность требуется для надежности получения рыбами запаховой информации в условиях, когда чувствующие структуры рецепторных клеток могут быть легко повреждены внешними агентами – мелкими частицами, находящимися в поступающей в орган воде, растворёнными в ней веществами, особенно токсичными и др.

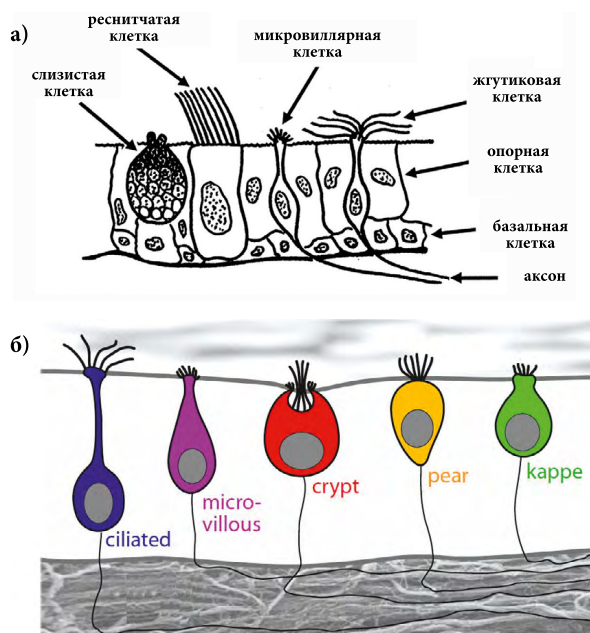


Рис. 5. Обонятельный эпителий рыб: (а) – общая схема строения, (б) типы рецепторных клеток (сенсорных нейронов), которые в нём присутствуют; ciliated – жгутиковые клетки, имеют только жгутики, microvillous – микровилярные клетки, имеют только микровилли, crypt – скрытые клетки, имеют жгутики и микровилли, pear – жемчужные клетки, имеют только жгутики, karpe – колпаковые клетки, имеют только микровилли. Рецепторные клетки различаются также по форме, по расположению в эпителии и по обонятельным рецепторам, которые они содержат (б – по: Korsching, 2020)

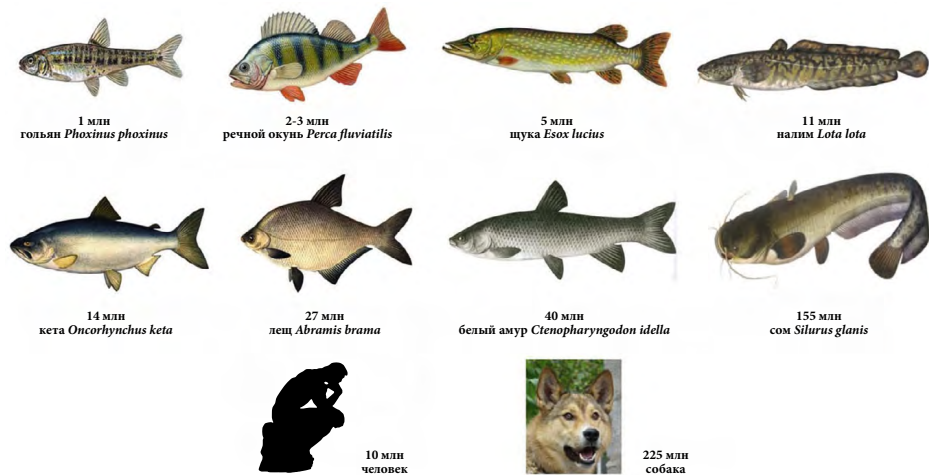


Рис. 6. Число рецепторных клеток в органе обоняния у разных рыб и у некоторых других животных и человека



Рис. 7. Обонятельная складка со вторичной складчатостью и число рецепторных клеток в органе обоняния у акул (по: Aicardi et al., 2024)

Каждая сенсорная клетка представляет собой нервную клетку, т. е. нейрон, поэтому их называют также **обонятельными рецепторными нейронами**, или **обонятельными сенсорными нейронами**. В мембрану жгутиков и микровиллей, которые отходят от булавы – вершины короткого дендрита рецепторного нейрона, слегка возвышающейся над поверхностью эпителия, встроены **обонятельные рецепторы**. Это особые белковые молекулы, они взаимодействуют с запаховыми веществами, находящимися в воде, поступающей в обонятельную полость и омывающей жгутики и микровилли рецепторных клеток. Выработку рецепторных белков кодируют несколько сотен обонятельных генов. Таких генов у данио рерио известно 335, у золотой рыбки – 446. Это почти столько же, сколько у некоторых птиц, но меньше, чем у человека, и значительно меньше, чем у многих млекопитающих и у амфибий⁹ (рис. 8). От основания рецепторного нейрона отходит аксон, аксоны всех нейронов объединяются в **обонятельный нерв**, который тянется к **обонятельной луковице** – первичному обонятельному мозговому центру. Каждая митральная клетка луковицы синаптически контактирует одновременно с несколькими тысячами аксонов, суммируя поступающую от них информацию, что обеспечивает высокую чувствительность обоняния. Передача информации во вторичные обонятельные центры переднего мозга происходит по обонятельному тракту.

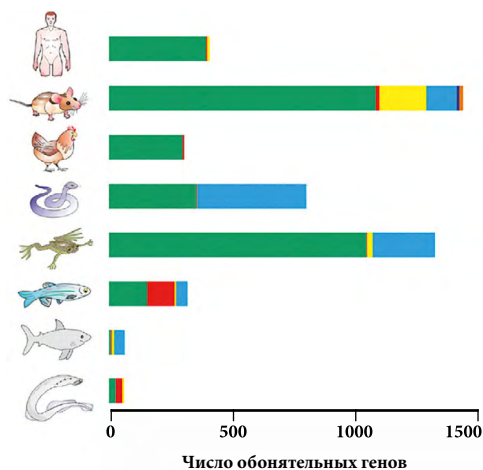


Рис. 8. Число функционирующих обонятельных генов у разных животных и у человека: цветом выделены гены, кодирующие разные типы обонятельных рецепторов: зелёным – собственно обонятельные рецепторы (ORs), красным – рецепторы следовых аминов (TAARs), жёлтым – вомероназальные рецепторы 1 типа (V1Rs), голубым – вомероназальные рецепторы 2 типа (V2Rs) и другие (FPRs, MS4As, GC-D) (по: Manzini et al., 2022)

⁹ Следует иметь в виду, что в пределах каждой группы позвоночных межвидовая вариабельность по числу обонятельных генов высокая.

2.1.2. Функциональные характеристики

Обонятельная система рыб чувствительна к разнообразным низкомолекулярным химическим веществам и к их многочисленным производным. Такими веществами являются аминокислоты, жёлчные кислоты, простагландины, стероидные гормоны, спирты, амины, небольшие пептиды и многие другие. С помощью обоняния рыбы улавливают присутствие в воде натуральных запахов – продуктов внешней экскреции (экзометаболиты) кон- и гетероспецификов, объектов питания, различают по запаху воду из различных водоёмов и многое другое.

Обонятельная чувствительность рыб к запаховым стимулам высокая. В электрофизиологических экспериментах пороговые концентрации для некоторых запаховых веществ достигают 10^{-9} – 10^{-13} М. При использовании поведенческих тестов, основанных на реакциях привлечения, избегания или на проявлении рыбами иных двигательных действий, пороговые значения выше – 10^{-6} – 10^{-9} М. Применение условно-рефлекторных методов показывает способность обученных рыб реагировать на крайне низкие концентрации веществ (речной угорь: 0.5×10^{-18} мг/л для β -фенилэтанола). Любые модификации молекулы веществ приводят к изменениям их запаховых свойств.

Высокая обонятельная чувствительность сочетается у рыб, как и у других животных, с медленной адаптацией (привыканием) к запахам, что позволяет рыбам длительное время следовать к их источнику и не терять запаховый ориентир. Благодаря этому обонятельная система по дистантности превосходит другие сенсорные системы рыб (табл. 1; рис. 9). Большой дистантности способствует относительно медленная диффузия веществ в воде и менее выраженная в водной среде турбулентность, что делает более устойчивыми водные потоки, течения и слои, несущие запахи (рис. 10а). Сложная структура запахового коридора (запахового шлейфа, запахового следа) с резкими внутренними перепадами концентрации запаха замедляет адаптацию к нему, что также благоприятствует дистантности и надёжности обонятельной ориентации при коммуникации (рис. 10б). Создание рыбами запахового следа косвенно подтверждается детектированием в воде экологической ДНК (эДНК; environmental DNA, eDNA) – несигнальных химических маркеров присутствия рыб в водоёме.

Таблица 1. Дистантность обоняния и других сенсорных систем рыб

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, наружная вкусовая чувствительность
менее 0,25	зрение, боковая линия, электрорецепция, наружная вкусовая чувствительность, общее химическое чувство
0	наружная и внутриротовая вкусовая чувствительность, тактильная рецепция

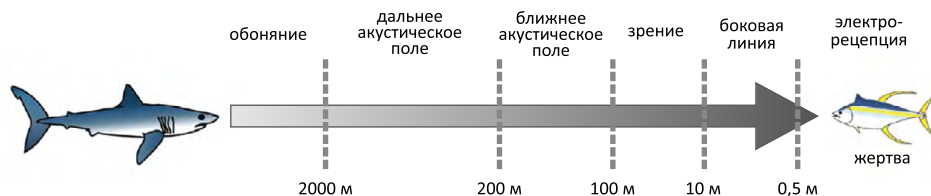
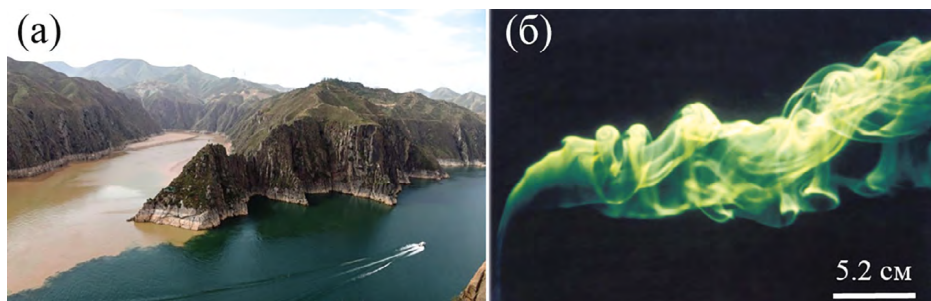


Рис. 9. Дистантность обоняния и других сенсорных систем при поиске пищи у акул (по: Horodysky et al., 2022)

Рис. 10. Распределение водных масс при впадении реки Таохэ, несущей мутную воду, в реку Хуанхэ (Китай, провинция Юнцзин) (а) и структура запахового шлейфа, создаваемого водой с красителем, выбрасываемой двустворчатым моллюском-фильтратором *Mercenaria mercenaria* (б) (б – по: Zimmer, Butman, 2000)

Для следования к источнику запаха рыбы последовательно (поочерёдно) сравнивают его концентрацию слева и справа от себя, совершая симметричные латеральные отклонения от основной траектории движения (*клинотаксис*), либо оценивают и сравнивают концентрацию стимула правым и левым органами обоняния одновременно (*тропотаксис*).

2.2. Репродуктивное поведение

Использование запаховой сигнализации во время размножения выявлено у всех видов рыб, для которых такие исследования были выполнены. Эти рыбы различаются систематикой, образом жизни и развитостью органа обоняния, в их число входят рыбообразные (миноги), хрящевые ганоиды и многочисленные костистые рыбы, обитатели морских, пресных и солоноватых вод, донные и пелагические, хищные и растительноядные, дневные и ночные, групповые, стайные и асоциальные. Пока достоверно неизвестно о существовании половых феромонов у миксин, акул и скатов, костных ганоидов, двоякодышащих и кистепёрых рыб. Используя половые феромона, рыбы отыскивают зрелых особей своего вида, определяют их готовность к размножению, ускоряют созревание, синхронизируют выброс половых продуктов. Временная или хроническая аносмия (потеря обоняния) препятствует или подавляет нерест у рыб (Sorensen, Levesque, 2024). Всё это подчёркивает важность обонятельных сигналов для осуществления рыбами репродуктивного поведения.

У большинства рыб половые феромоны выделяют самки. Но накапливается всё больше данных, согласно которым самцы рыб не уступают самкам по хемокоммуникативной активности и тоже производят половые запахи. Это установлено для самцов клариевых сомов (*Clariidae*), цихлид (*Cichlidae*), некоторых харациновых (*Characidae*), собачковых (*Blenniidae*), бычковых (*Gobiidae*) и других (Losey, 1969; Resink et al., 1987; Moore, Waring, 1996; Murphy et al., 2001; Belanger et al., 2004; Gammon et al., 2005; Barata et al., 2008b). Половые феромоны предназначены для особей противоположного пола своего вида. Однако половые запахи эффективны также для рыб близкородственных видов, но ответы на них менее яркие, а при одновременном предъявлении «своего» и «чужого» феромонов всегда отдаётся предпочтение феромону своего вида. Межвидовая эффективность половых феромонов может частично объяснять встречаемость гибридов между близкими видами рыб в природе.

У рыб имеется не один, а комплекс из нескольких разных половых феромонов, они вовлекаются в регуляцию репродуктивного поведения последовательно, различаются по химической природе и вызываемым эффектам и поэтому имеют разное предназначение. Наиболее полно запаховая коммуникация во время нереста исследована у золотой рыбки и у некоторых цихлидовых рыб, оказавшихся удобными модельными объектами. Изучена она достаточно полно также у морской миноги *Petromyzon marinus* в связи с большим вниманием и усилиями, направленными на всестороннее исследование ее биологии. Это вызвано поиском путей управления миграционным поведением и контроля численности морской миноги в Великих озёрах Америки, где она, паразитируя на местных рыбах, оказывает негативное влияние на их популяции и рыбный промысел (см. 2.6.2.).

2.2.1. Золотая рыбка

Система половых феромонов у золотой рыбки сложная и включает в себя четыре разных комплексных феромона, три из которых производит и выделяет самка и один феромон – самец. Каждый из феромонов состоит из нескольких стероидных веществ, выполняющих одновременно функции половых гормонов в организме золотой рыбки. Поэтому эти феромоны часто называют гормональными половыми феромонами (hormonal sex pheromones). Феромоны выделяются и действуют в строго определённое время и в определённой последовательности и несут разную информацию. Первые два феромона самки сообщают самцам о её зрелости, третий феромон – о вымете икры.

Ещё за несколько недель до нереста самка золотой рыбки с яйцеклетками (ооцитами) на стадии вителлогенеза начинает выделять в воду некое, ещё не идентифицированное, производное эстрадиола¹⁰. Запах этого вещества делает самку привлекательной для самцов, он заставляет их держаться рядом или недалеко от самки. Считается, что релизерная реакция на этот феромон, называемый в англоязычной литературе *recrudescence pheromone*, повышает шансы самцов принять участие в приближающемся нересте (рис. 11) (Kobayashi et al., 2002).

¹⁰ Эстрадиол (Е 2) – стероидный гормон, основной и наиболее активный гормон из стероидных женских половых гормонов (эстрогенов), производимых в основном фолликулярным аппаратом яичников.

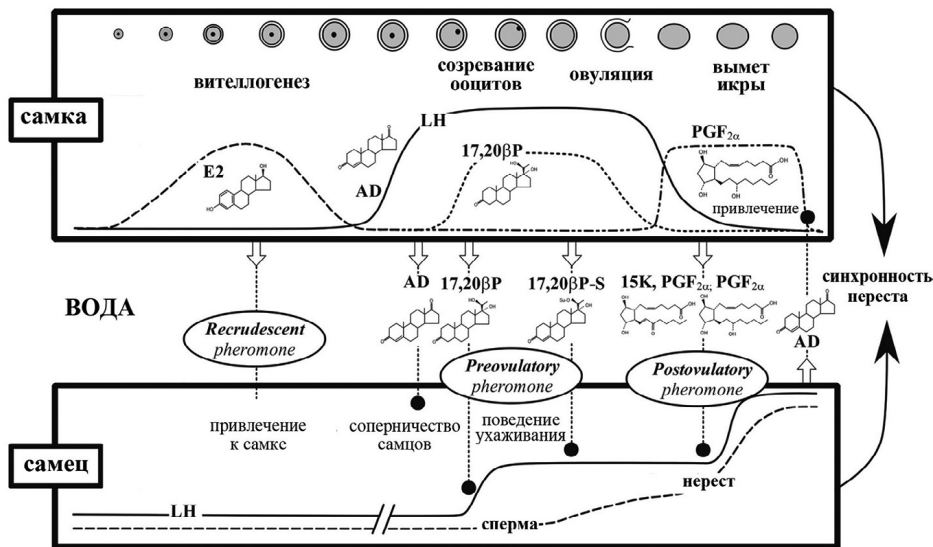


Рис. 11. Схема участия половых феромонов в регуляции репродуктивного поведения золотой рыбки *Carassius auratus* (по: Sorensen, Levesque, 2024). E2 – эстрадиол, AD – андростендион, LH – лютеинизирующий гормон, 17α,20β-P – 17α,20β-дигидрокси-4-прегнен-3-он, 17α,20β-S – 17α,20β-P-сульфат, 17α,20β-G – 17α,20β-P-глюкоронид, PGF_{2α} – простагландин F_{2α}, 15K,PGF_{2α} – 15-кето-простагландин F_{2α} (15K-PGF_{2α})

При приближении нереста, когда вителлогенез у яйцеклеток завершился, но до наступления овуляции, т. е. до выхода зрелых икринок из фолликул и накопления их в полости тела для вымета, у самки золотой рыбки вырабатываются другие стероидные гормоны и их метаболиты. Они необходимы для регуляции финальных стадий созревания яйцеклеток, подготовки к овуляции и последующей овуляции. Циркулируя по организму с кровью, некоторые из них попадают в воду через жабры (андростендион, 17α,20β-P – 17α,20β-дигидрокси-4-прегнен-3-он), другие с мочой¹¹ (17α,20β-S – 17α,20β-P-сульфат) (рис. 12). Обоняние самцов крайне чувствительно к этим стероидным веществам – их пороговые концентрации ниже 10⁻¹² М! Эти вещества являются компонентами **преовуляторного полового феромона самки**. Основное назначение этого феромона – по-

¹¹ У пресноводных рыб почки работают с большой нагрузкой. Это требуется для выведения с мочой излишков воды и поддержания осмотического гомеостаза внутри организма.

вышение у самцов уровня гонадотропного гормона в крови и ускорение созревания семенников, что в итоге обеспечивает синхронизацию созревания половых продуктов у самца и самки. Наиболее активным компонентом преовуляторного феромона является $17\alpha,20\beta\text{-S}$ – для выделения этого стероида в воду самка золотой рыбки производит до нескольких порций мочи каждые 5 минут, затрачивая на выделение каждой порции примерно 2–6 сек. (рис. 13а и 13б). Выделяемые самкой $17\alpha,20\beta\text{-P}$ и $17\alpha,20\beta\text{-S}$ эффективны не только для самцов, но и для других самок и ускоряют их созревание, что важно для одновременного нереста.

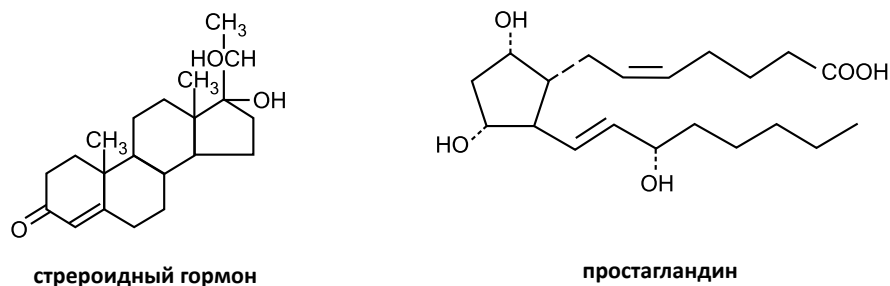


Рис. 12. Структурная формула некоторых половых феромонов рыб

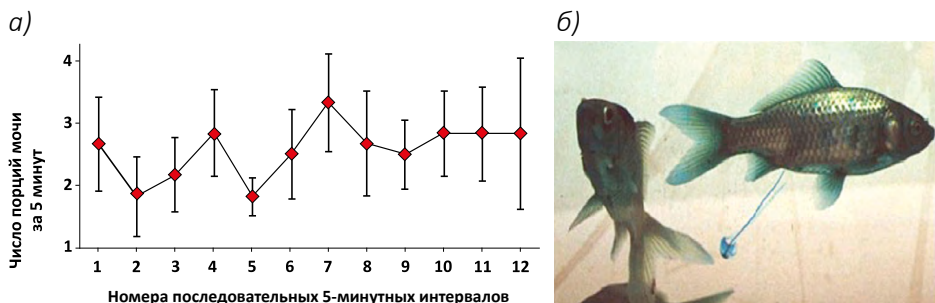


Рис. 13. Выделение порций мочи зрелой самкой золотой рыбки *Carassius auratus* (а) и разовая порция выделенной мочи, окрашенной красителем изосульфаноном голубым, введённым внутримышечно (б) (по: Appelt, Sorensen, 2007)

Компоненты преовуляторного полового феромона самки обладают одновременно и релизерным действием: андростендион вызывает у самцов агонистическое поведение – соперничество друг с другом, $17\alpha,20\beta\text{-P}$ и особенно $17\alpha,20\beta\text{-S}$ стимулируют у самцов половое возбуждение.

После овуляции, когда самка становится полностью готовой к вымету икры, у неё начинают вырабатываться другие гормональные вещества – простагландин F2 α (PGF_{2 α}), выходящий в воду через жабры, и его метаболит 15-кето-простагландин F2 α (15K-PGF_{2 α}), поступающий в воду вместе с мочой. Они являются компонентами **релизерного постовуляторного феромона самки**, повышающего её сексуальную рецептивность для самцов (рис. 12). Почувствовав запах постовуляторного феромона, самцы меняют своё поведение – начинают следовать за самкой, преследовать, кружиться вокруг неё, демонстрировать себя, расправляя плавники и занимая латеральную позицию перед ней, касаться самки и подталкивать, стимулируя тактильно к вымету икры. Такие действия самцов называют поведением ухаживания. В поисках субстрата для нереста (водная растительность) самка золотой рыбки опускается глубже или ко дну аквариума и начинает выделять мочу намного чаще, чем до или после приближения к нерестовому субстрату (рис. 14).

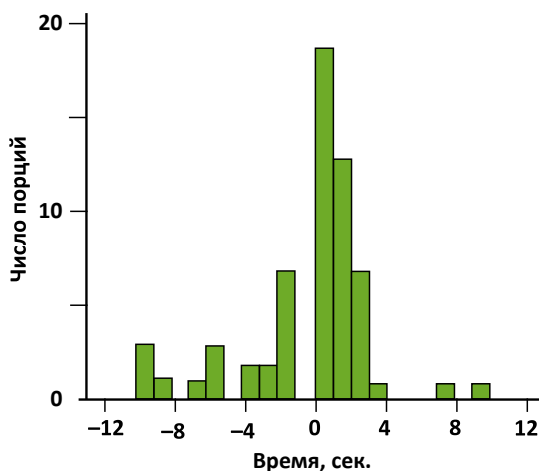


Рис. 14. Выделение порций мочи готовой к нересту самкой золотой рыбки *Carassius auratus* при приближении и удалении от нерестового субстрата. Отрицательные и положительные значения на горизонтальной оси означают время до и после подхода самки к нерестовому субстрату (по: Sorensen, Levesque, 2024)

В момент нереста самцы через жабры выделяют в воду большое количество гормона андростендиона – это половой феромон самцов. Запах андростендиона привлекателен для самок с овулировавшей икрой, но обостряет конкурентное соперничество между самцами.

Запах самцов привлекателен не только для самок золотой рыбки, но и для самок других карповых рыб, например для самок данио рерио (рис. 15) (Hutter et al., 2011).

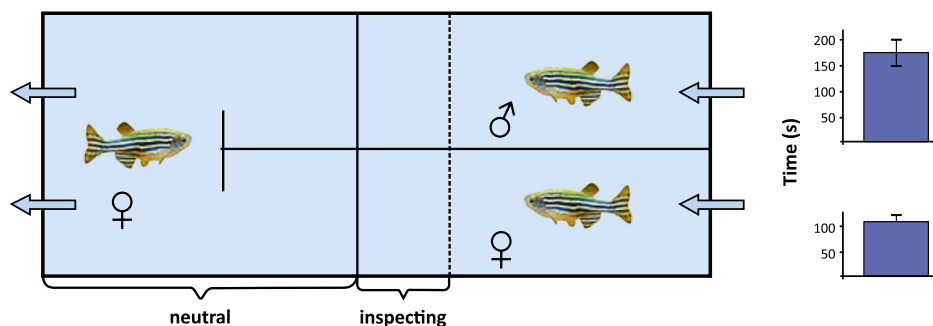


Рис. 15. Взрослая самка данио рерио *Danio rerio* больше времени проводит у прозрачной и перфорированной стенки (пунктирная линия), за которой находится взрослый самец, чем у стенки, за которой находится другая самка; neutral – зона, предназначенная для адаптации самки перед началом опыта, inspecting – зона, в которой регистрировали пребывание самки перед стенкой (по: Hutter et al., 2011)

Возможно, существует ещё один феромон, синхронизирующий собственно нерест – одновременный вымет икры самкой и спермы самцом, что для пресноводных рыб особенно важно из-за быстрого разбухания оболочки икринки и перекрывания микропиле и кратковременной подвижности сперматозоидов.

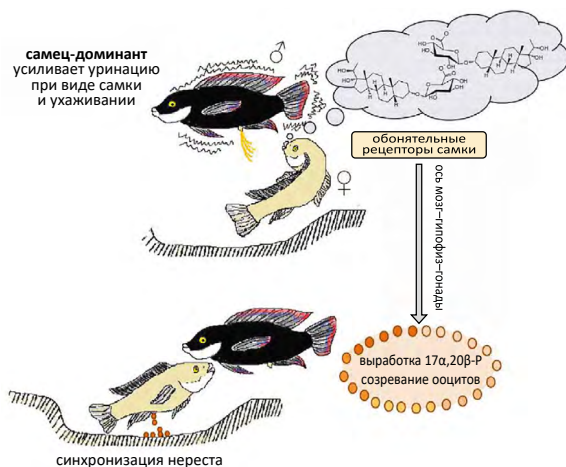
Все половые феромоны вместе с веществами стероидной или простагландиновой природы содержат также и некие нестероидные вещества, которые придают феромонам видовую, а возможно, популяционную и индивидуальную специфичность (см. также 2.5.). Присутствие в составе половых феромонов видовых запаховых маркеров важно, поскольку без них запаховая эффективность стероидов и простагландинов снижена или не проявляется вовсе (Sorensen, Levesque, 2024).

2.2.2. Тилапии и другие цихлиды

Химическая сигнализация у цихлид (Cichlidae) устроена иначе, чем у карповых рыб. Среди цихлид хеморецепция наиболее исследована у мозамбикской тилапии *Oreochromis mossambicus*. Взрослые самцы этой тилапии для нереста строят неглубокие гнёзда-блюдца, располагающиеся на песчаном дне близко друг другу. Нерестилища мозамбикской тилапии часто называют токовищами (leks), где каждый самец находится на своём гнезде и охраняет его от соседей. В пределах токовища поддерживается

иерархия с несколькими самцами-доминантами во главе. В нересте с самками участвуют преимущественно доминирующие самцы, которые энергично сигнализируют о своём присутствии и готовности к размножению запаховыми сигналами, выделяемыми в воду с мочой. Выделение мочи усиливается, если готовая к нересту самка приближается к территории доминанта. Поэтому мочевого пузыря у самцов-доминантов значительно крупнее по размерам и имеет более толстые стенки, чем у самцов-субдоминантов на токовище (см. 2.5.4.).

Вместе с мочой, выделяемой самцом-доминантом, в воду попадают два стероидных вещества, но они другие, чем регулирующие нерест у карповых рыб, – это 5β -прегнан-3 α ,17 α ,20 β -триол 3 α -глюкоронид и его эпитимер¹² 5β -прегнан-3 α ,17 α ,20 α -триол 3 α -глюкоронид. Зрелые самки крайне чувствительны к запаху этих веществ, он привлекает самок к гнезду и стимулирует у них выработку 17 α ,20 β -Р, который ускоряет созревание ооцитов и наступление овуляции. Образующийся у самок 17 α ,20 β -Р частично выделяется ими в воду и, по-видимому, совместно с другими стероидами делает самок привлекательными для самца-доминанта и одновременно стимулирует у него созревание половых продуктов и ещё больше повышает частоту уринирования (рис. 16). Результаты последних исследований показывают, что полностью готовые к нересту самки выделяют в воду также некоторые аминокислоты и жёлчные кислоты, к которым обоняние



самцов высоко чувствительно и запах которых для самцов привлекателен (Ashouri et al., 2023). Этими веществами самки посылают самцу сигнал о своей готовности к нересту.

Рис. 16. Хемосигнализация в нерестовом поведении у мозамбикской тилляпии *Oreochromis mossambicus* (по: Keller-Costa et al., 2015)

¹² Эпимеры – это два стереоизомера, имеющие несколько хиральных центров, но отличающиеся пространственным расположением групп только у одного асимметрического атома углерода.

Действуя на самок, стероиды, выделяемые самцом-доминантом с мочой, эффективны также и для самцов-субдоминантов, находящихся рядом с доминантом на токовище. Под влиянием этого феромона у самцов-субдоминантов снижается агрессивность и конкурентные возможности в привлечении самки. Если экспериментально блокировать у самца-доминанта выделение мочи в воду, то частота и интенсивность внутригрупповых стычек между самцами усиливается (Keller-Costa et al., 2015).

Таким образом, половой феромон самцов мозамбикской тиляпии является одновременно сигналом-релизером, поскольку привлекает самок, и сигналом-праймером, поскольку оказывает влияние на состояние самок и самцов-конкурентов. Такими же свойствами характеризуется и половой феромон самок. Вызываются ли релизерные и праймерные эффекты одними и теми же веществами-компонентом феромонов или разными, предстоит ещё выяснить.

2.2.3. Африканский клариевый сом

У африканского клариевого сома нерест парный и происходит в темноте на мелководье среди зарослей водной растительности. О половых феромонах, выделяемых самками этих сомов, почти ничего не известно. Но для самцов установлено, что в период размножения они продуцируют запах, привлекающий овулировавших самок. Источником запаха являются хорошо развитые семенные пузырьки, секрет которых поступает в семенную жидкость и затем попадает в воду. Действующими веществами секрета семенных пузырьков являются 7 конъюгированных стероидов, среди которых наиболее действенным для обоняния сомов является 5β -прегнан- $3\alpha,17\alpha$ -диол- 20 -он 3α -глюкоронид. Искусственная смесь этих стероидов эффективна, но в меньшей степени, чем натуральный запах самцов (Resink et al., 1989), что указывает на более сложную химическую природу полового феромона.

Клариевый сом является редким для рыб примером выработки химических сигналов в специальных структурах.

2.2.4. Гурами

Самцы гурами ведут территориальный образ жизни и проявляют агрессию, в том числе по отношению к самкам, ещё неготовым к нересту. Но запах зрелой самки привлекает самца и мотивирует его к постройке

гнезда из пузырьков воздуха (релизерный эффект). На создание гнезда самец затрачивает до нескольких дней. Если самца лишить обоняния (обонятельно депривировать), то постройка гнезда замедляется или прекращается, а вероятность нереста снижается. Способность различать половые феромоны самок близкородственных видов – мраморного гурами *Trichogaster trichopterus* и змеевидного гурами *T. pectoralis* у самцов выражена слабо (рис. 17) (Pollack et al., 1978; McKinnon, Liley, 1987).

Запах, исходящий от самца, для самки тоже важен. Он активирует клетки гипофиза, вырабатывающие гонадотропный гормон, стимулирует вителлогенез, созревание и овуляцию яйцеклеток (праймерный эффект) (Degani, Schreibman, 1993).

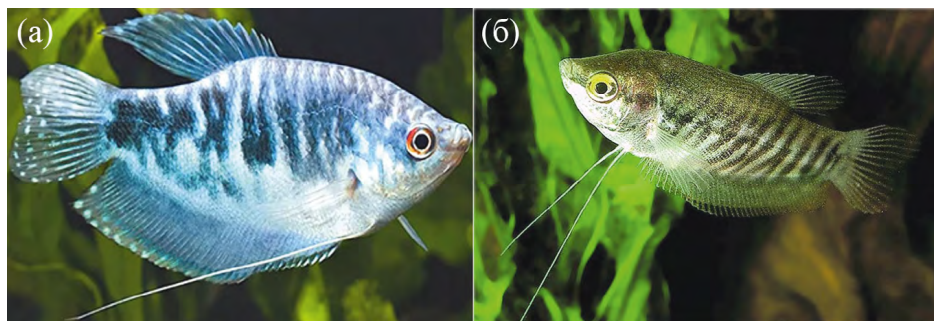


Рис. 17. Самцы мраморного гурами *Trichogaster trichopterus* (а) и змеевидного гурами *T. pectoralis* (б)

2.2.5. Глубоководные удильщики

Особое значение запаховая сигнализация имеет для глубоководных рыб, зона обитания которых охватывают глубины, куда солнечный свет почти не проникает или отсутствует вовсе. Здесь обитает свыше 10–15% всех морских рыб (McDermott, 2021)! В силу образа жизни функция обонятельных сенсорных систем у глубоководных рыб, прежде всего зрения, ограничена, но компенсаторное развитие получают другие дистантные сенсорные системы, в том числе обоняние. Хорошим примером этого являются многие представители подотряда глубоководных удильщиков (Ceratioidei), принадлежащего к отряду удильщикообразных (Lophiiformes).

Глубоководные удильщики обитают в океанической толще на глубинах от 1500 до 3000 м. Самцы многих видов этих рыб паразитируют

на самках, присасываясь, а затем срастаясь с ними и получая от них все необходимые вещества для жизни и созревания. Переход к паразитизму происходит у глубоководных удильщиков сразу после завершения личиночного периода жизни – метаморфоза. В этом возрасте молодь мигрирует из верхних слоёв океана, где она питалась, развивалась и накапливала энергетические вещества, на глубину обитания взрослых рыб. Здесь, в полной темноте, незрелым самцам необходимо отыскать самку. Если этого не происходит, то они неизбежно погибают, поскольку питаться из-за недоразвития челюстного аппарата и всей пищеварительной системы не могут. Дальний поиск самок, как полагают, происходит по выделяемым самками феромонам¹³. К этому времени органы обоняния у самцов становятся гипертрофированно развитыми, длина задней ноздри у некоторых видов достигает 8–10% от длины тела самца (рис. 18)! После прикрепления к самке орган обоняния у самца постепенно дегенерирует. Интересно, что прикрепление и сращивание самца важно и для самки – только после этого её гонады могут достичь завершающей стадии зрелости (Pietsch, 2007).

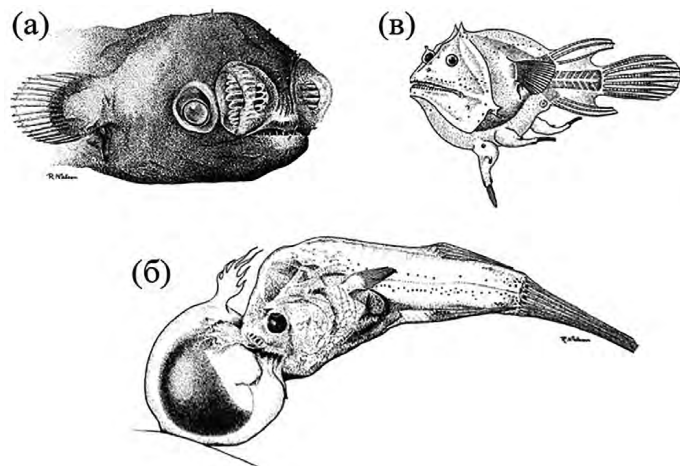


Рис. 18. Глубоководные удильщики Ceratioidei (Lophiiformes): (а) – свободно плавающий самец *Linophryne arborifera* (длина тела 18,5 мм), прошедший метаморфоз, но ещё не прикрепившийся к самке, (б) – самец *Haplophryne mollis* (12 мм) прикрепившийся, но ещё не сросшийся с самкой, (в) – взрослая самка *H. mollis* (50 мм) с тремя сросшимися с ней самцами (по: Pietsch, 2007)

¹³ На близком расстоянии распознавание самки может происходить за счёт зрения, если у самцов имеются крупные хорошо развитые глаза, позволяющие реагировать на свет, исходящий от органов свечения самки.

Насколько важной может быть роль обоняния в размножении глубоководных рыб, хорошо демонстрируют расчёты, выполненные для мелкой короткоцикловой мезопелагической рыбы – быстрого топорика *Argyropelecus hemigymnus* (сем. топориковых Sternoptychidae) (рис. 19). Быстрый топорик, небольшой по размерам (до 5 см), живёт на глубинах от 200 до 600 м, распространён почти по всему Мировому океану. У топориков, как и у некоторых других глубоководных рыб, наблюдается половой диморфизм в развитии органа обоняния – у самцов он значительно крупнее, чем у самок, что подчёркивает важное значение обоняния для самцов. Для математического расчёта времени, которое самцы топорика могли бы затратить на поиск зрелой самки, если бы пользовались зрением или обонянием, были сделаны допущения, основанные на известных данных об образе жизни топорика и на сведениях о половых феромонах у золотой рыбки, наиболее изученной в этом отношении. Такими допущениями были: 1) средняя плотность распределения самцов топориков в местах обитания равна $3 \times 10^{-5} / \text{м}^3$; 2) скорость плавания самцов до и после получения сигнала о присутствии самки равна 1.5 и 3.0 см/с; 3) самка в период эмиссии полового феромона занимает стационарное положение; 4) чувствительность самцов к феромону равна $2 \times 10^{10} / \text{м}^3$; 5) запах распространяется равномерно в пределах горизонтального слоя воды толщиной 10 см.

