

МИНИСТЕРСТВО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА СССР

ВСЕСОЮЗНЫЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ НАУЧНО-  
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МОРСКОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И  
ОКЕАНОГРАФИИ (ВНИРО)

---

На правах рукописи

УДК 597.442:577.19:597-151:  
:597-118.534:615.9

МАМЕДОВ ЧИНГИЗ АГАМУСА оглы

РОЛЬ ХЕМОРЕЦЕССИИ В ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЯХ  
МОЛОДИ КУРИНСКОГО ОСЕТРА ( *Acipenser guelden-  
staedti persicus* Borodin )

Специальность 03.00.10 - Ихтиология

А в т о р е ф е р а т

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва - 1991

Работа выполнена в лаборатории ихтиологии Института зоологии  
АН Азербайджанской республики.

Научные руководители: член-корр. АН Азербайджанской республики  
доктор биологических наук, профессор  
Р. Ю. Касимов  
кандидат биологических наук,  
А. О. Касумян

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
Ю. Б. Мантейфель  
кандидат биологических наук,  
А. И. Глубоков

Ведущее учреждение - Институт биологии внутренних вод АН СССР.

Защита состоится " 6 " XII 1991 г. в \_\_\_\_\_ час.  
на заседании Специализированного совета Д 117.01.02 при Всесоюз-  
ном ордена Трудового Красного Знамени научно-исследовательском  
институте морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) по  
адресу: 107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17-а.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО.

Автореферат разослан " \_\_\_\_\_ " \_\_\_\_\_ 1991 г.

Ученый секретарь  
Специализированного совета  
кандидат биологических наук

А. В. Астафьева

## В В Е Д Е Н И Е

Актуальность проблемы. Исследованиями, проведенными на ряде видов морских и пресноводных рыб показано, что в осуществлении различных поведенческих реакций, равно как и в восприятии окружающей среды важное значение имеют органы хеморецепции. Ведущая роль в этом принадлежит обонятельной системе (Малюкина и др., 1969, 1980; Павлов, Касумян, 1990; Hasler, 1966; Hara, 1975; Atema, 1980; Saglio, 1981 и др.). Сведения, касающиеся роли хеморецепции в жизни осетровых рыб, крайне недостаточны. Неизвестно насколько широк спектр поведенческих реакций, проявляемых осетровыми рыбами на те или иные химические раздражители, какую биологическую информацию они могут получать с помощью органов хеморецепции. Многие вопросы, связанные с выяснением закономерностей формирования различных форм поведения в онтогенезе этих рыб на естественные химические раздражители и определения уровня чувствительности к ним, а также изучения роли отдельных хемосенсорных систем в восприятии этих химических раздражителей остаются открытыми. Совершенно не исследована химическая природа внутривидовых химических раздражителей осетровых рыб.

Исследования в области хеморецепции осетровых рыб представляют теоретический интерес, связанный с возможностью уточнения их филогенеза. Данные, касающиеся хеморецепции осетровых рыб могут быть полезны также для решения многих практических задач, стоящих перед современным осетроводством, таких как, например, определение оптимального возраста, в котором надо выпускать полученную на рыбободных заводах осетровую молодь для нагула в море, предотвращение попадания молоди в водозаборные устройства или в участки водоема с высоким уровнем загрязняющих веществ (нефти) и т.д.

Цель и задача работы. Целью настоящей работы являлось исследование значения естественных химических раздражителей в поведении куринового осетра, одного из важнейших представителей осетровых рыб, выяснения закономерностей формирования поведенческих реакций молоди на естественные химические раздражители, а также исследование природы внутривидовых химических раздражителей. В соответствии с целью задачи работы заключались в следующем:

- изучить особенности протекания поведенческой реакции на внутривидовые, межвидовые и пищевые естественные химические раздражители у молоди куринового осетра;

- выяснить источник внутривидовых химических раздражителей;

- установить сроки возникновения и особенности формирования в онтогенезе куринового осетра поведенческой реакции на естественные химические раздражители и чувствительность к ним;

- выяснить степень участия обонятельной системы в восприятии естественных химических раздражителей;

- исследовать природу поведенчески-активных компонентов из экстракта кожи куринового осетра;

- изучить влияние сырой нефти на чувствительность и характер поведенческой реакции молоди куринового осетра на естественные химические раздражители, установить особенности и сроки возникновения поведенческой реакции на водорастворимые компоненты сырой нефти в онтогенезе куринового осетра.

Научная новизна. Впервые установлено наличие внутривидовой и межвидовой химической сигнализации у молоди куринового осетра в раннем онтогенезе. Впервые получены сведения об особенностях протекания поведенческой реакции молоди куринового осетра на внутривидовые, межвидовые и пищевые химические раздражители, определен источник внутривидовых химических раздражителей. Впервые установ-

лены сроки возникновения и закономерности формирования в онтогенезе куринаго осетра поведенческой реакции и чувствительности к естественным химическим сигналам. Получены сведения о химической природе и структуре веществ экстракта кожи куринаго осетра, обладающих репеллентным действием.

