

УДК 597.3

**ОСОБЕННОСТИ ЭЛЕКТРОГЕНЕРАЦИИ У АФРИКАНСКИХ  
ПЕРИСТОУСЫХ СОМОВ *Synodontis sorex* И *S. batensoda*  
(Mochokidae, Siluriformes)**

**А. А. Орлов, В. Д. Барон\*, А. С. Голубцов**

Представлено академиком РАН Д. С. Павловым 14.05.2019 г.

Поступило 15.05.2019 г.

Изучены электрические разряды у двух видов африканских перистоусых сомов *Synodontis sorex* и *S. batensoda*. При агрессивно-оборонительном поведении в парах особей обоих видов зарегистрированы как простые двухфазные разряды, так и более сложные по форме разряды с продолжительностью более 20 мс. Последние являются, по-видимому, результатом последовательной временной суммации с различной латентностью коротких простых разрядов. Предположительно образование длительных квази-монополярных разрядов способствует совмещению частотного спектра разрядов с диапазоном максимальной чувствительности ампулированных электрорецепторов *Synodontis*.

*Ключевые слова:* электрические разряды, Mochokidae, электрокоммуникация, *Synodontis*, электрические органы, электрорецепция.

**DOI:** <https://doi.org/10.31857/S0869-56524876711-714>

Способность генерировать электрические разряды обнаружена к настоящему времени у представителей четырёх семейств африканских сомообразных. Помимо сильноэлектрических сомов семейства Malapteruridae, электрические разряды (ЭР), возникающие при работе электрогенераторных систем, зарегистрированы у сомов, принадлежащих ещё к трём семействам — Mochokidae [1–5], Clariidae [6, 7] и Claroideidae [8, 9]. Амплитуды ЭР у этих сомов значительно меньше разрядов сильноэлектрических Malapteruridae и, скорее, сравнимы с хорошо изученными импульсными разрядами слабоэлектрических клвоворыльных семейства Mormyridae, что позволяет условно отнести исследованных представителей этих трёх семейств к группе слабоэлектрических сомов. Некоторая условность этой терминологии связана с тем, что локализация структур, ответственных за электрогенерацию, проведена лишь для представителей рода *Synodontis* семейства перистоусых сомов Mochokidae. У этих сомов источником ЭР служат модифицированные волокна акустической мышцы, соединённой с плавательным пузырьём, что позволяет рассматривать эти волокна как примитивный электрический орган [1, 4].

Гистологические исследования этих тканей, проведённые у пяти видов *Synodontis* параллельно с ре-

гистрацией акустических и электрических сигналов, показали отрицательную корреляцию между плотностью миофибрилл в модифицированных мышечных волокнах акустической мышцы и способностью данного вида к электрогенерации, в то время как для генерации звуков эта корреляция положительна [4]. Очевидно, что мышечные ткани, теряя в процессе развития свою сократительную функцию, приобретают способность генерировать электрические токи подобно тому, как это происходит в электрических органах. Предположительно ткани акустических мышц представителей рода *Synodontis* находятся в процессе становления их электрогенераторной функции, а самих перистоусых сомов можно рассматривать в качестве переходных форм от неэлектрических видов к электрическим.

Целью настоящей работы является сравнительное изучение ЭР и функционирования электрогенераторных систем *Synodontis sorex* и *S. batensoda* — двух из 11 видов перистоусых сомов, представляющих нильскую фауну, на которых исследования подобного рода ранее не проводились.

Исследованный материал — семь экземпляров *S. sorex* стандартной длины SL 99–203 мм и девять экземпляров *S. batensoda* SL 108–186 мм — был добыт из р. Баро (Baro) в бассейне Белого Нила на юго-западе Эфиопии. Опыты проводили в полевых условиях по методикам, применявшимся ранее [5]. Пойманных рамной сетью рыб сразу помещали в пла-

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова  
Российской Академии наук, Москва