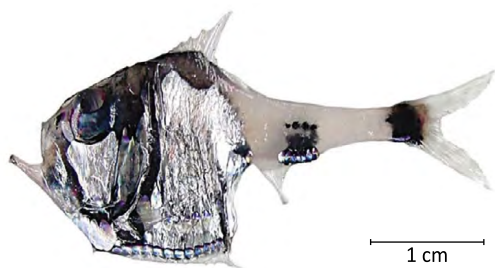


Рис. 19. Быстрый топорик *Argyropelecus hemigymnus* (Sternoptychidae, Stomiiformes)

Расчёты показали, что при таких допущениях самец топорика в 90% случаев получит сигнал о присутствии самки уже через 1-2 часа от начала выделения ею полового феромона и найдёт самку в течение следующих 30 минут, если запах будет обнаружен на расстоянии 20 м. Если самец полагался бы на зрение (радиус зрения принят равным 1 м), то найти неподвижную самку ему удалось бы через 8 суток непрерывного поиска или через 5-6 суток, если бы самка не стояла на месте, а перемещалась случайным образом (Jumper, Baird, 1991).

2.2.6. Запаховые железы

У самцов харациновых рыб п/сем. Glandulocaidinae (около 50 видов), а также у некоторых видов из п/сем. Cheirodontinae найдена уникальная хвостовая железа, вырабатывающая половой феромон. Железа парная, располагается с обеих сторон в основании хвостового плавника и представляет собой эпидермальный мешок, окружённый железистыми клетками голокринового типа¹⁴. Сверху железа накрыта крупной чешуёй или несколькими мелкими чешуями. Это ещё один редкий для рыб пример, когда для выработки химических сигналов предназначены специальные структуры.

При изгибании хвостового стебля на внутренней (вогнутой) стороне изгиба железа расширяется и вбирает в себя воду. При разгибании и изгибании хвостового стебля в другую сторону вода из железы выталкивается наружу через единственное отверстие (рис. 20) (Weitzman, Fink, 1985).

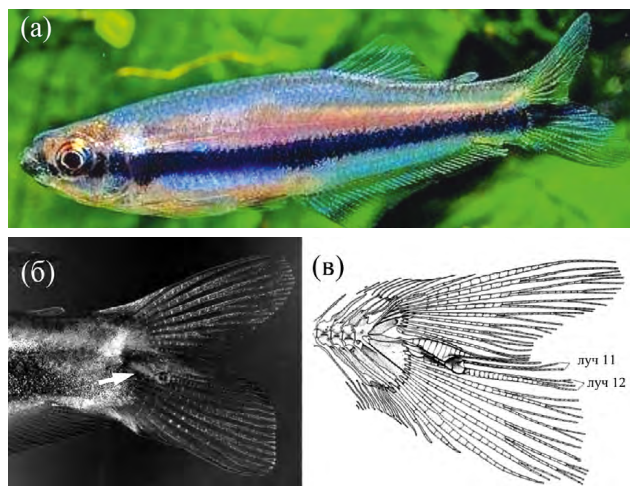


Рис. 20. Хвостовая трубчатая запаховая железа у самцов некоторых харациновых рыб: (а) – синепологая тетра *Mimagoniates lateralis*, (б) – хвостовой плавник с железой (указана стрелкой), (в) – скелет хвостового плавника и трубка железы, образованная видоизменёнными основаниями лучей № 11 и 12 хвостового плавника (по: Weitzman et al., 1988)

У некоторых из этих харациновых рыб вентиляция железы происходит за счёт системы мышц, смещающих чешуи, накрывающие железу, что

¹⁴ Голокриновой называют секрецию, при которой экскретируется всё содержимое железистой клетки.

позволяет рыбам выделять феромон «активно», т. е. без необходимости совершать машущие движения хвостовым плавником. Имеется вариант железы с двумя отверстиями – через переднее, регулируемое клапаном, вода входит в железу-трубку, через заднее – покидает (*Mimagoniates*) (Rosenthal, Lobel, 2006). Самцы этих харациновых рыб при ухаживании за самкой занимают так называемую антипараллельную позицию, располагая свой хвост у головы самки. Взмахами хвостового плавника (несколько раз в секунду) самцы направляют воду вместе с феромоном к голове самки. У самок под действием запаха возрастает двигательная активность и снижается восприимчивость к стрессу (пугливость). При изоляции самки железа у самцов постепенно уменьшается, но после возвращения самки размеры железы восстанавливаются (Amcoff et al., 2014).

Хвостовая железа у харациновых рыб впервые была описана в 1914 г., но феромонная гипотеза о предназначении железы высказана лишь в 1964 г. Впоследствии эта гипотеза была подтверждена экспериментально.

У готовых к нересту самцов других харациновых рыб (*Bryconadenos*) железа, предположительно также продуцирующая половые феромоны, найдена в передней части анального плавника (рис. 21) (Weitzman et al., 2005).

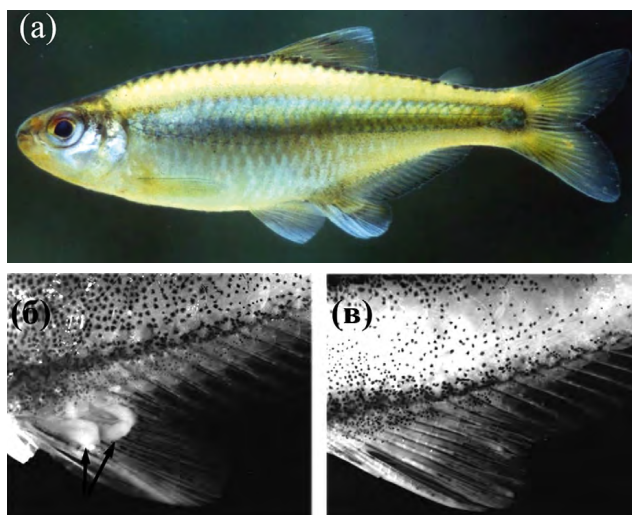


Рис. 21. Самец *Bryconadenos tanaothoros* (Characidae, Glandulocaidinae) (а), анальный плавник самца с железой, предположительно продуцирующей половые феромоны (указана стрелками), (б) и анальный плавник самки (в) (по: Weitzman et al., 2005)

Аналогичная парная железа найдена на первых двух колючих лучах анального плавника у самцов многих собачковых рыб (Blenniidae). Каждая из анальных желёз выглядит в виде разрастаний сразу за анальным отверстием и представляет собой трубчатые или альвеолярные структуры-придатки, сгруппированные вокруг лепидотрихий и состоящие из скоплений эпидермальных клеток, преобразованных в экзокринные. У самцов разных собачковых рыб железы имеют разную форму. Железы имеются только у половозрелых самцов, они увеличиваются в размерах к сезону размножения и уменьшаются после его окончания (рис. 22) (Papakonstantinou, 1979; Goldschmid, Kotrschal, 1981). Запах самцов с развитыми железами или экстракт желёз воспринимается обонянием, он привлекателен для зрелых самок, отыскивающих территориальных самцов для откладки икры, а также привлекает других самцов, получающих больше шансов принять участие в нересте с самками, привлечёнными другими самцами. После ампутации желёз запах самцов теряет свою привлекательность (Losey, 1969; Laumen et al., 1974; Barata et al., 2008a,b; Serrano et al., 2008).

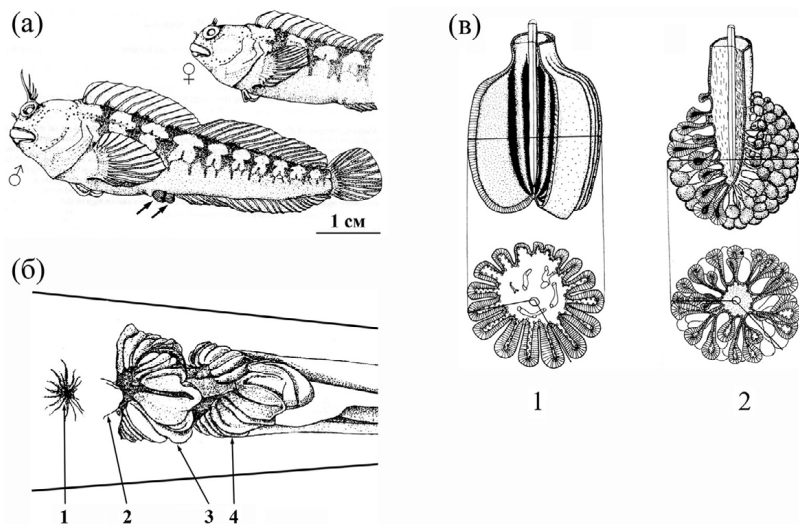


Рис. 22. Морская собачка *Parablennius incognitus*: (а) – самец с анальной железой (указана стрелками) и самка, (б) – внешний вид анальной железы у морской собачки *Salaria pavo* – 1 – анальное отверстие, 2 – урогенитальная папилла, 3 и 4 – железы на первом и втором колючих лучах анального плавника, (в) – строение и поперечный срез анальной железы у морских собачек *S. pavo*, *P. incognitus* и *P. tentacularis* (1) и *P. gattorugine* (2) (а – по: Goldschmid, Kotrschal, 1981; б – по: Eggert, 1931; в – по: Kotrschal, Goldschmid, 1983)

Зрелые самцы морской собачки-павлина *Salara pavo* не все одинаковы – одни из них, более крупные, устраивают нерестовые гнёзда под камнями или в углублениях на дне. Они привлекают самок и ухаживают за ними, охраняют отложенную икру. Анальная железа у таких самцов, как и другие вторичные половые признаки – гребень на голове и окраска тела, хорошо выражены. Но в нерестовой популяции есть самцы, которые значительно мельче первых, гнёзд не строят и за самками не ухаживают, анальные железы у них отсутствуют, но имеются хорошо развитые зрелые гонады. По окраске и поведению эти самцы напоминают самок и, в отличие от самцов первого типа, используют иную тактику – они стремятся вместе с самками незаметно проникнуть в гнездо и принять участие в нересте. Из-за такой тактики их называют самцами-проньерами (sneakers) (Gonçalves et al., 1996; Oliveira et al., 2009). Есть самцы-проньеры и у других рыб, например у северной рыбы-мичмана *Porichthys notatus*, принадлежащей к другому семейству и отряду – рыб-жаб (Batrachoididae, Batrachoidiformes) (Касумян, 2009).

2.2.7. Видовая специфичность половых феромонов

Эффективность половых феромонов близкородственных видов сходная. Многие рыбы реагируют одинаково на половые запахи, исходящие от конспецификов и от представителей того же рода или семейства. Например, половые запахи самки русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* в равной мере эффективны не только для самцов своего вида, но и для самцов севрюги *A. stellatus*.

Но при одновременном присутствии разных половых феромонов для рыб всегда более привлекателен и вызывает более яркие реакции половой феромон своего вида. Чем филогенетически ближе виды друг к другу, тем более сходная у них восприимчивость к феромонам своего и родственного вида, тем более похожи действующие компоненты их феромонов. Чем более далеки сравниваемые виды по филогении, тем менее похожи системы их половых феромонов. Например, для обоняния африканских цихлид очень эффективными являются многие производные половых стероидов, но для американских цихлид большинство этих веществ оказываются обонятельно инертными. Простагладин F_{2α} (PGF_{2α}), являющийся одним из компонентов релизерного постовуляторного феромона самок карповых рыб, совершенно неэффективен для всех цихлидовых рыб (Sorensen, Levesque, 2024).

2.2.8. Разнообразие эффектов половых феромонов

Как следует из приведённых выше примеров, в регуляции репродуктивного поведения у рыб принимают участие не один, а несколько разных половых феромонов, каждый из которых имеет сложный состав. Назначение половых феромонов не ограничивается лишь привлечением и стимуляцией поиска партнёра противоположного пола и синхронизацией его физиологической готовности к размножению, но и включает другие эффекты, имеющие отношение к регуляции размножения.

Половые запахи, выделяемые зрелыми самками рыб, снижают результативность нереста других самок. Число отнерестившихся самок данио-рерио *Danio rerio* снижается после нескольких суток экспозиции в воде с феромонами других самок почти в три раза, уменьшаются также порции вымётываемой икры (плодовитость) и снижается выживаемость эмбрионов¹⁵ (рис. 23а) (Gerlach, 2006). Однако у золотой рыбки запах преовуляторных самок не подавляет, а ускоряет созревание других самок (Sorensen, Levesque, 2024).

Запаховые взаимодействия происходят и между половозрелыми самцами рыб. Пребывание самцов данио рерио в группе с другими самцами замедляет у них созревание половых клеток. Но если самцов изолировать друг от друга, то процессы созревания гонад ускоряются. Присутствие в группе самца, простимулированного запахом зрелой самки или самки, получившей инъекцию половых гормонов, ускоряет созревание других самцов (рис. 23б).

Эти важные особенности внутривидовых запаховых взаимодействий у рыб всё ещё остаются слабо изученными. В то же время имеющиеся сведения показывают, что хемокоммуникация, осуществляемая в период размножения, многокомпонентная и разнообразная и затрагивает не только межполовые контакты, но и связи между особями одного и того же пола. В результате формируется сложная феромональная система регуляции полового поведения (Stacey et al., 2003).

¹⁵ Аналогичные эффекты известны и для других животных, в том числе и для млекопитающих – у мышей запах мочи доминантной самки задерживает наступление половой зрелости у молодых самок.

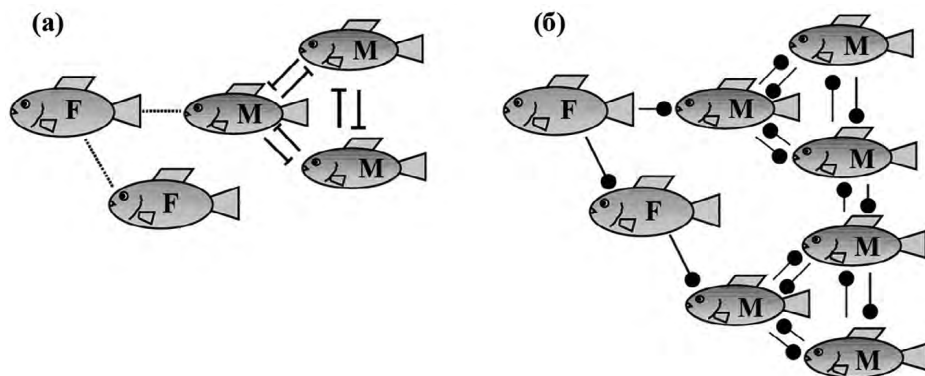


Рис. 23. Запаховые взаимодействия между рыбами в группе: (а) – группа с незрелой самкой, (б) – группа с преовуляторной самкой; F – самки, М – самцы, T и ⊥ – подавление созревания, ● – стимуляция созревания (по: Stacey et al., 2003 и Wisenden, Stacey, 2005, с изменениями)

Половые феромоны усиливают ответы рыб на половые сигналы другой модальности, например зрительные, помогают рыбам конкурировать друг с другом и быть более успешными при размножении. Например, самцы толстоголова *Pimephales promelas* – мелкой северо-американской карповой рыбы в сезон размножения строят и охраняют нерестовое гнездо (рис. 24). Если в аквариум с несколькими самками и одним гнездом поместить двух зрелых самцов, то один из них сразу занимает гнездо и не подпускает к нему соперника. В первый день оба самца с равной частотой и объёмом выделяют мочу, содержащую половые феромоны и индивидуальный запах самца, но через неделю урирование у территориального самца становится многократно выше, чем у самца без гнезда. Различается и метаболом¹⁶ мочи самцов. Считается, что усиленная экскреция запаха помогает самцу сохранять его территориальный статус, подавлять соперника и привлекать самок (Martinovic-Weigelt et al., 2012).

¹⁶ Метаболом — совокупность малых (с молекулярной массой менее 1 кДа) молекул в организме, органе, ткани или клетке. Ими могут быть аминокислоты, различные органические кислоты, сахара, нуклеотиды, амины и многие другие классы органических соединений.



Рис. 24. Толстоголов
Pimephales promelas
(Cyprinidae)

2.3. Родительское поведение

Родительское поведение присуще многим рыбам и проявляется в разных формах. Одни из рыб закапывают икру в грунт, чтобы она стала менее доступной для хищников, например, лососёвые. Самки горчаков с помощью отрастающего ко времени размножения длинного яйцеклада помещают свою икру внутрь двустворчатых моллюсков, где икра благополучно развивается в мантийной полости, а личинки начинают здесь же питаться и выходят наружу вполне подготовленными к самостоятельной жизни. Морские рыбы корепрокты *Careproctus* откладывают икру под панцирь крабов. Многие рыбы строят для икры гнёзда-убежища (трёхиглая колюшка и другие колюшки, гурами и другие лабиринтовые рыбы) или тщательно очищают участки дна, куда будет отложена икра, и затем ревностно охраняют кладку до появления молоди (судак *Sander lucioperca*, помацентровые рыбы Pomacentridae) или продолжают заботиться о молоди, следят за её поведением и спасают при опасности, помогают добывать корм. Апогоновые (Arogonidae), многие цихлидовые и некоторые другие рыбы вынашивают икру в своей ротовой полости и на это время прекращают питаться. Самка медаки *Oryzias latipes* носит порцию выметанных икринок, приклеившихся к анальному плавнику. Самцы морских коньков вынашивают икру в своих выводковых сумках до тех пор, пока не вылупится молодь («мужская беременность»). Самцы и самки южноамериканской цихлиды – дискуса *Symphysodon aequifasciatus* продуцируют специальную кожную слизь для выкармливания своего потомства. Самка лампрологуса *Lamprologus ornatiipinnis* внимательно следит за своими подрастающими отпрысками и мгновенно останавливает возникающие между ними конфликты (Satoh, 2021).

Взаимоотношения между рыбами-родителями и опекаемыми ими личинками важны для их успешного выживания. Эти взаимоотношения регулируются различными сигналами, в том числе феромонами, причём сигнализация между родителями и потомством двусторонняя. Хромис-красавец *Rubricatochromis (Hemichromis) bimaculatus* ревностно следит за отложенной икрой и молодью и атакует всех, кто к ней приближается. В местах обитания хромисов – в заросших водными растениями участках медленных рек и ручьёв на западе тропической Африки молоди легко потерять, а родителям упустить из вида или перепутать с чужой. Обоняние помогает родителям хромиса-красавца распознавать и поддерживать связь с собственной молодью, а молоди – распознавать собственных родителей. Запах развивающейся икры для родителей безразличен, в отличие от зрительного образа икры – её муляжа.

Но всё меняется после вылупления молоди. Достаточно подать запах молоди даже в пустое гнездо-укрытие, чтобы вызвать у родителей, обычно не отходящих от входа в гнездо, проявление заботы о потомстве – вентилирующие обмахивающие движения грудными плавниками, чистку внутренней поверхности укрытия (рис. 25). Особенно активно эту реакцию демонстрирует самка (Kühme, 1963). Более того, оказалось, что и для подрастающей молоди цихлид запах собственных родителей более привлекателен, чем чужих, что может помочь отличать родителей от других взрослых рыб (Russock, 1990). Хотя, надо признать, эта способность у молоди не всегда подтверждается в других экспериментах (Barnett, 1982; Ward, 2015).

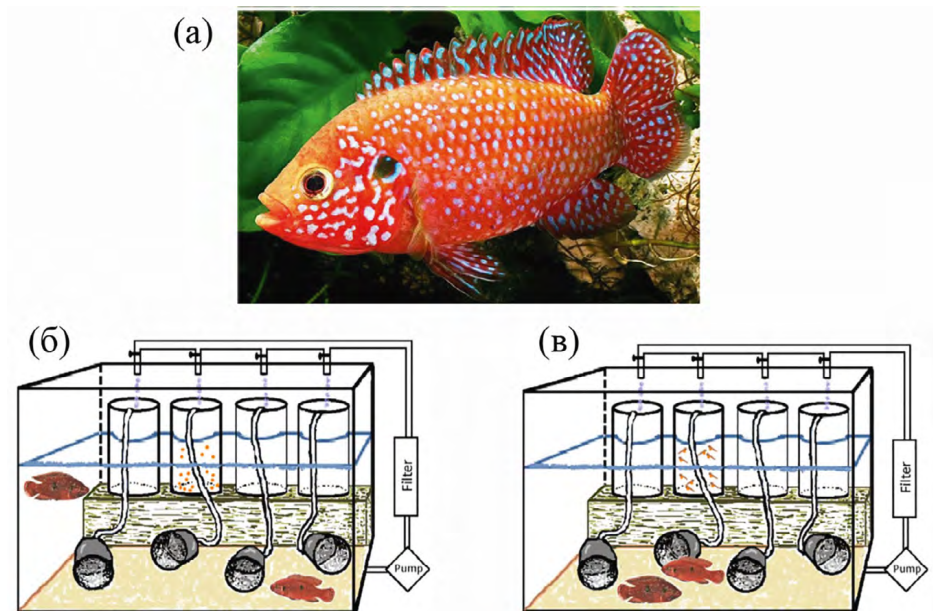


Рис. 25. Хемокоммуникация между родителями и потомством у цихлидовых рыб: (а) – хромис-красавец *Rubricatichromis (Hemichromis) bimaculatus*, (б) – самка и самец хромиса-красавца не реагируют на запах развивающейся икры, но зрительно реагируют на икру и на её муляж, (в) – самка и самец хромиса-красавца реагируют на запах вылупившейся молоди: родители, особенно самка, располагаются вплотную к входу в укрытие-гнездо, в которое поступает запах молоди, проводят здесь почти всё время, демонстрируют поведение заботы о потомстве – вентилирующие движения грудными плавниками, чистку внутренней поверхности укрытия-гнезда; (б и в – по: Kühme, 1963)

2.4. Защитное поведение

Защитное поведение имеет непосредственное отношение к важнейшему типу взаимосвязей между организмами в природных экосистемах – между хищниками и их жертвами. Запаховые (обонятельные) химические сигналы, регулирующие эти взаимоотношения, являются наиболее разнообразным и касаются рыб самого разного образа жизни и систематики.

2.4.1. Феромон тревоги

Присутствие в коже рыб неких веществ, запах которых вызывает у рыб оборонительное поведение, обнаружил Карл фон Фриш во время своих экспериментов с обыкновенным гольяном *Phoxinus phoxinus* при изучении слуховой рецепции рыб (рис. 26). Фриш обратил внимание, что возвращённый в аквариум после микрохирургической операции гольян вызывает у находящихся здесь же других гольянов настороженность и беспокойство, прекращение питания, уход и другие признаки испуга. Заинтересовавшись, Фриш провёл много разнообразных дополнительных опытов и выяснил, что испуг возникает только тогда, если к стае приближается гольян, у которого повреждена кожа. Такой же эффект вызывает подача в аквариум водного экстракта кожи, тогда как экстракт мышц, печени, селезёнки и других внутренних органов или кровь таким действием не обладают. С помощью опытов с аносмированными гольянами Фриш выяснил, что единственным путём получения рыбами пугающего сигнала служит обоняние. Используя разные разведения экстракта, ему удалось показать, что гольян обладает высокой чувствительностью к действующему химическому сигналу, который Фриш назвал «веществом испуга» (schreckstoff), а реакцию на него – реакцией испуга (schreckreaktion). Оказалось, что даже мельчайших повреждений кожи достаточно, чтобы создать в воде надпороговую для рыб концентрацию пугающего вещества.



Рис. 26. Карл фон Фриш (1886–1982)

Проводя опыты на многих видах карповых и рыб других семейств, Фриш установил, что все они реагируют аналогичным образом на вещества из кожи, причём вещество испуга из кожи особей своего вида для них всегда наиболее эффективно. Результаты своих исследований Фриш опубликовал в нескольких статьях (von Frisch, 1938, 1941a,b), в которых он не только детально изложил свои наблюдения, но и сформулировал биологический смысл обнаруженного явления – химический сигнал, выделяющийся в воду при повреждении кожи, информирует рыб об опасности и вызывает стремление покинуть неблагоприятное место, способствуя таким образом выживанию.

В дальнейшем исследования продолжили многие ученики и последователи Фриша в разных странах мира. К настоящему времени известно, что феромон тревоги, как теперь принято классифицировать вещество испуга, имеется у всех рыб надотряда Ostariophysii¹⁷, к которым принадлежат более половины всех пресноводных рыб, а также у многих других, включая рыб коралловых рифов, таких как помацентровые (Pfeiffer, 1977; Manassa et al., 2013a, 2013b; Ferrari et al., 2015).

Оборонительная реакция, проявляемая в ответ на этот химический сигнал опасности, выглядит у большинства рыб в виде кратковременной настороженности, сменяющейся энергичным плаванием и стремлением покинуть запаховую зону и затаиться в укрытии (рис. 27). Так выглядит ответ на феромон тревоги у голяна, ельца *Leuciscus leuciscus*, голавля *L. cephalus*, плотвы *Rutilus rutilus*, пескаря *Gobio gobio* и у многих других речных рыб. У донных рыб, живущих в водоёмах с мягкими грунтами, например у золотого карася *Carassius carassius* и линя *Tinca tinca*, такие действия приводят к взмучиванию донного материала, что снижает видимость и уязвимость потенциальных жертв для хищника. У рыб, населяющих биотопы, насыщенные элементами донного ландшафта – корягами, камнями, растительностью, запах феромона тревоги приводит к подавлению двигательной активности, что снижает заметность рыб. У реагирующих на феромон тревоги стайных пелагических рыб (верховка *Leucaspis delineatus*, укляя *Alburnus alburnus*) наблюдается уплотнение стаи, что усиливает защитную функцию стайного поведения. Рыбы быстро уходят из запаховой зоны, но стремление к затаиванию у дна у них отсутствует. Сходство проявления реакции испуга у рыб, близких по образу жизни, позволяет выделять экологические стереотипы реагирования на феромон тревоги (Марусов, 1976).

¹⁷ Ostariophysii включает отряды Cypriniformes, Characiformes, Siluriformes, Gymnotiformes и Gonorrhynchiformes, в сумме почти 11000 видов.

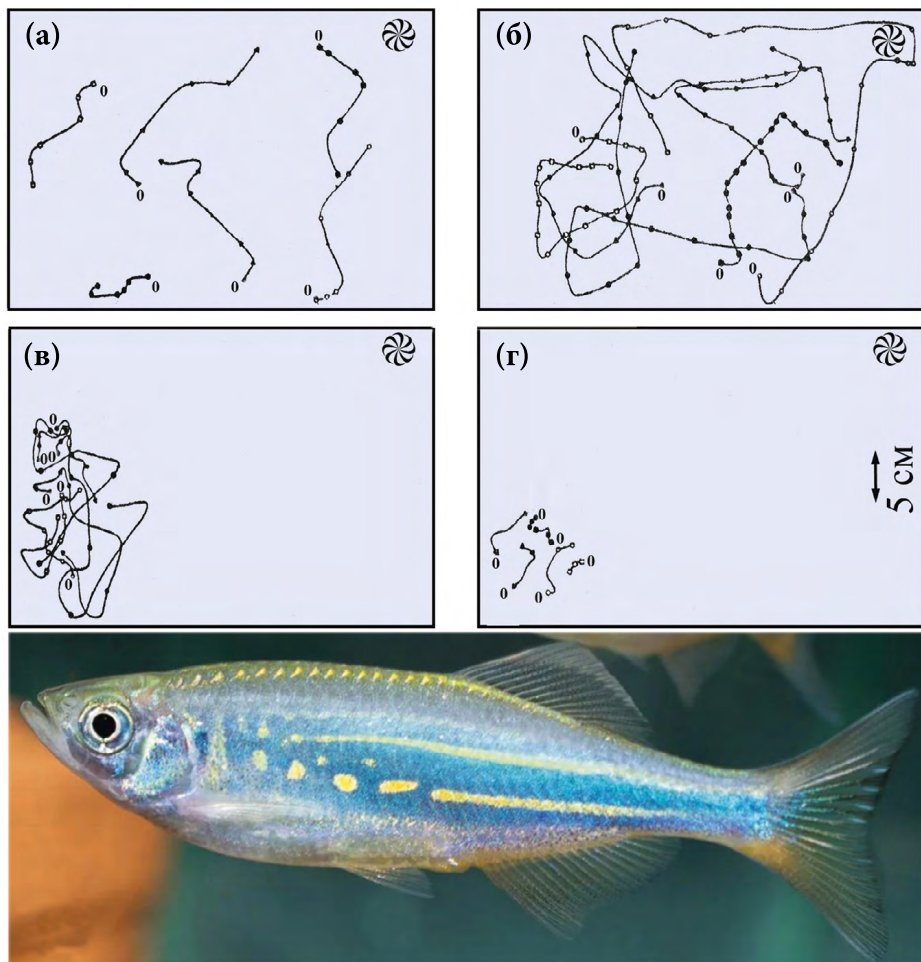


Рис. 27. Траектория перемещений 6 особей малабарского данио *Danio malabaricus* (фото) до (а) и через 3 секунды (б), 1 минуту (в) и 2 минуты (г) после введения в аквариум раствора водного экстракта кожи; ☼ – место введения раствора в аквариум; 0 – начало траектории (по: Denoix et al., 1986)

Реакция рыб на феромон тревоги у некоторых рыб имеет половые различия – у данио рерио самцы реагируют на этот сигнал намного энергичнее, чем самки, что трактуется как поведенческая адаптация, направленная на то, чтобы снизить уязвимость самок и привлечь внимание хищника к самцам, потеря которых принесёт для популяции значительно меньше ущерба.

Способность рыб реагировать на феромон тревоги представляет собой врождённое качество и не требует предварительного обучения. У карповых рыб реакцию на феромон тревоги способны проявлять уже ранние личинки вскоре после перехода от желточного на внешнее питание. Однако лишь к концу первого лета жизни реакция становится почти полностью сформированной (рис. 28). Примерно к этому же возрасту чувствительность молоди к феромону тревоги достигает уровня, характерного для взрослых рыб, однако способность молоди отличать собственный феромон тревоги от феромона тревоги других рыб формируется позже – к началу второго года жизни (рис. 29).

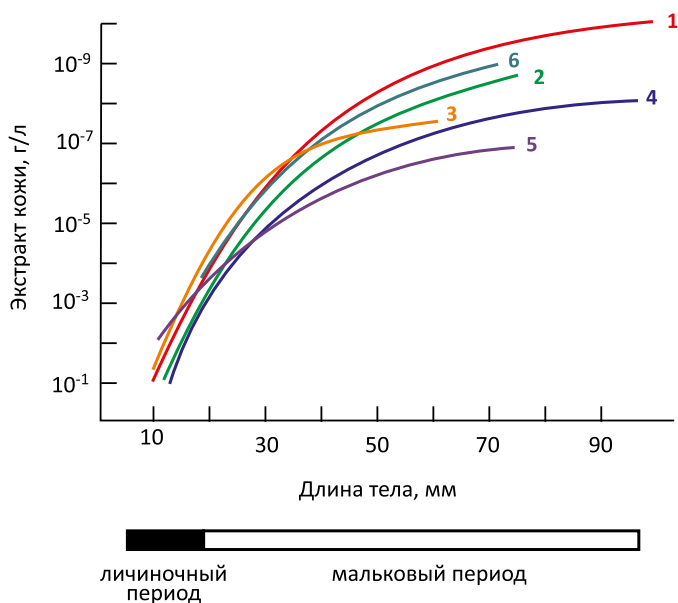


Рис. 28. Повышение обонятельной чувствительности к феромону тревоги (водный экстракт кожи половозрелых конспецифичных особей) в онтогенезе карповых рыб: 1 – белый амур *Ctenopharyngodon idella*, 2 – обыкновенный горчак *Rhodeus amarus*, 3 – кутум *Rutilus kutum*, 4 – жерех *Leuciscus aspius*, 5 – шемая *Alburnus chalcoides*, 6 – толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*; по вертикальной оси – пороговая концентрация экстракта кожи (по: Касумян, 2011)

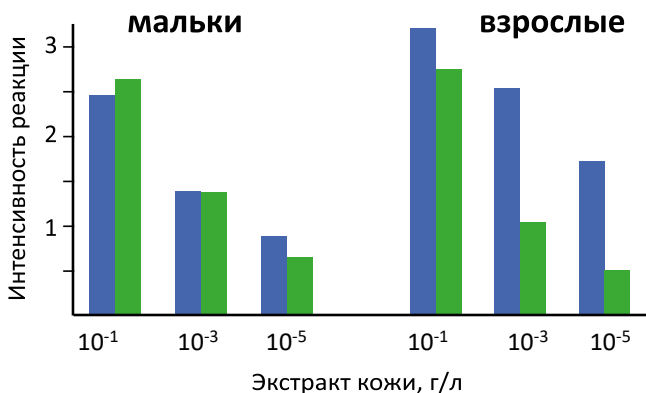


Рис. 29. Интенсивность оборонительной реакции молоди и взрослых особей обыкновенного горчача *Rhodeus amarus* на феромон тревоги (водный экстракт кожи) взрослых конспецификов (голубые столбцы) и щиповки *Cobitis* sp. (зеленые столбцы); по вертикальной оси – интенсивность реакции, в баллах (из: Касумян, 2011)

Пороговая концентрация экстракта кожи, всё ещё сохраняющая своё действие при последовательных разведениях, для многих видов карповых рыб равна 10^{-7} – 10^{-9} г/л. Расчёты показывают, что феромона тревоги, содержащегося в 1 см² кожи толстоголова *Pimephales promelas*, достаточно, чтобы создать для рыб активную запаховую зону объёмом около 60 м³, что эквивалентно сфере радиусом 2,6 м или цилиндру радиусом 1 м и длиной около 5 м (Lawrence, Smith, 1989).

Предъявление феромона тревоги вместе с нейтральным стимулом приводит к тому, что такой стимул на долгое время остаётся для рыб пугающим даже после однократного сочетания¹⁸. Обыкновенный голянь начинает пугаться запаха тилипии *Pelmatolapia mariae*, ранее не вызывавшего у него какой-либо реакции, а золотой карась и данио рерио – исходно нейтрального для них запаха аминокислот (аланин, аспарагиновая кислота) и искусственного вещества морфолина. Такая реакция сохраняется у рыб не менее нескольких месяцев (Magurran, 1989; Suboski et al., 1990; Хорошилова, Мантейфель, 1998)!

Феромон тревоги содержится в верхнем тонком слое кожи – в эпидермисе, в колбовидных клетках, которых иногда называют клетками вещества испуга (alarm substance cells). Эти клетки располагаются в толще эпидермиса и, в отличие от слизистых клеток, не имеют выхода на его по-

¹⁸ Такое быстрое обучение называют инсайтом.

верхность (рис. 30). По содержанию феромона тревоги кожа в разных частях тела рыбы одинаковая (спина, брюхо и др.).



Рис. 30. Гистологический срез кожи карповой рыбы толстоголова *Pimephales promelas*: ASC – колбовидные клетки, MC – слизистые клетки (по: Chivers et al., 2012)

Феромон тревоги в коже появляется уже у личинок, его количество ещё небольшое и постепенно повышается с возрастом молоди. Самки и самцы не различаются по количеству феромона тревоги в коже, за исключением периода размножения, когда его содержание может значительно изменяться, причём по-разному у разных рыб. У северо-американской карповой рыбы обыкновенного шайнера *Luxilus (Notropis) cornutus* самцы готовят место для нереста, расчищая для этого каменистый грунт энергичными движениями телом и плавниками. Царапины и другие мелкие повреждения эпидермиса более чем достаточны для высвобождения феромона тревоги, что крайне нежелательно для успешного нереста. Но, как оказалось, феромон тревоги и колбовидные клетки практически полностью исчезают в это время из кожи самцов шайнера (рис. 31).

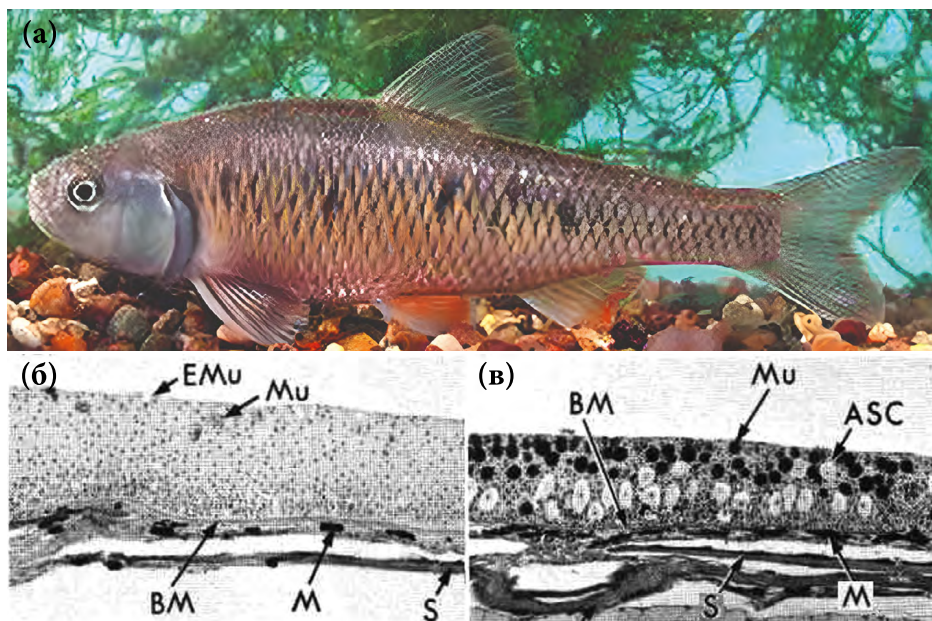


Рис. 31. Карповая рыба: (а) – обыкновенный шайнер *Luxilus (Notropis) cornutus*, (б) и (в) – гистологический срез кожи обыкновенного шайнера в нерестовый период и в остальное время года; ASC – колбовидные клетки, BM – базальная мембрана, М – меланофоры, Му – слизистая клетка, ЕМу – пустая слизистая клетка, S – чешуя (а и б – по: Smith, 1976)

У обыкновенного голяна содержание феромона тревоги в коже тоже снижается, но не у самцов, а у самок. Самцы голяна в нерестовый сезон приобретают брачный наряд – становятся ярко окрашенными¹⁹, на голове, как у многих карповых рыб, появляется жемчужная сыпь – крупные и острые кератиновые бугорки-шипики. С их помощью самцы, проявляя поведение ухаживания, стимулируют самок к нересту (рис. 32). Чем ярче брачный наряд и многочисленнее и крупнее бугорки, тем более активен самец и тем он конкурентнее в соперничестве с другими самцами (рис. 33). Чтобы предотвратить появление феромона тревоги в воде, его содержание в эпидермисе у самки голяна становится на несколько порядков ниже.