Практическая ценность работы. Данные о репеллентном и аттрактивном действии естественных химических сигналов на молодь куринаго осетра и роли отдельных хемосенсорных систем в их восприятии могут быть использованы для разработки способов активного управления поведением осетровых рыб. Сведения о закономерностях формирования поведения на естественные химические сигналы в онтогенезе куринаго осетра могут быть использованы при определении стандарта заводской молоди осетровых, выпускаемой в естественные водоемы. Сведения о химическом свойстве репеллентов могут быть использованы при определении способов предотвращения попадания молоди в неблагоприятные для жизни участки водоема, а также идентификации химической природы естественных репеллентов. Полученные сведения о повреждающем воздействии сырой нефти на органы хеморецепции и подавлении при этом проявления хемокоммуникационных отношений молоди куринаго осетра могут быть учтены при токсикологических исследованиях.

Апробация работы. Основные положения работы доложены на IX и X Всесоюзных совещаниях "Вопросы эволюционной физиологии" (Ленинград, 1986, 1990), на I Всесоюзном симпозиуме "Методы ихтиотоксикологических исследований" (Ленинград, 1987), на V Всесоюзной конференции по водной токсикологии (Одесса, 1988), на IV Всесоюзной конференции по раннему онтогенезу рыб (Мурманск, 1988), на Республиканской конференции молодых ученых посвященной 70-летию ВЛКСМ (Баку, 1988), на Всесоюзном совещании "Осетровое хозяйство водоемов СССР" (Астрахань, 1989), на Всесоюзной экологической конференции охраны природы (Москва, 1990).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 9 работ.

Структура и объем работы. Работа изложена на 140 страницах машинописного текста, включая 10 рисунков и 16 таблиц. Состоит из введения, четырех глав и выводов. Список литературы состоит из 212 работ, из них 90 иностранных.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проведена на Куринском производственно-экспериментальном осетровом рыбоводном заводе им. Ю.А. Гагарина (пос. Северо-Восточный Банк, г. Нефтечала, Азербайджанской республики) в 1985-1988 гг.

Поведенческие эксперименты проводили на 4-х возрастных группах молоди куринского осетра (*Acipenser gueldenstaedti persicus* в.): 10-14, 18-23, 28-35 и 60-70 суток с момента вылупления.

Исследования осуществляли в специальном двухсекционном аквариуме, в котором создавали два равных встречных потока воды с одинаковой скоростью и небольшой областью их смешивания в центре. При проведении экспериментов в аквариуме произвольно подачу чистой воды в течение 10 минут в один из отсеков заменяли подачей тестируемого раствора, содержащего внутривидовые, межвидовые и пищевые химические раздражители. Скорость протока в опытном отсеке при этом сохраняли прежней. В зависимости от длины тела число рыб в аквариуме колебалось от 5-9 (20-50 мм) до 1-3 (60-70 мм) особей.

В качестве внутривидовых химических раздражителей использовали экзометаболиты, водные экстракты слизи и кожи конспецифичных особей куринского осетра. Экзометаболиты рыб получали от доноров, имеющих возраст 60-70 суток и среднюю массу 1450 мг, которых содержали при температуре воды около 24°C в течение одного

часа. Концентрацию экзометаболитов выражали в г·час/л. Слизь ку-ринского осетра собирали с обеих сторон тела особей старшей воз-растной группы (60-70 суток), экстрагировали водой в течение 3 минут, полученные экстракты фильтровали. Концентрацию тести-руемых растворов выражали в мл слизи/л.

Для приготовления экстракта кожи конспецифичных рыб исполь-зовали особей куринаского осетра старшей возрастной группы. Кожу брали с дорзальной части туловищного отдела, удаляли жучки и растирали до получения гомогената. Концентрацию раствора, приго-товленного из расчета 1 г кожи (сырая масса) на 1 л воды обозна-чали 1 г/л.

В качестве межвидовых химических раздражителей использовали водные растворы слизи сома (*Silurus glanis* L. ) - основного хищника молоди осетровых в Куре. Концентрацию тестируемых раство-ров выражали в мл слизи/л.

В качестве пищевых химических раздражителей использовали экзометаболиты живых дафний (*Daphnia magna* ) - одного из ос-новного объектов питания подопытных рыб. Для стандартизации ус-ловий экспериментов, экзометаболиты получали при содержании 1 г живых интактных дафний в 1-л воды в течение 1 часа при температу-ре воды 20-24°C, полученную таким образом концентрацию экзомета-болитов обозначали 1 г·час/л.

