



Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2023. Т. 31, № 6
Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics. 2023;31(6)

Обзорная статья
УДК 530.182

DOI: 10.18500/0869-6632-003075
EDN: VORGFP

Электрические рыбы как объект фундаментальных исследований

В. М. Ольшанский¹✉, В. Д. Барон¹, Е. МакМагон², Д. В. Зленко¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия

²ООО «Биосфера Энвайронментал», Клэр, Ирландия

E-mail: ✉vmolsh@yandex.ru, vbaron@mail.ru, biosphere.eoin@gmail.com, dvzlenko@gmail.com

Поступила в редакцию 31.07.2023, принята к публикации 13.09.2023,

опубликована онлайн 13.11.2023, опубликована 30.11.2023

Аннотация. Цель данной работы заключается в том, чтобы рассказать читателям про исследования электрических рыб и их роль в решении фундаментальных проблем. Мы хотим вовлечь заинтересовавшихся специалистов в проводимые нами исследования. **Методы.** Нами разработан метод многоэлектродной регистрации и визуализации электрических полей вокруг рыб — это новый инструмент исследования электрических рыб. **Результаты.** Статья носит обзорный характер. Мы попытались рассказать об истории исследований электрических рыб и особенностях российской школы электроэкологии.

Ключевые слова: электрические рыбы, электродинамика, электрофизиология, электроэтология, электроэкология.

Для цитирования: Ольшанский В. М., Барон В. Д., МакМагон Е., Зленко Д. В. Электрические рыбы как объект фундаментальных исследований // Известия вузов. ПНД. 2023. Т. 31, № 6. С. 776–812. DOI: 10.18500/0869-6632-003075

Статья опубликована на условиях Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

Electric fish as an object of fundamental research

V. M. Olshanskiy¹✉, V. D. Baron¹, E. MacMahon², D. V. Zlenko¹

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow, Russia

²Biosphere Environmental Ltd., Co. Clare, Ireland

E-mail: ✉vmolsh@yandex.ru, vbaron@mail.ru, biosphere.eoin@gmail.com, dvzlenko@gmail.com

Received 31.07.2023, accepted 13.09.2023, available online 13.11.2023, published 30.11.2023

Abstract. The aim of this work is to show the role of research on electric fish and their role in fundamental problems' solution. We are trying to involve additional specialists in our studies. *Methods.* We have developed a setup allowing simultaneous multielectrode registration and visualization of electric fields around fish, which is a novel tool in electric fish studies. *Results.* The article is a review. We tried to show the history of electric fish research and the peculiarities of the Russian school of electroecology.

Keywords: electric fish, electrodynamics, electrophysiology, electroethology, electroecology.

For citation: Olshanskiy VM, Baron VD, MacMahon E, Zlenko DV. Electric fish as an object of fundamental research. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics.* 2023;31(6):776–812. DOI: 10.18500/0869-6632-003075

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

Наука всегда наиболее полно усваивается в стадии зарождения.

Дж. К. Максвелл. Предисловие к «Трактату об электричестве и магнетизме» [1]

Электрические рыбы как объект фундаментальных исследований

Среди читателей журнала «Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика» много высококвалифицированных специалистов по анализу сложных процессов. Цель данной статьи, подготовленной сотрудниками Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, состоит в том, чтобы пригласить этих специалистов применить свои умения в области, которой мы занимаемся — электроэкологии.

Электроэкология — это наука о том, какую роль играют разнообразные электрические события в жизни животных. В первую очередь речь идёт о водных животных, поскольку многие из них имеют специализированные электрорецепторы, позволяющие воспринимать окружающие их электрические поля. Среди рыб есть электрические рыбы, способные генерировать электрические разряды, что нашло отражение в их видовых и родовых названиях. Сильно-электрические рыбы — электрические скаты, угри, сомы и звездочёты — генерируют мощные (сотни ватт) электрические разряды для нападения и защиты [2]. Существуют рыбы, африканские мормириды (сем. Mormyridae), гимнарх (*Gymnarchus niloticus*) и южноамериканские гимнотиды (отр. Gymnotiformes), которые регулярно или даже непрерывно генерируют разряды мощностью единицы-доли ватт для локации и коммуникации [3]. Известны также рыбы, способные генерировать более слабые разряды, часто нестабильной формы и только при социальных взаимодействиях [4, 5]. Но даже у самых обычных рыб, например карпа или *Danio rerio* [6], различные физиологические процессы, например респираторные движения, сопровождаются изменениями электрических потенциалов в диапазоне единицы-сотни микровольт. Учитывая, что порог электрочувствительности может быть значительно ниже (например, у амурского сома, *Parasilurus asotus* — около 0.05 мкВ/см [7]), рыбы могут воспринимать множество разнообразных электрических событий.

Всякая наука и всякая научная проблема нуждаются в адекватном инструменте. Изучая визуальную или акустическую коммуникацию, мы в некоторой степени можем положиться на свои природные возможности и опыт восприятия. Однако даже в этих областях новые технические средства могут коренным образом изменить картину. Например, применение ультразвуковой аппаратуры позволило обнаружить эхолокацию у китообразных и рукокрылых [8].

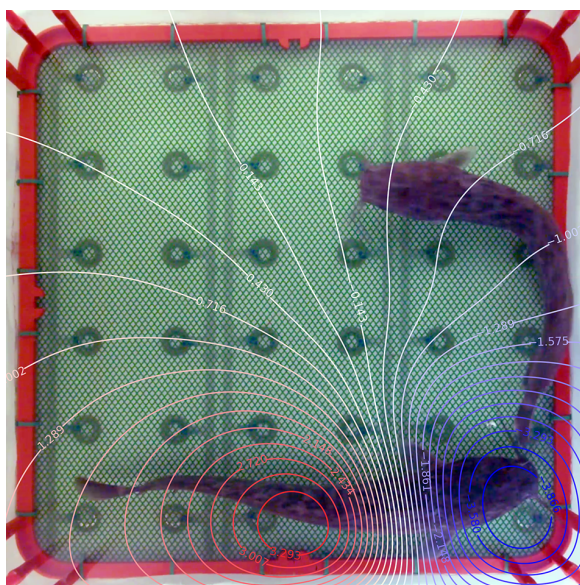
В электроэкологии, где опыт человеческого природного восприятия электрических сигналов отсутствует, наша потребность в технических средствах и физических моделях ещё острее. Способность гимнарха к электролокации была обнаружена Хансом Лиссманном [9] с помощью осциллографа. Дальнейшее применение сходной методики позволило зарегистрировать электрические разряды от многих других рыб. Однако при классической регистрации электрических сигналов оставалась проблема интерпретаций. Если в эксперименте участвовало несколько рыб, то трудно было понять, какая из них была источником разряда. Более того, часто возникали сомнения, действительно ли источником электрических сигналов были рыбы, а не флуктуации электрохимических потенциалов на электродах или какие-то внешние источники. Поэтому для прогресса в электроэкологии нужен был более продвинутый инструмент, позволяющий решить описанные выше проблемы. На основе многоэлектродной матричной регистрации электрических потенциалов [10], точно синхронизированной с видеозаписью [11], мы получили возможность визуализировать электрические поля рыб и других водных животных (рис. 1).

Методика позволяет оценивать значения электрических потенциалов, например, на теле рыбы, которые можно сравнивать с порогами электрочувствительности или порогами проявления двигательных реакций. Более того, появилась возможность синтезировать видеоклипы

([ссылка на пример видео](#)), демонстрирующие электрические события в реальном поведенческом эксперименте.

После того, как инструмент изготовлен и первичные экспериментальные данные получены, на передний план выходит вопрос их обработки и интерпретации. Одна из глав знаменитой книги Томаса Куна «Структура научных революций» [12] называется «Нормальная наука как решение головоломок». Речь идёт о том, что особый энтузиазм у исследователей вызывают «задачи-головоломки», решая которые можно продемонстрировать свой талант и мастерство. И именно такими задачами полна описываемая область знания — электроэкология. В настоящее время о функциональном значении слабых электрических сигналов, генерируемых, например, сомами из рода *Synodontis*, не известно ничего. Более того, существует множество рыб, для которых нам удалось зарегистрировать электрическую активность, несмотря на то, что эти виды считались электрически неактивными.

Часто решение и даже сама постановка научной проблемы невозможна без достаточного объёма экспериментальных данных, подобно тому, как небесная механика Исаака Ньютона, а вместе с ней и дифференциальное исчисление,



появились из анализа астрономических наблюдений, которые всю свою жизнь вёл Тихо Браге. Наш инструмент в чём-то подобен анализу Тихо, так как позволяет начать сбор информации, ранее недоступной научной общественности. Отметим, что, как и в случае Ньютона и Браге, в электроэкологии финальная сборка элементов в цельную картину скорее всего потребует совершенно других умений, инструментов и знаний, чем сбор первичных данных. Мы готовы поделиться как первичными данными (электрические и видеозаписи), так и начальным набором программ обработки и своим опытом исследований электрических рыб, стремясь расширить круг заинтересованных в исследованиях специалистов и, быть может, отыскать своего «Ньютона».

Приглашая специалистов в новую для них область, мы должны аргументировать, чем эта область интересна, какие фундаментальные проблемы в ней обсуждались, какими научными достижениями она вправе гордиться. В связи с этим мы попытаемся изложить несколько ярких эпизодов из истории исследований электрических рыб, рассчитывая на читателей — не специалистов и обращая внимание на имена исследователей, обсуждаемые проблемы, выбранные объекты, использованные методы и инструменты, а также полученные результаты и сделанные выводы.

1. Становление электродинамики: Рыба как источник гальванического тока

На рубеже XVIII–XIX веков электрическая теория разделилась на две отдельные, почти не пересекающиеся научные области — электростатику и электродинамику. Это разделение в XIX веке было закреплено введением двух разных систем физических единиц, в которых однотипные величины имели разные размерности. Например, сопротивление в электродинамической системе единиц имеет размерность скорости, и единица сопротивления 1 Ом соответствует скорости 10 000 км/с [13].

Электростатика в те времена была наукой о взаимодействии зарядов и заряженных тел. Силы взаимодействия можно было измерить с помощью электроскопов или крутильных весов, разделение зарядов осуществляли трением, например, в электрофорной машине. Для накопления заряда использовали примитивные конденсаторы — лейденские банки. Учёные спорили о природе силы отталкивания и о степени эквивалентности сил отталкивания и притяжения [14]. Однако в целом это было логичное продолжение и обобщение Ньютоновой теории на случай новых сил с понятным математическим описанием.

Напротив, в основе электродинамики лежало предположение о том, что электричество — это потоки эфира, хотя не существовало ни приборных возможностей измерить эти потоки, ни математических уравнений, описывающих эти потоки, ни выданных гипотез о причинах, вызывающих движения эфира. Основным объектом исследований в ранней электродинамике стали электрические рыбы, а после открытий Гальвани и другие живые существа и даже отдельные органы. Статья Майкла Фарадея «Заключение о характере направления электрической силы электрического угря» начинается словами: «Как ни удивительны законы и явления электричества, когда они открываются нам в неорганической, или мёртвой материи, интерес их едва ли может идти в сравнение с тем, который присущ той же силе, когда она связана с нервной системой и с жизнью» [15].

После изобретения лейденской банки — конденсатора, способного накапливать и сохранять электрический заряд, генерируемый существовавшей к этому времени электрофорной машиной — стала широко распространяться практика попробовать на себе или на других физиологический эффект её разряда. Эффект был сильным и очень похожим на тот, который вызывали суринамские гимноты, названные позже электрическими угрями (*Electrophorus*), и морские скаты рода *Torpedo*, названные позже электрическими скатами. Эта аналогия позволила предположить, что массивные

ячеистые структуры, отличающие этих рыб от других, не электрических, являются электрическими органами и именно электричество является агентом, вызывающим физиологический эффект [2, 16]. Эта идея встретила активные возражения сторонников электростатической теории. Действительно, рыба живёт в воде, а вода, особенно морская, является проводником электричества. Внутри проводника электрических явлений не бывает, следовательно, электрических рыб быть не может в принципе.

Джон Уолш провёл серию экспериментов с электрическими скатами [16, 17]. В качестве средства регистрации использовались несколько (не менее трёх) человек, взявших за руки. Крайние участники цепи опускали руку в воду со скатом, пытались вызвать его разряд и делились впечатлениями. Контрольные опыты проводились с заряженными лейденскими банками. В процессе экспериментов варьировалась цепь, через которую передавался или не передавался разряд. Если цепь состояла из людей и проводников, в том числе металлических проводов или мокрых верёвок, то разряд передавался. Если в цепи был изолятор или разрыв, то разряд не передавался. Было обнаружено, что эффекты от разрядов скатов и лейденских банок идентичны. Однако во время разрядов тело ската остаётся полностью неподвижным, а сам разряд не сопровождается ни треском, ни свечением, характерными для искрового пробоя. Многие учёные сочли доводы Уолша в пользу электрической природы разрядов ската убедительными, в 1773 г. Уолш получил за них медаль Копли — награду Королевского научного общества.

Однако оставались принципиальные вопросы, сформулированные Генри Кавендишем [18] в работе, которая начинается словами: «Хотя доказательства мистера Уолша, что воздействие *Torpedo* вызывается электричеством таковы, что оставляют мало места сомнениям, пока следует сознаться, что имеются некоторые обстоятельства, которые на первый взгляд кажутся с трудом согласующимися с такой гипотезой. Я предлагаю поэтому исследовать, действительно ли эти обстоятельства реально несовместимы с таким взглядом и дать отчёт о некоторых попытках имитировать действия этих животных электричеством». В частности, Кавендиш поставил ряд принципиальных вопросов.

- Почему ток от ската протекает через тело человека, если гораздо легче ему протечь через воду?
- Почему во время разряда рыб не наблюдаются искры, свечение, притяжения и отталкивания?
- Можно ли сделать такую модель ската, от которой мы будем чувствовать электрические разряды в воде?
- Чей разряд сильнее, натурального ската или лейденской банки, заряженной от электрофорной машины и соединённой с моделью ската?

Ответ на первый вопрос подчёркивал одно из самых важных различий между электростатикой и электродинамикой, которую в XIX веке часто называли гальванизмом, а позже электродинамикой проводящих сред. Действительно, в воде и любой иной проводящей среде ток течёт по всем доступным путям. Даже в цепях со сравнительно высоким сопротивлением, например от ската через воду, руки и тело человека, и, затем, снова через воду к скату, протекает какая-то часть общего тока. Напротив, искра или молния в воздухе проходят по какому-то определённом пути. Позже Ричард Фейнман обобщил принцип Кавендиша на случай одного электрона, заменив сопротивления возможных путей их вероятностями [19].

Отвечая на последний из вышеназванных вопросов, Кавендиш подчеркнул, что есть две разные величины: электрическое напряжение и количество электричества (заряд). Чем больше напряжение, тем больше искровой промежуток и ярче искра, а при слишком низком напряжении искра не наблюдается вовсе. Величина физиологического эффекта, напротив, определяется не напряжением, а количеством электричества, протекшего через тело человека. Кавендиш установил, что напряжение и заряд связаны через величину, и поныне именуемую ёмкостью. Лейденская банка, заряженная от электрофорной машины, имеет большое напряжение, но маленький

заряд, в отличие от электрических органов скатов, которые, по Кавендишу, представляют собой конденсаторные батареи очень большой ёмкости.

Кавендиш предложил экспериментальную процедуру измерения ёмкости с помощью эталонного конденсатора. Измеряемый конденсатор заряжался до некоего напряжения, а затем соединялся с эталонным. После этого эталонный конденсатор отсоединяли, разряжали и снова соединяли с измеряемым. На каждом шаге напряжение на измеряемом конденсаторе измеряли при помощи электроскопа. Процесс продолжали до тех пор, пока напряжение на измеряемом конденсаторе не падало вдвое. Результат измерений получали решением логарифмического уравнения, где показателем логарифма служило число зарядов-разрядов эталонного конденсатора, и выражали в дюймах, соответствующих диаметру металлического шара такой же ёмкости. Ёмкость одной лейденской банки тех времён составляла примерно 1...10 нФ. Применявшаяся в опытах Кавендиша батарея из 49 соединённых параллельно лейденских банок имела ёмкость около 500 нФ (при напряжении порядка 20 кВ). Если воспользоваться современными данными о напряжении и токе разрядов электрических скатов (ок. 50 В и 30 А), то эквивалентный конденсатор должен был бы иметь ёмкость в 4000 раз больше, чтобы при том же заряде вызвать похожий физиологический эффект. Это и определяло техническую сложность имитации разряда ската.

Кавендиш сделал «удачную» модель электрического ската из стопки мокрых слоёв кожи, зажатых между обкладками из сплава свинца и олова. Конструкция эта представляла собой конденсатор нового типа, который сейчас называется электролитическим. Он вполне мог иметь ёмкость порядка тысяч микрофард. Большая ёмкость электролитической модели ската растягивала во времени разряд батареи лейденских банок, соединённых с погруженной в воду моделью ската, достаточно для того, чтобы эксперты, приглашённые Кавендишем, ощутили его физиологическое действие. Максвелл писал, что это был один из всего двух случаев, когда Кавендиш допустил посторонних в свою лабораторию [20].

Помимо электрических рыб, очень большую роль в становлении электродинамики сыграли опыты Луиджи Гальвани с лягушками, причём не с целыми живыми животными, а с особым образом отпрепарированными задними лапками [21]. В известных спорах Вольты и Гальвани одним из принципиальных пунктов разногласий была степень сходства электричества в электрических рыбах и в лапках лягушек. Гальвани считал, что эти явления отличаются лишь количественно, но не качественно. Вольта же полагал, что только в электрических органах рыб течёт электричество, тогда как в нервах и мышцах лягушек — неизвестный нервный флюид.

