

УДК 597.554.4.591.18

## ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ РАЗРЯДЫ ПЕРИСТОУСЫХ СОМОВ *SYNODONTIS* (МОСНОКИДАЕ): ОСОБЕННОСТИ И МЕХАНИЗМЫ ЭЛЕКТРОГЕНЕРАЦИИ

© 2021 г. В. Д. Барон<sup>1</sup>, \*, А. А. Орлов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

\* E-mail: vbaron@mail.ru

Поступила в редакцию 06.05.2020 г.

После доработки 10.05.2020 г.

Принята к публикации 11.05.2020 г.

Изучены электрические разряды у двух видов перистоусых сомов *Synodontis clarias* и *S. membranaceus*. У *S. clarias* обнаружена постоянная генерация слабых электрических импульсов с относительно стабильной частотой ( $\sim 30 \text{ c}^{-1}$ ) и амплитудой, достигающей 200 мкВ. У представителей обоих видов при агрессивно-оборонительном поведении в парах особей зарегистрированы как относительно короткие двухфазные разряды двух типов, отличающиеся суммарной длительностью и отношением положительной и отрицательной фаз, так и продолжительные импульсы разнообразной формы с характерной фронтальной изрезанностью. У *S. membranaceus* зарегистрированы короткие двухфазные разряды как первого, так и второго типа. С помощью простой компьютерной модели осуществлена попытка реконструкции процесса образования продолжительных электрических разрядов из коротких элементарных импульсов.

**Ключевые слова:** перистоусые сомы, *Synodontis clarias*, *S. membranaceus*, слабоэлектрические рыбы, разряды электрического органа, электрокоммуникация, электрорецепция.

**DOI:** 10.31857/S0042875221020016

Кроме хорошо известных двух основных групп пресноводных слабоэлектрических рыб – африканских Mormyriiformes и южноамериканских Gymnotoidei, – использующих свои электрические органы и электрорецепторные системы для коммуникации и локации (обнаружения объектов), в последние годы обнаружены представители ещё ряда таксонов, генерирующих электрические разряды, которые в основном составляют группу слабоэлектрических сомов. Способность генерировать электрические разряды обнаружена к настоящему времени у представителей пяти семейств сомообразных (Siluriformes). Кроме хорошо известного сильноэлектрического сома *Malapterurus electricus* (Malapteruridae), специализированная электрическая активность зарегистрирована у представителей родов: *Synodontis* (Mochokiidae) (Hagedorn et al., 1990; Baron et al., 1994a, 2002; Boyle et al., 2014; Орлов и др., 2017, 2019; Kéver et al., 2020), *Clarias* и *Heterobranchus* (Clariidae) (Baron et al., 1994b; Барон и др., 2008; Oshanskiy et al., 2020), *Отпок* (Siluridae) (Моршнева, Ольшанский, 1997) и *Auchenoglanis* (Claroteidae) (Барон и др., 1996; Орлов и др., 2015). Анализ морфологических характеристик позволяет рассматривать представителей семейства Claroteidae и силь-

ноэлектрических сомов (Malapteruridae) как филогенетически близкородственные линии (de Pinna, 1993). Однако более поздние данные указывают, что электрические органы (электрогенераторные структуры в случае Claroteidae) у представителей этих двух таксонов возникли, скорее всего, независимо друг от друга (Alves-Gomes, 2001).

Формы разрядов электрических органов у Mormyriiformes и Gymnotoidei за счёт высокой синхронизации, которая обеспечивается системой нервного контроля, в точности повторяют форму разрядов одиночных электрических клеток (электроцитов). В большинстве случаев паттерны разрядов у этих рыб являются видовым или родовым признаком, а их электрические параметры, например длительность, жёстко привязаны к интервалу частот соответствующего типа электрорецепторов, что позволяет использовать электрические органы и сенсорные системы для обнаружения объектов или коммуникации (Heiligenberg, 1977; Hopkins, 1986).