О наличии реакции на внутривидовые и межвидовые химические раздражители судили по суммарному времени пребывания подопытных рыб в опытном отсеке, а величину реакции рассчитывали по формуле, предложенной В.А.Сухачевым, А.В.Мужиковым (1988).

Поведенческую реакцию на пищевые химические раздражители регистрировали визуально, интенсивность ее проявления оценивали по 5-ти бальной шкале - от 0 до 4 баллов, разработанной нами

для осетровых.

Для установления достоверности различий между выборками использовали  $t$ -критерий Стьюдента (Лакин, 1973). Относительную чувствительность рыб к химическим раздражителям определяли путем установления минимально действующей концентрации (МДК), за которую принимали концентрацию такого поведенчески активного раствора, разведение которого еще на один порядок приводило к утрате поведенческого эффекта (Касумян, 1977).

С целью установления роли обонятельного анализатора в восприятии химических раздражителей часть особей в возрасте 50 суток (55-60 мм) с момента вылупления аносмировали методом прижигания обонятельной выстилки каутером. Поведенческие эксперименты на аносмированных рыбах проводили через 10 суток после каутеризации.

Для выделения поведенчески активных компонентов из экстракта кожи куринского осетра использовали метод препаративной гель-хроматографии на колонке с сефадексом G - 25. Полученные фракции подвергали поведенческому тестированию в опытах с молодь куринского осетра 60-70 суточного возраста.

С целью изучения влияния нефтяного загрязнения на поведение и чувствительность к химическим раздражителям куринского осетра были проведены эксперименты на молоди в возрасте 60-70 суток. Рыб подвергали действию различных концентраций сырой нефти (10 мг/л, 100 мг/л и 1000 мг/л) в течение трех суток, а затем их переводили в чистую воду и в течение последующих трех суток использовали в поведенческих экспериментах.

Для выяснения закономерности формирования защитных поведенческих реакций в онтогенезе куринского осетра проводили серии экспериментов, где в качестве химических раздражителей использовали водорастворимые фракции сырой нефти. Концентрацию тестируе-

мого раствора выражали в мг/л.

Всего в ходе работы было проведено 988 поведенческих экспериментов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для выяснения характера и особенностей поведенческой реакции куриного осетра, а также определения чувствительности рыб к естественным химическим раздражителям были осуществлены поведенческие эксперименты на наиболее старшей из использованных возрастных групп - на молоди длиной тела около 70 мм (возраст 60-70 суток). Проведенные исследования показали, что молодь куриного осетра этого возраста способна воспринимать широкий спектр естественных химических сигналов, участвующих в обеспечении внутри и межвидовой коммуникаций, а также пищевого поведения. Эти химические сигналы вызывают у молоди поведенческие реакции различного характера. Так, в ответ на запах конспецифичных особей молодь демонстрирует отчетливую поведенческую реакцию, выраженную главным образом в значительном увеличении двигательной активности в момент их попадания в зону распространения химического раздражителя, уходе от источника раздражителя резким поворотом на  $180^{\circ}$  и перемещении их в последующие минуты преимущественно в противоположном отсеке аквариума, содержащем чистую воду. Характер поведенческого ответа и в первую очередь, его направленность свидетельствуют о том, что молоди куриного осетра присуща способность, полагаясь на восприятие химических сигналов, получать информацию о присутствии особей своего вида.

Особенность проявления этой реакции позволяет предположить, что запах конспецифичных особей обладает репеллентным действием для молоди куриного осетра. Репеллентным эффектом обладает

также, например, феромон тревоги карповых рыб, рыб далеких от осетровых по своему систематическому и филогенетическому положению. Однако реакция карповых рыб на феромон тревоги, являясь защитной, все же резко отличается по многим особенностям проявления от реакции молоди куринского осетра на внутривидовые химические сигналы. Реакция карповых рыб протекает значительно интенсивнее и ярче, сопровождается быстрым уходом от источника стимула, резким усилением двигательной активности, бросками, группированием особей и длительным затаиванием их, как правило, у дна аквариума (Малюкина и др., 1974; Марусов, 1976; Касумян, 1982; Касумян, Пащенко, 1982; Frisch, 1941; Schutz, 1956 и др.). Внутривидовые химические сигналы у лососевых рыб вызывают агрессивное поведение, связанное с проявлением реакции защиты своей территории от соперника (Марусов, 1975). Несмотря на заметные отличия от типичной реакции испуга на экстракт кожи своего вида, свойственной главным образом карповым, а также некоторым другим представителям различных в систематическом отношении групп рыб по своему характеру поведенческая реакция молоди куринского осетра на внутривидовые химические раздражители была идентичной ей - внутривидовые химические раздражители в обоих случаях являлись репеллентно-активными стимулами и вызвали оборонительную или отпугивающую поведенческую реакцию.

