

УДК 597.591.185.3:591.3

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ХЕМОСЕНСОРНЫХ СИСТЕМ В ОНТОГЕНЕЗЕ РЫБ

© 2011 г. А. О. Касумян

Биологический факультет Московского государственного университета

119991 Москва, Ленинские горы

E-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Поступила в редакцию 02.08.10

Окончательный вариант получен 28.12.10

Рассматриваются закономерности функционального развития в онтогенезе рыб хемосенсорных систем – обонятельной, вкусовой и общего химического чувства. Обонятельная система начинает функционировать и обеспечивать реакцию молоди на химические сигналы раньше, чем вкусовая. Неспециализированные двигательные ответы на обонятельные стимулы способны проявлять уже эмбрионы, вышедшие из оболочки, но еще не питающиеся. Сразу после перехода к экзогенному питанию начинает формироваться обонятельная чувствительность к сигналам, вызывающим защитные и пищевые поведенческие ответы, и развиваться способность дифференцировать близкие запахи. Рецепция ограниченного числа вкусовых стимулов возникает у личинок при переходе на экзогенное питание. С возрастом происходит расширение спектра эффективных вкусовых веществ и сокращение времени, затрачиваемого на определение молодью вкусовых качеств пищи. Функциональное развитие отдельных компонентов вкусовой системы происходит гетерохронно – раньше и быстрее у наружной (экстраоральной) и медленнее у внутриротовой (интраоральной) форм вкусовой рецепции. Сведения о функциональном развитии в онтогенезе рыб общего химического чувства отсутствуют. Предполагается, что функция этой хемосенсорной системы возникает у рыб в раннем личиночном возрасте.

Ключевые слова: хеморецепция, обоняние, вкус, общее химическое чувство, химические сигналы, хемокоммуникация, рыбы.

Экстерохеморецепция, т.е. способность воспринимать внешние химические сигналы, обеспечивается у рыб обонятельной и вкусовой системами и общим химическим чувством. Хемосенсорные системы играют в жизни рыб большую роль, поскольку водная среда, по сравнению с воздушной, создает особые условия для хемокоммуникации – отсутствие ограничений по молекулярной массе для сигнальных молекул, длительное сохранение пахучего следа, представляющего в воде своеобразный запаховый коридор, и некоторые другие. Именно особенности водного образа жизни привели к развитию у рыб не только ротовой (интраоральной), но и наружной (экстраоральной) вкусовой рецепции, которые, по мнению многих исследователей, следует считать самостоятельными хемосенсорными системами (Finger, Morita, 1985; Kanwal, Finger, 1992). Значительно шире у рыб спектр функций, осуществляемых общим химическим чувством, которое у других позвоночных обеспечивает, в основном, лишь защитные реакции на высокие (повреждающие) концентрации веществ или на соединения, оказывающие раздражающее действие на слизистые оболочки (Whitear, 1992).

Структура обонятельных и вкусовых органов и их рецепторных образований исследованы у рыб достаточно детально (Døving, Kasumyan, 2008). Определены основные функциональные характеристики этих систем – широта и состав обонятельных и вкусовых спектров, уровень чувствительности к большому числу эффективных стимулов, скорость адаптации рецепторов, связь функциональных параметров обоняния и вкуса с образом жизни и мотивационным состоянием рыб, с действием разнообразных внешних факторов (Sorensen, Caprio, 1998). Значительно слабее изучено общее химическое чувство рыб (Whitear, 1992). Основной массив имеющихся в литературе сведений обо всех 3-х хемосенсорных системах рыб касается сформировавшихся или взрослых организмов (Døving, Kasumyan, 2008). Поскольку применение электрофизиологических методов ограничено из-за небольших размеров и уязвимости эмбрионов и ранней молоди большинства рыб, в изучении развития функции хемосенсорных систем основными являются разнообразные поведенческие подходы. Косвенно судить об этих процессах возможно по данным морфологических исследований сроков появления и длитель-

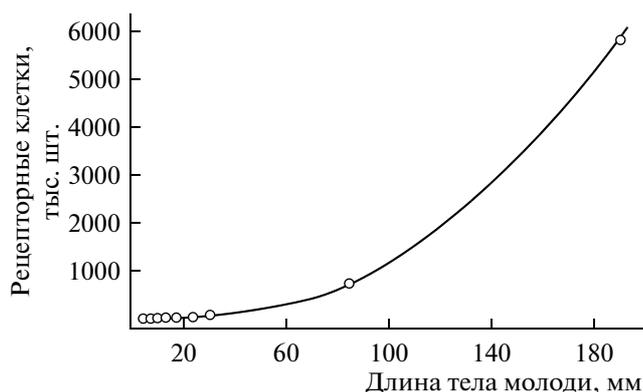


Рис. 1. Рост числа рецепторных клеток в органе обоняния в онтогенезе белого амура *Stenopharyngodon idella* (по данным Пашенко, 1986).

ности формирования сенсорных органов, рецепторных клеток и других структур. В настоящей статье на основании результатов освещаются основные закономерности и особенности функционального развития в онтогенезе рыб обонятельной и вкусовой систем и общего химического чувства.

