

Г. А. МАЛЮКИНА, Г. В. ДЕВИЦЫНА, Е. А. МАРУСОВ

ИССЛЕДОВАНИЕ ОБОНЯНИЯ РЫБ ОЗЕРА СЕВАН

Многочисленные анатомо-морфологические и физиологические данные свидетельствуют о высоком развитии и большом функциональном значении обоняния в жизни рыб. Обладая чрезвычайно высокой чувствительностью и медленной адаптацией к запахам, обонятельная система приобретает у многих рыб значительную роль в осуществлении важнейших поведенческих реакций (пищевых, оборонительных, стайных и др.). Примером высокого развития обонятельной способности являются проходные лососевые рыбы, у которых в определенные периоды их жизни орган обоняния становится решающим рецептором [7].

В связи с этим представляло интерес исследовать обоняние форелей—представителей сем. Salmonidae, являющихся эндемиками озера Севан, и сравнить их с другими рыбами, обитающими в этом озере. Рядом исследователей было показано, что раздражение зрительной, слуховой, тактильной систем, а также рецепторов внутренних органов вызывает у рыб изменения в сердечной деятельности [1, 2, 10—13, 15, 17].

Обонятельная способность подопытных рыб исследовалась нами путем регистрации рефлекторных изменений ритма сердцебиений в ответ на стимуляцию органа запахом. С этой целью производилось отведение электрокардиограммы, для чего в тело рыбы, позади жаберных крышек, вводились два электрода; сигнал записывался на электрокардиографе ЭКПСЧ-3. Работа проводилась на рыбах, фиксированных в специальном станке; ряд опытов был поставлен на свободноплавающих особях. Использовались рыбы 4-х видов: форель (*Salmo ischchan* Kessl.), сиг (*Coregonus lavaretus* Ludoga P.), храмуля (*Varicorhinus capoeta sevangi* (F.)) и усач (*Barbus goktschaicus* Kessl.)—всего 83 рыбы. Опыты проводились в июне—июле 1968 и мае—июле 1969 гг. на Карчапюрском рыбозаводе.

Для раздражения органа обоняния применялись натуральные раздражители: экстракты корма, кожи, мышц, внутренних органов и икры. Для мигрирующей на нерест форели, кроме того, применялись вода родной реки и других водоемов, настой молока и разведенная водой (1 : 200) полостная жидкость самок, смыв с рук человека (запах млекопитающих). Из химических веществ использовались: водный раствор ванилина, уксусной кислоты, диметил- и триэтиламина.

Подача раздражителя осуществлялась двумя способами: в большинстве опытов он подавался на фоне постоянной перфузии обонятельного мешка, а в ряде случаев—вводился из пипетки непосредственно в ноздрю. В опытах на плавающей рыбе пахучие вещества подавались в бассейн через трубку, когда рыба находилась в непосредственной близости от нее.

В тех случаях, когда изменений ритма сердечных сокращений на тот или иной запах не наблюдалось, вопрос о способности воспринимать этот запах решался с помощью сочетания описанных условий опыта с выработкой оборонительного условного рефлекса.

Условным раздражителем при этом служил исследуемый запах, а безусловным—легкий удар электрическим током, производимый с помощью электростимулятора ЭСЛ-1 и двух погруженных в воду электродов. Обычно рыбе давалось 2—3 импульса напряжением в 4—6 в и длительностью 5—10 мсек.

Электрокардиограмма (ЭКГ) подопытных рыб имела форму, характерную для всех позвоночных животных. Отличительным свойством ее была высокая спонтанная вариабельность зубцов по амплитуде и полярности. Так, зубец «Р», отражающий проведение возбуждения по предсердиям, не всегда был электроположительным, а иногда в ходе опыта менял свою полярность и величину, что, можно полагать, связано со смещением водителя ритма. (рис. 1а, б). Наиболее лабильным был QRS-комплекс, который мог многократно изменяться во время опыта за относительно короткий промежуток (рис. 1 в, г), что указывает на отсутствие у рыб строго закрепленной хронотопографии распространения возбуждения в желудочке [3]. У форели в ряде случаев наблюдалась блокада атриовентрикулярной передачи, о чем свидетельствовало выпадение QRS-комплекса через одно сокращение (рис. 1 д). У других видов подопытных рыб этого явления не наблюдалось. Зубец «Т», как правило, изменялся только по амплитуде; у некоторых экземпляров наблюдалась смена полярности (рис. 1 в, г). Особенно ярко выражены эти изменения были в ЭКГ усача.

