

УДК 597.3

РЕКОНСТРУКЦИЯ ПАТТЕРНОВ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ РАЗРЯДОВ И МЕХАНИЗМЫ ЭЛЕКТРОГЕНЕРАЦИИ У АФРИКАНСКОГО КЛАРИЕВОГО СОМА *CLARIAS GARIEPINUS* (CLARIIDAE, SILURIFORMES)

© 2021 г. А. А. Орлов^{1,*}, В. М. Ольшанский¹, В. Д. Барон¹

Представлено академиком РАН Д.С. Павловым

Поступило 29.04.2021 г.

После доработки 07.05.2021 г.

Принято к публикации 07.05.2021 г.

Изучены электрические разряды (ЭР) у африканских клариевых сомов *Clarias gariepinus*. При агрессивно-оборонительном поведении в парах особей зарегистрированы нерегулярные монополярные ЭР с длительностью 8–10 мс и более продолжительные и сложные по форме ЭР с характерной изрезанностью амплитудного профиля разряда и продолжительностью 20–50 мс. Путем сложения коротких ЭР с различной латентностью и амплитудой реконструирован паттерн продолжительных разрядов. Рассмотрены условия образования продолжительных ЭР при асинхронной активности электромоторных нейронов и возможности согласованной работы электрогенераторной и электро-рецепторной систем сомов, поскольку увеличение длительности ЭР понижает порог их восприятия.

Ключевые слова: электрические разряды рыб, *Clarias*, электрические органы, слабоэлектрические рыбы, электрокоммуникация, электрорецепция

DOI: 10.31857/S2686738921050243

Электрические разряды (ЭР) были зарегистрированы у африканского клариевого сома *Clarias gariepinus* [1] вскоре после обнаружения ЭР у некоторых видов перистоусых сомов рода *Synodontis* [2, 3]. Как и у последних, генерация ЭР у клариевого сома происходила, как правило, при агрессивно-оборонительном поведении в парах особей, однако в отличие от перистоусых сомов у них не были обнаружены спонтанные периодические ЭР в микровольтовом диапазоне. При изучении электрической активности азиатских видов клариевых сомов были обнаружены ЭР, сопровождавшие и другие формы поведения, относящиеся к репродуктивному периоду [4, 5].

ЭР электрических рыб формируются за счет суммации ЭР электрических клеток (электроцитов), составляющих электрические органы (ЭО). У большинства электрических рыб генерация ЭР, как правило, высоко синхронизирована, что обеспечивается системой нервного контроля и рядом адаптаций, компенсирующих возможную рассинхронизацию периферических структур [6]. При одновременном срабатывании электроци-

тов нарушается оптимальная суммация их электрических потенциалов, обеспечиваемая последовательно-параллельной анатомической структурой ЭО. Кроме того, даже незначительная временная задержка в активации спайк-генерирующих мембран соседних последовательно соединенных клеток в ЭО может резко ослабить сложение их потенциалов.

Все известные виды “слабоэлектрических” сомов генерируют как простые одно- и двухфазные разряды, так и более сложные и разнообразные по форме разряды с продолжительностью до сотен миллисекунд [1, 7, 8]. Сложные по форме и длительные ЭР являются характерным примером не-синхронно функционирующей электрогенераторной системы, в которой каждый ЭР может являться результатом активности отдельного участка в ЭО. Учитывая то, что почти все известные сомообразные обладают низкочастотными ампупированными электро-рецепторами, неоднократно высказывалось предположение, что образование сложных по форме длительных ЭР с продолжительностью более 20 мс способствует совмещению частотного спектра разрядов с диапазоном максимальной чувствительности электро-рецепторов. Результаты исследований двухфазных ЭР представителей *Synodontis* показали, что механизм образования продолжительных ЭР может быть основан на последовательной временной суммацией коротких

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: andrey-a-orlov@rambler.ru

“элементарных” разрядов, которые предположительно генерируют отдельные электроциты [9].

