

УДК 597.3

РИТУАЛ СПАРИВАНИЯ И ПАТТЕРНЫ МОНОПОЛЯРНЫХ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ИМПУЛЬСОВ У ГОНКОНГСКОГО СОМА *Clarias fuscus* (Clariidae, Siluriformes)

В. М. Ольшанский

Представлено академиком РАН Д.С. Павловым 22.07.2019 г.

Поступило 22.07.2019 г.

Выполнены лабораторные эксперименты по регистрации электрической активности и поведения у *Clarias fuscus* в ходе нереста. Каждое из многократных спариваний самца и самки предварялось амplexусом — взаимной позой, при которой самец плотно охватывает голову самки и остаётся с ней в плотном контакте до конца спаривания. Нерестовое поведение у *C. fuscus* сопровождалось монополярными электрическими импульсами (МИ) двух типов — одиночными МИ, аналогичными наблюдаемым в других поведенческих ситуациях (агрессия, охота), и специфическими, наблюдаемыми только во время нереста пачками последовательных МИ, интервалы между которыми соизмеримы с их длительностью. Каждой зарегистрированной пачке МИ (71 пачка) соответствует одно спаривание рыб, а каждому зарегистрированному одиночному МИ (63) — атака одной рыбы другой. В разных поведенческих ситуациях — спариваниях самца с разными самками и атаках — МИ значительно различались по амплитуде и длительности, а для МИ, составляющих пачки, — по степени их асимметрии. Можно предположить, что включённость МИ в нерестовое поведение у *C. fuscus*, аналогичная исследованной ранее у *Clarias macrocephalus*, является общей особенностью всех клариевых.

Ключевые слова: клариевые сомы *Clariidae*, слабоэлектрические рыбы, нерестовое поведение.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-56524892213-217>

Клариевые сомы сопровождают различные формы активного поведения — агрессию [1–3], охоту [4], нерест [5, 6] — генерацией монополярных электрических импульсов (МИ). МИ клариевых сомов по паттерну и длительности похожи на МИ ромботелых скатов и звездочётов [7]. Предполагается, что они формируются путём многократного запуска электрогенераторных структур, представляя собой слитную суперпозицию элементарных разрядов [8, 9]. Вариабельность паттернов МИ определяется вариацией интервалов между запускающими нервными импульсами [9].

Для клариевых сомов характерен стереотипный ритуал спариваний [10]. В экспериментальных условиях за время одной нерестовой сессии клариевые сомы спариваются десятки раз, что делает этот вид чрезвычайно удобным для исследований. На *Clarias macrocephalus* было показано [5, 6], что каждое спаривание сопровождается генерацией одной и только одной пачки МИ, хронологически жёстко встроенной в порядок смены взаимных поз нерестовых партнёров. До сих пор это единственный вид жи-

вотных, для которого описано столь чёткое 100%-е включение генерации специфических электрических импульсов в ритуал спаривания. Представляло очевидный интерес выполнить аналогичные исследования на другом виде клариевых.

Для экспериментов использовали двух самок (TL = 170 мм, масса 37 г и TL = 168 мм, масса 43 г) и самца массой 48 г, TL = 177 мм. До начала опытов рыб около 50 дней вместе содержали в аквариуме размером 60 × 60 × 30 см с песком на дне и несколькими убежищами. Нерест был стимулирован инъекцией гонадотропина (доза 6000 UI/кг) в 11 ч утра и повторной инъекцией половинной дозы через 10 ч. Аппаратура, электроды и методика регистрации электрической активности описаны ранее [3, 11]. Съёмку осуществляли через стеклянное дно аквариума 58 × 45 × 29 см, где электропроводность воды 360 мкСм/см, а температура 28 °С. Зона перемещения рыб в аквариуме ограничена перегородками из перфорированного пластика, её размеры 40 × 50 см.

Первое спаривание было зафиксировано в 05 ч 00 мин местного времени. В настоящем сообщении приводятся данные обработки непрерывной регистрации за период с 09 ч 00 мин до 14 ч 00 мин.