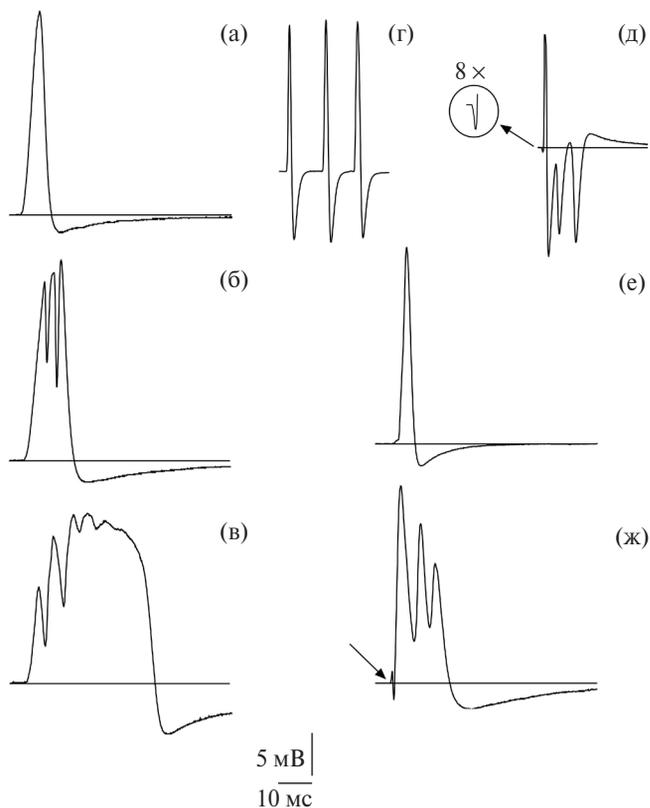
\*E-mail: vbaron@mail.ru

стиковые 40-литровые контейнеры с активной фильтрацией и непрерывно аэрируемой водой из водоёма, откуда они были добыты. Период экспериментальной адаптации перед первыми записями составлял от 4–6 часов до нескольких дней. Опыты проводили круглосуточно при естественной освещённости. Регистрацию электрических разрядов осуществляли у свободно плавающих рыб в аквариуме 40 × 30 × 20 см с помощью двух стержневых электродов из графита, прикреплённых к коротким стенкам аквариума. Усиленные дифференциальным усилителем Isolated Low-Noise Bio-Amplifier (Iso-DAM, WPI) (100×; 0,1 Гц — 10,0 кГц) сигналы подавались на вход аналого-цифрового преобразователя (DAQ-card AI-16E-4, “National Instruments”), соединённого с РСМСІА-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.

Помещённые в аквариум свободно плавающие одиночные экземпляры как *S. sorex*, так и *S. batensoda* практически не генерировали ЭР. В отличие от представителей некоторых других видов *Synodontis* [1, 5], обладающих спонтанной электрической активностью (включая и микровольтовый диапазон), от особей исследуемых видов удалось зарегистрировать лишь единичные ЭР в течение многочасового периода наблюдений. Ситуация менялась при помещении в аквариум пары исследуемых рыб. В этом случае генерация разрядов происходила главным образом при агрессивно-оборонительных взаимодействиях, когда одна из особей (занимавшая, по-видимому, доминирующее положение) в условиях ограниченного пространства предпринимала прерывающиеся короткими паузами серии атак, обычно сопровождаемые ЭР. Так, например, у наиболее активной пары *S. sorex* в ночное время за 154-минутный интервал был записан 81 разряд.

У представителей *S. sorex* были обнаружены отличающиеся формой два типа двухфазных разрядов: короткие, с длительностью начальной фазы 8,5–12,0 мс (рис. 1а) и более длинные, достигающие 40–50 мс с характерной изрезанностью вершины первой фазы (рис. 1б, в).

Механизм, при котором в результате последовательной временной суммации “элементарных” разрядов может происходить образование слитного суммарного разряда, рассматривался у представителей *S. eupterus* и *S. caudovittatus* [5], а также у африканских сомов родов *Clarias* [6] и *Auchenoglanis* [8].



**Рис. 1.** Электрические разряды *Synodontis sorex* (а–в) и *S. batensoda* (г–ж). На всех осциллограммах отклонение вверх соответствует электроотрицательности области головы. Увеличенный (в круге) фрагмент (д) и стрелка (ж) показывает короткий, предшествующий основному разряду импульс. Осциллограммы нормированы относительно максимального по амплитуде разряда.