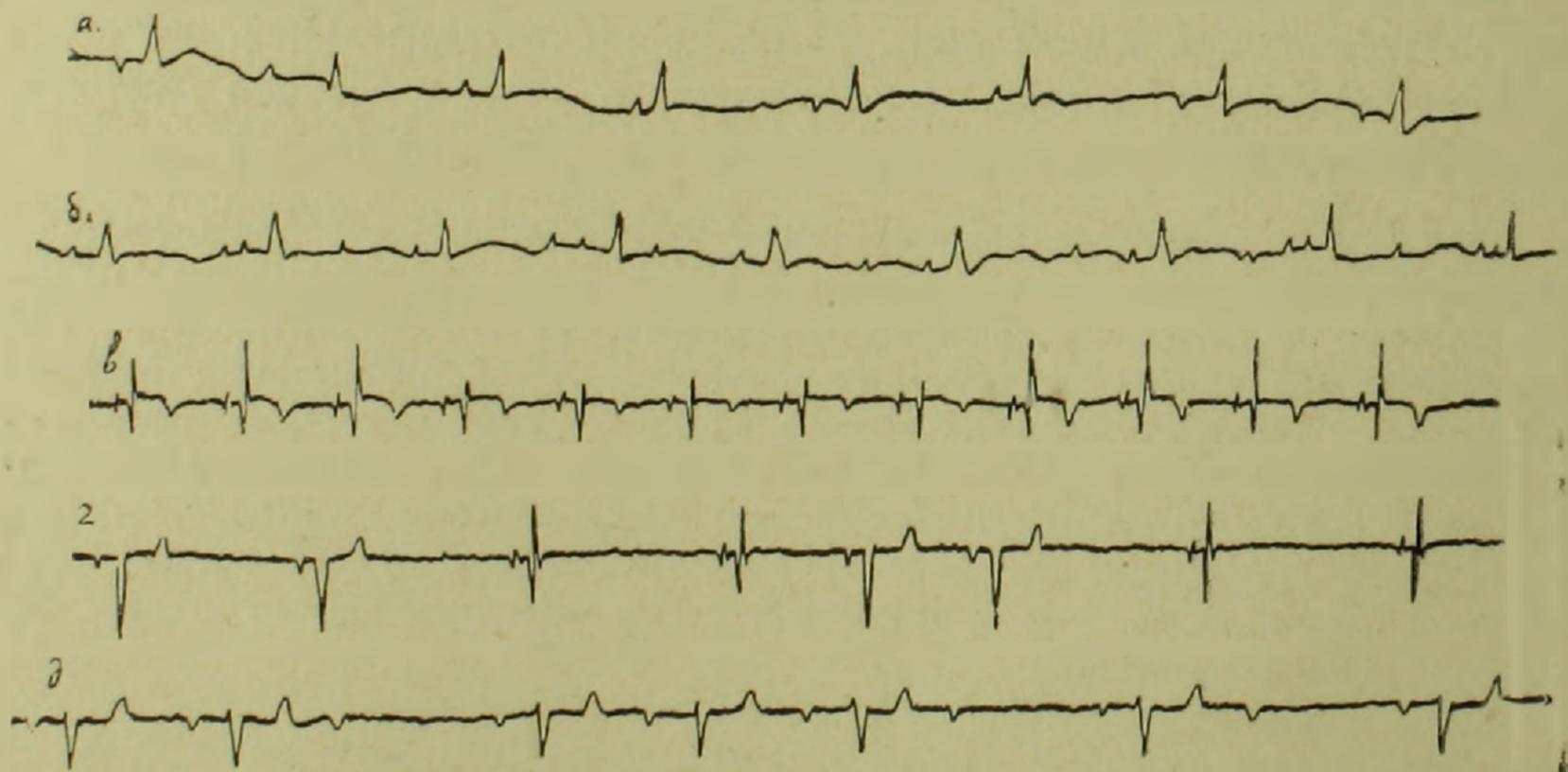


Рис. 1. Изменение ЭКГ у рыб в ходе опыта: а, б — изменение зубца «Р» (храмуля № 7); в, г — изменение QRS — комплекса и зубца «Т» (форель № 17); д — выпадение QRS — комплекса (форель № 1).