Обнаруженные у большинства слабоэлектрических сомов паттерны разрядов крайне разнообразны. Попытка систематизации разнообразия формы электрических разрядов, зарегистрированных в продолжительных по времени опытах

у представителей нескольких видов перистоусых сомов *Synodontis* нильской фауны, показала, что наравне с постоянно встречающимися сравнительно короткими импульсами, не превышающими нескольких миллисекунд, основной массив электрической активности у *Synodontis* представлен более длительными (>10–20 мс) разрядами разной продолжительности и формы (Орлов и др., 2017, 2019). Это позволило предположить, что механизм образования таких импульсов может быть связан с последовательной временной суммацией коротких (элементарных) импульсов отдельных электроцитов, подобно тому, как это происходит в мышечных тканях при образовании тетануса в результате согласованной активности отдельных мышечных волокон. Похожие по длительности типы разрядов описаны у представителей родов *Clarias* и *Auchenoglanis* и неизвестны в других группах пресноводных электрических рыб (Baron et al., 1994b; Орлов и др., 2015).

Калмиин (Kalmijn, 1974) полагал, что электро-сенсорная система сомов, образованная исключительно низкочастотными ампулированными электрорецепторами, способна лишь к пассивной рецепции внешних электрических полей в основном абиотического происхождения. Однако обнаруженные у ряда представителей сомообразных электрические разряды, параметры которых за счёт увеличения длительности и амплитуды в процессе суммации приближаются к оптимальным динамическим и частотным диапазонам чувствительности собственных ампулированных рецепторов (Lissmann, Machin, 1963; Peters, Buwalda, 1972; Hanika, Kramer, 2000), показывают возможность, по крайней мере, внутривидовой коммуникации.

Цель работы – изучить электрическую активность *S. clarias* и *S. membranaceus* (двух из 11 видов перистоусых сомов, представляющих нильскую фауну, на которых ранее исследования подобного рода не проводились) и с помощью простой компьютерной модели реконструировать процесс образования продолжительных электрических разрядов из коротких элементарных импульсов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объекты исследования – 6 экз. *S. clarias* стандартной длиной (*SL*) 118–180 мм и 5 экз. *S. membranaceus* *SL* 211–245 мм – были выловлены из системы р. Баро (Baro) и её притоков в бассейне Белого Нила на юго-западе Эфиопии. Рыб отлавливали жаберными или рамными сетями, после чего доставляли в полевую лабораторию, где содержали в пластиковых 40-литровых контейнерах в воде из водоёма, в котором они были добыты, при постоянной аэрации и активной фильтрации. Период акклимации перед первыми записями составлял от 2 ч до нескольких суток. Температура и электропроводность воды в разных ло-

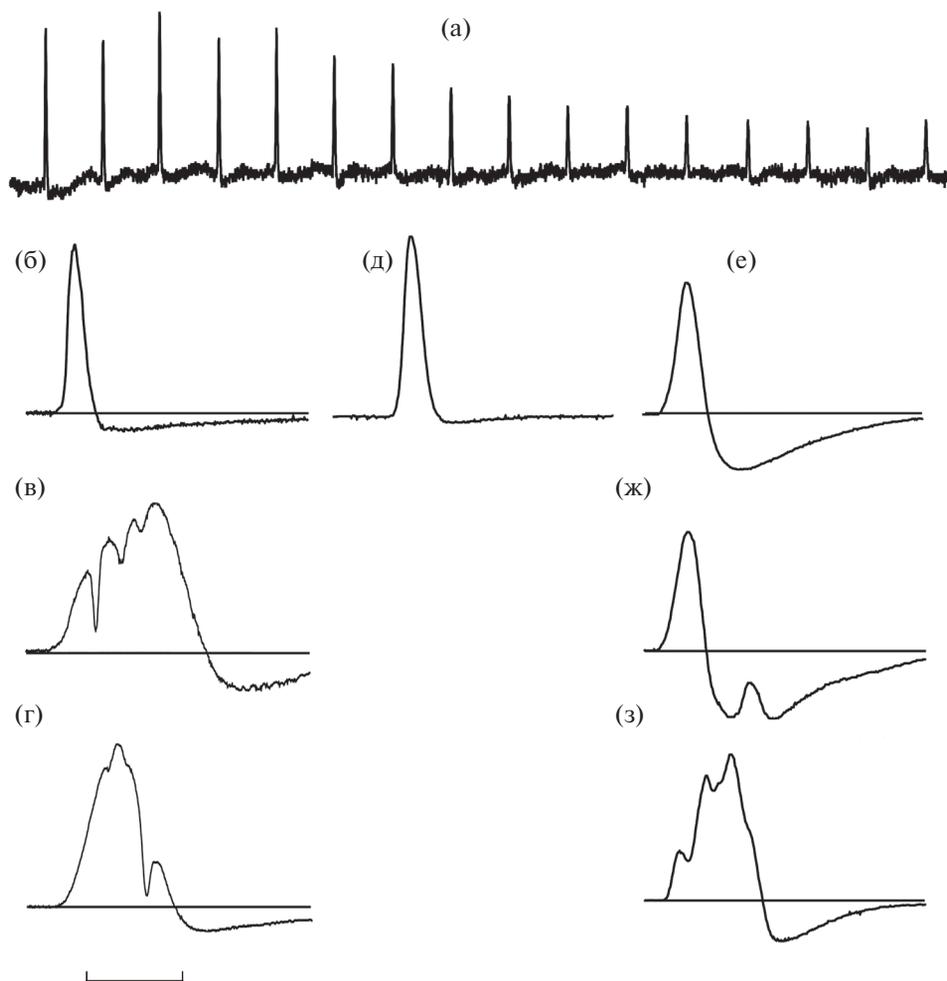
кальностях варьировали в пределах 27.0–29.5°C и 108–159 мкСм/см. Опыты проводили при естественной освещённости круглосуточно в экспериментальном аквариуме размером 40 × 30 × 20 см, наполненном водой, в которой рыб содержали.