Обонятельная система

Орган обоняния — периферический отдел обонятельной системы начинает формироваться у рыб на ранних эмбриональных этапах развития. Обонятельные рецепторные клетки (сенсорные нейроны) обнаруживают уже у эмбрионов, еще находящихся под оболочкой. У стерляди *Acipenser ruthenus* и сибирского осетра *A. baerii*, например, их находят на дне обонятельной ямки, образующейся из эктодермальной обонятельной плакodes — зачатка органа обоняния, за двое суток до вылупления, а к моменту выхода из оболочки (36 стадия, по Детлаф и др., 1981) количество этих клеток резко возрастает (Zeiske et al., 2003). Почти одновременно устанавливаются связи с первичными и вторичными обонятельными центрами в мозге (Wilson et al., 1990; Whitlock, Westerfield, 1998). Присутствие в обонятельном эпителии у эмбрионов к моменту вылупления всех типов клеток характерно для рыб различных систематических групп (Пашенко, Касумян, 1986; Девицина, Кажлаев, 1992; Hansen, Zeiske, 1993). В дальнейшем происходит увеличение размеров органа, появляются первые обонятельные складки, возрастает их число и площадь, формируется обонятельная розетка, что многократно, на порядки, увеличивает число обонятельных рецепторных клеток (рис. 1) (Evans et al., 1982; Пашенко, Касумян, 1986; Zielinski, Hara, 1988; Hansen, Zeiske, 1993; Werner, Lannoo, 1994).

Способность рыб реагировать на запаховые стимулы возникает в онтогенезе существенно позже появления в органе обоняния первых ре-

цепторных клеток, но раньше возникновения других форм хемочувствительности. Как выяснено относительно недавно, молодь рыб в этом раннем возрасте уже способна реагировать на некоторые типично запаховые стимулы — растворы свободных аминокислот и пищевые экстракты. Ответы молоди этого возраста представляют собой неспециализированные поведенческие реакции, заключающиеся в снижении не векторизированной двигательной активности, в сокращении протяженности и частоты дискретных двигательных актов и скорости плавания (тюрбо *Scophthalmus maximus*, атлантическая треска *Gadus morhua*, данио рерио *Danio rerio*). Пороговые концентрации растворов аминокислот, вызывающих изменения двигательной активности, находятся на уровне 10^{-4} – 10^{-5} М (Døving et al., 1994; Kasumyan et al., 1998; Lindsay, Vogt, 2004). Считается, что подобное поведение приводит к задержке молоди, которая вскоре должна перейти на внешнее питание, в зоне запаха, создаваемого потенциальными пищевыми объектами. Адаптивный смысл подобного поведения заключается в повышении вероятности обнаружения добычи молодь в период перехода на экзогенное питание, являющимся критическим для многих морских рыб и от успешного прохождения которого в значительной мере зависит численность поколения (Døving et al., 1994; Kasumyan et al., 1998).

Специализированные реакции на обонятельные стимулы появляются в поведенческом арсенале только у ранних личинок рыб, т.е. вскоре после начала внешнего питания. Сроки возникновения и темпы развития обонятельной чувствительности к разным типам запахов, вызывающих специализированные реакции, различаются и находятся в тесном соответствии с образом жизни ранней молоди и уровнем развития других сенсорных систем. Так, молодь многих видов карповых рыб, находящаяся в самом начале личиночного периода, еще на этапе смешанного питания, реагирует на естественные химические сигналы опасности — феромон и кайромон тревоги (рис. 2). Примерно в таком же возрасте чувствительность к химическим сигналам опасности проявляют ранние личинки арктического гольца *Salvelinus fontinalis*: запах подкаменщика *Cottus cognatus*, истребляющего икру и молодь этих лососевых рыб, стимулирует выход ранних личинок из нерестового грунта (так называемых нерестовых бугров), где среди гальки и мелких камней проходит эмбриональное развитие икры и где вылупившаяся молодь проводит первое время (Mirza et al., 2001). Чувствительность к этим сигналам развивается медленно и достигает предельного уровня только у сформировавшихся мальков (сеголетки) или еще позже — у годовиков. Собственно защитная поведенческая реакция на естественные химические сигналы опасности формируется мед-

леннее, чем способность улавливать пороговые концентрации этих запахов (Пашенко, Касумян, 1983, 1986).