¹⁹ Одно из названий обыкновенного голяна – голяян-красавка.

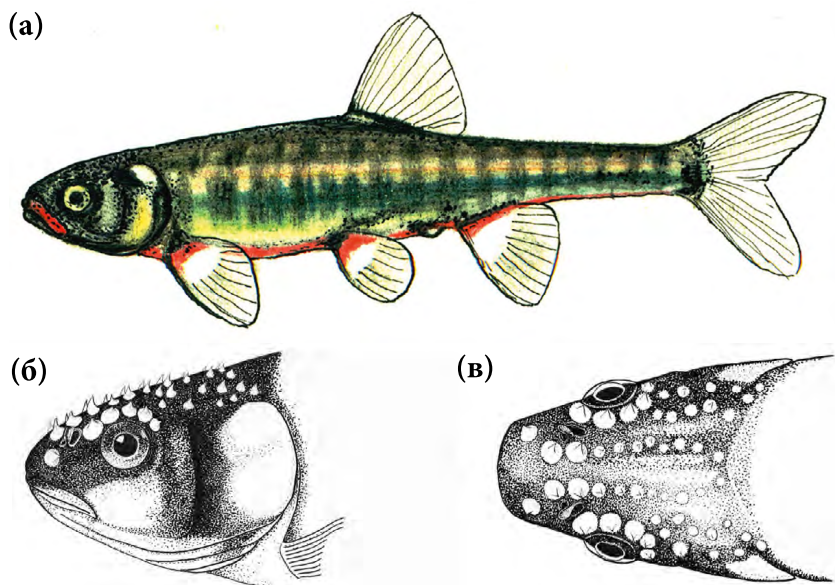


Рис. 32. Обыкновенный голян *Phoxinus phoxinus*: (а) – самец в брачном наряде, (б) и (в) – голова самца с нерестовыми бугорками (жемчужная сыпь), вид сбоку и сверху (рисунки Н.И. Пашенко)

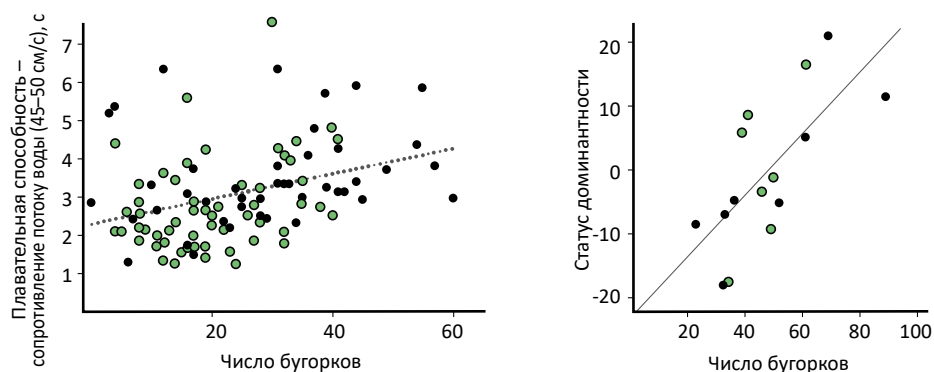


Рис. 33. Обыкновенный голян *Phoxinus phoxinus*: (а) – связь между количеством нерестовых бугорков на голове самца и его плавательной способностью (продолжительностью сопротивления потоку воды), (б) – связь между количеством нерестовых бугорков на голове самца и статусом его доминантности (числом побед при взаимодействиях с другими самцами); чёрные и зелёные кружки – рыбы разных популяций или подопытных групп (а – по: Lai et al., 2013, б – по: Jacob et al., 2009)

Из живых рыб феромон тревоги может попасть в воду только в результате повреждения кожи, что в природе чаще всего происходит при нападении хищника. Но после смерти рыбы феромон тревоги начинает выделяться в воду самопроизвольно благодаря хорошей растворимости в воде и непосредственной близости колбовидных клеток эпидермиса, в которых феромон тревоги депонируется, к внешней поверхности тела. Процесс самопроизвольного выхода феромона начинается спустя 15–30 мин. после гибели рыбы, достигает максимума ещё через 2 ч. и затем постепенно замедляется. Это приводит к быстрому накоплению феромона в окружающей мёртвую рыбу воде и снижению его содержания в коже рыбы (рис. 34). В дальнейшем, в результате деятельности бактерий возникает характерный трупный запах, основными компонентами которого являются кадаверин, путресцин и другие диамины. Эти вещества эффективны для обонятельных рецепторов рыб и вызывают у рыб реакцию избегания, но менее сильную, чем феромон тревоги (Hussain et al., 2013; Oliveira et al., 2014).

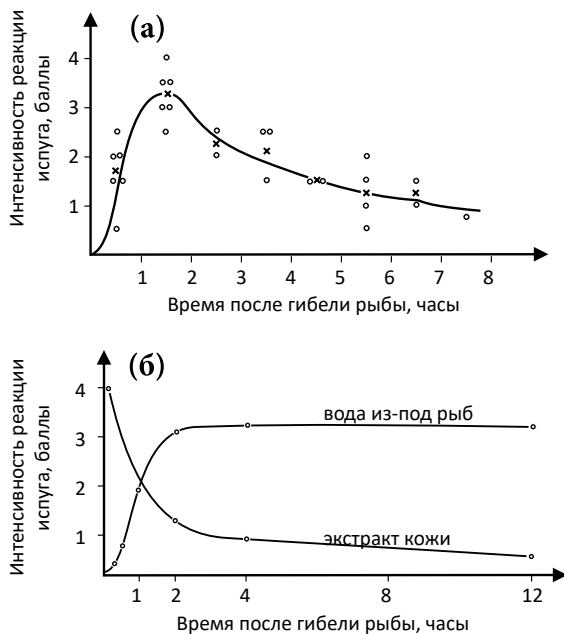


Рис. 34. Обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus*: (а) – динамика выхода феромона тревоги в воду из кожи после гибели рыбы: интенсивность оборонительной реакции голяня на воду, в которой мёртвая рыба находилась в течение 1 часа в разное время после наступления смерти, (б) – интенсивность оборонительной реакции на экстракт кожи мёртвой рыбы и на воду, в которой мёртвая рыба содержалась в течение разного времени, начиная с момента гибели (по: Малукина и др., 1977)

Согласно некоторым данным, феромон тревоги, который вместе с потребляемой жертвой попадает в организм хищника, полностью не метаболизируется и выделяется наружу с фекалиями, маркируя таким образом участок, где держится хищник (dietary cue, dietary alarm cue или postingestion cue) (Wisenden, 2015). Это может быть особенно важным в случае хищников-засадчиков, поскольку такая химическая метка сигнализирует о риске и потенциальной опасности и позволяет жертвам заблаговременно распознавать и избегать такие участки или проявлять настороженность, даже если реальное нападение и схватывание жертвы не произошло.

Существует гипотеза, пока ещё не получившая экспериментального подтверждения, что феромон тревоги или другие вещества, попадающие в воду из жертвы в момент удачной охоты хищника, могут служить сигналами, привлекающими других хищников к месту успешной охоты, как это отражено на схеме (рис. 35). Возникающая между хищниками охотничья конкуренция может, как полагают, повышать вероятность высвобождения схваченной жертвы и её выживания. Этому же будут способствовать выделяемые жертвой детерренты (отталкивающие) химические сигналы, если таковые у неё имеются (Chivers et al., 1996).

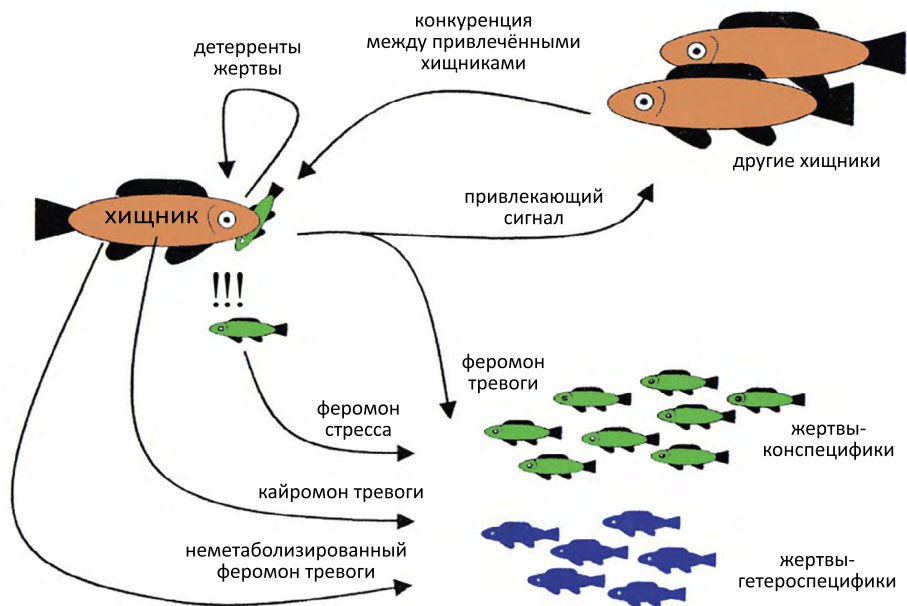


Рис. 35. Релизерные химические сигналы, регулирующие взаимоотношения хищник – жертва у рыб (по: Wisenden, 2003)

Одновременно с релизерным действием феромон тревоги обладает праймерным эффектом и приводит к физиологическим стрессовым изменениям – у рыб резко повышается интенсивность дыхания, что хорошо заметно по учащению дыхательных движений жаберными крышками, изменяется соотношение ионов натрия и калия в крови и кожной слизи. Сообщается о постепенном увеличении высокотелости у рыб, постоянно сталкивающихся с запахом феромона тревоги, что, однако, не всегда подтверждается результатами лабораторных и полевых экспериментов (Stabell, Lwin, 1997; Stabell et al., 2010; Wisenden, 2015).

2.4.2. Феромон стресса

Феромон стресса, или сигнал беспокойства (disturbance pheromone, disturbance cue) производят рыбы, испытавшие испуг, но не получившие каких-либо физических повреждений. Испуг может быть вызван стимулом любой природы и происхождения – внешним видом или атакой хищника, запахами, такими как феромон тревоги, резкими изменениями освещённости, сильными акустическими воздействиями, ударами электрического тока и другими раздражителями высокой интенсивности. Феромон стресса продуцируют не только разные рыбы, но и другие животные и человек.

2.4.3. Кайромоны тревоги

Запахи, которые информируют рыб о хищниках и ситуациях, связанных с опасностью, довольно разнообразны. В отличие от феромона тревоги и феромона стресса, эти другие известные для рыб химические сигналы опасности обеспечивают связь между особями разных видов. Наиболее распространёнными среди них являются кайромоны, т. е. межвидовые запаховые сигналы, несущие полезную информацию для его получателя (реципиента) и нейтральные или контрадаптивные для продуцентов сигнала. Поскольку рыбы обычно занимают в экосистемах высшие трофические уровни, кайромоны рыб в подавляющем числе случаев имеют отношение к взаимоотношениям между хищником и жертвой и служат сигналами, предостерегающими об опасности, причём не только для рыб, но и для других водных, амфибионтных и околводных животных.

Все известные на настоящий момент кайромоны рыб представляют собой внешние экзометаболиты – конечные продукты метаболизма, постоянно выделяемые в воду в составе прочих конечных продуктов жизнедеятельности.

2.4.3.1. Рыбы

Запах, который создают вокруг себя рыбы-ихтиофаги, легко улавливается другими рыбами, являющимися объектами охоты хищников. Этот запах вызывает у жертв типичную для мирных рыб защитную поведенческую реакцию – кратковременную настороженность и стремительный побег, снижение плавательной активности и длительное затаивание и нежелание покидать убежище (рис. 36) (Jachner, 1995). В отличие от реакции испуга, вызываемой феромоном тревоги, латентный период реакции на запах хищника обычно значительно короче, а сама реакция менее длительная, т. е. завершается быстрее (Марусов, 1976). Кайромоны тревоги хищных рыб с разной стратегией охоты различаются по силе своего эффекта – наиболее интенсивную реакцию у рыб вызывает запах хищников-засадчиков, малоподвижных и, как правило, имеющих камуфляжную окраску, из-за чего их обнаружение жертвами с помощью зрения или боковой линии затруднено. Типичными представителями таких хищников являются обыкновенная щука *Esox lucius*, европейский сом *Silurus glanis*, ротан *Percottus glenii*, змееголов *Ophicephalus argus*. Вода из аквариума, в котором короткое время находилась щука, раствор её кожной слизи или водный экстракт кожи, внесённые в аквариум, усиливают настороженность, вызывают испуг, бегство и затаивание у карповых и других рыб. Запах хищников-угонщиков (судак *Sander lucioperca*, жерех *Leuciscus aspius*) влияет на поведение рыб значительно слабее.

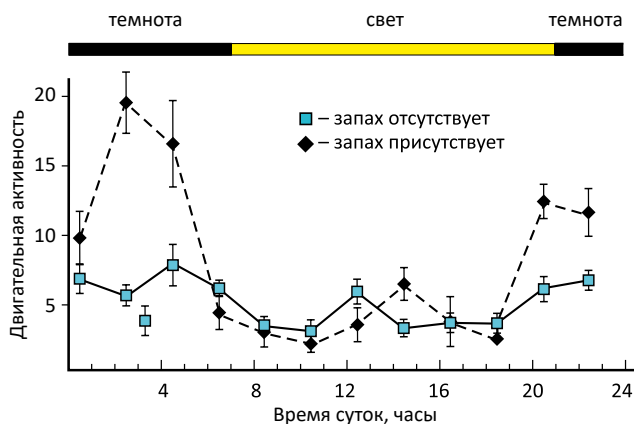


Рис. 36. Суточная динамика двигательной активности золотого карася *Carassius carassius* в чистой воде и в присутствии запаха щуки *Esox lucius* (по вертикальной оси – число пересечённых квадратов в тесте «открытое поле») (по: Pettersson et al., 2001)

Реакция на запах хищных рыб врождённая и проявляется у рыб даже при первом столкновении с запахом незнакомых для них хищников. Однако есть данные, согласно которым для проявления защитной реакции или усиления эффекта кайромонов требуется хотя бы однократное сочетание их с запахом феромона тревоги (Göz, 1941; Magurran, 1989; Wisenden, 2015).

Как и феромон тревоги, запах хищных рыб вместе с релизерным действием приводит к физиологическим изменениям, которые более глубокие, чем в случае с феромоном тревоги. У рыб не только учащается дыхательный ритм и смещается соотношение основных ионов в крови и в кожной слизи, но и резко усиливается сердечный ритм и нарушается пигментация тела (рис. 37). У обыкновенного гольяна, замершего в укрытии или на дне аквариума, спустя несколько минут на теле вместо размытых пятен появляется тёмная контрастная пигментная полоса от рострума до конца хвостового плавника. Полагают, что такая полоса может быть важным зрительным ориентиром и помогать рыбам сохранять стайное единство при бегстве от опасности и маневрировании (рис. 38) (Лебедева, Черняков, 1978).

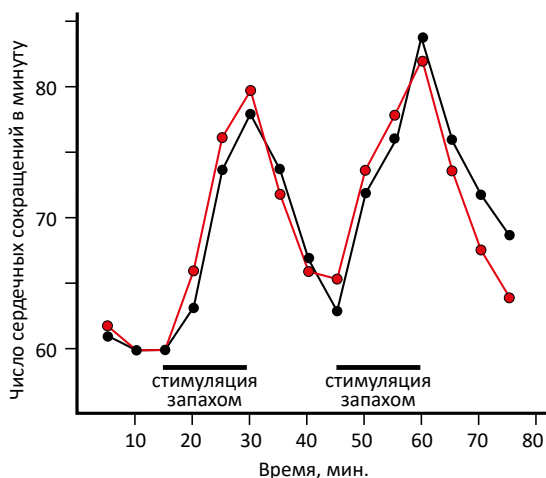


Рис. 37. Влияние запаха щуки *Esox lucius* на сердечный ритм золотого карася *Carassius carassius* (по: Holopainen et al., 1997)

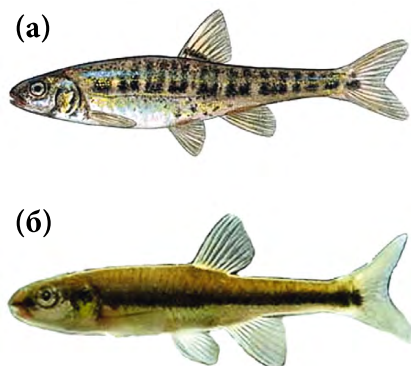


Рис. 38. Окраска обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* до (а) и после (б) предъявления запаха щуки *Esox lucius* (по: Лебедева, Черняков, 1978)

У рыб, постоянно испытывающих действие запаха хищника, изменяются пропорции тела и крупнее становятся все плавники. Сравнение золотого карася из небольших озёр Швеции обнаружило, что рыбы в озёрах, населённых щукой, более высокотелы, чем рыбы из озёр, где щука отсутствует (рис. 39). Аналогичные результаты дают и лабораторные эксперименты – значимые различия в морфологии рыб наступают уже через 2–3 месяца постоянного запахового воздействия (Brönmark, Miner, 1992; Holopainen et al., 1997; Stabell, Lwin, 1997; Hulthén et al., 2024). Совершенно очевидно, что чем больше высота тела, тем больше шансов у жертвы избежать атаки или не быть схваченной хищником в случае нападения.

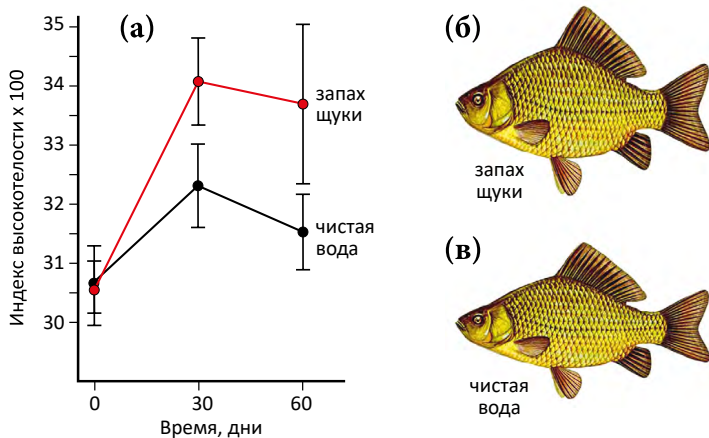


Рис. 39. Золотой карась *Carassius carassius*: (а) – изменение индекса высокотелости (отношение высоты тела рыбы к длине) под влиянием запаха щуки *Esox lucius*, (б) и (в) – форма тела рыб до и после экспозиции в воде с запахом щуки (по: Holopainen et al., 1997)

Разнообразие обонятельных химических сигналов, регулирующих взаимоотношения хищник – жертва у рыб, не полностью, но в значительной части отражено на схеме (рис. 35).

2.4.3.2. Другие животные

Млекопитающие. Запах млекопитающих может быть значимым для некоторых рыб. Например, для мигрирующих на нерестилища тихоокеанских лососей сильным репеллентным действием обладает смыв с тела (шкуры) медведя, морского льва, собаки – лососи прекращают движение вверх по течению, и нерестовый ход на некоторое время затухает (рис. 40). Такой же эффект оказывает смыв с тела не только млекопитающих, представляющих потенциальную угрозу для лососей, но и с тела оленя, лошади и даже с рук человека. Этот запах может приводить у рыб к торможению сердечного ритма (Малюкина, Марусов, 1971). Одним из активных компонентов запаха смыва с кожных покровов млекопитающих может быть, как полагают, аминокислота L-серин (Brett, MacKinnon, 1954; Idler et al., 1956). Это один из немногих примеров межвидовых хемокоммуникаций, когда запах (кайромон), продуцируемый не рыбами, а другими животными обладает для рыб репеллентным действием.



Рис. 40. Бурый медведь *Ursus arctos* с пойманной неркой *Oncorhynchus nerka* (<http://httpsloveopium.ruzhivotnye-2zhivotnye-v-fotografiyax-55.html>)

Рептилии. Существуют данные, что некоторые акулы реагируют на запахах крокодилов, способных переносить морскую солёность и выходящих в море для охоты на рыб. Выяснено, что вода из бассейна с острокрылым крокодилом *Crocodylus acutus* выводит лимонную акулу *Negaprion brevirostris* из вызванной тонической иммобилизации, в которое акулы впадают после переориентации их спиной вниз. Тоническая иммобилизация у лимонной акулы в среднем продолжается 10–15 минут (максимум – около получаса). Вода с запахом острокрылого крокодила, распространяемая в непосредственной близости от ноздрей акулы, в большинстве случаев выводит её из этого состояния в течение нескольких секунд или десятков секунд. Эффект тем сильнее, чем выше концентрация экзо-метаболитов крокодила в воде. Вода с запахом миссисипского аллигатора *Alligator mississippiensis*, не являющегося потенциальным хищником для лимонной акулы, таким действием не обладает (Rasmussen, Schmidt, 1992). Трудно утверждать, что результаты такой тест-процедуры могут быть убедительными для вывода о реальной химической коммуникации между серым крокодилом и лимонной акулой, но они безусловно указывают на то, что запах крокодилов для акул, а возможно, и для других рыб, является сигналом опасности (рис. 41).



Рис. 41. Крокодил с пойманной рыбой

2.5. Социальное поведение

Многие рыбы живут совместно – в стаях, колониях, семейных группах. Коммуникация между рыбами в таких объединениях, особенно постоянных по составу, предполагает, кроме прочих свойств, видовую идентификацию и индивидуальное распознавание партнёров. Совместно существующие рыбы используют для этого различные сенсорные каналы, в том числе обоняние. Запах, который создают рыбы определённого вида и который является их обонятельным маркером, часто называют видовым запахом, или запахом вида, или феромоном видовой принадлежности (Sorensen, Baker, 2015). Более того, рыбы одного вида, но принадлежащие к разным популяциям или к разным родственным линиям, тоже имеют свои запаховые особенности, информативные для конспецификов. Существуют у рыб и индивидуальные запахи, позволяющие различать друг друга в групповых, семейных и территориальных объединениях.

2.5.1. Запах вида

Впервые способность рыб реагировать на видовые запахи была продемонстрирована почти 100 лет назад экспериментами на обыкновенном гольяне²⁰. Простыми, но показательными и тщательно выполненными экспериментами было продемонстрировано, что гольян в условиях альтернативного выбора всегда избирает отсек аквариума не с чистой водой, а тот, в котором до этого некоторое время содержали других гольянов. Пищевое подкрепление делало выбор подопытными рыбами отсека с видовым запахом ещё более убедительным (Wrede, 1932). Продолжение этих работ с использованием популярной в те годы условно-рефлекторной методики обнаружило, что гольян способен отличать запах особей своего вида от запаха многих других рыб (виды из 8 семейств), в том числе от близкородственных ему представителей семейства карповых – уклей *Alburnus alburnus* и быстрянки *Alburnoides bipunctatus*. Способность демонстрировать выработанные навыки рыбы полностью теряли после аноsmирования (Göz, 1941).

Запах вида для социальных рыб обычно обладает аттрактивным действием (обыкновенный гольян, красноперка *Scardinius erythrophthalmus*,

²⁰ Обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* многие десятилетия оставался одним из наиболее обычных объектов для экспериментальных работ по изучению физиологии и поведения рыб.

арктический голец *Salvelinus alpinus*) (Keenleyside, 1955; Höglund, Åstrand, 1973). Длительная социальная изоляция (одиночное содержание плотвы *Rutilus rutilus* в течение 20-25 недель) повышает привлекательность для рыб видового запаха, но снижает зрительную реакцию на собственное изображение в зеркале (Hemming, 1966). Данио рерио при выборе источника зрительной или обонятельной информации о присутствии конспецификов отдаёт предпочтение запаховым сигналам: рыбы больше времени проводят у отсека аквариума с запахом данио, чем у отсека, за прозрачной стенкой которого плавают другие живые данио. Гуппи в такой же ситуации отдают предпочтение зрительным сигналам, но различие в предпочтениях разных стимулов у обоих видов невелико (Santacà et al., 2021).

Позитивную реакцию на видовой запах социальные рыбы проявляют не всегда. Так, атлантическая треска *Gadus morhua* летом в период откорма рассредоточивается и не образует крупных стай. Видовой запах в это время вызывает у трески слабую реакцию избегания, сила которой зависит от его концентрации (Малюкина и др., 1983).

У рыб асоциальных – живущих поодиночке и образующих группы или скопления лишь на короткий период, обычно для размножения, видовой запах и запахи других рыб вызывают репеллентные ответы. Собственный запах и запахи других рыб избегает слепая пещерная карповая рыба гарра *Garra (Phreatichthys) andruzzii*, что снижает вероятность встречи с пищевыми конкурентами – с другими пещерными рыбами, живущими, как и гарра, в условиях дефицита кормовых ресурсов (Berti, Zorn, 2001). У молоди атлантического лосося *Salmo salar*, проявляющей территориальное поведение в речной период жизни, запах особей своего вида стимулирует агрессию (Марусов, 1975).

Запах вида, как и многие другие запахи, является не только сигналом-релизером, но и способен вызывать праймерные ответы. Хорошим примером таких ответов, заключающихся в изменении физиологического состояния субъекта, может быть сравнение дыхания рыб, находящихся в группе, и рыб, содержащихся поодиночке. Стайные рыбы (обыкновенный гольян, верховка *Leucaspius delineates* и др.) испытывают сильный стресс при изоляции, и поэтому потребление ими кислорода в такой ситуации значительно выше. Но если в аквариум к одиночному гольяну или верховке прилить воду из другого аквариума, где содержатся особи-конспецифики, то дыхание у одиночек возвращается к норме. Такой же эффект достигается, если с внешней стороны аквариума у стенки установить зеркало – изображение в зеркале, как и запах конспецификов, имитирует присутствие рядом партнёров по стае. Добавление чистой воды в кон-

трольных опытах какого-либо влияния на состояние рыб не оказывает²¹. У асоциальных рыб видовой запах вызывает противоположные ответы – потребление кислорода усиливается, если рыб содержать совместно или в аквариум к одиночке добавить воду с видовым запахом, воспринимаемым как сигнал о присутствии рядом нежелательных конкурентов (ротан *Percottus glenii*, молодь лососевых) (Малюкина, Дмитриева, 1967; Малюкина, Штефанеску, 1967).

Видовой запах обладает успокаивающим действием для социальных рыб, испытывающих стрессовые нагрузки, и позволяет им легче их переносить. Облегчающий эффект, оказываемый прямым или опосредованным присутствием рядом других особей своего вида, называют **социальной буферизацией** (social buffering). Этот эффект присущ также другим социальным животным и человеку. Если находящемуся в полной изоляции данио рерио дать возможность видеть стаю других данио и одновременно ощущать их запах, то реакция на феромон тревоги – врождённый и сильный пугающий стимул – становится слабее, а восстановление поведения у данио происходит быстрее (Faustino et al., 2017).

Важно, что реакция на феромон видовой принадлежности является врождённой и не требует предварительного обучения. Рыбы, выращенные в изоляции от конспецификов или рыб других видов, и рыбы, выросшие совместно в группе или в стае, не отличаются своим отношением к видовому запаху. Не различаются ответы на видовой запах у самцов и самок (Levesque et al., 2011). Полагают, что видовой запах рыбы вырабатывают постоянно на протяжении всей жизни и что он входит в качестве одного из компонентов в другие сложные запахи, такие как, например, половые феромоны, придавая им видовую специфику (Sorensen, Baker, 2015). На привлекательность запаха конспецификов влияет потребляемая пища – если она сходная, то видовой запах от таких особей становится ещё привлекательнее (Olsen et al., 2003; Ward et al., 2004; Ward, 2015). С возрастом рыб видовой запах, по-видимому, может изменяться. Так, для мигрирующей в реки молоди американского угря *Anguilla rostrata* запах скопления молоди менее привлекателен, чем запах, создаваемый взрослыми угрями. Такая особенность способствует более равномерному распределению мигрирующей молоди по рекам и притокам (Miles, 1968).

²¹ Изменение интенсивности дыхания или проявления других физиологических или поведенческих признаков и процессов у животных в группе и при одиночном содержании называют групповым эффектом.

2.5.2. Запах популяции

Видовой запах различается у рыб из разных популяций. Данные, подтверждающие популяционные различия запахов, немногочисленны. Они получены в основном на примере лососевых рыб в связи с поиском экспериментальных обоснований феромонной гипотезы хоминга (см. 2.6.1.). Показано, что молодь кижуча *Oncorhynchus kisutch* при наличии выбора отдаёт предпочтение запаху, создаваемому в воде молодью собственной локальной популяции (Quinn, Tolson, 1986; Courtenay et al., 1997). Половозрелый арктический голец привлекается запахом, создаваемым молодью собственной популяции (Selset, Døving, 1980), а запахи арктического гольца из разных популяций неодинаковы по своей эффективности для обонятельной системы рыб (Døving et al., 1974). Запах рыб родной популяции более привлекателен для речного окуня *Perca fluviatilis* (Behrmann-Godel et al., 2006), а для морских сомов *Plotosus lineatus* наиболее привлекателен запах особей, входящих в одну и ту же стаю (Matsumura et al., 2004). Популяционный запах выделяется рыбами в воду, хотя бы частично, по-видимому, вместе с мочой (Olsen, 1987; Moore et al., 1994).

2.5.3. Запах близкородственных особей

Запах, выделяемый близкородственными индивидуумами (сиблинги, сибсы²²), сходный, для них он более привлекателен, чем запахи других представителей собственной популяции. Такая особенность обнаружена у лососевых рыб – у молоди арктического гольца *Salvelinus alpinus*, ручьевого гольца *S. fontinalis*, кижуча *Oncorhynchus kisutch*, а также у некоторых других рыб (данио рерио) (Olsen et al., 2002; Fraser et al., 2005; Gerlach, Lysiak, 2006). Полагают, что привлекательность запаха формируется у сиблингов благодаря обучению/запоминанию при совместном пребывании в одной группе и обеспечивается генетическим сходством их главного комплекса гистосовместимости (Olsen et al., 2002; Fraser et al., 2005). Согласно другим данным, ранняя молодь рыб (данио рерио) импринтирует запах сиблингов, но не импринтирует запах несиблингов, причём чувствительный период для импринтинга у молоди очень узкий – всего 1-2 суток вскоре после выхода из икринки (Gerlach et al., 2019).

²² Термин «сиблинги» используется преимущественно в этнологии, социальной антропологии и в других дисциплинах для обозначения потомков одних родителей. Термин «сибсы» используется преимущественно в генетике по отношению к потомкам одной пары родителей как человека, так и животных.

Интересно, что запах незнакомых сиблингов (кижуч), т. е. выращенных в полной изоляции с момента оплодотворения икры, более привлекателен, чем запах другой незнакомой конспецифичной молоди. Это дало основание предположить, что рыбы запоминают генерализованный запах сиблингов по запаху рыб-конспецификов, с которыми вместе выращиваются. Впоследствии они используют генерализованный запах для идентификации всех сиблингов либо сравнивают запах других индивидуумов со своим собственным запахом (Quinn, Busack, 1985). Однако в аналогичном по схеме эксперименте способность рыб запоминать свой собственный запах не подтвердилась – для выращенной в изоляции молоди арктического гольца запах сиблингов не был привлекательным (Winberg, Olsen, 1992). Важно, что отношение к запаху сиблингов у рыб к возрасту полового созревания изменяется на противоположный, что, как полагают, препятствует инбридингу – близкородственному скрещиванию (Gerlach, Lysiak, 2006).

2.5.4. Индивидуальные запахи, запахи партнёров по группе

О наличии у рыб индивидуального запаха известно уже со времени первых экспериментов по целенаправленному изучению обоняния рыб. С помощью условнорефлекторной методики было показано, что рыбы (обыкновенный гольян) легко дрессируются не только различать запах рыб разных видов, но и различать по запаху разных индивидуумов своего вида (Göz, 1941). Североамериканские сомы-кошки рода *Ictalurus* – *I. nebulosus*, *I. natalis* не только быстро обучаются различать по запаху разных индивидуумов, но и способны долго помнить эти запахи. Это помогает сомам поддерживать доминантно-соподчинённые отношения, возникающие в условиях совместного пребывания в группе (Todd et al., 1967; Todd, 1971; Carr, Carr, 1985).

Некоторые рыбы, живущие стаями или группами, предпочитают объединяться со знакомыми конспецификами и реже с особями, с которыми они не знакомы (Касумян, Павлов, 2018). Распознавание происходит по внешним (фенотипическим) признакам, среди которых видовой запах с оттенками популяционной, родственной или индивидуальной специфичности имеет важное значение. Обязатно стайный угрехвостый сом *Plotosus lineatus*, образующий необычайно плотные стаи, отличает по запаху свою стаю от чужой (Hayashi et al., 1994). Запаховое распознавание более эффективно в сочетании с другими фенотипическими признаками, прежде всего зрительными. Радужная рыба *Melanotaenia eachamensis* рас-

познаёт конспецификов безошибочнее, если вместе с запахом одновременно доступен и их зрительный образ (Arnold, 2000). Трёхиглая колюшка способна узнавать знакомых конспецификов по их запаховым и зрительным образам, предъявляемым одновременно, но не отдельно (Steck et al., 1999; van Havre, Fitzgerald, 1988; Mehlis et al., 2008).

Особенно важным индивидуальное распознавание является для рыб, формирующих объединения, состав которых стабилен на протяжении длительного времени. В таких объединениях часто складывается и поддерживается строгая внутригрупповая иерархия, а также может существовать специализация особей по выполняемым ими функциям. Хорошим примером запаховой регуляции взаимоотношений индивидуумов в объединениях могут быть цихлидовые рыбы. Так, самцы мозамбикской тилапии *Oreochromis mossambicus* и нильской тилапии *O. niloticus* для нереста собираются в подходящих для этого участках водоёма. На этих своеобразных токовищах каждый самец имеет собственную охраняемую им территорию с гнездом-углублением в песчаном грунте. Чем ближе к центру токовища располагается нерестовая территория самца и чем она больше, тем выше социальный статус. Зрелая самка, заходя на токовище, выбирает определённого самца, это происходит в том числе по распространяемому им запаху, выделяемому наружу вместе с мочой (см. 2.2.2.). Одновременно самец таким образом посылает запаховый сигнал другим самцам о своём социальном статусе. Чем выше у самца статус, тем чаще самец выделяет свой запах, тем больше объём и мускулистее стенки его мочевого пузыря. Особенно часто самцы уринируют при стычках с самцами-соседями на границах территорий и для поддержания своего положения в иерархии, а также при ухаживании за самкой. Запах, распространяемый самцами высокого ранга, подавляет агрессивность других самцов. Если самцов лишить обоняния, то их способность распознавать статус друг друга нарушается даже при полном сохранении визуального контакта, а частота агрессивных стычек на токовище возрастает. К таким же последствиям приводит усиление проточности (водообмена) на нерестилище (Giaquinto, Volpato, 1997; Barata et al., 2008b; Gonçalves-de-Freitas et al., 2008; Maruska, Fernald, 2012; Keller-Costa et al., 2015).

Каким образом запаховая сигнализация регулирует агрессивность у цихлид, более детально исследовали у неолампрологуса *Neolamprologus pulcher* – эндемика оз. Танганьика (рис. 42а). Эти мелкие (длина до 7 см) территориальные цихлиды живут группами, в которых имеются доминантная нерестующая пара и до 30 субдоминантных более молодых особей. В эксперименте самцов рассаживали по разным отсекам аквариума,

отделённым прозрачной перегородкой, которую можно было менять на перегородку с отверстиями, достаточными для распространения запахов (рис. 42б).

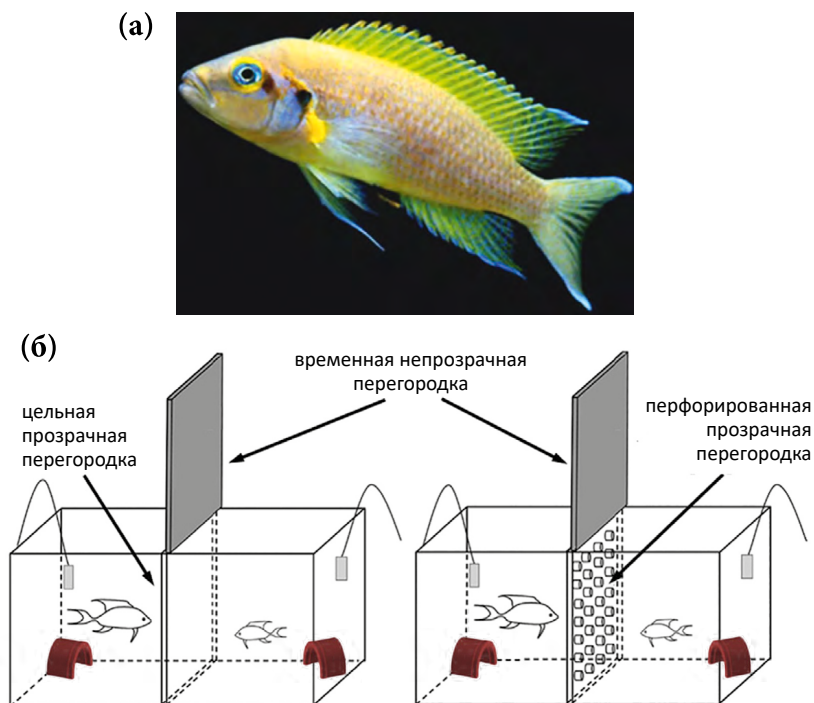


Рис. 42. Цихлида неолампрологус *Neolamprologus pulcher* (а) и схема эксперимента (б): после рассаживания по соседним отсекам двух отличающихся по размерам и иерархическому статусу самцов из аквариума убирали непрозрачную перегородку и регистрировали агрессивные проявления и объём и частоту выделений порций мочи при отсутствии (левый рисунок) и наличии (правый рисунок) запахового контакта между подопытными рыбами (по: Bayani et al., 2017)

Если запаховое общение оказывается невозможным (перегородка без отверстий), то оба соперника, несмотря на то, что один из них уступает по размерам другому, с большой частотой демонстрируют по отношению друг к другу агрессивные намерения – расправленные плавники, отведённые в стороны жаберные крышки и опущенную жаберную перепонку, наклоны головой вниз, изгибы тела, броски по направлению к сопернику, стремление схватить его через прозрачную перегородку. Эти агрессив-

ные демонстрации сопровождаются частыми и длительными выделениями объёмных порций мочи²³. У более крупного соперника уринирование выражено сильнее, что трактуется как стремление «химически» подавить оппонента. Если установить перегородку с отверстиями, позволяющую проникать запаховым сигналам в отсек к конкуренту, то агрессивность мелких самцов резко снижается, а демонстрации покорности становятся чаще – мелкие подрагивания хвостовым плавником, уход от перегородки при приближении к ней соперника (рис. 43) (Bayani et al., 2017).

