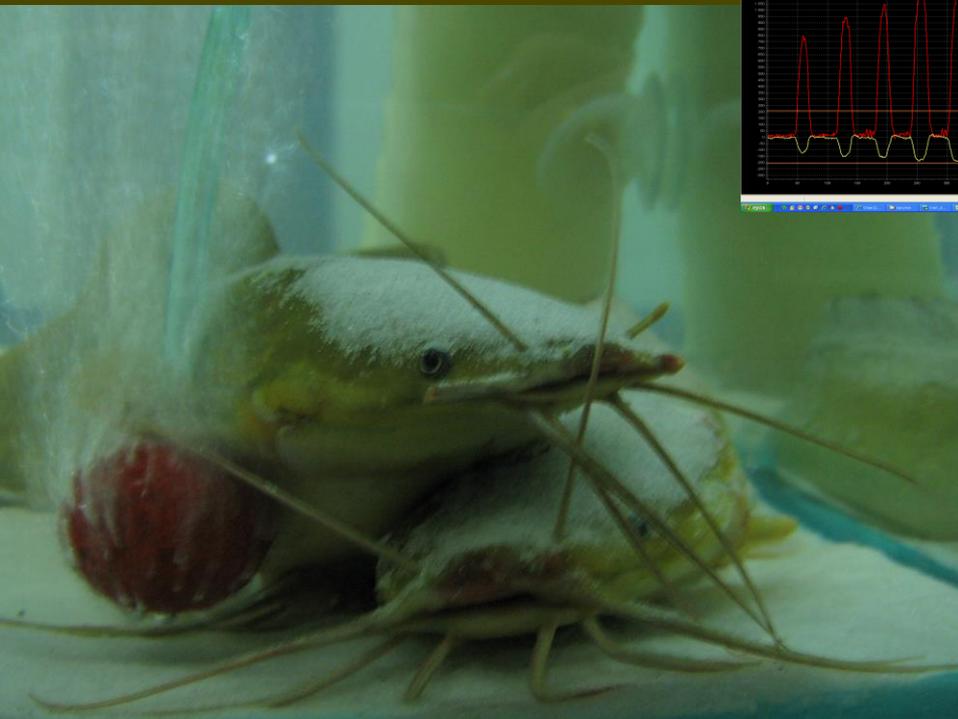
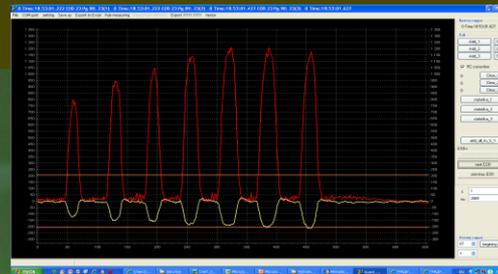
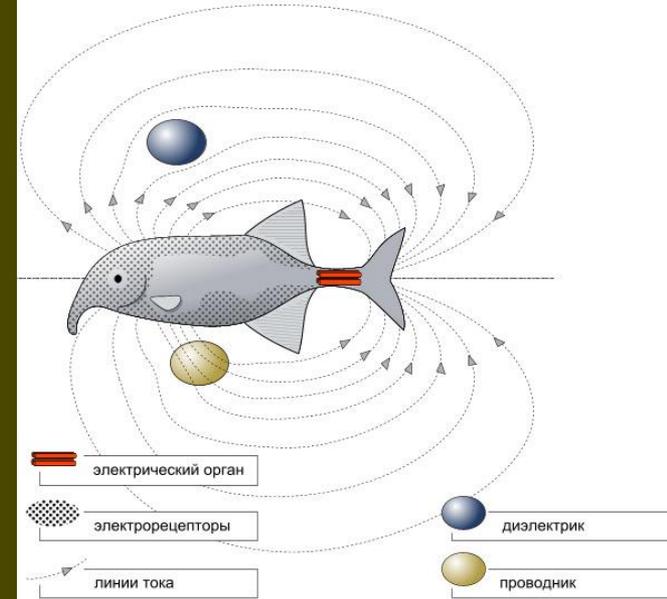


Школа по рыбному хозяйству 24 апреля 2015

Про электрических рыб
и их моделирование

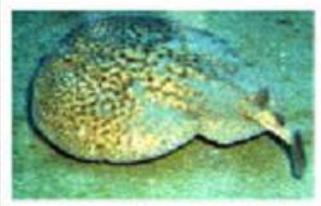


Ольшанский
Владимир
Менделевич
ИПЭЭ РАН
vmolsh@yandex.ru

Секция 5: Редкое, необычное и малоизученное в морях и океанах

Электрические рыбы

Сильноэлектрические



Электрический скат
(Torpediniformes)
до 50 Ампер
Атлантика



Электрический угорь
(Electrophoridae)
600 Вольт
Южная Америка



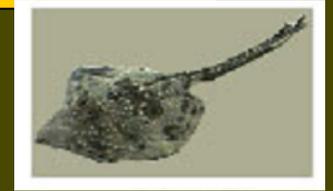
Электрический сом
(Malapteruridae)
более 300 Вольт
Африка



Южный звездочет
(Astroscopus)
5 Вольт. 1 Ампер
океаны

Слабоэлектрические

Обыкновенные скаты
(Rajiformes)
все океаны



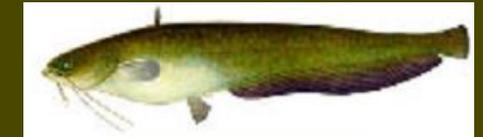
Гимнотобразные
(Gymnotiformes)
Южная Америка



Клюворылообразные
(Mormyriiformes)
Африка



Сомообразные
(Siluriformes)
Азия, Африка



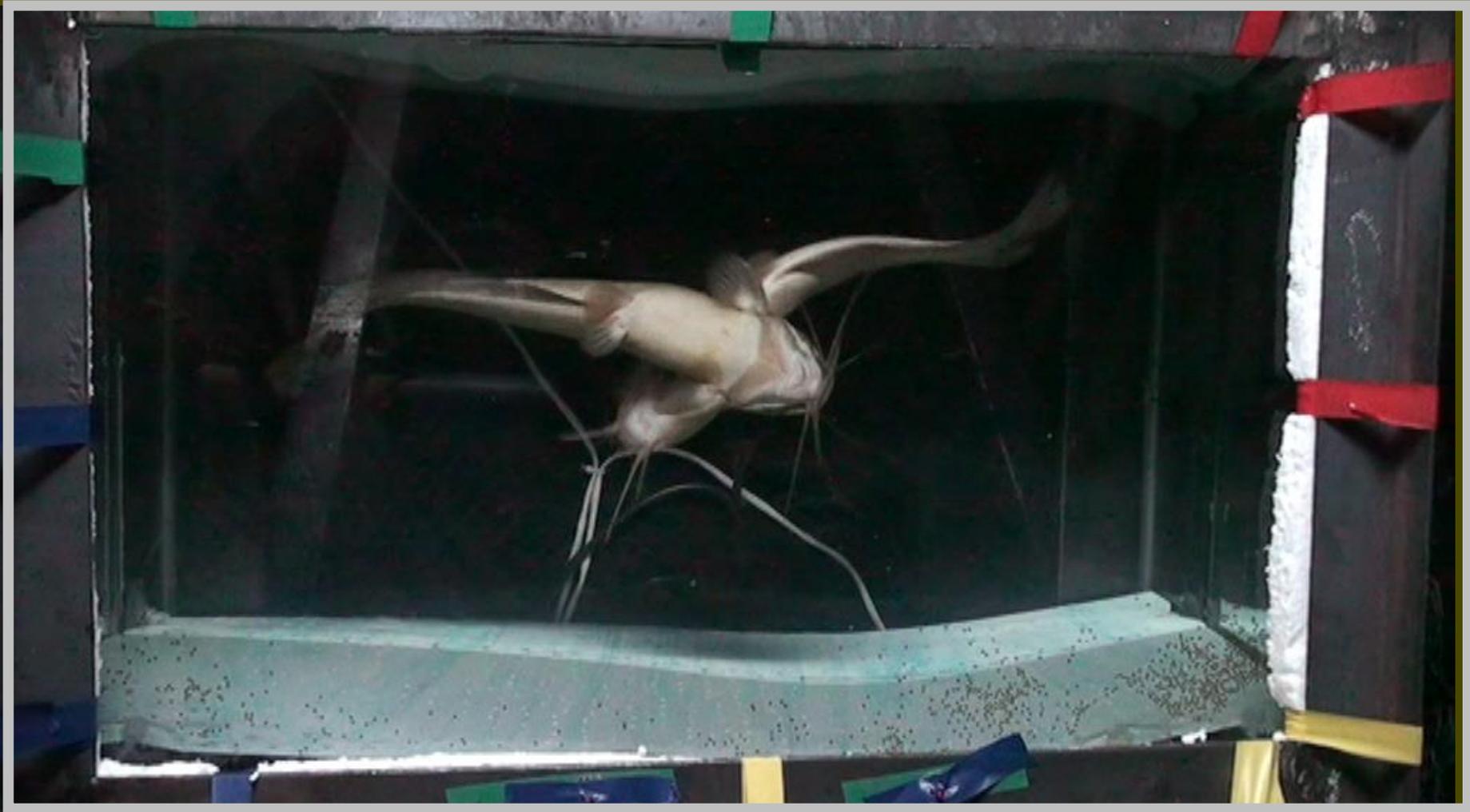
Морская корова
(*Uranoscopus scaber*)
Черное море



Азиатский сом
Clarias macrocephalus



-15.0 Одно из самых экзотических явлений, которые нам удалось обнаружить – генерация особых серий электрических разрядов как обязательная часть ритуала спаривания у клариевых сомов.

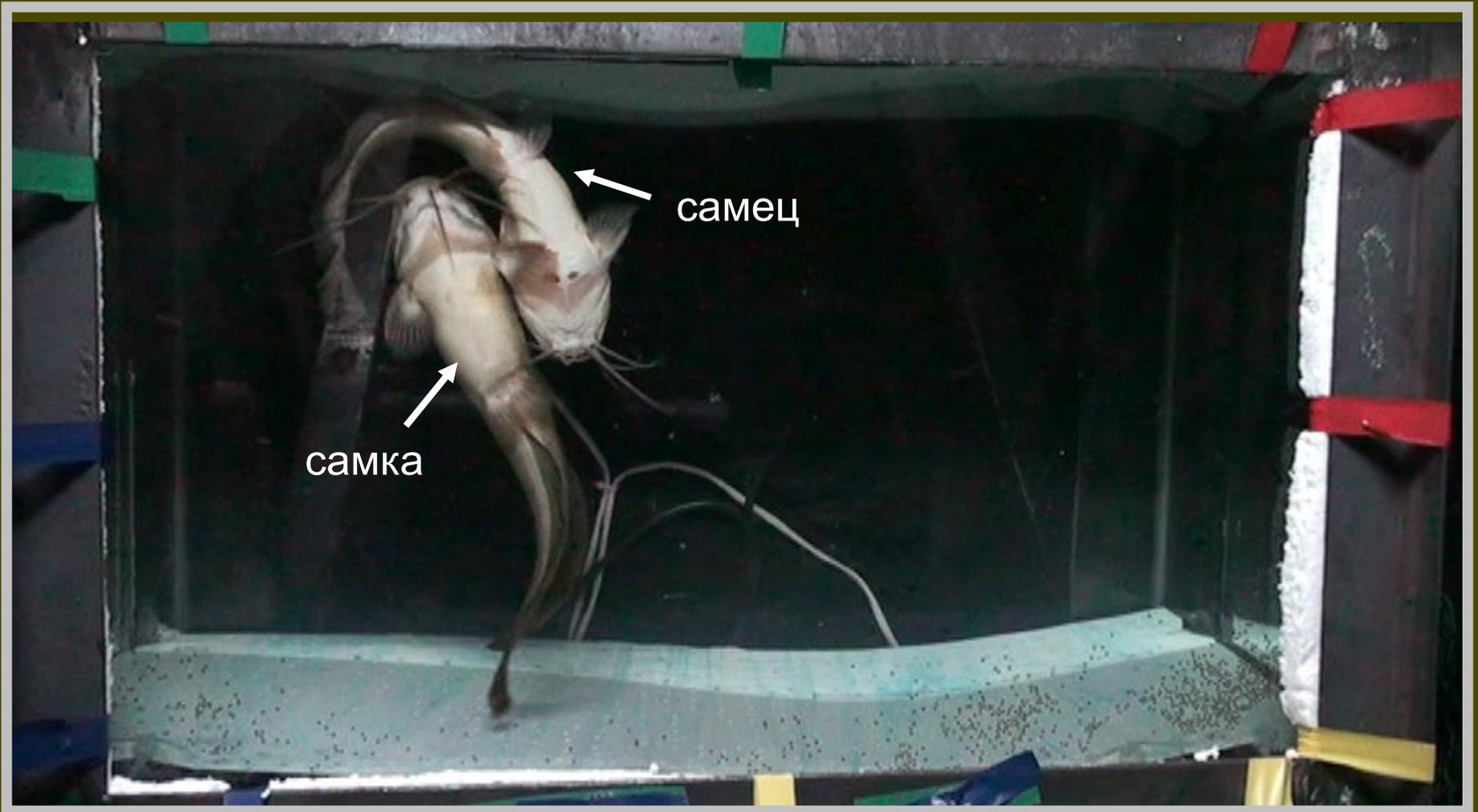


Съемка снизу через прозрачное дно аквариума

-12.0

За 12 секунд до начала генерации серии электрических разрядов.
Самец изгибается дугой. Самка движется к центру этой дуги.

До начала спариваний самец демонстрировал самке аналогичную позу.



-10.0

За 10 секунд до начала генерации серии электрических разрядов. Самец изогнут дугой. Самка уткнулась ростром ему в живот.



Съёмка сверху.



-9.0

За 9 секунд до начала генерации серии электрических разрядов.
Самец изогнут дугой. Самка уткнулась ростром ему в живот.



-8.0

За 8 секунд до начала генерации серии электрических разрядов.
Рыбы замерли. Обратите внимание на усы самки.



-7.0

За 7 секунд до начала генерации серии электрических разрядов.
Рыбы замерли. Обратите внимание на усы самки.



-6.0

За 6 секунд до начала генерации серии электрических разрядов.
Рыбы замерли. Обратите внимание на усы самки.



-5.0

За 5 секунд до начала генерации серии электрических разрядов.
Рыбы замерли. Обратите внимание на усы самки.



-4.4

За 4.4 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.
В это время происходит событие, о котором я скажу позже.



-4.0

За 4 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.
Рыбы сохраняют неподвижность. Усы самки меняют направление.



-3.6

За 3.6 секунды до начала генерации серии электрических разрядов. Рыбы сохраняют неподвижность. Усы самки меняют направление.



-3.2

За 3.2 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.
Рыбы сохраняют неподвижность. Усы самки меняют направление.



-2.8

За 2.8 секунды до начала генерации серии электрических разрядов. Рыбы сохраняют неподвижность. Усы самки меняют направление.



-2.4

За 2.4 секунды до начала генерации серии электрических разрядов. Рыбы сохраняют неподвижность. Усы самки меняют направление.



-2.0

За 2 секунды до начала генерации серии электрических разрядов. Рыбы сохраняют неподвижность. Усы самки меняют направление.



-1.8

За 1.8 секунды до начала генерации серии электрических разрядов. Рыбы сохраняют неподвижность. Усы самки меняют направление.



-1.6

За 1.6 секунды до начала генерации серии электрических разрядов. Самка начала поворачивать переднюю часть тела от головы самца.



-1.4

За 1.4 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.
Самка поворачивает переднюю часть тела от головы самца.



-1.2

За 1.2 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.
Самка поворачивает переднюю часть тела от головы самца.



-1.0

За 1 секунду до начала генерации серии электрических разрядов.
Голова самки смещается относительно брюха самца.



Съёмка сверху.



-0.80

За 0.8 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.
Голова самки смещается относительно брюха самца.
Усы самки направлены в стороны



-0.76

За 0.76 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.
Голова самки смещается относительно брюха самца.
Усы самки направлены в стороны



-0.72

За 0.72 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.

Голова самки смещается относительно брюха самца.

Усы самки направлены в стороны. Самец прижимается к брюху самки



-0.68

За 0.68 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.

Голова самки смещается относительно брюха самца.

Усы самки направлены в стороны. Самец прижимается к брюху самки



-0.64

За 0.64 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.
Голова самки смещается относительно брюха самца.
Усы самки направлены в стороны. Самец прижимается к брюху самки



-0.60

За 0.6 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.

Голова самки смещается относительно брюха самца.

Усы самки направлены в стороны. Самец прижимается к брюху самки



-0.56

За 0.56 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.

Голова самки смещается относительно брюха самца.

Усы самки направлены в стороны. Самец прижимается к брюху самки



-0.52

За 0.52 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.
Голова самки смещается относительно брюха самца.
Усы самки направлены в стороны. Самец прижимается к брюху самки



-0.48

За 0.48 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.
Голова самки смещается относительно брюха самца.
Усы самки направлены в стороны. Самец прижимается к брюху самки



-0.44

За 0.44 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.
Голова самки смещается относительно брюха самца.
Усы самки направлены в стороны. Самец прижимается к брюху самки



-0.40

За 0.4 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.

Голова самки смещается относительно брюха самца.

Усы самки направлены в стороны. Самец прижимается к брюху самки



-0.36

За 0.36 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.
Голова самки смещается относительно брюха самца.
Усы самки движутся вперед. Самец прижимается к брюху самки



-0.32

За 0.32 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.

Голова самки смещается относительно брюха самца.

Усы самки движутся вперед. Самец прижимается к брюху самки



-0.28

За 0.28 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.

Голова самки смещается относительно брюха самца.

Усы самки движутся вперед. Самец прижимается к брюху самки.

Брюшные плавники раздвигаются.



-0.24

За 0.24 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.

Голова самки смещается относительно брюха самца.

Усы самки движутся вперед. Самец прижимается к брюху самки.

Брюшные плавники раздвигаются.



-0.20

За 0.2 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.
Голова самки смещается относительно брюха самца.
Усы самки движутся вперед. Самец прижимается к брюху самки.
Брюшные плавники раздвигаются.



-0.16

За 0.16 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.

Голова самки смещается относительно брюха самца.

Усы самки движутся вперед. Самец прижимается к брюху самки.

Брюшные плавники раздвигаются.



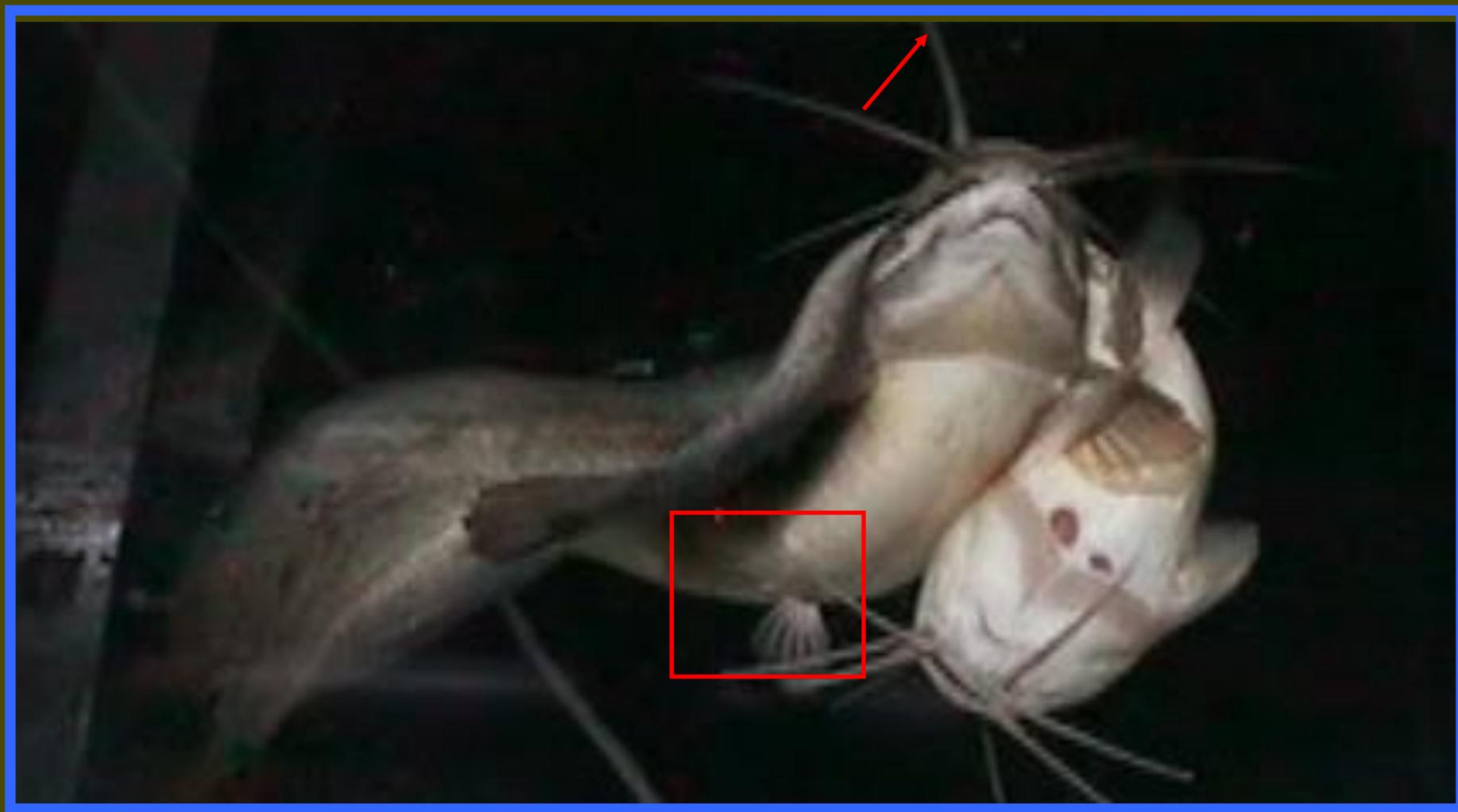
-0.12

За 0.12 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.

Голова самки смещается относительно брюха самца.

Усы самки движутся вперед. Самец прижимается к брюху самки.

Брюшные плавники раздвигаются.



-0.08

За 0.08 секунды до начала генерации серии электрических разрядов.
Голова самки смещается относительно брюха самца.
Усы самки движутся вперед. Самец прижимается к брюху самки.
Брюшные плавники раздвигаются.



-0.04

За 1 кадр до начала генерации серии электрических разрядов.
Голова самки смещается относительно брюха самца.
Усы самки движутся вперед. Самец прижимается к брюху самки.
Брюшные плавники раздвинулись.

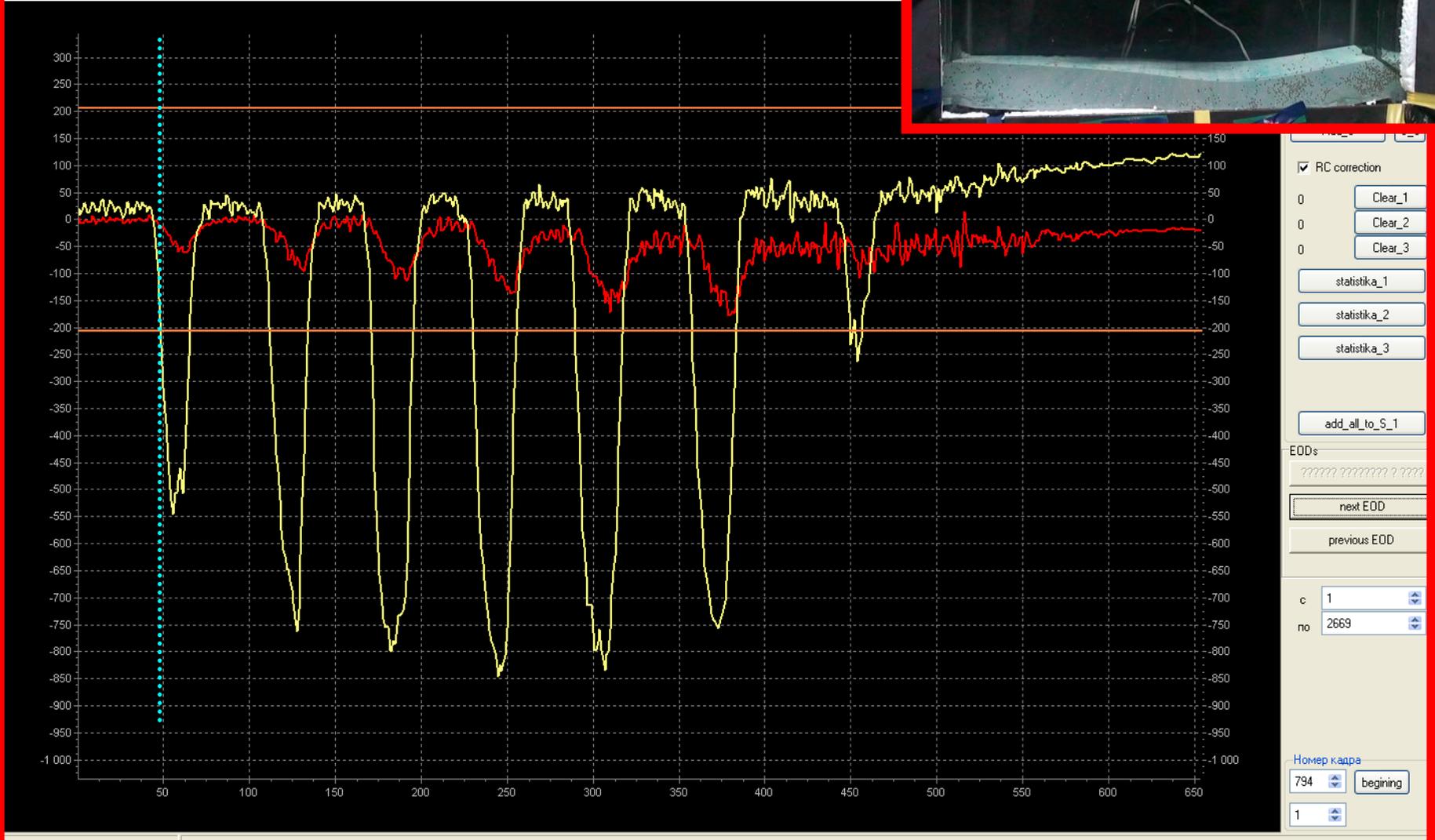


Начало разряда



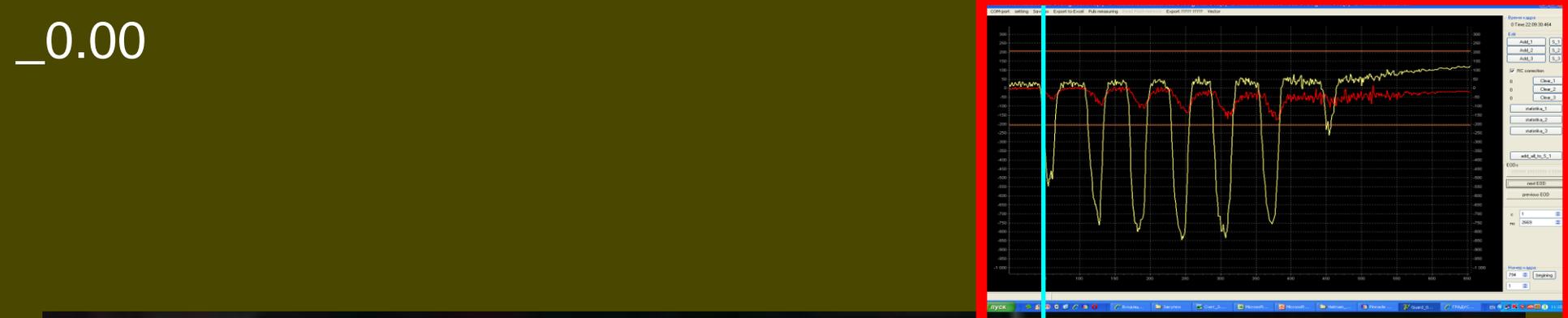
0 Time:22:09:30.058 EOD 216 Pg 795: 216(1) 0 Time:22:09:30.058 EOD 216 Pg 796: 216(2) 0 Time:22:09:30.264 EOD 216 Pg 797: 216(3)

File COM-port setting Save as Export to Excel Puls measuring Read Flash-memory Export ????? ????? Vector



Съёмка сверху.







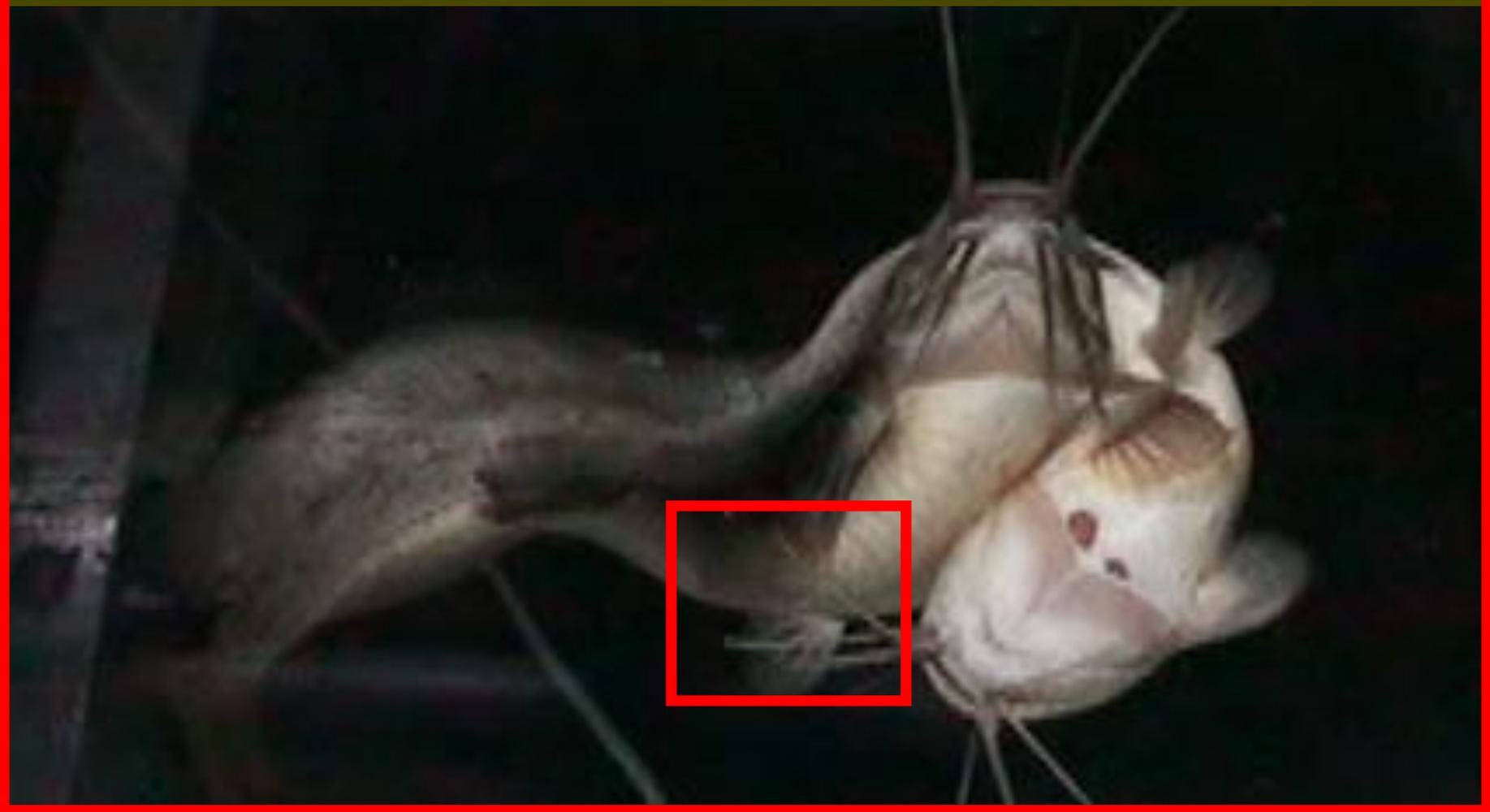
_0.08





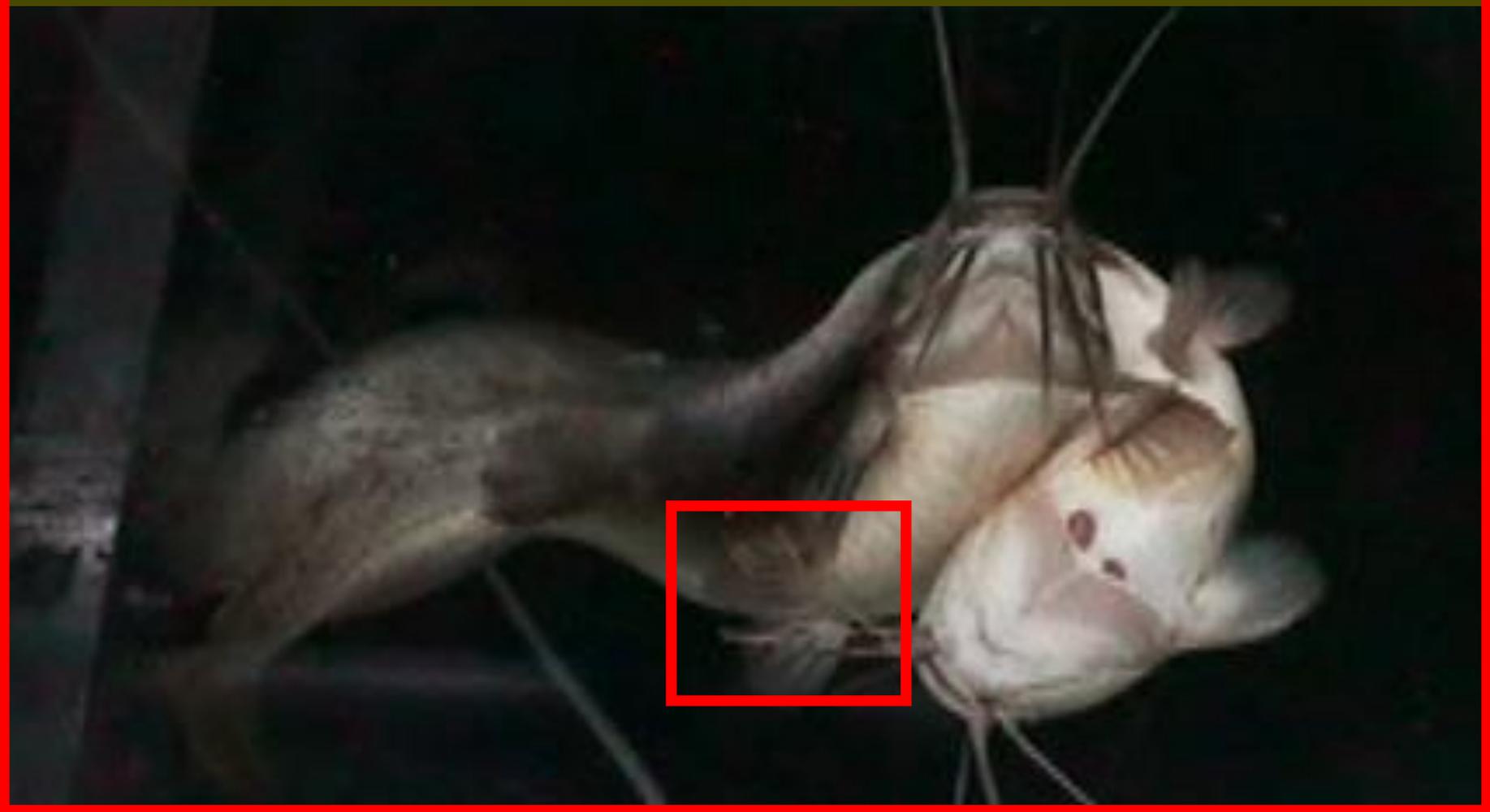
_0.20

Выброс икры



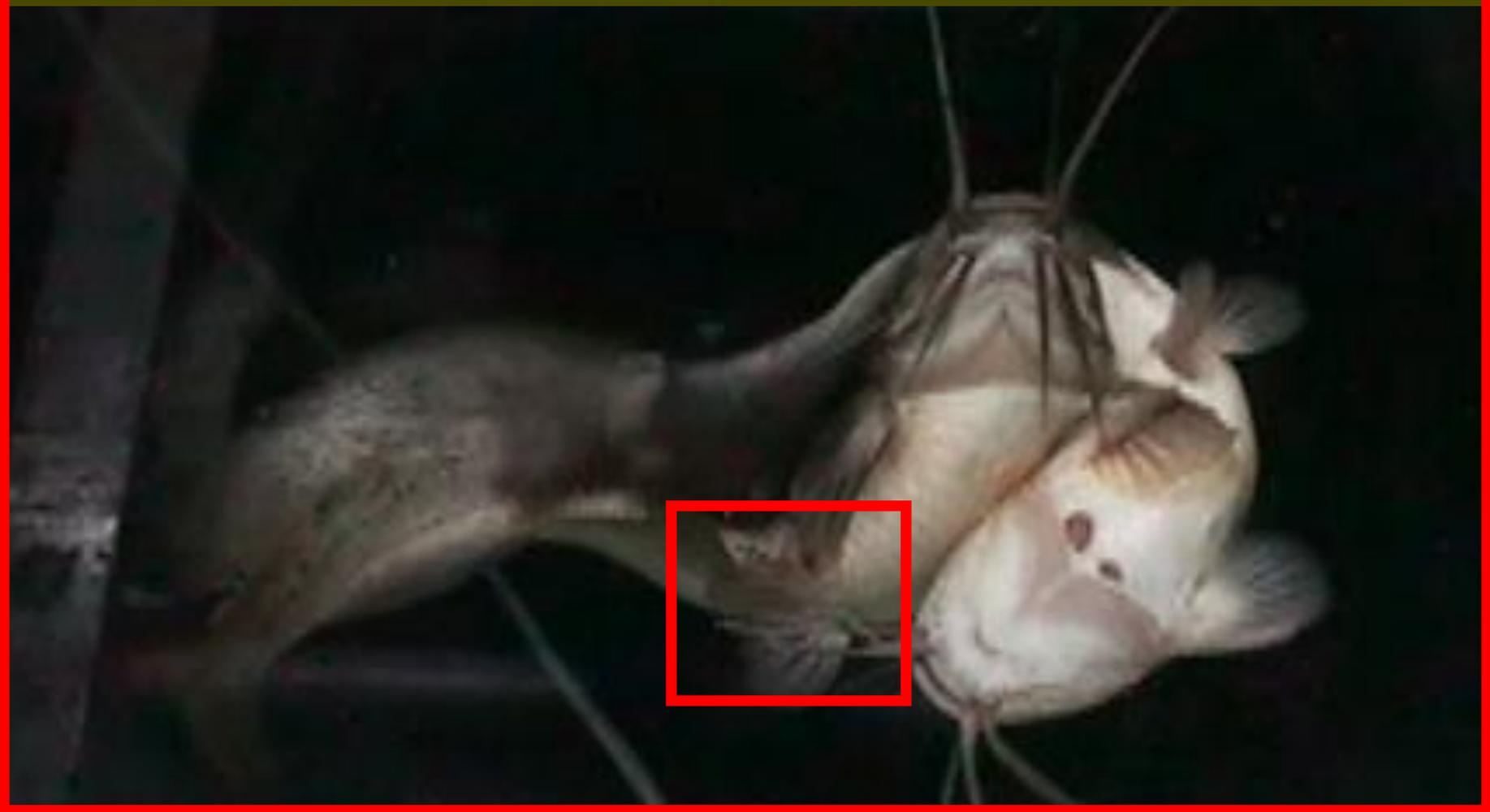
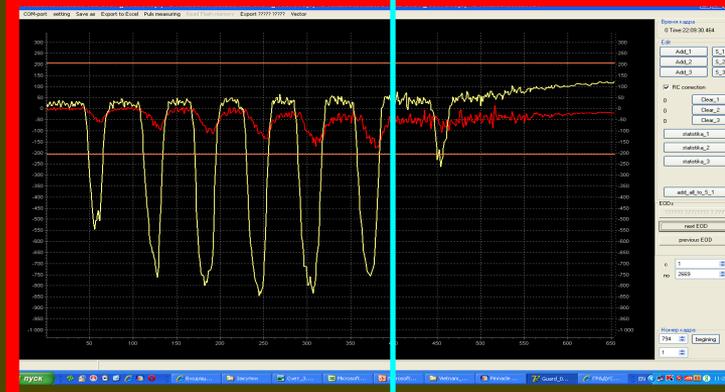
_0.24