Специализированные реакции на другой тип запахов — пищевые химические сигналы, многие рыбы проявляют еще находясь в раннем личиночном возрасте (этапы смешанного и начала полного экзогенного питания). Поведенческие ответы ранних личинок на запах пищи или растворы аминокислот обычно слабо выражены и лишь некоторыми своими элементами напоминают реакции взрослых рыб. Такие ответы зарегистрированы у начинающих питаться личинок тюрбо, солей *Solea solea*, кумжи *Salmo trutta* (Mearns, 1986; Knutsen, 1992), у более старших по возрасту личинок мозамбикской тилапии *Oreochromis mossambicus* (Iwai, 1980) и атлантического лосося (Mearns, 1986). Выполненные сравнения показывают, что в онтогенезе многих рыб чувствительность к пищевым химическим сигналам возникает и созревает позже, чем к запахам, вызывающим оборонительные реакции. Так, ответы на пищевые обонятельные стимулы у карповых рыб-бентофагов (каrp *Cyprinus carpio*) обнаруживаются в середине личиночного периода, а у пелагических планктонофагов (данио рерио *Danio rerio*), для которых в этом возрасте ведущим каналом получения информации является зрение, — в конце личиночного периода (Касумян, Пономарев, 1990). Но осетровые рыбы, в пищевом поиске которых обонятельная рецепция играет исключительно важную роль (Павлов и др., 1970; Касумян, 1999), хорошо выраженную реакцию на пищевые запахи демонстрируют уже в самом начале личиночного периода, сразу же после перехода молоди на внешнее питание (сибирский осетр, русский осетр *Acipenser gueldenstaedtii*) (Касумян, Кажлаев 1993а; Касумян, Тауфик, 1993). Сравнимые группы рыб, карповые и осетровые, значительно отличаются по используемой стратегии пищевого поиска и имеют разное сенсорное оснащение, что отражается и на возрасте достижения дефинитивного уровня чувствительности к пищевым запахам. У осетровых это происходит уже к середине второго месяца жизни молоди, т.е. спустя 4–5 недель после вылупления. Менее стремительно чувствительность к пищевым запахам развивается у карповых рыб-бентофагов и еще медленнее у пелагических планктонофагов (рис. 3) (Касумян, Кажлаев 1993а; Касумян, Пономарев, 1990).

Наиболее длительное время требуется, по-видимому, для того, чтобы рыбы приобрели способность различать близкие сигналы. Как было установлено на примере горчака *Rhodeus sericeus amarus*, личинки рыб одинаково восприимчивы к феромонам тревоги разных видов и только в возрасте года видовой феромон для них становится более эффективным, а чувствительность к нему

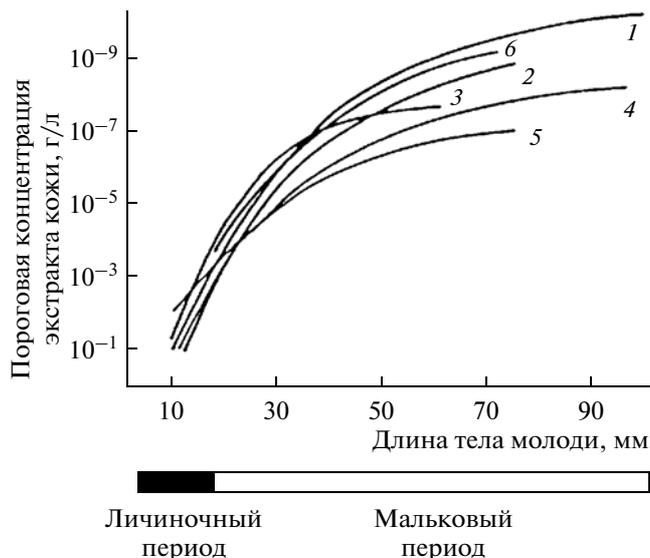


Рис. 2. Увеличение обонятельной чувствительности к феромону тревоги (водный экстракт кожи половозрелых конспецифичных особей) в онтогенезе карповых рыб: белого амура *Ctenopharyngodon idella* (1), горчака *Rhodeus sericeus amarus* (2), кутума *Rutilus frisii kutum* (3), жереха *Aspius aspius* (4), шемаи *Chalcalburnus chalcooides* (5) и толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (6).

заметно выше (рис. 4) (Касумян, Пономарев, 1986; Døving et al., 2005; Døving, Kasumyan, 2008).

Несмотря на то, что у личинок и мальков обонятельный рецепторный аппарат развит слабее, чем у взрослых особей, молодь некоторых рыб проявляет поразительно высокую чувствительность к некоторым запахам. Так, заходящие в реки во время катадромной миграции личинки европейского угря *Anguilla anguilla* в лабиринте с бинарным выбором проявляют достоверное предпочтение отсека, в который поступает раствор таурина 10^{-12} М, солей желчных кислот (деоксихолат, таурохенодеоксихолат) 10^{-14} М, ли-

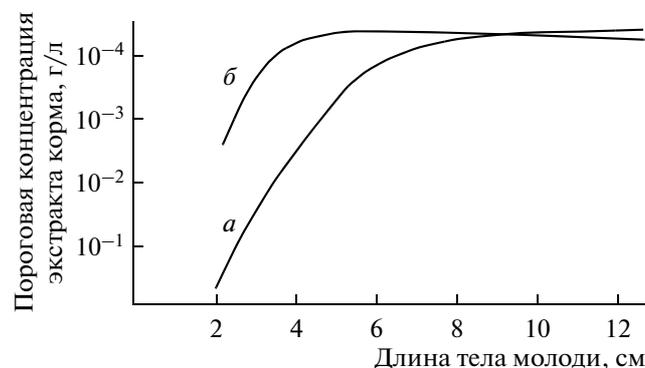


Рис. 3. Увеличение обонятельной чувствительности к пищевым химическим сигналам (водный экстракт личинок комаров Chironomidae) в онтогенезе карпа *Cyprinus carpio* (а) и сибирского осетра *Acipenser baerii* (б).