Первоначальное событие, с которого начались исследования Гальвани, историки науки связывают с его женой Люцией Галлеацци [22, 23]. Люция сидела в лаборатории своего мужа, крутила ручку электрофорной машины и любовалась проскакивающими искрами. А в это время ассистент Гальвани препарировал лягушку, и её лапка очень сильно дёргалась при прикосновениях скальпеля. Наблюдательная женщина обратила внимание мужа, что судороги случаются именно в те моменты, когда между шарами электрофорной машины проскакивают искры. Удивительными были два обстоятельства.

- Электрофорная машина никак не была связана с лягушкой.
- Речь шла об отпрепарированной лапке, то есть эффект сохранялся при отрезании головы.

Как писал Гальвани: «Тогда я зажёгся невероятным усердием и страстным желанием исследовать это явление и вынести на свет то, что было в нём скрытого» [21].

В дальнейших экспериментах было установлено, что для получения эффекта нерв от позвоночного столба до мышцы следует оставить нетронутым, но обнажить его, а экспериментатор должен в момент искры касаться нерва скальпелем. Если скальпель имеет костяную ручку, то экспериментатор должен касаться заклёпок скальпеля, «открывая дорогу электрическому флюиду». Если просто положить скальпель на нерв, то эффект не наблюдается. Однако, если прикрепить к скальпелю отрезок провода и направить его к полу, а другой кусок провода прикрепить

к нерву и направить его к потолку, то эффект появится. Получается дипольная антенна с нервно-мышечным препаратом в качестве приёмника, который можно использовать как регистрирующий прибор, называемый, следуя Карло Маттеуччи, «гальваноскопической лягушкой» [24]. Попытки зарегистрировать открытый Гальвани эффект традиционными приборами, например, самыми чувствительными на тот момент электроскопами, не привели ни к чему даже тогда, когда гальваноскопические лягушки бились в конвульсиях. Этот бионический сенсор тока применялся более ста лет.

В следующей серии экспериментов Гальвани попытался зарегистрировать атмосферные электрические явления при помощи гальваноскопических лягушек. Отметим, что в ту эпоху налаживание громоотводов было единственным практическим применением электричества, что и определяло интерес исследователей к этой области. Отпрепарированные лапки подвешивали на открытом воздухе, к ним подводили провода от громоотвода, и в грозу наблюдали интенсивные конвульсии. Сколько раз вспыхивала молния, столько раз сокращались лапки.

Однажды, в ясную погоду при лёгком ветерке, Гальвани заметил, что, касаясь чугунных перил балкона, подвешенные на медных крючках лягушачьи лапки сокращаются. Прижимая лапки к решётке и чувствуя их конвульсии, Гальвани связывает в цельную конструкцию контактирующий с нервом медный крючок, нервно-мышечный препарат и контакт мышцы с чугуном. Позже было показано, что замыкание нерва и мышцы с помощью дуги из двух разных металлов вызывает сокращение. Изначально именно эта совокупность из лапки лягушки и двух разных металлов, образующих дугу, получила название «гальванический элемент». Позже, в опытах Вольты, гальванические элементы утратили нервно-мышечную составляющую, однако сохранили электролитическую прослойку на её месте.

Помимо собственно гальванического элемента, Гальвани открыл гальванические токи, протекающие в нервах и мышцах, что радикально расширило представления о масштабах проявления электричества в живой материи. Выяснилось, что электричество — это не только молнии, огни святого Эльма, трибоэффекты и экзотические рыбы — это основа жизни. Гальвани писал: «Что касается произвольных движений, то, быть может, душа посредством своей удивительной силы может либо в мозгу, что вероятнее всего, либо вне его, в том нерве, который она себе избрала, породить как бы некоторый толчок, благодаря которому нервно-электрический флюид немедленно приливает от соответствующей части мышцы к той части нерва, к которой он был направлен этим толчком» [21].

Открытие Гальвани произвело столь сильное впечатление, что в течение почти ста лет электрический ток называли гальваническим, источники электрического тока — гальваническими элементами, а измерители электрического тока — гальванометрами. Первую физическую интерпретацию его результатов дал Алессандро Вольта. В 1794 году Вольте присуждают медаль Копли «За сообщения, объясняющие некоторые опыты профессора Гальвани». Наиболее существенным результатом Вольты было установление того факта, что в опытах Гальвани с замыканием нерва и мышцы дугой из двух металлов, источником тока (движителем электричества) были не нерв и не мышца, а контакт двух разных металлов. Приведенные Вольтой экспериментальные доказательства более чем наглядны и легко воспроизводятся, например, с помощью пары цинк-серебро и электроскопа, а «животное электричество», описанное Гальвани, в интерпретации Вольты оказалось всего лишь не подтвердившейся гипотезой.

После получения медали Копли Вольта долго экспериментировал с различными парами металлов, пытаясь составить из них источник тока, сравнимый с электрическими органами рыб. Однако контактные разности потенциалов при простом выкладывании разных металлов в последовательные цепи никак не суммировались, то есть в современных единицах напряжение в источнике не превышало пары вольт. Тогда, со ссылкой на анатомию электрических органов рыб, Вольта ввёл в свои конструкции между парами разнородных металлов прослойки из бумаги, смоченной в кислоте. Так получился Вольтов столб, одно из революционных изобретений ушедшего

тысячелетия, прообраз всех современных батарей и аккумуляторов. В своём письме Королевскому научному обществу Вольта сообщал о своём изобретении: «Этот прибор, более сходный по существу, как я покажу дальше, с естественным электрическим органом электрического ската или электрического угря, чем с лейденской банкой и известными электрическими батареями, я назову искусственным электрическим органом [25].

Несмотря на очевидную работоспособность Вольтова столба, вопрос о том, что является источником мощности в гальваническом элементе, оставался открытым ещё в течение нескольких десятилетий. В 1838 году Фарадей писал: «Этот вопрос в настоящее время имеет чрезвычайное значение для теории и для развития электрической науки. Мнения относительно этого различны, но самыми значительными являются два, из которых первое находит источник мощности в контакте, а второе — в химической силе. Спор между ними касается самых основных принципов электрического действия, ибо мнения настолько различны, что два человека, соответственно принявшие их, принуждены в дальнейшем расходиться по всем пунктам, относящимся к возможной и глубокой природе агента, или силы, от которой зависит явление гальванического элемента» [26]. В конце концов, Фарадей доказал, что источником мощности в гальванических элементах является энергия происходящих внутри них химических реакций, а не простой контакт двух металлов.

Воодушевление, вызванное открытиями Гальвани, было связано, прежде всего, с надеждами на появление принципиально новых методов лечения и даже оживления людей. Однако бесчисленное количество экспериментов не дало сколько-нибудь позитивных результатов. Скепсис Вольты казался все более убедительным, он утверждал, что электричество лишь возбуждает нерв, а что происходит дальше, например, каким образом нервное возбуждение вызывает сокращение мышцы, остаётся неизвестным. Что из себя представляет жизненная сила, доступна ли она опыту и в каких отношениях находится с электричеством? Согласно гипотезе Фарадея, электрические органы угрей и скатов — это преобразователи жизненной силы в электрическую [15]. Возникает вопрос, а можно ли восстановить жизненную силу, пропуская ток через тело электрического угря в обратном направлении? Эта смелая гипотеза не подтвердилась, но в процессе экспериментов и их обсуждения окончательно сложилось понимание об источнике мощности Вольтова столба, а также понимание электродвижущей силы как потока энергии, а не как меры взаимодействия двух тел.

Дальнейшее развитие классической электродинамики не опиралось на эксперименты с электрическими рыбами, ограничившись активным использованием искусственных аналогов их органов. Открытие магнетизма, взаимодействия электрических и магнитных полей, электромагнитных волн, а также множественные практические применения электричества — всё это опиралось скорее на математику, тогда как биология и бионика перестали служить источником новых идей.

2. Становление электрофизиологии: Рыба как нервно-мышечный препарат

Несмотря на убедительные доводы Вольты в пользу того, что источником напряжения является контакт двух разных металлов, и доводы Фарадея, определившего, что источником мощности в Вольтовом столбе являются химические реакции, открытым остался крайне важный вопрос: а происходят ли какие-то электрические процессы в живых организмах? Являются ли лапки лягушки источником тока, как полагал Гальвани, или это чисто пассивная структура, а электрический ток в живых организмах протекает только в специально устроенных электрических органах, как считал Вольта? Область науки, предметом которой является изучение электрических явлений в живых организмах, получила название электрофизиология. Одно из самых ярких имён в этой области — Карло Маттеуччи.

Выпускник Болонского университета Карло Маттеуччи был апологетом профессора Гальвани из Болоньи и его идей животного электричества [27]. Они не могли быть знакомы, так как

Гальвани ушёл из жизни в 1798 году, а Маттеуччи родился в 1811. Маттеуччи получил широкое образование: математическое, физическое, химическое, и рано начал публиковать научные труды, посвящённые химическим процессам в Вольтовых столбах и электромагнитной индукции, занимался телеграфом. Позже Маттеуччи стал известным политиком и даже какое-то время занимал пост министра просвещения Италии. В 1844 году Маттеуччи в возрасте 33 лет получил медаль Копли за «Исследования животного электричества» [28], а в 1870 году в честь Карло Маттеуччи была учреждена медаль, которая вручалась только физикам, в том числе, Гельмгольцу, Ферми, Паули и многим другим. В России Маттеуччи сравнительно мало известен, а его труды не переводились на русский язык, что является дополнительным аргументом уделить особое внимание подробностям его научной деятельности.

В спор о животном электричестве Маттеуччи вступил, располагая теми же преимуществами, которые имел физик Вольта по отношению к анатому Гальвани: и теоретическими представлениями, и логикой физических аргументов при ведении споров в профессиональной среде, и умением создавать новые приборы, и совершенствовать существующие, и обширными знакомствами в физическом научном сообществе. Но он вошёл в этот спор под знаменем Гальвани. Также как и Вольта, Маттеуччи освоил изготовление «лягушко-лапковых» гальваноскопов и широко использовал их в своих исследованиях. Там, где этого требовала необходимость, Маттеуччи применял и более солидные приборы, например, гальванометры с магнитной рамкой конструкции Нобили или кимограф — первый механический самописец.

В Трудах Королевского общества было опубликовано одиннадцать мемуаров итальянского физика, объединённых под общим заголовком «Электрофизиологические исследования». Как и трактат Гальвани, и письма Вольты о животном электричестве, эти мемуары дают эволюционную картину научного поиска учёного от первых ярких успехов через период мучительного непонимания к долгой изнурительной осаде и, наконец, к «появлению ткани» и «выпрямительному вздоху» (Осип Мандельштам).

Если Гальвани прав, и в основе функционирования живого лежат течения электрических флюидов, то как конкретно это происходит? Что делает мозг? Вырабатывает электричество из крови? Как мозг управляет органами и мышцами? Что делают нервы? Что общего и в чём различия электрических органов и обыкновенных мышц?

Первые успехи Маттеуччи были связаны с электрическими рыбами. В 30-е годы XIX века многие пытались получить от скатов *Torpedo* «чистое электричество», то есть искру. Однако задача была трудной, так как амплитуда разряда ската всего около 50 В, а для получения искры нужны киловольты. Следуя Фарадею, многие пытались применить катушки индуктивности, но терпели неудачи. Идея Маттеуччи состояла в том, чтобы, во-первых, заставить весь ток разряда рыбы течь через катушку, ограничив обходные пути через воду, а, главное, сразу после начала разряда прервать цепь — тогда энергия разряда, преобразованная в энергию магнитного поля, снова перейдёт в электрическую форму и индуцирует в катушке требуемое для искры напряжение. Сами эксперименты были выполнены его соавтором Санти Линари, но методика была предложена Маттеуччи [29].

Позже Маттеуччи начинает сам экспериментировать с электрическими органами скатов *Torpedo*. К концу 30-х годов XIX века он установил, что в мозгу ската есть только один отдел, управляющий электрическими разрядами — дно четвёртого желудочка, который Маттеуччи называет электрической долей мозга. Стимулирование этого отдела током, прикосновением или химическим воздействием вызывает разряд, тогда как аналогичное стимулирование любых других зон мозга разрядов не вызывает. Если удалить весь мозг, кроме электрической доли и идущих от неё нервов, то возможность генерировать разряды сохраняется. Нервы Маттеуччи тоже проследил и описал, показав, что если их перерезать, мозг утратит способность вызывать разряды. При этом стимулирование нервов ниже обрыва вызывает разряды, причём только в той части органа,

куда идёт этот нерв. Электрический орган состоит из множества специализированных клеток — электроцитов, которые Маттеуччи называет призмами. Электроциты последовательно соединены в ряды, идущие параллельно оси органа. Соединяясь параллельно, ряды электроцитов образуют мощную батарею. Если перерезать нервы, иннервирующие разные части электрического органа, то мощность разряда падает в соответствии с тем, какая часть органа была отключена. Вопрос о том, откуда сами электроциты берут энергию, оставался открытым.

По результатам экспериментов с электрическими рыбами, Маттеуччи высказывается в пользу электрической природы нервного агента, передающего команды от мозга к органу. Он показывает, что движения крови не участвуют в этом процессе, однако, для чистоты экспериментов, препараты должны быть тщательно очищены от крови и иных физиологических жидкостей. Наконец, Маттеуччи предполагает принцип единообразия передачи команд в нервной системе вне зависимости от того, идут ли они к электрическим органам или к обычным мышцам. К исследованиям электрических рыб Маттеуччи будет возвращаться ещё не раз, но, в основном, дальнейшие эксперименты были выполнены на обыкновенных неэлектрических животных — лягушках, голубях и кроликах.

Вольта и его сторонники настаивали, что причиной всех электрических явлений, наблюдаемых в опытах Гальвани, были артефакты: контакты металлов, градиенты температуры или индуктивные наводки. Таким образом, в опытах с животным электричеством было очень важно продемонстрировать отсутствие таких посторонних источников. Кроме того, важно было, чтобы эксперименты могли с минимальными усилиями повторить другие исследователи [30]. Таким образом, применение препарированных лягушек и в качестве источников тока, и в качестве датчиков электрических событий было не прихотью, этого требовала чистота эксперимента и его трактовки.

Опыт Карло Маттеуччи, доказывающий, что источником электричества является именно мышца, был весьма остроумен и убедителен. Поскольку Вольта неоднократно подчёркивал, что все электрические явления происходят именно в нервах, а мышца сокращается по неизвестной причине, вызываемой действием нервов, то первое, что делает Маттеуччи — отрезает нерв вместе с областью контакта нерва и мышцы, оставляя только половину лягушачьей лапки. Затем он собирает замкнутую цепь, включающую гальванометр Нобили и не одну, а несколько лягушачьих лапок, выложенных таким образом, чтобы срез одной лапки касался неповреждённой поверхности мышцы другой лапки (рис. 2, [30]).

Получается эдакий «лягушко-лапковый» Вольтов столб («frog's leg pile»). Чтобы показать, что причиной разряда является не гальванометр и его контакты, а именно мышцы, в качестве индикатора во второй серии экспериментов применялся классический нервно-мышечный гальванометр. Маттеуччи показал, что величина регистрируемого тока линейно зависит от числа половинок лягушиных лапок, чем окончательно доказал, что мышцы сами по себе являются источником электричества. Более того, батарея, собранная из лягушачьих лапок, оказалась способной вызывать электролитическое разложение йодида калия,

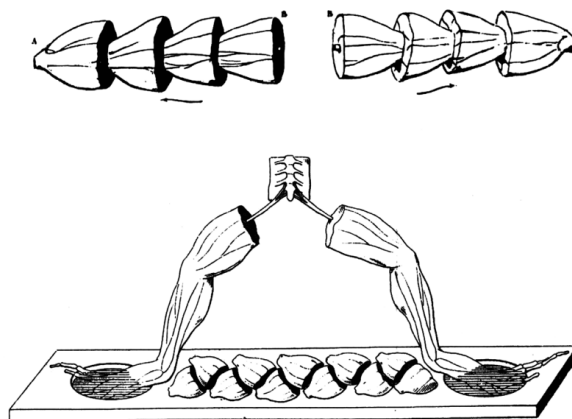


Рис. 2. Иллюстрация экспериментов Маттеуччи из его статьи 1845 г., показывающая как половинки лягушачьих лапок были соединены в последовательные батареи [30]

Fig. 2. An illustration of Matteucci's experiments from his 1845 article, showing how the halves of frog legs were connected to form sequential batteries [30]

что позволило установить полярность. Область повреждения лапки оказалась отрицательной по отношению к неповреждённой её части. Маттеуччи полагал, что причиной появления тока является не само повреждение, а контакт между внешней и внутренней стороной мышцы, который устанавливается при касании гальваноскопом области среза. Между разными участками повреждённых областей мышцы, равно как и неповреждённых, разности потенциалов не наблюдалось.

Описанный ток Маттеуччи называет мускульным [30], а современная научная литература — током повреждения. При этом ток, о котором исходно шла речь в экспериментах Гальвани и Вольты, протекает во время сокращений мышцы и имеет обратное направление. Этот ток Маттеуччи называет «истинным» («*gropet siggent*», [31]). Как соотносятся истинный и мускульный токи? Есть ли мускульный ток в неповреждённой лягушке? Для того чтобы экспериментировать с истинным током, необходимо было сохранить нервы, не повреждать мышцы и выкладывать батарею таким образом, чтобы нерв одной лапки контактировал с лапками другой (рис. 3, [30]).