До 11 ч 30 мин в аквариуме находились один самец и одна самка, а затем была подсажена вторая. Всего за эти 5 ч было зарегистрировано 135 событий, сопровождавшихся генерацией МИ, из них 45 пачек, соответствующих спариваниям самца с самкой № 1, 26 пачек — с самкой № 2 и 64 одиночных импульса, соответствующих атакам одной из рыб другой (табл. 1). Во всех случаях во время генерации пачек МИ рыбы находились в амplexусе. Только в двух случаях из 71 пачки МИ были зафиксированы при выходе рыб из амplexуса, когда контакт между ними уже не был плотным. Применение метода идентификации источника разрядов [5, 11] показало, что во всех случаях пачки МИ генерировались самкой. Во всех случаях регистрации одиночных МИ в момент их испускания наблюдалась явная атака, т.е. заметное перемещение атакующей особи в направлении атакуемой. В большинстве случаев атаковал самец. Был также зарегистрирован одиночный МИ при атаке самки самкой. Наблюдались МИ на расстояниях между рыбами, не превышающих 5 см.

Для одиночных МИ измеренные амплитуды потенциалов на электродах составили 987 ± 314 мкВ, длительности $20,13 \pm 2,83$ мс. Для пачек МИ амплитуды 249 ± 63 мкВ при спариваниях с самкой № 1 и 353 ± 108 мкВ при спариваниях с самкой № 2. Длительность МИ, составляющих пачки, $33,24 \pm 2,40$ мс для самки № 1 и $32,83 \pm 3,18$ мс для самки № 2. Таким образом, амплитуды одиночных МИ были в 3–4 раза выше, чем амплитуды пачек, а длительность одиночных импульсов в 1,6 раза короче, чем длительность импульсов в пачках. Распределение амплитуд и длительностей показано на рис. 1а, б.

Различия по длительности МИ, составляющих пачки, у двух самок незначимы (рис. 1б). Более заметна разница в паттернах — у самки № 2 разряды более симметричные, чем у самки № 1 (рис. 1в, см. также табл. 1). Значения коэффициента асимметрии импульсов самки № 1 — $56,2 \pm 2,04\%$, самки № 2 — $52,9 \pm 2,53\%$. Для многих пачек это позволяет по форме импульсов в пачке идентифицировать самку.

Сразу после завершения нерестовой сессии из экспериментального аквариума был удалён самец. Между самками наблюдались интенсивные агрессивные взаимодействия. За 4 ч было зарегистрировано 307 одиночных разрядов с амплитудами 603 ± 234 мкВ и длительностями $21,4 \pm 3,12$ мс. Паттерны этих МИ чрезвычайно различались и включали гладкие, аналогичные показанному в нижней строке табл. 1 паттерны с зубцом, аналогичные по-

казанному в третьей строке табл. 1, а также паттерны с большой изрезанностью по всему импульсу.