Смысл такой адаптации предположительно состоит в совмещении частотного спектра ЭР с соответствующим диапазоном максимальной чувствительности сенсорных систем, представленных у сомообразных классом низкочастотных ампулированных электро-рецепторов. Чем меньше был интервал времени между суммируемыми импульсами, тем больше оказывалась амплитуда итогового разряда и менее заметна его изрезанность — импульс становился более “гладким”. В опытах на препаратах электрических органов морских рыб при изучении процесса суммации постсинаптических потенциалов, приводящей к “электрическому тетанусу”, минимальный интервал между импульсами, стимулирующими одиночное эфферентное волокно, был ограничен 1,3 мс из-за рефрактерности последнего [10]. Очевидно, что примерно таким значением должен определяться минимальный период изрезанности суммарного разряда. Наличие на длинных суммарных разрядах сравнительно гладких участков (рис. 1в) можно, по-видимому, объяснить тем, что по мере развития

процесса суммации разрядов наравне с увеличением частоты импульсации в нерве происходит также и одновременное вовлечение в процесс всё большего числа структурных единиц, состоящих из локальных групп электрических клеток со своими эфферентами.

Разряды, зарегистрированные у представителей *S. batensoda*, представлены на рис. 1г–ж. Это в первую очередь пачки коротких двухфазных импульсов (рис. 1г) с длительностью первой фазы 1,6–1,8 мс и переменным числом импульсов в пачке от одного до шести, а также разряды несколько другой формы (рис. 1е), похожие на элементарные ЭР *S. sorex*, но более короткие, не превышающие по длительности 4,5–6,0 мс. Очевидно, что более продолжительные ЭР (рис. 1д, ж), которые количественно преобладали в выборках записанных разрядов, как и в случае *S. sorex*, были результатом последовательной суммации соответствующих элементарных ЭР.

При алгебраическом сложении последовательности двухфазных импульсов результат такой суперпозиции, а точнее, форма суммарного импульса, зависит от соотношения площадей положительной и отрицательной фаз элементарных разрядов. В данном случае за счёт наличия постоянной составляющей у исходных элементарных ЭР (рис. 1г, е) результирующие разряды *S. batensoda* будут в основном располагаться как в отрицательной, так и в положительной полуплоскостях, т.е. образовывать соответственно квазимонополярные импульсы с противоположными знаками (рис. 1д, ж).

Электрические разряды всех исследованных видов *Synodontis*, как и монофазные разряды сильноэлектрического сома *Malapterurus*, обладают электротрицательной полярностью первой фазы относительно области головы. Обычно полярность разрядов электрических органов рыб определяется функциональными характеристиками мембран электрических клеток (электроцитов) и типом их иннервации [11]. Существующее общее правило, согласно которому иннервация задней стороны электроцитов делает ростральную часть рыбы электроположительной, нарушает лишь *Malapterurus*, у которого полярность противоположна [12]. Кроме этого, существует ещё один признак, объединяющий разряды сильноэлектрического сома *Malapterurus* и перистоусых сомов *Synodontis*. На рис. 1д показан увеличенный фрагмент ЭР *S. batensoda* с коротким импульсом, предшествующим основной первой фазе разряда (рис. 1ж). Такие импульсы были различной формы и отмечались для многих зарегистриро-

ванных ЭР. У *Malapterurus* похожие, предшествующие основной фазе ЭР короткие однофазные импульсы связаны с функциональными особенностями электроцитов, обе стороны которых способны генерировать спайки, а иннервированная сторона имеет стеблевидную (stalk) структуру. Импульсы электроположительны относительно головы, всегда противоположны по знаку основной фазе разряда и генерируются задней иннервированной стороной электроцитов [12].