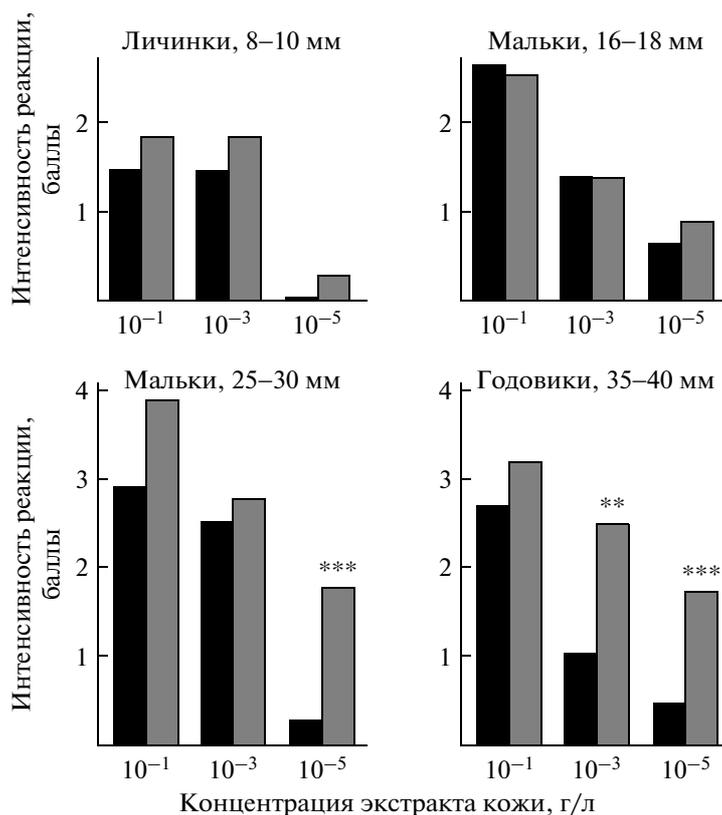


Рис. 4. Интенсивность оборонительной реакции горчака *Rhodeus sericeus amarus* разных возрастных групп на экстракт кожи конспецификов и шиповки *Cobitis sp.* *, **, *** – достоверность отличия от контроля соответственно $p < 0.05$, 0.01, 0.001.

бо таких веществ как геосмин, пиазины или тиазолы в концентрации 10^{-9} – 10^{-13} мг/л (Sola et al., 1993; Sola, Tosi, 1993; Sola, 1995).

В одной из немногих работ, выполненных с применением электрофизиологической методики, у эмбрионов радужной форели обнаружены ответы (электроольфактограмма) на растворы некоторых аминокислот, причем пороговые концентрации последовательно снижаются с 10^{-5} до 10^{-9} М в возрастном диапазоне от 18 до 29 суток после начала развития (температура инкубации 11°C). Повышение чувствительности происходит одновременно с увеличением плотности жгутиковых рецепторных клеток в обонятельном эпителии, длины жгутиков этих клеток и появлением рецепторных клеток микровиллярного типа (Zielinski, Nara, 1988).

Вкусовая система

У большинства рыб морфологически зрелые вкусовые почки появляются незадолго до перехода молоди к экзогенному типу питания, обычно через несколько суток после вылупления. Исключение составляют такие рыбы как неритические полурылы *Hemirhamphus sajori*, у которых вкусовые почки имеются уже у эмбрионов перед их выходом из-под оболочки, что связывают со способ-

ностью только что вылупившейся молоди полурылов активно питаться и необходимостью сенсорной оценки пищевых объектов (Kawamuga et al., 1990). У осетровых рыб первыми появляются наружные вкусовые почки на поверхности усов и губ, и лишь затем, с некоторым запаздыванием, вкусовые почки обнаруживают в ротовой полости (Девичина, Кажлаев, 1992; Bognione et al., 1999). У других рыб такая гетерохрония может не наблюдаться или иметь противоположную направленность (Døving, Kasumyan, 2008).

Практически все сведения, касающиеся функционального развития вкусовой системы у рыб, получены с помощью методов поведенческого тестирования. Эти методы позволяют установить не только способность молоди ощущать присутствие в пищевых объектах (искусственные кормовые гранулы с контролируемым химическим составом) тех или иных веществ, но и определить отношение молоди к вкусу этих веществ. Установлено, что в самом начале экзогенного питания (этап смешанного питания) молодь рыб способна реагировать лишь на ограниченное число вкусовых веществ из числа тех, которые являются эффективными для рыб старших возрастных групп. Функциональное развитие разных компонентов вкусовой системы происходит гетерохронно: на-

ружная вкусовая рецепция по сравнению с внутриротовой возникает раньше и формируется более быстрыми темпами, имеет более высокую чувствительность и обеспечивает восприятие более широкого круга стимулов. Эти выводы получены в результате работ, выполненных на осетровых рыбах, молодь которых является удобным модельным объектом для таких исследований. Так, у личинок и мальков русского осетра возрастом 12–15 и 30–35 дней после вылупления (длина 21–25 и 60–70 мм) эффективными для наружных вкусовых рецепторов являются 11 и 16 аминокислот, а для внутриротовых рецепторов – 1 и 6 аминокислот. При этом между вкусовыми аминокислотными спектрами наружной и внутриротовой рецепции у мальков наблюдается высоко достоверная связь, характерная и для взрослых особей, тогда как у личинок такая связь не проявляется (рис. 5) (Касумян и др., 1992). Для ранних личинок сибирского осетра лимонная кислота является индифферентным вкусовым стимулом, тогда как для мальков обладает сильным детеррентным (отталкивающим) вкусом (Касумян, Кажлаев, 1993б).