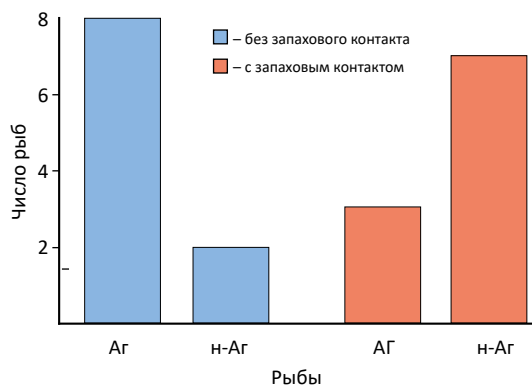


Рис. 43. Агрессивность мелких субдоминантных самцов неолампрологуса *Neolamprologus pulcher* по отношению к крупному доминантному самцу при отсутствии и наличии запахового контакта с ним; Аг и нАг – проявление и отсутствие агрессии (по: Bayani et al., 2017)

2.6. Миграции и расселение

Миграции – важнейший период в жизненном цикле многих рыб. Наиболее значимым и ярким примером является участие обоняния в миграциях, совершаемых рыбами, – это нерестовые анадромные миграции лососевых рыб²⁴. Хорошо известно, что для лососевых рыб характерен **хоминг** – возвращение для нереста в родные реки и их притоки или участки, где молодь провела первые недели, месяцы или годы жизни до ската в море. Общепринятой и обоснованной считается точка зрения, что хоминг лососевых рыб основан на обонятельном **импринтинге** – запечатлении молодью уникального запаха родного водоёма в так называемый

²³ Рыбам внутримышечно инъецировали 0.5 мл раствора blue violet (300 mg/ml) в 0.9% растворе NaCl; окрашивание мочи сохранялось в течение суток.

²⁴ Анадромные миграции – миграции рыб из морей в реки, катадромные миграции – из рек в моря.

чувствительный период, совпадающий по времени со смолтификацией – сложным процессом физиологических, морфологических и поведенческих перестроек, регулируемых тиреоидными гормонами.

После нагула в море или в крупном пресноводном водоёме, достижения здесь половой зрелости и с началом нерестовой миграции у рыб обостряется чувствительность к импринтированному запаху, который рыбы используют в качестве ориентира при выборе реки и участка в ней для нереста. Рыбы, пришедшие к родному нерестилищу, но отловленные и перемещённые в устье реки, вновь к нему возвращаются. Блокирование обоняния вызывает у рыб **стрэинг** (блуждание) – заходы в разные реки и случайное распределение в них. Высказываются предположения, пока ещё не имеющие экспериментального подтверждения, что лососи запоминают не только запах родного участка, но и запахи, встречающиеся молоди лососей в реке на пути к морю.

Молодь лососевых можно импринтировать намеренно (искусственно), добавляя в воду в чувствительный период (период смолтификации) вещества, обладающие для рыб запахом. Использование веществ, не встречающихся в природе, например синтезированного морфолина, позволяет намеренно направлять мигрирующих рыб в нужные реки, если вносить в воду вещества, к которым ранее у молоди этих рыб был сформирован импринтинг.

То, что молодь рыб способна различать запахи разных рек или их притоков, не вызывает каких-либо сомнений – это подтверждают многие экспериментальные исследования. Но какие именно вещества создают уникальный запах родных рек или их участков, который импринтируется молодью, остаётся до сих пор невыясненным. Одна из гипотез предполагает, что этот запах формируется за счёт стоков с прилегающих территорий с локальными особенностями почвы и растительности. Есть данные, что для создания уникального запахового букета достаточно комбинации свободных аминокислот, хотя очень сомнительно, что запахи родных водоёмов ограничены лишь этой группой химических соединений.

Существует оригинальное предположение, что в современных условиях, когда большинство нерестовых рек даже в отдалённых регионах подвергаются антропогенному воздействию, молодь может импринтировать не природный запах, а запах стоков промышленных предприятий, городов и ферм, попадающих в водоёмы (Hasler, Wisby, 1951; Wisby, Hasler, 1954; Hasler, 1966; Hasler, Scholz, 1983; Shoji et al., 2003; Tierney, Pyle, 2023).

2.6.1. Феромонная гипотеза хоминга

Согласно феромонной гипотезе хоминга возвращение лососевых рыб к родным нерестилищам основано не на импринтинге специфического запаха родной реки или её притока, а на врождённой чувствительности рыб к видовому (популяционному) запаху. Эта гипотеза хоминга предложена норвежским зоологом Хансом Нурдингом (Hans Nordeng²⁵) вначале для объяснения хоминга проходных арктических гольцов *Salvelinus alpinus*, а затем была распространена автором и для хоминга других рыб (Nordeng, 1971, 1977). Феромонная гипотеза хоминга не получила широкого признания, её правомочность до сих пор дискутируется.

Основанием для гипотезы послужили результаты многолетних экспериментов, выполненных Нурдингом с использованием мечения и других приёмов. Исследователь наблюдал за миграцией сиблингов проходного арктического гольца, выращенных из привезённой икры до половозрелого возраста на ферме, расположенной в речном бассейне за сотни километров от родного водоёма. Достигнувшие зрелости после четырёх лет выращивания гольцы были возвращены в родные места и выпущены в море в разных участках побережья. Наблюдения за ними показали, что подопытные гольцы мигрируют в родную реку, но не в реку, ближайшую к месту выпуска. Часть из выращенных на ферме гольцов выпустили в море в районе выращивания, и через некоторое время они зашли в ту местную реку и поднялись по ней к тому месту, куда попадал сток из бассейнов родной для них фермы, где ещё оставалось небольшое число сиблингов.

Согласно сообщениям рыбаков-любителей и данным промысловой статистики атлантический лосось начинает заходить на нерест в ранее безрыбные реки или крупные притоки после их зарыбления искусственно выращенной молодью лосося или после ликвидации на реках плотин или преград для мигрирующих взрослых рыб и появления в результате молоди от естественного нереста. Существуют и другие интересные факты, свидетельствующие в пользу феромонной гипотезы, но признать их достаточно строгими и полностью убедительными нельзя (Solomon, 1977; Stabell, 1992; Sorensen, Baker, 2015).

²⁵ Латинская буква «o» в норвежских словах произносится как русское «у».

2.6.2. Морская минога

Миграционное поведение и его сенсорные механизмы хорошо изучены у морской миноги, которая, образовав жилые популяции в Великих озёрах Америки, стала вредить промыслу местных рыб. Разработка эффективных методов снижения численности такого нежелательного объекта сделала необходимым всестороннее изучение биологии морской миноги, прежде всего особенностей размножения.

Самцы и самки морской миноги для нереста мигрируют из моря или из крупных замкнутых озёр в реки, поднимаясь по ним в верховья, где располагаются нерестилища и где молодь миноги (пескоройки) проводит значительную часть времени, прежде чем после метаморфоза скатиться в море или озеро для нагула и созревания. Мигрируя в верховья рек на нерест, взрослые миноги ориентируются на феромон, выделяемый пескоройками, обитающими не на нерестилищах, а вблизи них, на участках с более мягкими грунтами. Феромон личинок, в специальных публикациях называемый **миграционным феромоном**, представляет смесь из трёх основных компонентов, все они являются близкими стероидными веществами – дисульфат петромизомина (PADS), дисульфат петромизоостерола (PSDS) и сульфат петромизонола (PS) (рис. 44) (Sorensen et al., 2005). Такие же вещества входят в состав феромона пескороек, причём не только морской миноги, но других видов миног.

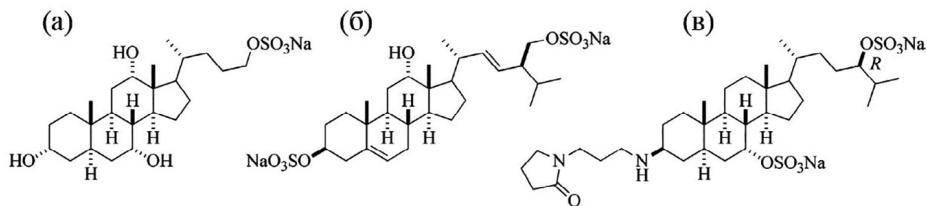


Рис. 44. Основные компоненты миграционного феромона морской миноги *Petromyzon marinus*: (а) петромизонол сульфат (PS), (б) петромизоостерол дисульфат (PSDS) и (с) петромизоминам дисульфат (PADS) (по: Sorensen, Hoye, 2007)

Пороговая концентрация, вызывающая аттрактивную реакцию у взрослой миноги, достигает 10^{-13} М (PADS), что ниже, чем для любых других веществ, воспринимаемых обонянием всеми остальными рыбообразными и рыбами (!). Для PADS эта концентрация создаётся при растворении <1 г вещества в 20 000 000 м³ воды (Sorensen, Hoye, 2007). Пескоройки выделяют эти вещества со скоростью 5-25 нг/час, что доста-

точно для создания в реке концентрации, превышающей пороговую чувствительность миноги. Период полураспада (деградации) веществ – около 3 суток (Fine, Sorensen, 2008, 2010). Искусственная смесь из PADS, PSDS и PS эффективна как аттрактант миног в лабораторных и полевых испытаниях, но уступает нативному феромону (экзометаболитам пескороек), что указывает на то, что состав феромона ещё более сложный и включает вещества неизвестной природы (Vrieze, Sorensen, 2001; Meckley et al., 2012).

Самцы приходят на нерестилища первыми. Здесь на участках с галечниковым грунтом они готовят гнёзда и, чтобы привлечь к себе самок, выделяют особыми клетками жаберного эпителия половой феромон (Siefkes et al., 2003), основным компонентом которого является 3-кето-петромизонол сульфат (3кPS, =3кPZS), представляющий собой производное PS.

Места обитания пескороек и нерестилища расположены в реке близко друг к другу, но самки безошибочно находят нужные им участки реки, т. е. нерестилища с гнёздами, подготовленными самцами. За счёт чего это им удаётся? Выяснено, что повышенное содержание 3кPS в выделяемом самцами феромоне блокирует чувствительность самок к PS, доминирующему в феромоне пескороек, что и помогает самкам сделать правильный выбор при ориентации (рис. 45) (Buchinger et al., 2020). На нерестилищах, где обычно одновременно может быть много тесно расположенных нерестовых гнёзд, самцы способны усиливать экскрецию феромона, если они чувствуют запах самца-конкурента (Fisette et al., 2020).

Недавно выяснено, что для самок привлекателен не только феромон самцов, но запах семенной жидкости. О природе этого запаха пока нет данных. Считается, что он помогает самкам найти нерестующего самца на нерестилище. Это важно, поскольку самцы после очередного нерестового события могут пережить некоторое время вне гнезда (Fisette et al., 2024).

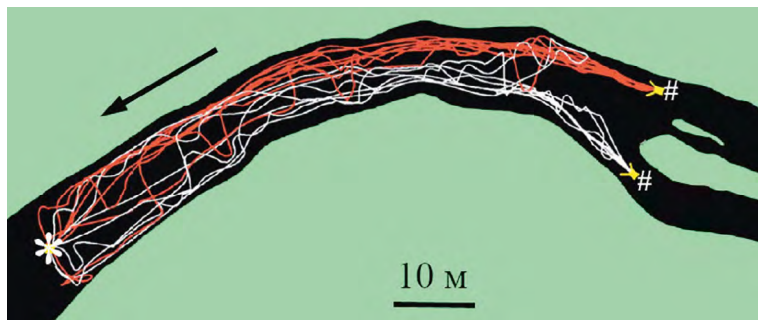


Рис. 45. Натурные испытания аттрактивности для самок морской миноги *Petromyzon marinus* запаха основного компонента полового феромона самцов – 3-кето-петроми-зонол сульфата (3кPS, концентрация в реке – 5×10^{-13} М). Перенос ловушки с источником запаха 3кPS (#) в правый или левый рукав небольшой реки (р. Оскеос River, бассейн оз. Гурон) приводит к изменению траектории движения самок миноги, мигрирующих вверх по течению. * – место выпуска самок, стрелка указывает направление течения реки. На схеме приведены индивидуальные траектории перемещения самок, снабжённых радиометками (по: Daghfous et al., 2012)

2.6.3. Молодь коралловых рыб

Многие рыбы коралловых рифов в своём жизненном цикле проходят через так называемую океаническую фазу, когда ранние личинки сразу после выхода из икринки выносятся течениями в открытую океаническую пелагиаль на многие километры. Здесь, вдали от берегов они проводят до нескольких недель или более месяца, но затем мигрируют к родным берегам, где многие из них переходят к оседлому образу жизни. Каким образом молодь ориентируется в открытом океане и определяет верное направление миграции, часто против господствующих течений – этот важный вопрос до настоящего времени остаётся дискуссионным (Majoris et al., 2021). Одна из точек зрения предполагает, что ориентация достигается за счёт обонятельной системы, которая, в отличие от многих других – слуховой, зрения, боковой линии, вкусовой, электрорецепции, не только обладает большой дистантностью, но и характеризуется более ранними сроками онтогенетического развития²⁶ (Hu et al., 2019).

²⁶ Слуховая система также рассматривается в качестве одной из возможных сенсорных систем, позволяющих молоди коралловых рыб выбирать нужное направление при миграции к берегам (Hu et al., 2022).

Накоплено большое количество фактов, подтверждающих определяющую роль обоняния в ориентации пелагической молоди в океане. Так, мигрирующая молодь, отловленная у отстоящих на несколько километров друг от друга нескольких небольших коралловых островов и помещённая в аквариумную установку, уверенно предпочитает отсек, в который поступает вода, взятая у острова, где молодь была отловлена. Данные этого и других экспериментов демонстрируют, что запахи разных рифовых островов различаются, а мигрирующая молодь коралловых рыб способна дифференцировать эти запахи и проявлять предпочтение к запаху того острова, к которому она мигрирует. Важно подчеркнуть, что молодь, отловленная в конце своего пути из океана, генетически более сходная со взрослыми рыбами своего вида, живущими у выбранного острова, чем с рыбами, населяющими близлежащие острова (рис. 46) (Atema et al., 2002; Gerlach et al., 2007; Wright et al., 2008; Radford et al., 2012).

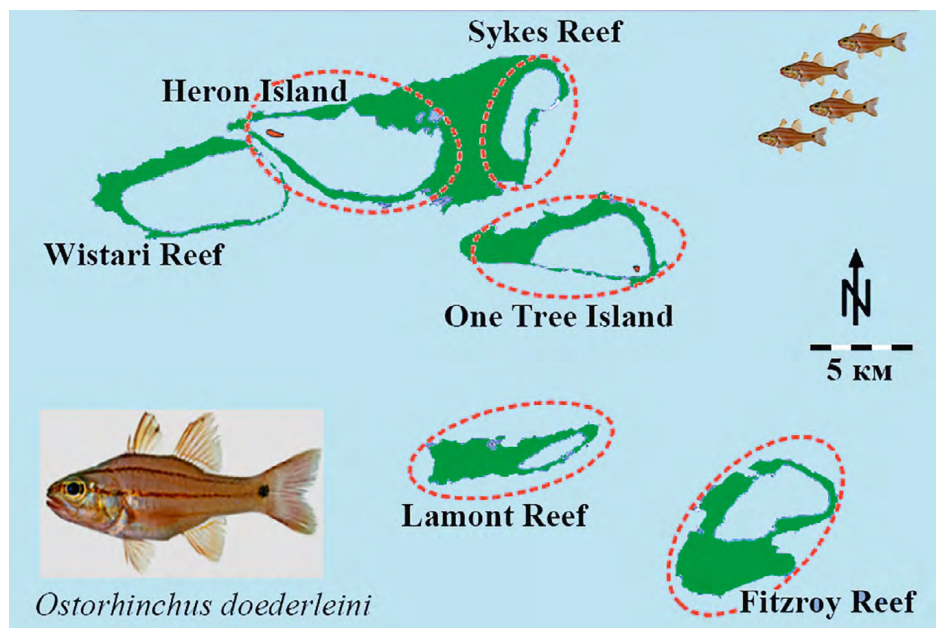


Рис. 46. Апогоны *Ostorhinchus* (=Apogon) *doederleini* из популяций пяти близлежащих островов и рифов в южной оконечности Большого Барьерного рифа (показаны пунктирной линией) генетически различаются. Более половины молоди апогона, только что подошедшей к острову One Tree Island, генетически сходны со взрослыми особями апогона, обитающими в прибрежье этого острова (по: Gerlach et al., 2007; Dixson et al., 2011; Gerlach, Atema, 2012)

Полагают, что ранняя молодь рыб, возможно ещё эмбрионы, находящиеся в икринке или только что вышедшие из неё, импринтирует специфический запах рифа и использует его в качестве обонятельного ориентира при завершении океанической фазы жизни и миграции к местам обитания родной популяции, проявляя таким образом хоминг.

Предполагается также, что благодаря обонянию молодь, достигшая родных берегов, избирает конкретные места для перехода от пелагического образа жизни к оседлости или территориальности. Выяснено, что завершающая миграцию молодь помацентровых рыб (*Pomacentridae*²⁷) избирает из многочисленных на рифе коралловых колоний те, что населены рыбами. Молодь не избирает коралловые колонии, свободные от рыб-конспецификов, даже если эти колонии образованы одним и тем же видом коралловых полипов и структурно и биотопически сходные с колониями, населёнными рыбами. Но если в свободную от резидентных рыб колонию искусственно подавать воду с запахом соседней колонии, населённой рыбами, то молодь начинает её оккупировать (рис. 47) (Sweatman, 1988; Ben-Tzvi et al., 2023). В дальнейшем молодь может переходить от колонии к колонии в силу разных причин – из-за обеспеченности пищей, воздействия хищников и др. Свободные от рыб коралловые колонии остаются такими многие месяцы, но потом рыбы могут на них появиться. Причины такой динамики пока не выяснены.

²⁷ Помацентровые рыбы (*Pomacentridae*) – одни из наиболее обычных и массовых рыб, населяющих коралловые рифы. Общее число видов – свыше 400.

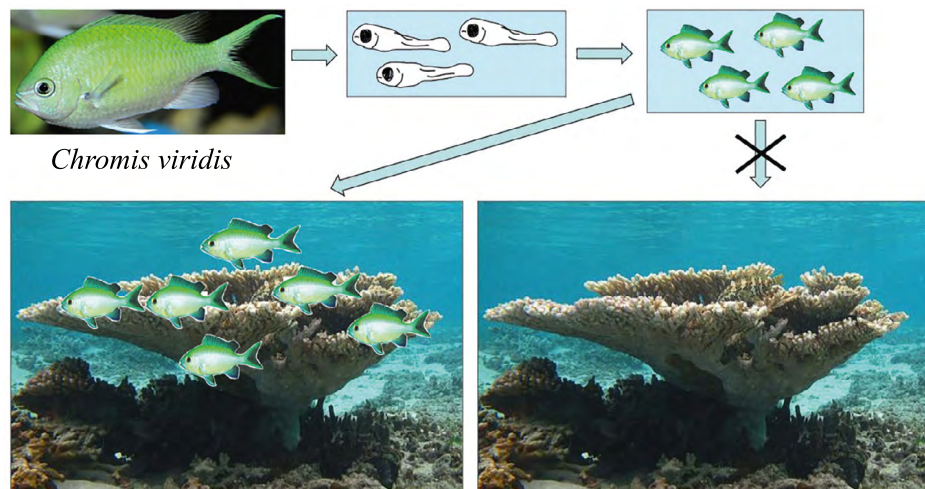


Рис. 47. Влияние индивидуального запаха колонии коралла *Acropora hyacinthus* на заселение колонии мигрирующей молодью помацентровой рыбы зелёного хромиса *Chromis viridis*: молодь избегает колонии, свободной от рыб, и избирают колонии, населённые рыбами (по: Ben-Tzvi et al., 2023)

На основе запаховой информации осуществляется не только миграция из открытого океана и распределение молоди на рифе, но и выбор молодью более специфических и постоянных мест для будущего пребывания. Например, анемоновые рыбы, или рыбы-клоуны (*Amphiprion*, около 30 видов) поддерживают тесные симбиотические отношения с актиниями (мутуализм). В ассоциации с актиниями они проводят большую часть своей жизни. Симбиотическими для анемоновых рыб являются всего 10 видов актиний из свыше 1000 существующих, причём некоторые из анемоновых рыб поселяются на актиниях любого из этих 10 видов, например *A. clarkii*. Другие проявляют специфичность при выборе актиний и поселяются только на определённых видах – их может несколько либо рыбы избирают строго один вид актиний, как это происходит у *A. frenatus*, *A. perideraion* и *A. sandaracinos* (рис. 48) (Fautin, Allen, 1997; Астахов, 2002).



Рис. 48. Анемоновые рыбы: (а) – *Amphiprion clarkii* на актинии *Entacmaea quadricolor*, (б) – *Amphiprion sandaracinos* на актинии *Stichodactyla mertensii* (фото Д.А. Астахова: а – Мальдивские острова, атолл Ари, б – залив Нячанг, Южно-Китайское море, Вьетнам)

Выбор актинии происходит за счёт врождённого предпочтения запаха специфических для каждой из анемоновых рыб актиний-симбионтов (Miyagawa, Hidaka, 1980; Arvedlund et al., 1999; Brolund et al., 2003; Roux, Lecchini, 2015). Кроме того, анемоновые рыбы перед или сразу после вылупления способны импринтировать запах «своих» актиний, что усиливает врождённые обонятельные предпочтения (Arvedlund, Nielsen, 1996; Arvedlund et al., 1999, 2000; Dixson et al., 2011; Miyagawa–Kohshima et al., 2014).

Полагают, что обоняние используется анемоновыми рыбами не только для выбора актиний при расселении на рифе, но и в предшествующий период жизни – при миграции из открытого океана к родному побережью (Dixson et al., 2011). Установлено, что хоминг у анемоновых рыб значительно строже, чем у других коралловых рыб с пелагической фазой в раннем онтогенезе (Jones et al., 2005; Almany et al., 2007).

2.7. Территориальное поведение

Многие из немигрирующих рыб являются оседлыми и длительное время придерживаются определённых зон водоёма, другие – территориальными рыбами, большую часть жизни живущими на небольших защищаемых ими постоянных участках, которые если и покидают, то редко и обычно на небольшие расстояния и на короткое время. Территориальные рыбы особенно многочисленны на коралловых рифах, к ним относятся многие апогоны (Apogonidae), рыбы-бабочки (Chaetodontidae), псевдохромовые (Pseudochromidae), каменные окуни (Serranidae), помацентровые (Pomacentridae), граммисты (Grammistidae) и другие (Sale, 1993). Например, взрослые апогоны нескольких видов в дневное время не покидают свои участки-укрытия более чем на несколько метров или даже менее 1 м на протяжении многих месяцев (Kuwamura, 1985; Marnane, 2000). Но в тёмное время суток апогоны уходят на расстояние до 30 м для питания (Marnane, Bellwood, 2002). После отлова и выпуска на расстоянии около 1 и 2 км от места поимки большинство рыб – до 80 и 60% соответственно – спустя 3 суток возвращается на свои участки, несмотря на большое число мест на рифе, подходящих для поселения (Marnane, 2000). Запаховые вещества-маркеры апогоны выделяют, как полагают, с фекалиями, сохраняются и аккумулируются они в донном субстрате домашних участков (Døving et al., 2006). Вполне вероятно, что именно такое химическое маркирование позволяет апогонам и другим территориальным рыбам ориентироваться в структурно крайне сложной обстановке кораллового рифа и находить путь домой.

Самцы территориальной африканской цихлиды-попугая *Pelvicachromis taeniatus* избирают и охраняют свою территорию (убежище), распознавая его по сохраняющемуся здесь собственному индивидуальному запаху, который самцы отличают от запаха не только незнакомых им самцов-конспецификов, но и от запаха выросших совместно самцов-сиблингов (Thünken et al. 2009). Молодь лососевых рыб, ведущая до ухода в море на нагул территориальный образ жизни в реках, метит свои участки собственными фекалиями. В состав фекалий входят различные жёлчные кислоты и их производные, к которым обонятельная система лососевых рыб крайне чувствительна (Døving et al., 1980; Stabell, 1987). Самцы карповой рыбы – толстолова *Pimephales promelas* переходят к территориальности с наступлением сезона размножения. Они строят нерестовое гнездо-ямку в грунте и охраняют его от других самцов, заявляя о своих правах запахом,

выделяемым, как и у многих других рыб, с мочой. У самцов, которые ещё не обладают собственной территорией, но потенциально способны к этому, моча отличается по составу от выделяемой более слабыми самцами, приобретение территориального статуса в будущем у которых сомнительно (Martinovic-Weigelt et al., 2012).

2.8. Хемокоммуникация между рыбами и другими животными

Хемокоммуникация между рыбами и другими животными регулирует главным образом связи, складывающиеся в водных сообществах между хищниками и их потенциальными жертвами, т. е. между представителями разных трофических уровней. Эти связи проявляются в виде защитного (оборонительного) поведения либо пищевого. О запаховой регуляции иных типов отношений рыб с другими животными, например социальных, к настоящему времени неизвестно, за исключением запаховых связей между рыбами и их паразитами.

Рыбы в системе хищник – жертва могут быть как хищниками, так и жертвами. Химические сигналы, предназначенные для таких связей, называют *кайромонами*, если они полезны для реагирующих на запахи, и *алломонами*, если реакции на запах выгодна для его продуцентов.

2.8.1. Реакции рыб на запахи животных

Животные, представляющие потенциальную опасность для рыб, распространяют запахи, обладающие для рыб репеллентным действием и вызывающие у них защитное поведение. Примеры таких запахов немногочисленны, они были рассмотрены ранее (см. 2.4.3.2.). Намного больше сведений о запахах, исходящих от животных, являющихся для рыб объектами питания (см. 2.8.1.1.). И те, и другие запахи классифицируются как кайромоны, поскольку вызываемые ими реакции полезны для получателей сигнала, т. е. для рыб. Оба этих класса кайромонов регулируют взаимоотношения хищник-жертва.

О запахах животных, имеющих для рыб иное значение, известно немного. Большинство карапусов (Carapidae, Ophidiiformes) – небольших морских рыб с сильно вытянутым телом, живут внутри иглокожих жи-

вотных – голотурий, морских звёзд, морских ежей. Некоторые из карапусов проявляют строгую избирательность при выборе хозяина, поселяясь только в животных определённого вида. Выбор карапусами специфичного для себя хозяина осуществляется с помощью обоняния, т. е. по исходящим от него кайромонам. Но запаховая информация для карапусов важна не только при выборе хозяина, но и для успешного к нему возвращения, когда они на короткое время выходят наружу для питания. Питаются карапусы исключительно в безопасные для них ночные часы. Зрительная ориентация в этих условиях невозможна, тогда как обоняние не имеет таких ограничений (Trott, 1969; Van Meter, Ache, 1974; Miyazaki et al., 2014).

Молодь анемоновых рыб *Amphiprion* обладает врождённым свойством отличать по запаху симбиотических актиний от тех, в которых эти рыбы никогда не поселяются (см. 2.6.3.) (Myagawa, Hidaka, 1980).

2.8.1.1. Запахи объектов питания

Запахи, исходящие от объектов питания и вызывающие у рыб поисковое поведение, называют пищевыми. Они выделяются в составе экзометаболитов пищевых организмов и, распространяясь, создают вокруг них запаховую зону, а при перемещении объектов питания или нахождении на течении – запаховый шлейф (запаховый коридор).

Для исследования реакции рыб на пищевые запахи обычно используют воду, в которой животные содержатся некоторое время при определённых условиях. Но более удобными аналогами этих запахов являются водные экстракты животных, хотя химический состав обоих стимулов не идентичен (Касумян, Пономарев, 1991). Оба типа раздражителей вызывают сходные ответы – пищевую поисковую реакцию, завершающуюся обнаружением источника запаха. Реакция кратковременная и продолжается до нескольких минут, если рыбам не удаётся обнаружить реальную пищу раньше. Быстрое затухание реакции даёт рыбам возможность приступить к новому поиску и не тратить время и усилия на обнаружение недоступного или отсутствующего корма.

Реакция на запах пищи необычайно разнообразна по проявлению, но в то же время обладает общими чертами у рыб со сходным образом жизни, стратегией пищевого поведения и развитием сенсорных систем. Это позволяет выделять **экологические стереотипы** пищевого поискового поведения, вызванного пищевыми запахами. Донные и придонные рыбы, питающиеся бентосом и населяющие преимущественно

непроточные водоёмы (каarp *Cyprinus carpio*, серебряный карась *Carassius auratus*, золотой карась *C. carassius*, линь *Tinca tinca*), реагируют на запах пищи неторопливым и целенаправленным перемещением к его источнику. Речные рыбы (гольян *Phoxinus phoxinus*, голавль *Leuciscus cephalus*, обыкновенный пескарь *Gobio gobio*) реагируют стремительно, с резкими и быстрыми разнонаправленными бросками, что позволяет быстрее обнаружить объект поиска в меняющихся условиях потока воды (рис. 49).

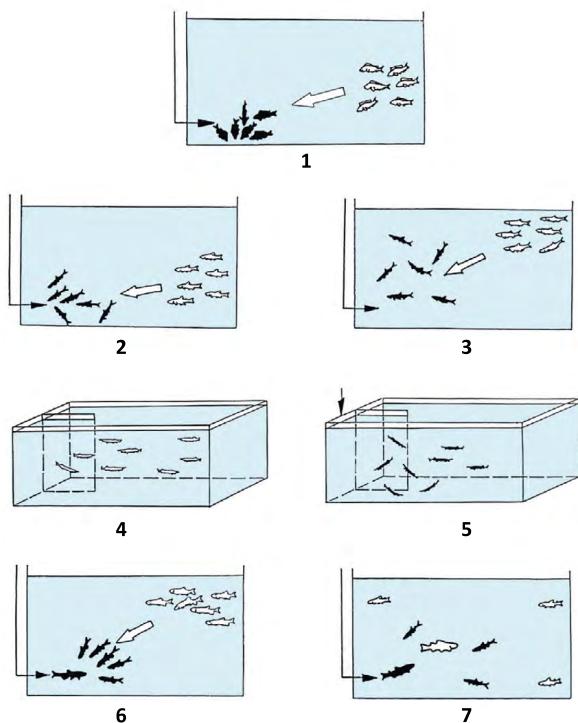


Рис. 49. Реакция на пищевые запахи у рыб разного образа жизни: 1 – донные и придонные рыбы-бентофаги, 2 – речные рыбы, 3 – зрительные рыбы-планктофаги, 4 и 5 – рыбы-планктофаги с неразвитым зрением, 6 – рыбы со скрытой иерархией, 7 – рыбы с внутригрупповой иерархией. Светлые силуэты – расположение рыб до стимуляции пищевым запахом

Пелагические рыбы-планктофаги с развитым зрением (верховка *Leucaspis delineatus*, укляя) рассредоточиваются вблизи источника запаха, тогда как рыбы, не имеющие предметного зрения (веслонос *Polyodon spathula*), повышают скорость плавания, постоянно случайно

меняют его направление, но остаются в запаховой зоне, раскрывают рот для более эффективной фильтрации. У рыб с внутригрупповой иерархией в явной (молодь лососевых) или скрытой (данио рерио и др.) форме запах пищи обостряет доминантно-соподчинённые отношения, усиливает агрессивность доминанта (рис. 49) (Касумян, Пономарев, 1986).

Осетровые рыбы, не имеющие предметного зрения, в поисках корма плавают по характерным круговым и "S"-образным траекториям с небольшими смещениями в стороны (рыскание), скользя по дну усами. Это позволяет осетровым рыбам, не имеющим предметного зрения, тщательно и быстро обследовать зону поиска (рис. 50).

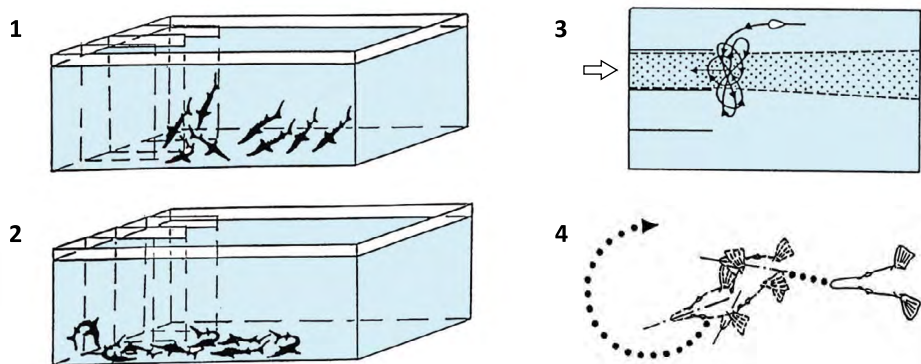


Рис. 50. Поисковая реакция осетровых рыб (*Acipenseridae*) на запах корма: 1 и 2 – начало и максимальное проявление реакции, 3 – индивидуальная траектория поискового перемещения реагирующей рыбы, 4 – рыскание (боковые смещения рыбы от основного направления движения) (по: Касумян, Кажлаев, 1993)

Бентофаги и многие другие рыбы, реагируя на запах, глубоко перерывают грунт в поисках корма (рис. 51а). Большинство рыб, особенно питающиеся эпифауной и дрейфом, в ходе пищевого поиска постоянно схватывают с поверхности грунта или в толще воды, тестируя любые частицы на пригодность для использования в пищу (рис. 51б). Почувствовав запах пищи, треска *Gadus morhua* опускается ко дну и скользит по субстрату свободными концами первых лучей грудного плавника и подбородочным усом, несущими наружные вкусовые почки (рис. 51в) (Brawn, 1969; Døving, Selset, 1980; Марусов, 1997). Почувствовав запах пищи, затаившийся под слоем грунта морской язык *Solea solea* выходит наружу и совершает серию высоких прыжков над дном (Bateson, 1890).

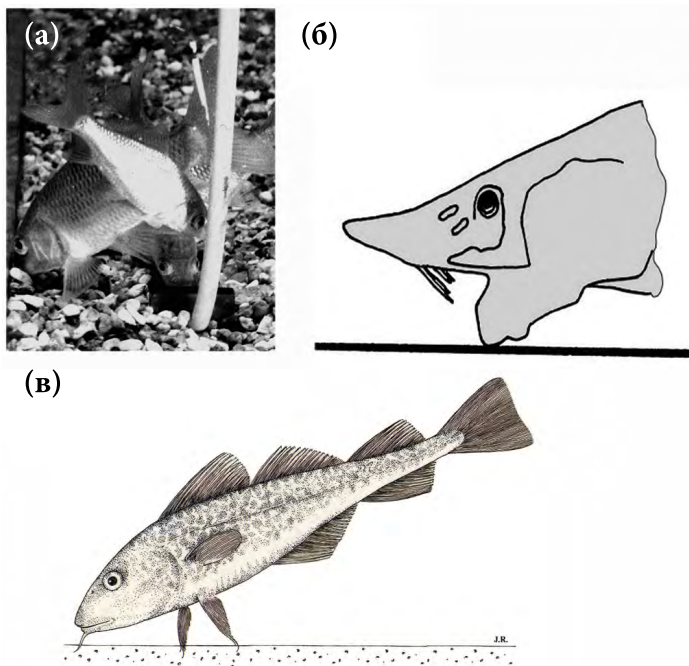


Рис. 51. Поиск корма у рыб-бентофагов: (а) – перерывание карпом *Cyprinus carpio* грунта в зоне поступления запаха пищи, (б) – схватывание с поверхности грунта во время пищевого поиска у осетровых рыб (Acipenseridae), (в) – поза пищевого поиска у атлантической трески *Gadus morhua* (а – фото В.Ю. Пономарева; б – по: Bemis et al., 1997; в – по: Døving, Selset, 1980)

Важно подчеркнуть, что пищевой запах является сигналом о присутствии не некоего обобщённого абстрактного корма, а вполне конкретного и знакомого рыбам объекта питания, **запаховый образ** которого у рыб уже сформирован благодаря индивидуальному пищевому опыту. Желтопёрый тунец *Thunnus albacares* проявляет пищевой поиск на запах только тех рыб, которых ему скармливают не менее нескольких недель (Atema et al., 1980). Молодь белого амура *Stenopharyngodon idella*, выращенная при кормлении личинками хирономид Chironomidae (мотыль) и малой ряской *Letna minor*, почувствовав запах хирономид, осуществляет пищевой поиск у дна, тогда как в ответ на запах ряски рыбы пытаются отыскать корм у поверхности воды (рис. 52).