Электрические разряды регистрировали, как правило, у свободно плавающих рыб с помощью двух стержневых электродов из графита, прикреплённых к коротким стенкам аквариума. Усиленные дифференциальным усилителем (Isolated Low-Noise Bio-Amplifier, Iso-DAM, WPI) сигналы (×100, 0.0001–10 кГц) подавались на вход аналого-цифрового преобразователя (DAQ-card AI-16E-4, National Instruments), соединённого с РСМСIA-входом ноутбука, и оцифровывались (частота дискретизации 20 кГц, 12 бит). Для записи и анализа сигналов в реальном времени использовали адаптированное к устройству оцифровки собственное программное обеспечение, разработанное в программной среде LabView 7.0. Данный софт снабжён регулируемым пороговым устройством (дискриминатором), которое позволяет записывать в отдельные файлы только те сигналы, амплитуды которых превышают в конкретном опыте некоторый заданный уровень, и отсеивать тем самым прочий электрический фон.

Для реконструкции процесса образования продолжительных электрических разрядов из коротких элементарных импульсов использовали программу, написанную в среде LabWindows SVI (National Instruments). Она выполнена в виде графического интерфейса и может одновременно импортировать до 20 предварительно записанных элементарных разрядов, после чего в режиме реального времени позволяет вручную производить суперпозицию (алгебраическое сложение) всех загруженных импульсов. Изменяя соответствующим образом (как правило, поочерёдно) амплитуды и фазы импульсов можно добиться довольно близкого сходства паттерна получающегося суммарного импульса с реальным реконструируемым электрическим разрядом.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

У одиночных свободно плавающих особей *S. clarias* обнаружена постоянная и продолжающаяся всё время наблюдений спонтанная генерация слабых электрических разрядов с частотой ~30 с<sup>-1</sup> (рис. 1а). Амплитуды разрядов при нахождении рыбы в центральной части аквариума составляли 30–200 мкВ, в то время как величины межимпульсных интервалов отличались крайней стабильностью: у всех исследованных рыб эти значения находились в диапазоне 33–36 мс. Для более точного определения формы отдельных импульсов рыб помещали в препятствующий свободному движению цилиндрический футляр из крупноячеистой пластиковой сетки, а отведение



**Рис. 1.** Электрические разряды *Synodontis clarias* (а–г) и *S. membranaceus* (д–з); на всех записях отклонение вверх соответствует по знаку электроотрицательности ростральной части рыбы: а – амплитудная модуляция разрядов связана с изменением положения рыбы относительно электродов при свободном движении; б–з – нормированные по амплитуде осциллограммы. Масштаб: а – 50, б–з – 5 мс.