В настоящей работе приводятся результаты лабораторного изучения разнообразия паттернов ЭР у африканского клариевого сома *Clarias gariepinus*, а также проведения их реконструкции с помощью графической компьютерной программы.

Исследование выполнено на 8 экземплярах *C. gariepinus* стандартной длины (SL) 160–310 см, приобретенных в Институте прудового хозяйства и доставленных в лабораторию. Рыб содержали группами в двух 200 л аквариумах при постоянной аэрации и активной фильтрации в течение всего периода проведения работ (2.5 мес). Эксперименты проводились при слабой искусственной освещенности (20–80 лк). Температуру и электропроводность воды варьировали в диапазонах соответственно 27.0–29.5°C и 450–550 мкСм/см. На время опытов рыб в разных комбинациях попарно помещали в экспериментальный аквариум размером 40 × 30 × 30 см, наполненный водой из аквариума, в котором рыбы содержались постоянно. Длительность каждого опыта составляла от 30 мин до нескольких часов в зависимости от активности взаимодействий рыб.

Регистрацию электрических разрядов осуществляли у свободно плавающих рыб с помощью двух пластин из нержавеющей стали, прикрепленных к коротким стенкам аквариума. Усиленные дифференциальным усилителем Isolated Low-Noise Bio-Amplifier (Iso-DAM, WPI) (×100; 0.1 Гц–10 кГц) сигналы поступали на вход мультифункционального устройства для сбора данных Multifunction Data Acquisition (DAQ) Module (USB–6251 BNC, National Instruments), соединенного с ноутбуком и оцифровывались (частота дискретизации 20 кГц, 16 бит). Для записи и анализа сигналов в реальном времени использовали адаптированное к устройству оцифровки собственное программное обеспечение, разработанное в среде LabWindows/CVI. Для реконструкции процесса образования продолжительных электрических разрядов из коротких элементарных импульсов использовалась модифицированная программа, первоначальная версия которой уже применялась ранее [9]. Программа выполнена в виде графического интерфейса и позволяла после импортирования предварительно записанных элементарных разрядов производить их суперпозицию. Изменяя соответствующим образом (как правило поочередно) амплитуды и фазы импульсов, удавалось добиться сходства профиля реконструируемого суммарного ЭР с ранее реально зарегистрированным электрическим разрядом.

Генерация ЭР у двух особей *C. gariepinus*, помещенных в экспериментальный аквариум, происходила, как правило, при агрессивно-оборони-

тельных взаимодействиях. У активно взаимодействующих рыб в течение часа регистрировали до сотни ЭР, представляющих собой монополярные импульсы самой разнообразной длительности и формы. Амплитуды ЭР достигали 2–5 мВ при нахождении рыб в центральной части аквариума (рис. 1). В общей сложности в экспериментах зарегистрировано более тысячи ЭР. Длительность большинства ЭР находится в диапазоне 20–50 мс, а максимальная длительность – 125 мс. Форма разрядов варьировала от рассыпанных залпов и отдельных импульсов (рис. 1а, г) до ЭР с характерной изрезанностью верхнего плато (рис. 1в, д, е). Наибольший интерес представили обнаруженные короткие разряды с неизменной формой и длительностью 8–10 мс (рис. 1а, б), практически идентичные таковым, которые были зарегистрированы у клариевых сомов в природных водоемах [1].

Амплитуды коротких одиночных ЭР были существенно меньше, чем у продолжительных разрядов и не превышали 0.6 мВ. Отметим, что эти короткие разряды были записаны лишь у двух из восьми рыб, причем они продолжали генерировать короткие ЭР и в парах с другими особями. Именно эти относительно короткие импульсы, условно отнесенные к “элементарным”, и которые предположительно генерируют отдельные электроциты, использовались в реконструкции слитных продолжительных ЭР.