Нами было установлено, что у молоди куринского осетра поведенческую реакцию вызывали как экзометаболиты, так и водные растворы слизи и экстракта кожи конспецифичных особей. Из этого следует, что вещества, обладающие репеллентным действием содержатся как в экзометаболитах, так и слизи и коже конспецифичных особей. В наших экспериментах наибольшую по интенсивности реакцию избегания подопытные рыбы проявляли на водные растворы экстракта

кожи (МДК -  $10^{-2}$  г/л), тогда как экзометаболиты и водные растворы слизи конспецифичных особей вызвали значительно меньшую по интенсивности реакцию (МДК - 3 - 4,5 г·час/л и  $10^{-1}$  мл слизи/л, соответственно), что указывает на то, что кожа является наиболее мощным источником репеллентно-активного сигнала. Можно предположить, что именно в коже происходит выработка этого химического сигнала. Наличие же этих стимулов в экзометаболитах и слизи куринского осетра свидетельствует об их способности к свободному выходу в окружающую среду из кожи конспецифичных особей.

Феромон тревоги, который вызывает типичную реакцию избегания у карповых рыб, содержится в специальных колбовидных клетках кожи, отличающихся от слизистых клеток отсутствием связи с поверхностью тела и выделяется в окружающую среду только при поранении кожи тем или иным способом (Schutz, 1956; Pfeiffer, 1963) или после наступления смерти (Касумян, 1989), когда начинается процесс деструкции тканей организма.

По литературным сведениям (Моисеев и др., 1981) в коже осетровых рыб имеются овальные и бокаловидные клетки, причем оба типа клеток являются слизистыми и имеют связи с поверхностью тела. Можно предположить, что репеллентно-активное вещество, которое содержится в экзометаболитах, слизи и экстракте кожи конспецифичных особей куринского осетра, является продуктом жизнедеятельности именно этих клеток, которые продуцируют свой секрет в окружающую среду.

Таким образом можно заключить, что внутривидовой химический сигнал, который вызывает реакцию избегания у молоди куринского осетра, вырабатывается в коже, по-видимому, в слизистых клетках, которые выносят это вещество вместе со слизью на поверх-

ность тела, а затем уже из слизи оно постепенно, но постоянно поступает в окружающую среду и служит сигналом о присутствии особи своего вида.

Каково может быть биологическое значение выявленной нами поведенческой реакции молоди куринского осетра на запах конспецифичных особей? На наш взгляд оно тесно связано с экологией молоди, особенно в период нагула после ската в море. Известно, что молодь осетровых рыб не ведет стайный образ жизни, не формирует в период нагула плотных скоплений в пастбищных зонах. По-видимому, репеллентная реакция молоди на конспецифический запах способствует более равномерному распределению молоди в районе нагула и таким образом снижает уровень внутривидовой конкуренции этих рыб на почве питания.

Как показали проведенные нами исследования молоди куринского осетра присуща способность воспринимать не только внутривидовые химические сигналы, но и межвидовые - способность, присущая многим видам рыб других систематических групп (Малюкина и др., 1980; Frisch, 1938, 1941 и др.). Поведенческая реакция молоди куринского осетра на межвидовой химический сигнал - запах сома - аналогична как по своему характеру, так и по форме протекания реакции на запах своего вида и заключается в активном уходе молоди из зоны распространения запаха. Уменьшение концентрации тестируемого стимула заметно удлиняет латентный период возникновения реакции. Так, например, в случае, когда концентрация межвидового сигнала была равна 1 мл слизи/л поведенческая реакция наблюдалась уже спустя 10-15 сек после начала опыта. Уменьшение концентрации в 10, а затем и 100 раз увеличивало продолжительность латентного периода реакции до 30-50 сек.

МДК для экстракта слизи сома составила  $10^{-2}$  мл слизи/л. Поведенческая реакция подобного типа, по-видимому, имеет важное биологическое значение для молоди осетровых, так как на их численность в естественных водоемах хищники оказывают значительное влияние (Касимов, 1980; Лукьяненко и др., 1984 и др.).

В качестве пищевого химического раздражителя использовали наиболее адекватный пищевой стимул - экзометаболиты дафний, служивших основным кормом для подопытной молоди куринаго осетра. Проведенные исследования показали, что поведенческая реакция наблюдаемая у молоди куринаго осетра в ответ на предъявление им пищевых химических раздражителей выражается главным образом в увеличении двигательной активности и осуществлении хватательных бросков в момент их попадания в зону распространения раздражителя, перемещении рыб по направлению к источнику раздражителя, образовании непродолжительного скопления и поиске добычи с характерным для осетровых рыб зигзаго- или S-образными передвижениями у дна и придонных слоях отсека с раздражителем, а иногда и в соседних участках аквариума.