Все эксперименты, выполненные с мускульным током были повторены с истинным током. По реакции на различные внешние факторы была установлена полная их аналогия. Открытым оставался вопрос о том, откуда берётся «животное» электричество? Маттеуччи рассматривал три версии. Согласно первой, источником является окружающий воздух. В опытах, проведенных в атмосфере различных газов, было показано, что в водородной атмосфере ток больше, а в кислородной — меньше. Тем не менее основной вывод гласил, что мускульный ток определяется тем, что происходит внутри мышцы, а не вырабатывается из окружающего газа.

Согласно второй версии, источником тока был контакт гетерогенной внутренней поверхности мышцы и её гомогенной оболочки. Действительно, контакт любых неодинаковых материалов может вызывать контактную разность потенциалов. Для проверки этой гипотезы Маттеуччи нарезает кольца из слепой кишки быка примерно таких же размеров как лягушачьи бёдра. Эти кольца он набивает фибрином из взбитой бычьей крови и выкладывает батарею из 20 таких элементов, аналогичную тем, которые были сделаны из лягушачьих лапок (см. рис. 2). От такой батареи никаких признаков тока обнаружено не было. Чередуя лягушачьи лапки и кусочки слепой кишки с фибрином, Маттеуччи зарегистрировал ток, но несколько меньший, чем от лапок без вставок из отрезков кишки. Таким образом было установлено, что «мускульный ток» не есть следствие контактной разности потенциалов.

Согласно третьей гипотезе, к которой Маттеуччи тяготел с самого начала, электричество возникает в результате химического взаимодействия крови с мышечными волокнами. Восстановление электричества в мышцах связано с питанием животного, а сама мышца в чём-то похожа

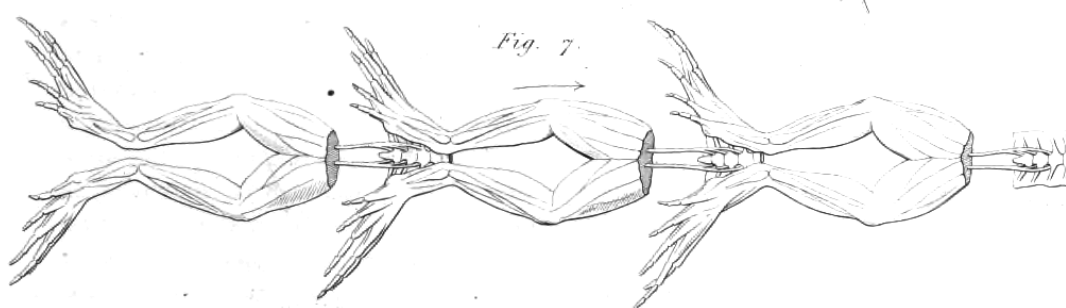


Рис. 3. Иллюстрация экспериментов Маттеуччи, демонстрирующая, как были приведены в контакт мышцы и нервы от разных лягушачьих лапок [30]

Fig. 3. An illustration of Matteucci's experiments demonstrating how muscles and nerves from different frog legs were brought into contact [30]

на гальванический элемент. Мышца заканчивается сухожилием, и между срезом сухожилия и поверхностью мышцы регистрируются такие же токи, как и между срезом мышцы и её оболочкой. Маттеуччи проводит аналогию мышцы с гальваническим элементом: цинк соответствует сухожилию, электролит — крови, платина — поверхности мышцы. При питании происходят химические реакции, заряжающие столб. При сокращении мышцы электричество расходуется на механическую работу.

С точки зрения понимания физиологии электрических рыб из открытий Маттеуччи наиболее интересным представляется «индуцированное сокращение» [24]. Ещё Гальвани показал, что сокращение наблюдается при набрасывании нерва стеклянной палочкой на повреждённые и неповреждённые участки мышцы. Маттеуччи модифицировал этот опыт, показав, что нерв одной гальваноскопической лягушки, расположенный поверх мышцы другого препарата, способен индуцировать сокращение мышцы первого препарата в ответ на возбуждение сокращения во втором препарате. Эффект индуцированного сокращения наблюдается также в случае, когда нерв гальваноскопической лягушки приложен к мышце другого животного. Сегодня это явление называется вторичным тетанусом или опытом Маттеуччи.

Маттеуччи показал, что если на индуцирующую мышцу, перед тем как класть на неё нерв от индуцируемой мышцы, капнуть какую-нибудь жидкость, то эффект сохраняется. Причём речь идёт не только о проводящих жидкостях: «Из множества жидкостей не нашлось ни одной, которая бы препятствовала индуцированному сокращению. Чистая вода, слабо подкисленная вода, солёная вода, сыворотка, кровь, оливковое масло, разбавленный алкоголь, спиртовой раствор лака (политура), канифоль, лёгкая нефть, скипидар — все эти жидкости испытывались в эксперименте и всегда индуцированное сокращение имело место. Я всегда капал несколько капель жидкости на мышцу, а потом располагал на ней нерв, помещая его в такую же жидкость. Индуцированное сокращение наблюдалось даже, если тонкий слой фетра (войлока), пропитанного этими жидкостями, размещался между нервом и мышцей. Низкая электропроводность некоторых из использованных жидкостей (масло, скипидар, политура и т. п.) заставила меня усомниться в том, что индуцированное сокращение не будет существовать даже несмотря на наличие вставки из абсолютно изолирующего тела. Я был убеждён, что через слой, даже очень тонкий, указанных жидкостей ни мышечный ток, ни истинный ток не распространяются. Поэтому, несомненно, что если индуцированное сокращение распространяется через слой упомянутых плохих проводников, это индуцированное сокращение не может быть связано с током, генерируемым в сокращающейся мышце, и проходящим оттуда в нерв гальваноскопической лягушки [24]. Опубликовав эти результаты, Маттеуччи продемонстрировал примечательную научную честность, так как они прямо противоречили его собственным выводам об электрической природе взаимодействия нерва и мышцы.

Маттеуччи пытается найти другой механизм передачи возбуждения. Например, он пытается вызвать сокращение, положив нерв на звучащую струну. Все эти эксперименты возвращают его к первоначальной электрической гипотезе, но как объяснить прохождение тока через изолирующие жидкости?

Позже были поставлены опыты, в которых индуцирующая мышца была лишена способности сокращаться (при помощи нагревания, например) и использовалась как пассивный проводник сигнала от внешней очень сильно разряженной лейденской банки. При каких воздействиях мышцы сохраняют способность сокращаться, а при каких утрачивают, Маттеуччи описал до этого [32]. Разряды разряженной лейденской банки вызывали сокращения индуцируемой лапки, в том числе и при наличии между ними изолирующих жидкостей или даже тонких пластинок слюды. В последнем случае эффект ослаблялся, но не исчезал вовсе. Эти результаты реанимировали электрическую гипотезу, а также в очередной раз подтвердили правоту Маттеуччи, утверждавшего, что в электрофизиологических экспериментах, помимо физических измерителей тока, необходимо

использовать гальваноскопических лягушек: «По сути, ни один из наших электроскопических инструментов не способен показать нам существование электрического разряда, подобного тому, который даётся очень маленькой банкой, предварительно разряженной три или четыре раза подряд металлическим проводником. Только гальваноскопическая лягушка может указывать на существование этих разрядов» [32]. Из экспериментов следовало, что электричество в нервах — не постоянный ток, а разряды, подобные разрядам электрических рыб.

Действие электрических потенциалов мышцы на нерв другого существа — это качественно то же явление, которое используют сильноэлектрические рыбы, воздействуя на своих жертв [33], с той лишь разницей, что в случае электрических угрей и скатов потенциалы, токи и расстояния, на которых проявляются эффекты, гораздо больше. А если речь идёт о рыбах со слабыми электрическими органами? Могут ли они вызывать индуцированное сокращение в других организмах? И, если нет, то как в процессе эволюции появились электрические рыбы? Эта проблема была отнесена Дарвином к числу особенно трудных, и ныне известна как одна из головоломок Дарвина [34]. Прежде чем стать эффективным оружием, электрические органы должны были пройти начальные стадии эволюции, когда они были примитивными, маленькими и маломощными. В качестве примера такой маломощной электрической рыбы Дарвин со ссылкой на Маттеуччи называет ромботелых скатов.

Электрические органы ромботелых скатов (Rajiformes) были впервые описаны шотландским исследователем Джеймсом Старком в 1844 г. Старк описал только морфологию органов и не проводил физиологических исследований. Тем не менее он настаивал, что обнаружил у этих скатов электрический аппарат, ссылаясь на то, что рыбаки испытывали характерные ощущения слабых электрических разрядов [2]. Два года спустя французский гистолог Шарль-Филипп Робин независимо обнаружил и описал эти органы в хвосте ромботелых скатов. В 1846 г., после сообщения Робина ромботелыми скатами заинтересовался очень авторитетный анатом Йохан Мёллер. Он не обнаружил никаких заметных электрических эффектов и обратился за консультацией к Маттеуччи. Маттеуччи ничего электрического не обнаружил и пришел к заключению, что это не электрическая рыба. Спустя 19 лет Робин повторил исследования ромботелых скатов и вызвал сокращения гальваноскопических лягушек при их разрядах, но в тех лишь случаях, когда нерв касался тела ската, или когда кожа ската вблизи органа была надрезана [35].

Однако вопрос о том, вызывают ли разряды ромботелых скатов индуцированные сокращения на расстоянии от рыбы, остался без убедительного ответа. Много позже было установлено, что скаты обладают специализированным электрическим чувством, позволяющим им ощущать разряды сородичей и делающим возможной электрокоммуникацию [4].

Если судить о прогрессе науки по медалям Копли, то после Маттеуччи серьёзный прорыв в понимании электрических процессов в нервах и мышцах случился только век спустя. Медали были присуждены в 1965 году Алану Ходжкину за открытие механизма возбуждения и передачи импульса в нервах и заслуги в нейрофизиологии, в 1967 году — Бернарду Катцу за выявление механизма передачи нервного импульса через синапс, в 1973 году — Эндрю Хаксли за исследование механизмов проведения нервных импульсов и активации сокращения мышцы. Про роль, которую сыграли электрические рыбы в прогрессе электрофизиологии после Маттеуччи, можно прочитать в замечательной книге Фингера и Пикколино «Шокирующая история электрических рыб» [2]. В проводимых исследованиях механизмов передачи нервных импульсов и нервно-мышечных синапсов, в том числе, удостоенных Нобелевских премий и медалей Копли, электрические скаты и угри часто служили объектом исследований. Исследователей интересовали не электрические рыбы как таковые, а просто удобный препарат, такой же, как, например, гигантский аксон кальмара. Однако, благодаря этому обстоятельству, физиология электрических органов рыб была хорошо описана для всех видов электрических рыб [36].

3. Открытия Ханса Лиссмanna: Рыба как приёмопередатчик слабых электрических сигналов

Новая эра в исследованиях электрических рыб началась с открытий Ханса Лиссмanna, специалиста по локомоции животных. Как-то раз некто доктор Моррис подарил ему для исследований нильского гимнарха — африканскую рыбу с оригинальным способом плавания. За счёт волнообразных движений длинного спинного плавника гимнарх с равной лёгкостью плавает как вперёд, так и назад, и при движении назад он не натывается на препятствия. Последний факт вызвал у Лиссмanna живой интерес.

Лиссмanna предположил, что механизм ориентации гимнарха может быть основан на электрическом чувстве. Используя осциллограф, входы которого через усилитель были подключены к электродам, опущенным в воду, Лиссмanna обнаружил непрерывный квазисинусоидальный сигнал с довольно стабильной частотой (около 300 Гц) и амплитудой около 30 мВ вблизи рыбы. При разворотах гимнарха амплитуда и фаза регистрируемого сигнала менялись, что свидетельствовало о том, что источник сигнала находится в рыбе, а не является артефактом регистрации. В феврале 1951 г. *Nature* опубликовала короткое сообщение Лиссмanna «Непрерывные электрические сигналы от хвоста рыбы *Gymnarcus niloticus*» [9]. Рыба непрерывно генерировала сигнал независимо от того, в какую сторону и с какой скоростью двигалась. Наблюдения показали, что гимнарх реагирует на искажения собственного поля посторонними объектами, такими как медная проволока, а также реагирует на внешние переменные электрические поля близкой частоты. Если предъявлять гимнарху его собственный сигнал, передавая его в воду через электроды, то он способен обнаружить источник и атаковать его. Помимо гимнарха, предварительные эксперименты были выполнены на его близких родственниках — африканских мормиридах, а также на южно-американских гимнотидах, одним из представителей которых является электрический угорь.

Семь лет спустя, в 1958 г., в «*Journal of Experimental Biology*» выходит главная статья Лиссмanna «О функции и эволюции электрических органов рыб» [3]. Она начиналась словами, отсылающими нас к описанной головоломке Дарвина: «Неадекватность функциональной и эволюционной теорий электрических органов рыб стала ясной уже давно». Путь из этого тупика виделся Лиссмanna следующим образом: «Представляется важным рассматривать электрические органы не как органы, интересные сами по себе, а как часть общей организации рыбы, играющей роль в её взаимодействии с окружающим миром» [3].

Основные выводы, сделанные Лиссмanna, можно сформулировать следующим образом: поскольку рыбы, названные им слабоэлектрическими, способны обнаруживать объекты с помощью электрических сигналов, у них должна быть специализированная чувствительность к очень слабым электрическим полям. Более того, по Лиссмanna, эволюционно электрочувствительность должна была возникнуть раньше и служить основной предпосылкой развития специализированной электрогенерации. Поэтому электрочувствительных животных должно быть заметно больше, чем животных, способных к генерации электрических сигналов. Специализированная электрочувствительность требует наличия у рыбы специальных рецепторов и специальных отделов мозга, которые с ними связаны. Кожа слабоэлектрической рыбы устроена особым образом — это толстый многослойный эпидермис с высоким электрическим сопротивлением, пронизанный густой сетью каналов, заполненных хорошо проводящим веществом и ведущих к сенсорным клеткам. Такая структура превращает поверхность тела в подобие «сетчатки» электрического глаза, позволяющего разглядывать картины электрических полей. У гимнарха только задний конец электрического органа имеет прямой контакт с водой. Передние концы столбов, образующих электрический орган, уходят в толщу тела, покрытого кожей, имеющей высокое сопротивление, но пронизанной каналами электрорецепторов, по которым и протекает ток.

Предложенная Лиссманном теория общей организации электросенсорной системы слабоэлектрической рыбы объединила в одно целое и странные формы тела, свойственные электрическим рыбам, и необычную манеру плавать, и огромный, по рыбьим меркам, мозг, и распространённость электрических рыб в очень мутных реках, где зрение становится почти бесполезным. Как и многие другие идеи Лиссмана, гипотеза о связи формы тела и манеры плавания с требованиями электрорецепторных систем находит все новые подтверждения. Именно этим сегодня объясняют экзотичный внешний вид многих электрочувствительных животных, например, акулы-молота. Вопрос «Зачем?», центральный для Дарвиновской эволюционной теории и обычно лукаво подменяемый вопросом «Как устроено?», ставился Лиссманном прямо и получал адекватные ответы, в свете которых стало много понятнее, почему электрочувствительная система устроена именно так, а не иначе.

Экспериментальное исследование функционального назначения электрического чувства осложняется тем, что у экспериментаторов нет собственного природного опыта восприятия электрических полей и токов. Изучая возможности зрения или слуха, мы можем хотя бы качественно опираться на свои глаза и уши и на опыт своего зрительного и слухового восприятия. Мы сами видим, например, изменения брачной окраски у лососей и предполагаем, что и сами лососи тоже могут это видеть и учитывать в поведении. Мы слышим токование глухарей или кваканье лягушек и полагаем, что эти звуки для них важны, так же как звуковая коммуникация важна и для нас. В случае же электрических рыб мы используем вместо глаз и ушей лишь приборы и физические модели.

Использованная Лиссманном техника регистрации была весьма проста — дипольная антенна из двух регистрирующих электродов, батарейный усилитель, наушники, магнитофон и осциллограф. С помощью этой техники Лиссманн в африканских реках зарегистрировал те же регулярные электрические сигналы, которые он наблюдал в лаборатории. Значит, рыбы активно используют электрические сигналы в природе. Обнаруженные электрические импульсы отличались по форме, частоте и ритму, так как разные виды рыб генерируют различные сигналы.

Вопрос о назначении электрочувствительной и электрогенераторной систем слабоэлектрических рыб был решён Лиссманном в серии остроумных поведенческих экспериментов, выполненных совместно с Кеном Мэйчином [37]. Подопытных гимнархов обучали отличать внешне идентичные объекты, имеющие разную электропроводность. Для этого использовали заполненные водой непрозрачные сосуды из пористого вещества, в которые помещали проводящие (металлические) или диэлектрические (стеклянные или парафиновые) стержни. Рядом с двумя внешне идентичными сосудами помещали по червю и, если гимнарх пытался схватить червя, расположенного за сосудом со стеклянной палочкой или парафином, рыбу отгоняли (негативное подкрепление). Выяснилось, что гимнарх легко различает сосуды по их содержанию и уверенно забирает корм за нужным сосудом (рис. 4).

Свои эксперименты Лиссманн продолжил на гимнотах (*Gymnotus carapo*), успешно обучив нескольких рыб брать пищу в присутствии диска диаметром 5 см из изоляционного материала и отказываться от неё в присутствии алюминиевого диска такого же размера. Эксперименты эти с равным успехом были проведены и на свету, и в темноте. Затем рыбам было предложено отличить алюминиевый диск от диска, покрашенного алюминиевой краской (изолятором). Лиссманн варьировал материалы изоляционных дисков, равно как и металлы, из которых был изготовлен проводящий диск. Эти изменения не мешали обученным рыбам уверенно выполнять задания, что позволило полагать, что важны именно электрические, а не химические свойства материалов.