осуществляли точечным электродом относительно индифферентного, расположенного в дальнем углу аквариума. Один из таких разрядов, записанный в нескольких миллиметрах от дорсальной поверхности головы рыбы (рис. 1б), представляет собой двухфазный импульс с короткой начальной фазой длительностью ~1.9–2.0 мс и значительно более длинной второй фазой с существенно меньшей амплитудой. Полярность первой фазы электрических разрядов *S. clarias* всегда была электроотрицательна относительно области головы.

Одиночные особи *S. clarias* кроме постоянной электрической активности в микровольтовом диапазоне практически не генерировали какие-либо другие электрические разряды. Ситуация менялась при помещении в аквариум пары рыб. В этом случае генерация разрядов в основном происходила при агрессивно-оборонительных взаимодействиях пары рыб, когда одна из них, занимающая,

по-видимому, доминирующее положение, в условиях ограниченного пространства предпринимала серии атак. Число таких поведенческих актов у разных пар рыб за время одного опыта также могло заметно различаться: некоторые рыбы вообще не проявляли склонность к агрессивному поведению и, соответственно, к генерации электрических разрядов. В таких случаях для достижения нужного результата приходилось неоднократно менять индивидуальный набор пар.

Зарегистрированные разряды можно разделить на две группы: к первой можно отнести короткие (элементарные) двухфазные импульсы, практически идентичные по форме таковым на рис. 1а и 1б, но с большей амплитудой, которая достигала 1–3 мВ. Единственный варьирующий параметр разрядов этого типа, который можно отметить по материалам регистрации от разных особей, – это небольшие изменения относительной амплитуды

второй фазы разряда, являющиеся, вероятно, индивидуальным признаком. Вторую группу представляют продолжительные во времени разряды, характеризующиеся увеличенной длительностью первой фазы, достигающей 20–30 мс, и изрезанностью её восходящего фронта (рис. 1в, 1г). Трудно привести какие-либо количественные данные, касающиеся частоты генерации сомами электрических разрядов при агрессивном поведении, так как это зависело от индивидуальных особенностей рыб, используемых в опытах, а учитывая относительную кратковременность последних в полевых условиях, в первую очередь от их физиологического состояния. Однако отметим, что в стандартном опыте от одной из активных пар рыб за период измерений 260 мин было зарегистрировано 22 разряда, из которых лишь четыре представляли первую группу коротких разрядов (рис. 1б).