Расширение вкусовых спектров с возрастом характерно и для других рыб. Например, североамериканский озерный голец *Salvelinus namaycush*, обладающий, как и остальные лососевые рыбы, только внутриротовыми вкусовыми почками, в возрасте 4 месяца (длина около 3 см) проявляет вкусовое предпочтение только к одной аминокислоте из 21 (L-цистеин), тогда как для годовиков (длина 7–8 см) вкусовой привлекательностью кроме L-цистеина обладают L-глутаминовая и L-аспарагиновые кислоты и L-фенилаланин, а еще 3 аминокислоты (L-аргинин, L-лизин и глицин) вызывают детеррентные ответы (Касумян, Сидоров, 2001).

По мере роста и развития рыб происходит не только расширение вкусовых спектров, но и усиление вкусовой эффективности веществ (Hughes, 1991, 1993; Касумян, Сидоров, 2005), а также сокращение времени, затрачиваемого молодью на распознавание вкусовых свойств пищевых объектов и на проявление адекватного вкусового поведенческого ответа. Это выражается в снижении числа повторных схватываний пищевых объектов в ходе их вкусового тестирования и в уменьшении длительности удержания объектов до заглатывания или окончательного отказа от потребления. Так, схваченные агар-агаровые гранулы, содержащие L-цистеин, потребляются личинками (возраст 4 мес, длина около 3 см) и мальками (возраст 11–12 мес, длина 7–9 см) озерного гольца в 100% случаев, но мальки затрачивают на это времени в 4 раза меньше, чем личинки. Значительное сокращение времени, требуемого для определения вкусовых свойств гранул и реализации принятого решения происходит в онтогенезе и у

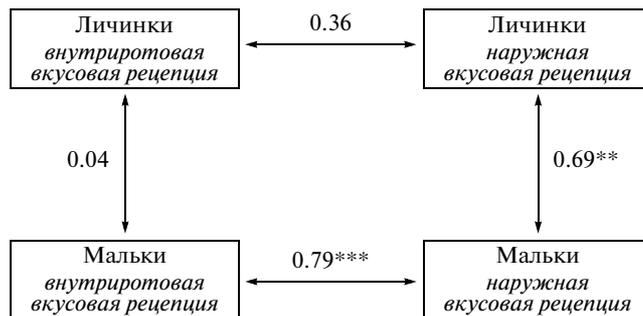


Рис. 5. Коэффициент корреляции Спирмена между вкусовыми аминокислотными спектрами, опосредуемыми внутриротовой и наружной вкусовой рецепцией у личинок (длина тела 21–25 мм) и мальков (длина тела 60–70 мм) русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*. **, *** – уровень значимости соответственно <0.01 и <0.001.

других рыб (рис. 6) (Касумян, Сидоров, 2001, 2005).

Общее химическое чувство

Общее химическое чувство остается крайне слабо изученным у рыб несмотря на почти 100 лет, прошедших с того времени, когда было предложено считать эту форму химической чувствительности самостоятельной сенсорной системой (Parker, 1912). Рецепторными образованиями общего химического чувства являются многочисленные свободные нервные окончания тройничного (V), лицевого (VII) и спинальных нервов, которые вплотную подходят к внешней поверхности тела рыб, но не выходят на его поверхность. К этой системе относят также вторичночувствующие одиночные хемосенсорные клетки, эктодермальные по своему происхождению. В отличие от других позвоночных, общее химическое чувство у рыб может обеспечивать восприятие более широкого круга химических сигналов. Установлено, в частности, что благодаря этому чувству рыбы могут реагировать на пищевые запахи (экстракты кормовых организмов, свободные аминокислоты) и проявлять к ним высокую чувствительность (Silver, Finger, 1984). Обнаружена также способность рыб с помощью специализированной системы одиночных хемосенсорных клеток улавливать химические сигналы, регулирующие внутри- и межвидовые отношения (Kotrschal, 1995; Kotrschal et al., 1996).

Относительно формирования общего химического чувства в онтогенезе рыб известно лишь то, что первые одиночные хемосенсорные клетки появляются у эмбрионов непосредственно перед вылуплением, примерно в то же время, когда возникают первые вкусовые почки. У данио рерио средняя плотность клеток в первые дни после вылупления составляет несколько сотен на 1 мм², но