Выброс икры



_0.28

Выброс икры



_0.32

Выброс икры



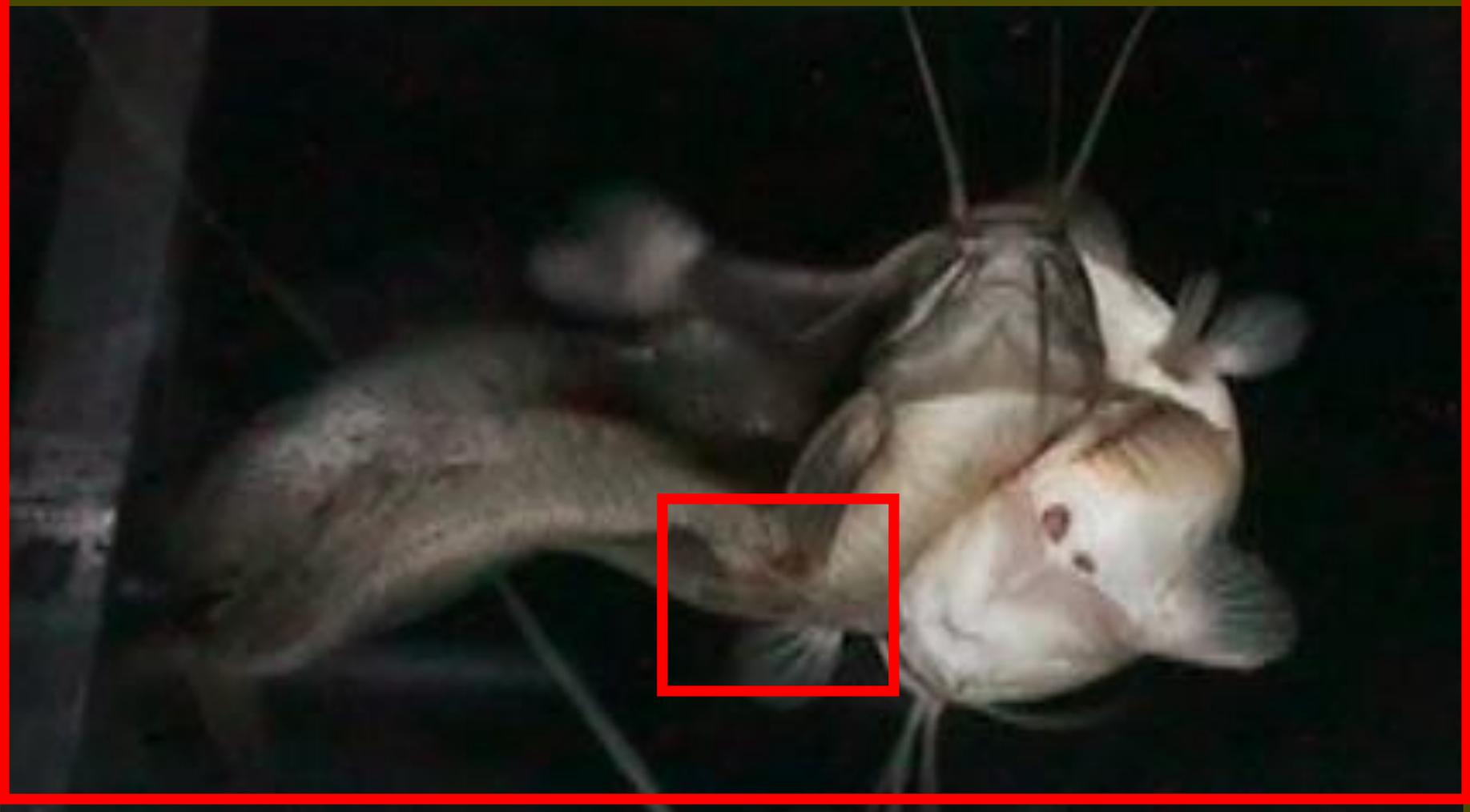
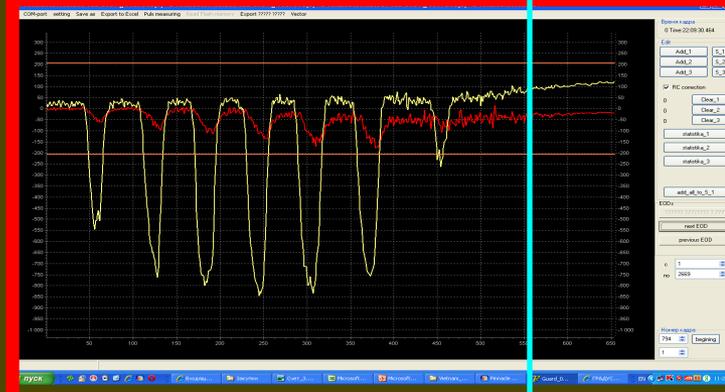
_0.36

Выброс икры



_0.40

Выброс икры

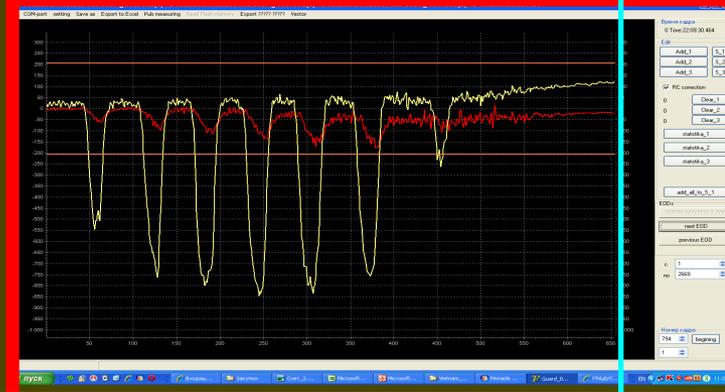


_0.44

Серия разрядов закончилась



_0.48



_0.52

Рыбы начинают разделяться



_0.56

Рыбы начинают разделяться



_0.60

Рыбы начинают разделяться



_0.64

Рыбы начинают разделяться



_0.68

Рыбы отделились друг от друга



_0.72

Рыбы отделились друг от друга



_0.76

Рыбы отделились друг от друга



Съёмка сверху.





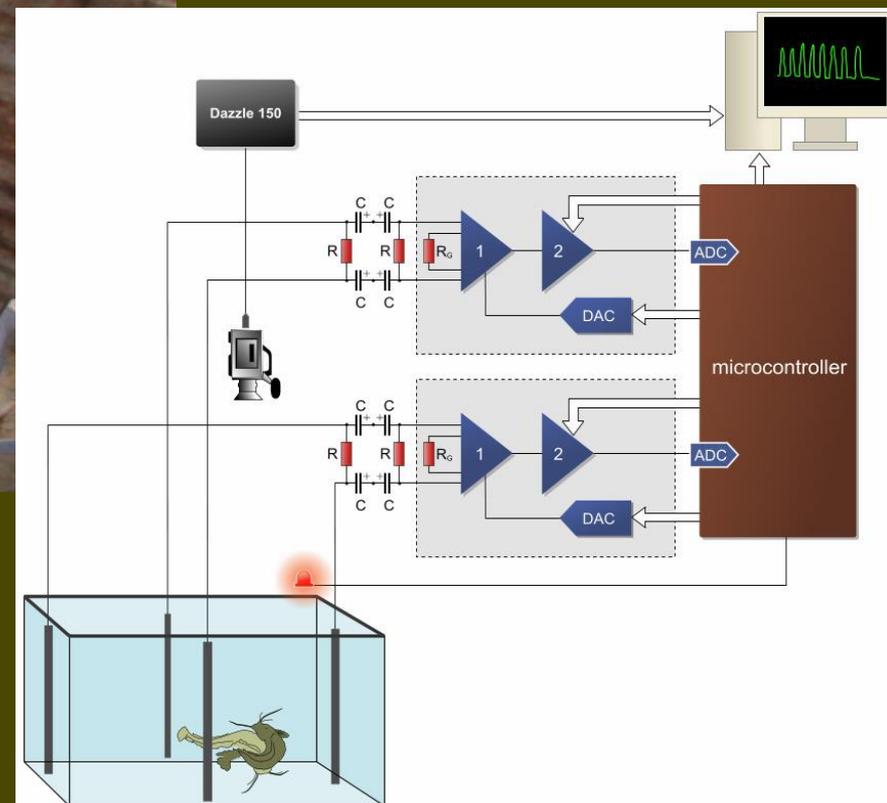
Зачем они это делают?



- Почему самка упирается в самца, а самец при этом изогнут дугой?
- Почему они замирают на несколько секунд, причем самка в это время проводит усами в стороны и обратно?
- Почему после выброса спермы самец остается в тесном контакте с самкой, в то время как самка сначала поворачивается передней частью тела в сторону, а потом возвращается в прямое положение?
- Почему и в какую сторону самка поворачивает переднюю часть тела?
- Почему самец и самка медленно смещаются друг относительно друга, причем самец плотно прижимается головой к брюху самки?
- Кто и зачем генерирует особую серию электрических разрядов?
- почему во время генерации пачки разрядов самец своим телом, согнутым в кольцо, плотно сжимает тело самки?



Почему мы полагали, что обнаружим разряды при спариваниях клариевых сомов?

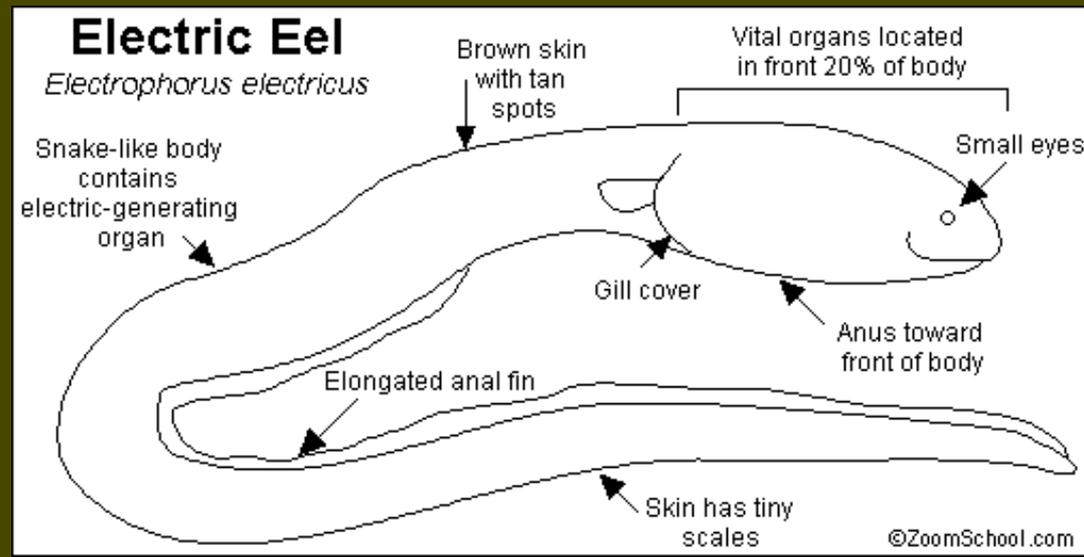


Это очень длинная история и я попробую рассказать Вам её с самого начала.

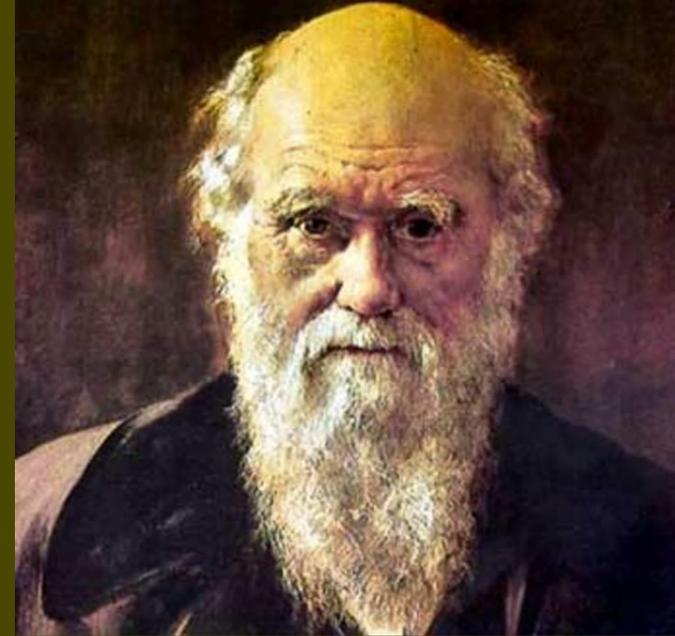
Центральной темой этой длинной истории является так называемая головоломка Дарвина – как складывалась эволюционная история электрических рыб.

Эволюционная история электрических рыб должна быть объяснена с учетом 2-х базовых доктрин Дарвиновской теории – доктрины последовательных модификаций и доктрины утилитарности.

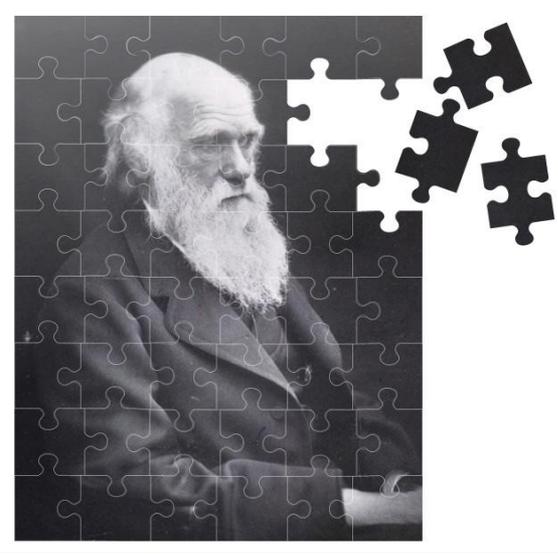
« Если бы возможно было показать, что существует сложный орган, который не мог образоваться путем **многочисленных последовательных слабых модификаций**, моя теория потерпела бы полное крушение. Но я не могу найти такого случая»



доктрина утилитарности как приобретается красота



« доктрина утилитарности, предполагает, что каждая деталь строения выработалась на пользу своего обладателя. [Противники теории] полагают, что многие черты строения созданы ради их красоты, для услаждения человека или самого Творца (это последнее предположение выходит за предел научного обсуждения), или же просто ради разнообразия, Если бы это было верно, то оказалось бы роковым для моей теории.»



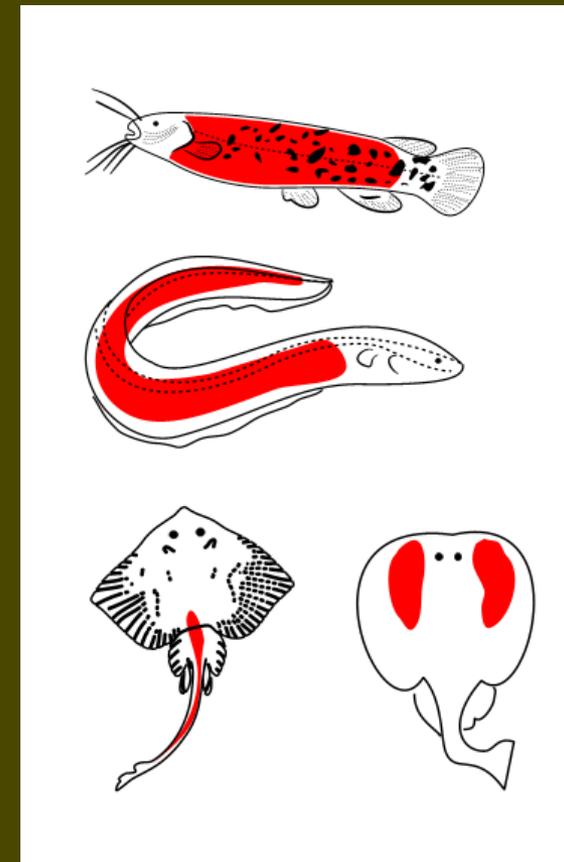
«Электрические органы рыб представляют ... исключительную трудность, потому что трудно представить себе, какими шагами могло идти образование этих изумительных органов. Но это неудивительно, так как мы не знаем даже, для чего они служат.»

У Gymnotus и у Torpedo они, конечно, представляют собою мощные средства защиты, а может быть, и преследования добычи, но у ската Raja аналогичный орган в хвосте производит мало электричества, даже когда животное раздражено, так мало, что он едва ли может служить для указанных целей.»

Ч.Дарвин «Происхождение видов...»

В чем трудность головоломки Дарвина?

1. Человеку от природы не даны электрические органы
2. Кажется невозможным поставить масштабный эксперимент, в котором вид, не имевший какого-то органа вдруг его обретает, и мы можем наблюдать все цепочки последовательных модификаций.





А. Вольта



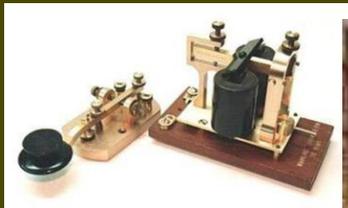
«Этот прибор, более сходный по существу, как я покажу дальше, с естественным электрическим органом электрического ската или электрического угря и т. п., чем с лейденской банкой и известными электрическими батареями, я назову искусственным электрическим органом.»

Любая современная батарейка или аккумулятор –
прямой потомок Вольтова столба.

Число выпускаемых сегодня батареек – миллиарды, больше, чем людей на Земле.
Наличие внешних искусственных электрических органов практически стало
видовым признаком Homo Sapiens



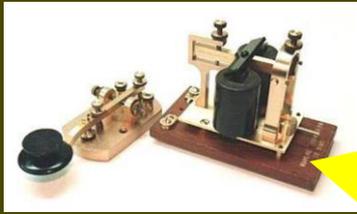
Мы окружены множеством электрических приборов, ведущих свою родословную от Вольтова столба. Без электрического источника ни один из этих приборов не может работать



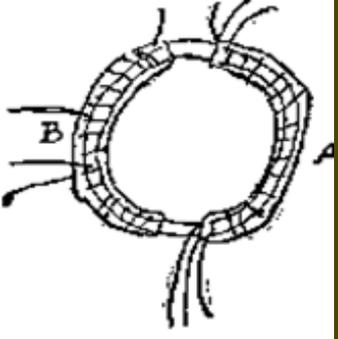
Даже Апокалипсис мы сегодня ассоциируем с отключением электричества



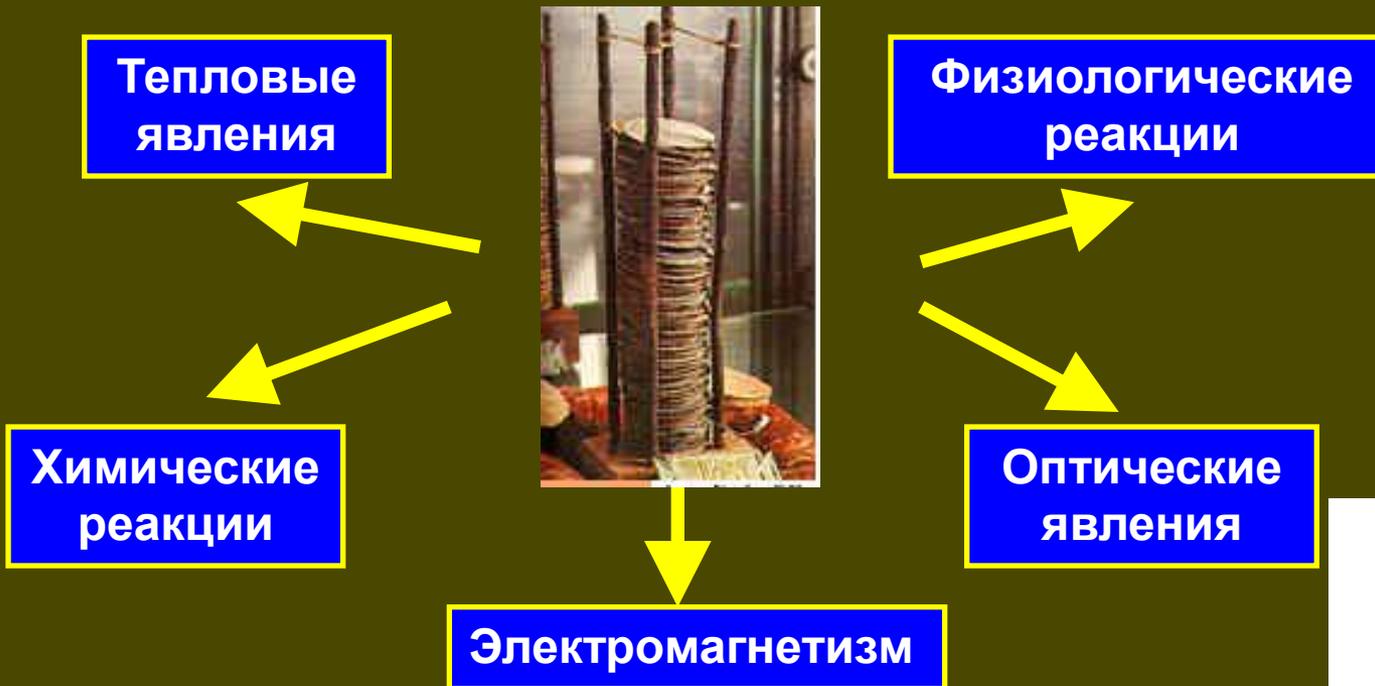
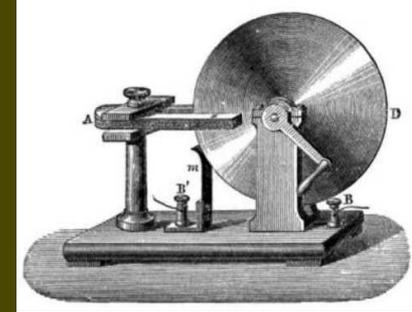
Все эти приборы ко времени
всеобщего признания заслуг Вольты
не существовали
не только как технические решения,
но и как осознанные задачи



В чем состояло утилитарное значение Вольты столба?



Главным утилитарным значением изобретения Вольтова столба или «Вольтаического аппарата» стала возможность постановки и осуществления множества научных и инженерных экспериментов. Вольтов столб привлек к изучению электричества внимание правителей и ученых. На создание разнообразных Вольтовых столбов тратились серьезные средства.



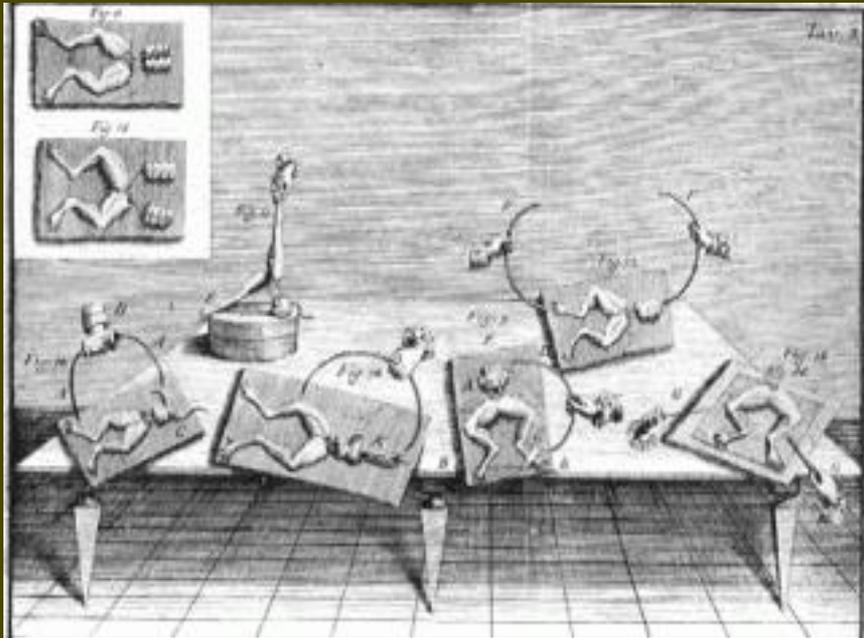
В истории наук имеются эпохи, отмеченные плодотворными открытиями, влекущими за собой множество других новых открытий. Таковой была, например, эпоха в конце предыдущего века, когда Вольта изобрел прибор, который справедливая признательность ученого мира посвятила его автору, присвоив ему название вольтова столба.



Почему Вольт пытался сделать источник электричества путем простого контакта разных металлов?

Он взял эту идею из экспериментов Гальвани.

**Обратите внимание: в лягушке нет разных металлов.
Разные металлы были в методике эксперимента Гальвани.**



26 сентября 1786 г.
Гальвани впервые
обнаружил
сокращение лапки
лягушки под
действием
разнородных
металлов

«Если вся дуга железная или крючок железный и если также проводящая пластина железная, то чаще всего сокращения либо отсутствуют, либо весьма незначительны. Если, однако, один из этих предметов железный, а другой - медный или же, что гораздо лучше, серебряный, то сокращения немедленно становились гораздо больше и гораздо продолжительнее»

Л.Гальвани «Трактат о силах электричества при мышечном движении»



Лючия Галеацци

Quella, non tu, che novo ardor vitale
In rana ignuda a disvelar pur giunse.

«Не тебе, а ей в препарированной лягушке
Удалось открыть новый жанр жизни»



"...гальваническое электричество и основанный на нем электромагнетизм настолько чужды прежней физике, что даже самый восторженный поклонник старой науки не мог бы указать в работах греческих или римских физиков какого-либо намека на представление о гальваническом элементе или об электромагните. Но еще важнее то обстоятельство что гальваническое электричество все сильнее влияло преобразующим образом на все остальные части физики, между тем как первый восторг, с которым были встречены в физике действия электричества от трения, испарился, как дым. ... То мировоззрение, которое мы считаем наиболее характерным и плодотворным для физики современности, учение о единстве сил природы, нашло в гальванизме наиболее сильную и наглядную поддержку ...»

Ф.Розенбергер История физики

“Тогда я зажегся невероятным усердием и страстным желанием исследовать это явление и вынести на свет то, что было в нем скрытого”
Л.Гальвани “Трактат о животном электричестве”



Трактат Л.Гальвани

Почему Гальвани не изобрел
«Вольтов столб»
или «Гальванический элемент»,
если он первый обнаружил
действие контакта двух металлов?

*«Гальвани правильно приписал
наблюдаемое им явление действию
разряда, но он ошибочно полагал, что
электрические заряды вырабатываются
вследствие каких-то жизненных процессов
в лапке лягушки. Вольта, поставив
правильные физические опыты
установил, что ...»*

*Г.С.Ландсберг
“Элементарный учебник физики” т.2*

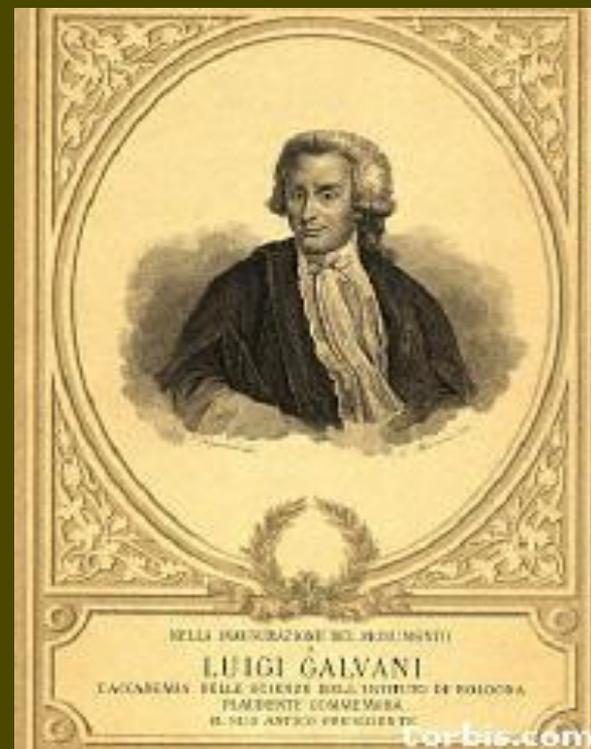


Почему Гальвани не изобрел
«Вольтов столб»
или «Гальванический элемент»,
если он первый обнаружил
действие контакта двух металлов?

Гальвани интересовало нечто гораздо
большее, чем изобретение полезных
устройств – тайна жизненных сил.

Благодаря Гальвани мир убедился в том,
что в любой клеточке, в любом органе чувств
любого живого существа есть электрические
явления и они играют существенную роль.

А контакт двух металлов всего лишь был
одним из факторов, влияющих на
результаты. Этот фактор Гальвани выявил,
описал, и продолжил свою основную работу.



Трактат Л.Гальвани

Важный момент: Вольтта сам непосредственно выполнил множество экспериментов над живыми организмами, повторяя и модифицируя опыты Гальвани



Фиг. 1. Опыт Гальвани.

«Я делал их не только над лягушками, но и над угрями и над другими рыбами, над ящерицами, саламандрами, змеями и, что важнее, над мелкими теплокровными животными, именно над мышами и птицами»

А.Вольтта

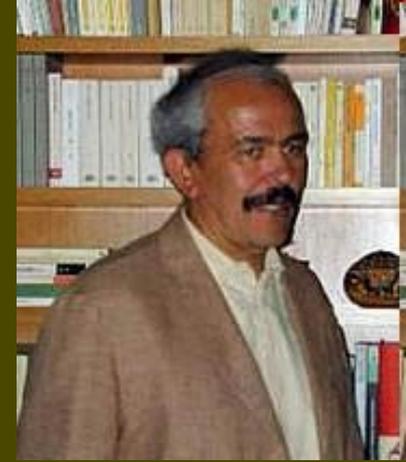


Джон Уолш
(1726-1795)

Marco Piccolino

The Taming of the Ray

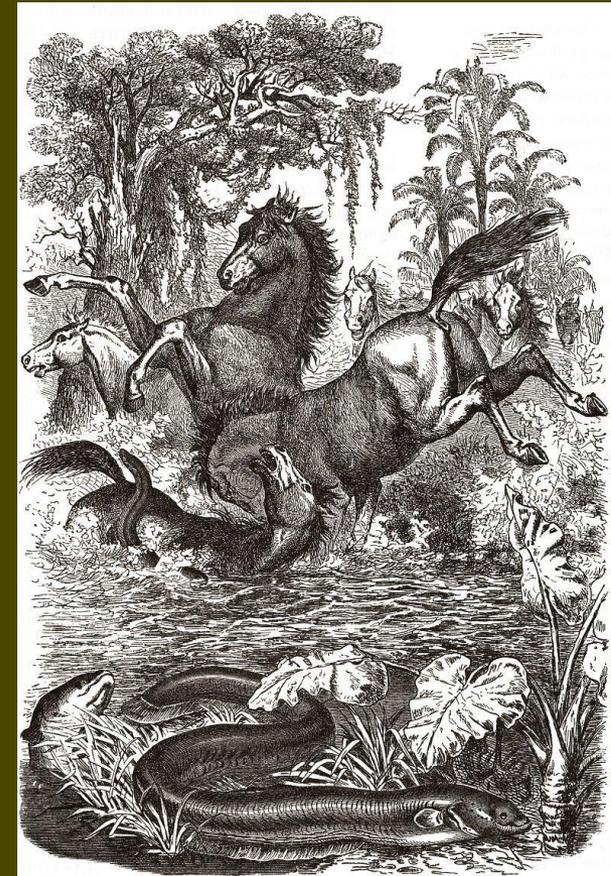
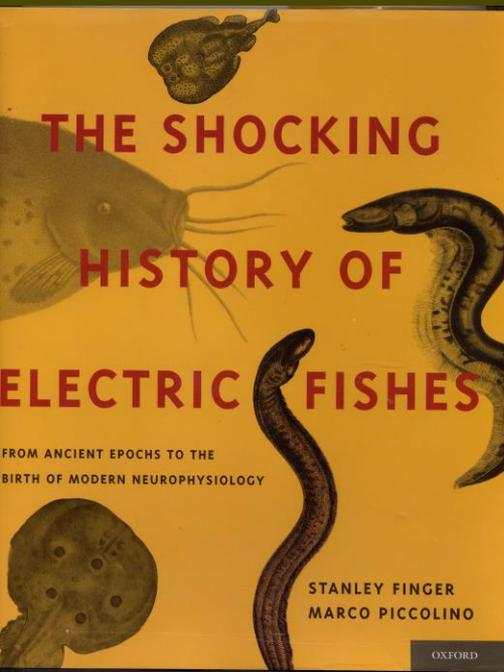
Electric Fish Research in the Enlightenment, from Walsh to Volta



Marco Piccolino

В XVIII веке было
высказано
предположение, что
Gymnotus и Torpedo –
электрические рыбы
и остро обсуждался
вопрос:

А могут ли рыбы быть
электрическими?





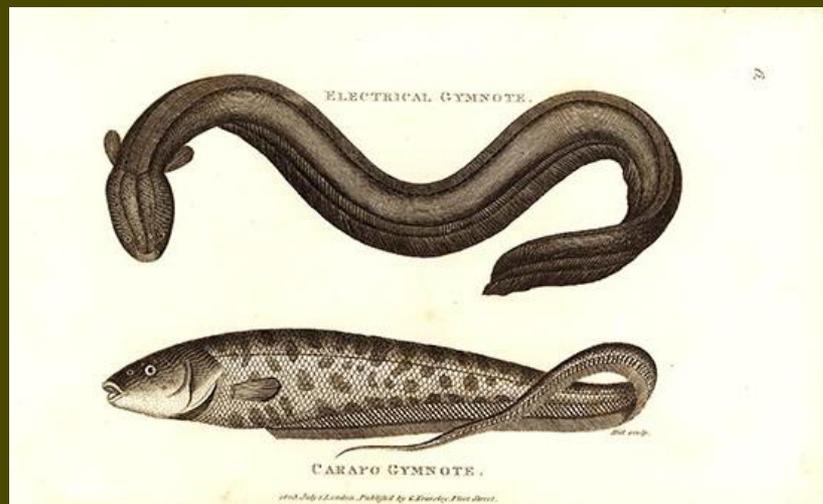
Шок от ската или от суринамского угря
очень похож по ощущениям
на шок от лейденской банки.



Leyden Jar
(circa 1745)

Достаточно ли этого, чтобы утверждать
об электрической природе воздействия угря или ската?

Угри и скаты обитают в воде. Вода - проводник.
Внутри проводников электрических явлений быть не может!