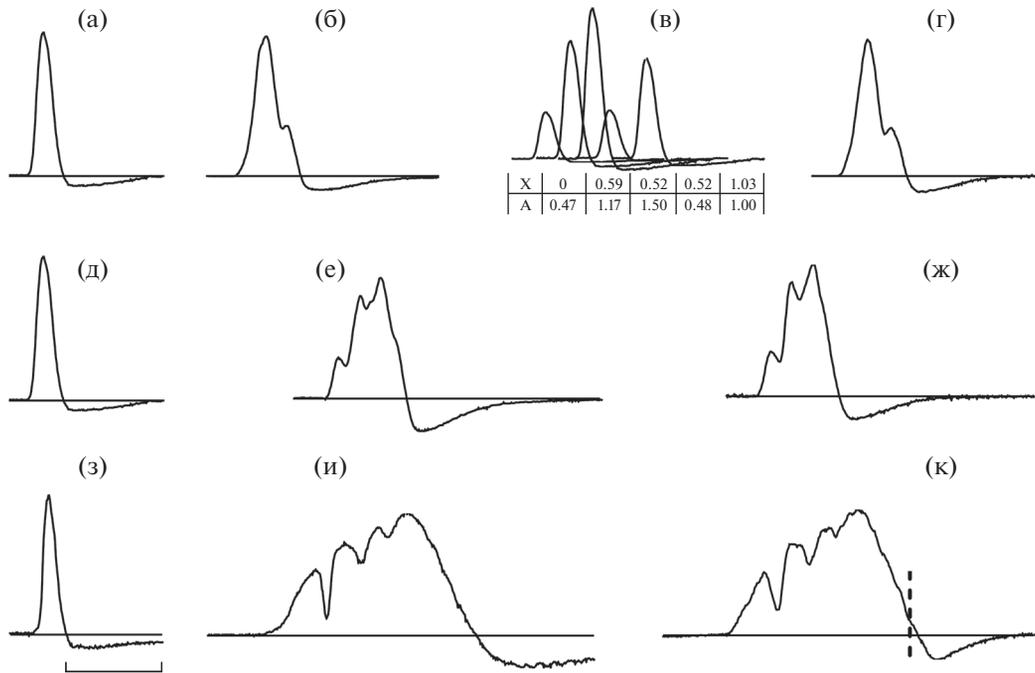
Электрические разряды *S. membranaseus*, а также условия, при которых они генерировались рыбами, во многом совпадали с описанными выше у *S. clarias*. Основное отличие состояло в отсутствии какой-либо спонтанной электрической активности при одиночном содержании у всех использованных в опытах пяти рыб. Кроме того, наравне с короткими двухфазными импульсами, у которых длительность первой фазы составляла 2.0–2.2 мс (рис. 1д), т. е. совсем немного превосходила соответствующее значение у похожих импульсов *S. clarias*, был обнаружен и второй тип элементарных разрядов с неизменной повторяющейся формой (рис. 1е). Их характерной особенностью являлась как увеличенная до 2.5–2.7 мс длительность первой фазы, так и возросшая амплитуда второй, приводящая к другому соотношению положительной и отрицательной фаз. Хотя эти разряды были обнаружены только у трёх рыб, частота их генерации при агрессивно-оборонительном поведении была приблизительно такой же, как и у элементарных импульсов первого типа. Так, в примерно одинаковых по длительности опытах (на двух разных парах рыб) в интервале 17 мин было зарегистрировано шесть продолжительных разрядов второго типа (рис. 1е) и семь коротких разрядов первого типа (рис. 1д). Основной же массив электрических разрядов *S. membranaseus*, как и у *S. clarias*, состоял из сравнительно длительных импульсов с изрезанностью, которая проявлялась либо на продолжительной второй фазе разряда (рис. 1ж), либо на восходящем фронте начальной фазы (рис. 1з).

Для проверки предположения о механизме образования длительных электрических разрядов *Synodontis* в результате последовательной суммации более коротких импульсов, условно отнесённых к элементарным разрядам, которые генерируются непосредственно отдельными электрическими клетками, использовали программу, позволяю-

щую провести качественную, основанную на визуальной оценке реконструкцию зарегистрированных продолжительных импульсов. На рис. 2а–2г представлен один из примеров такой реконструкции электрического разряда *S. membranaseus*. Поскольку разряд сравнительно короткий (рис. 2б), то для его аппроксимации в первом приближении оказалось достаточно всего пяти слагаемых элементарных импульсов с разными амплитудами и фазами (рис. 2в). На рис. 2д–2к приводятся два других примера реконструкции более длительных электрических разрядов *S. membranaseus* (рис. 2е) и *S. clarias* (рис. 2и). Для получения большего сходства, а также при реконструкции более длинных разрядов число слагаемых импульсов нужно увеличивать. Особенно это касается случаев, когда аппроксимируются пологие и гладкие участки фронта разрядов. Так, для реконструкции продолжительного разряда *S. clarias* (рис. 2к) число слагаемых элементарных импульсов должно быть существенно больше 20 – максимального числа импортируемых импульсов, которое позволяет использовать применяемая программа. Полученные данные позволяют считать, что, с точки зрения сравнительной визуальной оценки получившихся разрядов, данный метод позволяет вполне удовлетворительно реконструировать сложные продолжительные разряды.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Процесс образования разнообразных по форме электрических разрядов связан с механизмом последовательной временной суммации элементарных разрядов, формы которых, в свою очередь, определяются особенностями электрогенеза в одиночных электрических клетках. У представителей *Synodontis* структуры, отвечающие за генерацию электрических разрядов, обнаружены в протракторных мышцах, прикреплённых к плавательному пузырю (Hagedorn et al., 1990) и, как считается, входящих в систему звукообразования (Parmentier, Diogo, 2006). У ряда видов *Synodontis* в мышечных волокнах этих мышц обнаружено пониженное содержание миофибрилл, которые являются одним из основных компонентов сократительного аппарата, и одновременно с этим повышенная способность к электрогенерации, выражающаяся в генерации разрядов увеличенной амплитуды (Boyle et al., 2014). Так, у пяти исследованных видов *Synodontis* была получена отрицательная корреляция между плотностью миофибрилл в волокнах протракторных мышц и способностью рыб к электрогенерации, в то время как для генерации звуков эта корреляция была положительная. Таким образом, электрогенераторными структурами *Synodontis* и, соответственно, электрическими клетками (электроцитами), вероятно, являются модифицированные мышечные волокна, в кото-