Поскольку наличие металлов в этих экспериментах могло означать протекание дополнительных токов, воспринимаемых рыбой, то были поставлены контрольные эксперименты, в которых металлы не использовали вовсе. Предварительные эксперименты показали, что рыба реагирует на быстрые перемещения магнита вблизи аквариума. Теперь рыбу приучали брать пищу, если вблизи

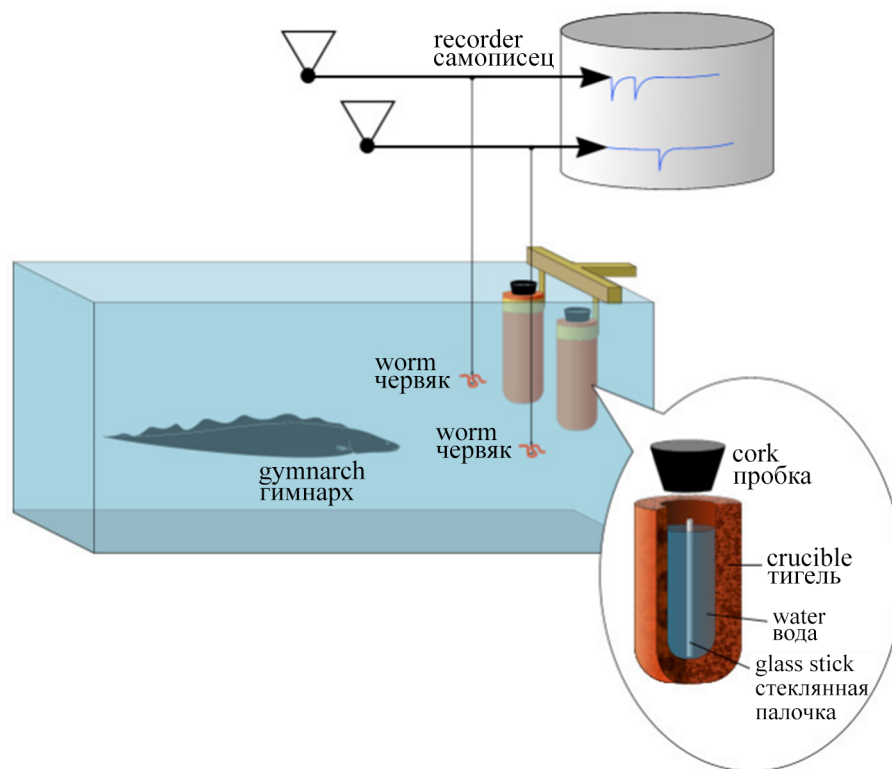


Рис. 4. Иллюстрация к экспериментам Х. Лиссмана и К. Мэйчина по оценке способности гимнарха различать проводящие и непроводящие объекты [37, 38] (цвет онлайн)

Fig. 4. Illustration from the work of H. Lissmann and K. Machin, showing the *Gymnarchus*'s ability to distinguish between conductive and non-conductive objects [37, 38] (color online)

от аквариума за непрозрачной перегородкой был закреплён магнит, и воздерживаться от пищи, если магнита не было. И наоборот — брать пищу при отсутствии магнита. При постановке этих экспериментов Лиссманн пытался доказать не прямую магнитную чувствительность рыб, а их способность к восприятию магнитных полей с помощью токов, наводимых в воде движущимся магнитом или в движущейся рыбе неподвижным магнитом.

После описания биологических аргументов в защиту электролокации, Лиссманн сформулировал соответствующую физическую модель: в однородной водной среде рыба создаёт поле, напоминающее поле электрического диполя. Любой объект, электропроводность которого отличается от электропроводности воды, будет отклонять линии поля и, находясь в воде, искажать первоначальную конфигурацию поля. Предполагается, что рыба способна чувствовать это искажение поля. Эта идея была количественно оценена коллегой Лиссманна Кеном Мэйчином, а результаты были опубликованы в их совместной статье, вышедшей в том же номере *Journal of Experimental Biology* [37]. Она совершенно не соответствует моделям, традиционным для современной техники радиолокации, так как электрические рыбы не регистрируют отражённых от объектов сигналов, воспринимая лишь искажения структуры поля вокруг себя. Такая неволновая квазистатическая модель электролокации совсем не тривиальна, при всей её внешней простоте и наглядности.

Переходя к обсуждению головоломки Дарвина, то есть истории происхождения электрических органов, Лиссманн повторяет известные трудности эволюционной теории: электрические органы в каждой группе электрических рыб возникли независимо. Эмбриология и иннервация явно указывают, что электрические органы возникли из мышц, но в мышцах рыб нет ничего

особенного, провоцирующего их превращение в электрические органы. Более того, нельзя утверждать, что какая-то конкретная группа мышц оказалась более других предрасположена к таким трансформациям, поскольку органы произошли из разных групп мышц, например, хвостовых, туловищных или глазных. Получилось, что рассмотрение проблемы на уровне собственно электрического органа не привело к разгадке, необходимо было двигаться далее и подняться на уровень целого функционального комплекса, частью которого являлись эти органы.

Предполагая существование электрорецепции, Лиссманн вынужден был указать, какие именно структуры могли бы быть электрорецепторами. Он искал электрорецепторы среди сенсорных окончаний, морфологически описанных для слабоэлектрических рыб и не встречающихся у других водных животных. У мормирид такие особые окончания имеются, это густая сеть каналов в коже, заполненных хорошо проводящим ток гелем и снабжённых сенсорными клетками на дне. Аналогичные каналные органы были указаны Лиссманном для других электрических рыб — гимнотид, скатов и сомов [3].

Ко времени публикации статьи Лиссманна, спор о функции аналогичных сенсорных окончаний у скатов (канальных органов или ампул Лоренцини) уже шёл в научной литературе. Лиссманн указывает, что эти органы чрезвычайно чувствительны к изменениям давления и температуры, вплоть до 0.05°C . Он, однако, находит ряд противоречий в температурной гипотезе. 1) Зачем было прятать чувствительные температурные рецепторы вглубь тела? 2) Иннервация этих рецепторов соматотопическая, то есть в мозгу центры, обрабатывающие сигналы от близких участков поверхности тела, также сближены. Зачем это рецепторам температуры?

Прежде, чем окончательно заключить, что ампулярные органы могут быть электрорецепторами, Лиссманн останавливается на очень существенной проблеме. Известно, что многие рыбы (например, осетровые и акулы), имеющие ампулы Лоренцини, не обладают специальными электрическими органами. Лиссманн указывает решение этой проблемы: электрорецепция не есть следствие способности к генерации, а напротив, её предпосылка. Электрочувствительность должна предшествовать возникновению электрогенерации, поэтому электрорецепторных животных должно быть много больше, чем способных к генерации. В частности, Лиссманн и Мэйчин показали высокую электрическую чувствительность у африканского клариевого сома, причём в названии публикации подчёркивалось, что клариевые сомы не являются электрическими рыбами [39]. Это очень важная и показательная работа, наглядно демонстрирующая, как недостатки методов регистрации и проведения экспериментов могут привести исследователя к неверным выводам об отсутствии способности к генерации разрядов.

Предположение Лиссманна о широком распространении электрорецепции блестяще подтвердилось, таковая была описана в самых разных группах животных, включая круглоротых, амфибий и даже млекопитающих. Более того, к настоящему времени считается доказанным, что ампулярные рецепторы были у самых первых позвоночных [40].

Возникновение электрорецепторов как процесс эволюционно предшествующий возникновению электрических органов, требует ответа на вопрос о том, какие электрические стимулы могла бы воспринимать неэлектрическая или «доэлектрическая» рыба. Можно предположить, что это могут быть мышечные потенциалы действия от объектов охоты, хищников, особей того же вида и от самих рыб, что было убедительно экспериментально подтверждено позже, в том числе основателем российской школы электроэкологии Владимиром Рустамовичем Протасовым [41].

В заключение статьи Лиссманн употребляет термин, который с этого времени будет неоднократно использован в различных обзорных и популярных статьях — «электрорецептивная сетчатка»: «Такая рыба, живущая в особом электрическом мире, принимает разнообразную информацию посредством сенсорных органов, распределённых по всей поверхности её тела, которую можно уподобить «электрорецептивной сетчатке» [3]. Нечто подобное такой «сетчатке» мы реализуем в нашей методике визуализации электрических полей рыб [11].

До публикации Лиссманна и Мэйчина [37] электрочувствительность рыб недооценивалась на 5–6 порядков. Используя технику поведенческого эксперимента, авторы показали, что пороги чувствительности могут достигать величин плотности тока порядка 20 пА/см², или напряжённости электрического поля порядка долей микровольт на сантиметр. С учётом плотности расположения электрорецепторов и длительности разрядов, эти величины соответствуют прохождению тысяч ионов через одиночный рецептор [42].

4. Исследования механизмов электрогенерации и электрорецепции

Утверждения Лиссманна, что гимнарх, мормириды и гимнотиды обладают электрорецепцией, способны к электролокации и электрокоммуникации, подтверждались его поведенческими экспериментами, а также физическими расчётами, выполненными Мэйчином [3, 37]. В плане общих представлений это было убедительно, включая количественные оценки порогов чувствительности, дальности коммуникации, разрешающей способности локации. Однако, помимо общих представлений, учёных интересовали детали и подробности, требующие дополнительных исследований. Яркие публикации Лиссманна привлекли к изучению мормирид и гимнотид множество специалистов, из которых в первую очередь хочется назвать М. Беннета, Т. Сабо, Т. Буллока, В. Хейлигенберга и В. Протасова.

Обзор М. Беннета [36] остаётся одним из самых цитируемых, когда речь идёт о физиологии электрических органов рыб. Мощная школа исследования биоэлектрогенеза сложилась в 1950-е годы [43], и Беннет приложил теоретические представления, методики и подходы этой школы к электрическим рыбам, описав морфологию, физиологию и системы контроля электрических органов для всех известных к тому времени электрических рыб. Резюмируя обширный пласт работ, посвящённых строению электрических органов и механизмам генерации, перечислим основные положения и выводы.

Электрические органы в процессе эволюции возникали независимо у разных видов рыб. Об этом свидетельствует, например, нахождение таких органов у разных рыб в разных частях тела. Ко времени публикаций Лиссманна электрические органы были обнаружены и описаны у представителей шести отрядов рыб, и в каждом они возникли независимо [36, 44]. В обзоре Беннета из сомообразных к электрическим отнесено только семейство электрических сомов (*Malapteruridae*), а среди окунеобразных — только сильноэлектрические звездочёты рода *Astroscopus*. Позже среди представителей отряда сомообразных способность к электрогенерации была показана для многих видов, однако электрогенерирующие структуры описаны на сегодняшний день только для сомов рода *Synodontis* [45–47]. Помимо сильноэлектрических *Astroscopus*, среди звездочётовых были обнаружены и слабоэлектрические *Uranoscopus* [4, 48, 49]. Отметим, что из всех электрических рыб, то есть рыб, имеющих электрические органы, не обладают электрорецепцией только звездочётовые — этот факт особо отмечается при обсуждении возможных функциональных назначений электрических органов [48–50].

Электрические органы состоят из особых клеток — электроцитов, число которых может составлять от сотен у слабоэлектрических рыб до миллионов у сильноэлектрических. Электрические органы имеют нервно-мышечное происхождение, причём в процессе эволюции трансформации подверглись не только мышечные волокна — предшественники электроцитов, но и связанные с ними нейроны и синапсы. Более того, у представителей семейства *Apteronotidae* мышечный компонент был утрачен и источником тока являются видоизменённые аксоны мотонейронов. Таким образом, общие принципы электрогенерации в электроцитах такие же, как и в обычных нервных и мышечных клетках [36]. Ткани, окружающие электрический орган, имеют высокое сопротивление,

образуя изолирующую оболочку, препятствующую шунтированию тока внутренними органами и уменьшающую воздействие тока на собственный организм [36].

Потенциал покоя электроцитов составляет около 60 мВ [43]. При химическом или электрическом возбуждении проницаемость мембраны для ионов натрия резко возрастает, что вызывает лавинообразный натриевый ток, направленный внутрь клетки, в точности так же, как это имеет место в нейронах и мышцах человека (потенциал действия). Характерное время этого процесса составляет порядка миллисекунды.

Качественные отличия индивидуальных электроцитов от мышечных волокон сводятся прежде всего к отсутствию в электроцитах сократительного аппарата. Помимо этого, у многих электрических рыб электроциты уплощены вдоль оси органа (линий тока). Существует также ряд морфологических особенностей на тканевом уровне. Иннервация электроцитов строго регулярна, как правило синаптические пластинки сильно увеличены и располагаются с одной стороны клеток. В этом случае возбудимой является только иннервируемая сторона. У мормирид наблюдается двусторонняя иннервация и возбудимыми являются обе мембраны, соответственно, возбуждение разных сторон электроцита происходит с некоторой задержкой, что приводит к появлению бифазных или полифазных биполярных разрядов. Форма таких разрядов чувствительна к изменениям величины задержки между возбуждением каудальной и ростральной мембран.

Большая площадь синаптического контакта и сильно выраженная асимметрия иннервации позволяет спровоцировать быструю и одновременную деполяризацию многих электроцитов, что приводит к суммированию локальных трансмембранных токов и напряжений. Этого не происходит при сокращении обычных скелетных мышц из-за несинхронности возбуждающих нервных импульсов и нерегулярности иннервации мышечных волокон. Чем выше степень синхронности возбуждения электроцитов, тем ближе оказывается общая форма разряда целого органа и форма разряда одиночного электроцита. Последняя, в свою очередь, определяется морфологическими особенностями самого электроцита и иннервирующего его аксона.

Морфологическая обусловленность формы электрических разрядов обеспечивает идентичность разрядов, генерируемых конкретным представителем мормирид или гимнотид. Зрелые особи одного вида и пола имеют сходное строение электрических органов и генерируют очень близкие по форме разряды, что позволяет даже рассматривать их форму в качестве таксономического признака [51–55].

У гимнотид различают два типа ритмов: *пульсирующий*, при котором разряды индивидуальны, промежутки времени между разрядами переменны и, как правило, превышают длительность самих разрядов; *волновой*, при котором отдельные разряды сливаются в непрерывный периодический сигнал, частота которого может варьировать в разных поведенческих ситуациях. Отметим, что после ряда таксономических ревизий волновые, с одной стороны, и пульсирующие виды гимнотид, с другой, оказались отнесёнными к разным семействам. Все мормириды пульсирующие, и только гимнарх — единственный вид в составе одноимённого семейства, имеет волновой характер генерации. Если форма разряда определяется морфо-физиологическими особенностями электрических органов и не меняется от разряда к разряду, то ритм генерации задаётся ЦНС и, особенно у пульсирующих рыб, является формой поведения.

Электроциты иннервируются электромотонейронами, расположенными в спинном мозге. Количество электромотонейронов, видимо, определяется происхождением электрических органов, а не их современным строением [48]. Так, например, несколько миллионов электроцитов у электрического сома иннервируются всего двумя электромотонейронами, тогда как 500 электроцитов нильского слоника (*Gnathonemus petersii*) иннервируются 250 электромотонейронами [56, 57].

Электромотонейроны иннервируются релейными нейронами, которые, в свою очередь, иннервируются пейсмейкерными нейронами, расположенными в одноимённых ядрах продолговатого мозга. Пейсмейкерным или командным называют ядро самого высокого уровня в цепи управления

электрическим органом, которое, собственно, задаёт ритм генерации [58]. Нейроны релейного ядра коммутируют мотонейроны и служат для синхронизации срабатывания мотонейронов [36]. Однако синхронное возбуждение всех электромотонейронов релейными клетками само по себе ещё не обеспечивает синхронного возбуждения всех электроцитов, так как время распространения нервных импульсов может превышать длительность разряда. Компенсация времени распространения команд обеспечивается на уровне строения аксонов: волокна, идущие к дальним клеткам, имеют больший диаметр и/или проходят более прямо, чем волокна, идущие к ближним клеткам электрического органа [36].

За исключением звездочётов, все рыбы, способные генерировать разряды, способны также и воспринимать электрические сигналы. В первых работах [3, 37] электрочувствительность была показана в поведенческих экспериментах. Использование схожих методов было характерным в 1960-е годы, в том числе поведенческие реакции акул и скатов в ответ на имитации электрических полей их объектов питания [59]. Пороги, выявленные такими методами, называют поведенческими, и у акул и скатов они составляют порядка 5 нВ/см [60], а у пресноводных электрочувствительных видов — порядка 0.1...10 мкВ/см [61]. При этом обычные пресноводные рыбы могут реагировать на электрические поля с напряжённостью порядка 1 мВ/см и более, однако эти реакции носят, как правило, произвольный характер и не связаны с наличием специфических электрорецепторов [62].

Работы по исследованию физиологии электрорецепторов были инициированы в конце 1960-х Томасом Сабо, собравшем группу специалистов в Европе, и Теодором Буллоком, собравшем группу в США [63]. Буллоком и Сабо активно сотрудничали. Сабо ушёл из жизни в 1993-м, Буллоком в 2005 году, поэтому школа Буллока продвинулась заметно дальше. С середины 1970-х с Буллоком начал активно сотрудничать ученик знаменитого зоолога, одного из основоположников этологии Конрада Лоренца, Вальтер Хейлигенберг, быстро ставший одним из лидеров нейрофизиологии электрических рыб [64]. В 1986 г. под редакцией Буллока и Хейлигенберга вышел сборник обзорных статей, посвящённый различным аспектам электрорецепции [65], ознакомление с которым и на сегодняшний день остаётся одним из лучших способов получить представление об этой области науки.