Electrical Eel (Gymnote) and Cararo Gymnote (George Shaw (1808).

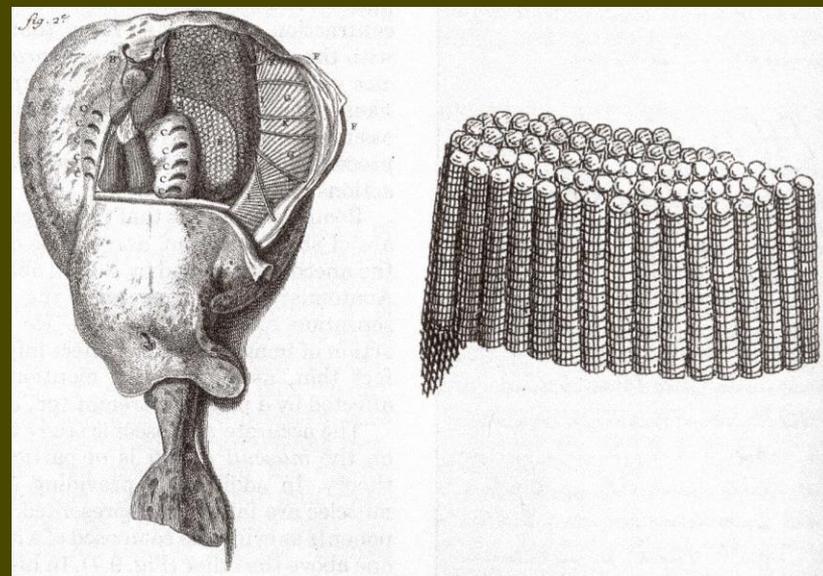
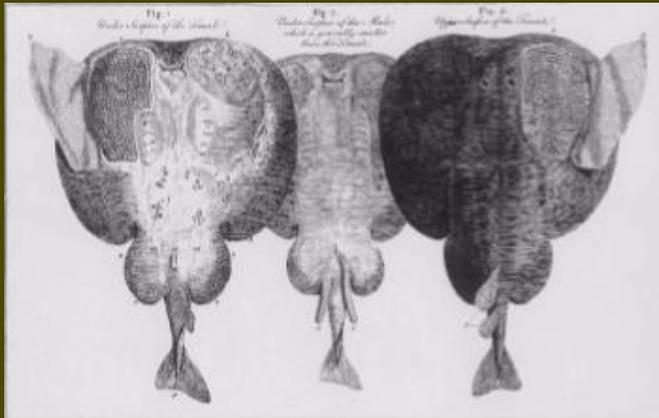


Иллюстрация Реомюра (1717) строения
электрического органа ската.

Генри Кавендиш

Отчет о попытках имитации воздействий Torpedo с помощью электричества

Phil. Trans. Royal Soc., 1775, P.196-225



196 Mr CAVENDISH on the Torpedo.

XII. *An Account of some Attempts to imitate the Effects of the Torpedo by Electricity.* By the Hon. Henry Cavendish, F. R. S.

R. Jan. 18,
1775. **A**LTHOUGH the proofs brought by Mr. WALSH, that the phenomena of the torpedo are produced by electricity, are such as leave little room for doubt; yet it must be confessed, that there are some circumstances, which at first sight seem scarcely to be reconciled with this supposition. I propose, therefore, to examine whether these circumstances are really incompatible with such an opinion; and to give an account of some attempts to imitate the effects of this animal by electricity.

It appears from Mr. WALSH's experiments, that the torpedo is not constantly electrical, but hath a power of throwing at pleasure a great quantity of electric fluid from one surface of those parts which he calls the electrical organs to the other; that is, from the upper surface to the lower, or from the lower to the upper, the experiments do not determine which; by which means a shock is produced in the body of a person who makes any part of the circuit which the fluid takes in its motion to restore the equilibrium.

One

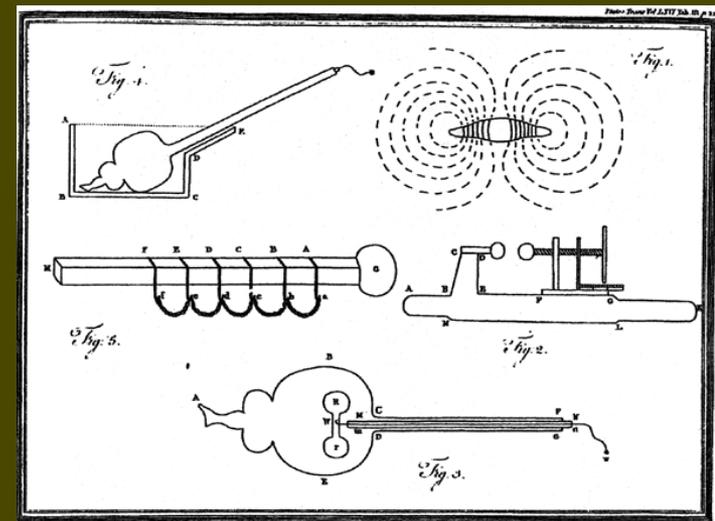
«Хотя доказательства Mr. Уолша, что воздействие Torpedo вызывается электричеством таковы, что оставляют мало места сомнениям, пока следует сознаться, что имеются некоторые обстоятельства, которые на первый взгляд кажутся с трудом согласовываются с такой гипотезой. Я предлагаю поэтому исследовать действительно ли эти обстоятельства реально несовместимы с таким взглядом и дать отчет о некоторых попытках имитировать действия этих животных электричеством.»

The second difficulty is, that no one hath ever perceived the shock to be accompanied with any spark or light, or with the least degree of attraction or repulsion.



- 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 соединенной с моделью ската?

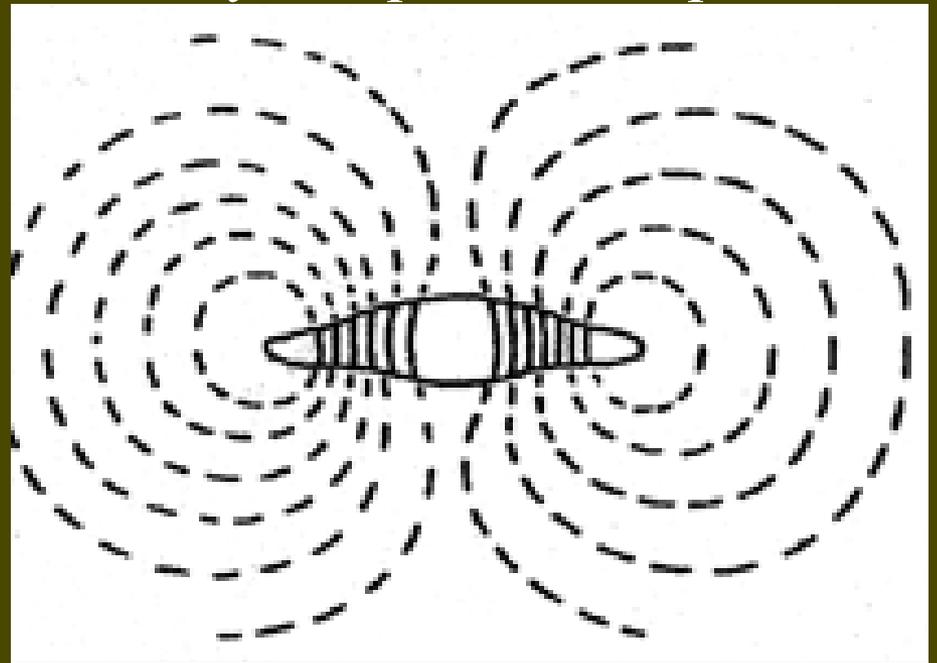
It appears from some experiments, of which I propose shortly to lay an account before this Society, that iron wire conducts about 400 million times better than rain or distilled water; that is, the electricity meets with no more resistance in passing through a piece of iron wire 400,000,000 inches long, than through a column of water of the same diameter only one inch long. Sea-water, or a solution of one part of salt in 30 of water, conducts 100 times, and a saturated solution of sea salt about 720 times better than rain water.



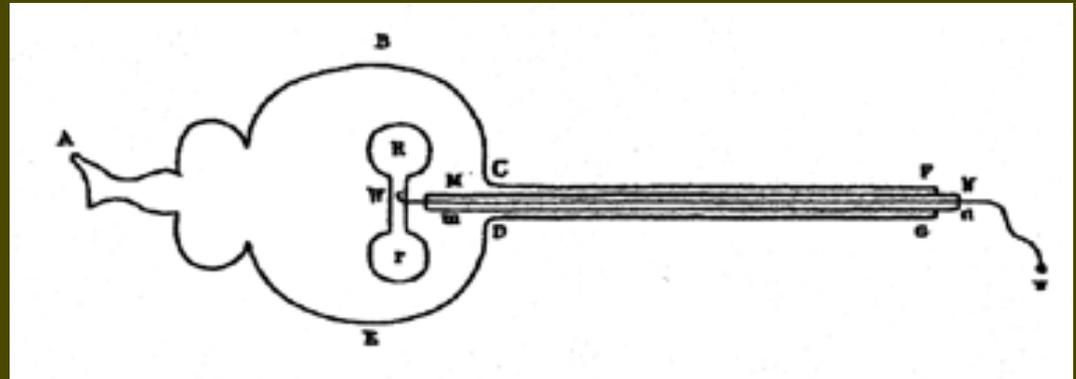
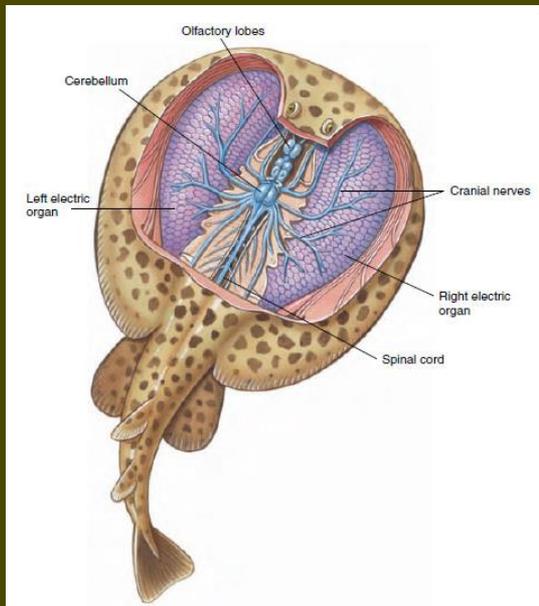
Как течет электрический ток?

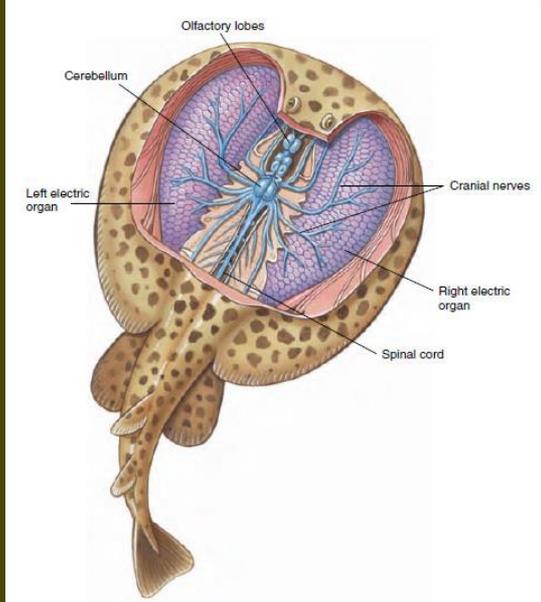
organs than the other. On the same principle, if the torpedo is immersed in water, the fluid will pass through the water in all directions, and that even to great distances from its body, as is represented in fig. 1. where the full lines represent the section of its body, and the dotted lines the direction of the electric fluid; but it must be observed,

«По тому же принципу, если скат помещен в воду, электрический флюид будет протекать во всех направлениях и даже на большие расстояния от тела ската, как это показано на рис.1, где сплошные линии означают сечение тела ската, а пунктирные – направления электрической жидкости.»



Как имитировать действие ската в воде?
Нужно сделать электрический источник с такой же электрической емкостью как у ската.





Электрический скат:

ток – 30А,

напряжение **50 В**,

длительность разряда – **3 мс**.

$R = U/I = 1.5 \text{ Ом}$,

$C = RC/R = 2000 \text{ мкФ}$

$Q = CU = \mathbf{0.1 \text{ Кл}}$



Лейденская банка:

Емкость одной банки $10\,000 \text{ пФ} = 10 \text{ нФ}$

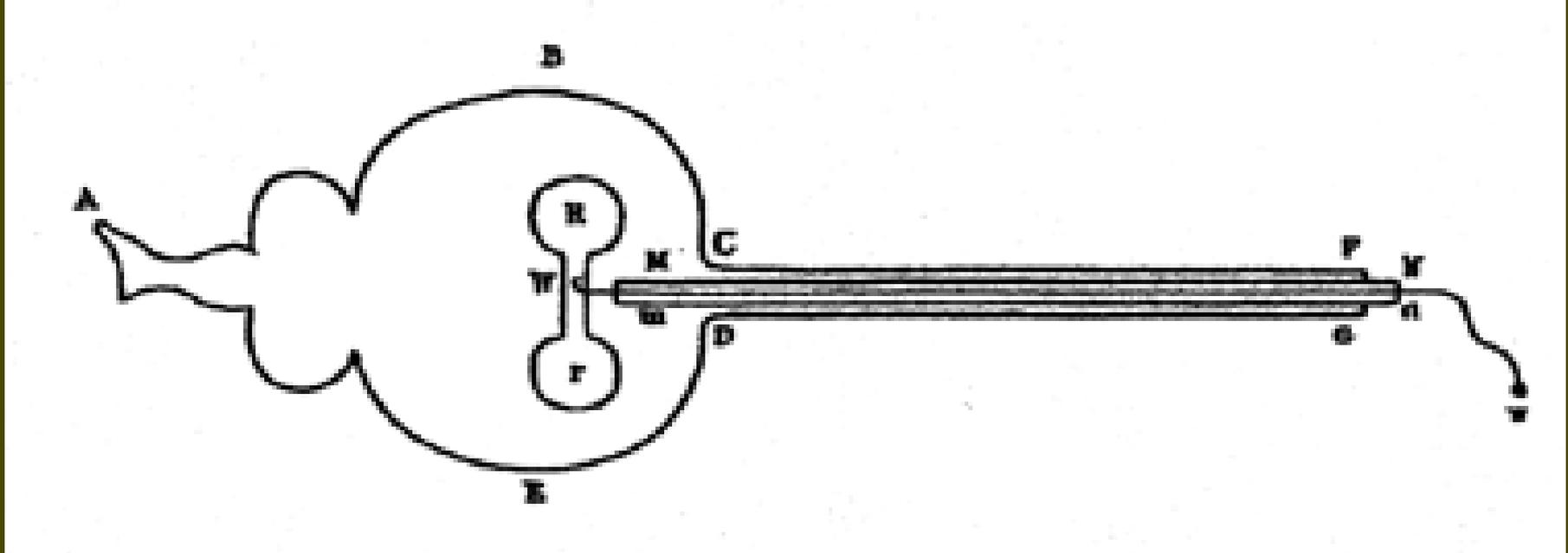
Емкость батареи из 50 банок – 500 нФ

Заряд при напряжении **20 кВ – 0.1 Кл**

Время разряда батареи из 50 банок

на нагрузку 1.5 Ом – **0.75 микросекунды**

Разница емкостей 4 000 раз!

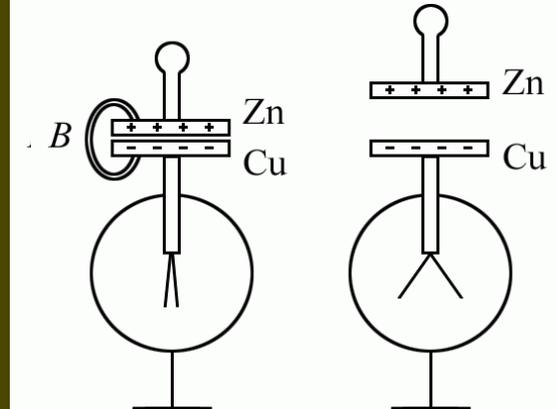


Физическая модель ската, изготовленная Кавендишем.
Электроды сделаны из сплава свинца и олова (pewter).

Первая модель сделана из дерева.

Во второй **более удачной** модели
«тело» ската сделано из слоев кожи,
вымоченных в морской воде.

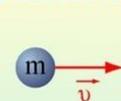
**Могла ли эта модель представлять конденсатор
с требуемой емкостью порядка 2000 мкФ?**



Как работает Вольтов столб?

В чем начальная причина
движения и что движется
внутри Вольтова столба?

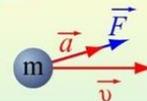
Законь Ньютоня



$$\vec{v} = \text{const}, \text{ при } \vec{F} = 0$$

I закон

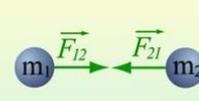
Существуют такие системы отсчета, в которых всякое тело будет сохранять состояние покоя или равномерного и прямолинейного движения до тех пор, пока действие других тел не заставит его изменить это состояние.



$$\vec{F} = m\vec{a}$$

II закон

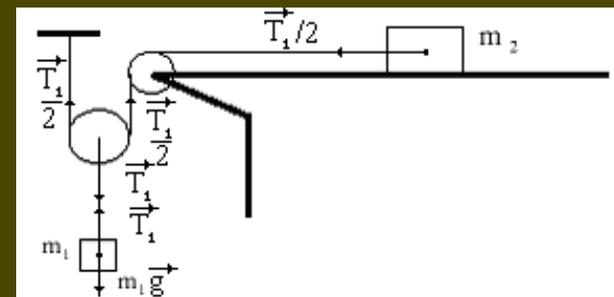
Под действием силы тело приобретает такое ускорение, что его произведение на массу тела равно действующей силе.



$$\vec{F}_{12} = -\vec{F}_{21}$$

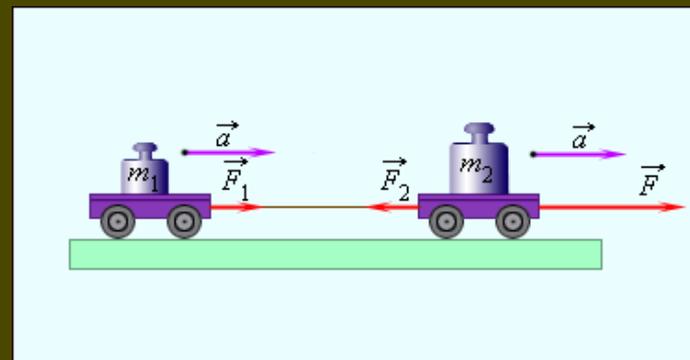
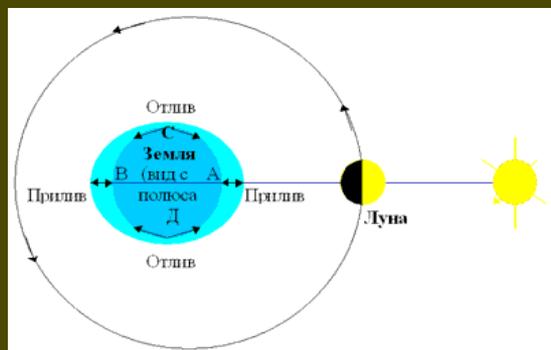
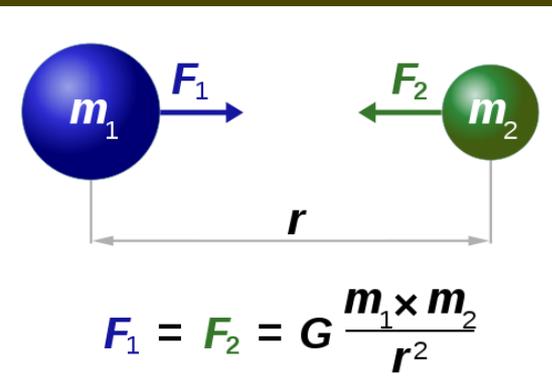
III закон

Силы, с которыми взаимодействующие тела действуют друг на друга, равны по модулю и направлены по одной прямой в противоположные стороны.



Вся трудность физики состоит в том, чтобы по явлениям движения распознать силы природы, а затем по этим силам объяснить остальные явления.

(Предисловие Ньютона к первому изданию)



ТОМ II

ПЕРЕВОД С АНГЛИЙСКОГО
А. В. ЯКОВЛЕВОЙКОММЕНТАРИИ И РЕДАКЦИЯ
ЧЛЕНА-КОРРЕСПОНДЕНТА АКАДЕМИИ НАУК СССР
ПРОФ. Т. П. КРАВЦАИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК ССР
1954

Раздел 23. Заключение о характере направления электрической силы у электрического угря.

Поступило 15 ноября. Доложено 6 декабря 1838 г.

Эксперименты М. Фарадея с электрическим угрем

1838

Раздел 23. Заключение о характере направления электрической силы у электрического угря.

Поступило 15 ноября. Доложено 6 декабря 1838 г.

РАЗДЕЛ 23

Заключение о характере направления электрической сил
у электрического угря

1749. Как ни удивительны законы и явления электричества, когда они открываются нам в неорганической, или мертвой, 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; и хотя мрак, который в настоящее время окружает вопрос, может пока что

1749. Как ни удивительны законы и явления электричества, когда они открываются нам в неорганической, или мертвой, 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; и хотя мрак, который в настоящее время окружает вопрос, может пока что затмить и его значение, всякое продвижение в нашем знании об этой могущественной силе в ее отношении к инертным предметам помогает нам рассеять этот мрак и выявить более ощутимо чрезвычайный интерес этой важнейшей отрасли физической науки. В самом деле, мы находимся только на пороге того, что человеку дозволено знать об этом предмете; и те многие выдающиеся ученые, которые помогли выяснению этого вопроса, до самого последнего момента чувствовали, как это весьма очевидно по их высказываниям, что дело обстоит именно так.

ин-
ерт-
ить
сли
на
еди
гали
ита
ям,
сам
фр..

МИХАИЛ ФАРАДЕЙ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ
ПО ЭЛЕКТРИЧЕСТВУ

ТОМ II

ПЕРЕВОД С АНГЛИЙСКОГО
А.В. ЯКОВАЕВОЙ

КОММЕНТАРИИ И РЕДАКЦИЯ
ЧЛЕНА-КОРРЕСПОНДЕНТА АКАДЕМИИ НАУК СССР
ПРОФ. Т. П. КРАВЦА



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
1954

Раздел 23. Заключение о характере направления электрической силы у электрического угря.

Поступило 15 ноября. Доложено 6 декабря 1838 г.

Эксперименты М.Фарадея с электрическим угрем

электричества (265, 351). С электрическим скатом это было выполнено в совершенстве; определено и направление тока силы общими трудами ученых: Уолша,¹ Кэвендиша,² Гальвани,³ Гардини,⁴ Гумбольдта и Гей-Люссака,⁵ Тодда,⁶ сэра Гэмфри Дэви,⁷ д-ра Дэви,⁸ Беккереля⁹ и Matteucci¹⁰.

1751. С этой же целью производились опыты над угрем, и исследования Уильямсона,¹¹ Гардена,¹² Гумбольдта,¹³ Фальберга¹⁴ и Гизана¹⁵ пошли весьма далеко в доказательстве тождественности электрической силы у этого животного с электричеством, возбуждаемым обычными способами; два последних ученых получили даже искру.

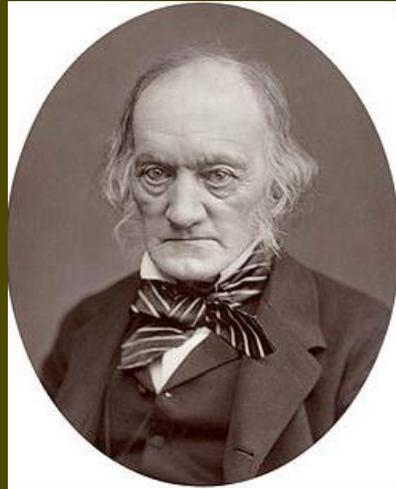
Почему нет ссылки на А.Вольта?

ПОМОЩНИКИ:

«С этим угрем при любезной помощи г. Брэдли из указанной Галлерей, г. Гассио, а иногда и других господ, как-то профессоров **Даниеля, Оуена и Уитстона**, я получил полное доказательство тождественности его силы с обычным электричеством»



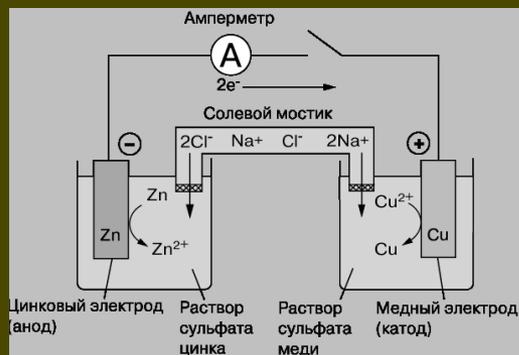
Джон Фредерик
Даниэль



Ричард Оуэн — английский
зоолог и палеонтолог.

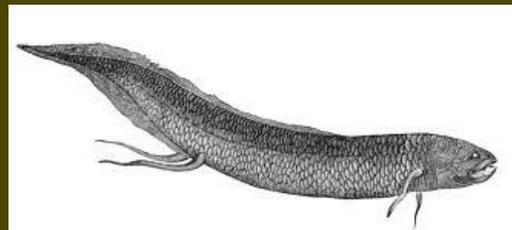


Чарльз Уитстон

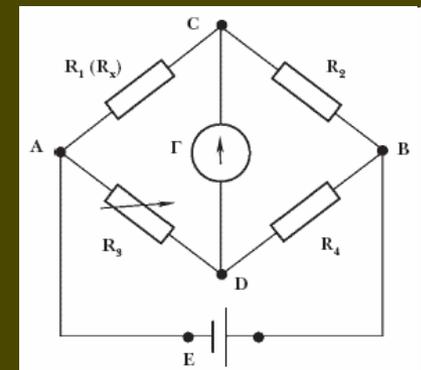


Гальванический
элемент Даниэля

Рыцарь-командор ордена Бани.
В 1888 году награждён почетной
Медалью Карла Линнея.



Protopterus



мост Уитстона

«И вот, хотя я еще пока не убежден фактами в том, что нервная жидкость есть одно только электричество, все же я думаю, что агентом в нервной системе может быть неорганическая сила; и если есть основания предполагать, что магнетизм является более высокой степенью силы, чем электричество, то легко можно вообразить, что нервная сила имеет еще более возвышенный характер и все же доступна опыту.

1792. Опыт, который я имею смелость предложить, состоит в следующем: если угорь или скат был утомлен частым действием своего электрического органа, то можно ли, пропуская через него токи, по силе подобные тем, которые он сам испускает, или другой степени силы, постоянные или прерывные и в том же направлении, как и те, которые он испускает, восстановить его способность и силы быстрее, чем если предоставить его естественному отдыху?»

Почему Фарадей не сослался на А.Вольта?

Является ли Вольтов столб адекватной моделью электрической рыбы?

Преобразует ли Вольтов столб в грубое электричество
возвышенную нервную жидкость,
высасывая её из окружающей среды?

Я уже исследовал множество лягушек в силе и устойчивости каждой стадии остающейся жизненности. Некоторых из них я заставил погибнуть просто от усталости или недостаточного питания, других в сосуде с более или менее нагретой водой, третьих от тяжелых ран, калечения и всевозможного рода мучений, четвертых - от повторных электрических ударов и пятых - от одного только искрового разряда. Все эти наблюдения я аккуратно записывал в дневник, который опубликую, когда распространю эти опыты, как я ставлю себе задачей, и на другие виды смерти у этих и других животных, подвергнув их в отдельных случаях действию удушливого воздуха и паров, а также различных ядов

Алессандро Джузеппе Антонио Анастасио Вольта

ШЕСТНАДЦАТАЯ СЕРИЯ

Раздел 24. Об источнике мощности гальванического элемента
Глава I. Возбуждающие электролиты и т. д. — проводники термо- и вообще слабых токов. Глава II. Неактивные проводящие цепи, содержащие жидкость или электролит. Глава III. Активные цепи, возбуждаемые раствором сернистого калия.

Поступило 23 января. Доложено 6 февраля 1840 г.

РАЗДЕЛ 24

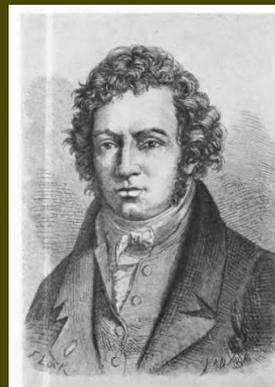
Об источнике мощности гальванического элемента

1796. Что является источником мощности в гальваническом элементе? — 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.

1797. Теория контакта принадлежит Вольте, великому изобретателю самого элемента; с его времени она поддерживалась целым сонмом ученых, среди которых в последнее время стоят такие люди, как Пфафф, Марианини, Фехнер, Замбони, Маттеуччи, Карстен, Бушарда, а в отношении воз-

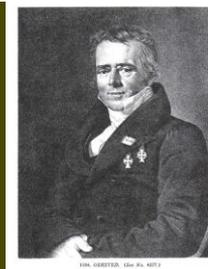


В дальнейшем я совершенно не буду входить в подробности тех идей, которые руководили мною при моих исследованиях, так как это не может содействовать уяснению полученного результата. Я ограничусь только фактами, которые делают этот результат очевидным.



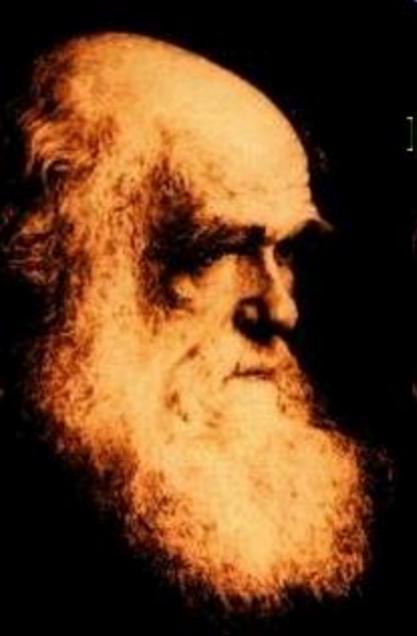
A.-M. AMPÈRE.

Ганс Эрстед,



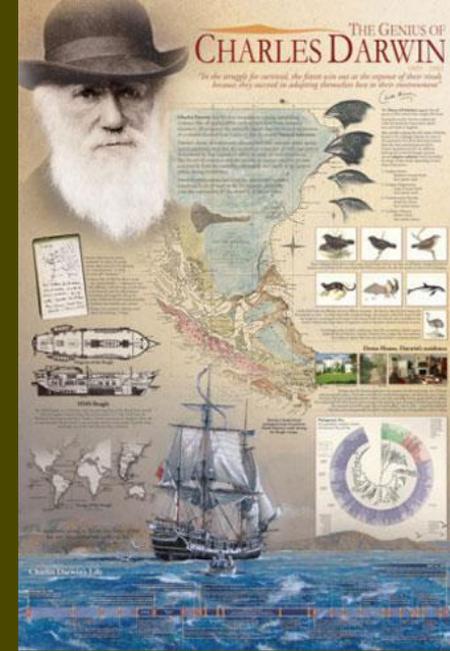
Андрэ-Мари Ампер

Вот почему я избегал упоминать о тех представлениях, которые могли у меня сложиться в отношении причины и природы сил, исходящих из voltaических проводников

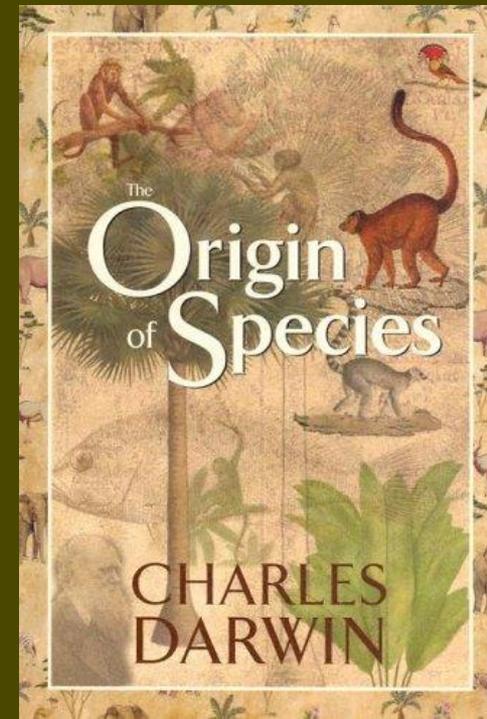


Благодаря Уолшу – Кавендишу –
Гальвани – Вольта – Фарадею
был получен ответ на вопрос:
«КАК рыба может
генерировать разряды?»

Дарвин сформулировал
следующую проблему:
«Каким образом произошли
электрические рыбы?»,
связав этот вопрос с вопросом:
«ЗАЧЕМ рыбы генерируют
электрические разряды?»

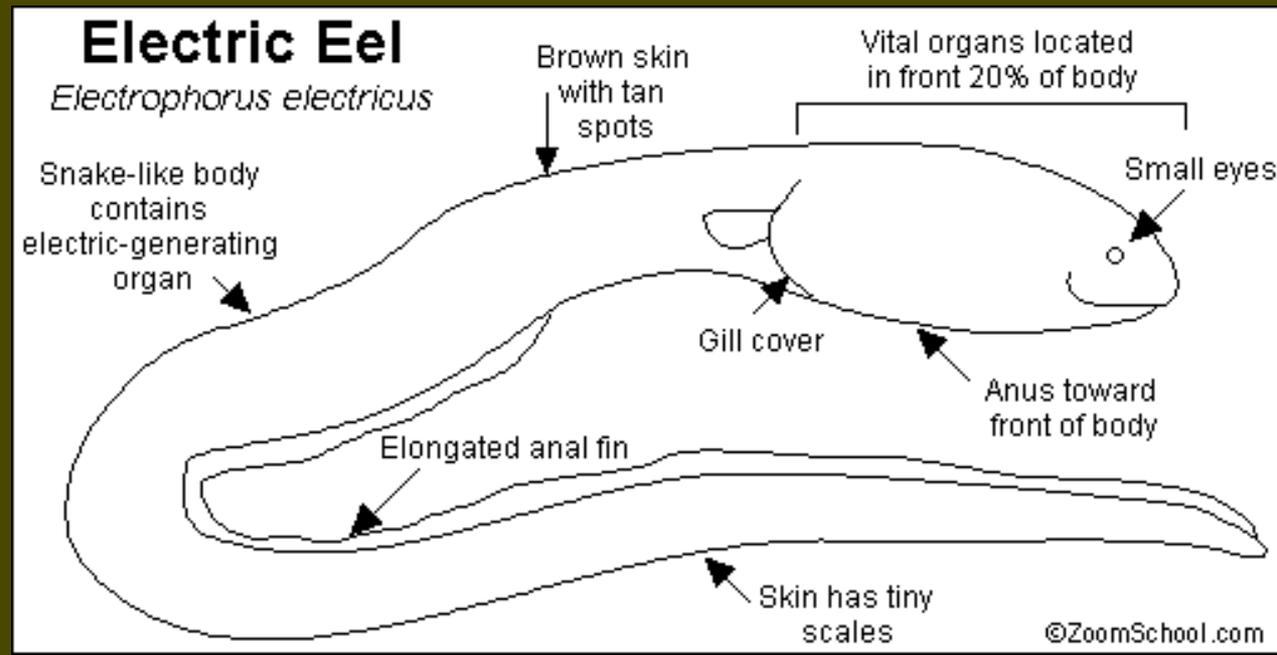


- **ВВЕДЕНИЕ**
- **ИСТОРИЧЕСКИЙ НАБРОСОК**
- **Глава I. ВАРИАЦИИ ПРИ ДОМСТИКАЦИИ**
- **Глава II. ВАРИАЦИИ В ПРИРОДЕ**
- **Глава III. БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ**
- **Глава IV. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР, ИЛИ ВЫЖИВАНИЕ НАИБОЛЕЕ ПРИСПОСОБЛЕННОГО**
- **Глава V. ЗАКОНЫ ВАРИАЦИИ**
- **Глава VI. ТРУДНОСТИ ТЕОРИИ**
- **Глава VII РАЗНООБРАЗНЫЕ ВОЗРАЖЕНИЯ ПРОТИВ ТЕОРИИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА**
- **Глава VIII ИНСТИНКТ**
- **Глава IX ГИБРИДИЗАЦИЯ**
- **Глава X. О НЕПОЛНОТЕ ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ**
- **Глава XI. О ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ОРГАНИЧЕСКИХ СУЩЕСТВ**
- **Глава XII. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ**
- **Глава XIII. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ (продолжение)**
- **Глава XIV. ВЗАИМНОЕ РОДСТВО ОРГАНИЗМОВ; МОРФОЛОГИЯ; ЭМБРИОЛОГИЯ; РУДИМЕНТАРНЫЕ ОРГАНЫ**
- **Глава XV. КРАТКОЕ ПОВТОРЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ**
- **Предисловие к русскому изданию**
- **На главную страницу**



Эволюционная история электрических рыб
должна быть объяснена с учетом 2-х базовых доктрин
Дарвиновской теории – доктрины последовательных модификаций
и доктрины утилитарности.