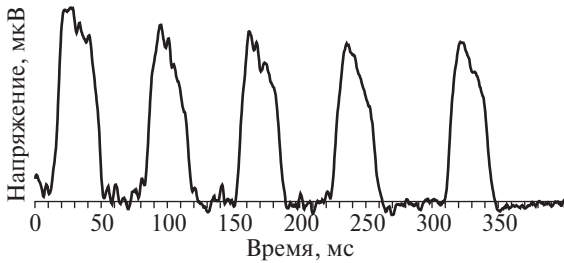

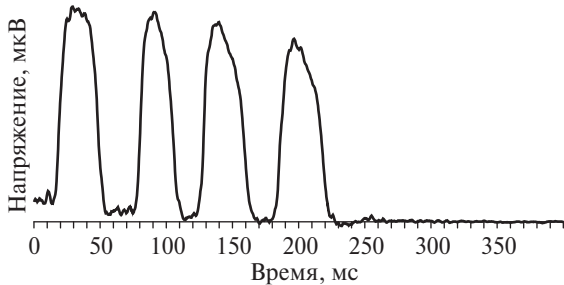

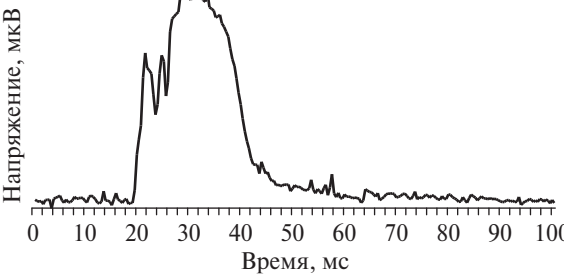

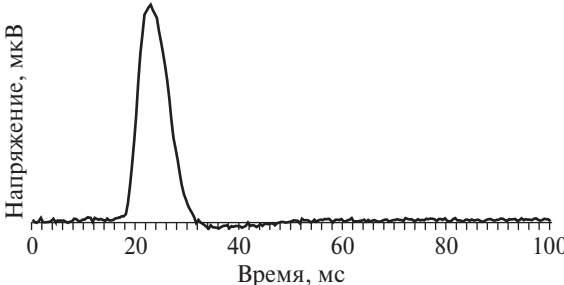
У исследованного ранее *C. macrocephalus* ритуал спаривания включает следующие последовательные элементы [5, 6]: самец изгибает своё тело дугой, самка утыкается головой ему в середину тела, рыбы входят в амplexус и замирают на несколько секунд. Выброс самцом порции спермы. Через несколько секунд самка изгибает переднюю часть тела, растягивая один бок, и рыбы смещаются относительно друг друга таким образом, что живот самца оказывается за краем головы самки. В этот момент усы самки вытягиваются вперёд и она генерирует пачку МИ. Пока длится пачка, жаберная крышка самца плотно скользит вдоль растянутого бока самки, надавливая на область гонад, что сопровождается выбросом икры, после чего рыбы расходятся.

Ритуал спаривания у *C. fuscus* аналогичен. После вхождения в амplexус рыбы также сохраняли полную неподвижность на 7–20 с, после чего следовали изгиб передней части тела самки и затем пачка МИ. Основное различие проявляется в том, что у *C. macrocephalus* после изгиба передней части тела до конца спаривания самки во всех наблюдавшихся спариваниях сохраняли неподвижность. А обе самки *C. fuscus* во всех спариваниях сразу после изгиба начинали энергичные и конвульсивные движения телом и хвостовым плавником. Это приводило к заметному перемещению пары с сохранением амplexуса. После начала пачки самец также производил конвульсивные движения головой. М. Брутон [10] описывает такие энергичные движения хвостовым плавником для *C. gariepinus*, объясняя их необходимостью разбросать икру по большой площади. Однако, по нашим наблюдениям, скорее эти конвульсивные движения нужны для вымета икры.

Проведённые исследования показывают, что МИ у *C. fuscus* включены в нерестовое поведение так же, как и у *C. macrocephalus*: одиночные МИ соответствуют атакам рыб друг друга, а пачки МИ — спариваниям. Можно предположить, что это общая особенность нереста всех клариевых сомов. Представляет безусловный интерес проверить наличие аналогичного феномена у представителей других семейств сомов, прежде всего Siluridae со сходным по последовательности поз ритуалом спаривания, а также у других водных животных с контактным спариванием.

Благодарности. Автор благодарен О.А. Солдатовой за участие в проведении экспериментов, а также А.О. Касумяну, А.С. Голубцову и академику РАН Д.С. Павлову за замечания и предложения по редактированию текста.

Таблица 1. Взаимные позы рыб и паттерны МИ в разных поведенческих ситуациях при нересте *C. fuscus*

Поведенческая ситуация	Взаимные позы рыб	Паттерн МИ
Спаривание с самкой № 1		
Спаривание с самкой № 2		
Атака самки самцом		
Атака самки самкой		