Понятие «электрочувствительности» электрорецепторов требует пояснений, прежде всего в отношении того, на какой именно физический стимул реагирует рецептор. Это может быть разность потенциалов на сенсорной клетке, либо между порой и базальной мембраной кожного эпителия или же ток, протекающий через рецептор. Были высказаны аргументы в пользу того, что электрорецепторы являются скорее «вольтметрами», чем «амперметрами» [59].

Термин «электрорецептор» обозначает анатомическую структуру, состоящую из эпидермальной капсулы или ампулы, расположенной в углублении базальной мембраны кожного эпителия и содержащей сенсорные клетки, и канала, соединяющего ампулу с наружной средой и открывающегося наружу порой. Электрорецепторы неравномерно распределены по всему телу. Максимальная плотность в области головы (до 20...80 шт/мм²), минимальная — в хвостовой части тела (1–2 шт/мм²), при этом непосредственно вблизи электрического органа рецепторы отсутствуют. Общее их число сравнительно велико и может составлять десятки тысяч у рыб длиной 20...30 см [65]. Сравнение рецепторов разных рыб позволило выделить два их типа: ампулярные (ampullary), или ампулы Лоренцини, и бугорковые (tuberosus). Ампулярные рецепторы обнаружены у всех электрочувствительных животных, а бугорковые к настоящему времени подробно описаны только у мормирид и гимнотид, хотя высказывались предположения о наличии бугорковых рецепторов также у некоторых сомов [66].

Морфологически ампулярные и бугорковые рецепторы различаются прежде всего соотношением площадей апикальной и базальной мембран сенсорных клеток. В ампулярных рецепторах площадь первой много меньше, чем второй, в то время как в бугорковых — всё наоборот. Помимо

этого, в бугорковых рецепторах пространство капсулы между сенсорными клетками и порой заполнено так называемыми запирающими клетками (plug cells), то есть в бугорковых рецепторах отсутствует прямая гальваническая связь сенсорных клеток с наружной поверхностью. Запирающие клетки и плотно соединённые покровные клетки (covering cells) эквивалентны последовательной ёмкости [61], что соответствует их специализации как рецепторов высокочастотных сигналов, хотя полного детального представления о физиологии бугорковых рецепторов пока нет.

Низкочастотные ампулярные рецепторы чувствительны к сигналам в диапазоне 0.1...50 Гц, а высокочастотные бугорковые — в диапазоне 50...2000 Гц [65]. Разница частотных диапазонов имеет существенное биологическое значение. Низкочастотные (ампулярные) рецепторы участвуют в пассивной локации, в частности, в обнаружении жертв по электрическим полям, сопровождающим их дыхание, а также в ориентации по естественным электромагнитным полям [59]. Высокочастотные (бугорковые) рецепторы считаются специализированными для активной локации и коммуникации, то есть для восприятия собственных и чужих разрядов. В свою очередь бугорковые рецепторы делят на два типа. У мормирид рецепторы первого типа отвечают на каждый разряд одним спайком, тогда как число спайков в ответе рецепторов второго типа не равно числу разрядов и зависит от амплитуды стимула. Такое физиологическое различие соответствует морфологическим особенностям: первые описаны как кнолленорган, а вторые — как мормиромасты [57]. Было показано, что уже на низших уровнях обработки электросенсорной информации происходит разделение фазовых и амплитудных характеристик воспринимаемых сигналов. Кнолленорган предназначен для точной фиксации момента прихода фронта стимула (кодировщики времени). Мормиромасты же отвечают на сигнал серией импульсов, кодирующей амплитуду сигнала (кодировщики амплитуды). Функционально у гимнотид тоже есть два типа рецепторов — кодировщики амплитуды и кодировщики времени, но морфологические различия между ними меньше, кроме того, кодировщики амплитуды у гимнотид кодируют её не числом импульсов, а вероятностью генерации одного спайка [61].

Вальтер Хейлигенберг — один из самых ярких исследователей электрических рыб XX века. Мало того, что он своими руками выполнил множество поведенческих, нейроанатомических и нейрофизиологических экспериментов, включающих внутриклеточную регистрацию ответов сотен нейронов разных отделов мозга, он был человеком-объединителем, способным вовлекать в свои исследования других людей. Его трагическая смерть в 56 лет в авиакатастрофе заметно обеднила эту область исследований. В отличие от многих специалистов, ограничивающихся вопросом «Как устроено?», Хейлигенберг так же, как и Лиссманн, всегда акцентировал вопрос «Для чего предназначено?» Более того, он считал предварительное выявление функций, пусть и гипотетических, обязательным условием исследований. Это уже не чистая электрофизиология, ориентированная только на анализ сигналов внутри ЦНС, это нейроэтология, учитывающая поведение исследуемых рыб.

Хотя Хейлигенберг, так же, как и Буллок, не скрывал своих стратегических интересов, касающихся общих принципов функционирования ЦНС у самых разных животных, вплоть до человека, основные его экспериментальные усилия были направлены на очень конкретную задачу: как осуществляется реакция избегания помехи (РИП) у *Eigenmannia virescens*? Явление это состоит в том, что волновые гимнотиды сдвигают частоту своего сигнала в ответ на подачу внешнего стимула близкой частоты. Таким образом достигается некоторая разность частот (D_f), достаточная для того, чтобы внешний стимул не мешал нормальному одновременному осуществлению электролокации двумя рыбами.

Свои исследования Хейлигенберг начал с серии поведенческих экспериментов на разных видах рыб с целью определения их локационных возможностей и особенностей локационного поведения при отсутствии и в присутствии помех [67–70]. Уже в первой из названных работ он доказывает связь РИП с локацией движущихся объектов, в частности, при электромоторном следо-

вании за колеблющимися ориентирами, и пытается разделить вклад разных участков поверхности тела в суммарную реакцию рыбы. Там же ставится вопрос о том, откуда рыба узнает собственную частоту? Дело в том, что у гимнотид, в отличие от мормирид, в мозгу нет прямой связи между командным центром и электросенсорной долей мозга, то есть параметры собственного сигнала могут быть восстановлены только из ответа собственных же рецепторов.

Длительная научная дискуссия [71, 72] привела в конце концов к стройной и красивой модели [73]. При смешении двух синусоидальных сигналов (сигнала рыбы S_1 с частотой f_1 и помехи S_2 с частотой f_2) получается суммарный сигнал $S = S_1 + S_2$, амплитуда $|S|$ и фаза H которого меняются синусоидально с периодом $T = 1/(f_1 - f_2) = 1/D_f$ (рис. 5). При этом фаза H изменяется относительно модельного сигнала S_1 и обнуляется в максимумах суммы амплитуд ($|S_1| + |S_2|$) и минимумах разности ($|S_1| - |S_2|$). Таким образом, на графике зависимости H от $|S|$ получится эллипс, либо, при соответствующем подборе масштабов осей, окружность. Если $f_2 > f_1$, то изображающая точка будет двигаться по этой окружности против часовой стрелки,

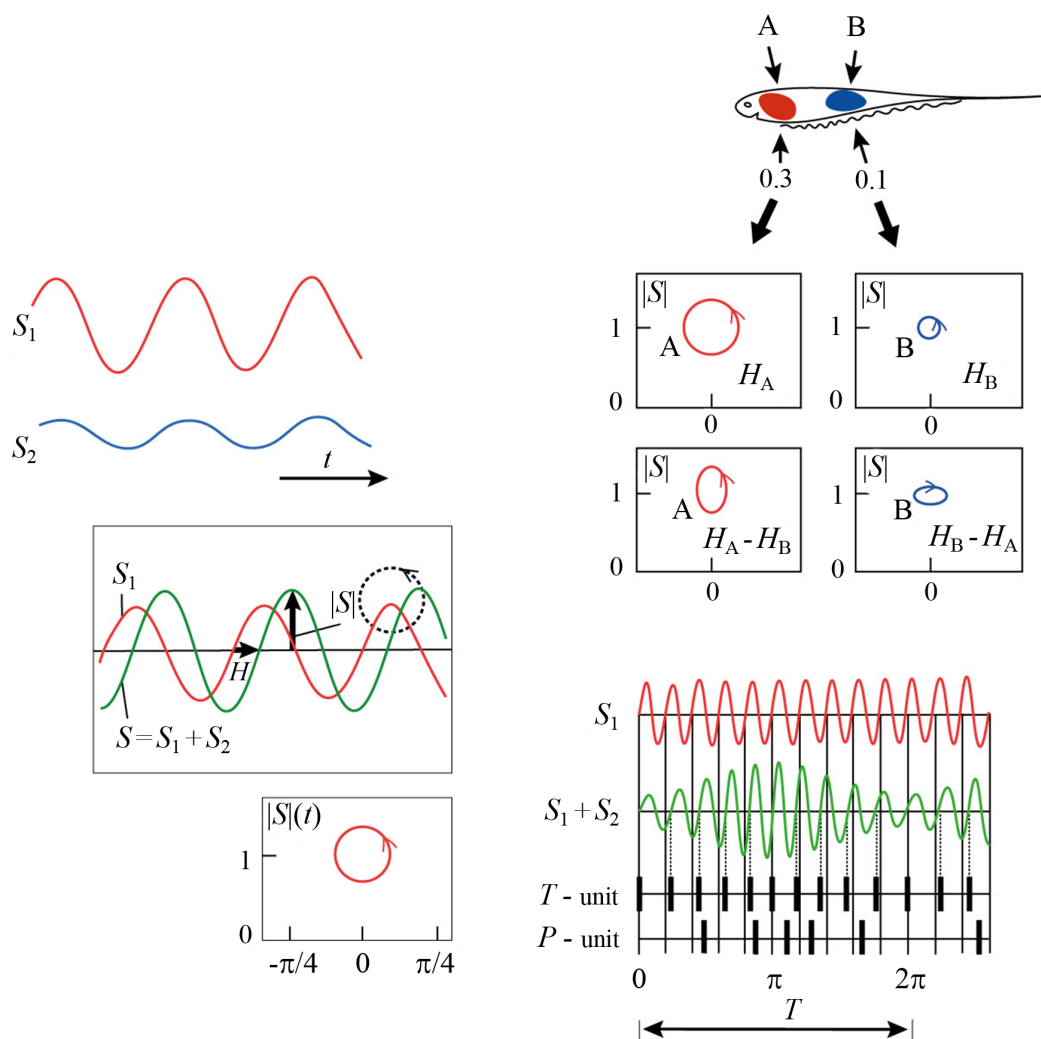


Рис. 5. Определение знака разности частот при осуществлении реакции избегания помехи *Eigenmannia virescens* [73]. Пояснения в тексте (цвет онлайн)

Fig. 5. Determination of the sign of the difference of frequencies during the jamming avoidance reaction in *Eigenmannia virescens* [73]. Explanations in the text (color online)

и, наоборот, по часовой стрелке, если $f_2 < f_1$. В экспериментах Хейлигенберга в качестве сигнала рыбы S_1 мог выступать как естественный разряд её электрического органа, так и искусственный дипольный источник, подключенный к генератору.

Поскольку для вычисления абсолютной фазы (H) нужно знать истинный собственный сигнал S_1 , а эфферентной его копии в мозгу гимнотид нету, абсолютного значения фазы рыба не знает. Поэтому рыба сравнивает сигналы в двух разнесённых в пространстве участках тела А и В. Пусть на участке А: $|S_2|/|S_1| = 0.3$, а на участке В: $|S_2|/|S_1| = 0.1$. Тогда радиус окружности, отображающей зависимость $|S_A|$ от H_A , в три раза больше, чем радиус окружности, отображающей зависимость $|S_B|$ от H_B . Если теперь построить графики зависимости $|S_A|$ и $|S_B|$ от относительных фаз $(H_A - H_B)$ и $(H_B - H_A)$, соответственно, то окружности трансформируются в эллипсы, так как трансформируются только горизонтальные размеры. Для области А максимальная величина $(H_A - H_B)$ составит $2/3 H_A$, а для области В величина относительной фазы $(H_B - H_A) = -2 H_B$ (см. рис. 5). Инверсия фазы во втором случае приводит к инверсии направления вращения. Согласно модели, знак D_f и, соответственно, направление сдвига частоты пейсмекера, определяются по направлению вращения, а величина сдвига — вертикальным размахом эллипса. Поскольку эллипсов как минимум два, а их направления вращения противоположны, то знак сдвига частоты пейсмекера определяется большим из них, то есть той областью поверхности тела, на которую помеха воздействует сильнее. Аналогичные рассуждения можно повторить относительно любой другой пары участков поверхности тела, а суммарный эффект вычислить интегрированием.

Обратим внимание на смысл разности фаз в модели Хейлигенберга. Она не связана с задержками распространения электрического сигнала в воде, вызываемыми магнитным взаимодействием токов в источнике и токов растекания. В случае пресноводных слабоэлектрических рыб и с учётом частот их разрядов, расстояния, на которых они взаимодействуют, много меньше толщины скин-слоя и, соответственно, паттерны разрядов можно считать абсолютно синхронными [74]. Однако есть существенная разница между нашей системой многоэлектродной регистрации [10, 11] и электрорецепторной системой рыб. В нашей системе мы регистрируем полный паттерн разряда на каждом электроде. Все эти паттерны синхронны. Если частота сэмпирования составляет 50 кГц, а частота источника 500 Гц, то по каждому каналу мы получим 100 точек на период сигнала. В электрорецепторной системе рыб каждый рецептор даёт только одно значение на один период волнового разряда или на один пульсирующий разряд. Рецепторы, расположенные ближе всего к источнику разряда (при коммуникации) или к объекту, искажающему поле (при локации), срабатывают первыми. Чем дальше рецептор от источника, тем позже он сработает. Происходит трансформация временного хода сигнала в пространственный образ. Это чем-то напоминает стробоскопический осциллограф [75], позволяющий анализировать очень быстрые процессы.

Согласно выводам Хейлигенберга, разделение информации на амплитудную и фазовую происходит уже на уровнях рецепторов электросенсорной доли боковой линии. Вычисление разности фаз осуществляется в шестом слое турса среднего мозга. Анализ направления вращения выполняется в турсе, тектуме и электросенсорном ядре. Хейлигенберг отмечает, что структуры, управляющие РИП, явно избыточны, так как то же самое можно было бы «сделать», не выходя за пределы продолговатого и среднего мозга, как это достигается у мормирид простым копированием собственного сигнала внутри мозга. Но, по всей вероятности, механизмы центральной обработки, выявленные при изучении РИП, связаны с более общими функциями и их избыточность, согласно его рассуждениям, предоставляет большую свободу для эволюционного развития электросистем. Эта свобода, в частности, обусловлена относительной независимостью обработки от модальности стимула. После того как система соответствующих рецепторов разделяет стимул на ортогональные компоненты, последние проецируются на отдельные нейронные структуры, примеры которых можно назвать для разных органов чувств разных животных. Составляющие

их многократно тиражированные короткие цепи клеток с достаточно общими характеристиками могут формироваться на основе несложных генетических инструкций. Обильная сеть связей внутри этих структур, между этими структурами, а также разнообразные сенсомоторные связи позволяют в процессе эволюции развивать новые формы поведения путём добавления коллатералей и образования новых или ослабления старых синаптических соединений. Работы по обработке электросенсорной информации в мозгу слабоэлектрических рыб и выявлению роли обратных связей в электросенсорных долях мозга активно продолжаются в настоящее время [76, 77].

5. Отечественная школа электроэкологии: Рыбы как живые существа в реальной среде

Отечественная школа электроэкологии возникла по инициативе Владимира Рустамовича Протасова в конце 1960-х в Институте эволюционной морфологии и экологии животных (ИЭМ-ЭЖ) АН СССР, ныне ИПЭЭ РАН. Следуя за Дарвиным и Лиссманном, Протасов рассматривал сильноэлектрических рыб лишь как экзотические проявления общего эволюционного процесса и общего биоразнообразия [41]. Специализация западных учёных, в первую очередь Карла Хопкинса и его учеников, на исследовании мормирид и гимнотид [51–54], способствовала формированию мнения, что только эти две группы рыб можно признать слабоэлектрическими, в то время как все сомы кроме электрического способны только воспринимать, но не генерировать разряды [78]. Протасов же полагал, что электрических рыб гораздо больше, и что среди ныне живущих рыб существуют переходные формы от неэлектрических рыб к сильноэлектрическим. Такие переходные формы должны генерировать сравнительно слабые, скорее всего достаточно протяжённые и нерегулярные электрические сигналы.

Работы начались со сравнительных исследований черноморских звездочётов рода *Uranoscopus* и слабоэлектрических скатов *Raja clavata* [4, 79–81]. Интерес к звездочётовым был обусловлен понятной причиной — раз существуют сильноэлектрические звездочёты *Astroscopus*, то нет ли каких-то особых проявлений у их родственников *Uranoscopus*? Удалось зарегистрировать разряды звездочетов, которые оказались монополярными, с длительностью до 800 мс и амплитудой до сотен милливольт вблизи тела. Генерировались такие разряды либо при социальных взаимодействиях, в том числе при проплывании над звездочетом ската *Raja clavata*, либо в ответ на механическую или электрическую стимуляцию. У черноморского звездочёта *Uranoscopus scaber* были описаны гистологические и морфологические особенности электрогенерирующих структур, а также электрофизиологические механизмы генерации разрядов. Проводились поведенческие эксперименты с одновременной электрической и видеорегистрацией. Позже способность генерировать аналогичные монополярные электрические разряды длительностью десятки-сотни миллисекунд была показана для других видов рода *Uranoscopus*, обитающих в Южно-Китайском море [49].