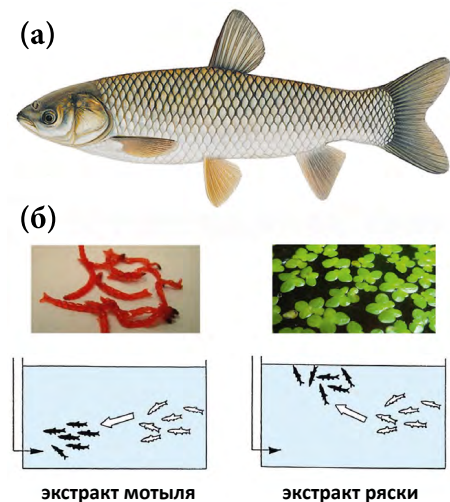


Рис. 52. Белый амур *Stenopharyngodon idella* (а) и его реакция на запах личинок комаров Chironomidae (мотыль) (б) и малой ряски *Lemna minor* (в)

2.8.2. Реакции животных на запахи рыб

В исследованиях хемокоммуникации рыб основное внимание традиционно уделяют химическим сигналам, воспринимаемым рыбами. Однако рыбы не только рецептируют и реагируют на различные запахи, но и сами являются источниками запахов, несущих полезную информацию для животных, сосуществующих с рыбами в одних и тех же водоёмах и биотопах. Эти животные обладают хорошо развитой хеморецепцией, поэтому запахи, распространяемые рыбами, им столь же доступны, как и самим рыбам (Derby, 2020). Поскольку рыбы в большинстве случаев являются хищниками для остальных водных животных и представляют для них опасность, то исходящие от рыб запахи – кайромоны служат для потенциальных жертв важными предупреждающими сигналами и касаются главным образом взаимоотношений хищник – жертва. Вызываемые этими запахами ответы проявляются в виде разнообразных поведенческих (двигательных) защитных реакций либо вызывают более латентные, но не менее разнообразные праймерные ответы – морфологические (фенотипические), физиологические и иные изменения (табл. 2). Информация, которую несут водным животным запахи рыб, затрагивают также взаимоотношения паразит – хозяин.

Таблица 2. Релизерные и праймерные реакции животных на запахи рыб

Релизерные реакции	Праймерные реакции
Снижение двигательной активности	Появление шипов и игл на теле
Уход и пребывание в укрытиях	Изменение формы и толщины внешнего скелета
Уход из потока и снижение пассивного ската	Ускорение созревания
Смена биотопа	Увеличение плодовитости
Подавление пищевой активности	Изменение жизненной стратегии у паразитов в промежуточных хозяевах
Избегание зоны распространения кайромонов	Изменение роста и развития (ускорение – у дафний, замедление – у головастиков)
Инициирование/усиление вертикальных миграций	Увеличение инкубационного периода
Группирование и согласованность перемещений	Изменение пропорций тела
Повышение настороженности	Синхронизация репродуктивных циклов
Изменение предпочтений в выборе брачного партнера	Снижение размеров яиц и молоди
Инициирование охотничьих реакций	Увеличение доли покоящихся яиц
Усиление подвижности и привлечение расселяющихся форм паразитов	Сокращение продолжительности жизни (дафнии)
Избегание водоёмов с кайромонами при расселении	Ослабление пигментации
Избегание водоёмов с кайромонами при размножении	Повышение сенсорной чувствительности (зрение)

2.8.2.1. Избегание

Запахи рыб служат химическими сигналами опасности для разнообразных гидробионтов – обитателей водоёмов. Запах линя *Tinca tinca*, обыкновенного солнечника *Lepomis gibbosus* и обыкновенного фундулюса *Fundulus heteroclitus* вынуждает брюхоногих моллюсков (Gastropoda: большой прудовик *Lymnaea stagnalis*, физа пупырчатая *Physa fontinalis*, физа *P. gyrina* и др.) покинуть воду и выползть на надводные предметы либо уходить от источника запаха, искать укрытие на дне и задерживаться в них. Чем ближе моллюски находятся к источнику запаха, например к сетчато-

му садку с живой рыбой внутри, тем сильнее ответная реакция (рис. 53). Запах плотвы *Rutilus rutilus*, черноротого бычка *Neogobius melanostomus* и обыкновенного солнечника подавляет фильтрационную активность у двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*) – дрейссены *Dreissena polymorpha* и *D. rostriformis*. Молодь морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* (иглокожие: Echinodermata) избегает запаха губана *Tautoglabrus adspersus*, питающегося морскими ежами.

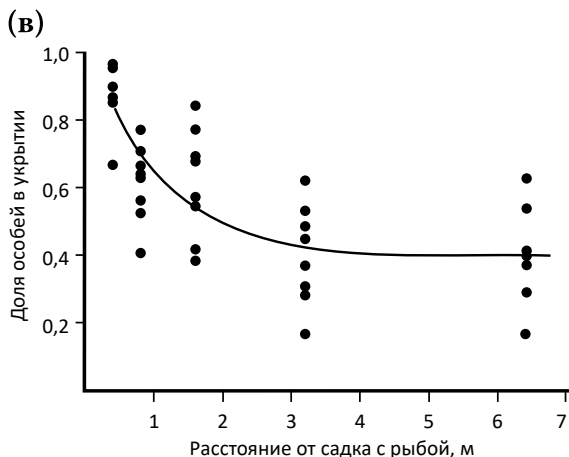
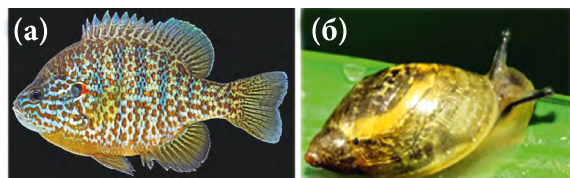


Рис. 53. Обыкновенный солнечник *Lepomis gibbosus* (а), брюхоногий моллюск физы *Physella acute* (б) и пребывание физы в укрытии в зависимости от расстояния до сетчатого садка с солнечником (в) (по: Turner, Montgomery, 2003, с изменениями)

Запах рыб-планктофагов (верховка *Leucaspius delineates*, плотва, золотой карась, синежаберный солнечник *Lepomis macrochirus*, зелёный солнечник *L. cyanellus*) усиливает суточные вертикальные миграции у дафний *Daphnia* и других мелких планктонных ветвистоусых (*Cladocera*) – уход на глубину при повышении освещённости и подъём вверх с наступлением тёмного времени суток (рис. 54). Чем выше численность рыб в водоёме, тем сильнее вертикальные перемещения зоопланктона. Изъятие рыб из водоёма делает эти перемещения слабыми или они прекращаются, но после воз-

вращения рыб в водоём миграции зоопланктона вновь становятся хорошо выраженными (рис. 55). В эксперименте уход дафний на глубину заметен уже через несколько минут после внесения запаха, интенсивность реакции зависит от концентрации запаха – экзометаболитов рыб. Дафнии могут также образовывать компактные скопления или скрываться среди водных растений, куда в норме дафнии заходить избегают. Кайромоны разных рыб вызывают сходные эффекты, т. е. не обладают специфичностью.

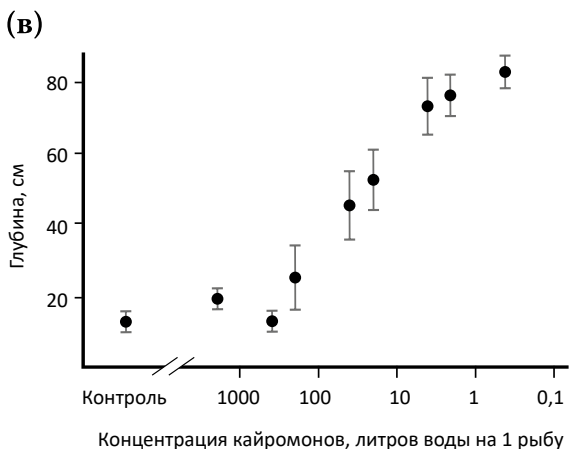
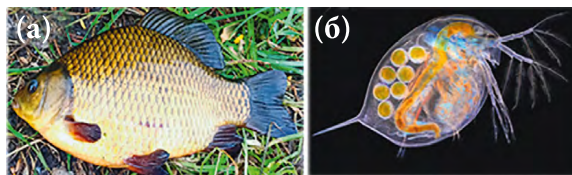


Рис. 54. Золотой карась *Carassius carassius* (а), дафния *Daphnia magna* (б) и глубина погружения дафний в зависимости от концентрации запаха золотого карася (в) (по: von Elert, Pohnert, 2000)

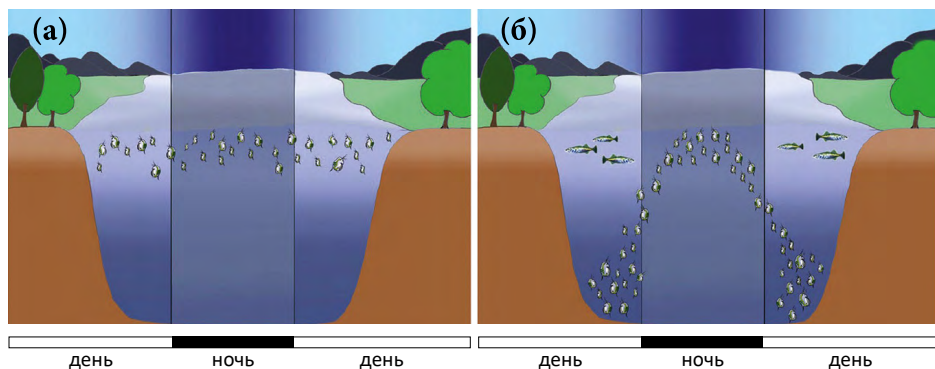


Рис. 55. Суточная динамика вертикального распределения дафний в безрыбном водоёме (а) и в водоёме, населённом планктоноядными рыбами (б) (по: Weiss, 2019)

Запах щуки *Esox lucius* сокращает время плавания гаммаруса *Gammarus lacustris* (Amphipoda) в толще воды, но увеличивает продолжительность неподвижного пребывания на дне. Запах радужной форели *Oncorhynchus mykiss*, озёрного гольца *Salvelinus namaycush*, арктического хариуса *Thymallus arcticus*, ринихтов *Rhinichthys* spp., дартеров *Etheostoma* spp., нотрописов *Notropis* spp. подавляет пассивный ночной скат гаммаруса *G. pseudolimnaeus* уже через несколько минут. Поэтому скатывание амфипод в реках и ручьях, населённых рыбами, менее интенсивный по сравнению с тем, что наблюдается там, где рыбы отсутствуют. Чтобы искусственно снизить ночной скат, достаточно поместить в безрыбный ручей садок с живой рыбой.

Запах зелёного солнечника *L. cyanellus* и длинноухого солнечника *Lepomis megalotis* подавляет плавание у равноногого рачка *Lirceus fontinalis* (Isopoda) на открытых участках, задерживает его пребывание в скоплениях нитчатых водорослей и подавляет питание. При появлении в воде запаха европейского керчака *Myoxocephalus scorpius* морская изопода *Saduria entomon* в 10 раз больше времени пребывает в грунте и реже и на меньшую высоту выставляет из грунта антенны. В присутствии запаха планктоноядных рыб (атлантическая сельдь *Clupea harengus*, атлантическая менидия *Menidia menida*) мизиды *Mysis mixta* (Mysida) и веслоногие рачки *Acartia tonsa* и *A. hudsonica* (Copepoda) питаются менее интенсивно.

Запах окуня, щуки, налима и европейского угря *Anguilla anguilla* вынуждает молодь широкопалого речного рака *Astacus astacus* (Decapoda) меньше двигаться и больше времени проводить в укрытии даже в темноте, т. е. в период максимальной активности. Но запах плотвы, не представля-

ющий опасности для *A. astacus*, индифферентен, а запах европейского угря у интродуцированного в водоёмы Финляндии рака *P. leniusculus* вызывает пищевой поиск, т. е. поведение, противоположное ответу на запах угря у рака *A. astacus*. Таким образом, жертвы адекватно реагируют на запах лишь симпатрических по отношению к ним рыб-хищников.

Личинки североамериканской подёнки *Baetis bicaudatus* (Ephemeroptera) реже выходят на открытую донную поверхность для питания и меньше времени находятся в потоке при появлении в воде запаха не только симпатрических им ручьевого гольца *S. fontinalis*, радужной форели, лосося Кларка *Oncorhynchus clarkii* и обыкновенного чукучана *Catostomus catostomus*, но и интродуцированной в местные реки кумжи *Salmo trutta*. Личинки обитающей на европейском континенте подёнки *Baetis rhodani* реагируют на запах кумжи и не чувствительны к запаху не питающихся ими карпа *Cyprinus carpio* и морской рыбы тюрбо *Psetta maxima*.

Запах плотвы принуждает личинок комаров *Chironomus riparius* (Diptera) зарываться в грунт, причём чем выше концентрация запаха, тем личинки зарываются быстрее и глубже. В присутствии запаха обыкновенного солнечника личинки комаров *C. tentans* менее активны и реже покидают свои домики-трубки.

Кайромоны рыб служат сигналами опасности для личинок многих амфибий (Amphibia). Головастики бесхвостых амфибий (Anura) – серой жабы *Bufo bufo*, остромордой *Rana arvalis*, травяной *R. temporaria* и прудовой *Pelophylax lessonae* лягушек избегают запаха окуня, плотвы, ротана *Perccottus glenii* и, особенно, ерша *Gymnocephalus cernuus*. Таким же действием обладает запах американской евдошки *Umbra limi*. Водоёмы с запахом рыб менее предпочитаемы для откладки икры для квакш рода *Hyla*.

Личинки и взрослые саламандры (хвостатые амфибии Urodela) *Ambystoma texanum* и *Eurycea bislineata* меньше времени проводят на открытых участках, где они более доступны хищникам, и увеличивают длительность пребывания в убежищах, если чувствуют запах рыб (солнечники *L. cyanellus*, *L. auratus*, большеротый окунь) (рис. 56).

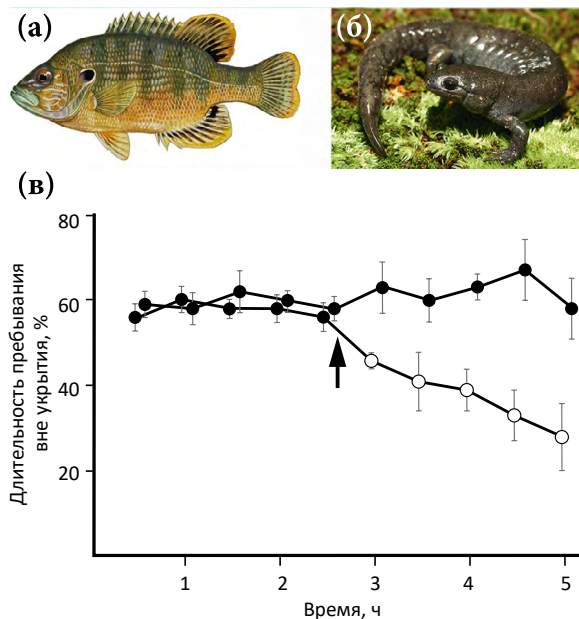


Рис. 56. Зелёный солнечник *Lepomis cyanellus* (а), саламандра *Ambystoma texanum* (б) и влияние запаха зелёного солнечника на длительность пребывания вне укрытий личинок саламандры *A. texanum* (в); ● – запах солнечника в воде отсутствует, ○ – запах солнечника в воде присутствует, стрелка показывает момент внесения в воду кайромона солнечника (по: Kats et al., 1988)

Интересно, что запах пиратоокуня *Aphredoderus sayanus* – эндемика на востоке Северной Америки такую реакцию у личинок и саламандры не вызывает, а также не отпугивает от водоёмов древесных лягушек, избирающих место для вымета икры, и расселяющихся водных жуков. Это побудило к предположению о наличии у этого хищника уникального свойства – **запахового камуфляжа**, т. е. запаховой скрытности для водных животных (рис. 57) (Resetarits, Binckley, 2013).



Рис. 57. Пиратоокунь *Aphredoderus sayanus* (Aphredoderidae)

2.8.2.2. Привлечение

Вещества, выделяемые рыбами в окружающую среду, служат химическими ориентирами для свободных форм многих паразитических организмов, облегчая им поиск и обнаружение рыб-хозяев. Экзометаболиты и отдельные компоненты кожных выделений (гликопротеины, аминокислоты) обыкновенной пецилии *Xiphophorus maculatus* привлекают расселяющихся теронтов (бродяжки) ихтиофтириуса *Ichthyophthirius multifiliis* – паразитической реснитчатой инфузории (Hymenostomatida, Ciliophora). Запах атлантического лосося *Salmo salar* и некоторых других рыб повышает подвижность и привлекает к источнику запаха лососевую вошь *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda) (Devine et al., 2000).

Запах атлантической сельди сокращает периоды покоя, увеличивает время активного плавания и повышает смену направлений движения у расселяющихся церкарий трематоды *Cryptocotyle lingua* (Digenea), что делает более вероятным столкновение с будущим хозяином. Реакция промежуточных хозяев на кайромоны рыб зависит от их состояния – для амфиподы, инфицированной скребнем *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala), запах окуня привлекателен, но у незаражённой амфиподы вызывает избегание. Таким же образом изменяется отношение к запаху рыб у циклопа *Macrocyclops albidus* (Copepoda) после инфицирования процеркоидами цестоды *Schistocephalus solidus* (Cestoda).

Химическим сигналом, маркирующим присутствие рыб и привлекающим к ним не паразитов, а хищников, является диметилсульфид. Это вещество выделяют в воду планктонные микроводоросли, особенно при питании ими морских планктоноядных рыб. Переходя в воздух и поднимаясь вверх, диметилсульфид служит важным запаховым ориентиром для рыбацких птиц, легко обнаруживающих таким образом скопления питающихся фитопланктоном рыб (Nevitt et al., 1995).

2.8.2.3. Околоводные животные

Запахи рыб могут быть химическими сигналами не только для гидробионтов, но и для околоводных наземных и воздушных животных. Это может происходить потому, что многие вещества, выделяемые рыбами, не только растворимы в воде, но и обладают летучестью и могут подниматься в воздух. Жуки-плавунцы Dytiscidae, водолюбы Hydrophilidae и некоторые другие жесткокрылые (Coleoptera) постоянно живут в воде, но изредка перелетают в новые водоёмы для расселения. Выбор нового места обитания,

как выяснилось, зависит от присутствия там рыб. В эксперименте жуки-плавунцы и водолюбы не колонизируют искусственные ёмкости с водой, содержащей запаха рыб (*Lepomis*, *Gambusia*, *Pimephales*, *Enneacanthus*, *Umbra*).

Самки двукрылых насекомых (Diptera) предпочитают откладывать яйца в водоёмах, где рыб нет или их численность невысокая. Число яиц, откладываемых самками комаров *Aedes taeniorhynchus* в прудах, населённых рыбами, ниже, чем в прудах без рыб. В аквариумах-мезокомах после экспонирования вне закрытого помещения оказывается меньше личинок комаров, если в них находятся сетчатые садки с рыбой (синежаберный солнечник *L. macrochirus*) или добавлена вода с запахом рыб, причём количество личинок комаров оказывается тем меньше, чем выше концентрация запаха (экзометаболиты гамбузии *Gambusia affinis*) (рис. 58).

Квакши (*Hyla chrysoscelis*, *H. femoralis*, *H. squirella*) для откладки икры чаще избирают те из доступных им искусственных водоёмов, в которых запах рыб отсутствует.

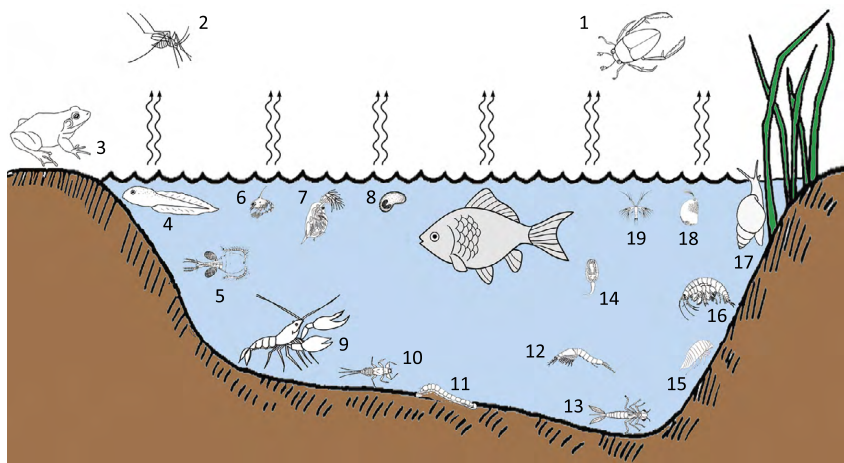


Рис. 58. Животные, проявляющие релизерные и праймерные реакции на кайромоны рыб: 1 – жуки-плавунцы и водолюбы (Coleoptera), 2 – двукрылые насекомые (Diptera), 3 и 4 – взрослые и личинки бесхвостых (Anura) и хвостатых (Caudata) земноводных (Amphibia), 5 – веслоногие (Copepoda), 6 – личинки крабов (Decapoda), 7 – ветвистоусые (Cladocera), 8 – теронт (бродяжка) паразитической реснитчатой инфузории *Ichthyophthirius multifiliis* (Ciliophora), 9 – раки и омары (Decapoda), 10 – личинки подёнок (Ephemeroptera), 11 – личинки двукрылых насекомых (Diptera), 12 – мизиды (Mysida), 13 – личинки стрекоз (Odonata), 14 – церкарий трематоды (Digenea), 15 – равноногие (Isopoda), 16 – бокоплав (Amphipoda), 17 – брюхоногие (Gastropoda), 18 – ракушечные рачки (Ostracoda), 19 – науплии жаброногих (Branchiopoda) (по: Касумян, 2022)

2.8.2.4. Врождённая релизерных реакций

Защитное поведение, вызываемое кайромонами рыб, является врождённым, т. е. реакция на эти запаховые сигналы не требует предварительного обучения и проявляется у животных, ранее с ними не сталкивавшихся. Имеется достаточно много экспериментальных данных, подтверждающих способность наивных ракообразных, амфибий и других животных, выращенных в искусственных условиях и ранее не встречавшихся с рыбами, проявлять типичное для них защитное поведение при стимуляции запахами рыб. Тем не менее индивидуальный опыт столкновений с хищниками тоже важен – он усиливает защитные реакции. Так, личинки подёнки, коретры, науплий артемии, большой прудовик и другие объекты питания рыб реагируют на кайромоны сильнее, если они взяты из водоёмов, населённых рыбами, чем те, что отловлены в водоёмах без рыб.

Но в тех случаях, когда запах рыб сочетается с действием на жертву какого-либо сильного врождённого сигнала опасности, эффективность запаха рыб становится значительно выше. Например, запах кумжи, ручьевого гольца, тигровой форели (*S. trutta* × *S. fontinalis*) и радужной форели не влияет на активность головастиков древесной лягушки *Lithobates sylvaticus*. Но однократное сочетание запаха этих рыб с феромоном тревоги головастиков, который у них в коже имеется, приводит к обучению распознавать кайромоны и проявлять сильную защитную реакцию. Таким образом, способность водных животных реагировать на запахи, распространяемые рыбами в воде, закреплена генетически, но может усиливаться или даже возникать в результате приобретаемого жертвами индивидуального опыта.

2.8.2.5. Праймерные ответы

В населённых рыбами водоёмах (причём не только в замкнутых и относительно небольших) запахи, если они создаются экзометаболитами рыб, присутствуют постоянно. Косвенно это подтверждают методы экологической генетики, выявляющие молекулярные следы рыб в водоёмах. Химическая природа и скорость распада веществ, определяющих запахи рыб, практически неизвестны, а реальная продолжительность сохранения запаховых веществ в природной воде исследована крайне слабо. Однако, судя по косвенным данным, этот срок всё же достаточен для накопления и достижения этими веществами концентраций, способных при хроническом действии вызывать у животных ответы праймерного типа (табл. 2).

В целом структурные и функциональные изменения, возникающие у жертв в результате длительного нахождения под влиянием кайромонов рыб, рассматривают как эпигенетические. В литературе они получили название *индуцированная защита*.

2.8.2.5.1. Морфология

Изменения морфологии, происходящие под действием кайромонов рыб, направлены на снижение риска жертв быть атакованными, схваченными и истребленными. Эти изменения по своей сути являются *пластическими (фенотипическими) защитными адаптациями*, требующими достаточно длительного времени и затрат энергии для развития. Они могут быть оправданными только при перманентном присутствии опасности (Auld et al., 2010).

Запахи рыб вызывают у жертв широкий спектр морфологических изменений. У прудовика *Radix balthica* при длительном присутствии в воде запаха линя (8-12 недель) раковина постепенно становится более округлой по форме и с менее заостренной вершиной, что делает её устойчивее к механическим воздействиям. Кроме того, увеличивается толщина стенок раковины, что также повышает защищенность моллюска. У дафний разных видов под влиянием запаха рыб (язы *Leuciscus idus*, синезаберный солнечник *L. macrochirus* и др.) отрастают хвостовая игла и длинный шип на голове. Это происходит у ювенильных дафний, защитные отростки формируются в течение нескольких линек молоди (рис. 59).



Рис. 59. Морфологические изменения у дафнии *Daphnia lumholtzi* под влиянием кайромонов рыб: слева – исходная форма, справа – после длительного содержания в среде с запахом планктоноядных рыб (по: Weiss et al., 2012)

Инкубация икры саламандры *Ambystoma barbouri* при постоянном присутствии запаха зелёного солнечника *L. cyanellus* задерживает вылупление личинок не менее чем в два раза, но вылупляющиеся личинки более крупные и морфологически развитые, чем те, что инкубировались в воде без запаха. Считается, что удлинение инкубационного периода и увеличение размеров снижают вероятность гибели молоди в условиях, когда существует потенциальная опасность (Moore et al., 1996). Личинки леопардовой лягушки *Lithobates pipiens*, выращивавшиеся до метаморфоза в воде с запахом американского карликового сома *Ameiurus nebulosus*, имели более высокий хвостовой плавник, что позволяет лучше маневрировать, в том числе и при уходе от опасности (рис. 60) (Bala, Blouin-Demers, 2013).

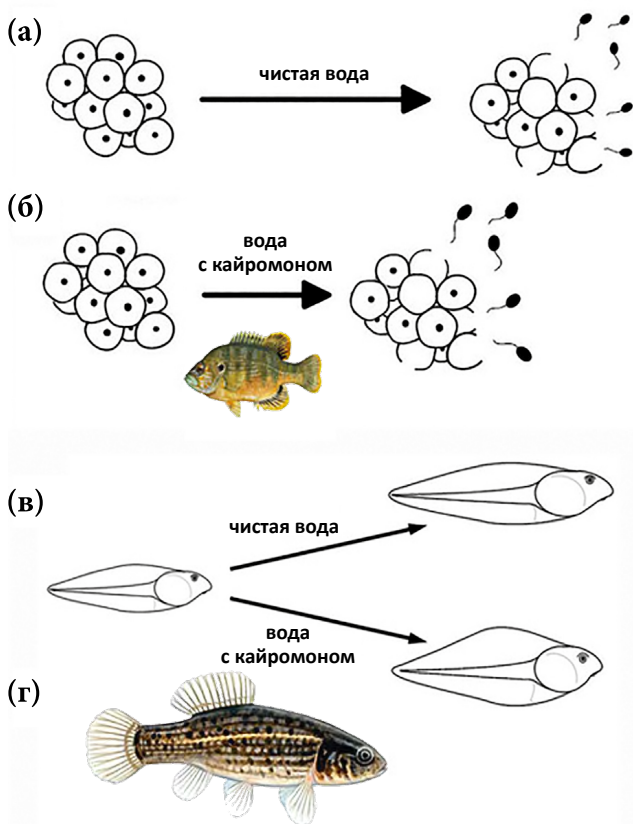


Рис. 60. Влияние кайромонов рыб на темпы эмбрионального развития (а, б) и пропорции тела молоди амфибий (в); (г) – американская евдошка *Umbra limi*

В присутствии запаха американской евдошки *Umbra limi* у головастиков 6 видов североамериканских бесхвостых амфибий после 5 недель экспозиции изменяются пропорции тела, хвоста и хвостового плавника (длина, высота), причём в разной мере у головастиков разных видов. Аналогичные изменения индуцируют запахи и других водных хищников (трёхиглая колюшка, личинки стрекоз *Anax* spp., жуков-плавунцов *Colymbetes* sp. и *Dytiscus* sp., водяных клопов *Belostoma* sp. и саламандры *Ambystoma tigrinum*, взрослые тритоны *Notophthalmus viridescens*), однако запах евдошки в большинстве случаев наиболее эффективен. Такие морфологические изменения обеспечивают головастикам более высокую скорость и манёвренность плавания (рис. 60) (Relyea, 2001).

2.8.2.5.2. Репродуктивные потенции

Праимерные ответы на запахи рыб во многих случаях затрагивают репродуктивные потенции жертв. Под влиянием запаха верховки, язя, окуня, золотого карася, плотвы у дафний ускоряется созревание, синхронизируются репродуктивные циклы, снижаются размеры впервые созревающих особей, повышается доля самок с покоящимися яйцами, увеличивается плодовитость при первой репродукции, уменьшаются размеры производимой молоди, сокращается продолжительность жизни. Сила эффекта прямо зависит от концентрации кайромонов, причём влияние кайромонов разных рыб сходное (рис. 61).

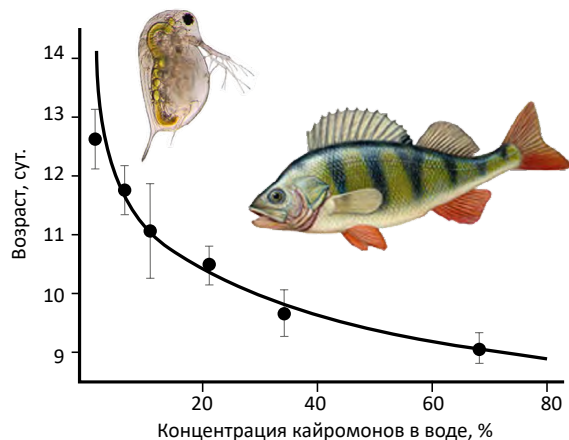


Рис. 61. Снижение возраста полового созревания дафнии *Daphnia galeata* × *D. hyalina* с увеличением концентрации кайромонов окуня *Perca fluviatilis* (по: Reede, 1995, с изменениями)

Таким образом, запах рыб у дафний приводит к перераспределению энерготрат и смещает метаболизм с соматического на генеративный. В результате в жизненном цикле дафнии происходят изменения – начало воспроизводства сдвигается на более ранний возраст, и дафнии становятся половозрелыми при меньших размерах, продуцируют мелкие и более многочисленные яйца, из которых выходит мелкая молодь (рис. 62). В итоге жертвы становятся менее уязвимыми для рыб-планктофагов, предпочитающих питаться более крупными объектами (Lass, Spaak, 2003; Castro et al., 2007; Dawidowicz et al., 2010).

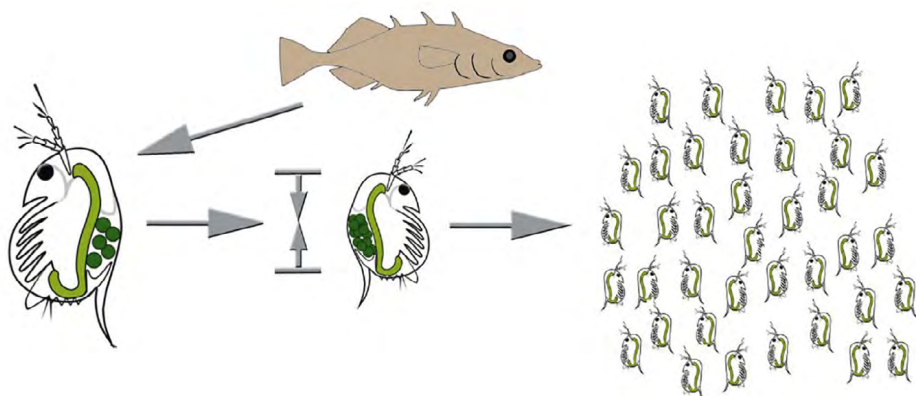


Рис. 62. Изменение жизненного цикла дафний под влиянием кайромонов рыб (по: Weiss, 2019)

Запах рыб уменьшает пигментированность дафнии, что делает их менее заметными для рыб-планктофагов, полагающихся при поиске жертв на зрение (Tollrian, Heibl, 2004). Постоянное присутствие запаха рыб (ручьевой голец *S. fontinalis*, трёхиглая колюшка, солнечник *L. gibbosus*) замедляет рост личинок подёнок и стрекоз.

3.8.2.5.3. Сенсорные возможности

Кайромоны рыб не только вызывают защитное поведение и индуцируют пластические изменения у других животных – потенциальных жертв, но и обостряют у них сенсорную чувствительность, что способствует раннему обнаружению опасности. Даже непродолжительное (1-3 ч.) пребывание в воде с запахом рыб (обыкновенный фундулус *F. heteroclitus*, синезаберный солнечник *L. macrochirus*) повышает восприимчивость к свету

у молоди (зоеа) морских крабов, у взрослых особей артемии и дафний из-за морфологических преобразований зрительных рецепторных клеток. Чем выше концентрация запаха, тем выше становится зрительная чувствительность. Растёт чувствительность и к небольшим гидродинамическим возмущениям, имитирующим плавание мелких планктоноядных рыб при питании (Charpentier, Cohen, 2018).

Глава 3. НЕОБОНЯТЕЛЬНАЯ ХЕМОКОММУНИКАЦИЯ

Общее химическое чувство (*common chemical sense*), или общая химическая чувствительность, выделено в отдельную хемосенсорную систему у рыб, а затем и у всех позвоночных уже более 100 лет назад, ещё в начале XX века. Основанием для этого была обнаруженная у пескороек миноги (*Petromyzon*) и некоторых рыб (*Mustelus* sp., *Ameiurus nebulosus* и др.) реакция на химические раздражители при воздействии на кожные покровы, где заведомо отсутствуют обонятельные и вкусовые рецепторные структуры (Parker, 1912, 1922). Несмотря на столь большую историю, общее химическое чувство остаётся одной из наименее изученных сенсорных систем, которыми рыбы обладают.

Общее химическое чувство принято рассматривать в составе осязания – комплексного кожного чувства, обеспечивающего восприимчивость не только к химическим, но и к механическим (тактильным), температурным (тепловым и холодовым раздельно) и болевым стимулам. Общим свойством всех рецепторов осязания – хемо-, механо-, термо- и ноци- – является то, что они не сосредоточены компактно и не образуют сенсорных органов, а рассредоточены диффузно, по всему телу. Кроме того, их нервные волокна, по которым информация поступает в мозговые центры, не объединяются в специализированные нервы, подобно зрительному, обонятельному или слуховому, а входят в состав многих нервов и центральных трактов.

Предназначение общего химического чувства традиционно связывают с защитными неспецифическими реакциями рыб и других животных на разнообразные раздражающие вещества и на высокие и сверхвысокие концентрации веществ, способные оказывать повреждающее действие, таких как кислоты, щелочи, соли и т. п. Однако у рыб роль общей химической чувствительности намного шире, она не ограничивается только защитными реакциями, но включает и другие формы поведения. Это обусловлено тем, что рыбы являются первичноводными животными.

В последние годы общее химическое чувство разделяют на собственно общее химическое чувство, рецепторными структурами которого

являются одиночные хемосенсорные клетки, и хемэстезию (chemestesis), если восприятие химических стимулов происходит за счёт хемочувствительных свободных окончаний соматосенсорных нервов (Saunders, Silver, 2016).

3.1. Хемэстезия

Свободные нервные окончания (free nerve endings) подходят вплотную к внешней границе по всему телу рыб – на голове, туловище и плавниках, в обонятельной, ротовой и жаберной полостях. На поверхность тела они не выходят и остаются в эпителии на разной его глубине (рис. 63). На голове рыб свободные нервные окончания принадлежат к нейронам тройничного (n. trigeminus, V) и лицевого (n. facialis, VII) нервов, на теле и плавниках рыб – к нейронам возвратной ветви лицевого нерва (n. facialis r. recurrens, VII) и спинальных нервов (nervi spinales). Многие из свободных нервных окончаний полимодальные, т. е. чувствительны к стимулам разной природы – химическим, механическим, температурным, болевым.

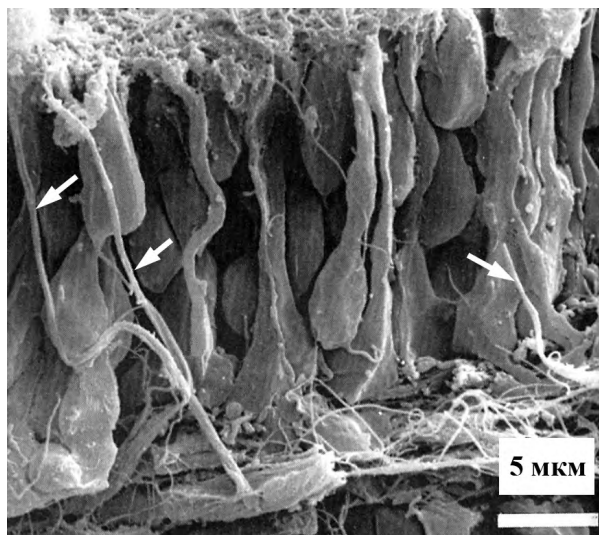


Рис. 63. Свободные нервные окончания (показаны стрелками) в обонятельном эпителии данлио рерио *Danio rerio* (по: Hansen, Zeiske, 1998)

Функциональные характеристики и назначение хемэстезии точно не установлены. Предполагается, что благодаря этим рецепторам рыбы, как и другие животные, проявляют неспецифические защитные реакции на различные раздражающие вещества и высокие концентрации веществ, представляющие для них опасность. Свободные нервные окончания, как следует из электрофизиологических исследований, реагируют на перепады солёности воды, что указывает на то, что рыбы с их помощью могут контролировать состояние этого важного параметра внешней среды при выборе биотопов, при расселении и миграциях. Об участии хемэстезии в коммуникациях рыб не известно.