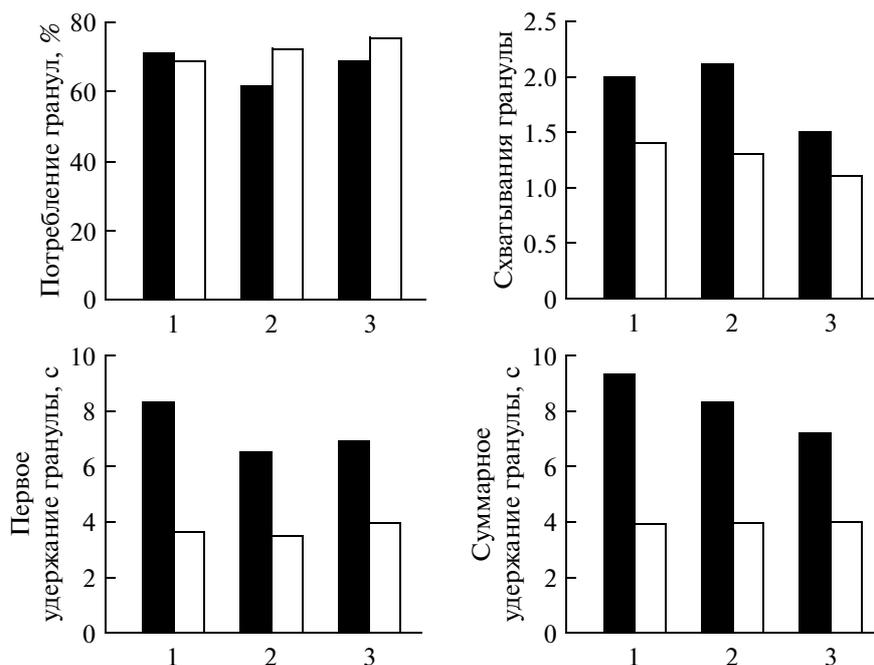


Рис. 6. Вкусовая привлекательность и особенности поведения тестирования молодью хариуса *Thymallus thymallus* возрастом 2–3 месяца (длина тела 5–6 см) (темные столбики) и возрастом 5–6 месяцев (длина тела 8–10 см) (светлые столбики) агар-агаровых гранул с глутаровой кислотой 0.1 М (1), α -кето-глутаровой кислотой 0.1 М (2) и лимонной кислотой 0.1 М (3).

через 25 дней возрастает до 4000 на 1 мм². Плотность клеток на голове молоди растет быстрее, чем на туловище. К половозрелому состоянию, наступающему у данио рерио в возрасте около 6 месяцев, общее число одиночных хемосенсорных клеток на теле данио рерио превышает 1 300 000 штук. Клетки равномерно распределены по всей поверхности тела и образуют так называемую генерализованную систему одиночных хемосенсорных клеток (Kotrschal et al., 1997). Предназначение и функциональные характеристики этой системы неизвестны. Предполагается, что она может нести функциональную нагрузку, начиная с раннего личиночного возраста рыб, когда на голове и туловище молоди появляется большое число сформированных одиночных хемосенсорных клеток, несущих на своей внешней поверхности один или несколько сенсорных микровиллярных отростков (Kotrschal et al., 1997).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящий обзор показывает, что благодаря исследованиям, проведенным в последние годы, знания о хемосенсорных возможностях ранней молоди рыб стали существенно глубже и полнее. Наибольший прогресс достигнут в отношении вкусовой системы, исследования которой в онтогенетическом аспекте, за исключением морфологических, ранее не проводились. На этом фоне выделяется общее химическое чувство, функцио-

нальные характеристики которого не изучены не только у молоди, но и у взрослых рыб. Сравнение хемосенсорных систем показывает очевидное опережение темпов развития обонятельной системы, причем и функционального и структурного. Невьясненной остается функциональная нагрузка, которую могут нести в раннем возрасте, еще задолго до выхода эмбрионов из оболочки, обонятельные рецепторные клетки, первичночувствующие по своему происхождению. Рецепторные образования вкусовой системы и общего химического чувства, представляющие собой преобразованные неспециализированные эпидермальные клетки (клетки вкусовой почки и одиночные хемосенсорные клетки), возникают позже, также как и их функция.

Общим свойством для обоняния, вкуса, общего химического чувства и других сенсорных систем является постоянное увеличение числа рецепторных клеток, происходящее на фоне линейного роста рыб на протяжении практически всего онтогенеза. Функциональное развитие хемосенсорных систем, по крайней мере, усиление чувствительности — одной из их важнейших функциональных характеристик, судя по имеющимся данным, имеет иную динамику: быстро повышаясь в личиночном и раннем мальковом возрасте, рост чувствительности постепенно замедляется и затем полностью прекращается после достижения определенного уровня. Предполагается, что продолжающееся наращивание общего пула ре-