Исследования слабоэлектрических сомов начались в 1990 г. с работы американских авторов, зарегистрировавших слабые электрические разряды сомов рода *Synodontis*, источником которых является протракторная мышца, соединяющая позвоночный столб и плавательный пузырь [45]. В первой отечественной работе на этих рыбах было показано, что, несмотря на очевидное несоответствие частотных характеристик ампулярных электрорецепторов и генерируемых коротких разрядов, синодонтисы отвечают на них изменением ритма генерации собственных разрядов [82]. Более того, в процессе социальных взаимодействий амплитуда разрядов вырастала в сотни раз, заметно изменялась форма и длительность разрядов, что не наблюдается у специализированных мормирид и гимнотид [83].

Электрические разряды африканских клариевых сомов рода *Clarias* были зарегистрированы в полевых условиях и наблюдались только в процессе социальных взаимодействий [84].

Длительность разрядов превышала 25 мс, что соответствует характеристикам ампулярных электрорецепторов. Выше отмечалось, что Лиссманн и Мэйчин, исследуя клариевых сомов, показали их высокую электрочувствительность, но подчеркнули отсутствие способности генерировать электрические разряды [39]. Их неудачу можно объяснить тремя особенностями разрядов клариевых по сравнению с мормиридами и гимнотидами:

- 1) разряды клариевых генерируются только при активных социальных взаимодействиях, после адаптации рыб, а от одиночных особей разряды не наблюдаются;
- 2) разряды имеют большую длительность, что требует специальной аппаратуры с нижней частотой полосы пропускания не выше долей герц, тогда как стандартные звуковые усилители их не пропускают;
- 3) разряды генерируются редко и требуют от аппаратуры специального ждущего режима работы, что не обеспечивала аппаратура Лиссманна и Мэйчина.

Клариевые сомы представляются перспективным объектом для изучения эволюционной истории электрических рыб и экологической роли электрических сигналов. Эти сомы могут воспринимать сигналы сородичей, несмотря на их небольшую мощность, и генерируют они их только в ходе социальных взаимодействий, в том числе драк или спаривания. Последнее однозначно свидетельствует о коммуникационной функции разрядов, хоть и не известно точно, что они означают.

Удалось показать, что генерация особой «нерестовой» пачки электрических разрядов клариевых, не наблюдаемой в других ситуациях, является обязательным элементом нерестового ритуала [85, 86]. Генерирует нерестовую пачку электрических разрядов самка, причём первый импульс пачки наблюдается примерно за 100 мс до появления на видео первых икринок. Голова самца в этот момент прижата скулой к боку самки в том месте, где расположены яичники. Основная гипотеза состояла в том, что нерестовая пачка разрядов служит сигналом к тому, чтобы самец, надавив скулой на бок самки, облегчил икротетание. Более того, если бы разряды имели большую амплитуду, можно было бы предположить, что судорога, вызванная нерестовой пачкой разрядов, способна облегчить икротетание вне зависимости от желаний самца.

Это предположение позволяет проследить один из возможных эволюционных путей от коммуникационной функции электрических сигналов у слабоэлектрических рыб к оружию сильноэлектрических. Действительно, несмотря на существующую гигантскую разницу в мощности разрядов, как только увеличение мощности, пусть только в процессе нереста, попадёт под положительное давление отбора, мощность разрядов начнёт расти. У более мощных разрядов появятся новые функции, отбор усилится и, в конце концов, приведёт к сильноэлектрической рыбе, почти всё тело которой представляет собой огромный электрический орган.

Успех отечественной школы в регистрации и описании электрических разрядов слабоэлектрических рыб в значительной степени был обеспечен разработками в области средств регистрации. Поскольку рыбы могут генерировать разряды очень редко, аппаратура должна работать в ждущем режиме, позволяющем зафиксировать все электрические события [87]. Кроме того, поскольку длительность разрядов может достигать секунд, то нижняя частота регистрации должна составлять сотые доли герца. Обязательным условием эксперимента по проверке способностей рыб к электрогенерации стала организация поведенческих экспериментов с участием нескольких особей, в максимально приближенных к натуральным условиям и с соответствующим периодом адаптации.

Модификация методики проведения экспериментов на основе успешного прецедента регистрации разрядов клариевых сомов позволила отечественным исследователям заметно расширить список электрических рыб, включая представителей других семейств сомов [88], полиптерусов [89] и протоптерусов [5]. До настоящего времени распространено мнение о том, что районы обитания пресноводных электрических рыб ограничиваются только Африкой и Южной

Америкой [78]. Однако при помощи новой методики удалось зарегистрировать разряды от двух азиатских видов сомов: *Ompoc bimaculatus* [90] и амурского сома *Parasilurus asotus* [91]. Неоднократно, в том числе у Дарвина, возникал вопрос — а почему электрические разряды генерируют только рыбы, а не, например, водные амфибии? Тестирование гигантской китайской саламандры позволило зафиксировать и её разряды [92].

Дальнейшее развитие методики регистрации для целей электроэкологии связано с использованием многоэлектродных систем, позволяющих анализировать распределение электрического поля в пространстве [10]. Параллельная регистрация электрической активности рыб и запись на видео процессов, происходящих в экспериментальном аквариуме, позволяет идентифицировать источник электрического сигнала. Последнее позволяет, с одной стороны, определить, является ли источником сигнала именно рыба (а не какой-то внешний источник), а с другой — определить, какая именно, если их в эксперименте несколько [11].

Отметим, что поиск новых электрически активных видов оказывается тем сложнее, чем менее продвинута их электрогенераторная система. Однако именно такие случаи наиболее интересны с точки зрения исследования процессов эволюционного становления этих систем. Более того, для понимания того, как развивается и эволюционирует та или иная система органов, необходимо выяснить её функции. Без этого невозможно понять, как действовал отбор и почему развитие пошло именно так, а не иначе.

Степень очевидности функций электрических разрядов, которые генерируют рыбы, стремительно убывает при переходе от высокоспециализированных рыб к менее специализированным. Так, нет сомнений в том, что электрические угри, скаты и сомы используют разряды во время охоты и для защиты от врагов. Для того чтобы доказать способность сравнительно высокоспециализированных мормирид и гимнотид к электролокации и электрокоммуникации, потребовались дополнительные исследования [3, 65]. Но уже в случае синодонтисов, хотя ведущие западные специалисты и используют термины «электрокоммуникация» и «электролокация» [47, 93], никаких надёжных доказательств таких функций для этих рыб не приводится. Более того, в настоящее время у всех сомов достоверно обнаружены только ампулярные электрорецепторы. Они приспособлены для восприятия электрических стимулов длительностью не менее 20 мс [42]. При уменьшении длительности до единиц миллисекунд эффективность восприятия резко падает. Таким образом, длительность разрядов синодонтисов (единицы миллисекунд) не соответствует эффективному диапазону восприятия их собственных электрорецепторов. Подобные казусы нередки. Напомним, что электрорецепторы вовсе не были обнаружены у электрически активных звездочётов рода *Uranoscopus* [48–50].

Несмотря на все перечисленные сложности, на наш взгляд, наиболее существенной является проблема анализа и интерпретации полученных в эксперименте данных. У нас в руках есть мощный инструмент регистрации и визуализации электрических событий, позволяющий сопоставить во времени и пространстве распределение электрического поля, растровое изображение экспериментального аквариума и аудио записи. Однако эти данные требуют вдумчивого и нетривиального анализа, направленного на установление связи между событиями, наблюдаемыми в видео и аудио каналах, с теми событиями, которые имели место в электрической записи.

Мы полагаем, что к анализу полученных массивов данных поведенческих экспериментов могут подключиться другие исследователи, в том числе располагающие только компьютером, способностью к аналитической работе и желанием поучаствовать. Представляется принципиально важным иметь площадку, на которой в открытом доступе будут находиться исходные электрические и видеозаписи. Видеозаписи позволят ихтиологам увидеть корреляции между электрическими событиями и наблюдаемым поведением рыб. Электрические данные позволят программистам и специалистам по обработке данных предложить новые методы их анализа и, может быть, версии смысловых интерпретаций.

Заключение

Приведенные в первом разделе слова Майкла Фарадея о том, что изучение электричества в живом несоизмеримо интереснее изучения электричества в неорганической или мёртвой материи, соответствуют тренду последнего времени. Все более актуальными становятся исследования живых организмов, причём не только и не столько их морфологии или физиологии, сколько поведения и экологии. Здесь сосредоточено множество разнообразных проблем нелинейной динамики. В частности, одной из актуальных фундаментальных и прикладных проблем является возможность использования водных животных в качестве сенсоров оценки состояния водной среды. С учётом растущего разнообразия и масштаба выбрасываемых в среду новых материалов, таких как средства бытовой химии, фармакологические вещества, наноматериалы, стандартный химический анализ перестаёт справляться с задачей непрерывного контроля безопасности водной среды: требуется предварительный биомониторинг опасных ситуаций [94]. Если использовать в качестве сенсоров живые организмы, то необходимы формальные алгоритмы анализа их состояния и поведения, позволяющие различать норму и патологию.

Непрерывный неинвазивный контроль физиологического состояния и поведения водных животных с помощью многоэлектродной матричной регистрации применяется всё шире [6, 95]. Как было сказано выше, мы располагаем большим объёмом первичных данных, полученных при проведении поведенческих экспериментов по параллельной видеорегистрации и мультиэлектродной электрорегистрации. Мы готовы поделиться этими данными с заинтересовавшимися читателями.

Список литературы

1. Максвелл Дж. К. Трактат об электричестве и магнетизме. Т. 1. М.: «Наука», 1989. 416 с.
2. Finger S., Piccolino M. The Shocking History of Electric Fishes: From Ancient Epochs to the Birth of Modern Neurophysiology. Oxford: Oxford University Press, 2011. 496 p. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780195366723.001.0001.
3. Lissmann H. W. On the function and evolution of electric organs in fish // Journal of Experimental Biology. 1958. Vol. 35, no. 1. P. 156–191. DOI: 10.1242/jeb.35.1.156.
4. Барон В. Д. Возможная роль электрорецепции в поведении морских слабоэлектрических скатов *Raja clavata* (Rajidae) // Сенсорные системы. 1994. Т. 8, № 3–4. С. 147–161.
5. Орлов А. А., Голубцов А. С., Барон В. Д., Павлов Д. С. Биоэлектрические поля большого протоптера *Protopterus aethiopicus* (Sarcopterygii: Protopteryidae), африканской (*Heterotis niloticus*) и южноамериканской серебристой (*Osteoglossum bicirrhosum*) араван (Actinopterygii: Osteoglossidae): Примитивный электрогенез? // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55, № 6. С. 691–691. DOI: 10.7868/S0042875215060156.
6. Soh Z., Matsuno M., Yoshida M., Tsuji T. Real-time cameraless measurement system based on bioelectrical ventilatory signals to evaluate fear and anxiety // Zebrafish. 2018. Vol. 15, no. 2. P. 133–144. DOI: 10.1089/zeb.2017.1491.
7. Asano M., Hanyu I. Sensitivity to electricity in the catfish, *Parasilurus asotus* // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. 1987. Vol. 86, no. 3. P. 485–489. DOI: 10.1016/0300-9629(87)90530-5.
8. Griffin D. R. Listening in the Dark: The Acoustic Orientation of Bats and Men. New Haven CT: Yale University Press, 1958. 413 p.
9. Lissmann H. W. Continuous electrical signals from the tail of a fish, *Gymnarchus niloticus* Cuv. // Nature. 1951. Vol. 167, no. 4240. P. 201–202. DOI: 10.1038/167201a0.
10. Ольшанский В. М., Зленко Д. В., Орлов А. А., Касумян А. О., Моллер П., МакМагон Е., Сюэ В. Особенности многоэлектродной регистрации эпизодических разрядов слабоэлектрических рыб // Известия вузов. ПНД. 2022. Т. 30, № 2. С. 239–252. DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-2-239-252.

11. *Zlenko D. V., Olshanskiy V. M., Orlov A. A., Kasumyan A. O., MacMahon E., Wei X., Moller P.* Visualization of electric fields and associated behavior in fish and other aquatic animals // *Behavior Research Methods*. 2023. DOI: 10.3758/s13428-023-02175-5.
12. *Кун Т.* Структура научных революций. М.: Прогресс, 1977. 288 с.
13. *Максвелл Дж. К.* Трактат об электричестве и магнетизме. Т. 2. М.: «Наука», 1989. 437 с.
14. *Розенбергер Ф.* История физики. Вып. 1, часть 3. Москва-Ленинград: Государственное технико-теоретическое издательство, 1935. 301 с.
15. *Фарадей М.* Заключение о характере направления электрической силы электрического угря // В кн.: Экспериментальные исследования по электричеству. Т. 2. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1951. С. 10–31.
16. *Piccolino M.* The Taming of the Ray: Electric Fish Research in the Enlightenment from John Walsh to Alessandro Volta. Firenze: Olschki, 2003. 221 p.
17. *Walsh J.* Of the electric property of the torpedo. In a letter from John Walsh, Esq; F. R. S. to Benjamin Franklin, Esq; LL. D., F. R. S., Ac. R. Par. Soc. Ext., &c. // *Phil. Trans. R. Soc.* 1773. Vol. 63. P. 461–480. DOI: 10.1098/rstl.1773.0039.
18. *Cavendish H.* An account of some attempts to imitate the effects of the torpedo by electricity // *Phil. Trans. R. Soc.* 1776. Vol. 66. P. 196–225. DOI: 10.1098/rstl.1776.0013.
19. *Фейнман Р.* Характер физических законов. М.: Наука, 1987. 160 с.
20. *Maxwell J. C.* The Electrical Researches of the Honourable Henry Cavendish. London: Frank Cass & Co., 1879. 534 p.
21. *Гальвани Л.* Трактат о силах электричества при мышечном движении // В кн.: Гальвани А., Вольта А. Избранные работы о животном электричестве. Москва, Ленинград: Биомедгиз, 1937.
22. *Лебединский А. Б.* Роль Гальвани и Вольты в истории физиологии // В кн.: Гальвани А., Вольта А. Избранные работы о животном электричестве. Москва, Ленинград: Биомедгиз, 1937. С. 7–63.
23. *Piccolino M., Bresadola M.* Shocking Frogs: Galvani, Volta, and the Electric Origins of Neuroscience. Oxford: Oxford University Press, 2013. 400 p. 10.1093/acprof:oso/9780199782161.001.0001.
24. *Matteucci C.* Electro-physiological researches – third memoir. On Induced contractions // *Phil. Trans. R. Soc.* 1845. Vol. 135. P. 303–317. DOI: 10.1098/rstl.1845.0013.
25. *Volta A.* On the electricity excited by the mere contact of conducting substances of different kinds. In a letter from Mr. Alexander Volta, F. R. S. Professor of Natural Philosophy in the University of Pavia, to the Rt. Hon. Sir Joseph Banks, Bart. K.B. P. R. S // *Phil. Trans. R. Soc.* 1800. Vol. 90. P. 403–431. DOI: 10.1098/rstl.1800.0018.
26. *Фарадей М.* Об источнике мощности гальванического элемента // В кн.: Экспериментальные исследования по электричеству. Т. 2. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1951. С. 32–85.
27. *Piccolino M.* Electric fishes research in the nineteenth century, following the steps of Carlo Matteucci and Giuseppe Moruzzi // *Archives Italiennes de Biologie*. 2011. Vol. 149, no. 4. P. 10–17.
28. *Piccolino M., Wade N. J.* Carlo Matteucci (1811–1868), the “frogs pile”, and the Risorgimento of electrophysiology // *Cortex*. 2012. Vol. 48, no. 6. P. 645–646. DOI: 10.1016/j.cortex.2011.08.002.
29. *Moruzzi G.* The electrophysiological work of Carlo Matteucci // *Brain Research Bulletin*. 1996. Vol. 40, no. 2. P. 69–91. DOI: 10.1016/0361-9230(96)00036-6.
30. *Matteucci C.* Electro-physiological researches – first memoir. The muscular current // *Phil. Trans. R. Soc.* 1845. Vol. 135. P. 283–295. DOI: 10.1098/rstl.1845.0011.
31. *Matteucci C.* Electro-physiological researches – second memoir. On the proper current of the frog // *Phil. Trans. R. Soc.* 1845. Vol. 135. P. 297–301. DOI: 10.1098/rstl.1845.0012.