На рис. 1в представлен один из примеров такой реконструкции, осуществленной лишь для части одного из реально зарегистрированных разрядов путем последовательной суммации шести элементарных ЭР с соответствующими фазовыми сдвигами. Процесс аппроксимации осуществлялся вручную, методом последовательных приближений значений амплитуды и фазы для каждого из слагаемых, до получения удовлетворительного визуального результата – совпадения реального и реконструируемого профиля. Внизу на рис. 1 приводятся результаты реконструкции для трех наиболее характерных ЭР – от состоящего из трех последовательных элементарных разрядов, у которых фазовый сдвиг между ними сравним с длительностью самих разрядов (г), до продолжительного ЭР со сглаженным верхним плато (е), на котором изрезанность или амплитудная модуляция уже мало заметны. Записи всех ЭР на рис. 1, кроме (а), нормированы по амплитуде, однако в реальном случае амплитуды суммарных разрядов, при прочих равных условиях, зависят от величины фазового сдвига между слагаемыми. Чем короче интервалы между слагаемыми элементарными импульсами, тем менее выражена амплитудная модуляция у результирующего ЭР и больше его амплитуда. На рис. 1а, где ЭР представлены в реальном масштабе, амплитуда суммарного разряда примерно в 3–4 раза превосходит величины рассыпанных элементарных ЭР. Вычисления,