Анализ полученных данных показал, что индивидуальные вариации в электрической картине сердечной деятельности настолько значительны, что нет оснований говорить о видовых особенностях ЭКГ у рыб.

Регистрация ЭКГ позволила выявить особенности ритма сердечной деятельности подопытных рыб. У отдельных особей мигрирующей на нерест форели он колебался в пределах 30—130 уд/мин, наиболее часто—70—90 уд/мин. У озерной форели—20—50 уд/мин; у храмули—20—60

уд/мин (у большинства особей 50 уд/мин); у усачей—60 уд/мин; у сига ритм колеблется в пределах 36—102 уд/мин.

Было замечено, что у рыб, находящихся в плохом функциональном состоянии (больные, пораженные сапролегнией), частота сердцебиений была в 3—4 раза ниже, чем у здоровых особей. Следует отметить, однако, что несмотря на значительные индивидуальные вариации в ритме, у каждой особи он был относительно стабильным. Опыты ставились только на тех рыбах, у которых изменения ритма не превышали 10%.

Реакция на раздражение обонятельного рецептора запахом у всех рыб выражалась однотипно—торможением сердечной деятельности. При этом обычно величина интервала между двумя сокращениями возрастала в 1,5—2 раза. При увеличении силы стимула тормозной эффект усиливался (рис. 2).

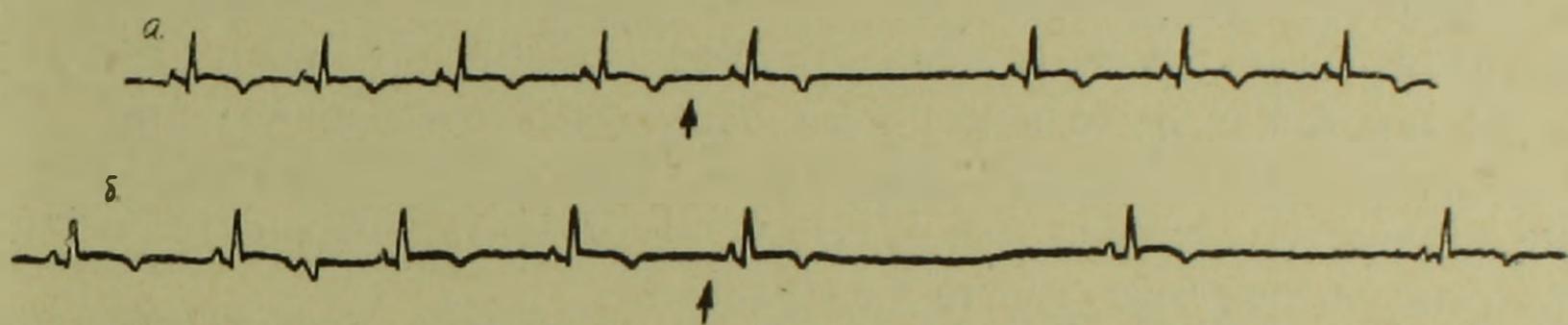


Рис. 2. Реакции рыб на запахи: а — реакция форели на раствор уксусной кислоты ($1,66 \cdot 10^{-4}$ М); б — реакция форели на раствор уксусной кислоты ($1,66 \cdot 10^{-3}$ М).

С целью выявить наиболее эффективные запахи среды обитания для обонятельного рецептора подопытных рыб в качестве стимулов был применен ряд натуральных раздражителей. Для форели такими раздражителями, вызывающими четкое изменение сердечного ритма, явились экстракты различных тканей животного происхождения (мышцы, икра храмули и усача, внутренние органы), а также экстракты кожи рыб (форели, храмули, усача). Наиболее сильное воздействие оказывали экстракты кожи рыб своего вида, что, по-видимому, связано с наличием в ней определенных веществ, обуславливающих запах вида.

С целью выявить участие обоняния в нерестовых миграциях форели были проведены опыты, где в качестве раздражителей применялись настой молока и полостная жидкость самок (разведение 1:200), а также вода реки, куда форель шла на нерест, вода родника, питающего инкубатор рыбоводного завода, и вода ручья, в котором нет своего нерестового стада форели.

Раздражение органа обоняния водой родной реки вызывало почти у половины исследованных рыб четкие кратковременные изменения сердечного ритма. На воду инкубатора и соседнего с рекой ручья они не реагировали. Около 20% рыб дали четкий эффект на воду инкубатора, тогда как на воду реки реакции не было. На воду ручья не ответила ни одна из подопытных рыб.