« Если бы возможно было показать, что существует сложный орган,
который не мог образоваться путем **многочисленных
последовательных слабых модификаций**, моя теория потерпела бы
полное крушение. Но я не могу найти такого случая»



доктрина утилитарности; как приобретается красота

« доктрина утилитарности, предполагает, что каждая деталь строения выработалась на пользу своего обладателя. [Противники теории] полагают, что многие черты строения созданы ради их красоты, для наслаждения человека или самого Творца (это последнее предположение выходит за предел научного обсуждения), или же просто ради разнообразия, Если бы это было верно, то оказалось бы роковым для моей теории.»

Лиссманн и загадка Дарвина

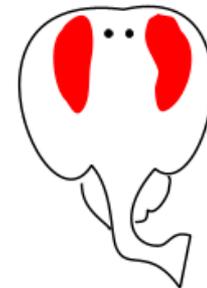
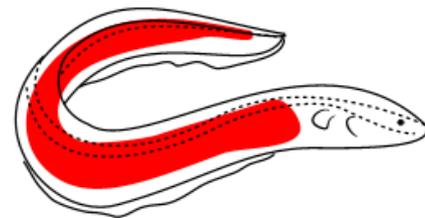
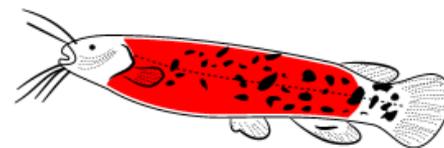
... очень мало известно до сих пор о биологическом значении электрических органов... Это вероятно главная причина почему проблема их эволюционной истории, ясно обозначенная Дарвиным (1872) до сих пор не имеет удовлетворительного ответа.

Лиссманн, 1958

«Электрические органы рыб представляют ... исключительную трудность, потому что трудно представить себе, какими шагами могло идти образование этих изумительных органов. Но это неудивительно, так как мы не знаем даже, для чего они служат.»

У *Gymnotus* и у *Torpedo* они, конечно, представляют собою мощные средства защиты, а может быть, и преследования добычи, но у ската *Raja* аналогичный орган в хвосте производит мало электричества, даже когда животное раздражено, так мало, что он едва ли может служить для указанных целей.»

Ч.Дарвин «Происхождение видов...»



Классические работы Ганса Вернера Лиссмана

Непрерывные электрические разряды из хвоста *Gymnarchus niloticus*

О функции и эволюции электрических органов рыб

NO. 4240 February 3, 1951

NATURE

201

Continuous Electrical Signals from the Tail of a Fish, *Gymnarchus niloticus* Cuv.

THROUGH the kindness of Dr. K. R. S. Morris, Gold Coast, I received a living specimen of *Gymnarchus niloticus*, a fish which occurs in the rivers of West Africa and in the Nile. Observation of this fish in an aquarium has revealed two striking features: (i) a mode of locomotion through waves passing over the extended dorsal fin and executed forwards and backwards with equal ease; (ii) a marked ability of the fish to avoid obstacles while swimming backwards. The hind end and particularly the finner-like tail are known to contain tissues corresponding to an electric organ; it seemed of interest to consider whether this organ may enable the animal to detect objects in the vicinity of its body.

When a pair of electrodes, connected to an amplifier, was placed in the tank with the fish, an un-

From the evolutionary point of view, these observations may help to resolve Darwin's difficulty in explaining the development of electric organs through natural selection, although the gap between weak electric organs and motor endplates has yet to be bridged. *Gymnarchus* may be by no means unique in possessing such an electric signalling mechanism; suspicion rests particularly on the *Mormyridae* and *Gymnotidae*. Unfortunately, while the investigation was still in progress my *Gymnarchus* died, and it appears very difficult to replace this animal or to obtain any *Mormyridae* or *Gymnotidae*. I should be grateful if anyone who could suggest a possible source of supply would write to me.

*Note added in proof Since the above was written, this has been confirmed in *Mormyrops benderbenzi* and *Etmopterus granosus* for all essential features, though there is a marked difference in pulse shape and frequency.

H. W. LISSMANN

Department of Zoology,
Cambridge, England. (Cp. J. Mar. Biol. Assoc., 17, 415 (1930-31).)



Ultraviolet record of continuous signals emitted by *Gymnarchus niloticus*. The temperature of the water was 21°C. Time marker at 0-11 and 0-14 sec.

interrupted stream of electrical pulses could be picked up. Under constant conditions of temperature these signals are emitted with surprising regularity, both in intensity and frequency (see record reproduced herewith). Within the range of 21°-31-35°C., the frequency varies between 258 and 318 pulses per second, with a maximum at 28°C. These pulses do not appear to be dependent on the state of activity of the animal; they remain unchanged whether the fish is swimming or completely at rest. When the electrodes are close to the fish, maximal intensity is obtained by aligning them parallel to the long axis of the animal and placing them near the tail. If the electrodes are then rotated, the size of the recorded impulses will be seen to decrease until, after a turn of 90° (when the connecting line passes through the base of the tail), they are no longer registered. Deflexion from this position either cranially or caudally reverses the polarity to positive or negative respectively. With the electrodes 8 cm. apart and 1 cm. long, maximal values for a fish measuring 28 cm. amounted to about 30 mV.; at a distance of 100 cm. in Cambridge tap water, signals of approximately 30 μ V. were observed.

Details of this investigation will be given elsewhere, but it may be pointed out that *Gymnarchus* obviously appreciates any changes in the electric field which it sets up. The easiest way to demonstrate this is by dipping successively the two ends of a 'U'-shaped copper wire into the water near the fish. Characteristic escape reactions are then observed, which do not appear if the wire is replaced by non-conducting material. It has also been shown that if, by means of a beat frequency oscillator, electrical pulses comparable in intensity and frequency to those emitted by the fish are applied to the water, very marked responses are elicited. Similarly, if the fish's own pulses are fed back into the water some distance away from the animal, the fish is able to locate the source of stimulation and attacks the stimulating electrodes. Reznart's finding that the lateral line of other fish is responsible for the lower limits of perception of electric current is of interest in this connexion.

[156]

ON THE FUNCTION AND EVOLUTION OF ELECTRIC ORGANS IN FISH

By H. W. LISSMANN

Department of Zoology, Cambridge

(With Plates 5 and 6)

(Received 2 October 1957)

I. INTRODUCTION

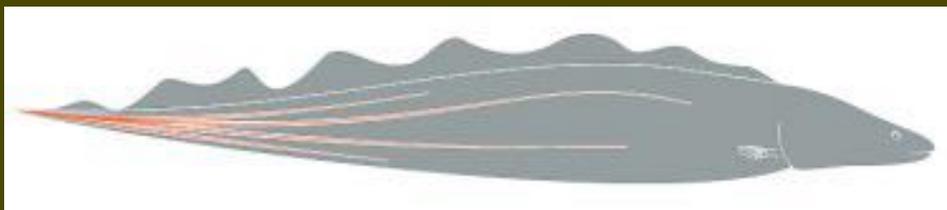
The inadequacy of functional and evolutionary theories of electric organs in fish has been apparent for a long time. Fish are the only class in the whole animal kingdom known to possess specific electric organs. This fact appears noteworthy because (i) the material from which these organs are derived, muscular tissue, is commonly present in other groups of animals; (ii) in fish these organs must have evolved several times independently. This latter conclusion is based first on the occurrence of electric organs in widely unrelated families, and secondly on the fact that electric organs are developed from different parts of the body.

Although it is frequently stated that electric organs are remarkable adaptations, e.g. in having the electric elements suitably arranged in parallel or in series to conform to the conductivity of either fresh or sea water, very little has been known until recently of the biological significance of these organs—apart from a subjectively experienced defensive action and a surmized offensive role. This is probably the main reason why the problem of their evolutionary history, clearly stated by Darwin (1872), still awaits a satisfactory answer. Dahlgren (1910), after a detailed examination of 'the origin of the electricity tissues in fishes', comes to the conclusion 'that the impulse to evolve this tissue is a real inner stimulus working independently of outer conditions... The evolution of these structures was most probably not based upon a basis of natural selection.'

It has been customary to distinguish between strong electric organs and pseudo or weak electric organs. Most workers in recent years have been concerned with physiological aspects of electric tissue, and have availed themselves mainly of *Torpedo* and *Electrophorus*, both fish giving off strong electric discharges. It appears that an investigation of the weak electric fishes is more likely to reveal possible evolutionary starting points. Apart from the fact, established towards the end of last century, that the weak electric organs are capable of giving off weak electric discharges (Babuchin, 1877; Sanderson & Gotch, 1888; Fritsch, 1891) very little new information has come to light, and the functional significance and evolutionary history of the weak electric organs have remained obscure. Suggestions, which have been put forward in the past, about the role and mode of action of weak electric organs appear implausible; e.g. that weak electric fish, feeding on insect larvae, worms and crustacea may be able to stun their small prey before swallowing



Ганс Лиссманн зарегистрировал разряды от представителей клюворылообразных и гимнотобразных



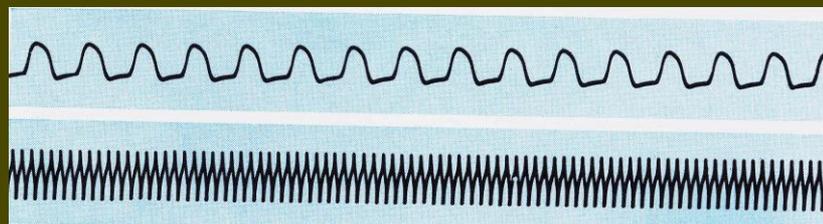
Gymnarchus niloticus



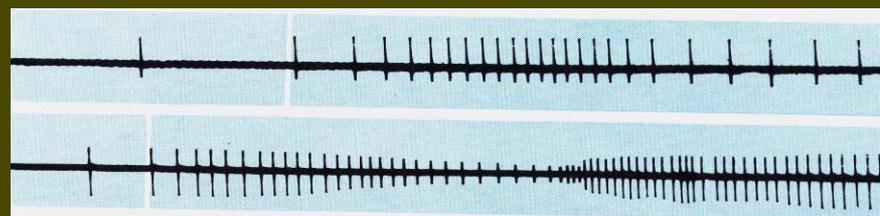
Apteronotus albifrons



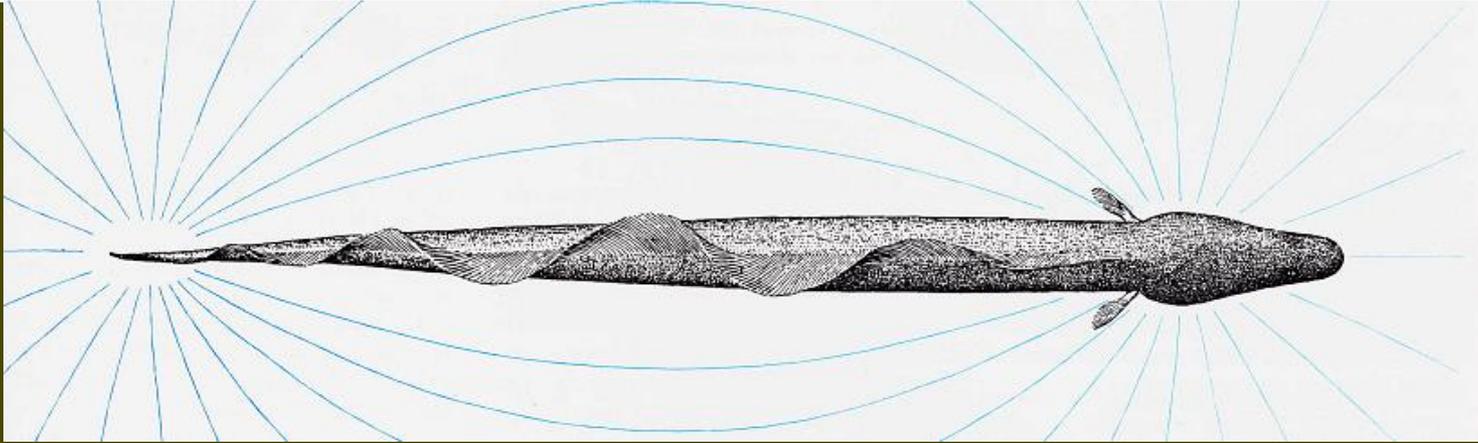
Gnathonemus petersii



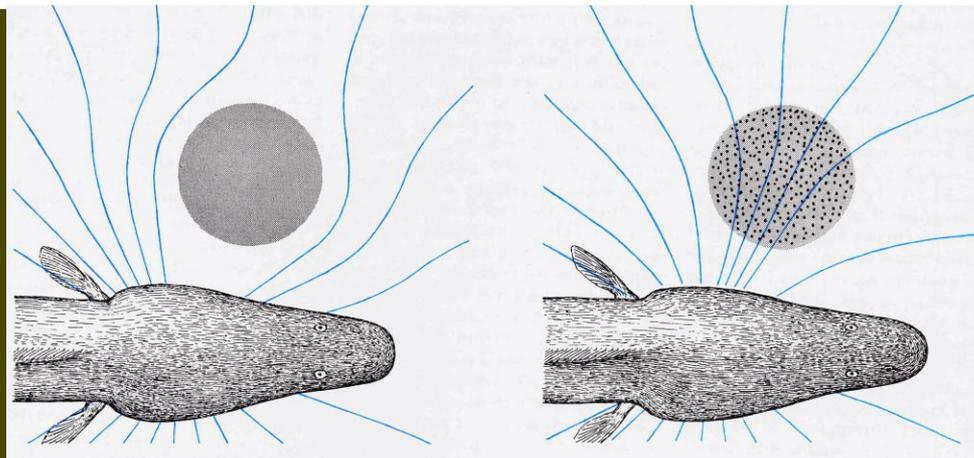
Ко времени Лиссманна у человечества уже появилось множество искусственных электрических органов и мы представляем какую пользу можно ждать от сигналов, похожих на синусоиду, и импульсов стабильной формы.



«Представляется важным рассматривать электрические органы, не как органы интересные сам по себе, а как на часть общей организации рыбы, играющей роль в ее взаимодействии с окружающим миром»

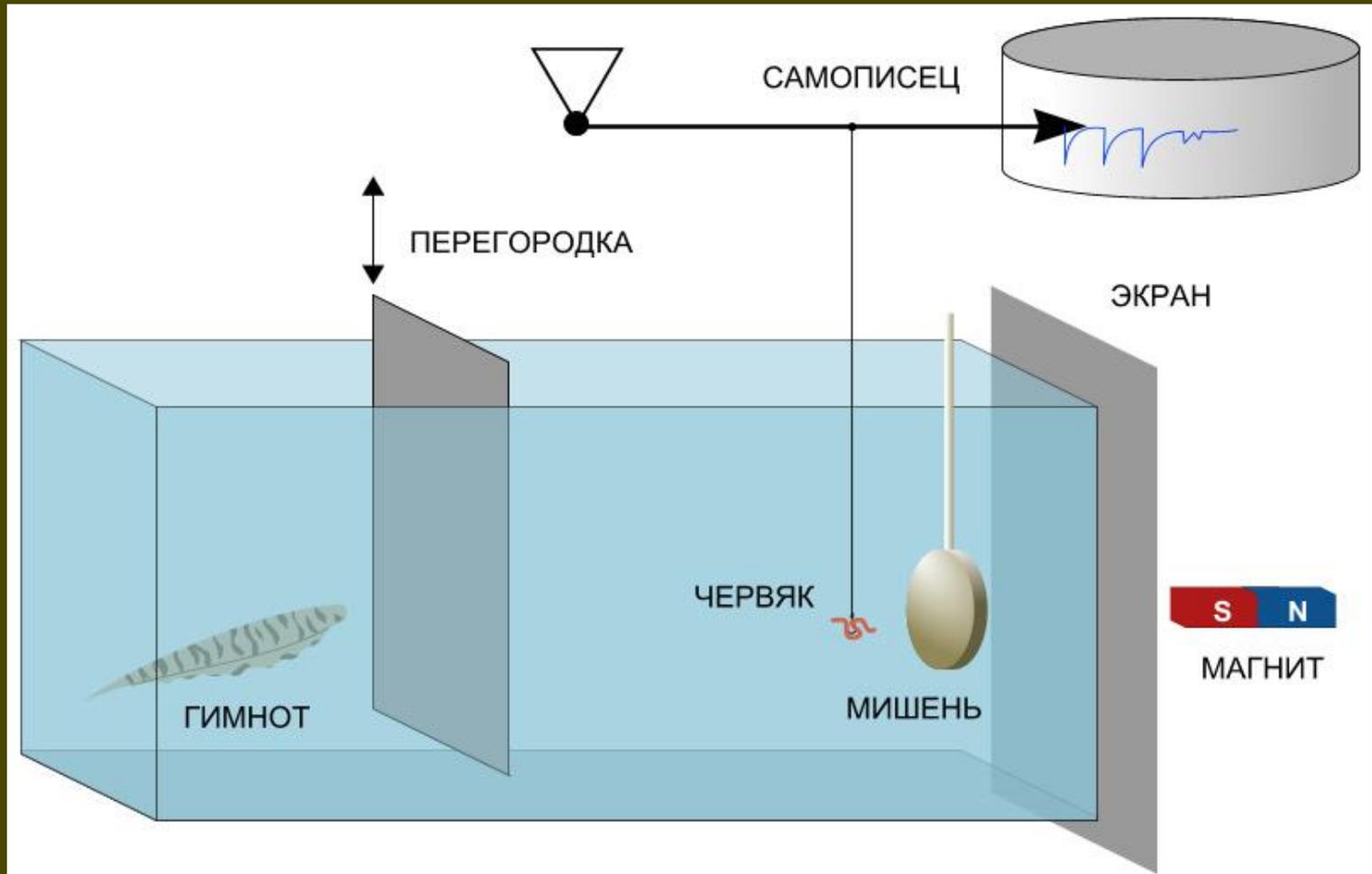


Принцип электролокации: В однородной водной среде рыба создает поле, напоминающее поле электрического диполя. Любой объект, электропроводность которого отличается от электропроводности воды будет отклонять линии поля и, находясь в воде, искажать первоначальную конфигурацию поля. Предполагается, что рыба способна чувствовать это искажение поля



Доказательства Лиссманна

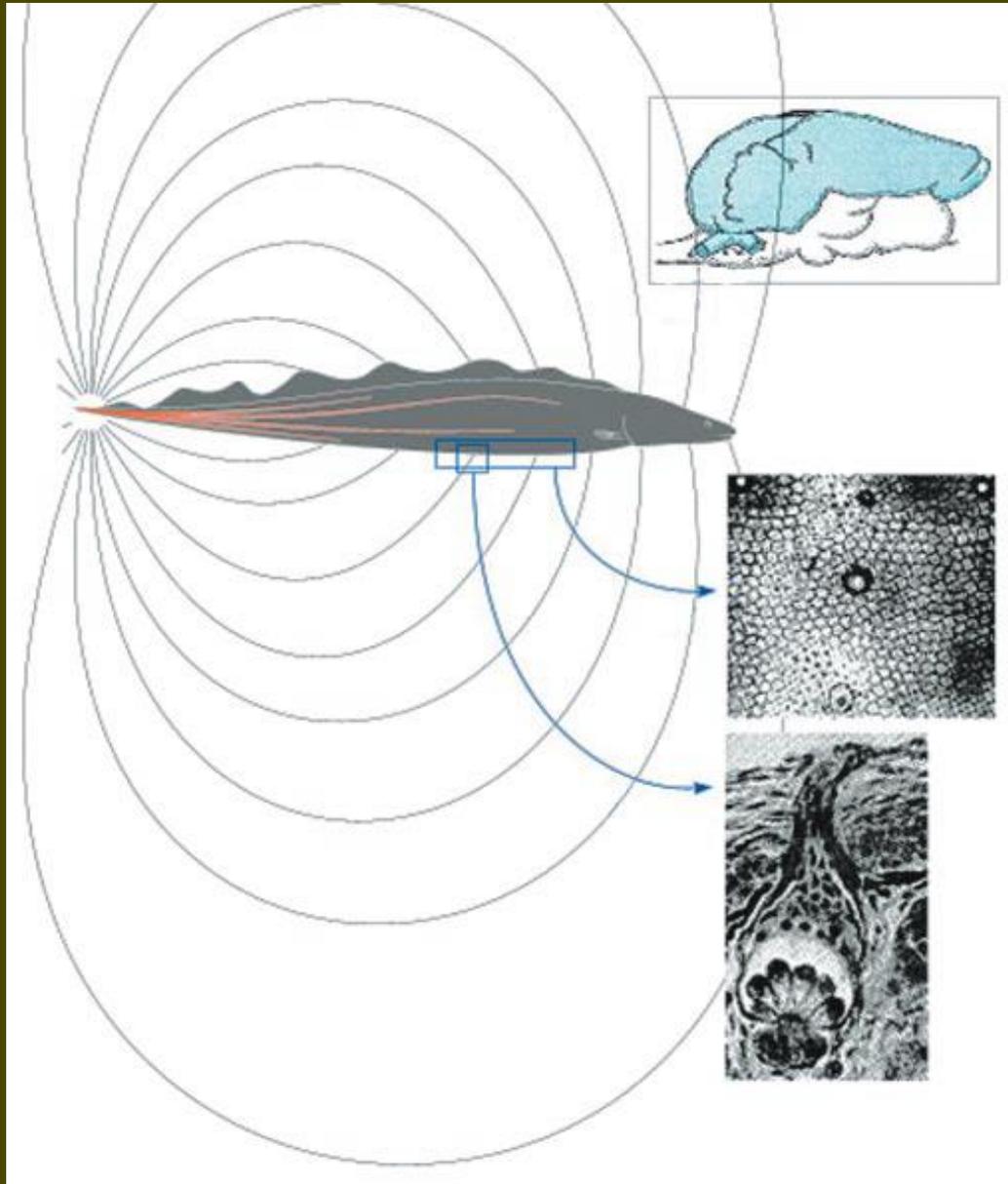
Условнорефлекторные эксперименты с *Gymnarchus niloticus* и *Gymnotus carapo* показали, что эти рыбы могут обнаруживать присутствие стационарного магнита и они могут отличать проводники от изоляторов.



Доказательство коммуникационной функции

- Для проверки социальной роли электрических разрядов в Африке был выполнен следующий эксперимент: аквариум был разделен на две половины деревянной рамкой, на которую с двух сторон была натянута ткань, так что расстояние между слоями ткани составляли около 2 см. Рамка была заполнена парафином, чтобы ткань пропускала только электрические стимулы, но не зрительные. Один клюворыл (*Gnathonemus senegalensis*) был посажен в одну половину аквариума и выдерживался в течение двух суток, затем во вторую половину аквариума была посажена другая рыба, того же вида. Обе рыбы спокойно отдыхали на дне, а регистрация ритмов в каждой половине аквариума показывала стабильные и медленные ритмы разрядов. Если до одной особи мягко дотрагивались стеклянной палочкой, то ее частота резко возрастала и тут же соответственно менялась частота разрядов особи, находящейся в другой половине аквариума. При удалении одной из рыб любые манипуляции со стеклянной палочкой в этой половине аквариума не вызывали никакого воздействия на частоту разрядов рыбы, находящейся в другой половине.

Организация слабоэлектрической рыбы по Лиссманну

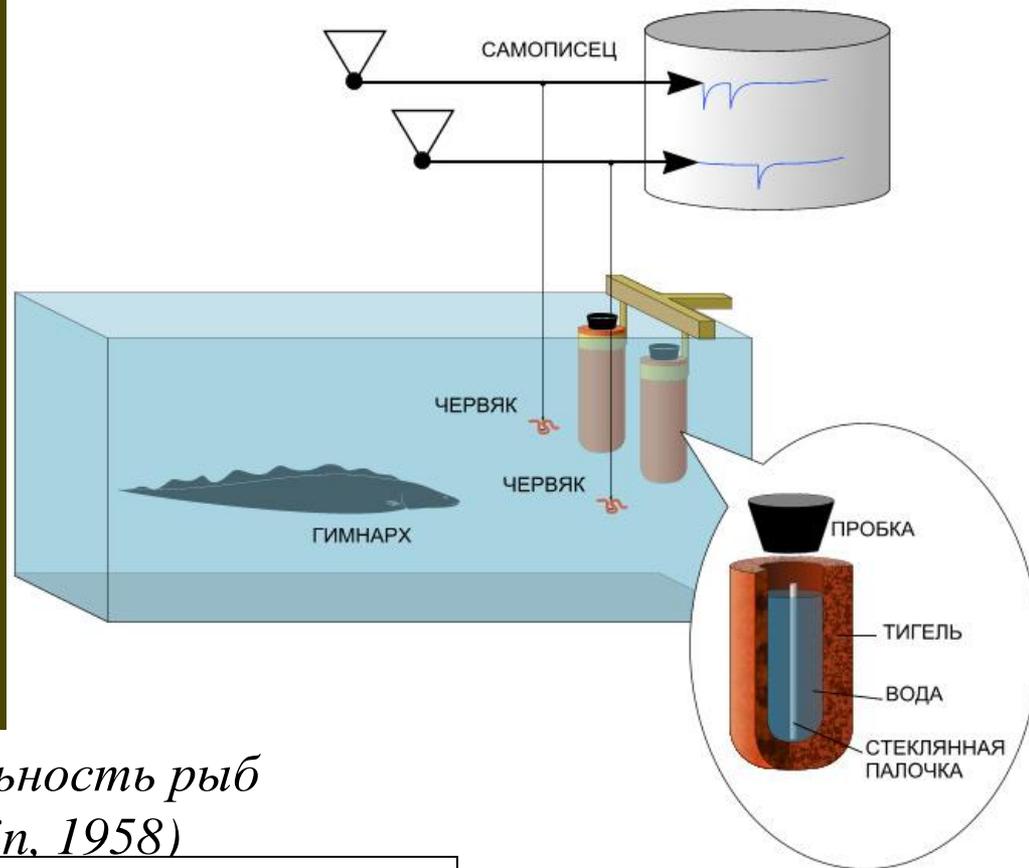


«Представляется, что первой значимой особенностью в процессе эволюции электрических органов было приобретение рецепторов, чувствительных к электрическим стимулам. На ранних стадиях эта чувствительность могла быть случайной, позже дополнительной и в конце – основной функцией таких сенсорных органов.»

Lissmann, 1958

Количественные оценки электрочувствительности

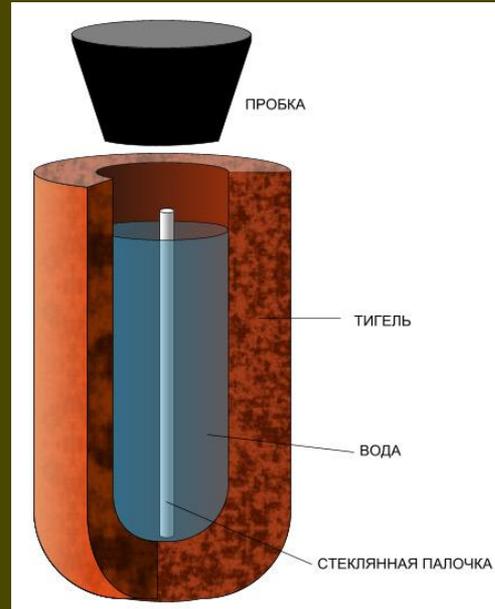
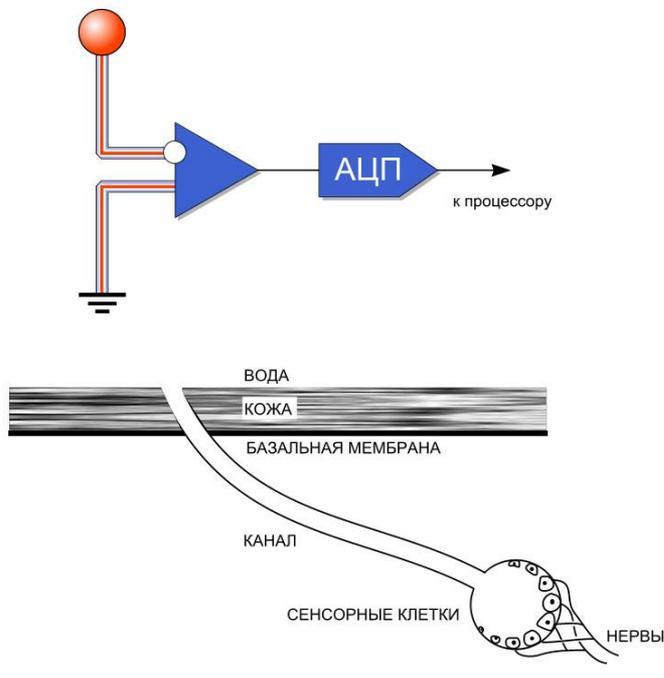
«Мы обнаружили, что *Gymnarchus* мог отвечать на стимулы 0.15 мкВ/см»
(Lissmann, Machin, 1958)



Пороговая электрочувствительность рыб (из статьи Lissmann, Machin, 1958)

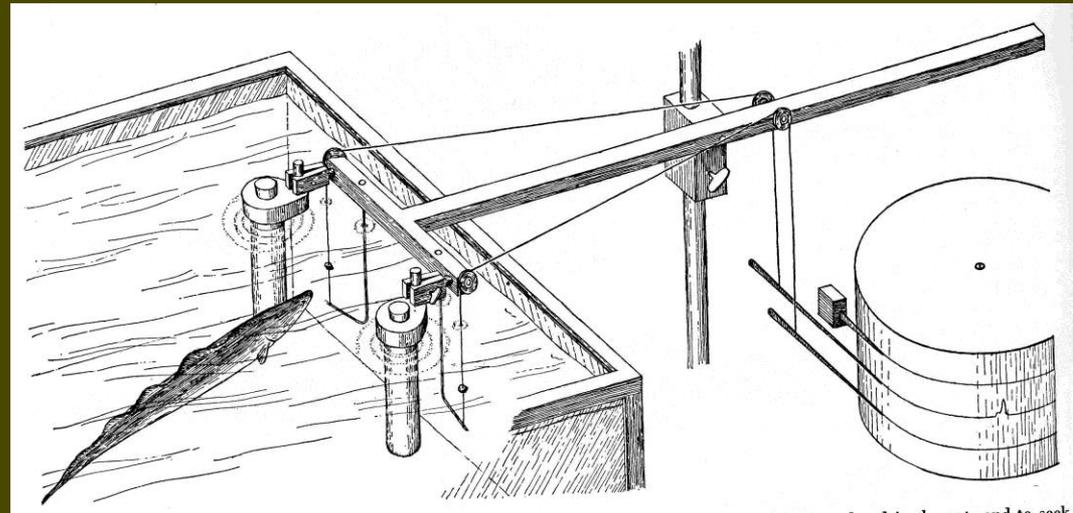
Вид рыбы	Плотность тока ($\mu\text{A}/\text{cm}^2$)	Ссылки
<i>Phoxinus phoxinus</i>		
<i>Cyprinus carpio</i>	10	Scheminzki (1931)
<i>C. auratus</i>	60	Adler (1932)
<i>Parasilurus asotus</i>	16	Regnart (1931)
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	8	Abe (1935)
<i>Gymnarchus niloticus</i>	110	Johnson (личное сообщение)
	$2 \cdot 10^{-5}$	<u>Lissman, Machin, 1958</u>

Механизм и физические пределы электрорецепции



We have found that *Gymnarchus* can respond to a continuous direct-current electric stimulus of about .15 microvolt per centimeter, a value that agrees reasonably well with the calculated sensitivity required to recognize a glass rod two millimeters in diameter. This means that an individual sense organ should be able to convey information about a current change as small as .003 micromicroampere. Extended over the integration time of 25 milliseconds, this tiny current corresponds to a movement of some 1,000 univalent, or singly charged, ions.

Lissmann, 1974

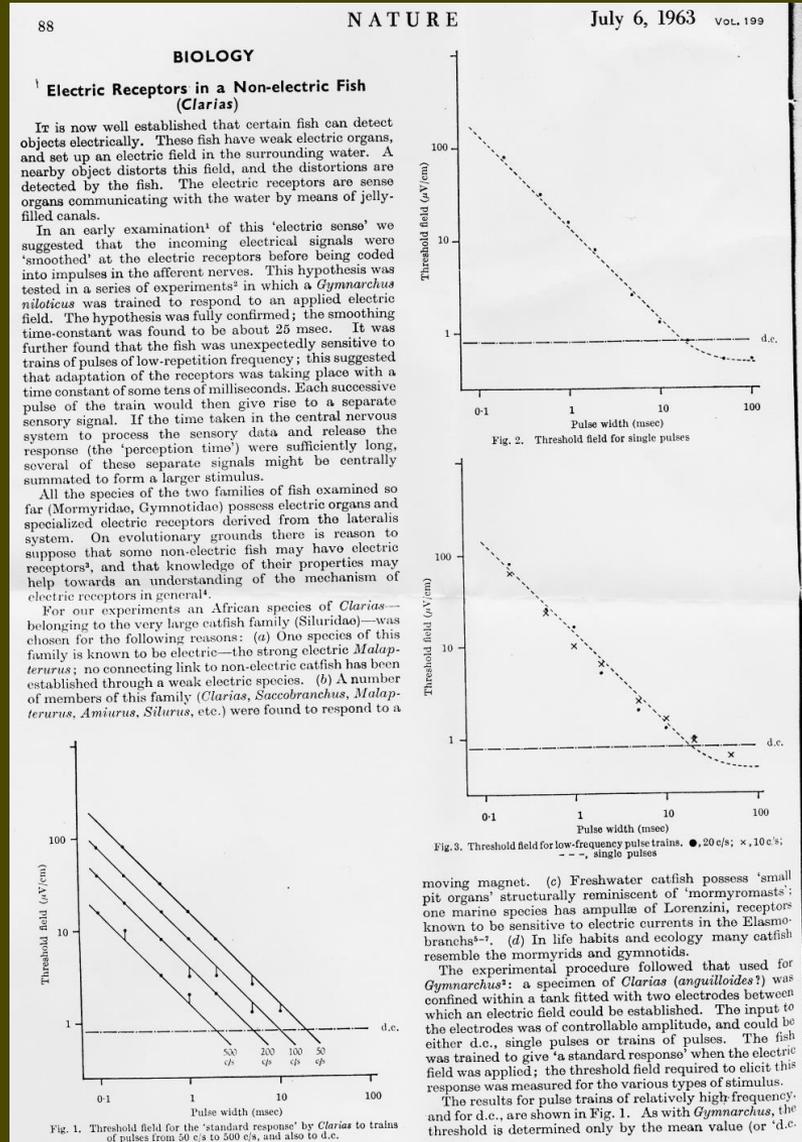


«Представляется, что более тщательное исследование сомов будет плодотворным, поскольку пока не обнаружено переходных форм между сильноэлектрическим сомом и остальными сомами – ситуация напоминающая недавнюю ситуацию с гимнотидами» (Лиссманн, 1958)

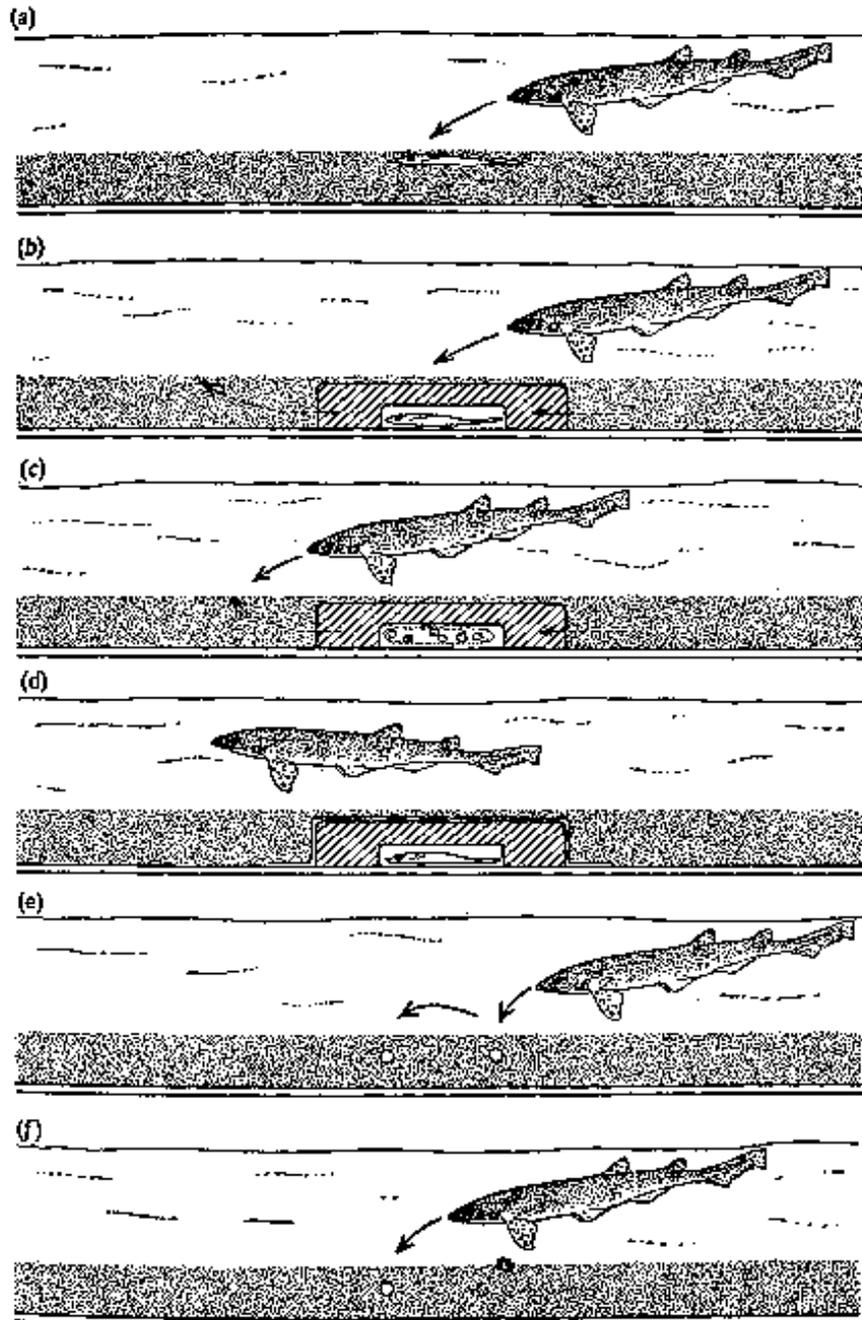
В 1963 г. Лиссманн и Мэйчин доказали, что клариевые сомы имеют электрорецепторы и что они лучше всего воспринимают стимулы длительностью 25 мс и выше.