Наличие в поведенческой реакции на пищевые химические раздражители указанных выше специфических элементов пищевого поведения позволило нам разработать 5-ти бальную шкалу от 0 до 4-х баллов для оценки интенсивности наблюдаемого поведенческого ответа молоди на экзометаболиты дафний. Использование этой шкалы позволило установить, что по мере уменьшения концентрации раствора экзометаболитов дафний в 10, 100 и 1000 раз интенсивность реакции закономерно снижается, в среднем на один балл (табл. I).

Таблица I

Интенсивность реакции молоди куринского осетра (в баллах)  
на растворы экзометаболитов дафний

Подопытные рыбы (длина, масса и возраст)	Концентрация экзометаболитов г·час/л			
	I	$10^{-1}$	$10^{-2}$	$10^{-3}$
65-80 мм	4;4;4;3;3;	3;3;2;2;2;	2;1;1;1;1;	0;0;0;0;0;
1,5-2,0 гр.,	3;3;3;3;3;	2;2;1;1;1;	1;1;1;0;0;	0;0;0;0;0;
60-70 суток	3;			
$M_{\pm}$	$3,2 \pm 0,2$	$1,9 \pm 0,2$	$0,9 \pm 0,1$	0
Число опытов	12	10	10	10

Характер реакции и в первую очередь, ее направленность указывает на способность молоди куринского осетра полагаясь на восприятие пищевых химических раздражителей не только получать информацию о присутствии в воде запаха корма, но и осуществлять поиск его источника.

Характер протекания поведенческой реакции у молоди куринского осетра в ответ на предъявление им пищевых химических раздражителей обуславливается, как нам представляется, экологическими особенностями молоди. Осетровые рыбы, в частности, куринский осетр ведет донный и придонный образ жизни, является бентофагом и его основным каналом получения информации об окружающей среде и поиска добычи служит хеморецепция (Павлов и др., 1970).

Необходимо отметить, что продолжительность реакции в ответ на пищевые химические раздражители была невелика (от 1-2 до 3-4 мин), а поведение подопытных рыб к концу стимульного периода приближалось к фоновому. По-видимому, это связано с минимиза-

щей энергозатрат на поиск пищи молодью куринского осетра. Вероятно, это общее правило для пищевого поведения рыб разного систематического положения (Касумян, Пономарев, 1986).

С целью определения роли отдельных хемосенсорных систем в восприятии естественных химических раздражителей были проведены поведенческие эксперименты с аносмированными рыбами через 10 дней после прижигания обонятельных розеток. Опыты показали, что лишённые обонятельной чувствительности особи куринского осетра не способны реагировать на внутривидовые, межвидовые и пищевые химические раздражители в широком диапазоне их концентраций, за исключением высоких — 1 г/л, 1 мл слизи/л и 1 г·час/л, соответственно. Это свидетельствует о том, что у куринского осетра, как и у многих других видов морских и пресноводных рыб (Малюкина и др., 1969, 1980; Павлов, Касумян, 1990; Pfeiffer, 1982 и др.) ведущей дистантной хемосенсорной системой в рецепции как внутри- и межвидовых, так и пищевых химических раздражителей является обоняние. О ведущей роли обонятельной чувствительности молоди осетровых в восприятии химических раздражителей свидетельствует также данные ряда авторов (Павлов и др., 1970; Палатников, 1983; Касумян, Кажлаев, 1986 и др.).

Сохранение у аносмированных рыб способности реагировать на высокие концентрации тестируемых химических раздражителей указывает на возможность их восприятия другими необонятельными хемосенсорными системами, например, вкусовой рецепцией, которая хорошо развита у осетровых рыб (Певзнер, 1981, 1985). Однако следует отметить, что эти концентрации не являются адекватными для хемосенсорных систем, поскольку столь высоки, что не могут быть созданы в естественных условиях.

Для определения сроков и закономерностей формирования в онтогенезе курино́го осетра поведенческой реакции на естественные химические раздражители и чувствительности к ним были проведены эксперименты с использованием молоди разных возрастных групп. Исследования, проведенные нами на молоди в возрасте 10-14 суток (при длине тела около 22 мм) не выявили каких-либо изменений в поведении подопытных рыб. В ответ на предъявление им всех перечисленных выше химических раздражителей в высоких концентрациях (1 г кожи/л, 1 мл слизи/л и 1 г·час/л) личинки не проявляли какой-либо поведенческой реакции даже при заходе в зону аквариума с максимальными по величине концентрациями тестируемых стимулов.