**Рис. 2.** Электрические разряды *Synodontis membranaceus* (а–ж) и *S. clarias* (з–к): а, д, з – короткие элементарные разряды; б, е, и – зарегистрированные продолжительные разряды разной формы; г, ж, к – импульсы, полученные в результате реконструкции при последовательном сложении соответствующих элементарных разрядов; в – схематическое представление слагаемых элементарных импульсов для реконструкции разряда (б) [ $X$  (мс) – фазовые сдвиги между пятью слагаемыми импульсами,  $A$  (относительные единицы) – их амплитуды]; (h) – граница доступной для аппроксимации зоны. Масштаб: 5 мс.

рых потеря сократительного аппарата замещается появлением способности к генерации электрических токов во внешней среде. По мнению Боуле с соавторами (Boyle et al., 2014), протракторные мышцы могут представлять собой комплексную структуру, в которой происходит постепенный эволюционный переход от системы, участвующей в процессе звукообразования, к электрогенерации.

Не менее важным является то, что, по-видимому, разные виды *Synodontis* находятся на разных стадиях этого перехода, что связано не только с морфологическим разнообразием тканей, но и с функциональными характеристиками образующейся электрогенераторной системы, к которым можно отнести как особенности электрогенеза электрических клеток, так и системы нервного контроля.

У *S. membranaceus* и *S. clarias* обнаружены два типа двухфазных электрических разрядов (рис. 1б, 1д, 1е), которые по своим временным параметрам схожи с разрядами ряда известных слабоэлектрических рыб; их условно можно считать элементарными (т. е. не подверженными процессу временной суммации) и отнести к электрогенезу одиночных электрических клеток. Основное различие этих двух типов разрядов состоит в разном соотношении амплитуд положительных и отри-

цательных фаз разрядов и интегральных значений площадей под каждой из них. От последнего фактора зависит величина и знак постоянной составляющей разряда. Кроме рассматриваемых видов разряды первого типа (рис. 1б, 1д) с большим значением отношения фазовых амплитуд (условно превышающих значение 3) были зарегистрированы у *S. serratus*, *S. sorex* и *S. eupterus* (Baron et al., 2002; Орлов и др., 2017, 2019), а разряды второго типа – кроме *S. membranaceus* (рис. 1е) у *S. caudovitatus* (Орлов и др., 2017). Крайне необычным является то, что у представителей двух видов – *S. membranaceus* и *S. batensoda* (Орлов и др., 2019), – в том числе у одних и тех же особей, были получены разряды как одного, так и другого типа.

У некоторых видов *Synodontis* элементарные электрические разряды образуют пачки импульсов. Это происходит в случае, когда период повторения импульсов превышает длительность самих разрядов и эффекта временной суммации не происходит. Продолжительные пачки импульсов длительностью >100 мс были обнаружены у *S. nigriventris* (Kéver et al., 2020), *S. marmorata* (Boyle et al., 2014), *S. schall* (Барон, Моршнеv, 1998) и *S. nigrita* (Baron et al., 1994a). Отметим, что у последних двух видов одиночные электрические разряды, образующие пачку, относятся к разрядам первого типа.