цепторных клеток после достижения хемосенсорными системами предельной чувствительности связано с поддержанием структурной избыточности, необходимой для обеспечения надежности функционирования систем – важного канала получения животными разносторонней информации о событиях и изменениях, происходящих в окружающей их среде (Пащенко, Касумян, 1984; Kasumyan, 2002).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 10-04-00349) и Программы “Ведущие научные школы” № НШ-3231.2010.4 и ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы” (Госконтракт № 02.740.11.0280).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Девущина Г.В., Кажлаев А.А. Развитие хемосенсорных органов у сибирского осетра *Acipenser baerii* и севрюги *A. stellatus* // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. № 5. С. 167–176.
- Детлаф Т.А., Гинзбург А.С., Шмальгаузен О.И. Развитие осетровых рыб. М.: Наука, 1981. 224 с.
- Касумян А.О., Кажлаев А.А. Формирование поисковой поведенческой реакции и обонятельной чувствительности к пищевым химическим сигналам в онтогенезе осетровых рыб // Вопр. ихтиологии. 1993а. Т. 33. № 2. С. 310–320.
- Касумян А.О., Кажлаев А.А. Поведенческие ответы ранней молоди сибирского осетра *Acipenser baeri* и севрюги *A. stellatus* (Acipenseridae) на вещества, вызывающие основные типы вкусовых ощущений // Вопр. ихтиологии. 1993б. Т. 33. № 3. С. 427–436.
- Касумян А.О., Пономарев В.Ю. О специфичности феромона тревоги рыб отряда карпообразных // Химическая коммуникация животных. Теория и практика. М.: Наука, 1986. С. 202–207.
- Касумян А.О., Пономарев В.Ю. Формирование пищевой поисковой реакции на естественные химические сигналы в онтогенезе карповых рыб // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30. Вып. 3. С. 447–456.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. Вкусовая чувствительность молоди озёрного голяка *Salvelinus namaycush* (Salmonidae) // Вопр. рыболовства. 2001. Приложение 1. С. 121–125.
- Касумян А.О., Сидоров С.С. Вкусовые предпочтения кумжи *Salmo trutta* трех географически изолированных популяций // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. № 1. С. 117–130.
- Касумян А.О., Сидоров С.С., Пащенко Н.И. и др. Экстраоральная и интраоральная вкусовая чувствительность молоди русского осетра *Acipenser gueldenstaedti* к аминокислотам // ДАН СССР. 1992. Т. 322. № 1. С. 193–195.
- Касумян А.О., Тауфик Л.Р. Поведенческая реакция молоди осетровых рыб (Acipenseridae) на аминокислоты // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33. Вып. 5. С. 691–700.
- Павлов Д.С., Сбикин Ю.Н., Попова И.К. Роль органов чувств при питании молоди осетровых рыб // Зоол. журн. 1970. Т. 49. № 6. С. 872–880.
- Пащенко Н.И. Морфо-функциональные особенности развития органа обоняния карповых рыб. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский гос. ун-т, 1986. 25 с.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. Некоторые морфофункциональные особенности развития органа обоняния в онтогенезе голяка // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 3. С. 367–377.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. Дегенеративные и восстановительные процессы в обонятельной выстилке белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.) (Cyprinidae) после действия на нее детергента тритон-Х-100 // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24. Вып. 1. С. 128–137.
- Пащенко Н.И., Касумян А.О. Морфо-функциональные особенности развития органа обоняния карповых рыб (Cypriniformes, Cyprinidae). I. Развитие морфологии и функции органа обоняния в онтогенезе белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.) // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26. Вып. 2. С. 303–317.
- Boglione C., Bronzi P., Cataldi E. et al. Aspects of early development in the Adriatic sturgeon *Acipenser naccarii* // J. Appl. Ichthyol. 1999. V. 15. P. 207–213.
- Døving K.B., Hamdani E.-H., Höglund E. et al. A review on the chemical and physiological basis of alarm reactions in cyprinids // Fish chemosenses. K. Reutter and B.G. Kapoor (eds.). Enfield: Science Publishers, Inc., 2005. P. 133–163.
- Døving K.B., Kasumyan A. Chemoreception // Fish Larval Physiology. R.N. Finn, B.G. Kapoor (eds.). Enfield: Science Publishers, 2008. P. 331–394.
- Døving K.B., Mørstøl M., Andersen J.R. et al. Experimental evidence of chemokinesis in newly hatched cod larvae (*Gadus morhua* L.) // Mar. Biol. 1994. V. 120. P. 351–358.
- Evans R.E., Zielinski B., Hara T.J. Development and regeneration of the olfactory organ in rainbow trout // Chemoreception in fishes. Hara T.J. (ed.). Amsterdam: Elsevier, 1982. P. 15–37.
- Finger T.E., Morita Y. Two gustatory systems: facial and vagal gustatory nuclei have different brainstem connections // Science. 1985. V. 227. P. 776–778.
- Hansen A., Zeiske E. Development of the olfactory organ in the zebrafish, *Brachydanio rerio* // J. Comp. Neurol. 1993. V. 333. P. 289–300.
- Hughes S.G. Response of first-feeding spring chinook salmon to four potential chemical modifiers of feed intake // Progressive Fish-Culturist. 1991. V. 53. P. 15–17.
- Hughes S.G. Single-feeding response of chinook salmon fry to potential feed intake modifiers // Progressive Fish-Culturist. 1993. V. 55. P. 40–42.
- Iwai T. Sensory anatomy and feeding of fish larvae // Fish behaviour and its use in the capture and culture of fishes. J.E. Bardach, J.J. Magnuson, R.C. May, J.M. Reinhart (eds.). Manila. 1980. P. 124–145.
- Kanwal J.S., Finger T.E. Central representation and projections of gustatory systems // Fish Chemoreception. T.J. Hara (ed.). London: Chapman and Hall, 1992. P. 79–102.
- Kasumyan A.O. Olfaction and taste senses in sturgeon behaviour // J. Appl. Ichthyol. 1999. V. 15. P. 228–232.