Согласно литературным сведениям о формировании морфологических структур хеморецепторных систем у личинок и мальков рыб уже имеется принципиальная возможность участия органов хеморецепции в восприятии внутри-, межвидовых и пищевых химических сигналов. Так для молоди многих видов, в том числе и осетровых рыб, установлено, что первые рецепторные клетки в органе обоняния и во вкусовых почках появляются у личинок, находящихся на этапе смешанного питания, т.е. еще в начале личиночного периода развития, а для отдельных видов наличие рецепторных клеток в обонятельной выстилке выявлено в эмбриональном периоде развития (Пяткина, 1976; Пашенко, Касумян, 1981; Певзнер, 1981, 1985; Theisen et al. , 1980; Iwai , 1980; Appelbaum , 1981; Jamamoto , 1982 и др.). Отсутствие поведенческой реакции молоди младшей возрастной группы курино́го осетра на естественные химические раздражители, на наш взгляд, объясняется отсутствием участия органов обоняния в их-восприятии.

Отчетливая поведенческая реакция впервые наблюдается у молоди возрастом 18-23 суток (длина тела около 27 мм) при введении

в аквариум высоких концентраций тестируемых химических раздражителей (1 г кожи/л, 1 мл слизи/л и 1 г·час/л, соответственно). Растворы внутри- и межвидовых химических раздражителей вызвали у молоди четко выраженную реакцию избегания от источника стимула, тогда как в ответ на предъявление им раствора пищевых химических раздражителей осуществляли хватательные броски у подающей раствор трубки и осуществляли поиск пищи в придонных слоях и на дне отсека с раздражителем. Однако четкая поведенческая реакция наблюдалась лишь при непосредственном попадании молоди под струю подающей раствор трубки или нахождения вблизи нее, что связано с низкой обонятельной чувствительностью в это время.

Проведенные нами исследования показали, что четкая поведенческая реакция в ответ на действие различных химических раздражителей, применявшихся в качестве тестируемых стимулов, наблюдается у молоди в возрасте 28-35 суток при длине тела около 38 мм. Поведенческая реакция наблюдалась у молоди как при непосредственном попадании ее под струю подающей раствор трубки, так и при нахождении молоди на довольно значительном расстоянии от места подачи стимульного раствора. Латентный период реакции в ответ на стимулы у молоди этой возрастной группы сократился до 15-20 сек, а чувствительность ее увеличилась на один порядок (МДК -  $10^{-1}$  г кожи/л,  $10^{-1}$  мл слизи/л и  $10^{-1}$  г·час/л, соответственно). Полученные нами результаты о формировании поведенческой реакции на естественные химические раздражители подтверждаются данными об особенностях формирования структур конечного мозга и в том числе обонятельной луковицы. Согласно этим сведениям процесс формирования перечисленных структур в онтогенезе русского осетра начинается с 18-23 суточного возраста, а завер-

шается к 30-35 суточному возрасту (Рустамов, 1984).

Специальные серии экспериментов, проведенные на молоди старшей возрастной группы (60-70 суток) показали, что чувствительность молоди к этому возрасту увеличивается еще на один порядок. Четкая поведенческая реакция в ответ на действие тестируемых химических раздражителей наблюдалась у молоди вплоть до концентрации  $10^{-2}$  г кожи/л,  $10^{-2}$  мл слизи/л и  $10^{-2}$  г·час/л, соответственно (см. выше).

Проведенные исследования по определению сроков и закономерностей формирования поведенческих реакций на естественные химические раздражители, а также установлению чувствительности молоди к ним показали, что в ответ на действие тестируемых раздражителей подопытные особи курийского осетра впервые начинают проявлять поведенческую реакцию с 18-23 суточного возраста при достижении длины тела около 27 мм. В процессе онтогенеза чувствительность молоди к ним увеличивается, а после достижения молодью 60-70 суточного возраста происходит постепенное завершение этого процесса (рис.1).

Для выделения репеллентных компонентов из экстракта кожи курийского осетра использовали метод колоночной гель-хроматографии на сефадексе G-25, разделяющем вещества с молекулярной массой от 5000 до 1000. Проведенное нами фракционирование экстрактов кожи осетра и последующее поведенческое тестирование полученных фракций показали, что репеллентным эффектом обладают фракции, содержащие веществ молекулярной массы не более 1400. Репеллентную реакцию максимальной интенсивности вызывает фракция содержащая вещества молекулярной массы 1260.