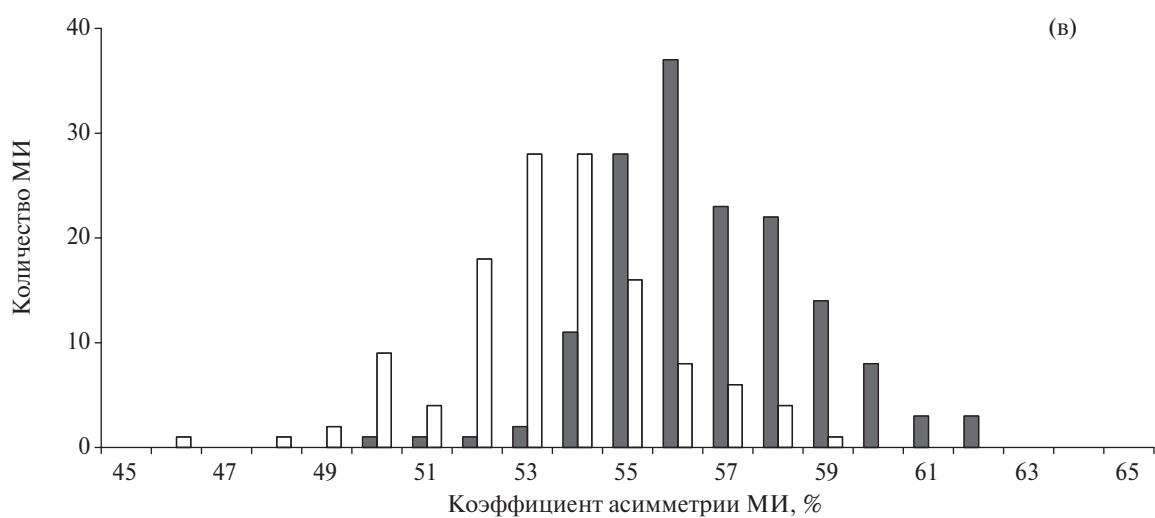
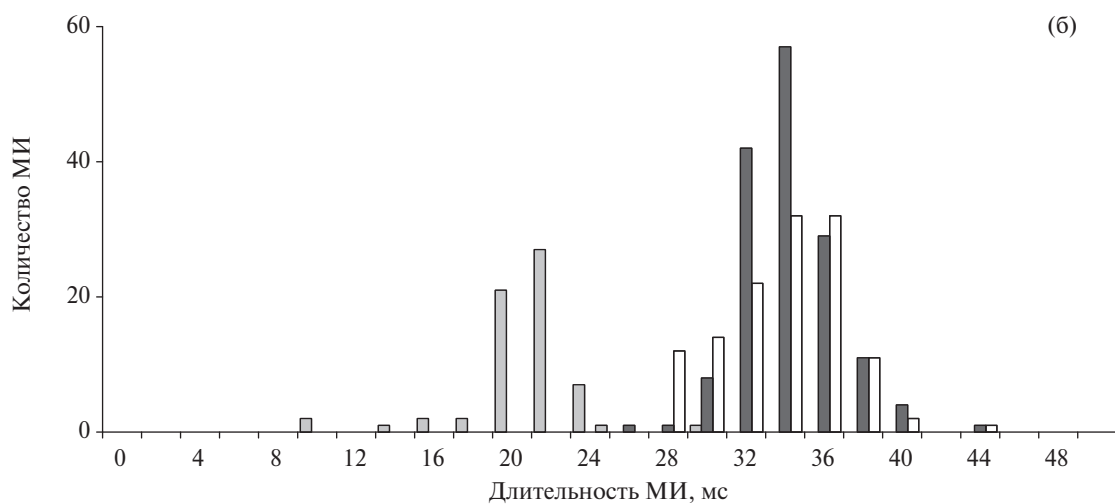
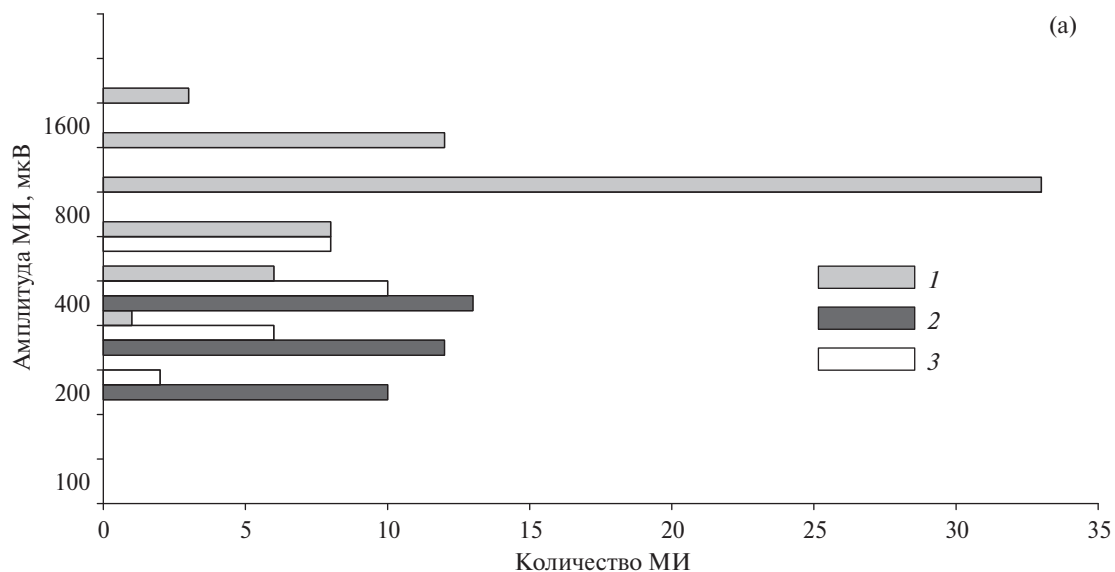