В названии их публикации в Nature подчеркивается, что клариевые сомы - НЕэлектрические рыбы.

«Электрические рецепторы у неэлектрической рыбы» Lissmann, Machin, 1963



Пассивная электрорецепция у акул



J. Exp. Biol. (1971), 55, 371-383
With 2 text-figures
Printed in Great Britain

371

THE ELECTRIC SENSE OF SHARKS AND RAYS

By A. J. KALMIJN

Laboratory of Comparative Physiology, University of Utrecht, The Netherlands
Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California*

(Received 18 March 1971)

INTRODUCTION

In 1917 Parker and van Heusen published their historic paper on the behavioural responses of the catfish, *Amiurus nebulosus*, to metallic and non-metallic rods. They found a blindfolded *Amiurus* to be remarkably sensitive to metallic rods, regularly responding to them even at a distance of some centimetres, whereas a glass rod did not elicit a reaction until it actually touched the skin of the animal. When much of the metal was exposed to the water, the fish swam away from it; when little was exposed, the fish turned towards the rod and often nibbled it. In a series of simple but convincing experiments Parker and van Heusen demonstrated that these responses were due to the galvanic currents generated at the interface between metal and aquarium water. The same responses could be obtained by sending a weak direct current into the water via two electrodes, kept 2 cm apart. In this case approach and nibbling were called forth by a current of a little less than $1 \mu\text{A}$ or more.

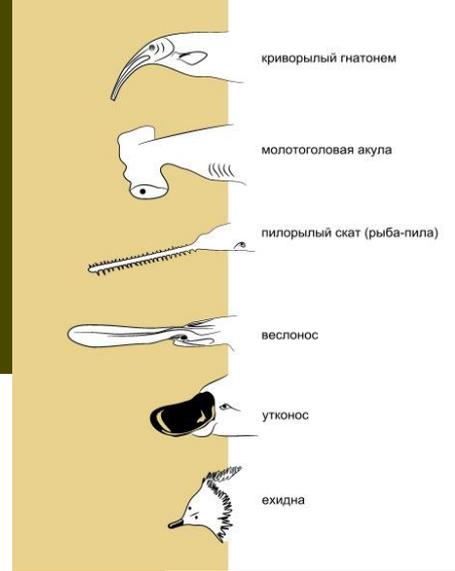
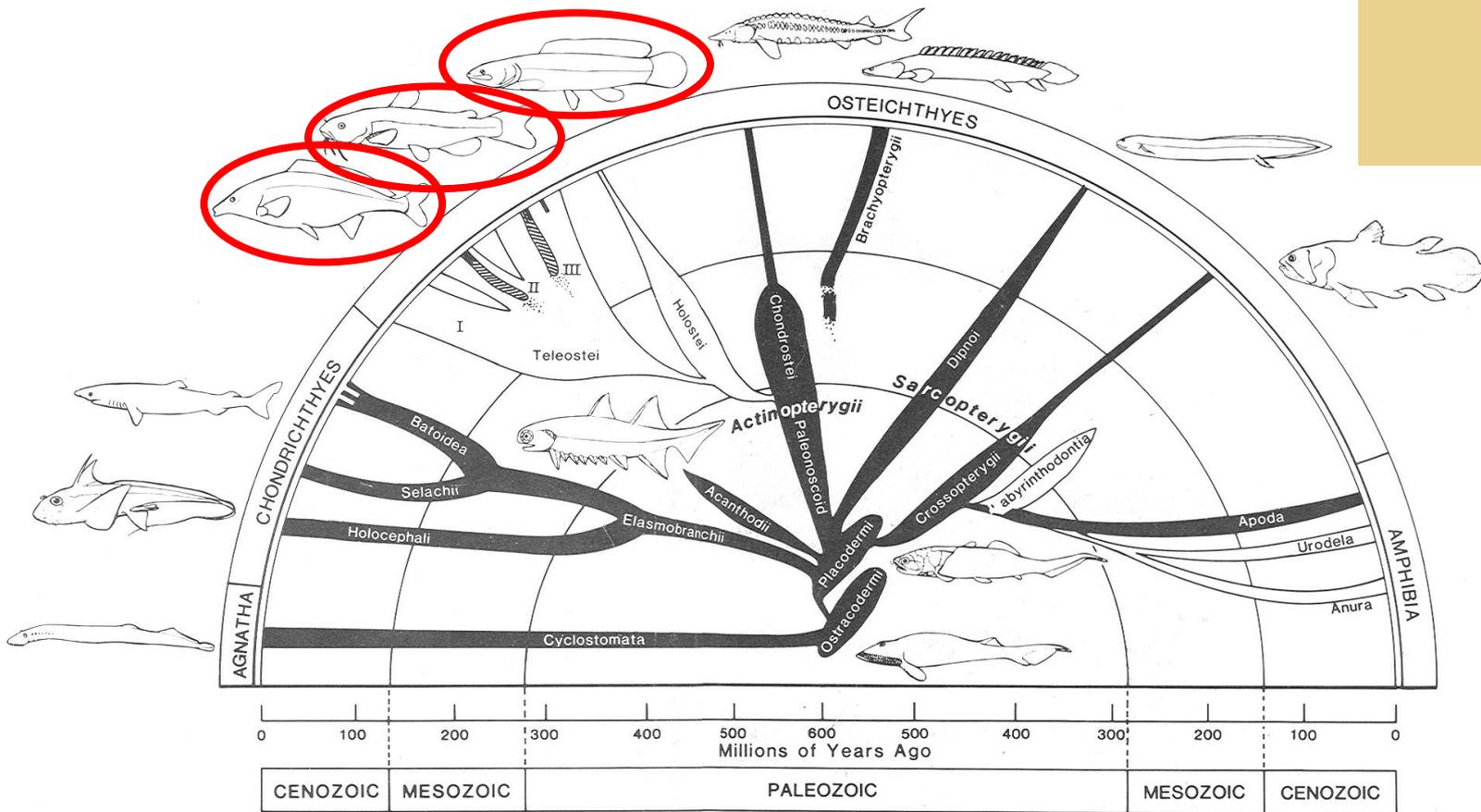
Parker and van Heusen did not realize the significance of their results, but in fact they were studying the electrosensitivity of fishes that have – as we now know – distinct electroreceptors. Curiously enough, the electroreceptors of *Amiurus* were not identified experimentally and investigated electrophysiologically until very recently (Dijkgraaf, 1968; Roth, 1968, 1969). Even now, we can only speculate about the biological meaning of the electrosensitivity of the catfish.

Long after the work of Parker and van Heusen, in the year 1951, a new impetus to the study of the electrosensitivity was given by Lissmann. He examined the electric discharges that *Gymnarchus niloticus* and other weakly electric fish almost continuously emit, and proposed the theory that they play an essential role in an electrosensory mechanism for object location. These fish would be able to detect a nearby object of an electrical conductivity different from that of the surrounding water by appreciating the distortion it causes to their electric field. Later on, Lissmann proved *Gymnarchus* to be indeed very sensitive to purely electrical stimuli as implied by his theory, and also showed the fish to be able to discriminate between objects of only slightly different conductivity (Lissmann, 1958; Lissmann & Machin, 1958).

Lissmann tentatively regarded the weakly electric fish as evolved from a pre-electric fish without electric organs but already sensitive to electric fields. He suggested that at this early stage the electrosensitivity might have been used to detect muscular potentials of prey, predators, members of the same species, and of the animal itself. Today,

* Present address: Department of Neurosciences, School of Medicine, University of California, San Diego, La Jolla, California 92037.

Акула обнаруживает зарытую в песок камбалу по её полям дыхания. Если вместо камбалы в песок зарыть электрический диполь и на него подать потенциалы, имитирующие дыхание камбалы, то акула атакует диполь.
(Kalmijn, 1971)

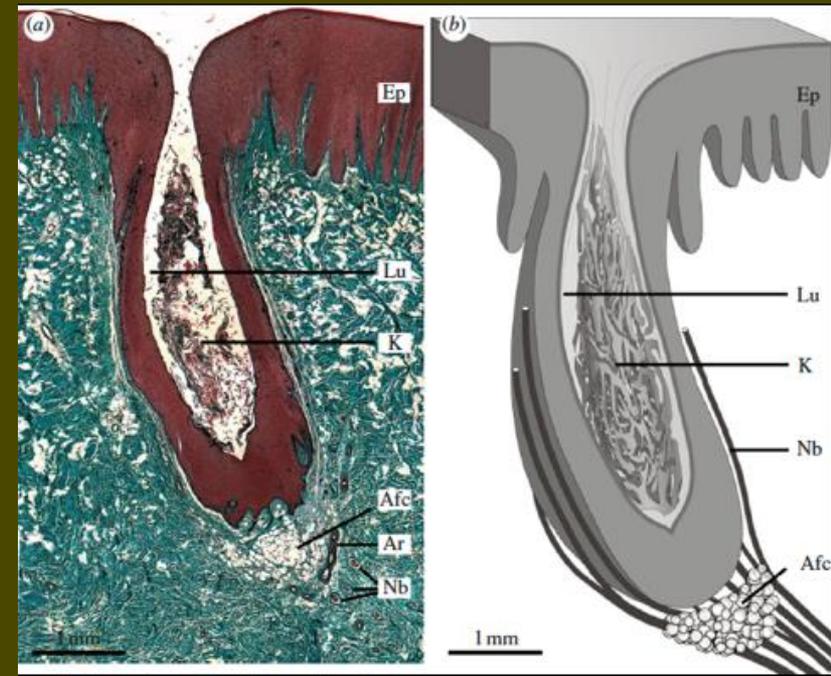
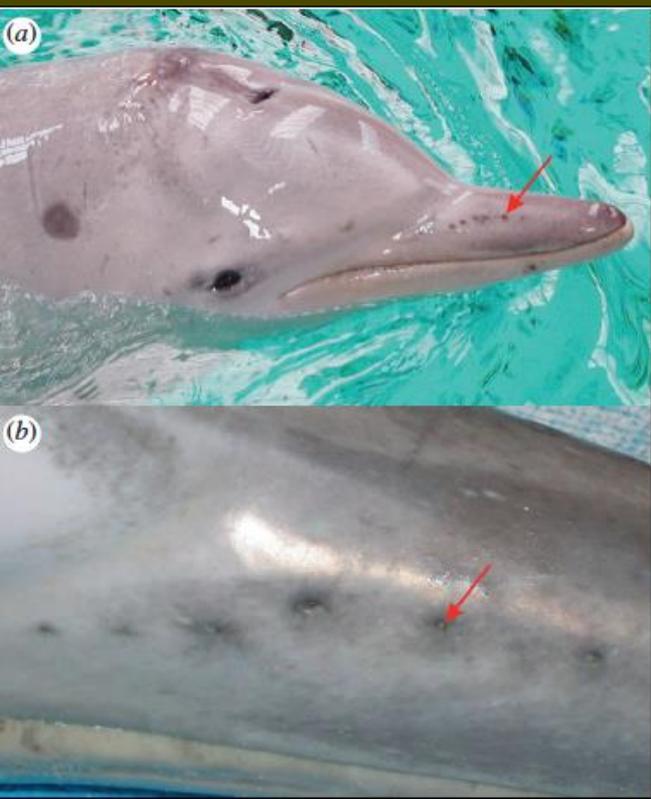


Современные представления о филогенетических связях животных, имеющих электрорецепцию

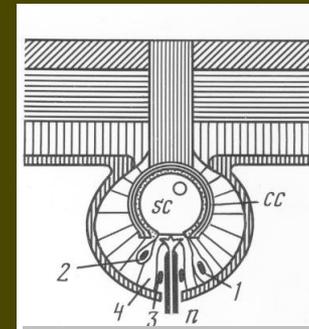
Electroreception in the Guiana dolphin (*Sotalia guianensis*)

Nicole U. Czech-Damal¹, Alexander Liebschner², Lars Miersch³, Gertrud Klauer⁴,
Frederike D. Hanke³, Christopher Marshall⁵, Guido Dehnhardt³ and Wolf Hanke^{3,*}

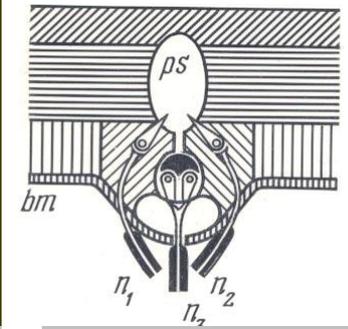
Psychophysical experiments with a male Guiana dolphin determined a sensory detection threshold for weak electric fields of $4.6 \mu\text{V cm}^{-1}$, which is comparable to the sensitivity of electroreceptors in platypuses.



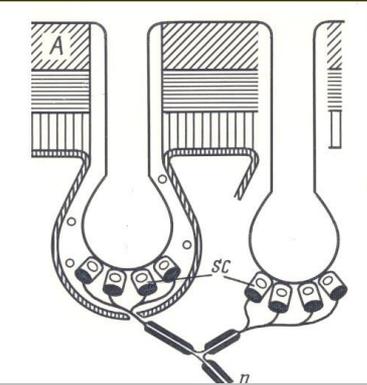
Модель К. Белла разделения задач при обработке электросенсорной информации у клюворылообразных (публикации 1980-х гг)



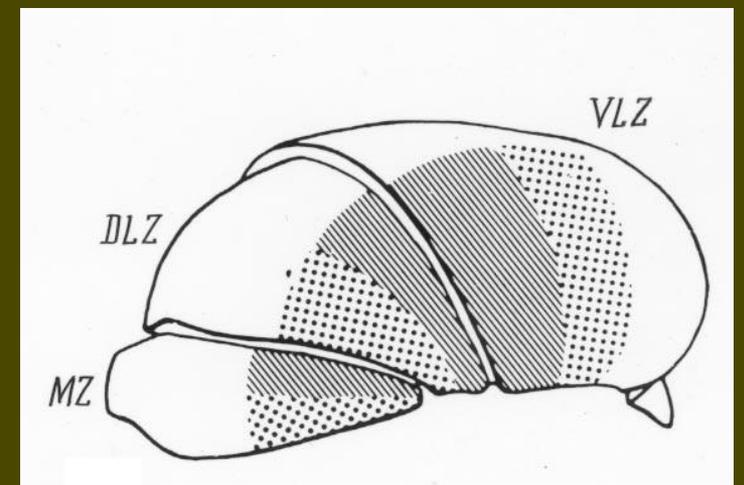
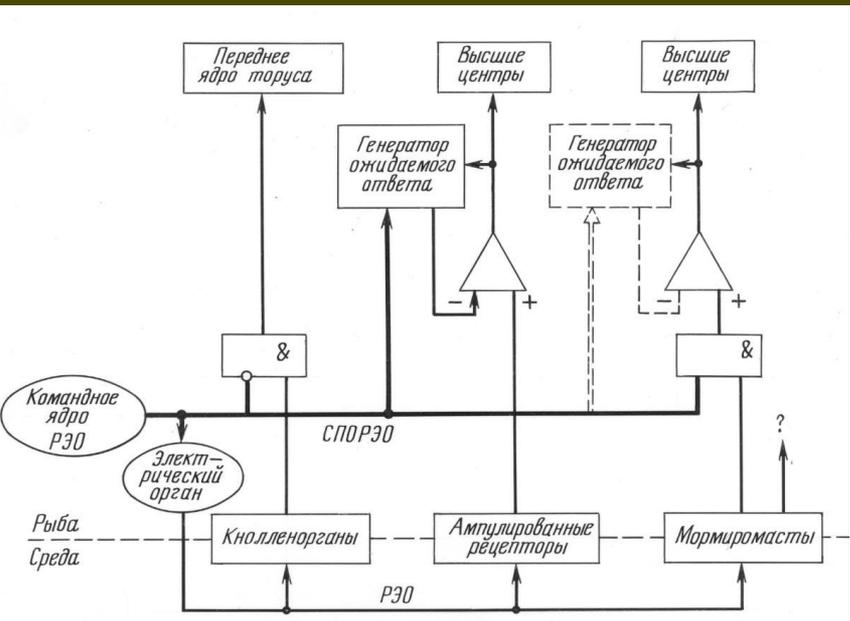
Кнолленорганы



Мормиромасты

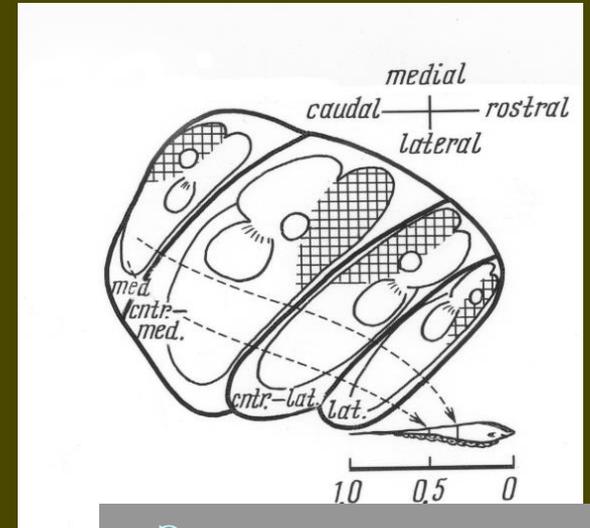
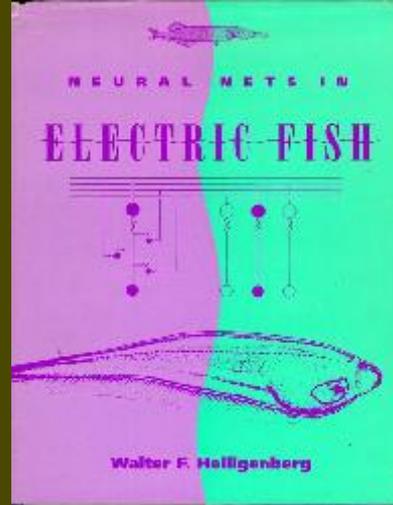
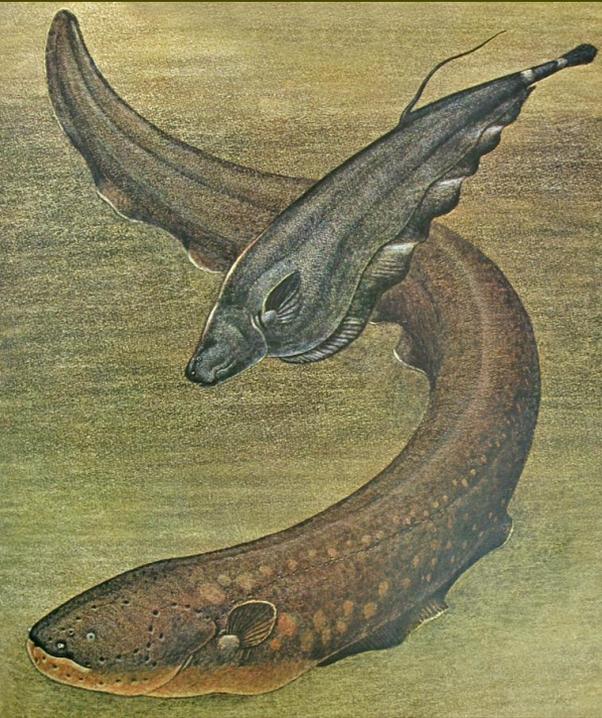


Ампулярные рецепторы

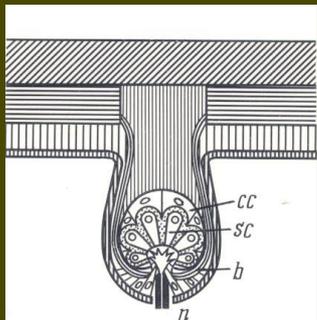


Электросенсорная доля боковой линии мормирид

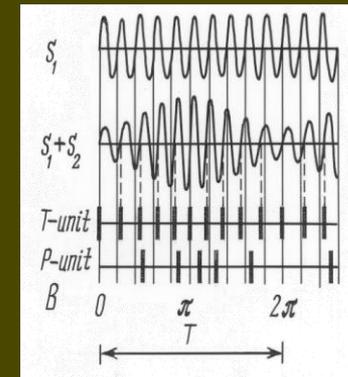
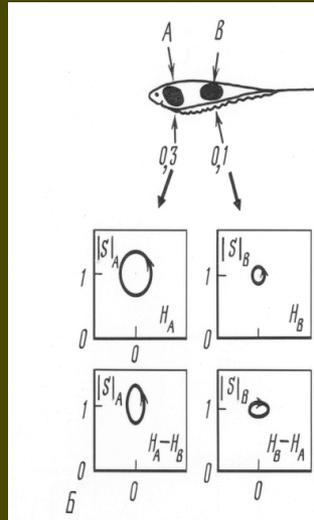
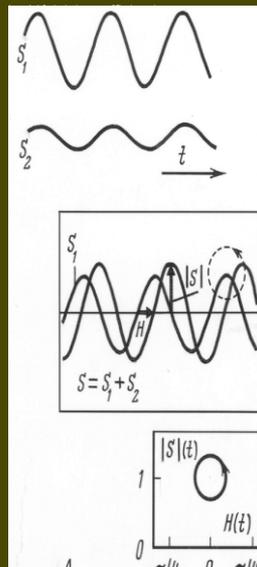
Модель Вальтера Хейлигенберга, объясняющая механизм обработки сигналов и избегания помехи у представителя гимнотобразных *Eigenmannia virescens* (публикации 1980-х гг)



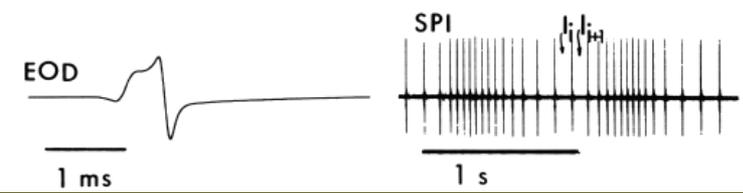
Электросенсорная доля боковой линии гимнотид



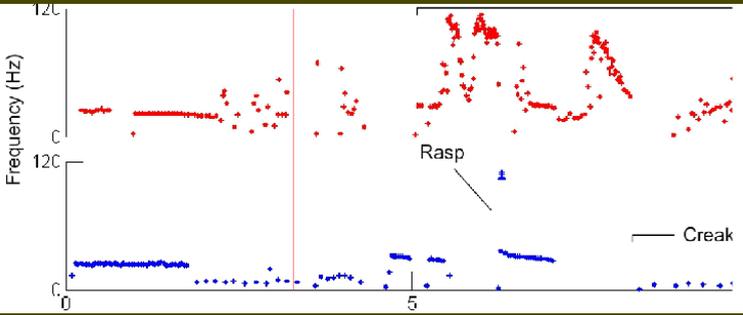
Бугорковые рецепторы гимнотобразных



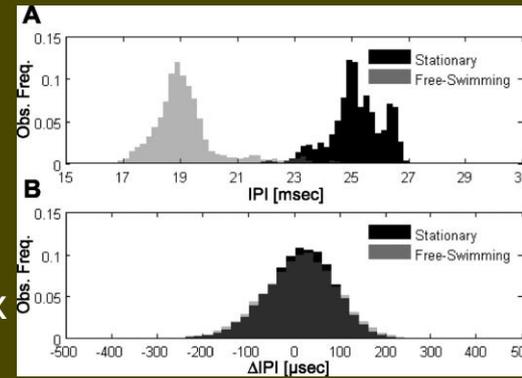
Изменения амплитуды и фазы сигналов во время реакции избегания помехи



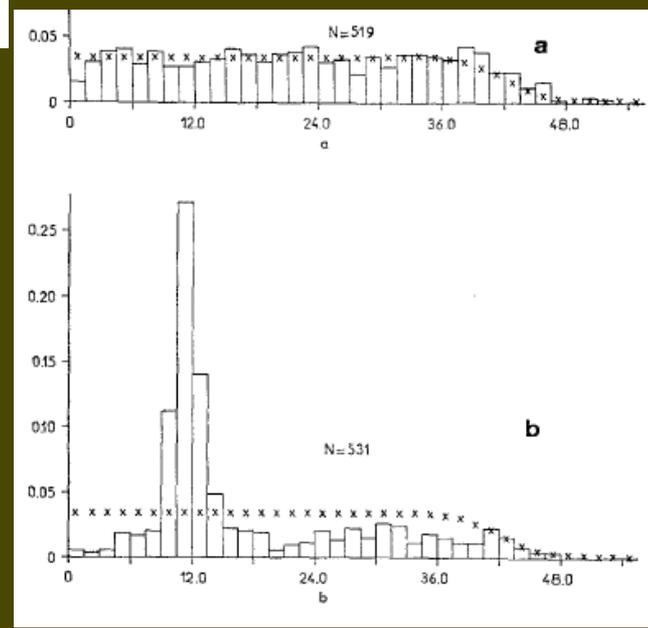
Последовательность разрядов мормирид (Carl Hopkins)



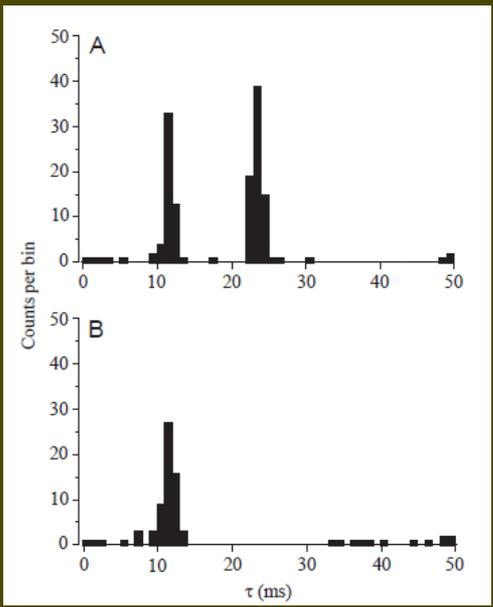
Гистограммы интервалов между разрядами.
Эхо-ответ у мормирид как способ избегания помех от чужих разрядов



Гистограммы интервалов между разрядами

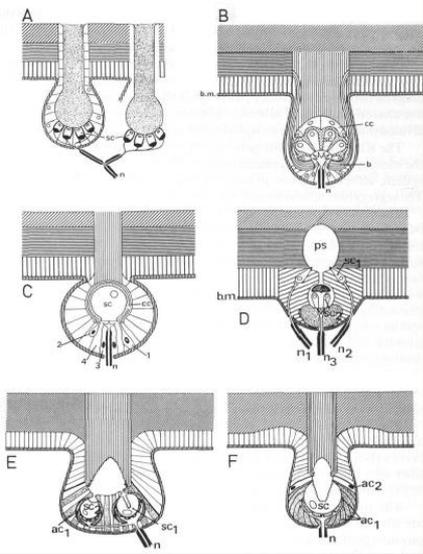


Пост-стимульные гистограммы интервалов между разрядами (B/Kramer, 1974)



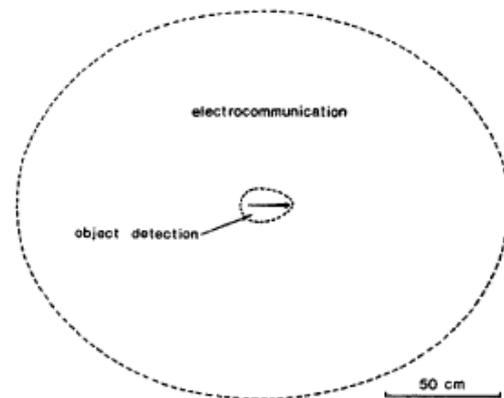
COUNT AND SPARK? THE ECHO RESPONSE OF THE WEAKLY ELECTRIC FISH *GNATHONEMUS PETERSII* TO SERIES OF PULSES

STEFAN SCHUSTER*

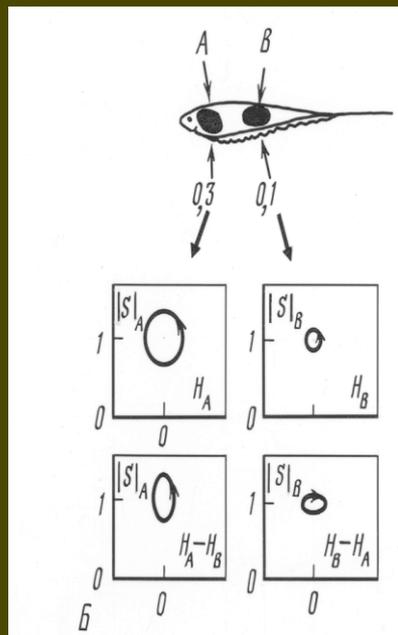


Типы электрорецепторов

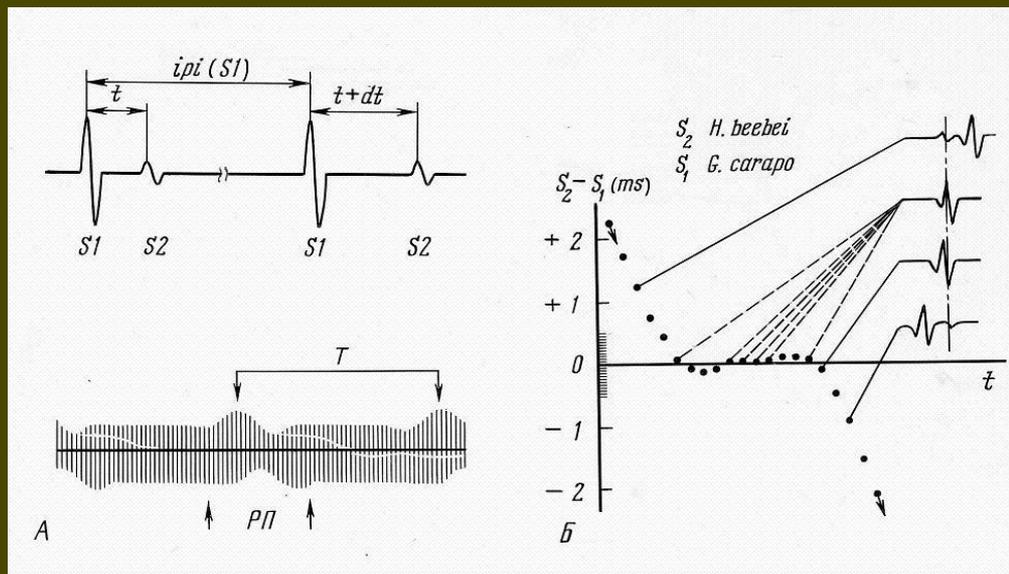
Fig. 2.24. The range of electrocommunication as compared with that of active electrolocation in a 18.6-cm *Eigenmannia* in $2 \text{ k}\Omega \cdot \text{cm}$ water (or $500 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$). The range of electrocommunication is inferred from field measurements and sensitivity data; that of electrolocation is the threshold distance for a 2-mm plexiglass rod (Knudsen 1975)



Зависимость возможностей электровосприятия от времени и расстояния, амплитудо-фазовый образ



Восприятие разности частот у *Eigenmannia* (W.Heiligenberg, 1986)



К пояснению гипотезы Уэстби о механизме распознавания формы РЭО пульсирующими гимнотидами (по: Westby, 1987. P.194,195)
T - период биений; **РП** - район перекрытия разрядов;

Выбор самца самкой мормирид

Electrifying love: electric fish use species-specific discharge for mate recognition

Philline G. D. Feulner^{1,2,*}, Martin Plath^{1,3},
Jacob Engelmann⁴, Frank Kirschbaum^{5,6}
and Ralph Tiedemann¹

¹Institute of Biochemistry and Biology, University of Potsdam, 14476 Potsdam, Germany
²Department of Animal and Plant Science, University of Sheffield, Sheffield S10 2TN, UK
³Department of Zoology, University of Oklahoma, Norman, OK 73019, USA
⁴Institute of Zoology, University of Bonn, 53115 Bonn, Germany
⁵Institute of Animal Sciences, Humboldt-University Berlin, 10115 Berlin, Germany
⁶Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries, 12587 Berlin, Germany
*Author for correspondence (p.feulner@biodid.ac.uk).

Mate choice is mediated by a range of sensory cues, and assortative mating based on these cues can drive reproductive isolation among diverging populations. A specific feature of mormyrid fish, the electric organ discharge (EOD), is used for electrolocation and intraspecific communication. We hypothesized that the EOD also facilitates assortative mating and ultimately promotes prezygotic reproductive isolation in African weakly electric fishes. Our behavioural experiments using live males as well as EOD playback demonstrated that female mate recognition is influenced by EOD signals and that females are attracted to EOD characteristics of conspecific males. The dual function of the EOD for both foraging and social communication (including mate recognition leading to assortative mating) underlines the importance of electric signal differentiation for the divergence of African weakly electric fishes. Thus, the EOD provides an intriguing mechanism promoting trophic divergence and reproductive isolation between two closely related *Campylomormyrus* species occurring in sympatry in the lower Congo rapids.

Keywords: assortative mating; *Campylomormyrus*; electric organ discharge; ecological speciation; weakly electric fish (mormyridae)

1. INTRODUCTION

A variety of different sensory cues are known to play a key role in mate choice (Jiggins *et al.* 2001; Kingston & Rossiter 2004; Brille *et al.* 2006; Boul *et al.* 2007). These cues can drive reproductive isolation between diverging populations by facilitating assortative mating. Here, we report a case of female mate recognition (assortment) based on species-specific electrical signals in weakly electric fishes (genus *Campylomormyrus*) from

Electronic supplementary material is available at <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2008.0566> or via <http://journals.royalsocietypublishing.org>.

the Congo River. Using their electric organ discharge (EOD), mormyrid fishes sense objects by active electrolocation (Lissmann & Machin 1958; von der Emde 1999). Beside this, the EOD signal plays an essential role in social communication (for reviews, see Moller 1995; Bullock *et al.* 2005; Ladich *et al.* 2006). Based on multilocus genetic analyses, we have demonstrated that EOD types are indicative for evolutionary divergence between *Campylomormyrus* species of the lower Congo (Feulner *et al.* 2006). The high diversity of sympatrically occurring species is reflected in the vast variety of EOD signals in this genus.

We hypothesized that the EOD is used in mate recognition and that female preference for EOD signals of conspecific males facilitates assortative mating, thereby ultimately providing a prezygotic isolation mechanism. This study focused on *Campylomormyrus compressirostris* and related species. We predicted a preference of female *C. compressirostris* for conspecific males and their EODs over closely related, sympatric *Campylomormyrus rhynchophorus* males, which exhibit a much longer EOD (figure 1a,b), but no discrimination between conspecifics and the distantly related *Campylomormyrus tamandua*, whose EOD is more similar to conspecific males. We tested this hypothesis by assessing female preferences for conspecific males in comparison to the two different male types. To examine the specific role of the EOD for female discrimination, we replaced males by playback signals.

2. MATERIAL AND METHODS

(a) Phylogenetic analysis

Bayesian phylogenetic inference was performed on a combined dataset of the mitochondrial cytochrome *b* and the nuclear ribosomal *S7* gene (1999 bp) (Feulner *et al.* 2006). A tree of previously examined species (Feulner *et al.* 2007) was expanded by several new specimens used in the behavioural experiment (GenBank accession numbers EU664340–EU664374). In total, 49 individuals were examined.

(b) EOD analysis

EOD divergence among species was examined by principal component analysis (PCA) of 10 EOD characteristics. The following EOD characteristics were measured for a total number of 46 specimens (*C. compressirostris*: 6 males, 16 females, 2 unsexed specimens; *C. tamandua*: 6 males, 11 females; *C. rhynchophorus*: five males) using a custom-made programme: duration and relative amplitude of the two main phases (maximum and minimum) and the optional pre and post phase (before or after the main positive and negative phase, not exhibited by all species), and amplitude and frequency of the peak of the Fast Fourier Transformation (FFT). The amplitude of the phases was evaluated relative to the peak-to-peak amplitude. The first and last 2 per cent deviation from the peak-to-peak amplitude was taken as the starting and endpoint of each EOD.