Трудно объяснить функциональное значение периодической спонтанной электрической активности, которая кроме *S. clarias* была обнаружена у *S. nigrita* (Hagedorn et al., 1990; Baron et al., 1994a) и *S. caudovittatus* (Орлов и др., 2017). Сочетание крайне слабой амплитуды разрядов, не превышающей в лучшем случае нескольких сот микровольт в нескольких сантиметрах от рыбы (относительно удалённого электрода), и коротких импульсов длительностью несколько миллисекунд не привязано к рабочему диапазону чувствительности ампулированных электрорецепторов и не позволяет использовать разряды в качестве коммуникационных сигналов. В то же время адекватная стимуляция электрорецепторной системы *Synodontis* электрическими импульсами даже на пороговом уровне вызывает заметное изменение частоты спонтанной электрической активности, которое, как правило, заключается в её торможении. Пороговые значения и другие характеристики электрорецепторов *Synodontis*, полученные этим методом (Орлов, Барон, 2005), оказываются сравнимыми с данными, полученными у других видов сомов в электрофизиологических и поведенческих опытах (Peters, Buwalda, 1972; Hanika, Kramer, 2000).

Не совсем ясны механизмы нервного контроля, при котором модифицированные мышечные волокна (электроциты) протракторной мышцы обеспечивают генерацию электрических импульсов разной амплитуды и формы. Можно лишь предполагать, что продуцирование у *S. clarias* отдельных коротких импульсов, совпадающих по форме со спонтанно генерируемыми разрядами (рис. 1а, 1б), но с увеличенными более чем на порядок амплитудами, связано с синхронной активацией мотонейронами большего числа электроцитов, которые в результате последовательно-параллельного соединения увеличивают амплитуду итогового разряда. А последующее увеличение длительности электрических разрядов *Synodontis* за счёт последовательной суммации приводит к их согласованной работе с ампулированными электрорецепторами и позволяет использовать электрорегенераторную и электрорецепторную системы сомов для электрической сигнализации и коммуникации.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность координатору Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции А.А. Даркову (ИПЭЭ РАН) за помощь в организации полевых исследований, А.С. Голубцову (ИПЭЭ РАН) за определение видового состава особей, Д.Э. Эльяшеву (ИПЭЭ РАН) за разработку программного обеспечения, Б.А. Левину (ИБВВ РАН) и С.Е. Черенкову (ИПЭЭ РАН) за помощь в сборе материала, а также А.О. Касумяну (МГУ) за высказанные цен-

ные критические замечания при подготовке текста рукописи.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барон В.Д., Моршнева К.С. 1998. Характеристика электрогенерации у двух африканских видов *Synodontis* (Mochokidae, Siluriformes) // Докл. АН. Т. 361. № 1. С. 123–125.
- Барон В.Д., Орлов А.А., Голубцов А.С. 1996. Обнаружение электрических разрядов у африканского сома *Auchenoglanis occidentalis* (Siluriformes: Bagridae) // Там же. Т. 349. № 4. С. 512–515.
- Барон В.Д., Орлов А.А., Голубцов А.С. 2008. Электрические разряды африканских сомов *Clarias anguillaris* и *Heterobranchus longifilis* // Там же. Т. 418. № 2. С. 274–276.
- Моршнева К.С., Ольшанский В.М. 1997. Электрические разряды азиатского сома *Ompok bimaculatus* (Siluridae) // Там же. Т. 354. № 3. С. 419–422.
- Орлов А.А., Барон В.Д. 2005. Реакции электрогенераторной системы *Synodontis* (Mochokidae, Siluriformes) на слабые электрические поля // Там же. Т. 403. № 4. С. 566–569.
- Орлов А.А., Барон В.Д., Голубцов А.С. 2015. Электрические разряды двух видов африканских сомов рода *Auchenoglanis* (Claroteidae, Siluriformes) // Там же. Т. 462. № 3. С. 370–372.  
<https://doi.org/10.7868/S0869565215150293>
- Орлов А.А., Барон В.Д., Голубцов А.С. 2017. Электрические разряды и особенности электрогенеза у африканских перистоусых сомов *Synodontis caudovittatus* и *S. eupterus* (Mochokidae, Siluriformes) // Там же. Т. 474. № 5. С. 649–651.  
<https://doi.org/10.7868/S0042875217040014>
- Орлов А.А., Барон В.Д., Голубцов А.С. 2019. Особенности электрогенерации у африканских перистоусых сомов *Synodontis sorex* и *S. batensoda* (Mochokidae, Siluriformes) // Там же. Т. 487. № 6. С. 711–714.  
<https://doi.org/10.31857/S0869-56524876711-714>
- Alves-Gomes J. 2001. The evolution of electroreception and bioelectrogenesis in teleost fish: a phylogenetic perspective // J. Fish Biol. V. 58. P. 1489–1511.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb02307.x>
- Baron V.D., Morshnev K.S., Olshansky V.M., Orlov A.A. 1994a. Electric organ discharges of two species African catfish (*Synodontis*) during social behaviour // Anim. Behav. V. 48. № 6. P. 1472–1475.  
<https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1387>
- Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. 1994b. African *clarias* catfish elicits long-lasting weakly electric pulses // Experimentia. V. 50. P. 664–647.  
<https://doi.org/10.1007/bf01952864>
- Baron V.D., Orlov A.A., Morshnev K.S. 2002. Triggering of the electric discharges in catfish *Synodontis serratus* and *Clarias gariepinus* // J. Ichthyology. V. 42. Suppl. 2. P. S223–S320.
- Boyle K.S., Colleye O., Parmentier E. 2014. Sound production to electric discharge: sonic muscle evolution in progress in *Synodontis* spp. catfishes (Mochokidae) // Proc. Roy. Soc. V. 281B. № 20141197.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1197>