Полученные данные позволяют предположить, что нерестовое стадо форели состоит как из рыб, выросших в реке, так и в выростных бассейнах рыбоводного завода, питающихся той же водой, что и инкубатор, где молодь содержится в течение 2—3-х месяцев после выклева. В связи с

этим можно думать, что запечатление запаха родного водоема происходит в течение первых месяцев развития. Отдельные случаи поимки взрослых форелей в миграционный период в канаве со сточной водой из инкубатора и выростных бассейнов подтверждают это предположение.

Опыты, в которых в качестве раздражителя применялись настоя молока и разведенная водой полостная жидкость самок, показали, что в период нерестовой миграции форель обладает высокой чувствительностью к этим запахам, приносимым из верховий реки, где идет нерест. Четкие реакции, возникающие в ответ на эти запахи, позволяют полагать, что они имеют определенное сигнальное значение для идущей на нерест рыбы.

Как было установлено рядом исследователей [5, 8, 9], запах кожи млекопитающих, и в частности смыв с рук человека, обладают репеллентным действием на лососей рода *Oncochynchus*. Для севанской форели этот запах также оказался достаточно эффективным раздражителем, хотя реакции имели место менее чем у половины исследованных рыб.

Кроме натуральных раздражителей, нами использовались некоторые химические органические вещества, что позволило сравнить рыб по их пороговой чувствительности к одорантам.

Наиболее стабильную и четкую реакцию, наблюдавшуюся у подавляющего большинства форелей, вызывал 0,1% раствор уксусной кислоты. Следует, однако, отметить, что этот раздражитель, часто применяемый исследователями для стимуляции органа обоняния [4, 5, 6], кроме возбуждения обонятельных рецепторов, оказывает, по-видимому, и определенное раздражающее воздействие на слизистую носовой полости. Об этом свидетельствуют полученные нами данные при многократной стимуляции органа. Так, было установлено, что повторные раздражения, наносимые с интервалом в 30 сек и 10 сек, вызывают усиление реакции, которая сопровождается мышечными движениями животного.

У мигрирующей на нерест форели порог к уксусной кислоте был самым низким из всех исследованных рыб—0,001% или $1,6 \times 10^{-4}$ М (эта концентрация вызывала реакцию только у нескольких особей). Озерная форма форели проявила к этому раздражителю в 10 раз меньшую чувствительность.

У подопытных рыб были зарегистрированы реакции на ванилин, диметиламин и триэтиламин, однако эти запахи оказались эффективными только для самцов. Самки форели на эти вещества не реагировали. Отсутствовали реакции на все раздражители и у больных рыб (при значительных поражениях сапролегнией).

Все применяемые раздражители—как натуральные, так и химические вещества—вызывали эффект, как правило, не у всех особей. Это могло быть связано с индивидуальными различиями в чувствительности рецептора или в степени тонуса *n. vagi* [15], возбуждением которого обуславливается регистрируемая нами реакция.

Чтобы выявить, способны ли особи, не проявляющие реакции на запахи, воспринимать и различать последние, у них вырабатывались услов-

Т а б л и ц а

	Молоки, 1:200	Полостная жид- кость самок фо- рели, 1:200	Вода родной реки	Смыв с рук	Экстракт икры			Экстракты внут- ренних органов	Экстракты мышц	Экстракт кожи				Экстракт гамма- руса	Уксусная кислота	Ванилин	Диметиламин	Триэтиламин
					храмули	усача	сига			храмули	сига	форели	усача					
Форель	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Храмуля					+	+				+								
Сиг											+							
Усач					+	+	+			-				+	+			

ные оборонительные рефлексy на одно из запаховых веществ; другое применялось в качестве дифференцировочного агента. В качестве раздражителей использовались следующие пары веществ: ванилин и триэтиламин, диметиламин и триэтиламин, вода инкубатора и вода реки. Условный рефлекс вырабатывался за 10—15 сочетаний запаха с электрическим током, а различение наступало после 20—30 применений дифференцировочного раздражителя. Изменения сердечного ритма—сердечный компонент условного рефлекса—теперь уже были выражены без исключения всегда значительно сильнее, чем у особей, реагирующих на этот раздражитель без обучения. Реакции на дифференцировочный стимул практически отсутствовали (рис. 3).