32. *Matteucci C.* Electro-physiological researches - Fifth series. Part I. Upon induced contractions // *Phil. Trans. R. Soc.* 1847. Vol. 137. P. 231–237. DOI: 10.1098/rstl.1847.0013.
33. *Catania K. C.* An optimized biological taser: Electric eels remotely induce or arrest movement in nearby prey // *Brain Behav. Evol.* 2015. Vol. 86, no. 1. P. 38–47. DOI: 10.1159/000435945.
34. *Darwin C.* On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. 6th edition. London: Murray, 1872. 502 p.
35. *Robin C.* Mémoire sur la démonstration expérimentale de la production d'électricité par un appareil propre aux poisons du genre des raies // *J. Anat. Physiol.* 1865. Vol. 23. P. 577–645.
36. *Bennett M. V. L.* Electric organs // *Fish Physiology.* 1971. Vol. 5. P. 347–491. DOI: 10.1016/S1546-5098(08)60051-5.
37. *Lissmann H. W., Machin K. E.* The mechanism of object location in *Gymnarchus Niloticus* and similar fish // *Journal of Experimental Biology.* 1958. Vol. 35, no. 2. P. 451–486. DOI: 10.1242/jeb.35.2.451.
38. *Ольшанский В. М.* Электрический глаз величиной во все тело // *Наука и жизнь.* 2005. Т. 11. С. 94–104.
39. *Lissmann H. W., Machin K. E.* Electric receptors in a non-electric fish (*Clarias*) // *Nature.* 1963. Vol. 199. P. 88–89. DOI: 10.1038/199088a0.
40. *Bullock T. H., Bodznick D. A., Northcutt R. G.* The phylogenetic distribution of electroreception: Evidence for convergent evolution of a primitive vertebrate sense modality // *Brain Research Reviews.* 1983. Vol. 6, no. 1. P. 25–46. DOI: 10.1016/0165-0173(83)90003-6.
41. *Протасов В. П., Бондарчук А. И., Ольшанский В. М.* Введение в электроэкологию. М.: Наука, 1982. 336 с.
42. *Lissmann H. W.* Electric location by fishes // *Scientific American.* 1963. Vol. 208, no. 3. P. 50–59.
43. *Chagas C., Paes de Carvalho A.* (eds.) Bioelectrogenesis. Amsterdam: Elsevier, 1961. 413 p.
44. *Bass A. H.* Electric organs revisited: Evolution of a vertebrate communication and orientation organ // In: *Bullock T. H., Heiligenberg W.* (eds) *Electroreception.* New York: Wiley, 1986. P. 13–70.
45. *Hagedorn M., Womble M., Finger T. E.* Synodontid catfish: A new group of weakly electric fish: Behavior and anatomy // *Brain Behav. Evol.* 1990. Vol. 35, no. 5. P. 268–277. DOI: 10.1159/000115873.
46. *Boyle K. S., Colley O., Parmentier E.* Sound production to electric discharge: sonic muscle evolution in progress in *Synodontis* spp. catfishes (Mochokidae) // *Proc. R. Soc. B.* 2014. Vol. 281, no. 1791. P. 20141197. DOI: 10.1098/rspb.2014.1197.
47. *Kéver L., Parmentier E., Bass A. H., Chagnaud B. P.* Morphological diversity of acoustic and electric communication systems of mochokid catfish // *The Journal of Comparative Neurology.* 2021. Vol. 529, no. 8. P. 1787–1809. DOI: 10.1002/cne.25057.
48. *Барон В. Д.* Электрогенераторные системы рыб: Эволюция и механизмы адаптации. М.: Наука, 1982. 112 с.
49. *Baron V. D.* Electric discharges of two species of stargazers from the South China Sea (*Uranoscopiidae*, Perciformes) // *Journal of Ichthyology.* 2009. Vol. 49, no. 11. P. 1065–1072. DOI: 10.1134/S0032945209110058.
50. *Bullock T. H.* General introduction // In: *Fessard A.* (eds) *Electroreceptors and Other Specialized Receptors in Lower Vertebrates.* Vol. 3/3 of *Handbook of Sensory Physiology.* Berlin, Heidelberg: Springer, 1974. P. 1–12. DOI: 10.1007/978-3-642-65926-3_1.
51. *Hopkins C. D.* Evolution of electric communication channels of mormyrids // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1980. Vol. 7, no. 1. P. 1–13. DOI: 10.1007/BF00302513.
52. *Hopkins C. D.* The neuroethology of electric communication // *Trends Neurosci.* 1981. Vol. 4. P. 4–6. DOI: 10.1016/0166-2236(81)90003-5.

53. Hopkins C. D. On the diversity of electric signals in a community of mormyrid electric fish in West Africa // *American Zoologist*. 1981. Vol. 21, no. 1. P. 211–222. DOI: 10.1093/icb/21.1.211.
54. Hopkins C. D. Behavior of mormyridae // In: Bullock T. H., Heiligenberg W. (eds) *Electroreception*. New York: Wiley, 1986. P. 527–576.
55. Hopkins C. D., Bass A. H. Temporal coding of species recognition signals in an electric fish // *Science*. 1981. Vol. 212, no. 4490. P. 85–87. DOI: 10.1126/science.7209524.
56. Heiligenberg W., Bastian J. The electric sense of weakly electric fish // *Annu. Rev. Physiol.* 1984. Vol. 46. P. 561–583. DOI: 10.1146/annurev.ph.46.030184.003021.
57. Russel C. J., Meyers J. P., Bell C. C. The echo response in *Gnathonemus petersii* (Mormyridae) // *J. Comp. Physiol.* 1974. Vol. 92, no. 2. P. 181–200. DOI: 10.1007/BF00694505.
58. Dye J. S., Meyer J. H. Central control of the electric organ discharge in weakly electric fish // In: Bullock T. H., Heiligenberg W. (eds) *Electroreception*. New York: Wiley, 1986. P. 71–102.
59. Kalmijn A. J. The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs // In: Fessard A. (eds) *Electroreceptors and Other Specialized Receptors in Lower Vertebrates*. Vol. 3/3 of *Handbook of Sensory Physiology*. Berlin, Heidelberg: Springer, 1974. P. 147–200. DOI: 10.1007/978-3-642-65926-3_5.
60. Kalmijn A. J. Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes // *Science*. 1982. Vol. 218, no. 4575. P. 916–918. DOI: 10.1126/science.7134985.
61. Zakon H. H. The electroreceptive periphery // In: Bullock T. H., Heiligenberg W. (eds) *Electroreception*. New York: Wiley, 1986. P. 103–156.
62. Броун Г. Р., Ильинский О. Б. Физиология электрорецепторов. Л.: Наука, 1984. 248 с.
63. Moller P. *Electric Fishes: History and Behavior*. Dordrecht: Springer, 1995. 584 p.
64. Барон В. Д. Памяти У. Хейлигенберга // *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*. 2014. Т. 100. С. 891–895.
65. Bullock T. H., Heiligenberg W. *Electroreception*. New York: Wiley, 1986. 722 p.
66. Srivastava C. B. L., Prasad M. S. Tuberos organs in a non-eletric teleosts *Rita rita* (Ham.) // *Proc. Natl. Acad. Sci. India B*. 1984. Vol. 54, no. 3. P. 187–188.
67. Heiligenberg W. Electrolocation of objects in the electric fish *Eigenmannia* (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei) // *J. Comp. Physiol.* 1973. Vol. 87, no. 2. P. 137–164. DOI: 10.1007/BF01352158.
68. Heiligenberg W. Electrolocation and jamming avoidance in a *Hypopygus* (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei), an electric fish with pulse-type discharges // *J. Comp. Physiol.* 1974. Vol. 91, no. 3. P. 223–240. DOI: 10.1007/BF00698054.
69. Heiligenberg W. Electrolocation and jamming avoidance in the electric fish *Gymnarchus niloticus* (Gymnarchidae, Mormyriiformes) // *J. Comp. Physiol.* 1975. Vol. 103, no. 1. P. 55–67. DOI: 10.1007/BF01380044.
70. Heiligenberg W. Electrolocation and jamming avoidance in the mormyrid fish *Brienomyrus* // *J. Comp. Physiol.* 1976. Vol. 109, no. 3. P. 357–372. DOI: 10.1007/BF00663615.
71. Scheich H., Bullock T. H. The detection of electric fields from electric organs // In: Fessard A. (eds) *Electroreceptors and Other Specialized Receptors in Lower Vertebrates*. Vol. 3/3 of *Handbook of Sensory Physiology*. Berlin, Heidelberg: Springer, 1974. P. 201–256. DOI: 10.1007/978-3-642-65926-3_6.
72. Heiligenberg W. *Principles of Electrolocation and Jamming Avoidance in Electric Fish: A Neuroethological Approach*. Berlin, Heidelberg: Springer, 1977. 88 p. DOI: 10.1007/978-3-642-81161-6.
73. Heiligenberg W. Jamming avoidance responses: model systems for neuroethology // In: Bullock T. H., Heiligenberg W. (eds) *Electroreception*. New York: Wiley, 1986. P. 613–650.
74. Ольшанский В. М. Бионическое моделирование электросистем слабоэлектрических рыб. М.: Наука, 1990. 208 с.

75. Westby G. W. M. Electric communication in fish and the problem of recognizing very brief waveforms // Journal of Biological Education. 1987. Vol. 21, no. 3. P. 190–196. DOI: 10.1080/00219266.1987.9654895.
76. Schumacher E. L., Carlson B. A. Convergent mosaic brain evolution is associated with the evolution of novel electrosensory systems in teleost fishes // eLife. 2022. Vol. 11. P. e74159. DOI: 10.7554/eLife.74159.
77. Huang C. G., Metzen M. G., Chacron M. J. Descending pathways mediate adaptive optimized coding of natural stimuli in weakly electric fish // Sci. Adv. 2019. Vol. 5, no. 10. P. eaax2211. DOI: 10.1126/sciadv.aax2211.
78. Nelson M. E. Electric fish // Curr. Biol. 2011. Vol. 21, no. 14. P. R528–R529. DOI: 10.1016/j.cub.2011.03.045.
79. Михайленко Н. А. О биологическом значении электрических разрядов у слабоэлектрических видов рыб Чёрного моря // Зоологический журнал. 1971. Т. 50. С. 1347–1356.
80. Барон В. Д., Михайленко Н. А. *Uranoscopus scaber*: Переходная форма в эволюции электрических органов у рыб // Докл. АН СССР. 1976. Т. 229, № 4. С. 983–986.
81. Барон В. Д., Михайленко Н. А. О структуре электрического разряда морской лисицы // Биофизика. 1974. Т. 22, № 2. С. 369–371.
82. Орлов А. А., Барон В. Д., Ольшанский В. М. Электрогенераторная активность *Synodontis* и ее изменения при действии слабых электрических полей // Доклады Академии наук. 1993. Т. 332, № 1. С. 110–113.
83. Baron V. D., Morshnev K. S., Olshansky V. M., Orlov A. A. Electric organ discharges of two species of African catfish (*Synodontis*) during social behaviour // Anim. Behav. 1994. Vol. 48, no. 6. P. 1472–1475. DOI: 10.1006/anbe.1994.1387.
84. Baron V. D., Orlov A. A., Golubtsov A. S. African *Clarias* catfish elicits long-lasting weak electric pulses // Experientia. 1994. Vol. 50, no. 7. P. 664–647. DOI: 10.1007/BF01952864.
85. Ольшанский В. М., Солдатова О. А., Нгуен Т. Н. Эпизодические электрические разряды при социальных взаимоотношениях: пример азиатских клариевых сомов // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72, № 3. С. 220–235.
86. Olshanskiy V. M., Kasumyan A. O., Moller P. On mating and function of associated electric pulses in *Clarias macrocephalus* (Günther 1864): probing an old puzzle, first posed by Charles Darwin // Environmental Biology of Fishes. 2020. Vol. 103, no. 1. P. 99–114. DOI: 10.1007/s10641-019-00936-w.
87. Olshansky V. M. Elaboration of equipment and methods of continuous recording of electric activity of clariid catfish (Clariidae, Siluriformes) in social and reproductive behavior // Journal of Ichthyology. 2010. Vol. 50, no. 11. P. 1077–1091. DOI: 10.1134/S0032945210110147.
88. Орлов А. А., Барон В. Д., Голубцов А. С. Электрические разряды двух видов африканских сомов рода *Auchenoglanis* (Claroteidae, Siluriformes) // Доклады Академии наук. 2015. Т. 462, № 3. С. 370–372. DOI: 10.7868/S0869565215150293.
89. Baron V. D., Pavlov D. S. Discovery of specialized electrogenerating activity in two species of *Polypterus* (Polypteriformes, Osteichthyes) // Journal of Ichthyology. 2003. Vol. 43, Suppl. 2. P. S259–S261.
90. Моршнев К. С., Ольшанский В. М. Электрические разряды азиатского сома *Ompok bimaculatus* (Siluridae) // Доклады Академии наук. 1997. Т. 354, № 3. С. 419–422.
91. Барон В. Д., Ольшанский В. М. Монополярные электрические разряды сома *Parasilurus asotus* (Siluridae, Siluriformes) // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49, № 3. С. 415–421.
92. Ольшанский В. М., Барон В. Д., Вэй С. Электрические разряды китайской саламандры *Andrias Davidianus* // Доклады Академии наук. 2016. Т. 471, № 6. С. 736–738. DOI: 10.7868/S0869565216360251.

93. Dunlap K. D., Koukos H. M., Chagnaud B. P., Zakon H. H., Bass A. H. Vocal and electric fish: Revisiting a comparison of two teleost models in the neuroethology of social behavior // *Frontiers in Neural Circuits*. 2021. Vol. 15. P. 713105. DOI: 10.3389/fncir.2021.713105.
94. Машкин П. В., Ольшанский В. М., Волков С. В., Утешев В. К., Вэй С. Непрерывный биологический контроль качества воды рек и морей с помощью биосенсоров: Двусторчатых моллюсков // В сб.: Актуальные вопросы зоологии, экологии и охраны природы. Т. 5. М.: Издательство «Сельскохозяйственные технологии», 2023. С. 133–138.
95. Tomasello D. L., Sive H. Noninvasive multielectrode array for brain and spinal cord local field potential recordings from live zebrafish larvae // *Zebrafish*. 2020. Vol. 17, no. 4. P. 271–277. DOI: 10.1089/zeb.2020.1874.

References

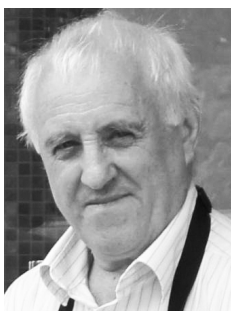
1. Maxwell JC. A Treatise on Electricity and Magnetism. Vol. 1. Oxford, UK: Clarendon Press; 1873. 425 p.
2. Finger S, Piccolino M. The Shocking History of Electric Fishes: From Ancient Epochs to the Birth of Modern Neurophysiology. Oxford: Oxford University Press; 2011. 496 p. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780195366723.001.0001.
3. Lissmann HW. On the function and evolution of electric organs in fish. *Journal of Experimental Biology*. 1958;35(1):156–191. DOI: 10.1242/jeb.35.1.156.
4. Baron VD. Possible role of electroreception in the behavior of marine weakly electric rays *Raja clavata* (Rajidae). *Sensory Systems*. 1994;8(3–4):147–161 (in Russian).
5. Orlov AA, Golubtsov AS, Baron VD, Pavlov DS. Bioelectric fields of the African marbled lungfish *Protopterus aethiopicus* (Sarcopterygii: Protopteridae), African (*Heterotis niloticus*) and South American silver (*Osteoglossum bicirrhosum*) arowanas (Actinopterygii: Osteoglossidae): Primitive electrogenesis? *Journal of Ichthyology*. 2015;55(6):874–879. DOI: 10.1134/S0032945215060120.
6. Soh Z, Matsuno M, Yoshida M, Tsuji T. Real-time cameraless measurement system based on bioelectrical ventilatory signals to evaluate fear and anxiety. *Zebrafish*. 2018;15(2):133–144. DOI: 10.1089/zeb.2017.1491.
7. Asano M, Hanyu I. Sensitivity to electricity in the catfish, *Parasilurus asotus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 1987;86(3):485–489. DOI: 10.1016/0300-9629(87)90530-5.
8. Griffin DR. Listening in the Dark: The Acoustic Orientation of Bats and Men. New Haven CT: Yale University Press; 1958. 413 p.
9. Lissmann HW. Continuous electrical signals from the tail of a fish, *Gymnarchus niloticus* Cuv. *Nature*. 1951;167(4240):201–202. DOI: 10.1038/167201a0.
10. Olshanskiy VM, Zlenko DV, Orlov AA, Kasumyan AO, Moller P, MacMahon E, Xue W. Multielectrode registration of episodic discharges generated by weakly electric fishes. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 2022;30(2):239–252. DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-2-239-252.
11. Zlenko DV, Olshanskiy VM, Orlov AA, Kasumyan AO, MacMahon E, Wei X, Moller P. Visualization of electric fields and associated behavior in fish and other aquatic animals. *Behavior Research Methods*. 2023. DOI: 10.3758/s13428-023-02175-5.
12. Kuhn TS. The Structure of Scientific Revolutions. Chicago: University of Chicago Press; 1962. 264 p.
13. Maxwell JC. A Treatise On Electricity And Magnetism. Vol. 2. Oxford, UK: Clarendon Press; 1873. 444 p.
14. Rosenberger F. Die geschichte der physik in grundzügen. Bd. 3. Braunschweig: F. Vieweg und Sohn; 1890. 300 s. (in German).