Рис. 1. Сравнение параметров МИ для трёх разных ситуаций: атака (1), спаривания с самкой № 1 (2) и самкой № 2 (3). а — амплитуда напряжений, зарегистрированных на электродах; б — длительность МИ; в — коэффициенты асимметрии МИ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. // *Experientia*. 1994. V. 50. P. 644–647.
2. Ольшанский В.М., Моршнев К.С., Насека А.М., Нгуен Тхи Нга // *Вопр. ихтиологии*. 2002. Т. 42. № 4. С. 549–557.
3. Касумян А.О., Ольшанский В.М., Павлов Д.С. и др. // *ДАН*. 2013. Т. 53. № 1. С. 96–112.
4. Ольшанский В.М., Касумян А.О. // *Вопр. ихтиологии*. 2018. Т. 58. № 6. С. 724–738.
5. Ольшанский В.М., Солдатова О.А., Моршнев К.С., Нгуен Тхи Нга // *ДАН*. 2009. Т. 429. № 5. С. 705–709.
6. Ольшанский В.М., Солдатова О.А., Нгуен Тхи Нга // *Журн. общ. биологии*. 2009. Т. 429. № 5. С. 705–709.
7. Барон В.Д. // *Сенсорные системы*. 1994. Т. 8. № 3/4. С. 147–161.
8. Bennett M.V.L. *Electric Organs* // *Fish Physiology*. N.Y.: Acad. Press, 1971. V. 5. P. 347–491.
9. Орлов А.А., Барон В.Д., Голубцов А.С. // *ДАН*. 2019. Т. 487. № 6. С. 711–714.
10. Bruton M.N. // *Trans. Zool. Soc. London*. 1979. V. 35. P. 1–45.
11. Olshansky V.M. // *J. Ichthyol.* 2010. V. 50. № 11. P. 1077–1091.

THE MATING RITUAL AND PATTERNS OF MONOPOLAR ELECTRICAL PULSES IN HONG KONG CATFISH *Clarias fuscus* (Clariidae, Siluriformes)

V. M. Olshanskiy

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

Presented by Academician of the RAS D.S. Pavlov July 22, 2019

Received July 22, 2019

Laboratory experiments were performed to compare the electrical activity and behavior in *Clarias fuscus* during spawning. Each of the multiple matings of the male and female was preceded by an amplexus — a mutual pose in which the male tightly covers the female's head and remains in close contact with it until the end of mating. The spawning behavior of *C. fuscus* was accompanied by monopolar electrical pulses (MP) of two types: single MPs, similar to those observed in other behavioral situations (aggression, hunting) and specific MPs, observed only during spawning bursts of serial MPs (burst MPs), at intervals which are comparable with their duration. Each recorded burst MPs (71) corresponded to one mating, and each recorded single MP (63) corresponded to an attack of one fish on another. In different behavioral situations (matings and attacks), MPs differ significantly in amplitude and duration; and for MPs in bursts, in their degree of asymmetry. It can be assumed that the involvement of MPs in the spawning behavior of *C. fuscus* is similar to that studied earlier in *Clarias macrocephalus*, and is a common feature for Clariidae.

Keywords: Clariid catfish, weakly electric fish, spawning behavior.