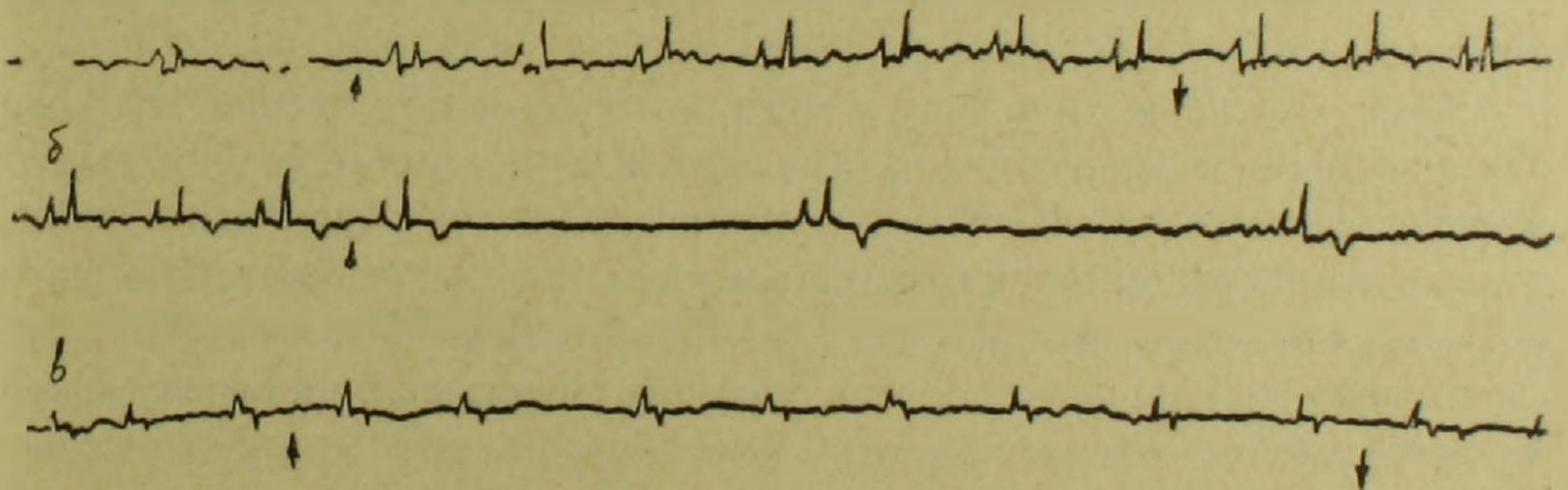


Рис. 3. Различие запахов воды двух водоемов (форель № 34): а — отсутствие реакции на воду инкубатора до выработки условного рефлекса; б — реакция на воду инкубатора после выработки условного рефлекса; в — дифференцирование запаха воды другого водоема.

Таким образом, опыты с выработкой условных рефлексов показали, что рыбы, у которых в норме реакции изменения сердечного ритма на запахи отсутствуют, способны воспринимать и различать как химические вещества, так и близкие натуральные запахи.

Храмуля, как форель, реагировала торможением сердечного ритма в ответ на запахи. Из всех применяемых натуральных раздражителей наиболее эффективными оказались экстракты кожи рыб и икры своего вида (рис. 4). Можно полагать, что реакция на экстракт кожи обусловлена присутствием в ней так называемых «веществ испуга»—обонятельно-активных репеллентов, наличие которых характерно для рыб сем. Сурги-

nidae [14]. Значительные реакции на экстракт икры, а также то обстоятельство, что опыты проводились в период нереста, позволяют предполагать участие обонятельной рецепции в нерестовом поведении храмули.

Раздражение органа обоняния раствором уксусной кислоты в концентрации 0,1% вызывало четкие реакции почти у всех подопытных рыб, за исключением особи, зараженной лигулезом, у которой полностью отсутствовал ответ на все концентрации этого раздражителя. Пороговой для храмули была концентрация 0,01%, которая на порядок превышала порог у мигрирующей форели. Раствор ванилина (0,1 г/л) также вызывал стабильные реакции. Учитывая это обстоятельство, а также то, что этот раздражитель является чисто ольфакторным, мы попытались выявить, как скоро происходит утомление рецептора. Опыты показали, что много-