- Kasumyan A.O.* Sturgeon food searching behaviour evoked by chemical stimuli: a reliable sensory mechanism // *J. Appl. Ichthyol.* 2002. V. 18. P. 685–690.
- Kasumyan A.O., Ryg M., Døving K.B.* Effect of amino acids on the swimming activity of newly hatched turbot larvae (*Scophthalmus maximus*) // *Mar. Biol.* 1998. V. 131. P. 189–194.
- Kawamura G., Takimoto M., Sobajima N.* Larval growth and age- and size-related variation in development of sense organs in the halfbeak, *Hemiraphus sajori* // *Proceedings of Second Asian fisheries Forum.* R. Hirano, I. Hanyu (eds.). Manila: Asian Fisheries Society. 1990. P. 407–410.
- Knutsen J.A.* Feeding behaviour of North Sea turbot (*Scophthalmus maximus*) and dover sole (*Solea solea*) larvae elicited by chemical stimuli // *Mar. Biol.* 1992. V. 113. P. 543–548.
- Kotrschal K.* Ecomorphology of solitary chemosensory cell systems in fish: A review // *Environm. Biol. Fish.* 1995. V. 44. P. 143–155.
- Kotrschal K., Krautgartner W.D., Hansen A.* Ontogeny of the solitary chemosensory cells in the zebrafish, *Danio rerio* // *Chem. Senses.* 1997. V. 22. P. 111–118.
- Kotrschal K., Peters R.C., Døving K.B.* Chemosensory and tactile nerve responses from the anterior dorsal fin of a rockling, *Gaidropsarus vulgaris* (Gadidae, Teleostei) // *Prim. Sensory Neuron.* 1996. V. 1. № 4. P. 297–309.
- Lindsay S.M., Vogt R.G.* Behavioral responses of newly hatched zebrafish (*Danio rerio*) to amino acid chemo-stimulants // *Chem. Senses.* 2004. V. 29. P. 93–100.
- Mearns K.J.* Sensitivity of brown trout (*Salmo trutta* L.) and Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry to amino acids at the start of exogenous feeding // *Aquaculture.* 1986. V. 55. P. 191–200
- Mirza R.S., Chivers D.P., Godin J.-G.* Brook charr alevins alter timing of nest emergence in response to chemical cues from fish predators // *J. Chem. Ecol.* 2001. V. 27. № 9. P. 1775–1785.
- Parker G.H.* The relations of smell, taste, and the common chemical sense in vertebrates // *J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia.* 1912. V. 18. P. 221–234.
- Sola C.* Chemoattraction of upstream migrating glass eels *Anguilla anguilla* to earthy and green odorants // *Environm. Biol. Fish.* 1995. V. 43. P. 179–185.
- Sola C., Spampinato A., Tosi L.* Behavioural responses of glass eels (*Anguilla anguilla*) towards amino acids // *J. Fish Biol.* 1993. V. 42. P. 683–691.
- Sola C., Tosi L.* Bile salts and taurine as chemical stimuli for glass eels *Anguilla anguilla*: a behavioural study // *Environm. Biol. Fish.* 1993. V. 37. P. 197–204.
- Sorensen P.W., Caprio J.* Chemoreception // *The physiology of fishes.* D.H. Evans (ed.). Boca Raton: CRC Press. 1998. P. 375–405.
- Werner R.G., Lannoo M.J.* Development of the olfactory system of the white sucker, *Catostomus commersoni*, in relation to imprinting and homing: a comparison to the salmonid model // *Environm. Biol. Fish.* 1994. V. 40. P. 125–140.
- Whitear M.* Solitary chemosensory cells // *Fish Chemoreception.* T.J. Hara (ed.). London: Chapman and Hall. 1992. P. 103–125.
- Whitlock K.E., Westerfield M.* A transient population of neurons pioneers the olfactory pathway in the zebrafish // *J. Neurosci.* 1998. V. 18. P. 8919–8927.
- Wilson S.W., Ross L.S., Parret T. et al.* The development of a simple scaffold of axons tracts in the brain of the embryonic zebrafish *Brachydanio rerio* // *Development.* 1990. V. 108. P. 121–145.
- Zeiske E., Kasumyan A., Bartsch P. et al.* Early development of the olfactory organ in sturgeons of the genus *Acipenser*, a comparative and electron microscopic study // *Morphol. Embryol.* 2003. V. 206. № 5. P. 357–372.
- Zielinski B., Hara T.J.* Morphological and physiological development of olfactory receptor cells in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) embryos // *J. Comp. Neurol.* 1988. V. 271. P. 300–311.

Functional Development of Chemosensory Systems in the Ontogeny of Fish

A. O. Kasumyan

Biological Faculty, Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

e-mail: alex_kasumyan@mail.ru

Abstract—Regularities of the functional development of chemosensory systems in the ontogeny of fish has been studied, i.e., the olfactory system, the taste system, and the common chemical sense. The olfactory system begins to function and provides response of juveniles to chemical signals before the taste system. Embryos that have hatched from coating but that do not yet feed exhibit nonspecialized motor responses to olfactory stimuli already. Immediately after the transition to exogenous nutrition, olfactory sensitivity to signals which elicit defensive and feeding behavioral responses begins to form and the ability to differentiate between similar odors develops. The reception of a limited number of taste stimuli occurs in the larvae during the transition to exogenous nutrition. With age, the spectrum of effective taste substances expands and the time spent on the definition of palatability by juvenile fishes reduces. Functional development of individual components of the taste system arises heterochronously, i.e., the outer (extraoral) form of taste reception arises earlier and more rapidly, and the buccal (intraoral) form of taste reception arises slower. No information is available about the functional development of the common chemical sense in the ontogeny of fish. It is assumed that the function of the chemosensory system arises in fish in early larval instar.

Keywords: chemoreception, olfaction, taste, common chemical sense, chemical signals, chemocommunication, fish