3.2. Общее химическое чувство

3.2.1. Одиночные хемосенсорные клетки

Одиночные хемосенсорные клетки (solitary chemosensory cells) представляют собой биполярные клетки, входящие в состав покровного эпителия и эпителия многих внутренних поверхностей – носового мешка, ротовой полости, жабр и др. Они относятся к вторично чувствующим рецепторным клеткам и имеют эпителиальное происхождение, встречаются по всему телу и в обонятельной, ротовой и других полостях у миксин и миног, у хрящевых, лучепёрых и лопастепёрых рыб, у амфибий и других позвоночных, включая млекопитающих (Whitear, 1992).

Одиночные хемосенсорные клетки обычно имеют веретенообразную форму, хотя она может быть и иной. Основание клеток, где располагается синаптический контакт с нервным волокном, не достигает базальной мембраны, а вытянутый дистальный конец клетки заканчивается одним или несколькими микровиллярными отростками (микровиллями), выходящими между обычными покровными клетками и выступающими над внешней поверхностью эпителия. Высота микровиллей – от 1-2 до 4 мкм. У некоторых видов микровилли могут ветвиться (рис. 64).

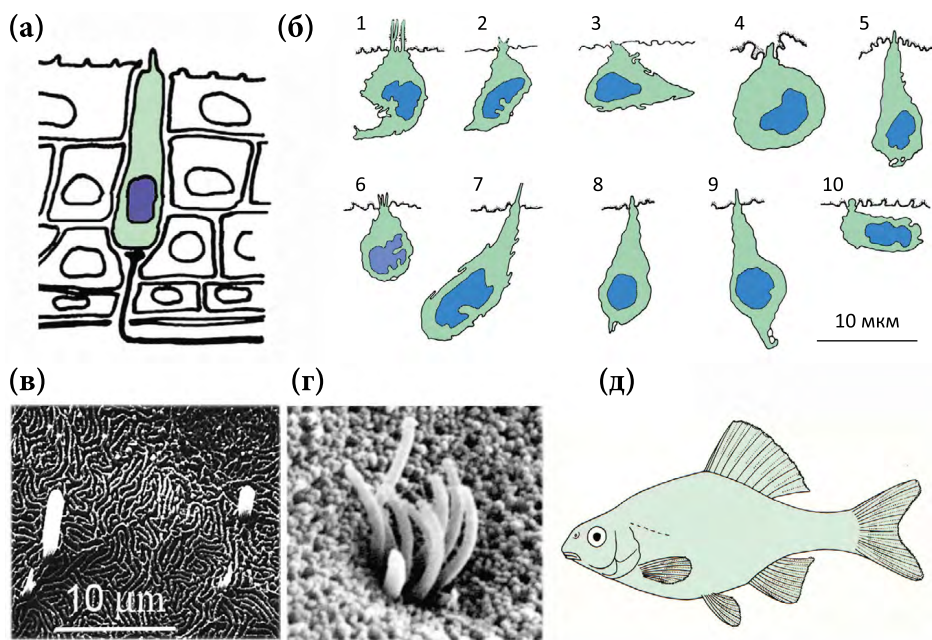


Рис. 64. Одиночные хемосенсорные клетки: (а) – расположение одиночной хемосенсорной клетки в эпителии, (б) – форма одиночных хемосенсорных клеток у разных видов рыб: 1 – европейская ручьевая минога *Lampetra planeri*, 2 – атлантическая сельдь *Clupea harengus*, 2 – обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus*, 4 – жёлтый морской петух *Trigla lucerna*, 5 – малый бычок-бубырь *Pomatoschistus minutus*, 6 – щиповка *Cobitis taenia*, 7 – чёрный сом-кошка *Ictalurus melas*, 8 – трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, 9 – пятиусый морской налим *Ciliata mustela*, 10 – гуппи *Poecilia reticulata*, (в) – микровилли одиночных хемосенсорных клеток у карповой рыбы, г) – микровилли одиночной хемосенсорной клетки европейской ручьевой миноги, (д) – зона покрытия тела рыб одиночными хемосенсорными клетками (а – по: Kotrschal, 1995; б – по: Whitear, 1992; в – courtesy by M. Jakubowski, г – по: Baatrup, Døving, 1985)

В клеточной мембране микровиллей находятся рецепторные молекулы, взаимодействующие с химическими раздражителями. Согласно современным молекулярным исследованиям, этими рецепторами могут быть в том числе и вкусовые рецепторы T1R и T2R, что подтверждает высказывавшиеся ранее представления об одиночных хемосенсорных клетках как

эволюционных предшественниках вкусовых рецепторных клеток²⁸. Иннервация одиночных хемосенсорных клеток на голове рыб осуществляется ветвями тройничного и лицевого нервов, на туловище и плавниках возвратной ветвью лицевого нерва или спинальными нервами. Например, у морских налимов (*Ciliata, Gaidropsarus*) одиночные хемосенсорные клетки на спинном плавнике иннервирует возвратная ветвь лицевого нерва, а у морских петухов (*Prionotus carolinus*) одиночные хемосенсорные клетки на свободных лучах грудного плавника – спинальные нервы. Спинальными нервами иннервируются многочисленные одиночные хемосенсорные клетки на теле у трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*.

Одиночные хемосенсорные клетки на теле рыб с разным образом жизни распределены равномерно и не образуют зон с повышенной или разреженной плотностью, как это наблюдается, например, с распределением вкусовых почек у рыб. Среднее число одиночных хемосенсорных клеток на 1 мм² у рыб колеблется от нескольких сотен (200-700) до нескольких тысяч (2000-3000). И лишь в непосредственной близости к наружным (поверхностным) невромастам плотность клеток может увеличиваться в 5-10 раз (табл. 3). Одиночные хемосенсорные клетки, равномерно рассеянные по поверхности тела рыб, образуют **генерализованную систему одиночных хемосенсорных клеток**.

Таблица 3. Плотность распределения одиночных хемосенсорных клеток на поверхности тела рыб и вблизи свободных невромастов (Kotrschal, 1995)

Вид	Число клеток на 1 мм ²	
	на теле	вблизи невромастов
Синец, <i>Abramis ballerus</i>	1500	9500
Уклея, <i>Alburnus alburnus</i>	800	
Подуст, <i>Chondrostoma nasus</i>	1700	
Голавль, <i>Leuciscus cephalus</i>	1700	10500
Гольян, <i>Phoxinus phoxinus</i>	1200	6000
Плотва, <i>Rutilus rutilus</i>	3000	21000
Краснопёрка, <i>Scardinius erythrophthalmus</i>	800	

²⁸ Одиночные хемосенсорные клетки и вкусовые рецепторные клетки объединяет и сходство внутриклеточных сигнальных путей и обеспечивающих их веществ. Но между ними есть и принципиальные различия – одна и та же одиночная хемосенсорная клетка может содержать два разных вкусовых рецептора одновременно, тогда как вкусовая рецепторная клетка только один (Saunders, Silver, 2016).

Вид	Число клеток на 1 мм ²	
	на теле	вблизи невроматов
Американский сомик, <i>Ictalurus nebulosus</i>	900	
Клариевый сом, <i>Clarias batrachus</i>	700	
Хаплохромис Бартона, <i>Haplochromis burtoni</i>	1100	
Обыкновенный неон, <i>Hyphessobrycon innesi</i>	200	
Судак, <i>Stizostedion lucioperca</i>	600	

У данио рерио плотность одиночных хемосенсорных клеток на голове выше в 2-3 раза, чем на туловище, и в онтогенезе формируется быстрее. Первые клетки появляются у ранних личинок, когда они начинают питаться, число клеток быстро увеличивается и через 2-3 месяца их количество становится таким же, как и у взрослых данио рерио – около 1 млн шт., из них 300000 на голове и 700000 на туловище (рис. 65) (Kotrschal et al., 1997).

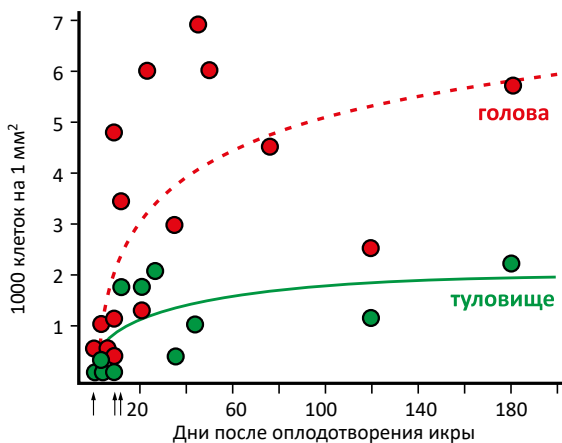


Рис. 65. Увеличение плотности одиночных хемосенсорных клеток на голове и туловище в онтогенезе данио рерио *Danio rerio*; ↑ – вылупление, 3 сут., ↑↑ – начало питания, 13 сут.; около 180 сут. – половозрелость (по: Kotrschal et al., 1997)

3.2.2. Назначение общего химического чувства

В отличие от хемэстезии, о роли и значении информации, получаемой благодаря одиночным хемосенсорным клеткам, известно больше, но эти сведения касаются лишь нескольких видов и поэтому не могут быть распространены на остальных рыб. К таким видам относятся морские пелтухи, или триглы, морские налимы и миноги.

3.2.2.1. Морские петухи

У морских петухов (Triglidae) первые три луча в грудных плавниках свободные, снабжены хорошо развитыми мышцами и используются рыбами для передвижений по грунту. Но некоторые из морских петухов (*Prionotus carolinus*, *P. scitulus*) с их помощью не только перемещаются по грунту, но и могут в нём рыться и находить скрытую добычу (рис. 66). Окончания свободных лучей у роющихся в грунте морских петухов расширены, орошение их экстрактами корма инициирует пищевой поиск в грунте, а в нервах, иннервирующих лучи, регистрируются электрические ответы не только на экстракт корма, но и на аминокислоты и близкие к ним вещества (Bardach, Case, 1965; Silver, Finger, 1984).

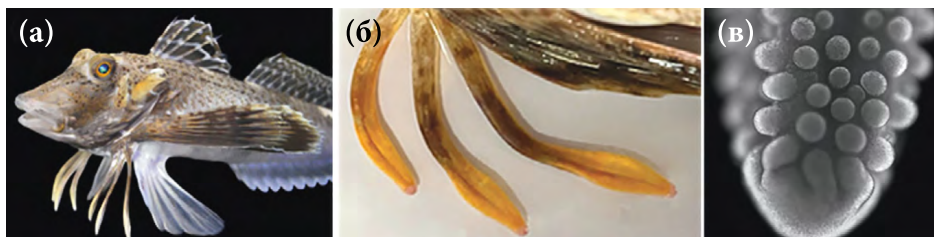


Рис. 66. Каролинский морской петух *Prionotus carolinus*: (а) и (б) – свободные лучи грудного плавника, с помощью которых рыба способна перемещаться по грунту и рыться в нём, (в) – папиллы на дистальном конце свободных лучей грудного плавника (а – <https://static.scientificamerican.com/dam/m/5f0ae8884ac6780/original/Sea-robin-Prionotus-carolinus-3-close-up.jpg?w=1000>; б и в – по: Herbert et al., 2024)

Согласно ранним исследованиям, у морских петухов в эпидермисе свободных лучей вкусовых почек нет, но имеются одиночные хемосенсорные клетки (Whitear, 1992). Исследования последних лет подтверждают отсутствие вкусовых почек, но не подтверждают наличие здесь типичных одиночных хемосенсорных клеток. Предполагается, что в крупных папиллах, покрывающих концы свободных лучей у роющихся в грунте морских петухов, находятся сенсорные клетки иного типа, описание которых ещё не выполнено, но уже установлено, что в них присутствуют такие же вкусовые рецепторы, как и в рецепторных клетках вкусовых почек рыб (T1R2 и T1R3) (Allard et al., 2024). Таким образом, благодаря общему химическому чувству роющиеся в грунте морские петухи получают возможность оценивать вкусовые качества обнаруживаемых объектов. Те виды, которые поиском пищи в грунте не занимаются, такими рецепторами не обладают.

Нельзя исключать также, что общее химическое чувство, опосредуемое одиночными хемосенсорными клетками, находящимися в эпителии ротовой полости, ответственно за восприятие рыбами природных детеррентов – специальных веществ, накапливаемых многими беспозвоночными животными и растениями для противодействия хищникам. Эти вещества придают потенциальным жертвам неприятные или отталкивающие качества и принуждают хищников отказываться от объектов питания после схватывания. Считается а priori, что детеррентные вещества воспринимаются вкусовыми рецепторами, но прямые доказательства этого отсутствуют. В то же время большая универсальность природных детеррентов – способность одних и тех же веществ вызывать аверсивные пищевые реакции у многих рыб находится в противоречии с видовой специфичностью вкусовых спектров рыб, но полностью соответствует представлению о неспецифичности общего химического чувства *sensu lato*.

3.2.2.2. Морские налимы

Хемокоммуникация на основе общего химического чувства возможна у рыб, обладающих специализированной системой одиночных хемосенсорных клеток. Такая система обнаружена пока только у двух видов морских налимов – у трёхусого средиземноморского налима *Gaidropsarus mediterraneus* и у пятиусого морского налима *Ciliata mustela*. Эти небольшие по размерам донные рыбы из семейства тресковых (*Gadidae*) обитают в прибрежье среди крупных камней и обломков скал, которые они используют в качестве укрытий от хищников (рис. 67).

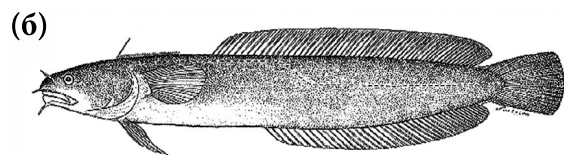


Рис. 67. Трёхусый средиземноморский налим *Gaidropsarus mediterraneus* (а) и пятиусый морской налим *Ciliata mustela* (б) (фото и рисунок из <https://www.fishbase.de/photos/ThumbnailsSummary.php?ID=1740#>)

Передняя часть длинного спинного плавника у морских налимов устроена необычно – первые 50-80 плавниковых лучей, за исключением

первого луча – самого высокого в плавнике²⁹, в несколько раз короче, чем остальные – их высота около 2-3 мм у рыб длиной тела 15 см. Все первые лучи почти полностью свободные – плавниковая мембрана сохраняется у них только в основании. Лучи располагаются в ложбинке, проходящей по центру спины рыб (рис. 68). Длина этого участка спинного плавника составляет примерно 20% от длины тела рыбы и 40% от общей длина спинного плавника.

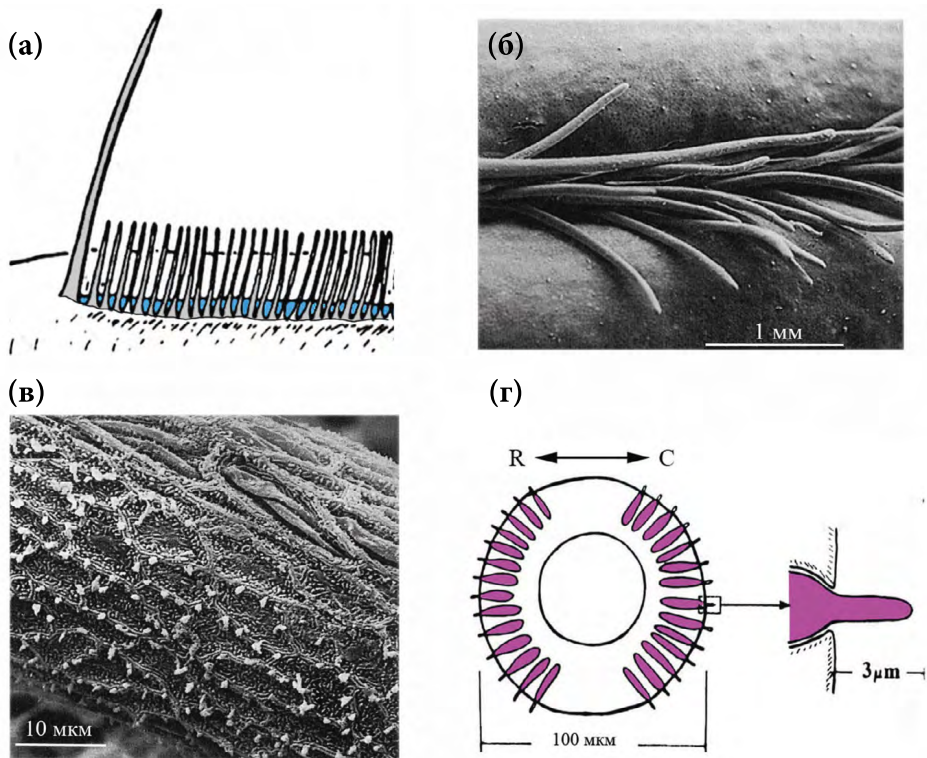


Рис. 68. Морские налимы *Gaidropsarus mediterraneus* и *Ciliata mustela*: (а) – плавниковая мембрана в основании свободных лучей в передней части спинного плавника, (б) – спинной желобок, по центру которого расположены свободные лучи, (в) – роstralная сторона одного из свободных лучей, (г) – схема расположения одиночных хемосенсорных клеток на свободном луче и микровиля одной из одиночных хемосенсорных клеток; R и C – передняя (роstralная) и задняя (каудальная) стороны плавникового луча (а, г – по: Kotrschal et al., 1993; б, в – по: Kotrschal, 1995)

²⁹ Первый луч отличается от других не только большой длиной, но и тем, что он покрыт вкусовыми почками.

Обращённая вперёд (ростральная) и назад (каудальная) поверхности у каждого луча в передней части плавника, за исключением самого первого, усеяны одиночными хемосенсорными клетками – их плотность здесь составляет около 100 000 на 1 мм², а общее число этих клеток у одной рыбы – до 6 млн шт. Клетки иннервируются возвратной ветвью лицевого нерва. Фактически свободные плавниковые лучи благодаря компактному расположению здесь большого числа рецепторных клеток образуют собой сенсорный орган – **специализированную систему одиночных хемосенсорных клеток**.

Свободные лучи спинного плавника время от времени совершают быстрые ундулирующие движения, частота колебаний лучей от 7 до 20 Гц (в зависимости от температуры воды). Такие периоды продолжаются в среднем 3-6 секунд и перемежаются более длительными и варьирующими по длительности периодами покоя. Общее время активности лучей составляет от 20 до 60%. Ундулирующие движения лучей создают узкий и быстрый поток воды в каудальном направлении, скорость протока достигает 1000 мм/сек., т. е. 1 м/сек. (3,6 км/час) (!) в центре бороздки, но резко снижается к её краям. Таким образом, благодаря работе свободных лучей спинного плавника происходит периодический отбор и доставка воды к хемосенсорным клеткам для тестирования водной среды (рис. 69) (Whitear, Kotrschal, 1988).

Методами электрофизиологии удалось установить, что располагающиеся здесь одиночные хемосенсорные клетки обладают высокой чувствительностью, но отзываются на очень узкий спектр химических раздражителей, причём только в момент ундуляции. Ими оказались запахи рыб (растворы кожной слизи самих морских налимов, а также трески, бельдюги, кефали, морского языка-солеи и др.) и жёлчные кислоты. Аминокислоты, экстракты объектов питания, амины, сахара, спирты и другие низкомолекулярные вещества для одиночных хемосенсорных клеток морских налимов оказались неэффективными (Peters et al., 1987, 1991).

Эти результаты показывают, что специализированная система одиночных хемосенсорных клеток может обеспечивать морских налимов информацией о присутствии рядом хищных рыб, питающихся в природе морскими налимами и представляющих для них опасность (треска *Gadus morhua*, мерланг *Merlangius merlangus*, др.). Несомненно, что кроме межвидовых контактов и защитного поведения может происходить химическое общение морских налимов друг с другом – на это указывает чувствительность их специализированной системы одиночных хемосенсорных клеток к желчным кислотам, т. е. к веществам, входящим в состав многих видовых

запахов – феромонов. Информация о присутствии рядом особей своего вида для рыб, которые постоянно находятся в укрытиях, также важна для равномерного распределения и при поиске партнёров по размножению.

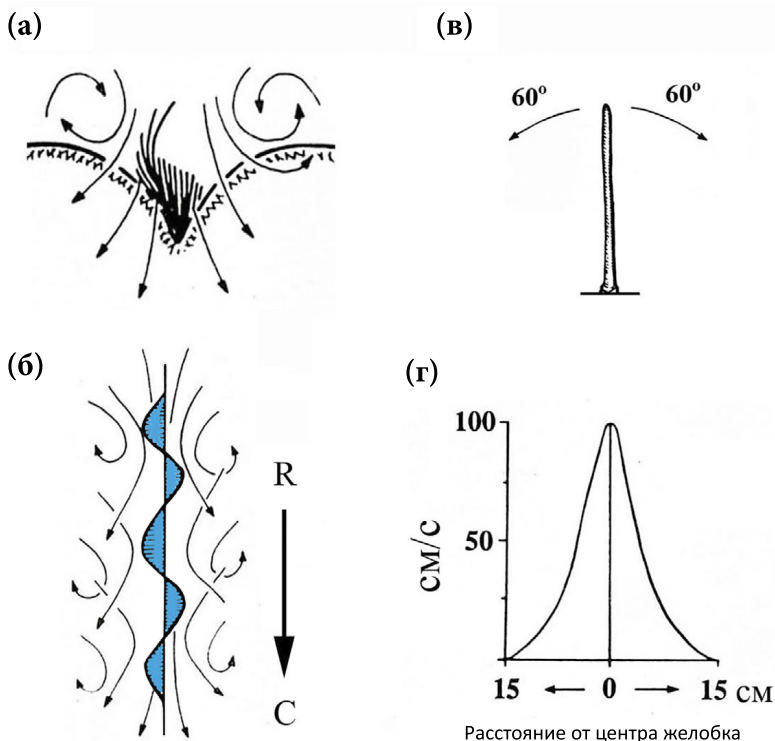


Рис. 69. Морские налимы *Gaidropsarus mediterraneus* и *Ciliata mustela*: (а) – ундулирующие колебания свободных плавниковых лучей спинного плавника на поперечном срезе спинного желобка, (б) – схема потоков воды, возникающих при колебаниях свободных лучей, вид сверху, (в) – диапазон боковых отклонений свободных лучей при колебаниях, (г) – поперечный профиль скорости создаваемого потока воды вдоль спинного желобка; тонкие стрелки – направления микропотоков и микрозавихрений, жирная стрелка – основное направление потока, R и C – переднее (ростральное) и заднее (каудальное) направления (по: Kotrschal et al., 1993)

3.2.2.3. Миноги

У морской миноги *Petromyzon marinus* специализированная система одиночных хемосенсорных клеток образована из нескольких локальностей – эти клетки образуют плотные скопления на кожных папиллах, находящихся на ротовом диске, вокруг носового отверстия, по заднему краю жаберных отверстий и на спинных плавниках. Максимальная концентрация клеток – на ротовых и жаберных папиллах. Одиночные хемосенсорные клетки у морской миноги высокочувствительны к экзосекретам рыб, на которых они охотятся, и, прикрепившись, выедают мягкие ткани (радужная форель *Oncorhynchus (Parasalmo) mykiss* и др.), а также к некоторым аминокислотам, жёлчным кислотам и к сиаловой кислоте (одно из основных веществ слизи рыб). Одиночные хемосенсорные клетки на половые феромоны морской миноги не реагируют. Таким образом, морские миноги, паразитирующие на рыбах, способны отыскивать своих жертв, ориентируясь на их запахи, воспринимаемые миногами не обонянием, а общим химическим чувством – специализированной системой одиночных хемосенсорных клеток (рис. 70) (Daghfous et al., 2020). У взрослой европейской ручьевой миноги *Lampetra planerii* одиночные хемосенсорные клетки чувствительны к запаху кумжи *Salmo trutta* (Baatrup, Døving, 1985).

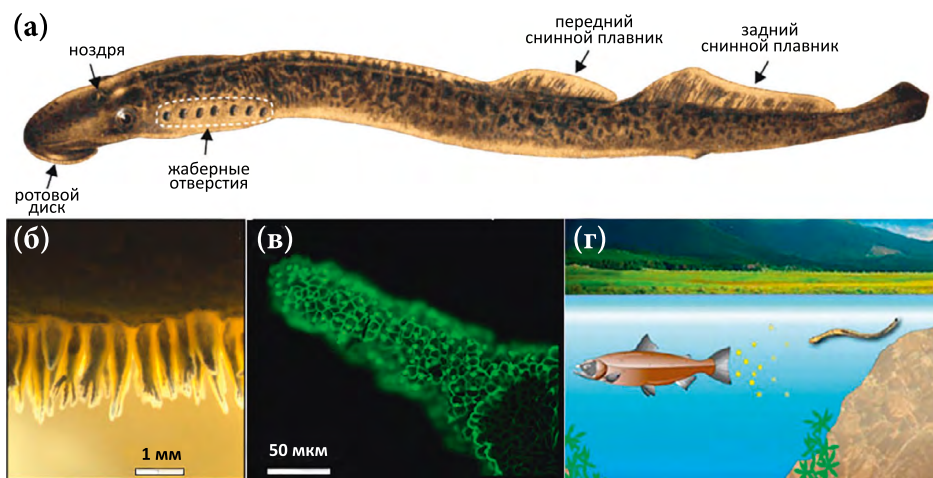


Рис. 70. Морская минога *Petromyzon marinus*: (а) – расположение кожных папилл на теле (указано стрелками), (б) – кожные папиллы на ротовом диске, (в) – скопление мультивиллярных одиночных хемосенсорных клеток на кожной папилле, расположенной у жаберного отверстия (светящиеся зелёные точки – окрашенные микровилли клеток), (г) – преследование миногой рыбы по химическому следу (по: Daghfous et al., 2020)

Глава 4. ВНЕШНИЕ ФАКТОРЫ И СОСТОЯНИЕ РЫБ

Готовность проявить реакцию на любые сигналы, в том числе химические, а значит, участвовать в коммуникациях, зависит от физиологического состояния и мотивации рыб, которые, в свою очередь, определяются различными внешними факторами, внутренними процессами в организме и возрастом. Некоторые из внешних факторов могут непосредственно влиять на коммуникацию, воздействуя на рецепторный аппарат рыб и блокируя полностью или частично его работу.

Участвующие в размножении особи реагируют на половые феромоны только по достижении определённого гормонального статуса, для неполовозрелых рыб и рыб вне нерестового состояния половые феромоны неэффективны (Belanger et al., 2007; также см. 2.2.). Одной из причин сезонных колебаний чувствительности рыб к половым феромонам считают резкое снижение темпов появления в обонятельном эпителии новых сенсорных нейронов, специализированных к восприятию этих запахов (скрытые нейроны, или *sneak cells*), взамен постоянно элиминируемых апоптозом старых нейронов (Hamdani et al., 2008).

Под влиянием половых гормонов в коже у самок (обыкновенный голец *P. phoxinus*) или самцов (обыкновенный шайнер *L. cornutus*) резко снижается содержание феромона тревоги (см. 2.4.1.). Импринтирование запаха родных водоёмов молодью лососевых рыб и возвращение к ним взрослых особей для нереста также зависит от гормонального статуса рыб (см. 2.6.1.). Нерест или возбуждение, вызываемое половыми запахами, делает рыб (данио рерио) менее восприимчивыми к другим химическим сигналам (к феромону тревоги) (Diaz-Verdugo et al., 2019).

Хорошо питающиеся самцы меченосца *Xiphophorus birchmanni* интенсивнее экскретируют половые запахи, что делает их более привлекательными для самок и повышает шансы в соперничестве с другими самцами (рис. 71). Самки, выбирая более успешных «по жизни» половых партнёров, передают их полезные качества своему потомству. Чем хуже питаются самки, тем ещё привлекательнее для них становится запах сытых самцов. Интересно, что для самцов привлекательность запаха сытых и голодных

самок одинакова (Fisher, Rosenthal, 2006a, 2006b). У голодных рыб практически не изменяется содержание феромона тревоги в коже.



Рис. 71. Меченосец *Xiphophorus birchmanni*: внизу самка, сверху самец

Изменения абиотических параметров среды также не проходят бесследно для хемокоммуникации, поскольку меняются возможности хемосенсорных систем. Снижение содержания кислорода в воде (гипоксия), что часто наблюдается в природе, особенно в пресноводных тропических водоёмах и в водоёмах умеренной зоны в летние месяцы, приводит к быстрому падению чувствительности рыб к некоторым запахам. Но после улучшения кислородных условий обоняние рыб сразу же приходит в норму (Tigert et al., 2025). Сильные сдвиги обонятельной чувствительности происходят при колебаниях в воде уровня ионов кальция (Ca^{2+}) (Hubbard et al., 2002a).

4.1. Загрязняющие вещества

Все хеморецепторы рыб, независимо от типа (обонятельные, общего химического чувства, вкусовые) и места расположения (туловище, голова, ротовая полость и т. п.), открыты в окружающую рыб воду и поэтому находятся под прямым влиянием тех веществ, которые в ней содержатся. Многие из веществ представляют большую опасность, поскольку способны повреждать хеморецепторы и блокировать их функцию, что, соответственно, делает невозможным осуществление всего спектра хемокомму-

никаций. Наиболее сильным негативным действием обладают различные тяжёлые металлы и детергенты, которые присутствуют в большинстве промышленных, сельскохозяйственных и коммунальных стоков.

Эффект, оказываемый тяжёлыми металлами и детергентами, очень быстрый (секунды, минуты) и сильный и глубокий по своим последствиям – даже незначительные концентрации этих загрязнителей не только повреждают рецепторные молекулы, но и вызывают потерю обонятельными сенсорными нейронами некоторых структур (жгутики и микровилли) или гибель и элиминацию этих клеток. При однократном воздействии тяжёлых металлов и детергентов и вызванных ими повреждениях, рецепторная функция хемосенсорных систем восстанавливается за счёт постоянно проходящего обновления пула рецепторных клеток. На полное восстановление чувствительности уходит несколько суток, причём для этого требуется восстановление лишь части рецепторных клеток от их нормального количества в органе (рис. 72).

У рыб, находящихся в воде с сублетальными концентрациями тяжёлых металлов (кумжа *Trutta trutta*; CuSO_4 , 10-100 мкг/л), значительно слабее проявляются праймерные эффекты половых феромонов – стимуляция созревания половых продуктов, резко ослабляются релизерные ответы – предпочтение самцами самок, проявление поведения ухаживания (Jaensson, Olsén, 2010).

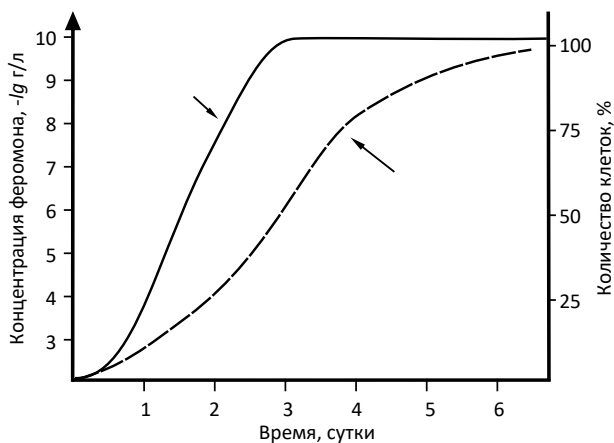


Рис. 72. Восстановление чувствительности к феромону тревоги (1) и числа обонятельных рецепторных клеток (2) у белого амура *Stenopheryngodon idella* после однократной обработки обонятельного эпителия детергентом тритон X-100 (по: Пашенко, Касумян, 1984)

Губительными для хемокоммуникации могут быть сельскохозяйственные стоки из-за вызываемой ими эвтрофикации и повышения уровня гуминовых кислот в воде. Например, в чистой воде самки меченосца *X. birchmanni* всегда отдадут предпочтение запаху самцов своего вида перед самцами близкого вида (*X. malinche*). Но если в воде много гуминовых кислот, то самки уже не способны различать эти запахи, что приводит к сбоям при выборе партнёров для нереста. Именно этим объясняют встречаемость в природных водоёмах гибридов между этими видами. Интересно, что зрительное различение самцов разных видов у самки сохраняется и в загрязнённой воде, но зрительной информации в отсутствие запаховой недостаточно для предотвращения скрещивания (Fisher et al., 2006). Выяснено, что присутствующие в воде гуминовые кислоты нарушают нерестовую и иную хемокоммуникацию, осуществляемую с помощью веществ стероидной природы (Hubbard et al., 2002b).

Глава 5. ПРИРОДА ХИМИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ

О точной химической природе натуральных запаховых сигналов рыб известно мало. Объясняется это тем, что запаховые вещества, действующие в воде, не имеют ограничения по молекулярной массе. У рыб молекулы запаховых веществ значительно крупнее, чем у наземных животных, у которых такие вещества по молекулярной массе редко превышают 300 дальтон из-за требования к летучести. У рыб молекулярная масса запаховых веществ может достигать десятков тысяч дальтон. Чем крупнее молекула, тем сложнее установить её химическую природу даже в наше время при наличии разнообразного аналитического оборудования. Другая причина – многокомпонентный состав химических сигналов, в которых важно не только присутствие определённых веществ, но и определённое их соотношение, что серьёзно усложняет работы по идентификации химической природы натуральных запахов.

Показательным примером служит история выяснения химической природы феромона тревоги – химического сигнала опасности, вызывающего у карповых и многих других рыб сильную врождённую реакцию испуга (см. 2.4.1.). Феромон тревоги был обнаружен Карлом фон Фришем в 1938 году и практически сразу же, в течение 3-5 лет, были осуществлены первые попытки выделить и исследовать свойства действующего вещества. Было сделано заключение, что феромон тревоги представляет собой некий птерин, скорее всего изоксантоптерин, получивший название ихтиоптерин (Hüttel, 1941; Hüttel, Sprengling, 1943). Этот вывод во многом определил направление последующих усилий.

В течение следующих десятилетий попытки установить точную природу феромона тревоги были продолжены в разных странах – Германии, Швейцарии, США, Японии, Канаде, Сингапуре (Døving et al., 2005). Большинство этих работ фактически сводились к поиску новых доказательств принадлежности феромона тревоги к птеринам. Разные исследователи считали, что он является (α,β -дигидроксипропил)изоксантоптерином, гипоксантин-(3N)-оксидом, 7-гидроксибиоптерином или близким к ним птерино- или пуриноподобным веществом. Однако всё больше накапли-

валось фактов, не подтверждающих птериновую принадлежность феромона тревоги (Schutz, 1956; Tucker, Suzuki, 1972; Pfeiffer, 1975). Более того, было установлено, что отпугивающим действием на рыб обладают не птериновые, а более высокомолекулярные вещества, содержащиеся вместе с птеринами в коже рыб. Было также выяснено, что феромон тревоги скорее всего представляет из себя сложную молекулу, в которой основная часть, не имеющая отношения к птеринам, является общей для феромонов тревоги разных рыб и обеспечивает их межвидовую эффективность. Другая часть молекулы, возможно углеводная, придаёт сигналу видовую специфичность (Лебедева и др., 1975; Касумян, Лебедева, 1979; Касумян, Пономарев, 1987). Тем не менее поиски доказательств птериновой природы продолжались ещё не один десяток лет (Argentini, 1976; Brown et al., 2000, 2003; Win, 2000).

Слабая и нестабильно проявляющаяся репеллентная активность птериновых веществ – предполагаемых феромонов тревоги инициировала новые гипотезы, например предположение, что феромоном тревоги является некий пептид (Wisenden, 2003), а также стимулировала новые попытки его выделения и идентификации. Согласно результатам исследований последних лет, феромон тревоги, по-видимому, представляет собой некую смесь веществ, в которой одним из основных компонентов является хондроитин сульфат (глюкозаминглюкан) (Mathuru et al. 2012; Faulkner et al., 2017).

Другое недавно выполненное большое исследование подтвердило многокомпонентность феромона тревоги, но дало иные результаты о его составе. Утверждается, что феромон тревоги представляет собой смесь двух веществ, одно из которых сульфатированный жёлчный спирт с молекулярной формулой $C_{27}H_{46}O_7S_1$ (молекулярная масса 514) обеспечивает видовую специфичность феромона (рис. 73а). Поскольку это вещество обнаружено в кожи только у рыб рода *Danio* (полосатый данио *D.rerio*, жемчужный данио *D.albolineatus*) среди 15 других исследованных видов, его назвали даниол сульфатом. Вторым веществом оказался птерин $C_{11}H_{13}N_5O_5$ (молекулярная масса 295), получивший название остариоптерин из-за его присутствия в коже почти у всех исследованных рыб надотряда Ostariophysi. Остариоптерин существует в виде двух стереоизомеров (рис. 73б). Каждый из этих двух веществ, даниол сульфат и остариоптерин, по отдельности не оказывают никакого влияния на поведение рыб, но их смесь даже в низкой концентрации стимулирует сильную реакцию испуга. Не исключают, что в феромонную смесь могут входить и другие вещества (Masuda et al., 2024). Завершится ли на этом длинная и интригующая история идентификации природы феромона тревоги, покажет время.

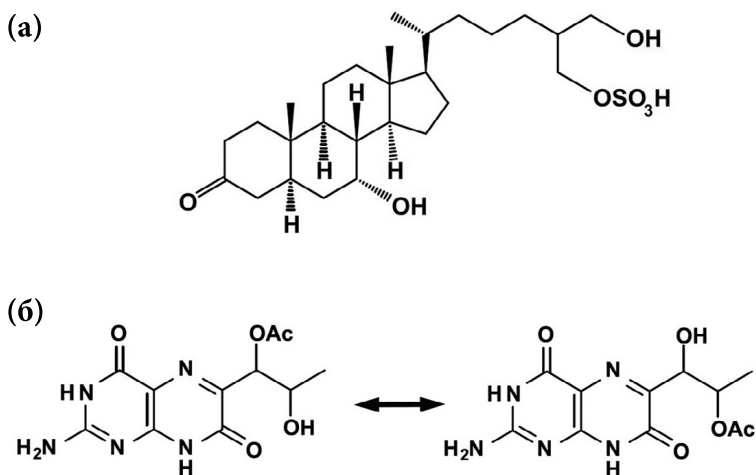


Рис. 73. Структура молекул двух компонентов феромона тревоги карповых рыб: (а) – даниол сульфат, (б) – стереоизомеры остариоптерина (по: Masuda et al., 2024)

Наиболее ясными являются представления о химической природе основных компонентов половых феромонов рыб и феромонов, регулирующих миграционное поведение миног (различные производные гормональных стероидов, простагландинов и жёлчных кислот). Однако с точной природой этих сложных химических сигналов далеко не всё ещё понятно (см. 2.2. и 2.6.2.).