Отметим, что пачки ЭР у *S. batensoda* (рис. 1г), межимпульсные интервалы в которых составляют около 10 мс, по своим параметрам практически идентичны спонтанным ответам, записанным внеклеточно от одиночных эфферентных нервов, которые иннервируют парные акустические мышцы рыбы-мичмана *Porichthys notatus* [13]. Рыба-мичман — представитель семейства батраховых (Batrachoididae), которые часто используются в качестве стандартного объекта при изучении акустической коммуникации рыб. Эти рыбы генерируют так называемые барабанные звуки со стабильной частотой 100 Гц при помощи сверхбыстро вибрирующих мышц, прикреплённых к плавательному пузырю. Длительность одного барабанного сигнала от 50 мс и выше, что примерно соответствует шести импульсам в пачке, регистрируемой на одиночном нервном волокне с такими же межимпульсными интервалами, что и у *S. batensoda* [14]. Каких-либо признаков электрической активности при изучении ряда батраховых рода *Opsanus* обнаружено не было (В.Д. Барон, неопубликованные данные), однако очевидно, что система звукогенерации у батраховых рыб и электрогенераторные системы перистоусых сомов образованы структурами гомологичными, что позволяет считать системы управления и нервного контроля у этих двух групп рыб во многом схожими.

**Благодарности.** Сбор материала производили в рамках полевых исследований Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции. Авторы выражают благодарность координатору экспедиции А.А. Даркову за помощь в организации полевых исследований, Д.Э. Эльяшеву — за разработку программного обеспечения, Фекаду Теффера, Б.А. Лёвину, С.Е. Черенкову — за помощь в сборе материала, а также А.Я. Супину — за просмотр рукописи и полезные замечания.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hagedorn M., Womble M., Finger T.E. // Brain Behav. Evol. 1990. V. 35. P. 268–277.

2. Baron V.D., Morshnev K.S., Olshansky, V.M., Orlov A.A. // Anim. Behav. 1994. V. 48. P. 1472–1475.
3. Baron V.D., Orlov A.A., Morshnev K.S. // J. Ichthyol. 2002. V. 42. Suppl. 2. P. S223–S230.
4. Boyle K.S., Colley O., Parmentier E. // Proc. R. Soc. B. 2014, V. 281. P. 20141197.
5. Орлов А.А., Барон В.Д., Голубцов А.С. // ДАН. 2017. Т. 474. № 5. С. 649–651.
6. Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. // Experientia. 1994. V. 50. P. 644–647.
7. Барон В.Д., Орлов А.А., Голубцов А.С. // ДАН. 2008. Т. 418. № 3. С. 274–276.
8. Барон В.Д., Орлов А.А., Голубцов А.С. // ДАН. 1996. Т. 349. № 4. С. 565–567.
9. Орлов А.А., Барон В.Д., Голубцов А.С. // ДАН. 2015. Т. 462. № 3. С. 370–372.
10. Bennett M.V.L., Grundfest H. In: Bioelectrogenesis, Amsterdam: Elsevier, 1961. P. 57–101.
11. Bennett M.V.L. In: Fish Physiology. N.Y.: Academic, 1971. V. 5. P. 347–491.
12. Grundfest H. Progress in Biophysics and Biophysical Chemistry. 1957. V. 7. P. 1–85.
13. Chagnaud B.P., Zee M.C., Baker R., Bass A.H. // J. Neurophysiol. 2012. V. 107. P. 3528–3542.
14. Chagnaud B.P., Baker R., Bas A.H. // Nat Commun. 2011. V. 2. P. 346. DOI: 10.1038/ncomms1349.

## ELECTROGENESIS IN TWO AFRICAN UPSIDE-DOWN CATFISHES, *Synodontis sorex* AND *S. batensoda* (Mochokidae, Siluriformes)

A. A. Orlov, V. D. Baron, A. S. Golubtsov

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,  
Moscow, Russian Federation*

Presented by Academician of the RAS D.S. Pavlov May 14, 2019

Received May 15, 2019

Weak electric discharges generated by the two species of African upside-down catfishes, *Synodontis sorex* and *S. batensoda*, are described. In both species two types of discharges were recorded in the course of aggressive-defense interactions in the pairs of individuals: short simple biphasic and longer (duration > 20 ms) discharges with more complex waveform. The discharges of the latter type seem to result from a temporal summation (with various latency) of simple discharges. It is suggested that formation of the long quasimonopolar discharges enhances the coincidence of frequency spectrum of the catfish discharges with maximum sensitivity range of their ampullary electroreceptors.

**Keywords:** electric discharges, electric organs, electroreception, Mochokidae, electrocommunication, *Synodontis*.