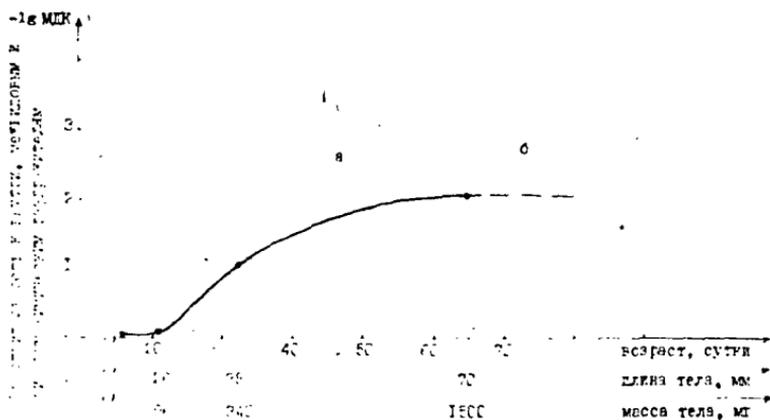


Рис. I. Изменение чувствительности к внутривидовым, межвидовым и пищевым химическим раздражителям в онтогенезе куринского осетра: а - экспериментальная часть, б - гипотетическая часть. МДК - минимально действующая концентрация.

Возможными стимуляторами реакции избегания у молоди куринского осетра, по нашему мнению, могут быть белковые вещества. Установлено, что в слизи многих видов рыб содержание белковых веществ составляет до 85% от сухой массы слизи (Комарова, 1969; Кобец, 1978; Ускова и др., 1970; Ускова, Чайковская, 1975), содержание углеводов может быть крайне низким и достигать всего нескольких процентов (Ferru, 1941). Поскольку молекулярная масса веществ, входящих в состав поведенчески активной фракции экстракта кожи куринского осетра равна 1260, то стимуляторами реакции избегания молоди не могут быть свободные аминокислоты, которые выделяются рыбами в окружающую среду. О большом спектре белковых веществ в слизи и коже многих рыб свидетельствует также

данные их электрофоретического анализа (Лебедева, Бурлаков, 1973; Лебедева, 1978 и др.), а также многочисленные данные по гистохимии кожи рыб.

С целью изучения влияния нефтяного загрязнения на поведение и чувствительность куриного осетра к химическим раздражителям были проведены эксперименты на молоди 60-70 суточного возраста. Поведенческие эксперименты, проведенные на интоксцированных особях (10 мг/л) не выявили каких-либо изменений как в поведении, так и в чувствительности к естественным химическим раздражителям. Существенные изменения в поведении и чувствительности к тестируемым раздражителям наблюдались у молоди, подвергшейся воздействию сырой нефти концентрацией 100 мг/л. При этом латентный период реакции увеличивается, а чувствительность к химическим раздражителям снижается на один порядок.

Поведенческие эксперименты, проведенные на молоди, подвергшихся воздействию сырой нефти концентрацией 1000 мг/л не выявили каких-либо изменений в поведении подопытных рыб в ответ на предъявление даже высоких концентраций химических раздражителей (1 мл слизи/л и 1 г·час/л, соответственно). У подопытных рыб отмечали усиление пигментации кожи на дорзальной поверхности туловища и головы, а также возникновение геморрагических проявлений в области грудных и брюшных плавников, что свидетельствовало о сильной интоксикации подопытных рыб (Лукьяненко, 1983). По-видимому, нефтяное загрязнение водной среды подавляет проявление хемокоммуникационных отношений у молоди осетровых рыб как за счет повреждения структурных элементов хемосенсорных систем, так и негативного влияния на ЦНС молоди в целом.

Для определения сроков формирования защитной поведенческой

реакции, а также чувствительности к водорастворимым фракциям сырой нефти в онтогенезе куринаго осетра были проведены эксперименты с использованием молоди разных возрастных групп.

Проведенные исследования показали, что в ответ на действие водорастворимой фракции сырой нефти молодь куринаго осетра проявляет защитную поведенческую реакцию, которая выражается главным образом в уходе от источника стимула. Срок формирования поведенческой реакции на водорастворимые фракции сырой нефти совпадает со сроком формирования реакций на внутривидовые, межвидовые и пищевые химические раздражители: впервые она проявляется с 18-23 суточного возраста при достижении молодью длины тела около 27 мм и в процессе онтогенеза чувствительность ее к этому раздражителю, так же как и к другим естественным химическим раздражителям увеличивается. МДК водорастворимой фракции сырой нефти для молоди 60-70 суточного возраста составляет  $10^{-1}$  мг/л.

Полученные результаты имеют практическую ценность в связи с необходимостью разработки биологических основ активного управления поведением осетровых рыб. Сведения о закономерностях формирования поведения на естественные химические сигналы в онтогенезе куринаго осетра могут быть использованы при определении стандарта заводской молоди осетровых, выпускаемой в естественные водоемы. Исследования природы репеллентных веществ кожи у молоди куринаго осетра дадут определенную научную информацию для создания искусственных репеллентов, которые могут применены в определенных экологически неблагоприятных условиях, с целью предотвращения гибели молоди.