(c) Behavioural experiments

All specimens used in the experiments were imported from Kinshasa and occur in sympatry in the lower Congo. They were raised separately, so that all fishes considerably exceeded 40 per cent of the maximal species size, thus ensuring that they have reached sexual maturity (total length: *C. compressirostris* 13.0–18.5 cm, *C. rhynchophorus* 23.5–30.0 cm and *C. tamandua* 19.0–21.0 cm). All males showed a link in their anal fin base indicating sexual maturity. Prior to the experiments, females were isolated and breeding conditions were achieved by simulating low conductivity, rainy season conditions (Kirschbaum & Schugardt 2002; Schugardt & Kirschbaum 2004, see also for maintenance conditions). As a result of the careful application of our established procedures to stimulate breeding, all the females in our experiments were ready to spawn. This was evidenced by an enlarged body cavity. Two females released eggs shortly after the experiment. Ripe *C. compressirostris* females ($n=6$) could choose between a conspecific and a heterospecific ripe male located behind a grid on either side of a large test tank (160 × 50 × 50 cm). The central zone of this tank

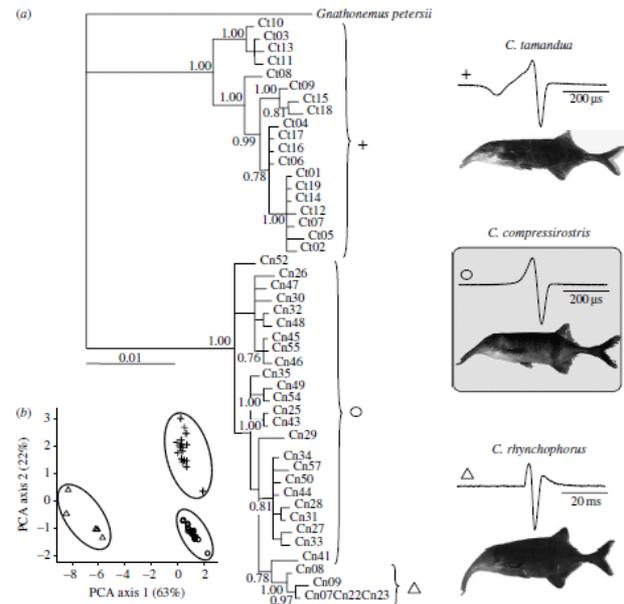


Figure 1. (a) Bayesian phylogeny based on 1999 bp combined of the mitochondrial cytochrome *b* and the nuclear ribosomal *S7* gene. Branch lengths are proportional to number of character changes. Bayesian support is indicated if >0.75 . Representative photos and examples of EOD wave types for the three species examined are shown to the right. (b) EOD divergence among species demonstrated in a PCA using 10 EOD characteristics (32). Different symbols refer to different species (triangle, *C. rhynchophorus*; circle, *C. compressirostris*; plus, *C. tamandua*).

containing the female had a width of 96 cm. Two zones of 32 cm each (adjacent to each male) were considered the 'preference zones'. A plastic tube was provided in the centre of each zone for shelter. Females were videotaped overnight (i.e. in darkness) under infrared illumination and the fish's location was scored every 2 min. On the second day, the experiment was repeated with males switched between sides. The total number of observations was 660 per female. To test if the EOD alone was sufficient to trigger female mate recognition, male-specific EODs were played back into the tank. Each female ($n=7$) was simultaneously presented with two digitally synthesized signals consisting of independently controlled EOD waveforms. One sequence of pulsed intervals was chosen at random from a single *C. compressirostris* male recorded (see the electronic supplementary material for a detailed description of the setup). The time the focal female spent in the preference zone near the active EOD playback was recorded for 1040 s (eight intervals of 130 s with signals interchanged between sides). Female preference was calculated as the proportion of observations or time spent associating with the conspecific male or playback. Data were analysed with a generalized linear mixed model of the binomial family with 'female identity' included as a random factor using R (<http://www.r-project.org/>).

3. RESULTS

Phylogenetic relationships and species assignment were revealed by genotyping and morphological

inspection (figure 1a). In our behavioural experiment, we contrasted closely related sympatric species, *C. compressirostris* and *C. rhynchophorus*, with a distant relative *C. tamandua*. The sister species *C. compressirostris* and *C. rhynchophorus* produced very distinct EODs that differ largely in their duration. The EOD of *C. tamandua* was more similar to that of *C. compressirostris* than to *C. rhynchophorus* (figure 1b; table 1). In agreement with previous studies, our data did not suggest any difference between female and male EOD in *C. compressirostris* (*C. numenius* morph *C.* (Feulner *et al.* 2006) revised as *C. compressirostris* (Feulner *et al.* 2007)). This was evidenced by a single species-specific cluster of data points in the PCA analysis of 10 EOD characteristics. This analysis clearly separated the three different species, but did not indicate differences between sexes within species, as both sexes were represented in our sampling.

In both experiments, *C. compressirostris* females preferred conspecific males over *C. rhynchophorus* males. By contrast, *C. compressirostris* females neither

Эволюция формы и длительности разрядов у гимнотид

letters to nature

28. Ridderkhof, H. & Zimmerman, J. T. F. Chaotic stirring in a tidal system. *Science* **288**, 1107–1111 (1995).

29. Wohl, D. E. & Thorpe, S. A. Bubbles and the air-sea exchange of gases in near-saturation conditions. *J. Mar. Res.* **49**, 455–466 (1991).

Acknowledgements. We thank T. Lannoy (AEA Tech, plc) for providing the video of the oil slick and the environmental data for the CASI images. We also thank the Environment Agency for supplying the CASI images, and V. Hyfield for calibrating them, and A. Hall for help in collecting the sensor data. The observations in the North Sea were funded by an EEC-MAST contract. W.A.M.N.S. is supported by NERC.

Correspondence and requests for materials should be addressed to W.A.M.N.S. (e-mail: amn@oc.aston.ac.uk).

Predation enhances complexity in the evolution of electric fish signals

Philip K. Stoddard

Department of Biological Science, Florida International University, Miami, Florida 33199, USA

Theories of sexual selection assume that predation is a restrictive, simplifying force in the evolution of animal display characters¹ and many empirical studies have shown that predation opposes excessive elaboration of sexually selected traits². In an unexpected turnaround, I show here that predation pressure on neotropical, weakly electric fish (order Gymniformes) seems to have selected for greater signal complexity, by favouring characters that have enabled further signal elaboration by sexual selection. Most gymnotiform fish demonstrate adaptations that lower detectability of their electrolocation/communication signals by key predators. A second wave phase added to the ancestral monophasic signal shifts the emitted spectrum above the most sensitive frequencies of electroreceptive predators. By using playback trials with the predatory electric eel (*Electrophorus electricus*), I show that these biphasic signals are less detectable than the primitive monophasic signals. But sexually mature males of many species in the family Hypopomidae extend the duration of the second phase of their electric signal pulses³ and further amplify this sexual dimorphism nightly during the peak hours of reproduction⁴. Thus a signal

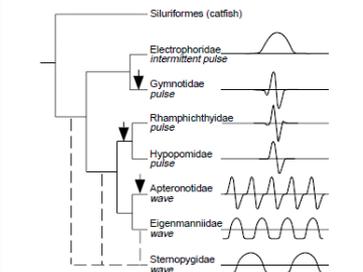


Figure 1 Molecular-morphological consensus phylogeny of the gymnotiform families^{28,29} is plotted along with schematic electric organ discharge (EOD) waveforms of representative species. Arrows depict postulated transitions from simple monophasic to multiphasic EOD waveforms. Dashed lines represent equally supported alternate phylogenies. Aptereronotidae possess independently derived electric organs, thus the biphasic EOD is derived in this family.

element that evolved for crypsis has itself been modified by sexual selection.

Weakly electric fish generate multipurpose electric signals for electrolocation and communication³⁰. Anatomical, physiological and developmental evidence together indicate that the ancestral waveform of the electric organ discharge (EOD) was an intermittent monophasic pulse^{31,32}. This primitive discharge type is rare in extant gymnotiform fish, having been replaced largely by continuous wave trains (in three families) or multiphasic pulsed waveforms (in three families) (Fig. 1). To address the forces that mould signal complexity, I focus here on the diverse EOD waveforms of pulse-discharging fish. I consider electrolocation, sexual selection and avoidance of predation as possible factors that could favour the switch from a monophasic to a multiphasic EOD.

In fact, electrolocation can favour increased complexity of the EOD, and may well have done so in those species with accessory electric organs and enhanced waveform complexity at the head instead of the tail³³. But in the biphasic *Brachyhypopomus* species, local biphasy occurs at the tail but not at the head (Fig. 2) where electroreceptive behaviour occurs (P.K.S., unpublished data) and where electroreceptors are most dense³⁴. Therefore, among the *Brachyhypopomus* species with biphasic waveforms, the simplest example of signal enhancement, electrolocation could not have been involved with the transition from monophasy to biphasy in the main electric organ.

Most *Brachyhypopomus* species display sexual dimorphism in the second phase of their biphasic pulse EODs, particularly at the tail (Fig. 2)^{11–13}. But, before modification for sex recognition and mate attraction^{13,14}, the second phase would have existed probably in some sexually monomorphic form. Furthermore, in other gymnotiform families—such as Gymnotidae, Rhamphichthyidae and Aptereronotidae—this additional phase is present but not sexually dimorphic. Sexual selection thus does support the ancestral conversions from monophasy to biphasy.

Key predators of weakly electric gymnotiforms are pimelodid catfishes and the electric eel³⁵. Both the Gymniformes and their sister order Siluriformes (catfish) possess ampullary electroreceptors with extreme sensitivity to low frequencies^{16–18}. The ampullary system is specialized for detecting weak electric fields of prey (passive electrolocation) but is tuned below the spectrum of most gymnotiform EODs. The best frequencies for gymnotiform and catfish ampullary receptors are about 30 Hz and 8 Hz (refs 16, 18) respectively, whereas the spectral peaks of gymnotiform EODs are generally much higher, in the range of 50–3,000 Hz (ref. 19). Gymnotiforms, but not catfish, evolved a second parallel electroreceptive pathway, the tuberous electroreceptor system, two

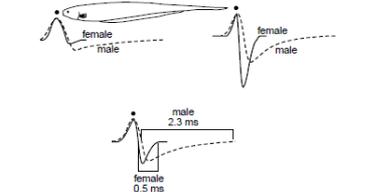


Figure 2 Local and remote EODs of male and female *Brachyhypopomus pinnaeaudatus*. EOD waveforms were recorded at locations indicated by the dots. Amplitudes are rescaled here to normalize peaks of the first EOD phase. Note that the EODs are sexually dimorphic, with the male's second phase extended in duration, and that the EOD local to the head is nearly monophasic, particularly in the female.

orders of magnitude less sensitive than the ampullary system, but tuned to the higher frequencies of the EOD³⁶. Tuberous electroreceptors sense the autogenous EOD during active electrolocation of nearby objects such as prey, predators, mates and hiding places. EODs and tuberous electroreceptors appear as matched co-adaptations that allow electrolocation above the frequency range of the predator's sensitive ampullary electroreceptors. What adaptations shifted the EOD spectrum upwards?

The ancestral monophasic EOD pulse³¹ resembles a single-period cosine wave which has a low frequency spectral peak close to 0 Hz (Fig. 3b), just where electroreceptive predators are maximally sensitive. Fig. 3 shows that the addition of a negative-going second phase shifts spectral energy upwards, above the best frequency of the ampullary electroreceptors. The transition from monophasic to multiphasic EODs evolved at least twice among pulse families and a third time in a wave family Aptereronotidae (Fig. 1). The wave fish Sternopygidae, Eigenmanniidae and Aptereronotidae generate EOD trains with even duty cycles (Fig. 1), resulting in a further narrowing of the spectrum^{19,20}.

Can the shift from monophasy to multiphasy reduce detection by electroreceptive predators? To address this question I obtained a large electric eel and trained it with food to approach electrodes playing a variety of electric playback signals (see Methods). In a randomized series of trials, the eel was presented, at natural intensities, with either the biphasic EODs of female *Brachyhypopomus pinnaeaudatus* or the same waveforms rendered monophasic by digital deletion of the second phase (Fig. 3c, d). The electric eel was half as likely to approach the playback of the biphasic EOD as the monophasic half-EOD even though peak-to-peak amplitudes of the biphasic stimuli were twice as great (approach to biphasic EOD in 6/21 trials compared with approach to monophasic EOD in 12/18 trials; Fisher's exact test, $P = 0.01$).

I recorded EODs of three gymnotiform species that emit pulsed

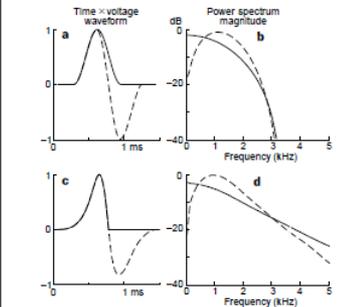


Figure 3 Biphasic EOD pulses have less energy at low frequencies than their monophasic counterparts. **a**, The ancestral monophasic EOD is modelled as a single-period inverted cosine wave (solid line). Addition of a second cosine wave, offset in time, produces a biphasic pulse (dashed line) that **b**, raises the frequency of the spectral peak and depresses spectral amplitudes below 800 Hz. Ampullary electroreceptors of electroreceptive predators are maximally sensitive around 8 Hz (Siluriformes) or 30 Hz (Gymniformes), and so the shift to biphasy should reduce detection by predators. **c**, Waveforms and **d**, power spectra of EODs used as playback stimuli with the electric eel: the biphasic pulse from a female *Brachyhypopomus pinnaeaudatus* (solid line) and the first phase only of the same EOD (dashed line). In playback trials, the electric eel detected playback of the biphasic EOD less than half as often as when the first phase was delivered alone.

letters to nature

monophasic EODs (Fig. 4a). Each has a unique circumstance that reduces its vulnerability to electroreceptive predators. The first species, the electric eel, is itself an electroreceptive predator and produces a low-voltage, monophasic EOD for electrolocation but can also produce high-voltage discharges (to 600 V) for defence and prey capture³⁷. Current phylogenies place the electric eel at or near the root of the order Gymniformes, with monophasy primitive, but well defended in all respects². The second species with a simple monophasic EOD is *Gymnotus cylindricus*, common to streams of middle America. The *G. cylindricus* species group, the northernmost gymnotiform, inhabits a geographic refuge devoid of the two key electroreceptive predator groups, the electric eel and large pimelodid catfishes². The third species with a monophasic EOD is a small, defenceless *Brachyhypopomus* from Amazonia, a region rich in electroreceptive predators. A well-resolved phylogeny shows that this monophasic species is derived from a biphasic ancestor³. This species has the largest electric organ in its genus³. Field workers frequently mistake its EOD for that of the sympatric electric eel (J. Alves-Gomes, personal communication). On the basis of her field studies of fish in northern Peru, M. Hagedorn (personal communication) proposed that the monophasic *Brachyhypopomus* is a batasian mimic of the electric eel.

I took calibrated EOD recordings of three specimens of the monophasic *Brachyhypopomus* and compared them with calibrated

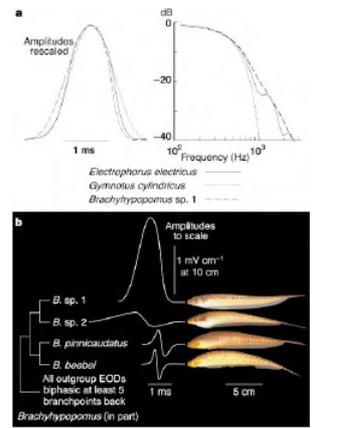


Figure 4 Monophasic EODs of three species compared with each other and with biphasic EODs of congeners. **a**, Power spectra and EOD waveforms of three gymnotiform species with monophasic EOD pulses. The EODs and power spectra of all three monophasic species are extremely similar compared with those of biphasic EODs (Fig. 3). The monophasic *Brachyhypopomus* is proposed to have lost the second phase of its EOD as an adaptation to resemble the dangerous electric eel *Electrophorus*. **b**, Phylogeny and EOD waveforms of mature females of four closely related sympatric *Brachyhypopomus* species. All earlier branches in the superfamily show biphasic EODs, thus monophasy in this genus is a derived loss of the second phase. The EOD of monophasic *Brachyhypopomus* sp. 1 is significantly greater in amplitude than similarly sized members of its sister species, another feature that resembles the EOD of the electric eel.

Моделирование механизмов электровидения мормирид и гимнотид

ELECTRIC ORGAN DISCHARGES AND ELECTRIC IMAGES DURING ELECTROLOCATION

CHRISTOPHER ASSAD^{1,*}, BRIAN RASNOW^{2,†} AND PHILIP K. STODDARD³

¹Department of Electrical Engineering and ²Division of Biology, California Institute of Technology, Pasadena, CA 91125, USA and ³Department of Biological Sciences, Florida International University, Miami, FL 33199, USA

*Present address: Jet Propulsion Laboratory, MC 303-300, 4800 Oak Grove Drive, Pasadena, CA 91109, USA (e-mail: Chris.Assad@jpl.nasa.gov)

†Present address: Amgen Inc., One Amgen Center Drive, Thousand Oaks, CA 91320, USA

Accepted 25 January, published on WWW 21 April 1999

Summary

Weakly electric fish use active electrolocation – the generation and detection of electric currents – to explore their surroundings. Although electrosensory systems include some of the most extensively understood circuits in the vertebrate central nervous system, relatively little is known quantitatively about how fish electrolocate objects. We believe a prerequisite to understanding electrolocation and its underlying neural substrates is to quantify and visualize the peripheral electrosensory information measured by the electroreceptors. We have therefore focused on reconstructing both the electric organ discharges (EODs) and the electric images resulting from nearby objects and the fish's exploratory behaviors. Here, we review results from a combination of techniques, including field measurements, numerical and semi-

analytical simulations, and video imaging of behaviors. EOD maps are presented and interpreted for six gymnotiform species. They reveal diverse electric field patterns that have significant implications for both the electrosensory and electrosensory systems. Our simulations generated predictions of the electric images from nearby objects as well as sequences of electric images during exploratory behaviors. These methods are leading to the identification of image features and computational algorithms that could reliably encode electrosensory information and may help guide electrophysiological experiments exploring the neural basis of electrolocation.

Key words: electrolocation, electroreception, electric organ discharge, Gymnotiformes, electric fish.

Introduction

Two orders of teleost fish, the Gymnotiformes from South America and the Mormyroidae in Africa, have independently evolved capabilities to generate and sense electric fields, called electrogenesis and electroreception (for reviews, see Bullock and Heiligenberg, 1986; Carr, 1990). Electric discharges (EODs) generated by a specialized electric organ (EO) within the body cause electric current to flow in the surrounding water. Nearby objects with a different electrical impedance from that of water alter the current flowing through sensory electroreceptor organs in the fish's skin. Electric fish can locate and identify, or electrolocate, nearby objects, on the basis of the spatial and temporal patterns of transdermal potential perturbations called electric images.

Since the discovery of electroreception in the 1950s, great progress has been made in studies of electric fish and the central neurophysiology of electrosensory systems. However, the specific algorithms and neuronal computations involved in active electrolocation are still largely unknown. Understanding how electric fish perceive objects from electric images is difficult, in part because electric images are generally complex functions of object and EOD geometry, and also because

electrolocation is performed through a variety of behaviors that are difficult to maintain in electrophysiological preparations. The fish's normal movements change the EO source locations and the orientation of the electroreceptor array relative to external objects, and therefore greatly affect the sequence of electric images. Presumably the fish employ behavioral strategies to enhance the information available in the peripheral electrosensory image. However, this hypothesis has not been fully tested because the electrosensory input has not yet been well described during exploratory behaviors in freely moving fish.

Quantifying the pattern of electrosensory stimuli is a crucial step in studying electrosensory information processing and understanding electrolocation at algorithmic and neuronal levels. How is the electric image of the fish's environment formed? Can we predict changes in the electric field from objects and during natural behaviors? Do the behaviors have significant sensory consequences and thus reflect the animal's particular strategies or computational requirements?

To answer these questions, we have focused on reconstructing quantitatively the entire pattern of currents

EODs and electric images during electrolocation 1187

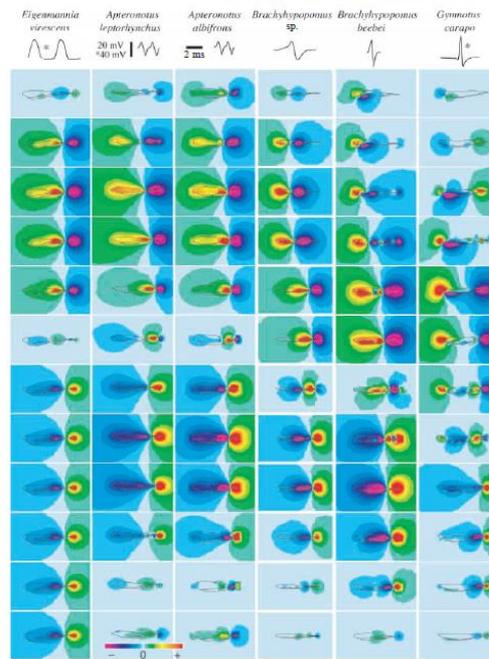


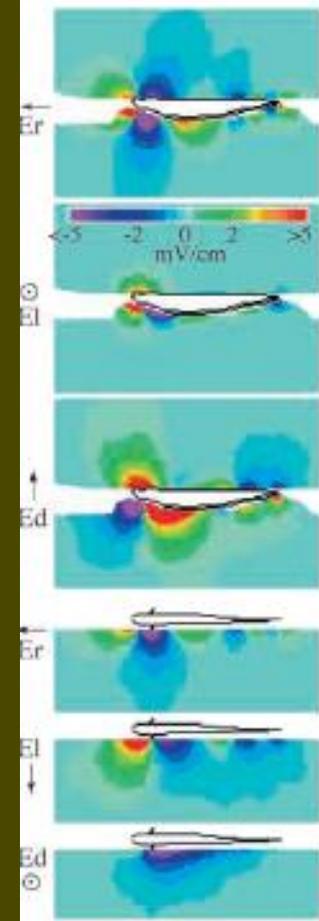
Fig. 1. Electric organ discharge (EOD) maps. Electric potentials at 12 equally separated phases comprising one period in three 'wave' fish (columns 1–3) and similar phases in three 'pulse' fish (columns 4–6). EODs progress from top to bottom. Above each column is the fish's head-to-tail waveform. Subject body lengths, from left to right are 19.5, 21.0, 9.8, 14.4, 14.5 and 15.8 cm respectively. Asterisks indicate larger vertical scale. Rostral is to the left, caudal to the right.

suggesting that segments of the electric organ are active sequentially instead of synchronously (Rasnow et al., 1993). The 5–10 cm s⁻¹ velocity of the peaks along the tail is consistent with the expected conduction velocity of the spinal relay axons driving the electric organ (Lorenz et al., 1990). The electric field vector in the caudal 50–75% of *Apteronotus* spp. also rotates during the EOD cycle (Rasnow and Bower, 1996), whereas rostral of the pectoral fin, the field magnitude

and sign oscillate while maintaining relatively constant orientation.

Brachyhypopomus sp. (soon to be named *B. walteri* by J. P. Sullivan) and *B. beebei* (Schultz, 1944)

The slow biphasic pulse EOD (4 ms) of *Brachyhypopomus* spp. begins with a widely spaced dipole in the rostral body, which strengthens for 0.5 ms before propagating caudally with



Сложил ли Лиссманн головоломку Дарвина до конца?

Электрические рыбы

Сильноэлектрические

Слабоэлектрические



Электрический скат
(Torpediniformes)
до 50 Ампер
Атлантика



Электрический угорь
(Electrophoridae)
600 Вольт
Южная Америка



Электрический сом
(Malapteruridae)
более 300 Вольт
Африка



Южный звездочет
(Astroscopus)
5 Вольт. 1 Ампер
океаны

Обыкновенные скаты
(Rajiformes)
все океаны



Гимнотобразные
(Gymnotiformes)
Южная Америка



Клюворылообразные
(Mormyriiformes)
Африка



Гимнотобразные
(Gymnotiformes)
Южная Америка



Клюворылообразные
(Mormyriiformes)
Африка



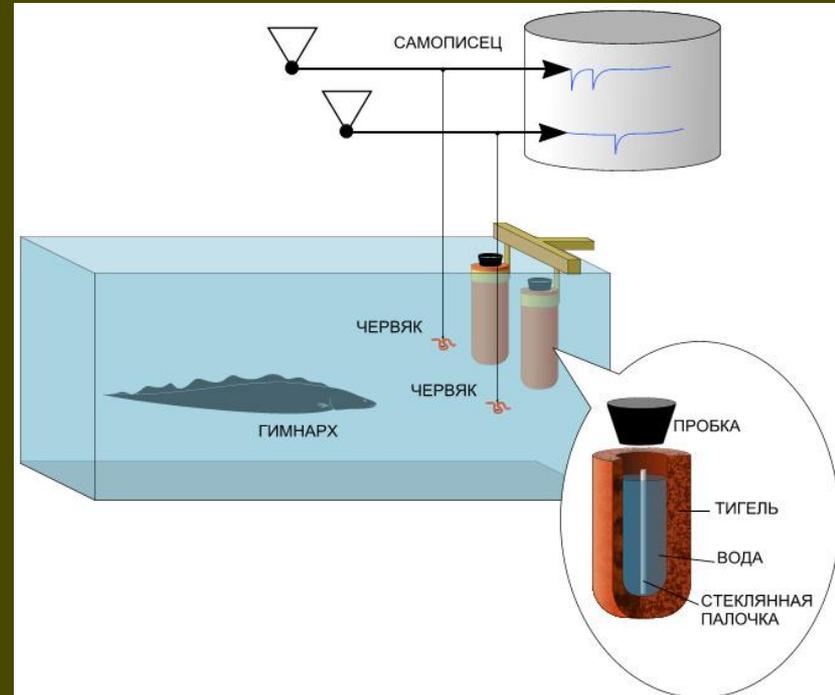
Благодаря Гансу Лиссманну с 1958 года считается окончательно установленным, что клюворылообразные и гимнотобразные используют электрические разряды для целей локации, коммуникации и ориентации. Это рыбы, которые постоянно или часто генерируют разряды

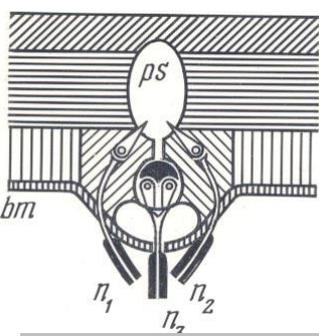
Для рыб с эпизодическими разрядами (скаты, звездочеты, сомы) столь убедительных доказательств функционального назначения разрядов пока нет.



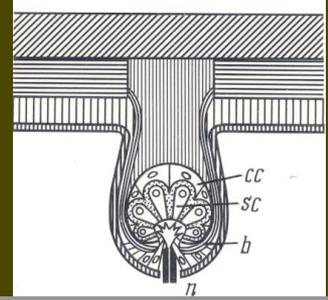
Ганс Вернер Лиссманн

30.04.1909-21.04.1995



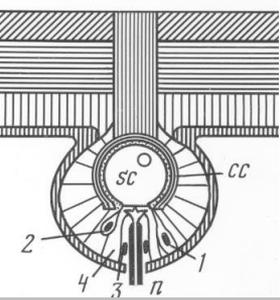


Мормиромасты

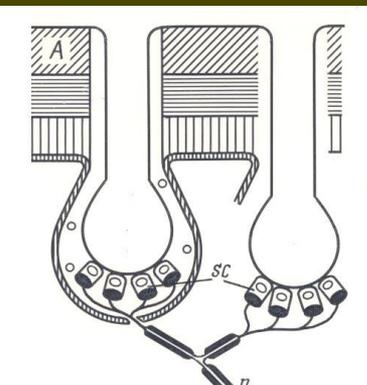


Бугорковые рецепторы гимнотообразных

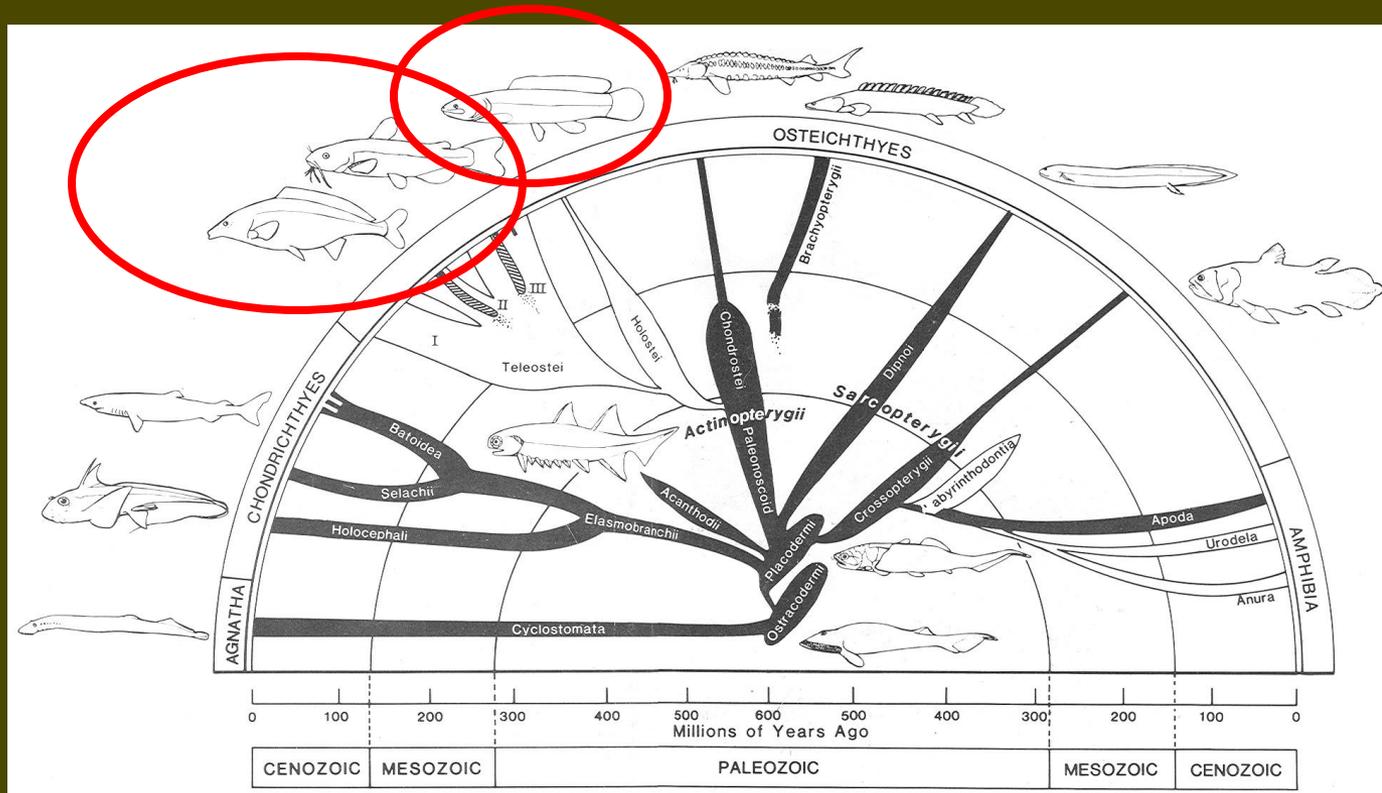
Восприятие собственных и чужих разрядов у клюворылообразных и гимнотообразных осуществляется главным образом за счет специальных «бугорковых» рецепторов. В отношении остальных электрочувствительных животных пока принято считать, что у них есть только низкочастотные ампулярные рецепторы.



Кнолленорганы



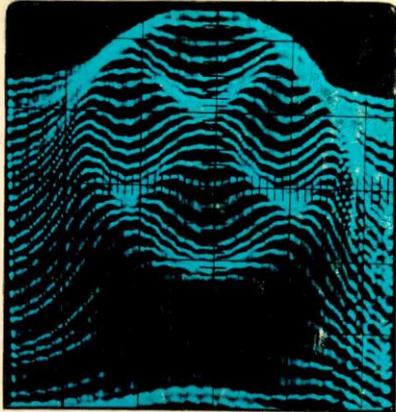
Ампулярные рецепторы



Современные представления о филогенетических связях животных, имеющих электрорецепцию

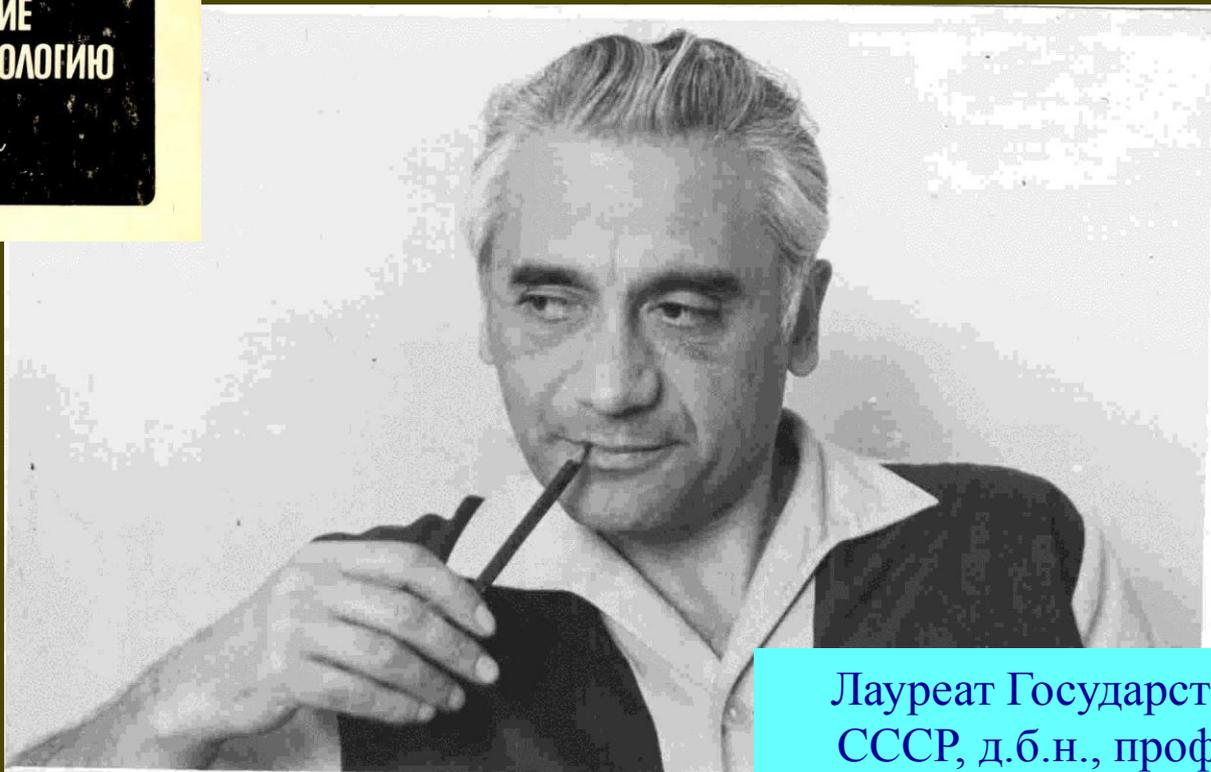
Позднее началось изучение электрических свойств так называемых неэлектрических рыб. Исследования показали, что практически все они в определенных актах жизнедеятельности способны создавать характерные слабые электрические разряды.

Возник вопрос имеют ли они биологический смысл. Среди так называемых неэлектрических рыб оказались и такие, разряды которых близки к слабоэлектрическим, например, у черноморского звездочета [Михайленко, 1970]. Таких рыб в эволюционном отношении пришлось отнести к промежуточным формам [Барон, Михайленко, 1970].



В.Р. ПРОТАСОВ, А.И. БОНДАРЧУК, В.М. ОЛЬШАНСКИЙ

ВВЕДЕНИЕ В ЭЛЕКТРОЗКОЛОГИЮ



Лауреат Государственной премии СССР, д.б.н., проф. В.Р.Протасов



Электрический скат
(Torpediniformes)
до 50 Ампер
Атлантика



Южный звездочет
(Astroscopus)
5 Вольт. 1 Ампер
океаны



Обыкновенные скаты
(Rajiformes)
все океаны



Морская корова
(Uranoscopus scaber)
Черное море



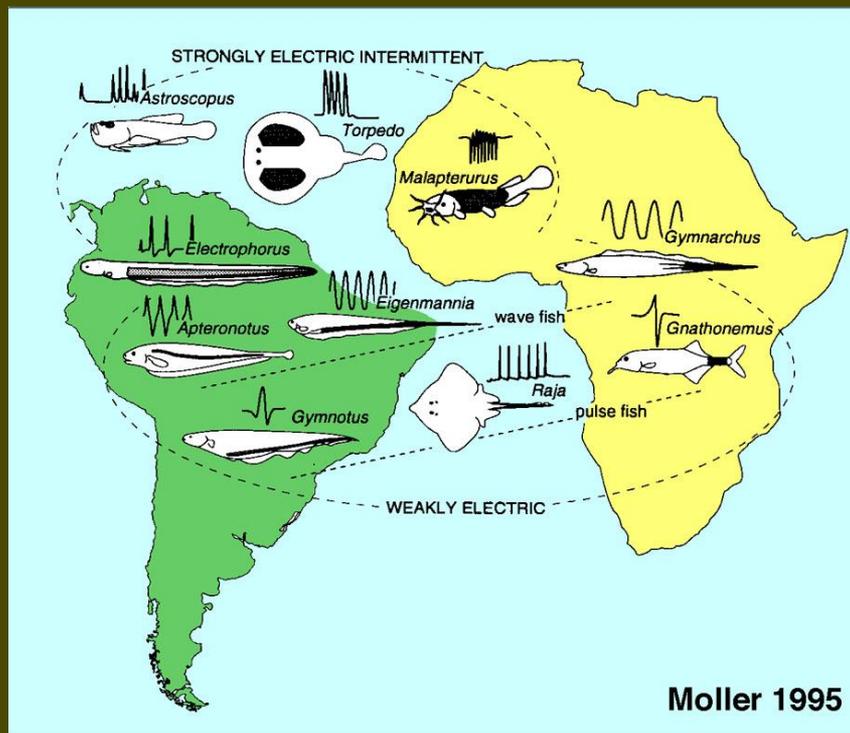
Экзотические рыбы водятся в экзотических странах



Электрический угорь
(Electrophoridae)
600 Вольт
Южная Америка



Гимнотобразные
(Gymnotiformes)
Южная Америка



Электрический сом
(Malapteruridae)
более 300 Вольт
Африка



Клюворылообразные
(Mormoniformes)
Африка

Исследования В.Д.Барона на скатах и звездочетах



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА

В.Д. Барон

ЭЛЕКТРОГЕНЕРАТОРНЫЕ СИСТЕМЫ РЫБ:

ЭВОЛЮЦИЯ И МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"
Москва 1982

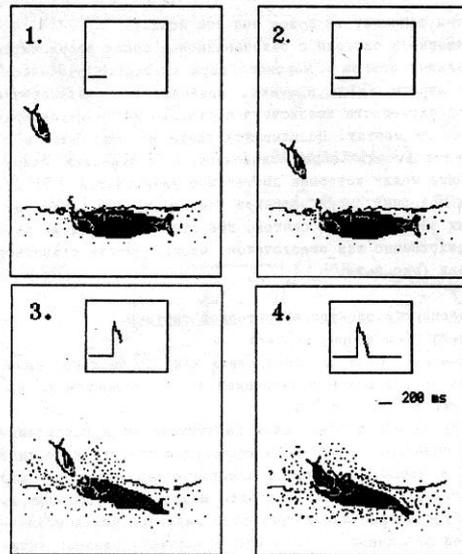


Рис. 1 Взаимодействие звездочета *U. scaber* и жертвы. Электрический разряд - в квадрате сверху кадра.