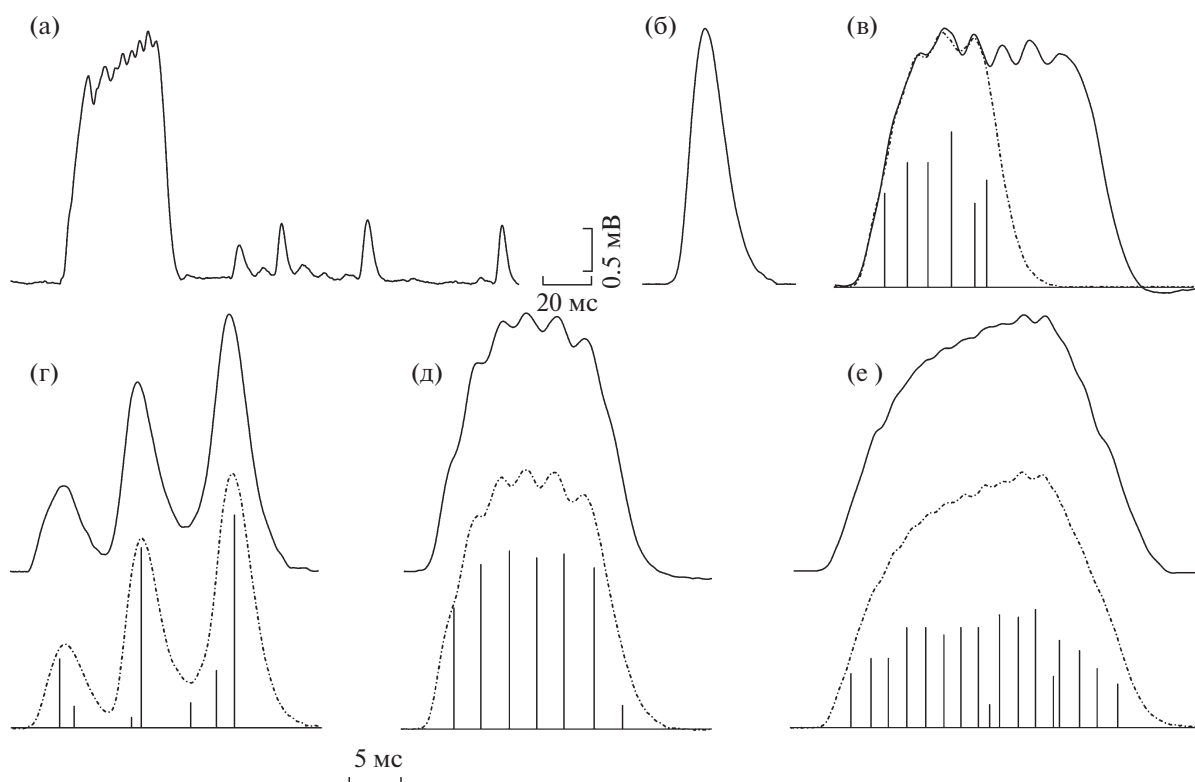


Рис. 1. Электрические разряды *C. gariepinus*. (а) — ЭР, записанные на интервале 200 мс; (б) — короткий (элементарный) разряд; (г–е) — верхняя запись ЭР различной формы и длительности, внизу пунктиром обозначены соответствующие разряды после реконструкции, длины вертикальных отрезков равны амплитудам суммируемых элементарных разрядов (в относительных единицах по отношению к максимальной амплитуде разряда), а их положение на оси времени равно фазовому сдвигу экстремума каждого слагаемого разряда. Все разряды (б–е) нормированы по амплитуде, отклонение вверх соответствует электроотрицательности области головы. Метка времени 20 мс для (а) и 5 мс для (б–е).

проведенные с помощью используемой программы, показывают, что величина ЭР, образованного суммировавшимися элементарными разрядами одной амплитуды, при уменьшении фазового сдвига между составляющими с 2.5 до 1.5 мс увеличивается в 1.7 раза. Таким образом, при последовательном сложении элементарных ЭР и увеличении как частоты следования слагаемых импульсов, так и интервала времени, на котором происходит процесс суммации, можно одновременно добиться увеличения и длительности, и амплитуды суммарного разряда.

Если допустить, что данная модель, основанная на реконструкции продолжительных ЭР у *C. gariepinus* валидна, то частота генерации элементарных импульсов тесно связана с работой электромоторных нейронов, управляющих активацией отдельных электроцитов, что может накладывать ряд ограничений на функционирование системы в целом. Действительно, увеличение частоты работы мотонейронов, приводящее к ряду изменений, увеличивающих энергетическую эффективность электрогенераторной системы, ограничено периодом рефрактерности эфферентного

нерва, идущего к электроцитам. На рис. 1е, временные периоды, соответствующие частоте генерации элементарных разрядов, составляют 1.6 ± 0.4 мс, что уже близко к критическому значению около 1.3 мс [10]. Дальнейшее увеличение частоты, очевидно, возможно лишь при поочередной несинхронной работе отдельных электромоторных нейронов, привязанных к своим структурным блокам в массиве электроцитов.

Кроме клариевых сомов, локализация электрогенераторных структур которых точно не определена [5], системы с асинхронно работающими электромоторными нейронами присутствуют, вероятно, у перистоусых сомов *Synodontis*, у которых источником ЭР служат модифицированные волокна барабанных мышц, соединенных с плавательным пузырем [2, 11, 12]. Существуют также еще две группы электрических рыб — скаты *Raja* и звездочеты *Astroscopus*, у которых разнообразные паттерны ЭР свидетельствуют о наличии системы асинхронного нервного контроля [13, 14]. У представителей *Raja*, обладающих хорошо развитой электрорецепторной системой, образованной ампулами Лоренцини, продолжительные ЭР, до-

стигающие 0.5 сек и способные, как и у *Clarias* формировать “электрический тетанус”, могут использоваться в совместной работе с электрорецепторами для целей ближней коммуникации. Назначение ЭО у *Astroscopus*, асинхронно работающие электромоторные нейроны у которого вызывают генерацию лишь коротких и различных по амплитуде залпов ЭР, до конца не ясно — поскольку электрорецепторов у этих рыб не обнаружено, то электрическим разрядам отводится возможная роль в охоте на подвижных жертв [15].