## ВЫВОДЫ

1. Показано, что молодь куринского осетра способна воспринимать естественные химические сигналы и проявлять в ответ на их действие характерную поведенческую реакцию. Поведенческая реакция на внутривидовые (экзометаболиты, водные растворы слизи и экстракта кожи конспецифичных особей) и межвидовые (водные растворы слизи сома) химические сигналы выражается в избегании источника раздражителя, предъявление пищевых химических сигналов (экзометаболиты дафний) вызывает поисковую поведенческую реакцию.

2. Установлено, что источником репеллентно-активного внутривидового химического сигнала является кожа особей своего вида, из которой сигнальное вещество поступает в слизь, а затем выделяется в воду.

3. Показано, что ведущая роль в восприятии молодью куринского осетра естественных химических раздражителей принадлежит обонятельной системе.

4. Поведенческая реакция как на внутри и межвидовые, так и пищевые естественные химические раздражители в онтогенезе куринского осетра впервые проявляется у молоди возрастом 18-23 суток с момента вылупления при длине тела около 27 мм. С увеличением возраста интенсивность поведенческих реакций и чувствительность молоди к естественным химическим раздражителям повышается. Завершается этот процесс, по-видимому, после достижения молодью 60-70 суточного возраста и длины тела около 70 мм.

5. Установлено, что репеллентно-активные вещества кожи куринского осетра обладают молекулярной массой около 1260 и не способны образовывать лабильные комплексы с высокомолекулярными соеди -

нениями.

6. Обнаружено, что сырая нефть в концентрации 100 мг/л оказывает негативное воздействие на чувствительность молоди к естественным химическим раздражителям, а также вызывает изменения в поведении интоксигированной молоди. Происходит увеличение латентного периода реакции на химические сигналы и снижение чувствительности к ним на один порядок. Более низкие концентрации сырой нефти (10 мг/л) не оказывают заметного влияния на поведение и чувствительность молоди куринаго осетра к естественным химическим сигналам.

7. Водорастворимые фракции сырой нефти вызывают у молоди куринаго осетра проявление защитной поведенческой реакции, которая выражается главным образом в уходе от источника раздражителя. Впервые реакция проявляется с 18-23 суточного возраста при достижении молодью длины тела около 27 см. В процессе онтогенеза чувствительность молоди к водорастворимым фракциям сырой нефти, так же как и к другим естественным химическим раздражителям увеличивается.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Формирование защитных реакций у русского осетра в раннем онтогенезе // Тез. докл. IX Всесоюзного совещания "Вопросы эволюционной физиологии". - Ленинград. - 1986. - С. 219 (в соавторстве с Г. М. Палатниковым).

2. Нейрофизиологические методы в водной токсикологии // Тез. докл. I Всесоюзного симпозиума "Методы ихтиотоксикологических исследований". - Ленинград. - 1987. - С. 110-111 (в соавторстве с Г. М. Палатниковым и Р. Ю. Касимовым).

3. Формирование пищевых и защитных реакций на обонятельные раздражители у русского осетра на ранних стадиях постэмбрионального онтогенеза // Тез. докл. IV Всесоюзной конференции по раннему онтогенезу рыб. - Мурманск. - 1988. - Ч. 2. - С. 46-47 (в соавторстве с Г. М. Палатниковым).

4. Нейрональные корреляты обонятельного поведения молоди русского осетра в условиях нефтяного загрязнения // Тез. докл. У Всесоюзной конференции по водной токсикологии. - Одесса. - 1988. - С. 142 (в соавторстве с Г. М. Палатниковым).

5. Хеморецепторные поведенческие реакции у курийского осетра и белуги в раннем онтогенезе // Изв. АН Азерб. ССР (серия биол. наук). - 1988. - № 1. - С. 68-75 (в соавторстве с Р. Ю. Касимовым).

6. Поведенческие реакции на растворенные в воде различные вещества у курийского осетра в раннем онтогенезе // Тез. докл. республиканской конференции молодых ученых. - Баку. - 1988. - С. 46.

7. Поведенческие реакции молоди курийского осетра на естественные химические раздражители и роль обоняния в их восприятии // Тез. докл. X Всесоюзного совещания "Осетровое хозяйство водоемов СССР". - Астрахань. - 1989. - С. 217-218.

8. Внутривидовые химические сигналы у молоди курийского осетра в раннем онтогенезе // Тез. докл. X Всесоюзного совещания по эволюционной физиологии. - Ленинград. - 1990. - С. 79.

9. Сохранение генофонда осетровых рыб // Тез. докл. Всесоюзной конференции по экологическим проблемам охраны природы. - Москва. - 1990. - Ч. 2. - С. 84-85 (в соавторстве с Т. Г. Айдыновым).

---

Подписано к печати 25/X-91г    Формат 60x84 1/16    Заказ 246  
Объем 1,5 п.л.    Тираж 100

Ротапринт ВНИРО, 107140, Москва, В Красносельская, 17