15. Faraday M. On the character and direction of the electric force of the Gymnotus. In: Experimental Researches in Electricity. Vol. 2. London: Richard and John Edward Taylor; 1844.
16. Piccolino M. The Taming of the Ray: Electric Fish Research in the Enlightenment from John Walsh to Alessandro Volta. Firenze: Olschki; 2003. 221 p.
17. Walsh J. Of the electric property of the torpedo. In a letter from John Walsh, Esq; F. R. S. to Benjamin Franklin, Esq; LL. D., F. R. S., Ac. R. Par. Soc. Ext., &c. Phil. Trans. R. Soc. 1773;63:461–480. DOI: 10.1098/rstl.1773.0039.
18. Cavendish H. An account of some attempts to imitate the effects of the torpedo by electricity. Phil. Trans. R. Soc. 1776;66:196–225. DOI: 10.1098/rstl.1776.0013.
19. Feynman R. The Character of Physical Law. United States: BBC; 1965. 173 p.
20. Maxwell JC. The Electrical Researches of the Honourable Henry Cavendish. London: Frank Cass & Co.; 1879. 534 p.
21. Galvani L. De Viribus Electricitatis in Motu Musculari Commentarius. Bononiae: Ex Typographia Instituti Scientiarum; 1791. 80 p. (in Latin).
22. Lebedinsky AB. The role of Galvani and Volta in the history of physiology. In: Galvani A, Volta A. Selected Works on Animal Electricity. Moscow, Leningrad: Biomedgiz; 1937. P. 7–63 (in Russian).
23. Piccolino M, Bresadola M. Shocking Frogs: Galvani, Volta, and the Electric Origins of Neuroscience. Oxford: Oxford University Press; 2013. 400 p. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780199782161.001.0001.
24. Matteucci C. Electro-physiological researches – third memoir. On Induced contractions. Phil. Trans. R. Soc. 1845;135:303–317. DOI: 10.1098/rstl.1845.0013.
25. Volta A. On the electricity excited by the mere contact of conducting substances of different kinds. In a letter from Mr. Alexander Volta, F. R. S. Professor of Natural Philosophy in the University of Pavia, to the Rt. Hon. Sir Joseph Banks, Bart. K.B. P. R. S. Phil. Trans. R. Soc. 1800;90:403–431. DOI: 10.1098/rstl.1800.0018.
26. Faraday M. On the source of power in the voltaic pile. In: Experimental Researches in Electricity. Vol. 2. London: Richard and John Edward Taylor; 1844.
27. Piccolino M. Electric fishes research in the nineteenth century, following the steps of Carlo Matteucci and Giuseppe Moruzzi. Archives Italiennes de Biologie. 2011;149(4):10–17.
28. Piccolino M, Wade NJ. Carlo Matteucci (1811–1868), the “frogs pile”, and the Risorgimento of electrophysiology. Cortex. 2012;48(6):645–646. DOI: 10.1016/j.cortex.2011.08.002.
29. Moruzzi G. The electrophysiological work of Carlo Matteucci. Brain Research Bulletin. 1996;40(2): 69–91. DOI: 10.1016/0361-9230(96)00036-6.
30. Matteucci C. Electro-physiological researches – first memoir. The muscular current. Phil. Trans. R. Soc. 1845;135:283–295. DOI: 10.1098/rstl.1845.0011.
31. Matteucci C. Electro-physiological researches – second memoir. On the proper current of the frog. Phil. Trans. R. Soc. 1845;135:297–301. DOI: 10.1098/rstl.1845.0012.
32. Matteucci C. Electro-physiological researches - Fifth series. Part I. Upon induced contractions. Phil. Trans. R. Soc. 1847;137:231–237. DOI: 10.1098/rstl.1847.0013.
33. Catania KC. An optimized biological taser: Electric eels remotely induce or arrest movement in nearby prey. Brain Behav. Evol. 2015;86(1):38–47. DOI: 10.1159/000435945.
34. Darwin C. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. 6th edition. London: Murray; 1872. 502 p.
35. Robin C. Mémoire sur la démonstration expérimentale de la production d’électricité par un appareil propre aux poissons du genre des raies. J. Anat. Physiol. 1865;23:577–645 (in French).
36. Bennett MVL. Electric organs. Fish Physiology. 1971;5:347–491. DOI: 10.1016/S1546-5098(08) 60051-5.
37. Lissmann HW, Machin KE. The mechanism of object location in *Gymnarchus Niloticus* and similar fish. Journal of Experimental Biology. 1958;35(2):451–486. DOI: 10.1242/jeb.35.2.451.

38. Olshanskiy VM. Body-sized electric eye. *Science and Life*. 2005;11:94–104 (in Russian).
39. Lissmann HW, Machin KE. Electric receptors in a non-electric fish (*Clarias*). *Nature*. 1963;199: 88–89. DOI: 10.1038/199088a0.
40. Bullock TH, Bodznick DA, Northcutt RG. The phylogenetic distribution of electroreception: Evidence for convergent evolution of a primitive vertebrate sense modality. *Brain Research Reviews*. 1983;6(1):25–46. DOI: 10.1016/0165-0173(83)90003-6.
41. Protasov VR, Bondarchuk AI, Olshanskiy VM. Introduction to Electroecology. Moscow: Nauka; 1982. 336 p. (in Russian).
42. Lissmann HW. Electric location by fishes. *Scientific American*. 1963;208(3):50–59.
43. Chagas C, Paes de Carvalho A, editors. Bioelectrogenesis. Amsterdam: Elsevier; 1961. 413 p.
44. Bass AH. Electric organs revisited: Evolution of a vertebrate communication and orientation organ. In: Bullock TH, Heiligenberg W, editors. *Electroreception*. New York: Wiley; 1986. P. 13–70.
45. Hagedorn M, Womble M, Finger TE. Synodontid catfish: A new group of weakly electric fish: Behavior and anatomy. *Brain Behav. Evol.* 1990;35(5):268–277. DOI: 10.1159/000115873.
46. Boyle KS, Colleye O, Parmentier E. Sound production to electric discharge: sonic muscle evolution in progress in *Synodontis* spp. catfishes (Mochokidae). *Proc. R. Soc. B*. 2014;281(1791):20141197. DOI: 10.1098/rspb.2014.1197.
47. Kéver L, Parmentier E, Bass AH, Chagnaud BP. Morphological diversity of acoustic and electric communication systems of mochokid catfish. *The Journal of Comparative Neurology*. 2021;529(8):1787–1809. DOI: 10.1002/cne.25057.
48. Baron VD. Electric Power Generating Systems of Fish: Evolution and Adaptation Mechanisms. Moscow: Nauka; 1982. 112 p. (in Russian).
49. Baron VD. Electric discharges of two species of stargazers from the South China Sea (Uranoscopidae, Perciformes). *Journal of Ichthyology*. 2009;49(11):1065–1072. DOI: 10.1134/S0032945209110058.
50. Bullock TH. General introduction. In: Fessard A, editor. *Electroreceptors and Other Specialized Receptors in Lower Vertebrates*. Vol. 3/3 of Handbook of Sensory Physiology. Berlin, Heidelberg: Springer; 1974. P. 1–12. DOI: 10.1007/978-3-642-65926-3_1.
51. Hopkins CD. Evolution of electric communication channels of mormyrids. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1980;7(1):1–13. DOI: 10.1007/BF00302513.
52. Hopkins CD. The neuroethology of electric communication. *Trends Neurosci.* 1981;4:4–6. DOI: 10.1016/0166-2236(81)90003-5.
53. Hopkins CD. On the diversity of electric signals in a community of mormyrid electric fish in West Africa. *American Zoologist*. 1981;21(1):211–222. DOI: 10.1093/icb/21.1.211.
54. Hopkins CD. Behavior of mormyridae. In: Bullock TH, Heiligenberg W, editors. *Electroreception*. New York: Wiley; 1986. P. 527–576.
55. Hopkins CD, Bass AH. Temporal coding of species recognition signals in an electric fish. *Science*. 1981;212(4490):85–87. DOI: 10.1126/science.7209524.
56. Heiligenberg W, Bastian J. The electric sense of weakly electric fish. *Annu. Rev. Physiol.* 1984;46:561–583. DOI: 10.1146/annurev.ph.46.030184.003021.
57. Russel CJ, Meyers JP, Bell CC. The echo response in *Gnathonemus petersii* (Mormyridae). *J. Comp. Physiol.* 1974;92(2):181–200. DOI: 10.1007/BF00694505.
58. Dye JS, Meyer JH. Central control of the electric organ discharge in weakly electric fish. In: Bullock TH, Heiligenberg W, editors. *Electroreception*. New York: Wiley; 1986. P. 71–102.
59. Kalmijn AJ. The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. In: Fessard A, editor. *Electroreceptors and Other Specialized Receptors in Lower Vertebrates*. Vol. 3/3 of Handbook of Sensory Physiology. Berlin, Heidelberg: Springer; 1974. P. 147–200. DOI: 10.1007/978-3-642-65926-3_5.

60. Kalmijn AJ. Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes. *Science*. 1982;218(4575): 916–918. DOI: 10.1126/science.7134985.
61. Zakon HH. The electroreceptive periphery. In: Bullock TH, Heiligenberg W, editors. *Electroreception*. New York: Wiley; 1986. P. 103–156.
62. Brown GR, Ilyinsky OB. *Physiology of Electroreceptors*. Leningrad: Nauka; 1984. 248 p. (in Russian).
63. Moller P. *Electric Fishes: History and Behavior*. Dordrecht: Springer; 1995. 584 p.
64. Baron VD. In memory of W. Heiligenberg. *Russian Journal of Physiology*. 2014;100:891–895 (in Russian).
65. Bullock TH, Heiligenberg W. *Electroreception*. New York: Wiley; 1986. 722 p.
66. Srivastava CBL, Prasad MS. Tuberos organs in a non-eletric teleosts *Rita rita* (Ham.). *Proc. Natl. Acad. Sci. India B*. 1984;54(3):187–188.
67. Heiligenberg W. Electrolocation of objects in the electric fish *Eigenmannia* (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei). *J. Comp. Physiol.* 1973;87(2):137–164. DOI: 10.1007/BF01352158.
68. Heiligenberg W. Electrolocation and jamming avoidance in a *Hypopygus* (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei), an electric fish with pulse-type discharges. *J. Comp. Physiol.* 1974;91(3):223–240. DOI: 10.1007/BF00698054.
69. Heiligenberg W. Electrolocation and jamming avoidance in the electric fish *Gymnarchus niloticus* (Gymnarchidae, Mormyriiformes). *J. Comp. Physiol.* 1975;103(1):55–67. DOI: 10.1007/BF01380044.
70. Heiligenberg W. Electrolocation and jamming avoidance in the mormyrid fish *Brienomyrus*. *J. Comp. Physiol.* 1976;109(3):357–372. DOI: 10.1007/BF00663615.
71. Scheich H, Bullock TH. The detection of electric fields from electric organs. In: Fessard A, editor. *Electroreceptors and Other Specialized Receptors in Lower Vertebrates*. Vol. 3/3 of *Handbook of Sensory Physiology*. Berlin, Heidelberg: Springer; 1974. P. 201–256. DOI: 10.1007/978-3-642-65926-3_6.
72. Heiligenberg W. *Principles of Electrolocation and Jamming Avoidance in Electric Fish: A Neuroethological Approach*. Berlin, Heidelberg: Springer; 1977. 88 p. DOI: 10.1007/978-3-642-81161-6.
73. Heiligenberg W. Jamming avoidance responses: model systems for neuroethology. In: Bullock TH, Heiligenberg W, editors. *Electroreception*. New York: Wiley; 1986. P. 613–650.
74. Olshanskiy VM. *Bionic Modeling of Electrical Systems of Weakly Electric Fish*. Moscow: Nauka; 1990. 208 p. (in Russian).
75. Westby GWM. Electric communication in fish and the problem of recognizing very brief waveforms. *Journal of Biological Education*. 1987;21(3):190–196. DOI: 10.1080/00219266.1987.9654895.
76. Schumacher EL, Carlson BA. Convergent mosaic brain evolution is associated with the evolution of novel electrosensory systems in teleost fishes. *eLife*. 2022;11:e74159. DOI: 10.7554/eLife.74159.
77. Huang CG, Metzen MG, Chacron MJ. Descending pathways mediate adaptive optimized coding of natural stimuli in weakly electric fish. *Sci. Adv.* 2019;5(10):eaax2211. DOI: 10.1126/sciadv.aax2211.
78. Nelson ME. Electric fish. *Curr. Biol.* 2011;21(14):R528–R529. DOI: 10.1016/j.cub.2011.03.045.
79. Mikhailenko NA. On the biological significance of electrical discharges in weakly electric fish species of the Black Sea. *Zoological Journal*. 1971;50:1347–1356 (in Russian).
80. Baron VD, Mikhailenko NA. *Uranoscopus scaber*: Transitional form in the evolution of electrical organs in fish. *Proceedings of the Academy of Sciences of the USSR*. 1976;229(4):983–986 (in Russian).
81. Baron VD, Mikhailenko NA. Electrical discharge structure of the sea-fox. *Biophysics*. 1974;22(2): 369–371.
82. Orlov AA, Baron VD, Olshanskiy VM. Electric generating activity of Synodontis and its changes

- under the action of weak electric fields. Proceedings of the Russian Academy of Sciences. 1993;332(1):110–113 (in Russian).
83. Baron VD, Morshnev KS, Olshansky VM, Orlov AA. Electric organ discharges of two species of African catfish (*Synodontis*) during social behaviour. Anim. Behav. 1994;48(6):1472–1475. DOI: 10.1006/anbe.1994.1387.
 84. Baron VD, Orlov AA, Golubtsov AS. African *Clarias* catfish elicits long-lasting weak electric pulses. Experientia. 1994;50(7):664–647. DOI: 10.1007/BF01952864.
 85. Olshanskii VM, Soldatova OA, Nguyen TN. Episodic electric discharges in the course of social interactions: An example of Asian clariid catfish. Biology Bulletin Reviews. 2011;72(3):220–235 (in Russian).
 86. Olshanskiy VM, Kasumyan AO, Moller P. On mating and function of associated electric pulses in *Clarias macrocephalus* (Günther 1864): probing an old puzzle, first posed by Charles Darwin. Environmental Biology of Fishes. 2020;103(1):99–114. DOI: 10.1007/s10641-019-00936-w.
 87. Olshansky VM. Elaboration of equipment and methods of continuous recording of electric activity of clariid catfish (Clariidae, Siluriformes) in social and reproductive behavior. Journal of Ichthyology. 2010;50(11):1077–1091. DOI: 10.1134/S0032945210110147.
 88. Orlov AA, Baron VD, Golubtsov AS. Electric discharges of two African catfishes of the genus *Auchenoglanis* (Claroteidae, Siluriformes). Doklady Biological Sciences. 2015;462(1):138–140. DOI: 10.1134/S0012496615030059.
 89. Baron VD, Pavlov DS. Discovery of specialized electrogenerating activity in two species of *Polypterus* (Polypteriformes, Osteichthyes). Journal of Ichthyology. 2003;43(Suppl. 2):S259–S261.
 90. Morshnev KS, Olshanskiy VM. Electrical discharges of Asian catfish *Ompok bimaculatus* (Siluridae). Proceedings of the Russian Academy of Sciences. 1997;354(3):419–422 (in Russian).
 91. Baron VD, Olshansky VM. Monopolar electric discharges of the catfish *Parasilurus asotus* (Siluridae, Siluriformes). Journal of Ichthyology. 2009;49(5):403–408. DOI: 10.1134/S0032945209050063.
 92. Olshanskii VM, Baron VD, Wei X. Electrical discharges in Chinese salamander *Andrias davidianus*. Doklady Biochemistry and Biophysics. 2016;471(1):447–449. DOI: 10.1134/S1607672916060193.
 93. Dunlap KD, Koukos HM, Chagnaud BP, Zakon HH, Bass AH. Vocal and electric fish: Revisiting a comparison of two teleost models in the neuroethology of social behavior. Frontiers in Neural Circuits. 2021;15:713105. DOI: 10.3389/fncir.2021.713105.
 94. Mashkin PV, Olshansky VM, Volkov SV, Uteshev VK, Wei X. Continuous biological monitoring of water quality in rivers and seas using biosensors: Bivalve mollusks. In: Topical Issues of Zoology, Ecology and Nature Conservation. Vol. 5. Moscow: «Sel'skokozyajstvennye Tekhnologii»; 2023. P. 133–138 (in Russian).
 95. Tomasello DL, Sive H. Noninvasive multielectrode array for brain and spinal cord local field potential recordings from live zebrafish larvae. Zebrafish. 2020;17(4):271–277. DOI: 10.1089/zeb.2020.1874.



Ольшанский Владимир Менделевич — родился в Петропавловске-Камчатском (1950). Окончил 40-ю школу в городе Горьком, радиофизический факультет Горьковского государственного университета. Доктор физико-математических наук по специальности «Биофизика» (2004). Старший научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН).

Россия, 119071 Москва, Ленинский проспект, 33
 Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН
 E-mail: vmolsh@yandex.ru
 ORCID: 0000-0002-2810-9900
 AuthorID (eLibrary.Ru): 22362



Барон Владимир Давыдович — родился в городе Изюм (1939). Окончил Московский физико-технический институт (МФТИ). Доктор биологических наук по специальностям ихтиология и биофизика (1991, тема диссертации «Организация генераторных систем слабоэлектрических рыб»). Ведущий научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН).

Россия, 119071 Москва, Ленинский проспект, 33
Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН
E-mail: vbaron@mail.ru
AuthorID (eLibrary.Ru): 79069



Еоин МакМагон — родился в Лимерике, Ирландия. В течение последних 20 лет работал в сфере охраны окружающей среды и борьбы с вредителями. В настоящее время является директором компании Biosphere Environmental Ltd. Еоин участник морских экспедиций. На корабле Илен (ilen.ie), в постройке которого принимал участие, посетил западное побережье Гренландии в 2019 году. В настоящее время разрабатываются планы по использованию Пен в качестве платформы для исследований в области морской биологии.

3 Johns St., Killaloe, Co. Clare, V94PN3F
Biosphere Environmental Ltd.
E-mail: biosphere.eoin@gmail.com
ORCID: 0000-0002-7005-5926



Зленко Дмитрий Владимирович — родился в Москве (1983). Окончил лицей «Вторая Школа» (2000), биологический факультет МГУ (2005). Кандидат биологических наук по специальности «Биофизика» (2008). Старший научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН).

Россия, 119071 Москва, Ленинский проспект, 33
Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН
E-mail: dvzlenko@gmail.com
ORCID: 0000-0002-4126-3080
AuthorID (eLibrary.Ru): 599278