В то же время система нервного контроля у *Clarias*, за счет увеличения частоты генерируемых элементарных импульсов и последующей их суммации, может вызывать увеличение как суммарной длительности генерируемых ЭР, так и их амплитуды. Первое является необходимым условием для согласованной работы с системой низко частотных ампулированных электрорецепторов сомовых, второе повысит мощность сигнала и увеличит дальность возможной коммуникации. При этом асинхронность ритма электромоторных нейронов объясняет вариабильность наблюдаемых паттернов монополярных ЭР клариевых сомов при различных формах поведения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокие благодарности А.О. Касумяну за ряд критических замечаний и ценные советы при подготовке рукописи к печати, Д.Э. Эльяшеву — за разработку программного обеспечения и Н.А. Веретенникову за помощь при проведении экспериментов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. // *Experientia*. 1994. V. 50. P. 644–647.
2. Hagedorn M., Womble M., Finger T.E. // *Brain Behav. Evol.*, 1990. V. 35. P. 268–277.
3. Baron V.D., Morshnev K.S., Olshansky V.M., Orlov A.A. // *Anim. Behav.* 1994. V. 48. P. 1472–1475.
4. Ольшевский В.М. // *ДАН*. 2019. Т. 489. № 2. С. 102–106.
5. Olshanskiy V.M., Kasumyan A.O., Moller P. // *Environmental Biology of Fishes*. 2020. V. 103, P. 99–114.
6. Bennett M.V.L. In: *Fish Physiology*, New York: Academic, 1971. V. 5. P. 347–491.
7. Орлов А.А., Барон В.Д., Голубцов А.С. // *ДАН*. 2017. Т. 474. № 5. С. 649–651.
8. Орлов А.А., Барон В.Д., Голубцов А.С. // *ДАН*. 2019. Т. 487. № 6. С. 711–714.
9. Барон В.Д., Орлов А.А. 2021. // *Вопросы ихтиологии*. Т. 61. № 2. С. 219–225.
10. Grundfest H., Bennett M.V.L. In: *Bioelectrogenesis*, Amsterdam: Elsevier, 1961. P. 57–101.
11. Boyle K.S., Colleye O., Parmentier E. // *Proc. R. Soc. B*. 2014. V. 281. P. 20141197.
12. Kever L., Bass A.H., Parmentier E., Chagnaud B.P. // *J. Comp. Neurol.* 2020. V. 528. P. 2602–2619.
13. Bratton B., Ayers J.L. // *Environmental Biology of Fishes*. 1987. V. 20. P. 241–254.
14. Bennett M.V.L., Pappas J.D. // *J. Neurosci.* 1983. V. 3. P. 748–776.
15. Pickens P.E., Mcfarland W.N. // *Anim. Behav.* 1964. V. 12. P. 362–367.

RECONSTRUCTION OF ELECTRIC DISCHARGE PATTERNS AND ELECTROGENERATION MECHANISMS IN AFRICAN SHARPTOOTH CATFISH *CLARIAS GARIEPINUS* (CLARIIDAE, SILURIFORMES)

A. A. Orlov^{a,#}, V. M. Olshanskiy^a and , and V. D. Baron^a

^a *Severtsev Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

[#]*e-mail: andrey-a-orlov@rambler.ru*

Presented by academician of the RAS D.S. Pavlov

Electrical discharges (ED) in the African sharptooth catfish *Clarias gariepinus* were studied. Both in aggressive and defensive behavior, irregular monopolar EDs with a duration of 8–10 ms and longer, and more complex EDs with a characteristic indentation of the discharge pattern and a duration of 20–50 ms, were recorded in pairs of individuals. By adding short EDs with different latencies and amplitudes, the pattern of long discharges was reconstructed. The conditions for the formation of long EDs with asynchronous activity of electromotor neurons and the possibility of coordinated operation of the electric generator and electroreceptor systems in catfish were considered, since an increase in the duration of EDs lowers the threshold of their perception.

Keywords: fish electric discharges, *Clarias*, electric organs, weakly electric fish, electroreception, electrocommunication