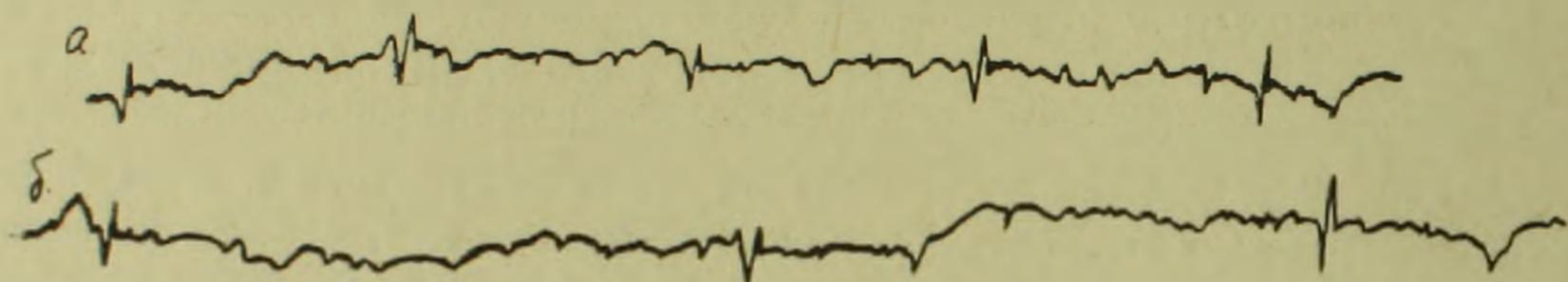


Рис. 4. Реакция храмули на экстракт икры своего вида (храмуля № 2): а — ритм сердцебиений в норме; б — реакция на раздражение.

кратная повторная стимуляция даже через короткие интервалы времени не вызывала сколько-нибудь заметной тенденции к снижению интенсивности реакции.

Диметил- и триэтиламины не вызывали ответа ни у одной из подопытных рыб.

Сиги, в отличие от форели и храмули, очень плохо переносили условия опыта. Ритм сердцебиений у них оказался наименее стабильным из всех подопытных рыб. В связи с этим раздражители давались в период относительной его стабилизации. Надежные реакции наблюдались на те же натуральные запахи, что и у храмули — экстракты кожи и икры рыб своего вида. Можно полагать, что чувствительность сигов к запаху своего вида связана с особенностью этих рыб образовывать во время питания значительные скопления. В связи с этим не только запах корма, но и запах особей данного вида может являться сигнальным пищевым раздражителем.

Усачи — рыбы, обладающие наиболее стабильным ритмом сердцебиений, на фоне которого даже незначительные рефлекторные изменения сердечного ритма четко выражены. Для этих рыб наиболее эффективными оказались пищевые запахи — экстракты гаммаруса и икры рыб разных видов. Экстракты кожи рыб своего вида также оказывали значительное воздействие, что, как отмечалось выше, по-видимому, связано с наличием физиологически активных веществ регеллентного действия в коже карповых рыб. Вероятно, роль органа обоняния у усача сводится к участию в пищевых и, может быть, также и оборонительных реакциях.

Минимальная воспринимаемая концентрация уксусной кислоты составляла 0,2%, повышение ее вызывало усиление эффекта.

Действие растворов уксусной кислоты и экстрактов пищевых объектов (гаммарус, икра сига) на вкусовые рецепторы усиков также вызвало рефлекторное изменение ритма сердцебиений (рис. 5).

Таким образом, обонятельная рецепция у всех видов рыб озера Севан обладает высокой чувствительностью к целому ряду естественных запахов, что свидетельствует об определенной роли этой сенсорной системы в различных аспектах поведения этих рыб.

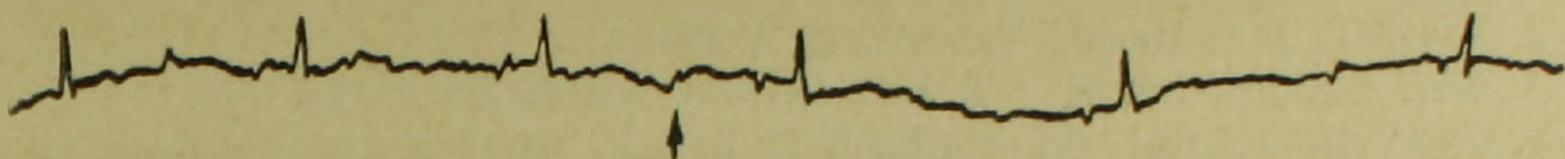


Рис. 5. Реакция усача при действии экстракта гаммаруса на вкусовые рецепторы усиков.