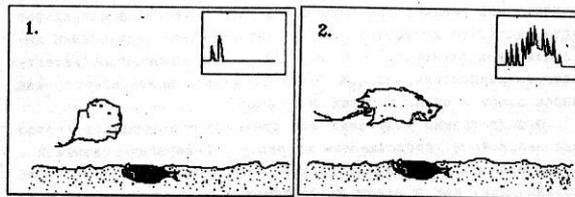


Рис. 2 Реакция звездочета *U. scaber* на подплывание морского кота *Dasatis pastenaca*.

21.

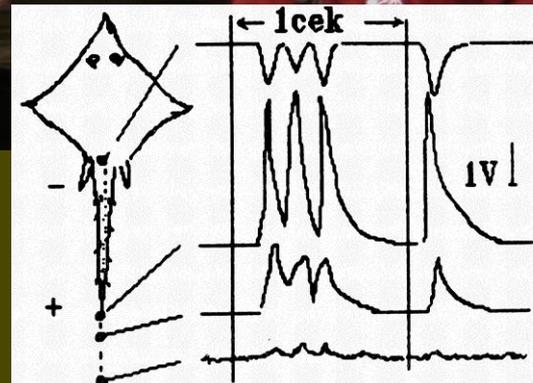


Рис. 4 Распределение электрического потенциала вблизи головы ската *Raja clavata* при разряде.

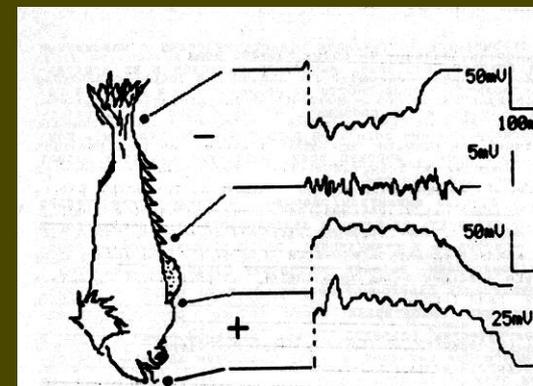
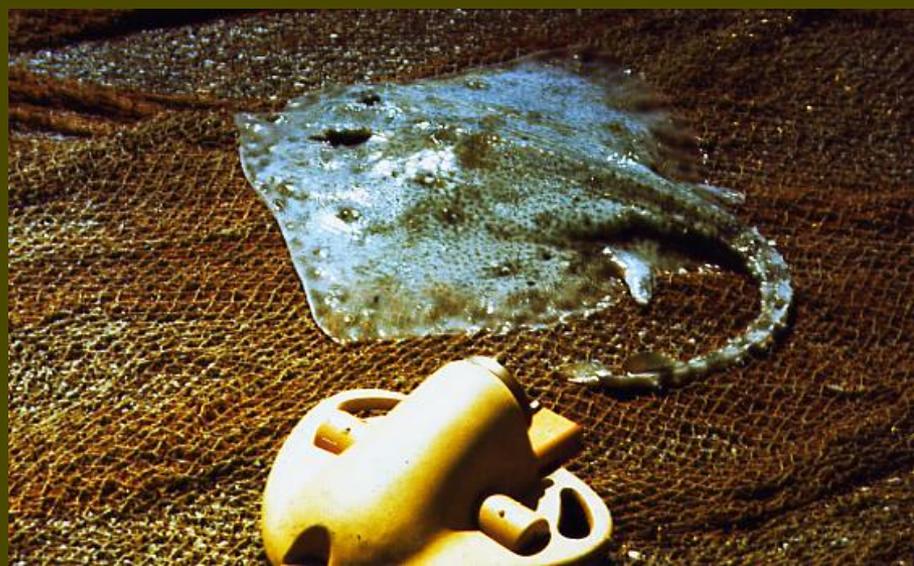
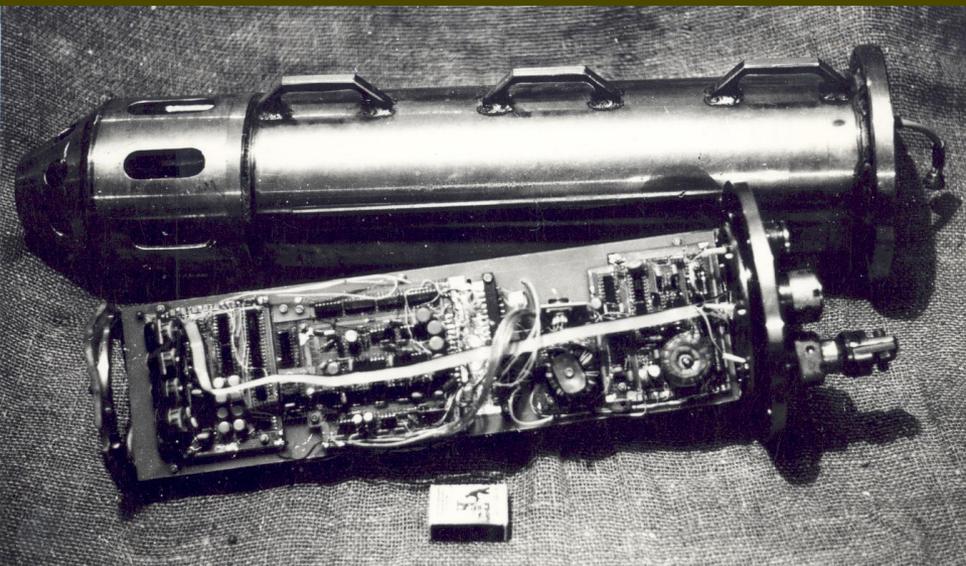


Рис. 3 Распределение электрического потенциала вблизи тела звездочета *Uranoscopus scaber* при разряде.

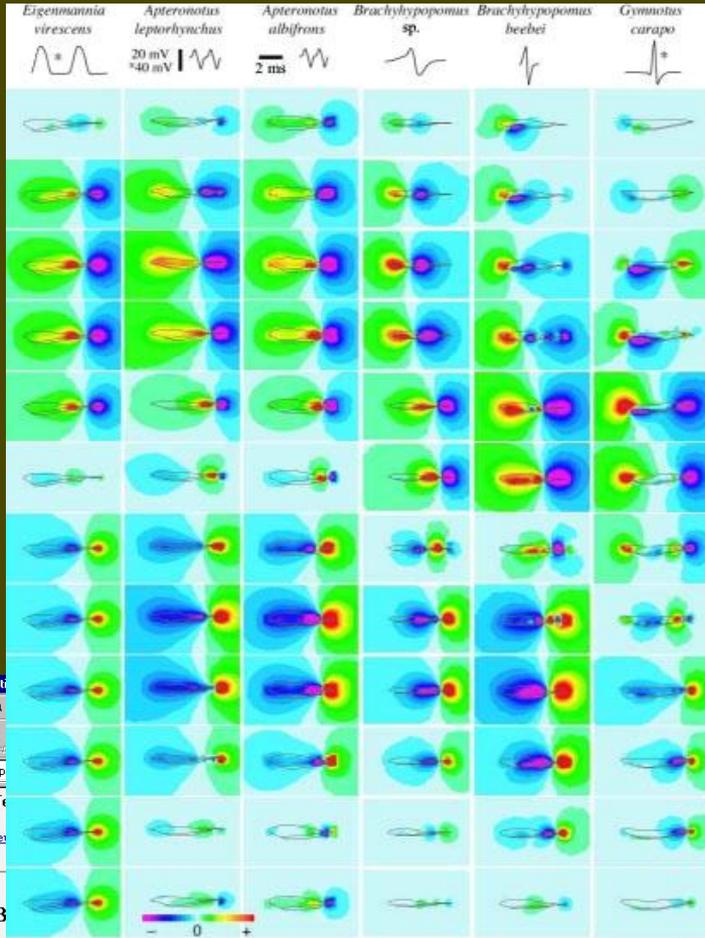
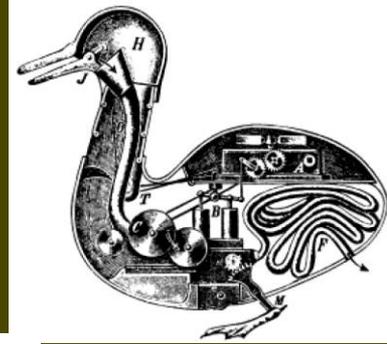
23.



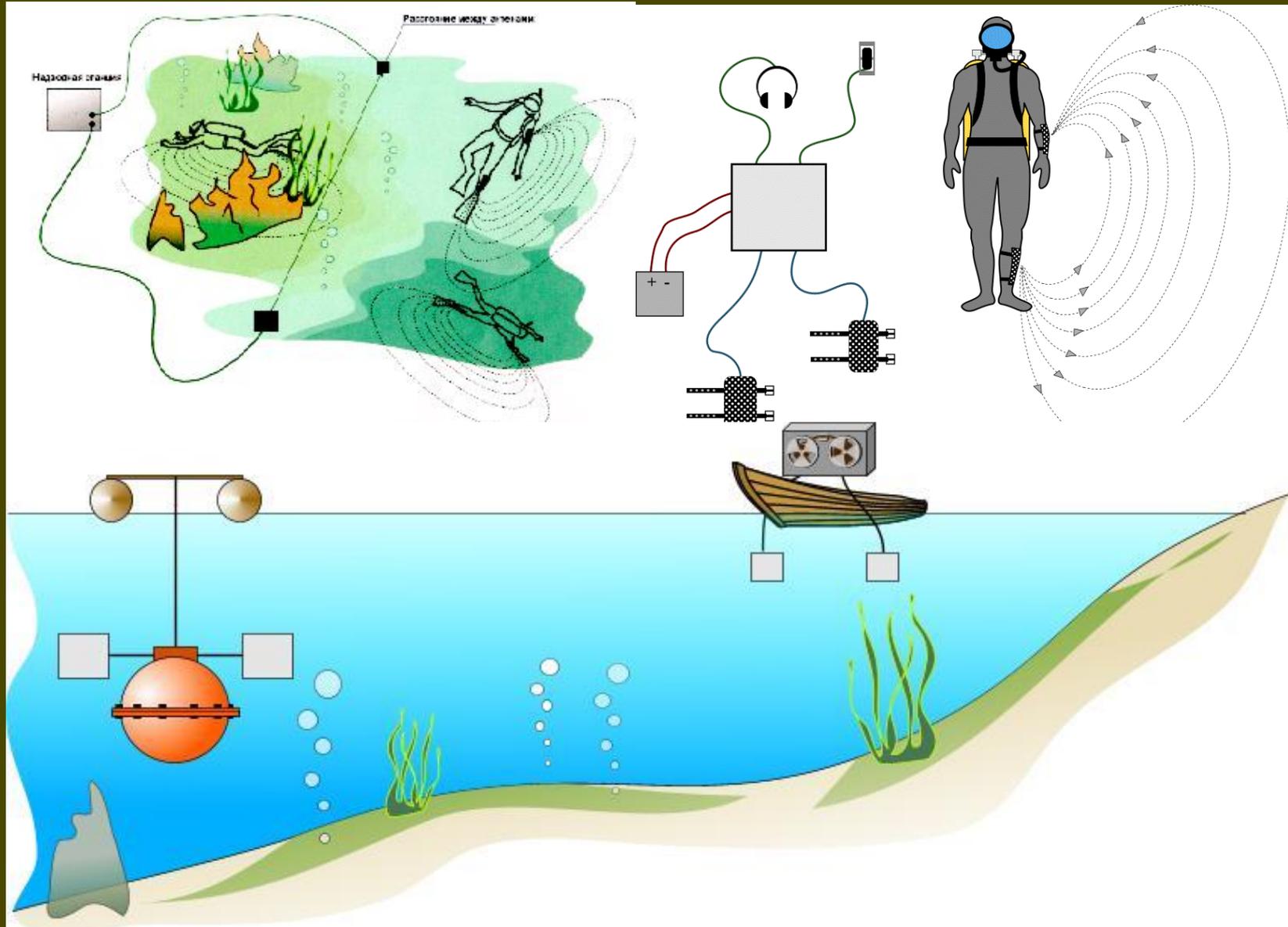
Бионическое моделирование электрических рыб
(рыба как электрический диполь)



Бионическое и компьютерное моделирование электроориентационных систем рыб в США.

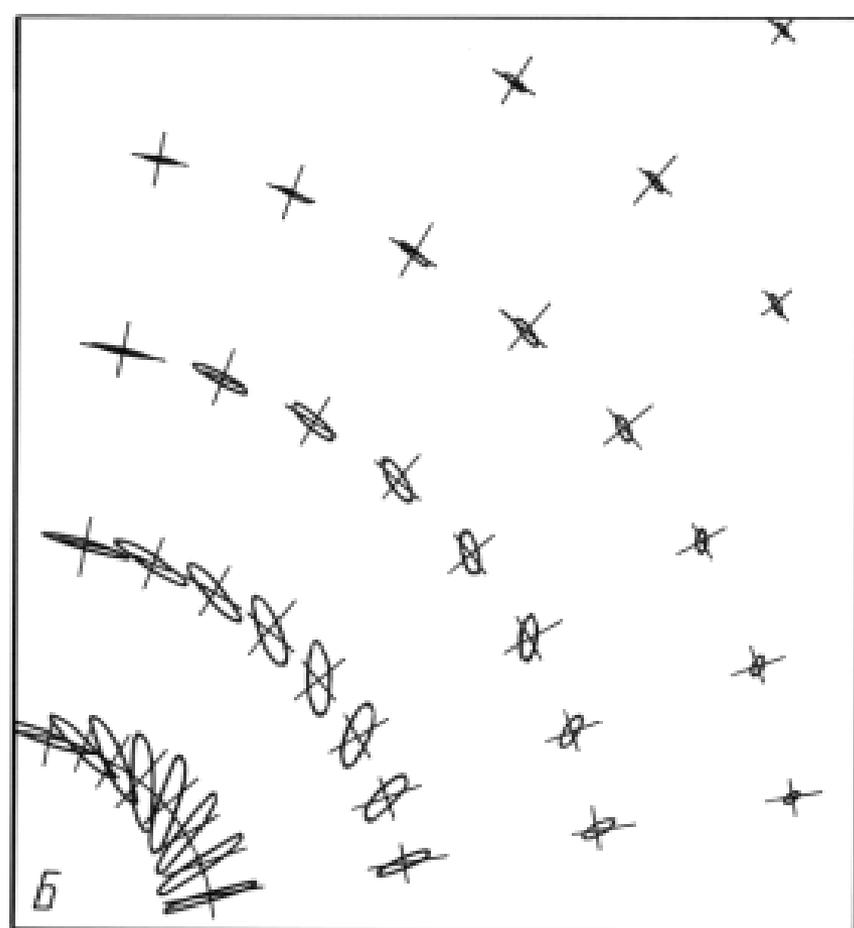
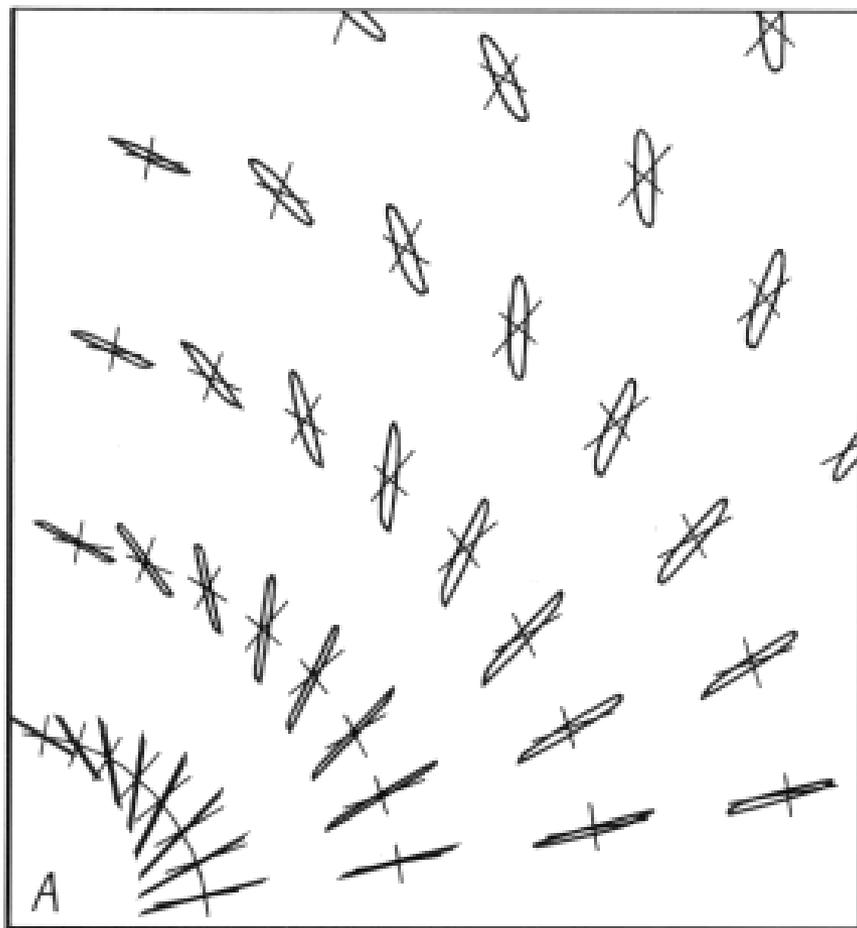


В 70-х – начале 80-х гг. были разработаны, изготовлены и испытаны действующие макеты для связи между водолазами.

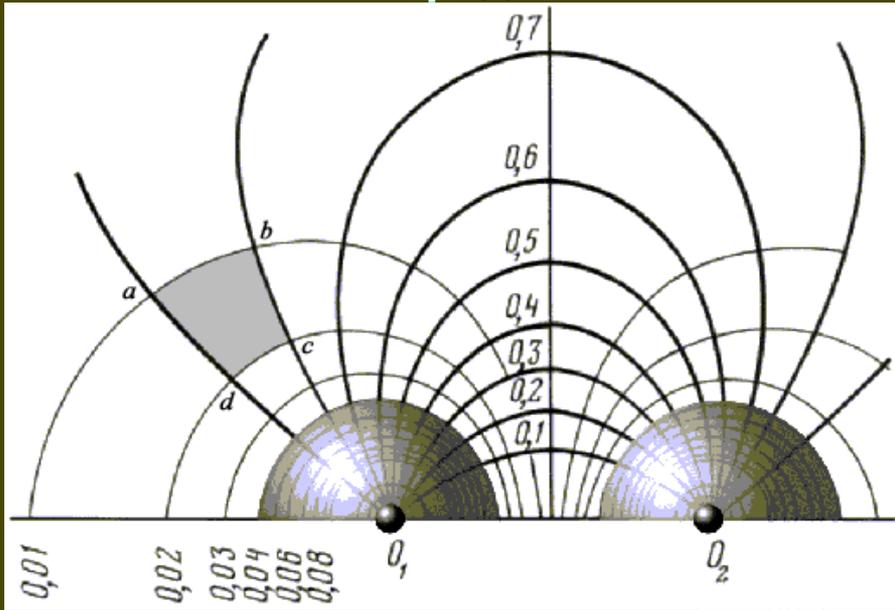


Инженерные разработки сопровождались исследованиями физической специфики электродинамики проводящих сред

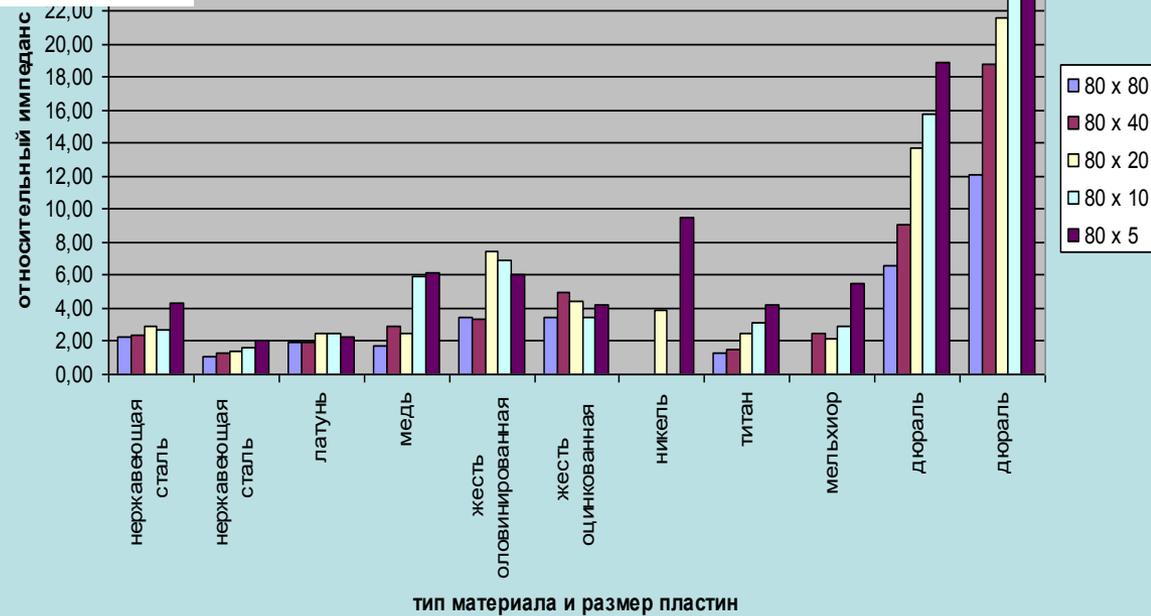
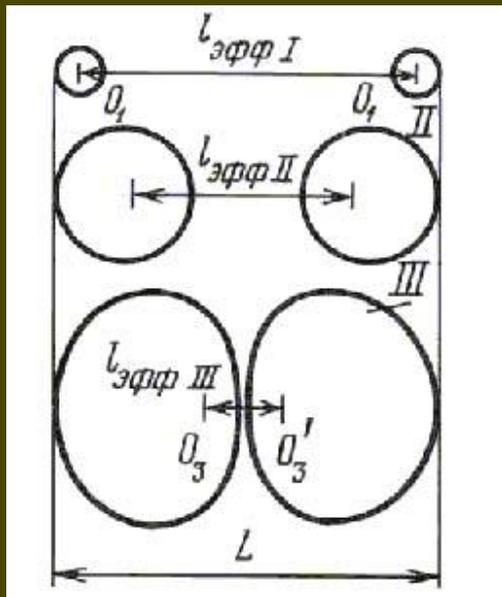
Структура ЭМП на расстояниях, соизмеримых со скин-слоем, диаграммы направленности, всенаправленность, влияние границ, зависимость соотношения сигнал/шум и дальности связи от величины электропроводности.



Были предложены критерии количественной оценки эффективности дипольных антенн, экспериментально исследованы компоненты импеданса, предложены способы оптимизация антенн.



$$\alpha_e = l_{эфф}^2 / |Z|$$

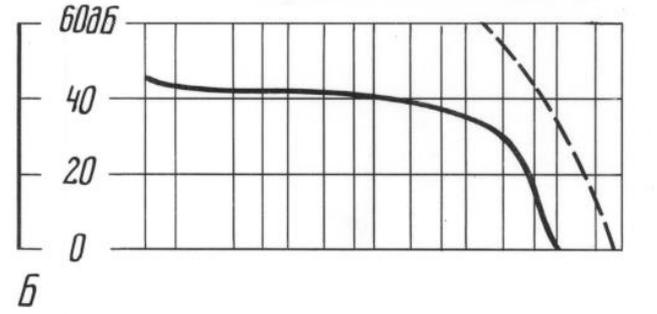
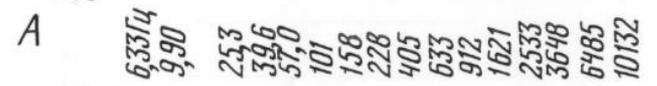
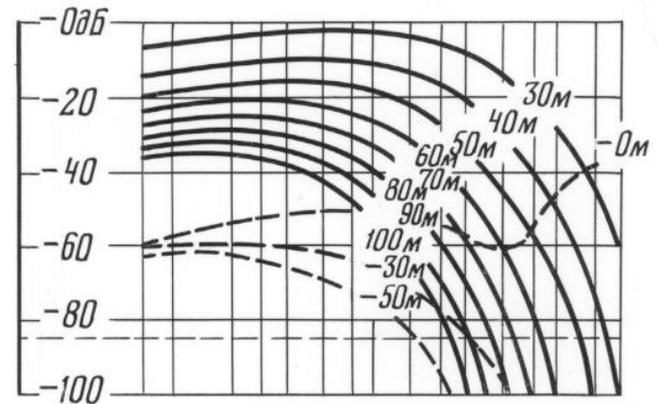
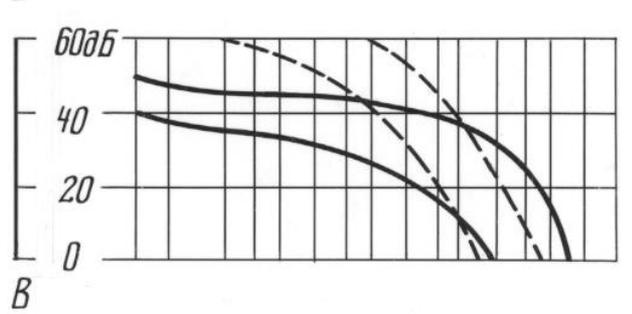
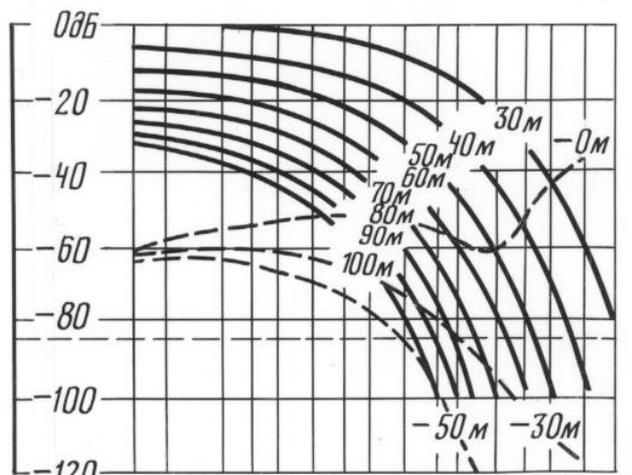


Подробно исследовалось влияние взаимной ориентации антенн на уровни сигналов.

Взаимная ориентация диполей		Вид диаграммы направленности	
Словесное описание	Графическое изображение	Математическое описание (уравнение в полярных координатах)	Графическое изображение
Ось регистрирующего диполя направлена на центр излучающего диполя (радиальная компонента)		$k(\theta) = \cos \theta$	
Ось регистрирующего диполя перпендикулярна направлению на центр излучающего диполя		$k(\theta) = \frac{1}{2} \sin \theta$	
Регистрирующий диполь ориентирован по максимуму регистрируемого сигнала (модуль сигнала)		$k(\theta) = \frac{1}{2} \sqrt{1 + 3\cos^2 \theta}$	
Оси регистрирующего и излучающего диполей параллельны		$k(\theta) = \frac{1}{2} (3\cos^2 \theta - 1)$	
Оси регистрирующего и излучающего диполей перпендикулярны		$k(\theta) = \frac{1}{2} \sin 2\theta$	

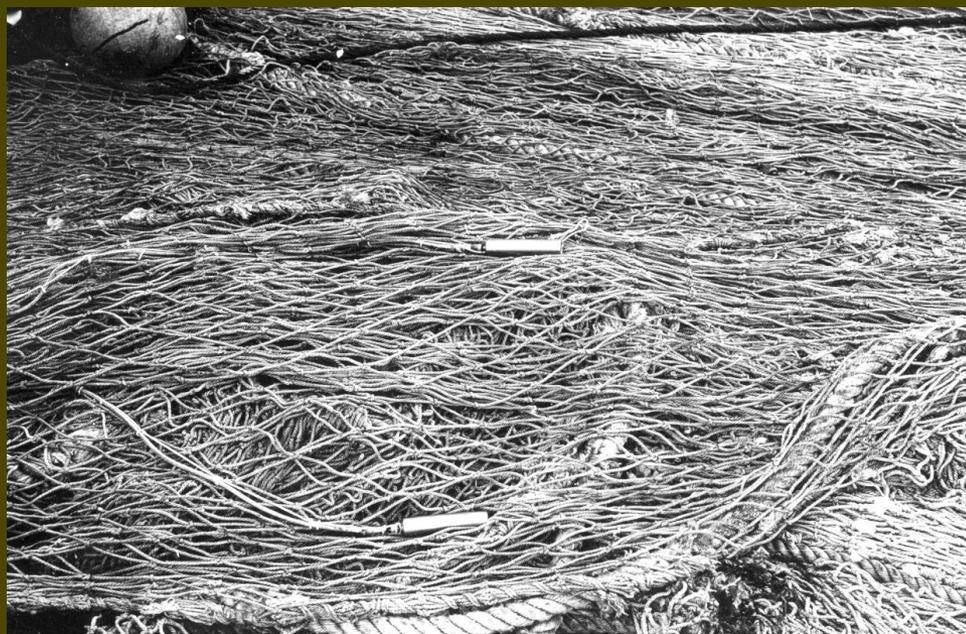
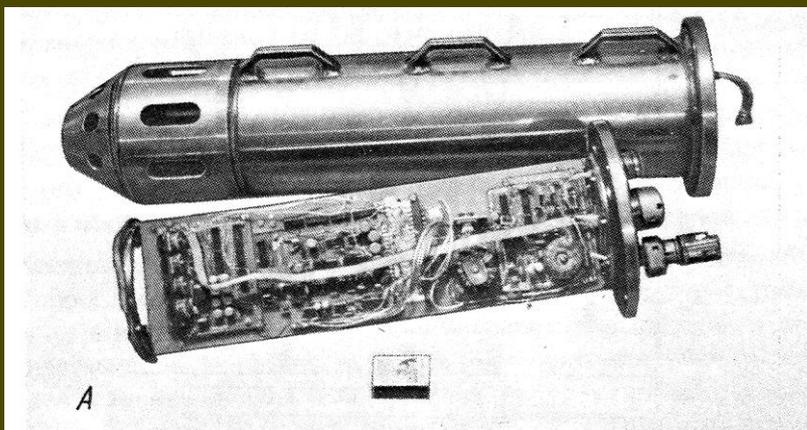
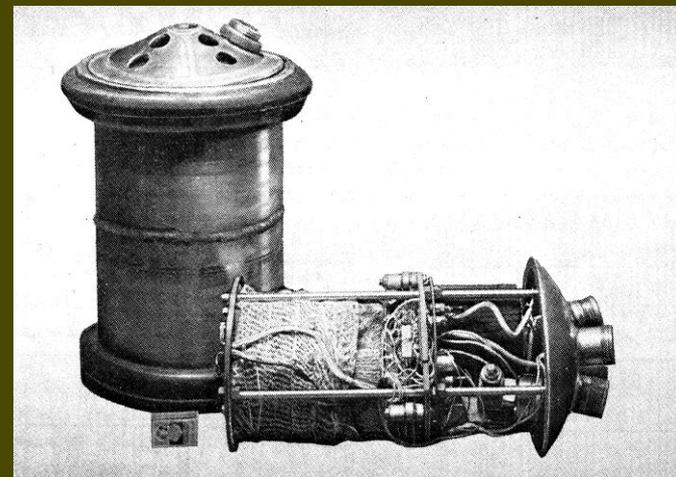
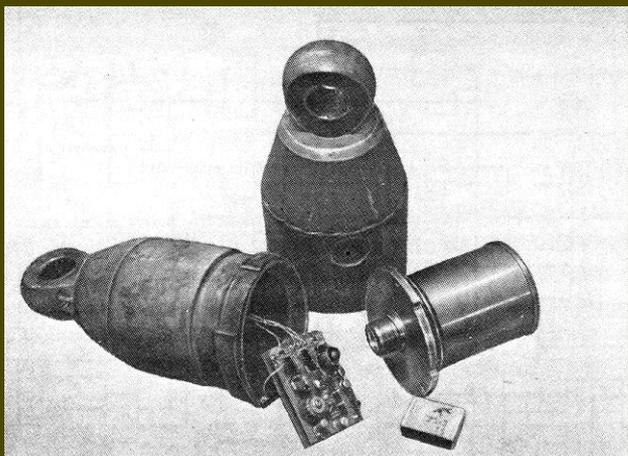
Была предложена методика энергетического расчета предельных возможностей подводной связи на токах проводимости и проиллюстрирована на примере системы для передачи речи и данных.





Уровни сигналов для разных расстояний и уровни шумов для разных глубин

В 80-х были изготовлены и испытаны в море действующие макеты устройств контроля орудий лова



В 70-х – 80-х годах мы плотно сотрудничали с прикладными организациями от Калининграда до Владивостока и Петропавловска-Камчатского.

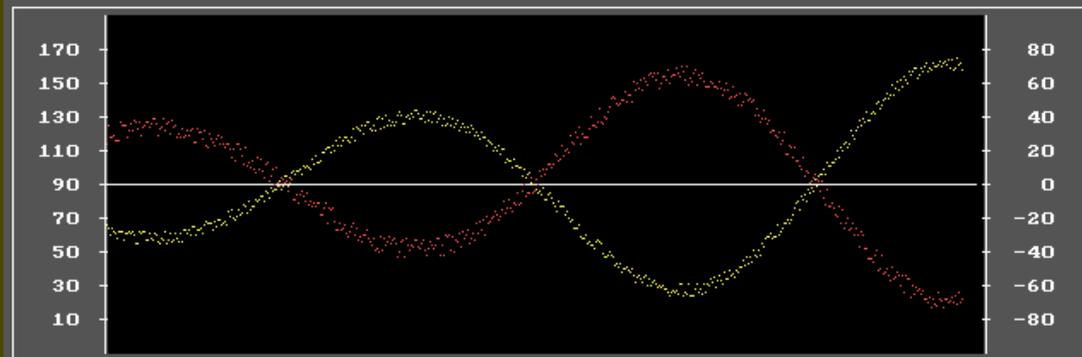
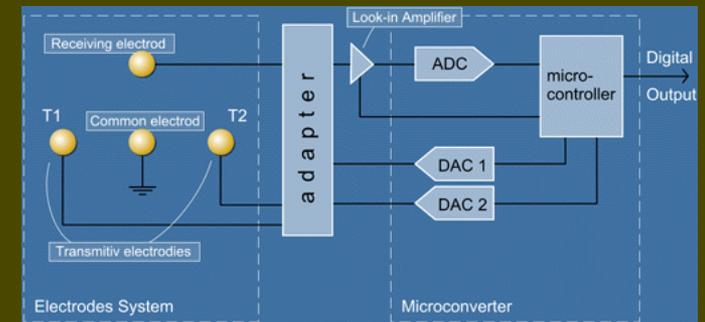
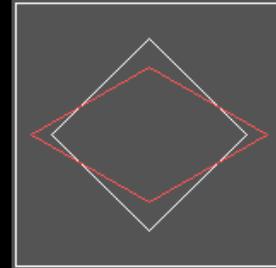
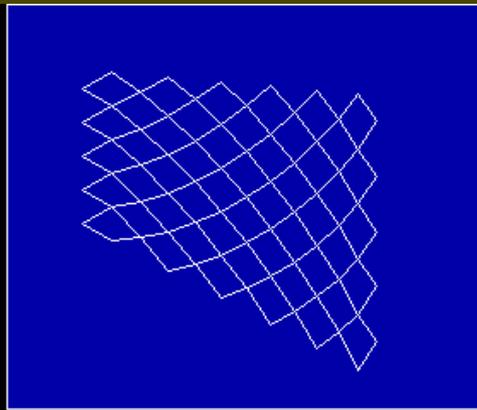
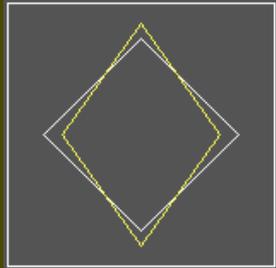
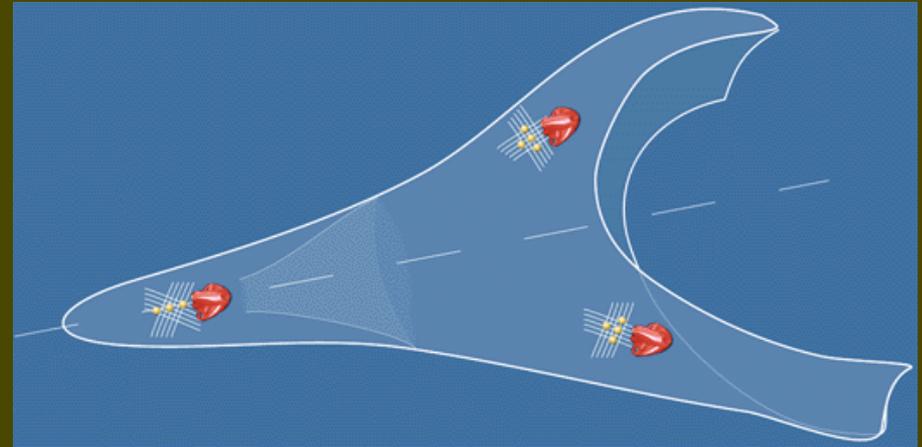
Но к концу 80-х у всех этих организаций начались большие трудности

**к.т.н. Рублёв Виктор Петрович,
доцент кафедры
Приборостроения ДВФУ**



Комплект переговорного устройства для аквалангистов

Из сделанных тогда разработок наиболее интересной представляется система контроля перекосов трала



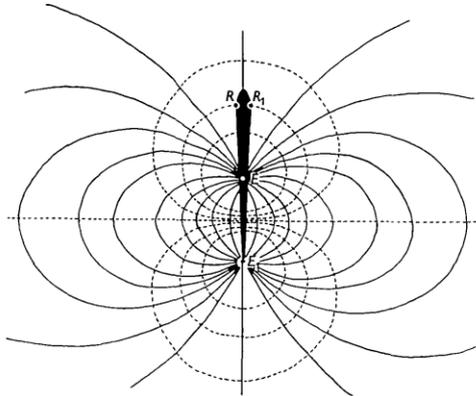
Простейшая система контроля симметрии в однородной воде с прямой связью между источником и приемником.