Многие запахи создаются веществами, выходящими в воду вместе с экзометаболитами – разнообразными конечными продуктами метаболизма и более сложными веществами. Попытки определить среди них запаховые компоненты, вызывающие у рыб или других водных животных поведенческие и иные ответы, предпринимались неоднократно. Полагают, что такими веществами могут быть различные гексозамины, образующиеся при распаде глюкозаминогликанов и гликопротеинов – сложных веществ кожной слизи рыб, либо пептиды или какие-либо из крайне многочисленных и разнообразных производных жёлчных кислот (Forward, Rittschof, 1999; Rittschof, Cohen, 2004; Pijanowska et al., 2020; Касумян, 2022). О природе видовых, популяционных и индивидуальных запахов, различных кайромонов, о запахах родителей и их потомства, о веществах, импринтируемых рыбами для осуществления хоминга, и других запахов известно значительно меньше или сведения отсутствуют полностью.

Глава 6. ЭВОЛЮЦИЯ ХЕМОКОММУНИКАЦИИ

Хемокоммуникация (хемосигнализация) является эволюционно наиболее рано возникшей формой поддержания связи между живыми существами. Все живые существа, начиная от прокариот (бактерии, археи) и протистов и заканчивая разнообразными многоклеточными организмами, могут воспринимать и реагировать на специфические внешние молекулы (Wyatt, 2014; Buchinger, Li, 2023). Такую способность рассматривают в качестве одного из фундаментальных проявлений жизни как таковой, и именно она, скорее всего, была предшественником химической (гуморальной) регуляции внутриорганизменных процессов у многоклеточных существ (Haldane, 1955; Hildebrand, 1995).

Жизнедеятельность любых организмов сопровождается экскрецией наружу различных конечных продуктов метаболизма – экзометаболитов, а у водных существ – неизбежной потерей веществ из-за осмотической агрессивности водной среды. Некоторые из экзометаболитов или других веществ, попадающих тем или иным путём из рыб в воду, со временем приобретают сигнальную функцию. Приобретение этой функции могло происходить в несколько последовательных этапов.

На исходном этапе все выделяемые рыбой наружу вещества пока ещё являются хемосенсорно инертными, и их экскреция связана исключительно с метаболическими или осморегуляторными процессами, происходящими в организме.

Постепенно некоторые из попадающих в воду веществ приобретают запаховую или иную хемосенсорную эффективность благодаря появлению у животных, скорее всего у тех, кто постоянно находится рядом, т. е. принадлежащих к тому же виду, соответствующих обонятельных или иных хеморецепторов. Но сами вещества (запахи) ещё не несут какой-либо полезной информации для реципиента-получателя, они не представляют для него какого-либо значения и не вызывают у него каких-либо ответных реакций.

Экскретируемые вещества становятся сигнальными на следующем эволюционном этапе, когда реципиент-получатель не только воспринимает

ет (рецептирует), но и получает определённую пользу от этого, т. е. полученная информация становится адаптивной для реципиента. Такой этап иногда называют стадией шпионажа (spying stage – см. Wisenden, Stacey, 2005), но правильнее было бы его назвать этапом пассивной хемокоммуникации, по аналогии со ставшими общепринятыми понятиями пассивная электроориентация³⁰ (пассивная электрорецепция) и пассивная гидроакустика³¹. Эти понятия подразумевают использование животными в своих целях исходящих от других животных сигналов той модальности, генерировать которые они не способны или необходимость в их генерации в конкретной ситуации отсутствует. Несомненно, что пассивная хемокоммуникация, пассивная электроориентация и пассивная гидроакустика соответствуют более широкому биологическому явлению – подслушиванию (eavesdropping), т. е. получению или перехвату сигналов теми, для которых они не предназначены. Подслушивание широко распространено не только среди животных, но и в мире растений и микроорганизмов и рассматривается в качестве важного компонента экологии и эволюции коммуникационных систем (Searcy, Nowicki, 2005; Rebolleda-Gómez, Wood, 2019).

На следующем этапе получаемый сигнал уже не только воспринимается реципиентом, но и вызывает у него ответную реакцию, как правило поведенческую, имеющую для реципиента адаптивное значение.

На завершающем этапе возникает активная хемокоммуникация, когда животные способны к химическому диалогу: продуцент-сигнализатор в определённой ситуации генерирует химический сигнал, а реципиент, получив его, проявляет специфическую реакцию, имеющую адаптивный смысл, и, в свою очередь, посылает ответный сигнал продуценту исходного сигнала, приобретающему теперь статус реципиента-получателя направленного ему сигнала (рис. 74). Примеров активной хемокоммуникации рыб немного.

³⁰ Пассивная электроориентация используется животными, обладающими электрорецепторами, для обнаружения и реагирования на электрические поля и электрические сигналы, создаваемые другими животными.

³¹ Пассивная гидроакустика – обнаружение животных по генерируемым ими звукам. В последние годы пассивная гидроакустика широко используется для изучения биологии животных.

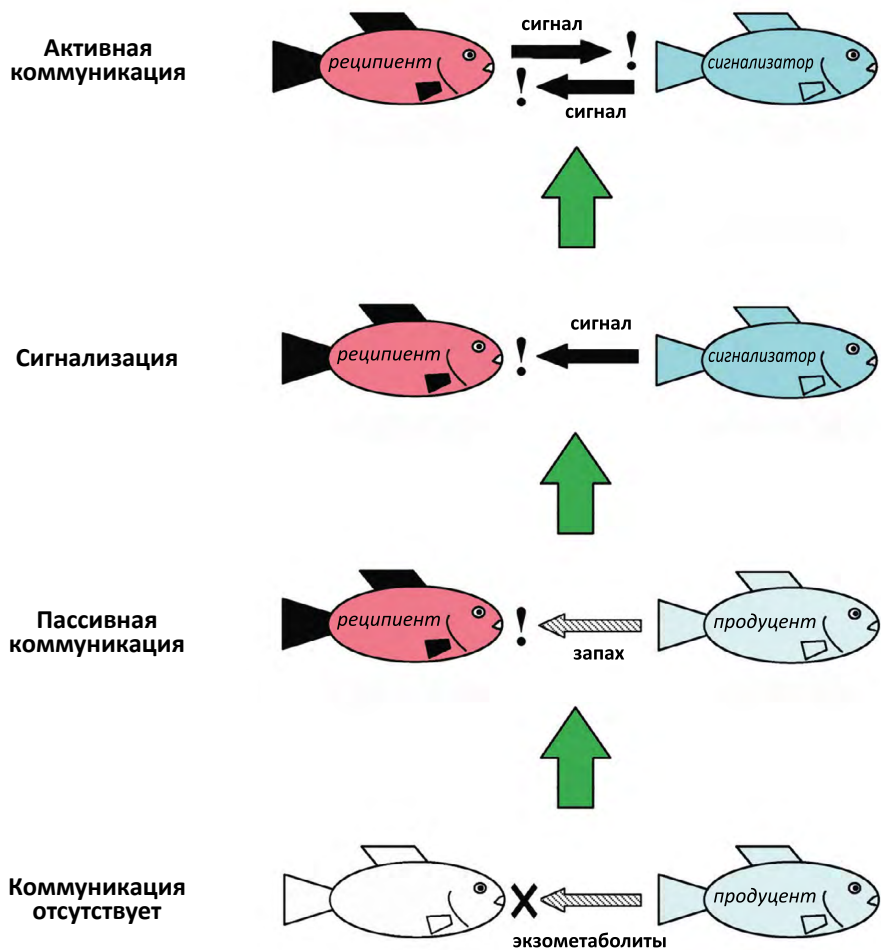


Рис. 74. Этапы эволюционного становления хемотрасмиссии (по: Wisenden, Stacey, 2005, с изменениями и дополнениями)

Глава 7. РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Касумян А.О. 2002. Обонятельная система рыб. Учебное пособие. – М.: Издательство Московского университета. 87 с.

Касумян А.О. 2022. Рыбы как источники кайромонов – химических сигналов для водных животных // *Вопр. ихтиологии*. Т. 62. № 2. С. 211–238. <https://doi.org/10.31857/S0042875222020114>

Малюкина Г.А., Дмитриева Н.Г., Марусов Е.А., Юркевич Г.В. 1969. Обоняние и его роль в поведении рыб // *Итоги науки. Зоология*, 1968 (ихтиология). М.: ВИНТИ. С. 32–78.

Павлов Д.С., ред. 1989. Хемочувствительность и хемокоммуникация рыб. М.: Наука. 196 с.

Павлов Д.С., ред. 1989. Химические сигналы в биологии рыб. М.: ИЭМЭЖ. 228 с.

Райт Р. 1966. Наука о запахах. М.: Мир. 224 с.

Соколов В.Е., Зинкевич Э.П. 1983. Общение животных: запахи вместо слов // *Наука в СССР*. №4 (16). С. 84–95.

Brönmark C., Hansson L.-A., eds. 2012. Chemical ecology in aquatic systems. New York: Oxford University Press. 291 p.

Evans D.H., Claiborne J.B., eds. 2006. The physiology of fishes, 3rd edition. CRS Press: Boca Raton. 601 p.

Farrell A.P., ed. 2011. Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment. Elsevier: London. 2163 p.

Hara T.J., ed. 1992. Fish chemoreception. Chapman and Hall: London. 373 p.

Keller-Costa T., Canário A.V.M., Hubbard P.C. 2015. Chemical communication in cichlids: a mini-review // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 221. P. 64–74.

Kleerekoper H. 1969. Olfaction in fishes // Indiana University Press: Bloomington-London. 222 p.

Liley N.R. 1982. Chemical communication in fish // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 39. № 1. P. 22–35. <https://doi.org/10.1139/f82-005>.

Reutter K., Kapoor B.G., eds. 2005. Fish chemosenses. Science Publishers, Inc.: Enfield. 343 p.

Searcy W.A., Nowicki S. 2005. The Evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems. Princeton University Press: Princeton. 270 p.

Solomon D.J. 1977. Review of chemical communication in freshwater fish // J. Fish Biol. V. 11. № 4. P. 363–376. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1977.tb04130.x>

Sorensen P.W., Wisenden B.D., eds. 2015. Fish pheromones and related cues. Wiley-Blackwell Press: Hoboken. 281 p.

Глава 8. ЦИТИРУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Астахов Д.А. 2002. Видовой состав анемоновых рыб (Perciformes, Pomacentridae) и симбиотических актиний (Cnidaria, Actiniaria) провинции Ханьхоа (Южный Вьетнам) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 42. № 1. С. 41–55.

Касумян А.О. 2009. Звуковая сигнализация у рыб. Учебное пособие. М.: Изд-во Московского университета. 157 с.

Касумян А.О. 2011. Функциональное развитие хемосенсорных систем у онтогенезе рыб // *Онтогенез*. Т. 42. № 3. С. 205–213.

Касумян А.О. 2022. Рыбы как источники кайромонов – химических сигналов для водных животных // *Вопр. ихтиологии*. Т. 62. № 2. С. 211–238. <https://doi.org/10.31857/S0042875222020114>

Касумян А.О., Кажлаев А.А. 1993. Формирование поисковой поведенческой реакции и обонятельной чувствительности к пищевым химическим сигналам в онтогенезе осетровых рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 33. Вып. 2. С. 310–320.

Касумян А.О., Лебедева Н.Е. 1979. Новые сведения о природе феромона тревоги карповых рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 19. Вып. 5. С. 890–895.

Касумян А.О., Павлов Д.С. 2018. Стайное поведение рыб. М.: Товарищество научных изданий КМК. 273 с.

Касумян А.О., Пономарев В.Ю. 1986. Исследование поведения данио-рерио *Brachidanio rerio* Hamilton-Buchanan (Cypriniformes, Cyprinidae) при действии естественных химических пищевых сигналов // *Вопр. ихтиологии*. Т. 26. № 4. С. 665–673.

Касумян А.О., Пономарев В.Ю. 1987. Биохимические особенности феромона тревоги у рыб из отряда карпообразных (Cypriniformes) // *Журн. эволюц. биохим. и физиологии*. Т. 23. № 1. С. 26–30.

Касумян А.О., Пономарев В.Ю. 1991. Исследование природы естественных пищевых химических сигналов рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 31. Вып. 3. С. 479–486.

Лебедева Н.Е., Малюкина Г.А., Касумян А.О. 1975. О естественном репелленте кожи карповых рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т. 15. Вып. 3. С. 527–537.

Лебедева Н.Е., Черняков Ю.Л. 1978. О химическом сигнале опасности в системе хищник – жертва у рыб // Ж. эвол. физиол. и биохим. Т. 14. № 4. С. 392–397.

Лоренц К. 2017. Агрессия, или Так называемое зло. М. Издательство АСТ. 352 с. – пер. с немецкого: Lorenz K. 1963. Das sogenannte Böse. Zur Naturgeschichte der Agression. Methuen Publishing, Austria. 273 p.

Малюкина Г.А., Дмитриева Н.Г. 1967. Исследование особенностей химического чувства у гольянов в связи со стайным поведением. Вопросы ихтиологии. Т. 7. № 1. С. 156–167.

Малюкина Г.А., Касумян А.О., Марусов Е.А., Пащенко Н.И. 1977. Феромон тревоги и его значение в поведении рыб // Ж. общей биологии. Т. 38. № 1. С. 123–132.

Малюкина Г.А., Марусов Е.А. 1971. Изучение обоняния рыб с помощью метода электрокардиографии // Вопр. ихтиологии. Т. 11. № 6. С. 1088–1097.

Малюкина Г.А., Марусов Е.А., Карпов А.К. 1983. Некоторые особенности химической сигнализации у беломорской трески *Gadus morhua marisalbi* Derjugin (Gadidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 23. № 5. С. 839–844.

Малюкина Г.А., Штефанеску М. 1967. О значении хеморецепции в осуществлении группового эффекта у карасей // Вопр. ихтиологии. Т. 7. № 2. С. 415–419.

Марусов Е.А. 1975. Реакция молоди лососевых рыб на некоторые натуральные химические раздражители // Вопр. ихтиологии Т. 15. № 2. С. 375–377.

Марусов Е.А. 1976. Экологические стереотипы оборонительного поведения рыб при действии химических сигналов опасности // Научные доклады высшей школы. Биол. Науки. № 5. С. 67–69.

Марусов Е.А. 1997. Особенности реагирования беломорской трески *Gadus morhua marisalbi* и молоди беломорской кумжи *Salmo trutta* на корм и пищевые химические стимулы // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 1. С. 138–142.

Никитин М.А., Борман С.И. 2023. Глутаматные и ГМАК-рецепторы безнервных животных (Placozoa): преадаптация к нейротрансмиссии // Ж. общей биологии. Т. 84. № 3. С. 163–176. <https://doi.org/10.31857/S0044459623030053>

Пащенко Н.И., Касумян А.О. 1984. Дегенеративные и восстановительные процессы в обонятельной выстилке белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.) (Cyprinidae) после действия на нее детергента тритон-Х-100 // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 1. С. 128–137.

Пащенко Н.И., Касумян А.О. 2017. Развитие органа обоняния в онтогенезе карповых рыб (Cyprinidae, Teleostei) // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 96–111. <https://doi.org/10.7868/S0042875217010106>

Райт Р. 1966. Наука о запахах. М.: Мир. 224 с.

Соколов В.Е., Зинкевич Э.П. 1983. Общение животных: запахи вместо слов // Наука в СССР. №4 (16). С. 84–95.

Хорошилова Е.В., Мантейфель Ю.Б. 1998. Избегание и различение аминокислот золотым карасем *Carassius carassius* после однократного предъявления вместе с феромоном тревоги // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 1. С. 137–145.

Aicardi S., Bozzo M., Guallart J., Garibaldi F., Lanteri L., Terzibasi E., Bagnoli S., Dionigi F., Steffensen J.F., Poulsen A.B., Domenici P., Candiani S., Amaroli A., Nётес P., Ferrando S. 2024. The olfactory system of sharks and rays in numbers // Anatomical Rec. 1–29. <https://doi.org/10.1002/ar.25537>

Allard C.A.H., Herbert A.L., Krueger S.P., Liang Q., Walsh B.L., Rhyne A.L., Gourlay A.N., Seminara A., Baldwin M.W., Kingsley D.M., Bellono N.W. 2024. Evolution of novel sensory organs in fish with legs // Curr. Biol. V. 34. № 19. P. 4349–4356. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.08.014>

Almany G.R., Berumen M.L., Thorrold S.R., Planes S., Jones G.P. 2007. Local replenishment of coral reef fish populations in a marine reserve // Science. V. 316. № 5825. P. 742–744. <https://doi.org/10.1126/science.1140597>

Amcoff M., Hallsson L.R., Winberg S., Kolm N. 2014. Male courtship pheromones affect female behaviour in the swordtail characin (*Corynopoma riisei*) // Ethology. V. 120. P. 463–470.

Appelt C.W., Sorensen P.W. 2007. Female goldfish signal spawning readiness by altering when and where they release a urinary pheromone // Anim. Behav. V. 74. P. 1329–1338.

Argentini M. 1976. Isolierung des Schreckstoffes aus der Haut der Elritze "*Phoxinus phoxinus*" L. Philosophischen Doktorwürde thesis. Universität Zürich, Zürich. 111 p.

Arnold K.E. 2000. Kin recognition in rainbowfish (*Melanotaenia eachamensis*): sex, sibs and shoaling // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 48. P. 385–391.

Arvedlund M., McCormick M.I., Fautin D.G., Bildsøe M. 1999. Host recognition and possible imprinting in the anemonefish *Amphiprion melanopus* (Pisces: Pomacentridae) // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 188. P. 207–218. <https://doi.org/10.3354/meps188207>

Arvedlund M., Nielsen L.E. 1996. Do the anemonefish *Amphiprion ocellaris* (Pisces: Pomacentridae) imprint themselves to their host sea anemone *Heteractis magnifica* (Anthozoa: Actinidae)? // Ethology. V. 102. №2. P. 197–211. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0310.1996.tb01118.x>

Arvedlund M., Larsen K., Winsor H. 2000. The embryonic development of the olfactory system in *Amphiprion melanopus* (Perciformes: Pomacentridae) related to the host imprinting hypothesis // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. V. 80. № 6. P. 1103–1109. <https://doi.org/10.1017/S0025315400003179>

Ashouri S., Da Silva J., Canário A., Hubbard P. 2023. Bile acids as putative social signals in Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) // Physiol. Behav. V. 272, article 114378. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2023.114378>

Atema J., Holland K., Ikehara W. 1980. Olfactory responses of yellow fin tuna (*Thunnus albacares*) to prey odors: chemical search image // J. Chem. Ecol. V. 6. № 2. P. 457–465.

Atema J., Kingsford M.J., Gerlach G. 2002. Larval reef fish could use odour for detection, retention and orientation to reefs // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 241. P. 151–160.

Auld J.R., Agrawal A.A., Relyea R.A. 2010. Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity // Proc. Roy. Soc. Biol. Sci. V. 277B. P. 503–511. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1355>.

Baatrup E., Døving K.B. 1985. Physiological studies on solitary receptors on the oral disc papillae of the adult brook lamprey, *Lampetra planeri* (Blach) // Cem. Senses. V. 10. № 4. P. 559–566. <https://doi.org/10.1093/chemse/10.4.559>

Balaa R.E., Blouin-Demers G. 2013. Does exposure to cues of fish predators fed different diets affect morphology and performance of Northern Leopard Frog (*Lithobates pipiens*) larvae? // Can. J. Zool. V. 91. P. 203–211. <https://doi.org/10.1139/cjz-2012-0232>.

Barata E.N., Fine J.M., Hubbard P.C., Almeida O.G., Frade P., Sorensen P.W., Canário A.V.M. 2008a. A sterol-like odorant in the urine of Mozambique tilapia males likely signals social dominance to females // J. Chem. Ecol. V. 34. P. 438–449.

Barata E.N., Serrano R.M., Miranda A., Nogueira R., Hubbard P.C., Canário A.V.M. 2008b. Putative pheromones from the anal glands of male blennies attract females and enhance male reproductive success // Animal Behav. V. 75. P. 379–389. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.05.018>

Bardach J.E., Case J. 1965. Sensory capabilities of the modified fins of squirrel hake (*Urophycis chuss*) and searobins (*Prionotus carolinus* and *P. evolans*) // Copeia. P. 194–206. <https://doi.org/10.2307/1440724>.

Bardach J.E., Todd J.H., Crickmer R. 1967. Orientation by taste in fish of the genus *Ictalurus* // Science. V. 155. № 3767. P. 1276–1278. <https://doi.org/10.1126/science.155.3767.1276>.

Barnett C. 1982. The chemosensory responses of young cichlid fish to parents and predators // Anim. Behav. V. 30. P. 35–42.

Bateson W. 1890. The sense-organs and perceptions of fishes; with remarks on the supply of bait // J. Mar. Biol. Ass. U.K. V. 1. P. 225–256.

Bauer R.T. 2011. Chemical communication in decapods shrimps: the influence of mating and social systems on the relative importance of olfactory and contact pheromones // In: Chemical communication in crustaceans. T. Breithaupt and M. Thiel (eds.). Springer, New York. P. 277–296.

Bayani D.-M., Taborsky M., Frommen J.G. 2017. To pee or not to pee: urine signals mediate aggressive interactions in the cooperatively breeding cichlid *Neolamprologus pulcher* // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 71:37. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2260-6>

Behrmann-Godel J., Gerlach G., Eckmann R. 2006. Kin and population recognition in sympatric Lake Constance perch (*Perca fluviatilis* L.): can assortative shoaling drive population divergence? // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 59. P. 461–468.

Belanger A.J., Arbuckle W.J., Corkum L.D., Gammon D.B., Li W., Scott A.P., Zielinski B.S. 2004. Behavioural and electrophysiological responses by reproductive female *Neogobius melanostomus* to odours released by conspecific males // J. Fish Biol. V. 65. P. 933–946. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2004.00494.x>,

Belanger R.M., Corkum L.D., Zielinski B.S. 2007. Differential behavioral responses by reproductive and non-reproductive male round gobies (*Neogobius melanostomus*) during exposure to the putative pheromone estrone // Comp. Biochem. Physiol. A.V. 147. P. 77–83. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.11.008>

Bemis W.E., Findeis E.K., Grande E. 1997. An overview of Acipenseriformes // Environ. Biol. Fishes. V. 48. P. 25–71.

Ben-Tzvi O., Tchernov D., Kiflawi M. 2023. Role of coral-derived chemical cues in microhabitat selection by settling *Chromis viridis* // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 409. P. 181–187. <http://dx.doi.org/10.3354/meps08627>

Berti R., Zorn L. 2001. Locomotory responses of the cave cyprinid *Phreatichthys andruzzii* to chemical signals from conspecifics and related species: new findings. Environmental Biology of Fishes. V. 62. P. 107–114.

Brawn V.M. 1969. Feeding behaviour of cod (*Gadus morhua*) // J. Fish. Res. Board Can. V. 26. № 3. P. 5 83–596.

Brett J.R., MacKinnon D. 1954. Some aspects of olfactory perception in migrating adult coho and spring salmon // J. Fish. Res. Board Can. V. 11. P. 310–318.

Brolund T.M., Nielsen L.E., Arvedlund M. 2003. Do juvenile *Amphiprion ocellaris* Cuvier (Pisces: Pomacentridae) recognize conspecifics by chemical or visual cues? // Mar. Biol. Ass. U.K. V. 83. № 5. P. 1127–1136. <https://doi.org/10.1017/S0025315403008385h>

Brönmark C., Miner L.B. 1992. Predator-induced phenotypical change in body morphology in crucian carp // Science. V.258. P.1348–1350.

Brown G.E., Adrian J.C., Smyth E., Leet H., Brennan S. 2000. Ostariophysan alarm pheromones: laboratory and field tests of the functional significance of nitrogen oxides // J. Chem. Ecol. V. 26. P. 139–154. <https://doi.org/10.1023/A:1005445629144>

Brown G.E., Adrian J.C.J., Naderi N.T., Harvey M.C., Kelly J.M. 2003. Nitrogen oxides elicit antipredator responses in juvenile channel catfish, but not in convict cichlids or rainbow trout: conservation of the ostariophysan alarm pheromones // J. Chem. Ecol. V. 29. P. 1781–1796.

Buchinger T.J., Li W. 2023. Chemical communication and its role in sexual selection across Animalia // Commun. Biol. V. 6. article 1178. <https://doi.org/10.1038/s42003-023-05572-w>

Buchinger T.J., Scott A.M., Fissette S.D., Brant C.O., Huertas M., Li K., Johnson N.S., Li W. 2020. A pheromone antagonist liberates female sea lamprey from a sensory trap to enable reliable communication // PNAS. V. 117. № 13. P. 7284–7289. <https://doi.org/10.1073/pnas.1921394117>.

Carr M.G., Carr J.E. 1985. Individual recognition in the juvenile brown bullhead (*Ictalurus nebulosus*) // Copeia. № 4. P. 1060–1062.

Castro B.B., Consciência S., Gonçalves F. 2007. Life history responses of *Daphnia longispina* to mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) and pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) kairomones // Hydrobiologia. V. 594. P. 165–174. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9074-5>

Charpentier C.L., Cohen J.H. 2018. Kairomones from an estuarine fish increase visual sensitivity in brine shrimp (*Artemia franciscana*) from Great Salt Lake, Utah, USA // J. Comp. Physiol. V. 204 A. P. 197–208. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1230-4>.

Chivers D.P., Brown G.E., Ferrari M.C.O. 2012. The evolution of alarm substances and disturbance cues in aquatic animals // In: Chemical ecology in aquatic systems. C. Brönmark and L.-A. Hansson (eds.). New York: Oxford University Press. P. 127–139. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199583096.003.0010>

Chivers D.P., Brown G.E., Smith R.J.F. 1996. The evolution of chemical alarm signals: attracting predators benefits alarm signal senders // *Am. Naturalist*. V. 148. P. 649–659.

Courtenay S.C., Quinn T.P., Dupuis H.M.C., Groot C., Larkin P.A. 1997. Factors affecting the recognition of population specific odours by juvenile coho salmon // *J. Fish Biol.* V. 50. P. 1042–1060.

Daghfous G., Auclair F., Blumenthal F., Suntres T., Lamarre-Bourret J., Mansouri M., Zielinski B., Dubuc R. 2020. Sensory cutaneous papillae in the sea lamprey (*Petromyzon marinus* L.): I. Neuroanatomy and physiology // *J. Comp. Neurol.* V. 528. № 4. P. 664–686. <https://doi.org/10.1002/cne.24787>

Daghfous G., Green W.W., Zielinski B., Dubuc R. 2012. Chemosensory-induced motor behaviors in fish // *Curr. Opinion Neurobiol.* V. 22. P. 223–230. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2011.10.009>

Dawidowicz P., Prędko P., Pietrzak B. 2010. Shortened lifespan: another cost of fish-predator avoidance in cladocerans? // *Hydrobiologia*. V. 643. P. 27–32. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0132-z>

Degani G., Schreibman M.P. 1993. Pheromone of male blue gourami and its effect on vitellogenesis, steroidogenesis and gonadotropin cells pituitary of the female // *J. Fish Biol.* V. 43. P. 475–485.

Denoix M., Wehr R., Gnass D., Zachert I., Breisch M. 1986. Videotechnische Verhaltensanalyse der Schreckreaktion von Ostariophysen (Pisces) und die Bedeutung des “Mauthner-Reflexes” // *Zool. Jb. Physiol.* 115–165.

Derby C.D. 2020. Chemoreception in aquatic invertebrates // *The senses: a comprehensive reference*. V. 3 / Ed. Meyerhof W. New York: Acad. Press. P. 65–84. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809324-5.23775-9>.

Devine G.J., Ingvarsdóttir A., Mordue W. et al. 2000. Salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis*, exhibit specific chemotactic responses to semiochemicals originating from the salmonid, *Salmo salar* // *J. Chem. Ecol.* V. 26. № 8. P. 1833–1847. <https://doi.org/10.1023/A:1005592606682>.

Diaz-Verdugo C., Sun G.J., Fawcett C.H., Zhu P., Fishman M.C. 2019. Mating suppresses alarm response in zebrafish // *Curr. Biol.* V. 29. № 15. P. 2541–2546. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.06.047>

Dicke M., Sabelis M.W. 1988. Infochemical terminology: based in cost-benefit analysis rather than origin of compounds? // *Functional Ecology*. V. 2. P. 131–139.

Dixon D.L., Munday P.L., Pratchett M., Jones G.P. 2011. Ontogenetic changes in responses to settlement cues by anemonefish // *Coral Reefs*. V. 30. № 4. P. 903–910. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0776-9>

Døving K.B., Hamdani E.-H., Höglund E., Kasumyan A., Tuvikene A. 2005. A review on the chemical and physiological basis of alarm reactions in cyprinids // Fish chemosenses. K. Reutter and B. G. Kapoor (eds.). Enfield: Science Publishers, Inc. P. 133–163.

Døving K.B., Nordeng H., Oakley B. 1974. Single unit discrimination of fish odors released by char (*Salmo alpinus* L.) populations // Comp. Biochem. Physiol. V. 47 P. 1051–1063.

Døving K.B., Selset R. 1980. Behavior patterns in cod released by electrical stimulation of olfactory tract bundlets // Science. V. 207. № 4430. P. 559–560. doi:10.1126/science.7352272

Døving K.B., Selset R., Thommesen G. 1980. Olfactory sensitivity to bile acids in salmonid fishes // Acta Physiol. Scand. V. 108. P. 123–131.

Døving K.B., Stabell O.B., Östlund-Nilsson S., Fisher R. 2006. Site fidelity and homing in tropical coral reef cardinalfish: are they using olfactory cues? // Chem. Senses. V. 31. P. 265–272. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjj028>

Eggert B. 1931. Die Geschlechtsorgane der Gobiiformes und Blenniiformes // Z. wissensch. Zool. V. 139. P. 249–559.

Faulkner A.E., Holstrom I.E., Molitor S.A., Hanson M.E., Shegrud W.R., Gillen J.C., Willard S.J., Wisenden B.D. 2017. Field verification of chondroitin sulfate as a putative component of chemical alarm cue in wild populations of fathead minnows (*Pimephales promelas*) // Chemoecology. V. 27. P. 233–238. <https://doi.org/10.1007/s00049-017-0247-z>

Faustino A.I., Tacão-Monteiro A., Oliveira R.F. 2017. Mechanisms of social buffering of fear in zebrafish // Sci. Rep. V. 7, 44329. <https://doi.org/10.1038/srep44329> (2017).

Fautin D.G., Allen G.R. 1997. Field guide to anemone fishes and their host sea anemones // Rev. ed. Perth: West. Aust. Mus. 167 p. ISBN–10: 073098365X

Ferrari M.C.O., McCormick M.I., Allan B.J.M., Choi R., Ramasamy R.A., Johansen J.L., Mitchell M.D., Chivers D.P. 2015. Living in a risky world: the onset and ontogeny of an integrated antipredator phenotype in a coral reef fish // Sci. Rep. V. 5, 15537. <https://doi.org/10.1038/srep15537>

Fine J.M., Sorensen P.W. 2008. Isolation and biological activity of the multi-component sea lamprey migratory pheromone and new information in its potency // J. Chem. Ecol. V. 34. 1259–1267.

Fine J.M., Sorensen P.W. 2010. Production and fate of the sea lamprey migratory pheromone // Fish Physiol. Biochem. V. 36. P. 1013–1020. <https://doi.org/10.1007/s10695-010-9379-6>

Fisette S.D., Busy U., Huerta B., Buchinger T.J., Li W. 2020. Evidence that male sea lamprey increase pheromone release after perceiving a competitor // *J. Exp. Biol.* V. 223. № 13, article jeb226647.

Fisette S.D., Buchinger T.J., Tamrakar S., Li W. 2024. Female sea lamprey use seminal pheromones to discriminate among potential mates // *Animal Behav.* V. 215, article 153e162. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2024.06.019>

Fisher H.S., Rosenthal G.G. 2006a. Female swordtail fish use chemical cues to select well-fed males // *Anim. Behav.* V. 72, 721e725. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.02.009>

Fisher H.S., Rosenthal G.G. 2006b. Hungry females show stronger mating preferences // *Behav. Ecol.* V. 17. № 6. P. 979–981. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl038>

Fisher H.S., Wong B.B.M., Rosenthal G.G. 2006. Alteration of the chemical environment disrupts communication in a freshwater fish // *Proc. Royal Soc. London. Series B.* V. 273, 1187e1193. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3406>

Fisette S.D., Bussy U., Huerta B., Buchinger T.J., Li W. 2020. Evidence that male sea lamprey increase pheromone release after perceiving a competitor // *J. Exp. Biol.* V. 223, article jeb226647.

Forward R.B., Rittschof D. 1999. Brine shrimp larval photoresponses involved in diel vertical migration: activation by fish mucus and modified amino sugars // *Limnol. Oceanogr.* V. 44. № 8. P. 1904–1916. <https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.8.1904>.

Fraser D.J., Duchesne P., Bernatchez L. 2005. Migratory char schools exhibit population and kin associations beyond juvenile stages // *Mol. Ecol.* V. 14. P. 3133–3146.

Gammon D.B., Li W., Scott A.P., Zielinski B.S., Corkum L.D. 2005. Behavioural responses of female *Neogobius melanostomus* to odours of conspecifics // *J. Fish Biol.* V. 67. P. 615–626. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.00762.x>

Gerlach G. 2006. Pheromonal regulation of reproductive success in female zebrafish: female suppression and male enhancement // *Animal Behav.* V. 72, 1119e1124. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.03.009>

Gerlach G., Atema J. 2012. The use of chemical cues in habitat recognition and settlement // In: *Chemical ecology in aquatic systems.* C. Brönmark, L.A. Hansson (eds.). Oxford: Oxford University Press. P. 72–81.

Gerlach G., Atema J., Kingsford M.J., Black K.P., Miller-Sims V. 2007. Smelling home can prevent dispersal of reef fish larvae // *PNAS.* V. 104. P. 858–863.

Gerlach G., Lysiak N. 2006. Kin recognition and inbreeding avoidance in zebrafish, *Danio rerio*, is based on phenotype matching // *Animal Behav.* V. 71. P. 1371–1377.

Gerlach G., Tietje K., Biechl D., Namekawa I., Schalm G., Sulmann A. 2019. Behavioural and neuronal basis of olfactory imprinting and kin recognition in larval fish // *J. Exp. Biol.* V. 222, jeb189746. <https://doi.org/10.1242/jeb.189746>.

Giaquinto P.C., Volpato G.L. 1997. Chemical communication, aggression, and conspecific recognition in the fish Nile tilapia // *Physiol. Behav.* V. 62. P. 1333–1338.

Goldschmid A., Kotrschal K. 1981. Feeding ecology of three populations of *Blennius incognitus* Bath 1968 (Pisces: Teleostei: Blenniidae) during the reproductive period and under human influence // *P.S.Z.N.I.: Marine Ecology.* V. 2. № 1. P. 1–14.

Gonçalves E.J., Almada V.C., Oliveira R.F., Santos A.J. 1996. Female mimicry as a mating tactic in males of the blenniid fish *Salaria pavo* // *J. mar. biol. Ass. U.K.* V. 76. P. 529–538.

Gonçalves-de-Freitas E., Teresa F.B., Gomes F.S., Giaquinto P.C. 2008. Effect of water renewal on dominance hierarchy of juvenile Nile tilapia // *Appl. Anim. Behav. Sci.* V. 112. P. 187–195.

Göz H. 1941. Über den Art- und Individualgeruch bei Fischen. *Z. vergl. Physiol.* V. 39. P. 1–45

Haldane J.B.S. 1955. Animal communication and the origin of human language // *Sci. Prog.* V. 43. P. 385–401.

Hamdani E.H., Lastein S., Gregersen F., Døving K.B. 2008. Seasonal variations in olfactory sensory neurons—fish sensitivity to sex pheromones explained? // *Chem. Senses.* V. 33. P. 119–123. doi:10.1093/chemse/bjm072

Hansen A., Zeiske E. 1998. The peripheral olfactory organ of the zebrafish, *Danio rerio*: an ultrastructural study // *Chem. Senses.* V. 23. P. 39–48.

Hasler A.D. 1966. Underwater guideposts. Homing in salmon. Milwaukee: University of Wisconsin Press. 155 p.

Hasler A.D., Scholz A.T. 1983. Olfactory imprinting and homing in salmon: investigations into the imprinting process. Springer, New York. 134 p.

Hasler A.D., Wisby W.J. 1951. Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behavior // *Am. Naturalist.* V. 85. № 823. P. 223–238.

Hayashi N., Nakamura S., Yoshikawa H., Abe T., Kobayashi H. 1994. A role of olfaction in schooling of Japanese sea catfish, *Plotosus lineatus* // *Jpn. J. Ichthyol.* V. 41. P. 7–13.

Hemmings C.C. 1966. Olfaction and vision in fish schooling. *Journal of experimental biology*. V. 45. P. 449-464.

Herbert A.L., Allard C.A. H., McCoy M.J., Wucherpfennig J.I., Krueger S.P., Chen H.I., Gourlay A.N., Jackson K.D., Abbo L.A., Bennett S.H., Sears J.D., Rhyne A.L., Bellono N.W., Kingsley D.M. 2024. Ancient developmental genes underlie evolutionary novelties in walking fish // *Curr. Biol*. V. 34. № 19. P. 4339–4348. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.08.042>

Hildebrand J.G. 1995. Analysis of chemical signals by nervous systems // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 92. P. 67–74.