- De Pinna M.C.C.* 1993. Higher-level phylogeny of Siluriformes (Teleostei, Ostariophysi), with a new classification of the order: Ph. D. Thesis. N.Y.: Univ. New York, 994 p.
- Hagedorn M., Womble M., Finger T.E.* 1990. Synodontid catfish: a new group of weakly electric fish // *Brain Behav. Evol.* V. 35. P. 268–277.  
<https://doi.org/10.1159/000115873>
- Hanika S., Kramer B.* 2000. Electrosensory prey detection in the African sharptooth catfish, *Clarias gariepinus* (Clariidae), of a weakly electric mormyrid fish, the bulldog (*Marcusenius macrolepidotus*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 48. P. 218–228.  
<https://doi.org/10.1007/s002650000232>
- Heiligenberg W.* 1977. Principles of electrolocation and jamming avoidance in electric fish. A neuroethological approach. Berlin: Springer, 85 p.
- Hopkins C.D.* 1986. Behavior of Mormyridae // *Electroreception* / Eds. Bullock T.H., Heiligenberg W. N.Y.: John Wiley. P. 527–576.
- Kalmijn A.J.* 1974. The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs // *Electroreceptors and other specialized receptors in lower vertebrates. Handbook of sensory physiology.* V. III/3 / Ed. Fessard A. Berlin: Springer. P. 147–200.
- Kéver L., Bass A.H., Parmentier E., Chagnaud B.P.* 2020. Neuroanatomical and neurophysiological mechanisms of acoustic and weakly electric signaling in synodontid catfish // *J. Comp. Neurol.* P. 1–18.  
<https://doi.org/10.1002/cne.24920>
- Lissmann H.W., Machin K.E.* 1963. Electric receptors in a non-electric fish *Clarias* // *Nature.* V. 199. P. 88–89.  
<https://doi.org/10.1038/199088a0>
- Olshanskiy V.M., Kasumyan A.O., Moller P.* 2020. On mating and function of associated electric pulses in *Clarias microcephalus* (Günther 1864): probing an old puzzle, first posed by Charles Darwin // *Environ. Biol. Fish.* V. 103. P. 99–114.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-019-00936-w>
- Parmentier E., Diogo R.* 2006. Evolutionary trends of swimbladder sound mechanisms in some teleost fishes // *Communication in fishes* / Eds. Ladich F. et al. Enfield: Sci. Publ. Inc. P. 43–68.
- Peters R.C., Buwalda R.J.A.* 1972. Frequency response of the electroreceptors (small pit organs) of the catfish, *Ictalurus nebulosus* // *J. Comp. Physiol.* V. 79. P. 29–38.  
<https://doi.org/10.1007/BF00693616>