Вместе с тем опыты позволили выявить различия в чувствительности обоняния рыб разных видов, а также половые и сезонные различия. Наиболее развитым обонянием обладает форель, у которой этот вид рецепции участвует в обеспечении пищевых оборонительных и миграционных поведенческих реакций.

Севанская гидробиологическая станция
АН АрмССР

Поступило 28.I 1971 г.

Գ. Ա. ՄԱՆՈՒԿԻՆԱ, Գ. Վ. ԴԵՎԻՑԻՆԱ, Ե. Ա. ՄԱՐՈՒՍՈՎ

ՍԵՎԱՆԱ ԼՃԻ ՉԿՆԵՐԻ ՀՈՏԱՈՒԹՅԱՆ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Սևանա լճի ձկների հոտառական զգայնությունը՝ դեպի տարբեր գրգռիչները ուսումնասիրվել են նրանց սրտաբախման ռիթմի ռեֆլեքտորային փոփոխություններն արձանագրելու միջոցով:

Ուսումնասիրությունները պարզել են, որ զանազան հոտ արձակող նյութերի նկատմամբ ամենից առավել զգայուն է իշխանը, որը կարողանում է տարբերել մայրենի գետի (որտեղ ինքն է ծնվել կամ զարգացել) ջուրը հարևան գետի և աղբյուրների ջրերից, «մաքուր» ջուրը՝ ձեռք թաթախած ջրից, իր տեսակի ձկների սերմնահեղուկի կամ էգերի խոռոչահյութի 1:200 լուծույթը, կողակի և բեղուի ձկնկիթի, ներքին օրգանների, մաշկի մզվացքները և այլն: Առավել սուր է ձվադրման գնացող իշխանի հոտառությունը (նշում է բացախաթթվի 0,001 տոկոսային լուծույթի առկայությունը):

Քացախաթթվի նկատմամբ՝ կողակի հոտառությունը շուրջ 10, իսկ բեղուիներ՝ 20 անգամ թույլ և զգայուն է ավելի քիչ գրգռիչների նկատմամբ:

Դժվար է եղել սիգի հոտառության ուսումնասիրությունը նրա սրտաբախման ռիթմի անկայունության պատճառով:

Պարզվել է, որ Սևանա լճի ձկների հոտառության սրությունը տարբերվում է ըստ ձկների տեսակների, նրանց սեռի, ինչպես նաև տարվա եղանակի:

Հոդվածում ցույց է տրված հոտառության դերը ձկների շվային, կերակրային և պաշտպանողական վարքի մեջ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Кулаев Б. С. Бюлл. эксперим. биол. и мед., 44, 7, 1958.
2. Родионов Н. М. Бюлл. эксперим. биол. и мед., 48, 6, 7, 1959.
3. Удельнов М. Г. Нервная регуляция сердца. Изд. МГУ, 1961.
4. Boudreau J. C. Japan J. Physiol., 12, 3, 1962.
5. Brett J. R., McKinnon D. J. Fish. Res. Bd. Canada, 11, 3, 1954.
6. Glaser D. Z. Vergl. Physiol., 52, 1, 1966.
7. Hasler A. D. Underwater guideposts. Homing of salmon. Univ. of Wisconsin Press, 1966.
8. Idler D. R., Fagerlund U. H., Mayoh E. J. Gen. Physiol., 39, 889, 1956.
9. Idler D. R., McBride J. R., Jonas R. E., Tomlinson N. Canad. J. Biochem. Physiol. 39, 10, 1961.
10. Kish B. Exp. Med. and Surg., 6, 1, 1948.
11. Labat R., Peyraud P., Serfaty A. J. Physiol., Paris, 54, 591—598, 1962.
12. Lutz Br. B. Biol. Bull., 59, 170—178, 1930.
13. Otts L. S., Cerf J. A., Thomas G. J. Science, 126, 262—264, 1957.
14. Pfeiffer W. Experientia, 19, 3, 1963.
15. Randall D. J. Physiol. Zool., 39, 185—192, 1966.
16. Randall D. J. Amer. Zoologist, 8, 179—189, 1968.
17. Serfaty A., Labat R. Hydrobiologia, 16, 347—363, 1960.