Höglund L.B., Åstrand M. 1973. Preferences among juvenile char (*Salvelinus alpinus* L.) to intraspecific odours and water currents studied with the fluvium technique // *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottingholm*. № 53. P. 21–20.

Holopainen I.J., Aho J., Vornanen M., Huuskonen H. 1997. Phenotypic plasticity and predator effects on morphology and physiology of crucian carp in nature and in the laboratory // *J. Fish Biol*. V. 50. P. 781–798.

Horodysky A.Z., Schweitzer C.C., Brill R.W. 2022. Applied sensory physiology and behavior // In: *Conservation physiology for the Anthropocene – a systems approach*. *Fish physiology*. V. 39a. S.J. Cooke, N.A. Fänge, A.P. Farrell, C.J. Brauner and E.J. Eliason (eds.). P. 33–90. <https://doi.org/10.1016/bs.fp.2022.04.002>

Hu Y., Majoris J.E., Buston P.M., Webb J.F. 2019. Potential roles of olfaction and taste in the orientation behavior of coral reef fish larvae: insights from morphology // *J. Fish Biol*. V. 95. P. 311–323.

Hu Y., Majoris J.E., Buston P.M., Webb J.F. 2022. Ear development in select coral reef fishes: clues for the role of hearing in larval orientation behavior? // *Ichthyol. Herpetol*. V. 110. № 4. P. 759–775. <https://doi.org/10.1643/i2022029>

Hubbard P.C., Barata E.N., Canário A.V.M. 2002b. Possible disruption of pheromonal communication by humic acid in the goldfish, *Carassius auratus* // *Aquatic Toxicology*. V. 60. P. 169–183.

Hubbard P.C., Ingleton P.M., Bendell L.A., Barata E.N., Canário A.V.M. 2002a. Olfactory sensitivity to changes in environmental Ca²⁺ in the freshwater teleost *Carassius auratus*: an olfactory role for the Ca²⁺-sensing receptor? // *J. Exp. Biol*. V. 205. P. 2755–2764.

Hulthén K., Vinterstare J., Nilsson P.A., Brönmark C. 2024. Phenotypic plasticity: predator-induced plasticity in fin size, darkness and display behaviour in a teleost fish // *J. Animal Ecol*. V. 93. P. 1135–1146. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.14130>

Hussain A., Saraiva L.R., Ferrero D.M., Ahuja G., Krishna V.S., Liberles S.D., Korsching S.I. 2013. High-affinity olfactory receptor for the death-associated odor cadaverine // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. M. 110 P. 19579–19584.

Hüttel R. 1941. Die chemische Untersuchung des Schreckstoffes aus Elritzenhaut // Naturwissenschaften. V. 29. P. 333–334.

Hüttel R., Sprengling G. 1943. Über Ichthyopterin, einen blaufluoreszierenden Stoff aus Fischhaut // Justus Liebigs Ann. Chem. V. 554. P. 69–82.

Hutter S., Zala S.M., Penn D.J. 2011. Sex recognition in zebrafish (*Danio rerio*) // J. Ethol. V. 29. P. 55–61. <https://doi.org/10.1007/s10164-010-0221-5>

Idler D.R., Fagerlund U., Mayon H. 1956. Olfactory perception in migrating salmon. I. L-serine, a salmon repellent in mammalian skin // J. Gen. Physiol. V. 39. P. 889–892.

Jachner A. 1995. Chemically-induced habitat shifts in bleak (*Alburnus alburnus* L.). Arch. Hydrobiol. V. 133. P. 71–79.

Jacob A., Evanno G., Renai E., Sermier R., Wedekind C. 2009. Male body size and breeding tubercles are both linked to intrasexual dominance and reproductive success in the minnow // Animal Behav. V. 77. P. 823–829. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.006>

Jaensson A., Olsén K.H. 2010. Effects of copper on olfactory-mediated endocrine responses and reproductive behaviour in mature male brown trout *Salmo trutta* parr to conspecific females // J. Fish Biol. V. 76. P. 800–817. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02519.x>

Jones G.P., Planes S., Thorrold S.R. 2005. Coral reef fish larvae settle close to home // Curr. Biol. V. 15. № 14. P. 1314–1318. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.06.061>

Jumper G.Y., Baird R.C. 1991. Location by olfaction: a model and application to the mating problem in the deep-sea hatchetfish *Argyropelecus hemigymnus* // Am. Naturalist. V. 138. № 6. P. 1431–1458.

Karlson P., Luscher M. 1959. 'Pheromones': a new term for a class of biologically active substances // Nature. V. 183. P. 55–56.

Kats L.B., Petranks J.W., Sih A. 1988. Antipredator defenses and the persistence of amphibian larvae with fishes // Ecology. V. 69. № 6. P. 1865–1870. <https://doi.org/10.2307/1941163>.

Keenleyside M.H.S. 1955. Some aspects in the schooling behaviour of fish. Behaviour. V. 8. P. 183–248.

Keller-Costa T., Canário A.V.M., Hubbard P.C. 2015. Chemical communication in cichlids: a mini-review // Gen. Comp. Endocrinol. V. 221. P. 64–74.

Kobayashi M., Sorensen P.W., Stacey N.E. 2002. Hormonal and pheromonal control of spawning behavior in the goldfish // *Fish Physiol. Biochem.* V. 26. P. 71–84.

Korsching S.I. 2020. Taste and smell in zebrafish // In: *The senses: a comprehensive reference.* V. 3. Fritzsche B. (ed.) and Meyerhof W. (Volume editor). Elsevier, Academic Press. P. 466–492. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809324-5.24155-2>

Kotrschal K. 1995. Ecomorphology of solitary chemosensory cell systems in fish: a review // *Environm. Biol. Fishes.* V. 44. P. 143–155.

Kotrschal K., Goldschmid A. 1983. Abweichende Morphologie der Analflossendrüssen bei *Blennius gattorugine* L. (Teleostei: Perciformes: Blenniidae) // *Zool. Anz., Jena.* V. 210. № 3/6. P. 333–339.

Kotrschal K., Krautgartner W.-D., Hansen A. 1997. Ontogeny of the solitary chemosensory cells in the zebrafish, *Danio rerio* // *Chem. Senses.* V. 22. P. 111–118.

Kotrschal K., Peters R.C., Atema J. 1993. Sampling and behavioral evidence for mucus detection in a unique chemosensory organ: the anterior dorsal fin of rocklings (*Ciliata mustela*: Gadidae: Teleostei) // *Zool. Jahrb. Physiol.* V. 97. P. 47–67.

Kühme W. 1963. Chemisch ausgeloste Brutpflege und Schwarmreaktionen bei *Hemichromis bimaculatus* (Pisces) // *Z. Tierpsychol.* V. 20. P. 688–704.

Kuwamura T. 1985. Social and reproductive behaviour of three mouth-brooding cardinalfishes, *Apogon doederlini*, *A. niger* and *A. notatus* // *Environ. Biol. Fishes.* V. 13. P. 17–24.

Lai Y.-T., Kekäläinen J., Kortet R. 2013. Male ornamentation in the European minnow (*Phoxinus phoxinus*) signals swimming performance // *Ethology.* V. 119. P. 1–9. <https://doi.org/10.1111/eth.12167>

Lass S., Spaak P. 2003. Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review // *Hydrobiologia.* V. 491. P. 221–239. <https://doi.org/10.1023/A:1024487804497>.

Laumen J., Pern U., Blum V. 1974. Investigations on the function and hormonal regulation of the anal appendices in *Blennius pavo* (Risso). *J. exp. Zool.* V. 190. № 1. P. 47–56. <https://doi.org/10.1002/jez.1401900104>

Lawrence B.J., Smith R.J.F. 1989. Behavioral response of solitary fathead minnows, *Pimephales promelas*, to alarm substance // *J. Chem. Ecol.* V. 15. P. 209–219.

Levesque H., Scaffidi D., Polkinghorne C.A., Sorensen P.W. 2011. A multi-component species identifying pheromone in the goldfish // J. Chem. Ecol. V. 37. P. 219–227.

Losey G.S. 1969. Sexual pheromone in some fishes of the genus *Hypsoblenius* Gill // Science. V. 163. P. 181–183.

Maaswinkel H., Li L. 2003. Olfactory input increases visual sensitivity in zebrafish: a possible function for the terminal nerve and dopaminergic interplexiform cells // J. Exp. Biol. V. 206. № 13. P. 2201–2209. <https://doi.org/10.1242/jeb.00397>

Magurran A.E. 1989. Acquired recognition of predator odor in the European minnow (*Phoxinus phoxinus*). Ethology. V.82. P. 216–223.

Majoris J.E., Foretich M.A., Hu Y., Nickles K.R., Di Persia C.L., Chaput R., Schlatter E., Webb J.F., Paris C.B., Buston P.M. 2021. An integrative investigation of sensory organ development and orientation behavior throughout the larval phase of a coral reef fish // Sci. Rep. V. 11:12377. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91640-2>

Manassa R.P., Dixon D.L., McCormick M.I., Chivers D.P. 2013a. Coral reef fish incorporate multiple sources of visual and chemical information to mediate predation risk // Anim. Behav. V. 86. № 4. P. 717–722. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.07.003>

Manassa R.P., McCormick M.I., Chivers D.P., Ferrari M.C.O. 2013b. Social learning of predators in the dark: understanding the role of visual, chemical and mechanical information // Proc. R. Soc. B. V. 280. № 1765. Article 20130720. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0720>

Manzini I., Schild D., Di Natale C. 2022. Principles of odor coding in vertebrates and artificial chemosensory systems // Physiol. Rev. V. 102. P. 61–154. <https://doi.org/10.1152/physrev.00036.2020>

Marnane M.J. 2000. Site fidelity and homing behaviour in coral reef cardinalfishes // J. Fish Biol. V. 57. P. 1590–1600.

Marnane M.J., Bellwood D.R. 2002. Diet and nocturnal foraging in cardinalfishes (Apogonidae) at One Tree Reef, Great Barrier Reef, Australia // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 231. P. 261–268.

Martinovic-Weigelt D., Ekman D.R., Villeneuve D.L., James C.M., Teng Q., Collette T.W., Ankleyet G.T. 2012. Fishy aroma of social status: urinary chemosignaling of territoriality in male fathead minnows (*Pimephales promelas*) // PLoS ONE. V. 7(11): e46579. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046579>

Maruska K.P., Fernald R.D. 2012. Contextual chemosensory urine signaling in an African cichlid fish // J. Exp. Biol. V. 215. P. 68–74

Masuda M., Ihara S., Mori N., Koide T., Miyasaka N., Wakisaka N. 2024. Identification of olfactory alarm substances in zebrafish // *Curr. Biol.* V. 34. P. 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.02.003>

Mathuru A.S., Kibat C., Cheong W.F., Shui G., Wenk M.R., Friedrich R.W., Jesuthasan S. 2012. Chondroitin fragments are odorants that trigger fear behavior in fish // *Curr. Biol.* V. 22. P. 538–544. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.01.061>

Matsumura K., Matsunaga S., Fusetani N. 2004. Possible involvement of phosphatidylcholine in school recognition in the catfish, *Plotosus lineatus* // *Zool. Sci.* V. 21. P. 257–264.

McDermott A. 2021. Reeling in answers to the “freshwater fish paradox” // *PNAS.* V. 118. № 36, e2113780118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2113780118>

McKinnon J.S., Liley N.R. 1987. Asymmetric species specificity in responses to female sexual pheromone by males of two species of *Trichogaster* (Pisces: Belontiidae) // *Can. J. Zool.* 65: 1129–1134.

Meckley T.D., Wagner C.M., Luehring M.A. 2012. Field evaluation of larval odor and mixtures of synthetic pheromone components for attracting migrating sea lampreys in rivers // *J. Chem. Ecol.* V. 38. P. 1062–1069.

Mehlis M., Bakker T.C.M., Frommen J.G. 2008. Smells like sib spirit: kin recognition in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) is mediated by olfactory cues // *Animal Cognition.* V. 11. P. 643–650.

Miles S.G. 1968. Rheotaxis of elvers of the American eel (*Anguilla rostrata*) in the laboratory to water from different streams in Novo Scotia // *J. Fish. Res. Board Canada.* V. 25. № 10. P. 1591–1602.

Miyagawa K., Hidaka T. 1980. *Amphiprion clarkii* juvenile: innate protection against and chemical attraction by symbiotic sea anemones // *Proc. Japan. Acad.* V. 56. № 6. P. 356–361. <https://doi.org/10.2183/pjab.56.356>

Miyagawa-Kohshima K., Odoriba S., Okabe D. et al. 2014. Embryonic learning of chemical cues via the parents' host in anemonefish (*Amphiprion ocellaris*) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 457. P. 160–172. <http://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.04.004>

Miyazaki S., Ichiba T., Reimer J.D., Tanaka J. 2014. Chemoattraction of the pearlfish *Encheliophis vermicularis* to the sea cucumber *Holothuria leucospilota* // *Chemoecology.* V. 24. P. 121–126. <https://doi.org/10.1007/s00049-014-0152-7>

Moore A., Ives M.J., Kell L.T. 1994. The role of urine in sibling recognition in Atlantic salmon *Salmo salar* parr // *Proc. Royal Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci.* V. 255. P. 173–180.

Moore A., Waring C.P. 1996. Electrophysiological and endocrinological evidence that F-series prostaglandins function as priming pheromones in mature male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // J. Exp. Biol. V. 199. P. 2307–2316.

Moore R.D., Newton B., Sih A. 1996. Delayed hatching as a response of streamside salamander eggs to chemical cues from predatory sunfish // Oikos. V. 77. P. 331–335.

Murphy C.A., Stacey N.E., Corkum L.D. 2001. Putative steroidal pheromones in the round goby, *Neogobius melanostomus*: olfactory and behavioral responses // J. Chem. Ecol. V. 27. P. 443–470.

Myagawa K., Hidaka T. 1980. *Amphiprion clarkii* juvenile: innate protection against and chemical attraction by symbiotic sea anemones // Proc. Japan Acad. V. 56. Ser. B. P. 356–361.

Nevitt G.A., Veit R.R., Kareiva P. 1995. Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic procellariiform seabirds // Nature. V. 376. P. 681–682. <https://doi.org/10.1038/376680ao>.

Nordeng H. 1971. Is the local orientation of anadromous fishes determined by pheromones? // Nature. V. 233. P. 411–413.

Nordeng H. 1977. A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids // Oikos. V. 28. P. 155–159.

Oliveira R.F., Gonçalves D.M., Ros A. 2009. Alternative reproductive tactics in blennies // In: The biology of blennies. R.A. Patzner, E.J. Gonçalves, P.A. Hastings and B.G. Kapoor (eds.). Enfield: Science Publ. P. 279–308.

Oliveira T.A., Koakoski G., da Motta A.C., Piato A.L., Barreto R.E., Volpato G.L., Barcellos L.J. G. 2014. Death-associated odors induce stress in zebra-fish // Hormones and Behavior. V. 65. P. 340–344. <http://dx.doi.org/10.1016/j.yhbeh.2014.02.009>

Olsen K.H. 1987. Chemoattraction of juvenile arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) to water scented by conspecific intestinal content and urine // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 87. P. 641–643.

Olsen K.H., Grahn M., Lohm J. 2002. Influence of MHC on sibling discrimination in Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.) // J. Chem. Ecol. V. 28. P. 783–795.

Olsen K.H., Grahn M., Lohm J. 2003. The influence of dominance and diet on individual odours in MHC identical juvenile Arctic char siblings // J. Fish Biol. V. 63. P. 855–862.

Papaconstantinou C.A. 1979. The secondary sex characteristics of the genus *Blennioides* of the Mediterranean Sea (Pisces: Blenniidae) // Rapp. Comm. int. Medit. V. 25/26. P. 265–287.

Parker G.H. 1912. The relations of smell, taste, and the common chemical sense in vertebrates // J. Acad. Nat. Sci. Philad. Ser. 2. V. 15. P. 221–234.

Parker G.H. 1922. Smell, taste, and allied senses in the vertebrates. Monographs on Experimental Biology. Philadelphia and London: J. B. Lippincott Co.

Peters R.C., Kotrschal K., Krautgartner W.-D. 1991. Solitary chemosensory cells of *Ciliata muste1a* (Gadidae, Teleostei) are tuned to mucoid stimuli // Chem. Senses. V. 16. P. 31–42.

Peters R.C., Steenderen G.W. van, Kotrschal K. 1987. A chemoreceptive function for the anterior dorsal fin in rocklings (*Gaidropsarus* and *Ciliata*: Teleostei: Gadidae): electrophysiological evidence // J. mar. bioI. Ass. U.K. V. 67. P. 819–823.

Pettersson L.B., Andersson K., Nilsson K. 2001. The diel activity of crucian carp, *Carassius carassius*, in relation to chemical cues from predators // Environ. Biol. Fish. V. 61. P. 341–345.

Pfeiffer W. 1975. Ober fluoreszierende Pterine aus der Haut von Cyprini-formes (Pisces) und ihre Beziehung zum Schreckstoff // Rev. Suisse Zool. V. 82. P. 705–711.

Pfeiffer W. 1977. The distribution of fright reaction and alarm substance cells in fishes // Copeia, V. 1977. № 4. P. 653–665.

Pietsch T.W. 2007. Dimorphism, parasitism, and sex revisited: modes of reproduction among deep-sea ceratioid anglerfishes (Teleostei: Lophiiformes) // Ichthyol. Res. V. 52. P. 207–236. <https://doi.org/10.1007/s10228-005-0286-2>

Pijanowska J., Markowska M., Ruszczynska A. et al. 2020. Kairomone-like activity of bile and bile components: a step towards revealing the chemical nature of fish kairomone // Sci. Rept. V. 10. Art. 7037. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63456-z>.

Pollack E.I., Becker L.R., Haynes K. 1978. Sensory control of mating in the blue gourami, *Trichogaster trichopterus* (Pisces, Belontiidae) // Behav. Biol. V. 22. P. 92–103.

Quinn T.P., Busack C.A. 1985. Chemosensory recognition of siblings in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Animal Behav. V. 33. P. 51–56.

Quinn T.P., Tolson G.M. 1986. Evidence of chemically mediated population recognition in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. of Zool. V. 64. № 1. P. 84–87. <https://doi.org/10.1139/z86-013>

Radford C., Sim-Smith C.J., Jeffs A.G. 2012. Can larval snapper, *Pagrus auratus*, smell their new home? // Mar. Freshwater Res. V. 63. P. 898–904.

Rasmussen L.E.L., Schmidt M.J. 1992. Are sharks chemically aware of crocodiles? // In: Chemical signals in vertebrates 6. R.L. Doty, D. Müller-Schwarze (eds.). Plenum Press, New York. P. 335–342. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9655-1_53

Rebolleda-Gómez M., Wood C.W. 2019. Unclear intentions: eavesdropping in microbial and plant systems // Front. Ecol. Evol. V. 7, article 385. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00385>

Reede T. 1995. Life history shifts in response to different levels of fish kairomones in *Daphnia* // J. Plankton Res. V. 17. № 8. P. 1661–1633. <https://doi.org/10.1093/plankt/17.8.1661>.

Relyea R.A. 2001. Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators // Ecology. V. 82. № 2. P. 523–540. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0523:MABPOL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0523:MABPOL]2.0.CO;2).

Resetarits W.J., Jr., Binckley C.A. 2013. Is the pirate really a ghost? Evidence for generalized chemical camouflage in an aquatic predator, pirate perch *Aphredoderus sayanus* // Amer. Naturalist. V. 181. № 5. P. 690–699. <https://doi.org/10.1086/670016>.

Resink J.W., Van Den Hurk R., Van Zoelen G.R.F.O., Huisman E.A. 1987. The seminal vesicle as source of sex attracting substances in the African catfish, *Clarias gariepinus* // Aquaculture. V. 63. P. 115–127.

Resink J.W., Voorthuis P.K., Van Den Hurk R., Peters R.C., Van Oordt P.G.W.J. 1989. Steroid glucuronides of the seminal vesicle as olfactory stimuli in African catfish, *Clarias gariepinus* // Aquaculture. V. 83. P. 153–161.

Rittschof D., Cohen J.H. 2004. Crustacean peptide and peptide-like pheromones and odor // Peptides. V. 25. P. 1503–1516. <https://doi.org/10.1016/j.peptides.2003.10.024>.

Rosenthal G.G., Lobel P. 2006. Communication. In: Sloman K, Balshine S, Wilson R, eds. Behaviour and Physiology of Fish: Academic Press. pp 39–78.

Roux N., Lecchini D. 2015. Clownfish chemically recognized their sea-anemone host at settlement // Vie et Milieu. V. 65. № 1. P. 17–20.

Russock H.I. 1990. The effect of natural chemical stimuli on the preferential behavior of *Oreochromis mossambicus* (Pisces, Cichlidae) fry to maternal models // Behaviour. V. 115. P. 315–326.

Sale P.F. 1993. The ecology of fishes on coral reefs. Academic Press. 774 p.

Santacà M., Dadda M., Bisazza A. 2021. The role of visual and olfactory cues in social decisions of guppies and zebrafish. Animal Behaviour. V. 180. 209e217. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.08.017>

Satoh S. 2021. First report of maternal interference behaviour towards sibling aggression in the shell-brooding cichlid *Lamprologus ornatipinnis* (Cichlidae) // J. Ichthyology. V. 61. № 6. P. 992–996. <https://doi.org/10.1134/s003294522106014x>

Saunders C.J., Silver W.L. 2016. Anatomy and physiology of chemesthesis // Chemesthesis: chemical touch in food and eating. S.T.McDonald, D.A.Bolliet and J.E.Hayes (eds.). John Wiley and Sons Publ. P. 77–91.

Schutz F. 1956. Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion bei Fischen und deren verbreitung // Z. vergl. physiol. V. 38. P. 84–135. <https://doi.org/10.1007/BF00338623>

Searcy W.A., Nowicki S. 2005. The evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems. Princeton, NJ: Princeton University Press. 270 p.

Selset R., Døving K.B. 1980. Behavior of mature anadromous char (*Salmo alpinus* L.) towards odorants produced by smolts of their own population // Acta Physiologica Scandinavica. V. 108. P. 113–122.

Serrano R.M., Lopes O., Hubbard P.C., Abraújo J., Canário A.V.M., Barata E.N. 2008. Seasonal cell differentiation and olfactory potency of secretions by the anal glands of male peacock blenny *Salaria pavo* // J. Fish Biol. V. 73. № 7. P. 1790–1798. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02025.x>

Shoji T., Yamamoto Y., Nishikawa D., Kurihara K., Ueda H. 2003. Amino acids in stream water are essential for salmon homing migration // Fish Physiol. Biochem. V. 28. № 1–4. P. 249–251.

Siefkes M.J., Scott A.P., Zielinski B., Yun S.-S., Li W. 2003. Male sea lampreys, *Petromyzon marinus* L., excrete a sex pheromone from gill epithelia // Biol. Reprod. V. 69. P. 125–132.

Silver W.L., Finger T.E. 1984. Electrophysiological examination of a non-olfactory, non-gustatory chemosense in the searobin, *Prionotus carolinus* // J. Comp. Physiol. V. 154. P. 167–174. <https://doi.org/10.1007/BF00604982>.

Smith R.J.F. 1976. Seasonal loss of alarm substance cells in North American cyprinoid fishes and its relation to abrasive spawning behavior // Can. J. Zool. V. 54. P. 1172–1182.

Solomon D.J. 1977. A review of chemical communication in freshwater fish // J. Fish Biol. V. 11. P. 363–376.

Sorensen P.W., Baker C. 2015. Species-specific pheromones and their roles in shoaling, migration, and reproduction: a critical review and synthesis // In: Fish pheromones and related cues, 1st edition. P.W. Sorensen, B.D. Wisenden (eds.). Wiley-Blackwell Press, Hoboken. P. 11–32.

Sorensen P.W., Fine J.M., Dvornikovs V., Jeffrey C.S., Shao F., Wang J., Vrieze L.A., Anderson K.R., Hoyer T.R. 2005. Mixture of new sulfated steroids functions as a migratory pheromone in the sea lamprey // *Nature Chem. Biol.* V. 1. P. 324–328. <https://doi.org/10.1038/nchembio739>

Sorensen P.W., Hoyer T.R. 2007. A critical review of the discovery and application of a migratory pheromone in an invasive fish, the sea lamprey, *Petromyzon marinus* L. // *J. Fish Biol.* V. 71 (Suppl. D). P. 100–114. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01681.x>

Sorensen P.W., Levesque H.L. 2024. Hormonal pheromones: actions of hormones and their metabolites outside the body // *Encyclopedia of Fish Physiology.* V. 1. P. 315–333.

Stabell O.B. 1987. Intraspecific pheromone discrimination and substrate marking by Atlantic salmon parr // *J. Chem. Ecol.* V. 13. P. 1625–1643.

Stabell O.B. 1992. Olfactory control of homing behavior in salmonids // In: *Fish chemoreception.* T.J. Hara (ed.). London: Chapman & Hall. P. 249–270.

Stabell O.B., Faeravaag A.C., Tuvikene A. 2010. Challenging fear: chemical alarm signals are not causing morphology changes in crucian carp (*Carassius carassius*) // *Environ. Biol. Fish.* V. 89. P. 151–160. <https://doi.org/10.1007/s10641-010-9707-9>

Stabell O.B., Lwin M.S. 1997. Predator-induced phenotypic changes in crucian carp are caused by chemical signals from conspecifics // *Environ. Biol. Fish.* V. 49. P. 145–149.

Stacey N., Chojnacki A., Narayanan A., Cole T., Murphy C. 2003. Hormonally derived sex pheromones in fish: exogenous cues and signals from gonad to brain // *Can. J. Physiol. Pharmacol.* V. 81. P. 329–341. <https://doi.org/10.1139/Y03-024>

Steck N., Wedekind C., Milinski M. 1999. No sibling odor preference in juvenile three-spined sticklebacks // *Behav. Ecol.* V. 10. P. 493–497.

Suboski M.D., Bain S., Carty A.E., McQuoid L.M., Seelen M.I., Seifert M. 1990. Alarm reaction in acquisition and social transition of stimulated-predator recognition by zebra danio fish (*Brachydanio rerio*) // *Journal of comparative Psychology.* V. 104. P. 101–112.

Sweatman H.P.A. 1988. Field evidence that settling coral reef fish larvae detect resident fishes using dissolved chemical cues // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 124. P. 163–174.

Thünken T., Waltschyk N., Bakker T.C., Kullmann H. 2009. Olfactory self-recognition in a cichlid fish // *Animal Cognition.* V. 12. P. 717–724. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0231-2>

Tierney K.B., Pyle G.G. 2023. Is salmonid migration at risk from chemical information disruption? // *Aquaculture and Fisheries*. V. 9. № 3. P. 378–387. <https://doi.org/10.1016/j.aaf.2023.05.009>

Tigert L.R., Hubbard P.C., Porteus C.S. 2025. Effects of hypoxia on the olfactory sensitivity of gilt-head seabream (*Sparus aurata*) // *J. Exp. Biol.* V. 228, article jeb249771. <https://doi.org/10.1242/jeb.249771>

Todd J.H. 1971. The chemical languages in fishes // *Sci. Am.* V. 224. P. 98–108.

Todd J.H., Atema J., Bardach J.E. 1967. Chemical communication in social behaviour of a fish – yellow bullhead (*Ictalurus natalis*) // *Science*. V. 158. № 3801. P. 672–673. <https://doi.org/10.1126/science.158.3801.672>

Tollrian R., Heibl C. 2004. Phenotypic plasticity in pigmentation in *Daphnia* induced by UV radiation and fish kairomones // *Function. Ecol.* V. 18. P. 497–502. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00870.x>

Trott L.B. 1969. Contributions to the biology of carapid fishes (Paracanthopterygii: Gadiformes) // *Univ. Calif. Publ. Zool.* V. 88. P. 1–39.

Tucker D., Suzuki N. 1972. Olfactory responses to Schreckstoff of catfish // In: *Olfaction and Taste V.*, ed. D. Schneider, Stuttgart: Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, MBH. P. 121–127.

Turner A.M., Montgomery S.L. 2003. Spatial and temporal scales of predator avoidance: experiments with fish and snails // *Ecology*. V. 84. № 3. P. 616–622. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0616:SATSOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0616:SATSOP]2.0.CO;2).

Van Havre N., FitzGerald G.J. 1988. Shoaling and kin recognition in the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) // *Biol. Behav.* V. 13. P. 190–201.

Van Meter V.B., Ache B.W. 1974. Host location by the pearlfish *Carapus bermudensis* // *Mar. Biol.* V. 26. P. 379–383.

Von Elert E., Pohnert G. 2000. Predator specificity of kairomones in diel vertical migration of *Daphnia*: a chemical approach // *Oikos*. V. 88. № 1. P. 119–128. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880114.x>

von Frisch K. 1938. Zur Psychologie des Fisch-Schwarmes // *Naturwissenschaften*. V. 26. P. 601–606.

von Frisch K. 1941a. Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung // *Z. vergl. physiol.* V. 29. P. 46–145.

von Frisch K. 1941b. Die Bedeutung der Geruchsinnes im Leben des Fische // *Naturwissenschaften*. V. 29. № 22/23. P. 321–333.

Vrieze L.A., Sorensen P.W. 2001. Laboratory assessment of the role of a larval pheromone and natural stream odor in spawning stream localization by migratory sea lamprey // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* V. 58. P. 2374–2385.

Ward A.J.W. 2015. Intraspecific social recognition in fishes via chemical cues // In: *Fish pheromones and related cues*, 1st edition. P. W. Sorensen, B. D. Wisenden (eds.). Wiley-Blackwell Press, Hoboken. P. 113–130.

Ward A.J.W., Hart P.J.B., Krause J. 2004. The effects of habitat- and diet-based cues on association preferences in three-spined sticklebacks // *Behav. Ecol.* V. 15. P. 925–929.

Weiss L. 2019. Sensory ecology of predator-induced phenotypic plasticity // *Frontiers in Behav. Neurosci.* V. 12, article 330. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2018.00330>

Weiss L., Laforsch C., Tollrian R. 2012. The taste of predation and the defences of prey // In: *Chemical ecology in aquatic systems*. C. Brönmark, L.-A. Hansson (eds.). New York: Oxford University Press. P. 111–126.

Weitzman S.H., Fink S.V. 1985. *Xenobryconin* phylogeny and putative pheromone pumps in Glandulocaudine fishes (Teleostei: Characidae) // *Smithson. Contrib. Zool.* V. 421. P. 1–121.

Weitzman S.H., Menezes N., Weitzman M.J. 1988. Phylogenetic biogeography of the Glandulocaudini (Teleostei: Characiformes, Characidae) with comments on the distributions of other freshwater fish in eastern and southeastern Brazil // In: *Neotropical distribution patterns: proceedings of a 1987 workshop*, W. R. Heyer and P. E. Vanzolini (eds.). Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciencias. P. 379–427.

Weitzman S.H., Menezes N.A., Evers H.-G., Burns J.R. 2005. Putative relationships among inseminating and externally fertilizing characids, with a description of a new genus and species of Brazilian inseminating fish bearing an anal-fin gland in males (Characiformes: Characidae) // *Neotropical Ichthyology*. V. 3. № 3. P. 329–360. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252005000300002>

Whitear M. 1992. Solitary chemosensory cells // In: *Fish chemoreception*. T/J/ Yara (ed.). London: Chapman & Hall. P. 102–125.

Whitear M., Kotrschal K. 1988. The chemosensory anterior dorsal fin in rocklings (*Gaidropsarus* and *Ciliata*. Teleostei. Gadidae): activity. fine structure and innervation // *J. Zool. Lond.* V. 216. P. 339–366.

Win T. 2000. Isolation and structural identification of an alarm pheromone from the giant danio *Danio malabaricus* (Cyprinidae, Ostariophysi, Pisces). Doktors der Naturwissenschaften thesis. Carl-von-Ossietzky Universität, Oldenburg. 132 p.

Winberg S., Olsen K.H. 1992. The influence of rearing conditions on the sibling odor preference of juvenile arctic charr, *Salvelinus alpinus* L. // *Animal Behav.* V. 44. P. 157–164.

Wisby W.J., Hasler A.D. 1954. Effect of olfactory occlusion on migrating silver salmon (*O. kisutch*) // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 11. № 4. P. 472–478.

Wisenden B.D. 2003. Chemically mediated strategies to counter predation // In: *Sensory processing in aquatic environments*. S.P. Collin & N.J. Marshall (eds.). New York: Springer. P. 236–251.

Wisenden B.D. 2015. Chemical cues that indicate risk of predation // In: *Fish pheromones and related cues*. P.W. Sorensen, B.D. Wisenden (eds.). Wiley-Blackwell Press, Hoboken. P. 131–148.

Wisenden B.D., Stacey N.E. 2005. Fish semiochemicals and the network concept // In: *Animal communication networks*. P.K. McGregor (ed.). London: Cambridge University Press. P. 540–567.

Wrede W.L. 1932. Versuche über den Artduft der Elritzen. *Z. vergl. Physiol.* V. 17. P. 510–519.

Wright K.J., Higgs D.M., Belanger A.J., Leis J.M. 2008. Auditory and olfactory abilities of larvae of the Indo-Pacific coral trout *Plectropomus leopardus* (Lacepede) at settlement // *J. Fish Biol.* V. 72. P. 2543–2556.

Wyatt T.D. 2009. Fifty years of pheromones // *Nature*. V. 457. P. 262–263.

Wyatt T.D. 2014. *Pheromones and animal behavior: chemical signals and signatures*. 2nd edition. Cambridge University Press. 426 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139030748>

Zimmer R.K., Butman C.A. 2000. Chemical signaling processes in the marine environment // *Biol. Bull.* V. 198. P. 168–187.

CONTENTS

PREFACE	5
Chapter 1. INTRODUCTION	7
1.1. Diversity of fishes	7
1.2. Communication: terms and concepts	8
1.3. Structure of sensory systems	11
1.4. Classification of chemical signals	12
Chapter 2. OLFACTORY COMMUNICATION	14
2.1. Olfactory system	15
2.1.1. Olfactory organ	15
2.1.2. Functional characteristics	19
2.2. Reproductive behavior	21
2.2.1. Goldfish	22
2.2.2. Tilapia and other cichlid fish	26
2.2.3. North African catfish	28
2.2.4. Gourami	28
2.2.5. Deep-sea anglerfishes	29
2.2.6. Scent glands in fish	32
2.2.7. Species specificity of sex pheromones	35
2.2.8. Diversity of sex pheromones effects	36
2.3. Parental behavior	38
2.4. Defensive behavior	40
2.4.1. Alarm pheromone	41
2.4.2. Stress pheromone	51
2.4.3. Alarm kairomones	51
2.4.3.1. Fishes	52
2.4.3.2. Other animals	55
2.5. Social behavior	57
2.5.1. Species-specific odor	57
2.5.2. Population-specific odor	60
2.5.3. Sibling-specific odor	60
2.5.4. Individual-specific and group-specific odors	61

2.6. Migration and settlement	64
2.6.1. Pheromone hypothesis for homing	66
2.6.2. Sea lamprey	67
2.6.3. Juveniles of coral fish	69
2.7. Territorial behavior	74
2.8. Chemocommunication between fish and other animals	75
2.8.1. Fish reactions to animal odors	75
2.8.1.1. Food odors	76
2.8.2. Animal reactions to fish odors	80
2.8.2.1. Avoidance	81
2.8.2.2. Attraction	87
2.8.2.3. Near-water animals	87
2.8.2.4. Innateness of releaser responses	89
2.8.2.5. Primer responses	89
2.8.2.5.1. Morphology	90
2.8.2.5.2. Reproductive potence	92
2.8.2.5.3. Sensory capabilities	93
Chapter 3. NON-OLFACTORY CHEMOCOMMUNICATION	95
3.1. Chemesthesis	96
3.2. Common chemical sense	97
3.2.1. Solitary chemosensory cells	97
3.2.2. Purpose of the common chemical sense	100
3.2.2.1. Sea robins	101
3.2.2.2. Rocklings	102
3.2.2.3. Lamprey	106
Chapter 4. EXTERNAL FACTORS AND FISH CONDITIONS	107
4.1. Pollutants	108
Chapter 5. NATURE OF CHEMICAL SIGNALS	111
Chapter 6. EVOLUTION OF CHEMOCOMMUNICATION	114
Chapter 7. RECOMMENDED LITERATURE	117
Chapter 8. REFERENCES	119

Александр КАСУМЯН

ХЕМОКОММУНИКАЦИЯ РЫБ

ОБЩЕНИЕ С ПОМОЩЬЮ ДИСТАНТНЫХ ХИМИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ

Пособие для студентов

Подписано в печать 18.02.2026. Формат 60x84/16.
Усл. печ. л. 8,37. Печать офсетная. Бумага офсетная.
Тираж 150 экз. Заказ 26-00558

Издатель ООО «КОНСТАНТА»
308519, Белгородская обл., Белгородский р-н,
пос. Северный, ул. Берёзовая, 1/12
Тел./факс (4722) 300-720, www.konstanta-print.ru

Отпечатано в ООО «КОНСТАНТА»
308519, Белгородская обл., Белгородский р-н,
пос. Северный, ул. Берёзовая, 1/12.
Тел./факс (4722) 300-720, www.konstanta-print.ru



Касумян Александр Ованесович окончил биологический факультет (1973) и аспирантуру (1976) Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Доктор биологических наук (1995). С 1977 года работает на кафедре ихтиологии биологического факультета МГУ, с 1995 – в должности профессора, с 2020 – заведующего кафедрой.

Область интересов: сенсорные системы, поведение и коммуникации рыб.

Лауреат Премии «Международной академической издательской компании «НАУКА» за лучшую публикацию в издаваемых ею журналах (1998, 2005, 2011, 2014) и Премии благотворительного научного фонда имени академика В.Е. Соколова (2004), «Заслуженный профессор Московского университета». Автор более 475 публикаций, включая 15 монографий и учебных пособий.