178

H. W. LISSMANN

Nevertheless, it is useful to keep this model in mind when considering the possible anatomical and physiological counterparts in the fish body and the history of their origin.

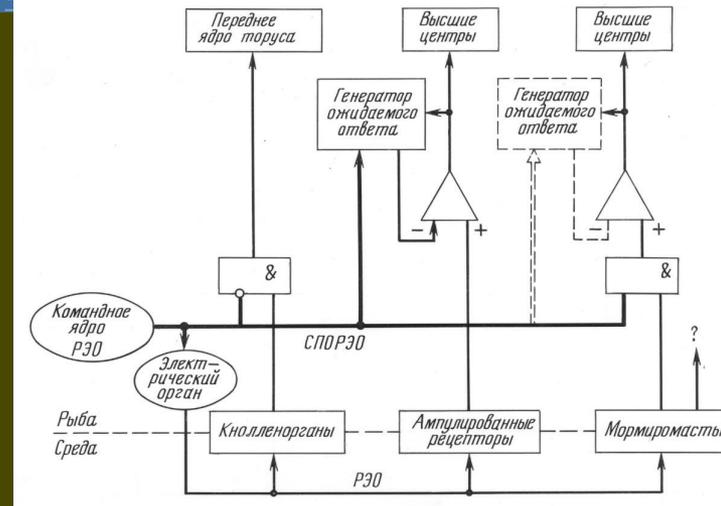
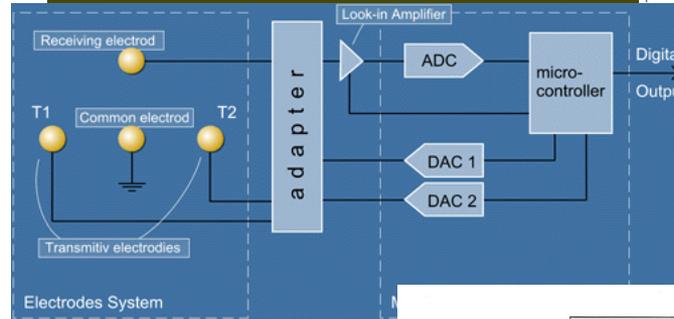
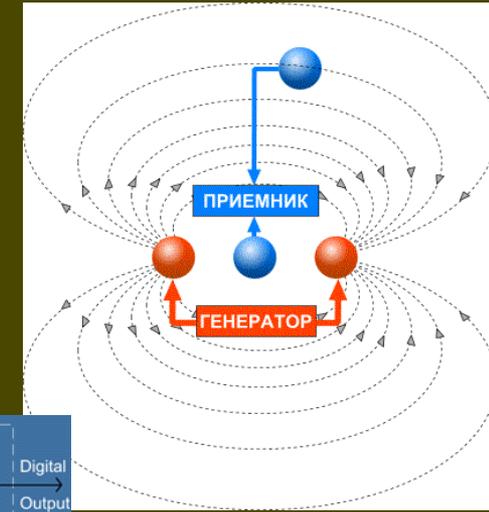
While there may not be a single simple answer to the problem of the evolution of all electric organs, a number of unrelated forms have striking similarities in common. A comparative survey may, therefore, yield valuable information.

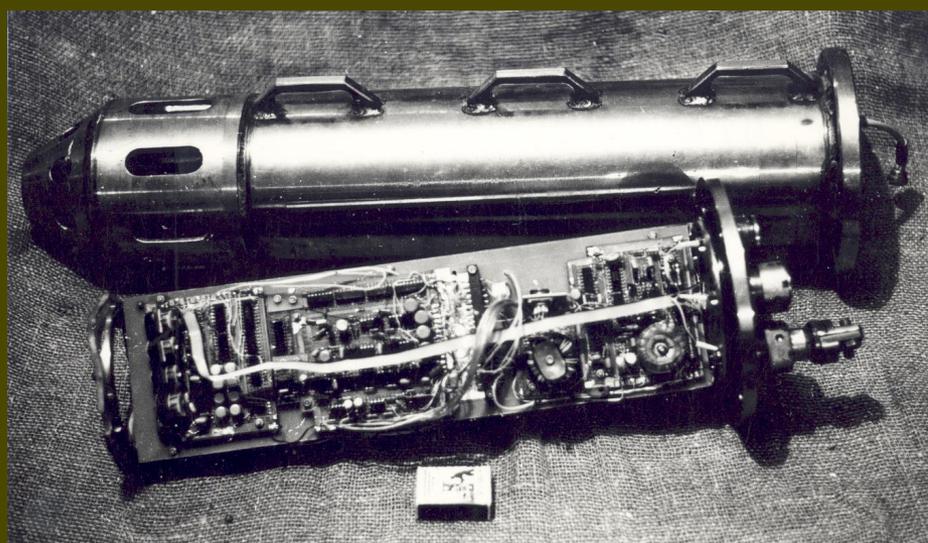
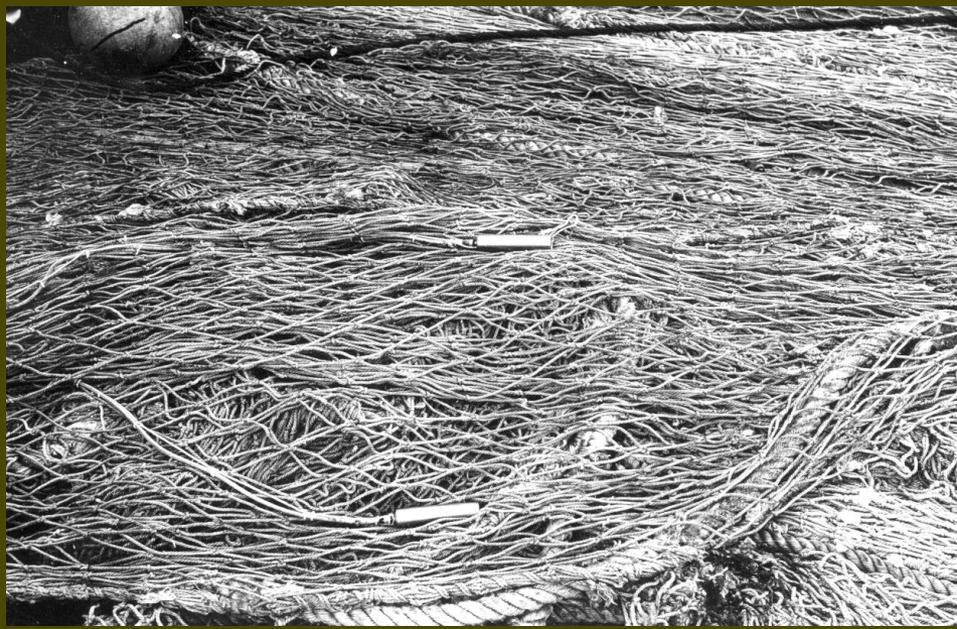


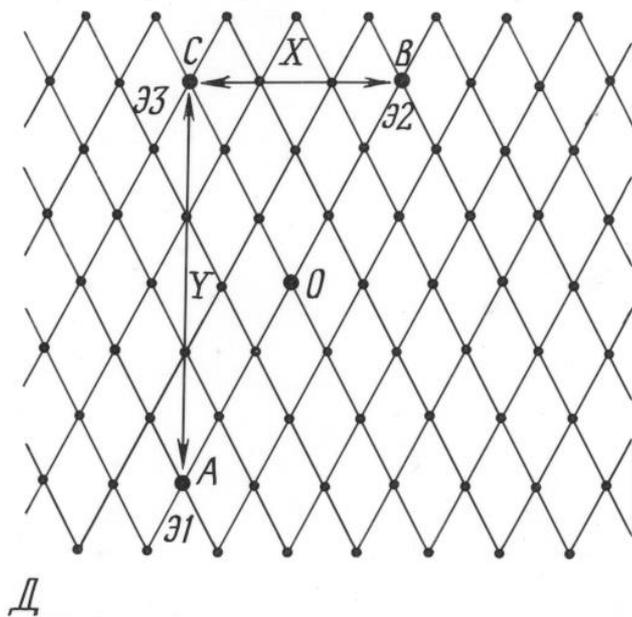
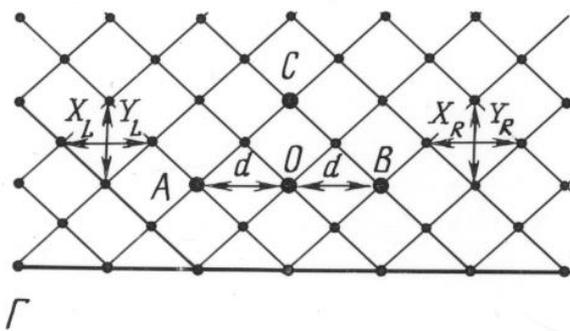
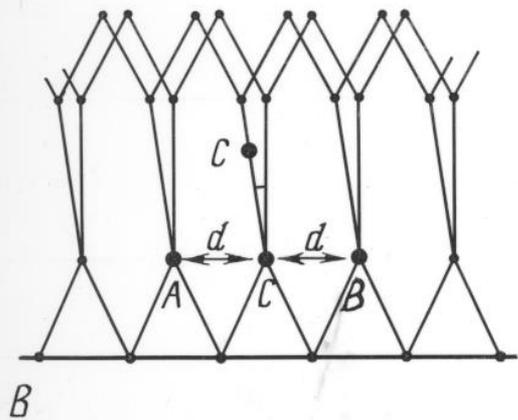
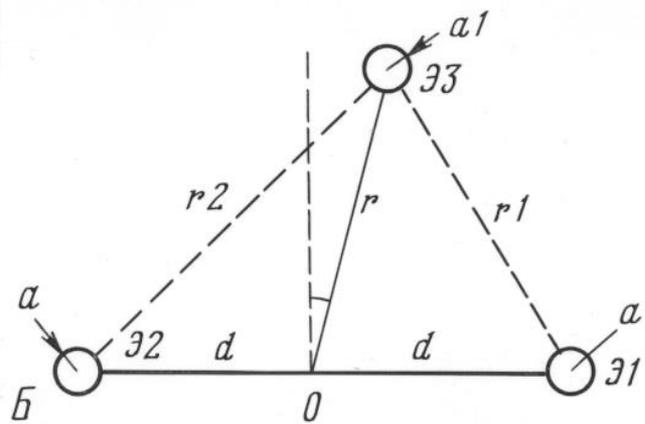
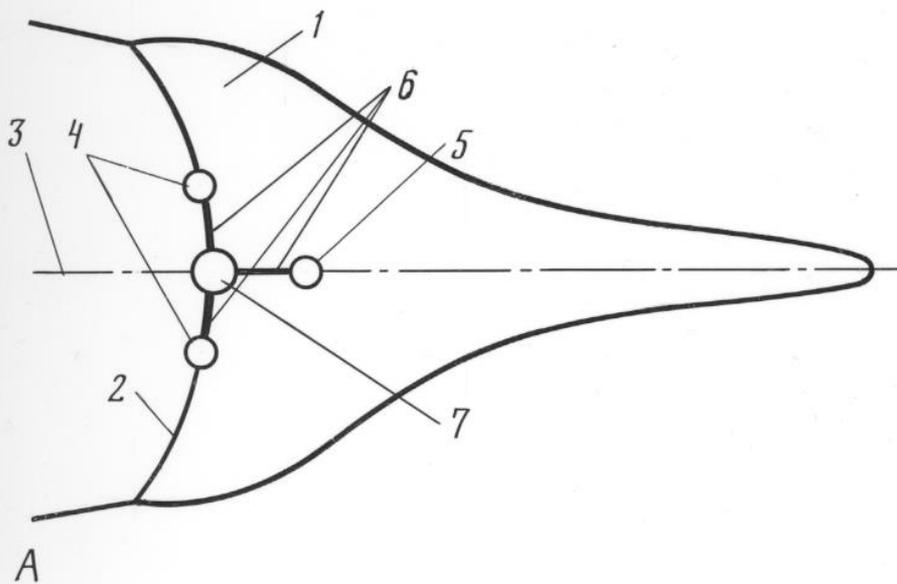
Text-fig. 11. Diagram of the electric field about equal charges of opposite sign. The lines of force (solid lines) and the lines of equipotential (dotted lines) are indicated. E and E_1 correspond to the discharging electrodes in the model or the electric organ of a fish; R and R_1 represent the recording electrodes or the hypothetical receptors.

(a) The discharge mechanism

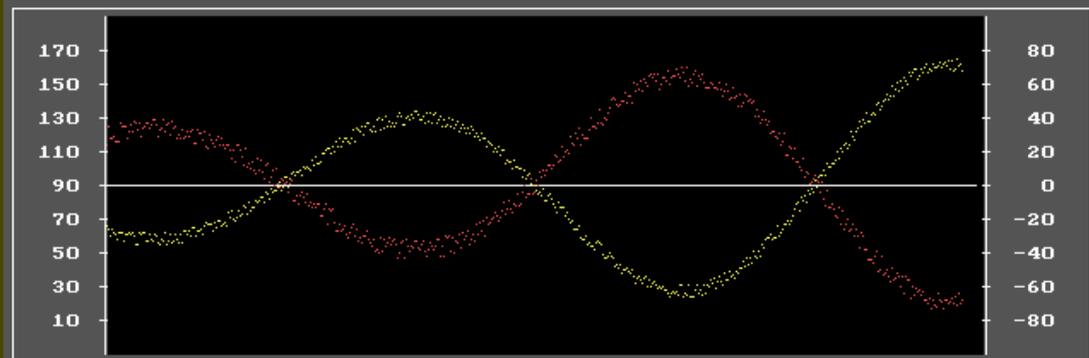
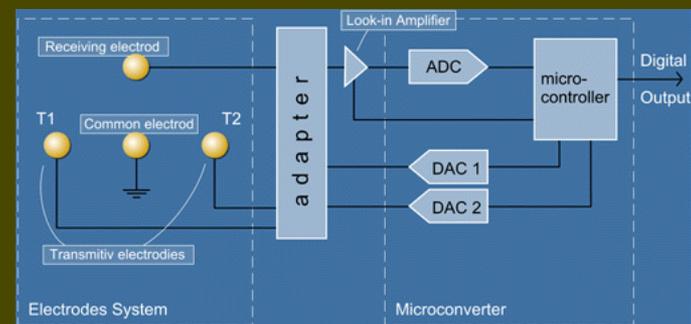
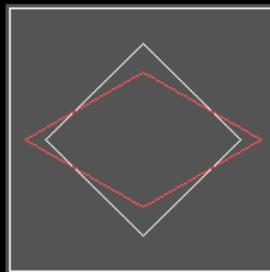
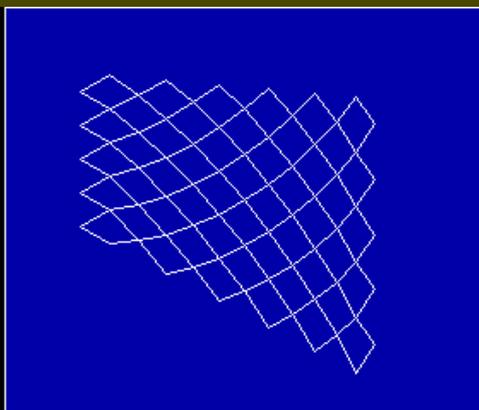
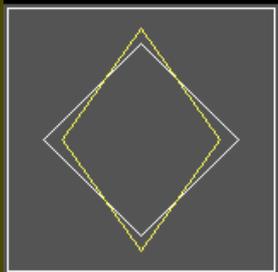
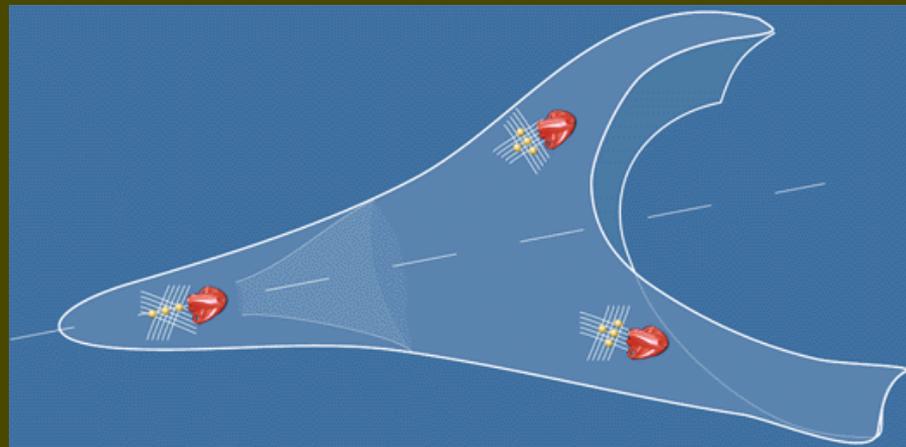
All available evidence suggests that independent evolution of electric organs in fish has taken place at least seven times. In the majority of cases embryology and innervation indicate clearly that the origin is from muscular tissue. As far as is known there is nothing in fish muscles which may point to the reason why in this class of animals alone muscle should be particularly predisposed to such a specialization. Although the regularity of myotomic arrangement should make a reconstruction into serial electroplates perhaps more feasible, it must be remembered that not only tail and trunk muscles have been incorporated into electric organs—as in the case of Rajidae, Mormyridae, *Gymnarchus*, the Gymnotidae, and probably also in *Malapterurus* (Johnels, 1956)—but also hypobranchial muscles (Torpedinae) and even eye muscles (*Astroscopus*) (Dahlgren, 1927). The origin and significance of the electric organs in the submental filaments of *Staetogenes elegans* (Ellis, 1913; Lowrey, 1914) remains obscure. In an inquiry about the causes of the evolution of electric organs it appears more profitable to consider the whole functional complex

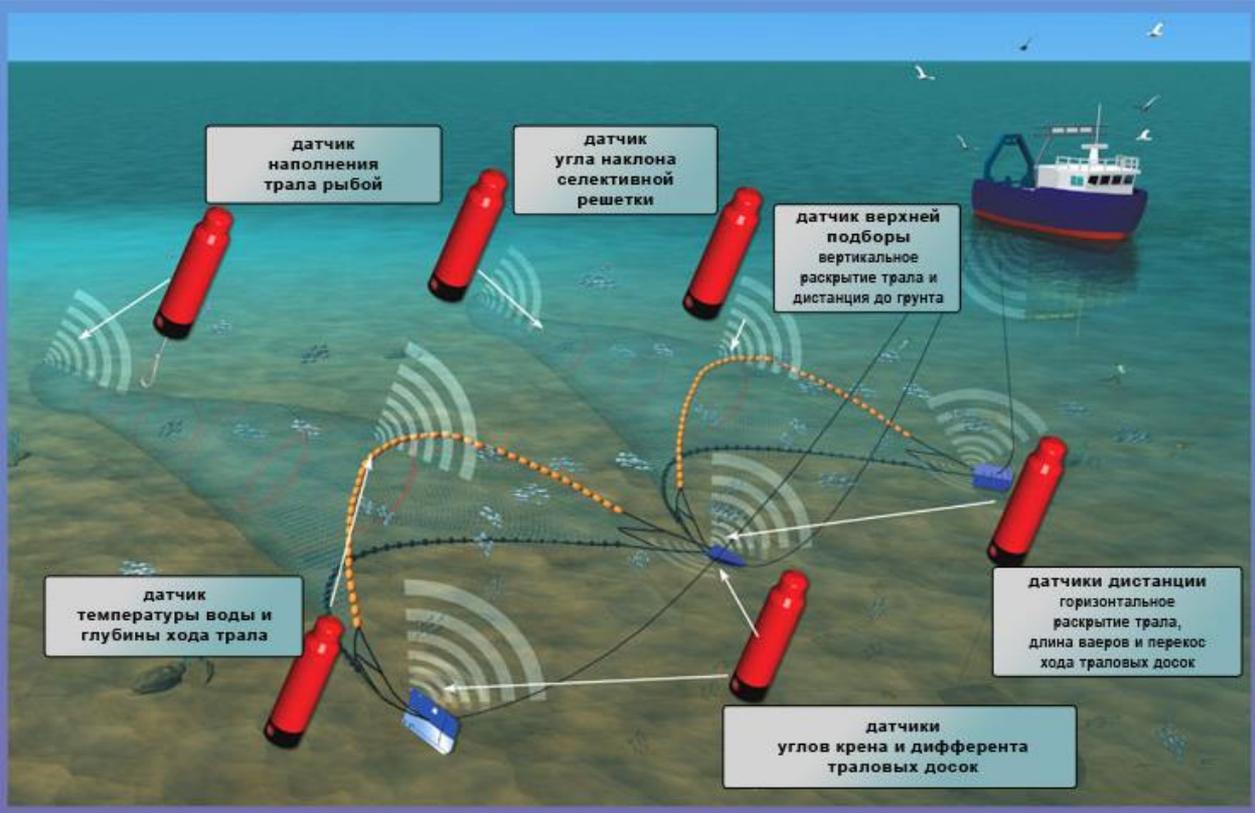






Система контроля перекосов трапа позволяет фиксировать угол раскрытия ячеи с чувствительностью 0.01°



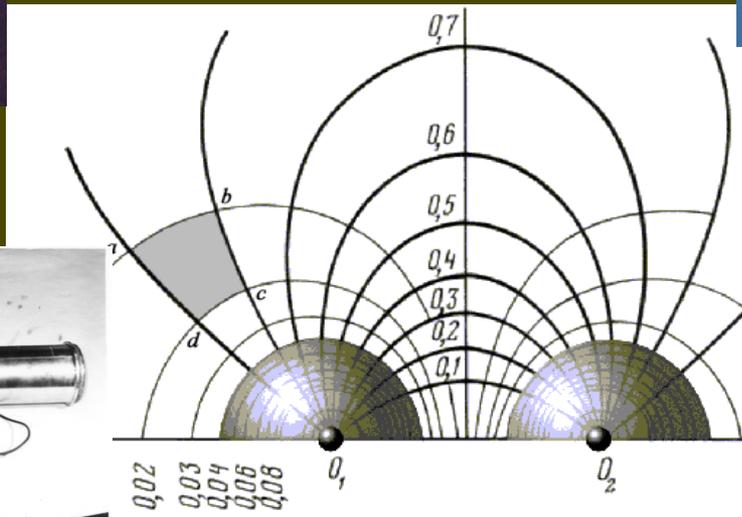
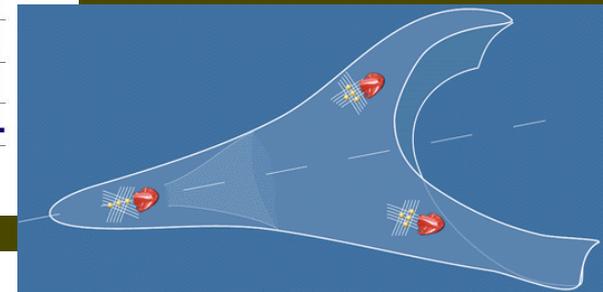
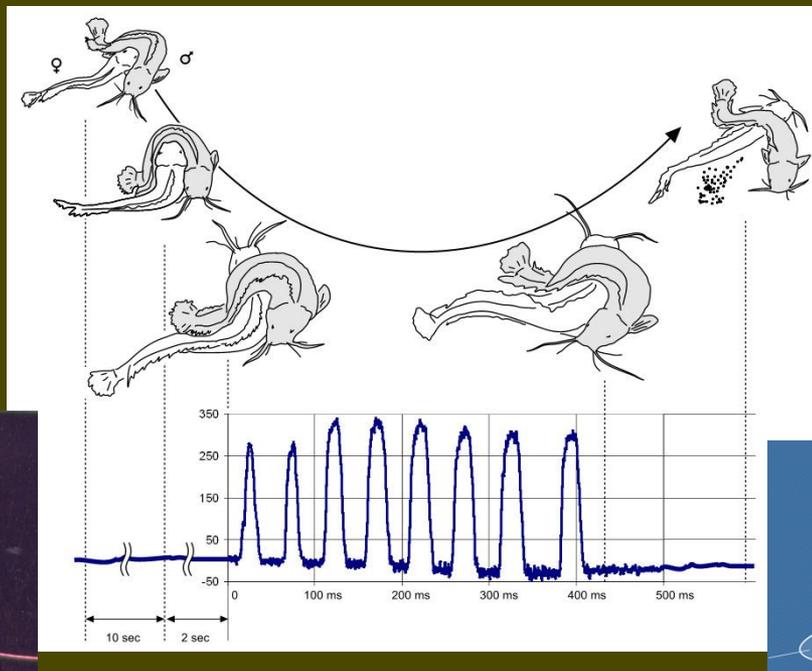
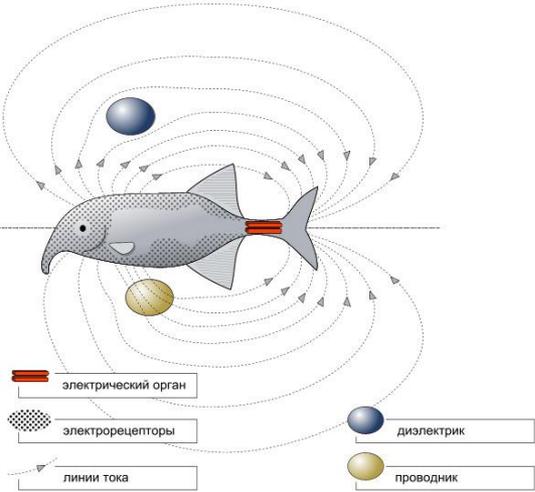


top.en.alibaba.com

Бионика – это не наука и не техника.
 Бионика – это методология экспорта
 идей из биологии в технику

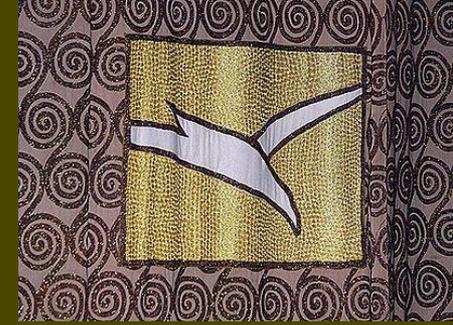
В. М. ОЛЬШАНСКИЙ

Бионическое
 моделирование
 электросистем
 слабоэлектрических
 рыб





Очевидная с виду идея
«взять из природы и сделать также» -
при более внимательном рассмотрении
часто оказывается ложной.
В большинстве случаев мы ищем не
прямую метафору, а обратную.

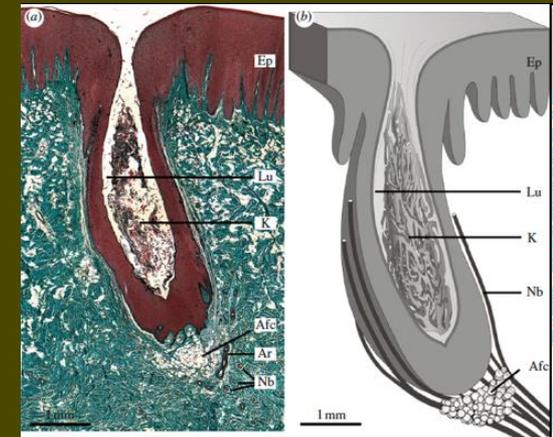


К природным объектам не прилагается
«техническая документация».

Чтобы распознать какую-либо особенность
надо общаться со специалистами по данному объекту .

Далеко не факт, что специалисты захотят общаться.

Далеко не факт, что Вы их поймете —
они все говорят на своих языках.



baryglobo.ru

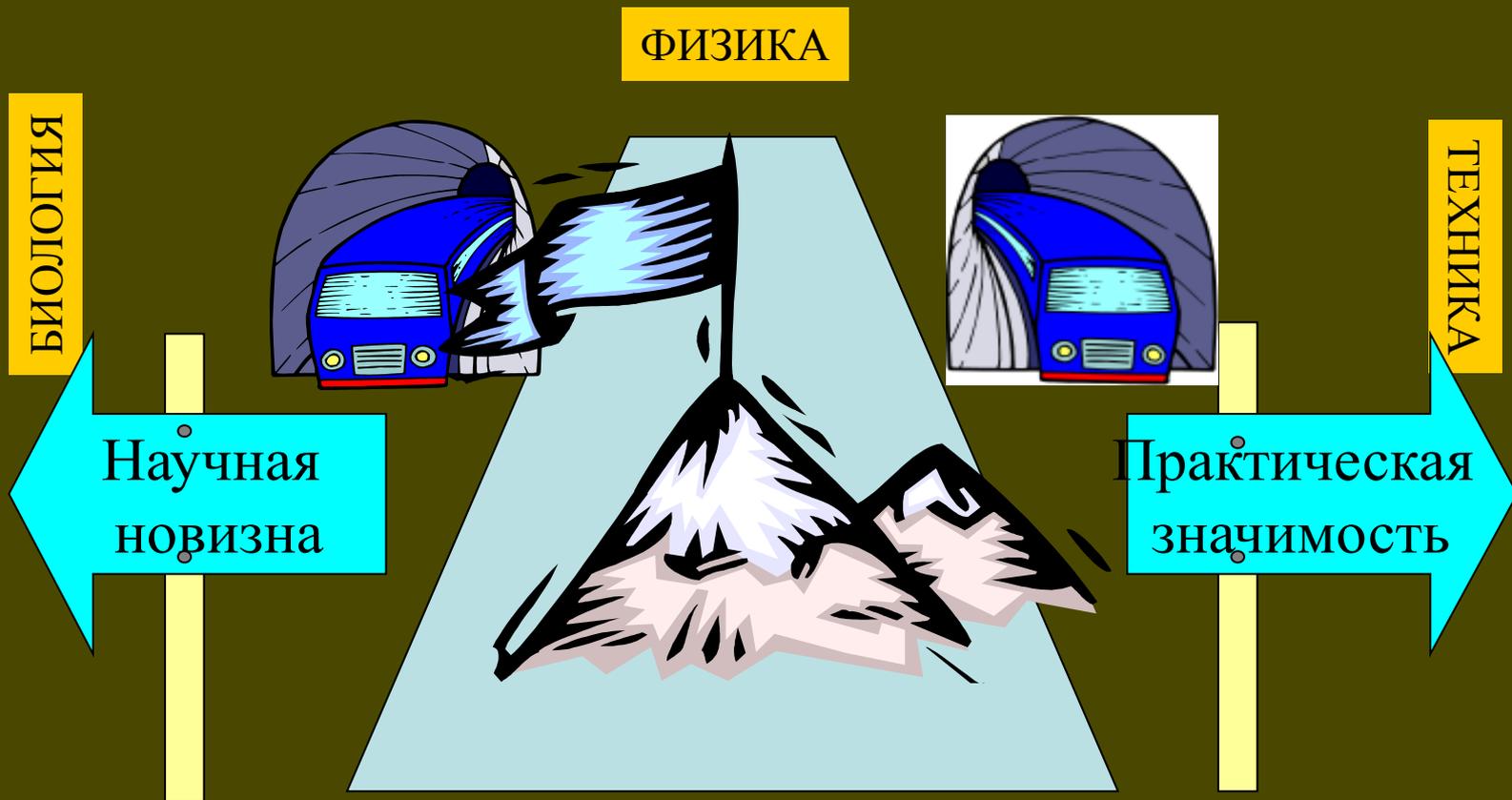
Как правило у практической задачи и природного аналога
разные масштабы.

Для согласования масштабов надо пропустить идею через физико-
математический анализ. Ответ может оказаться отрицательным:

Даже очень точная модель мухи,
выполненная в масштабе слона,
обладает плохими летными качествами.

Длинные дороги бионики проходят по чужим огородам,
причем поперек заборов.
Хозяева огородов далеко не всегда вам рады.





Пытаясь проложить туннель из науки в практику бионик сталкивается с конфликтом целей: наука ищет неприступные вершины, чтобы покорять их, а техника пытается проложить ровные пути.
У науки и техники разные системы оценки эффективности.

Электрические рыбы

Сильноэлектрические

Слабоэлектрические



Электрический скат
(Torpediniformes)
до 50 Ампер
Атлантика

Обыкновенные скаты
(Rajiformes)
все океаны



Электрический угорь
(Electrophoridae)
600 Вольт
Южная Америка

Гимнотобразные
(Gymnotiformes)
Южная Америка



Клюворылообразные
(Mormyriiformes)
Африка



Электрический сом
(Malapteruridae)
более 300 Вольт
Африка

?



Южный звездочет
(Astroscopus)
5 Вольт. 1 Ампер
океаны

Морская корова
(*Uranoscopus scaber*)
Черное море



В 1963 г. Лиссманн и Мэйчин доказали, что клариевые сомы лучше всего воспринимают электрические стимулы длительностью 25 мс и выше.

В названии их публикации в Nature подчеркивается, что клариевые сомы - НЕэлектрические рыбы.

Представляется, что более тщательное исследование сомов будет плодотворным, поскольку пока не обнаружено переходных форм между сильноэлектрическим сомом и остальными сомами – ситуация напоминающая недавнюю ситуацию с гимнотидами (Лиссманн, 1958)

BIOLOGY

Electric Receptors in a Non-electric Fish (*Clarias*)

It is now well established that certain fish can detect objects electrically. These fish have weak electric organs, and set up an electric field in the surrounding water. A nearby object distorts this field, and the distortions are detected by the fish. The electric receptors are sense organs communicating with the water by means of jelly-filled canals.

In an early examination¹ of this 'electric sense' we suggested that the incoming electrical signals were 'smoothed' at the electric receptors before being coded into impulses in the afferent nerves. This hypothesis was tested in a series of experiments² in which a *Gymnarchius niloticus* was trained to respond to an applied electric field. The hypothesis was fully confirmed; the smoothing time-constant was found to be about 25 msec. It was further found that the fish was unexpectedly sensitive to trains of pulses of low-repetition frequency; this suggested that adaptation of the receptors was taking place with a time constant of some tens of milliseconds. Each successive pulse of the train would then give rise to a separate sensory signal. If the time taken in the central nervous system to process the sensory data and release the response (the 'perception time') were sufficiently long, several of these separate signals might be centrally summated to form a larger stimulus.

All the species of the two families of fish examined so far (Mormyridae, Gymnotidae) possess electric organs and specialized electric receptors derived from the lateralis system. On evolutionary grounds there is reason to suppose that some non-electric fish may have electric receptors³, and that knowledge of their properties may help towards an understanding of the mechanism of electric receptors in general⁴.

For our experiments an African species of *Clarias*—belonging to the very large catfish family (Siluridae)—was chosen for the following reasons: (a) One species of this family is known to be electric—the strong electric *Malapterurus*; no connecting link to non-electric catfish has been established through a weak electric species. (b) A number of members of this family (*Clarias*, *Saccobranchus*, *Malapterurus*, *Amiurus*, *Silurus*, etc.) were found to respond to a

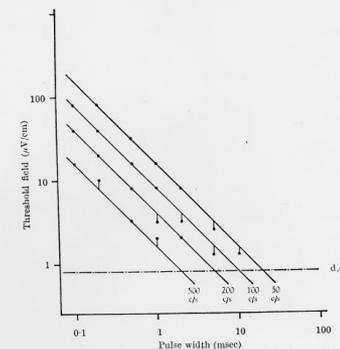


Fig. 1. Threshold field for the 'standard response' by *Clarias* to trains of pulses from 50 cps to 500 cps, and also to d.c.

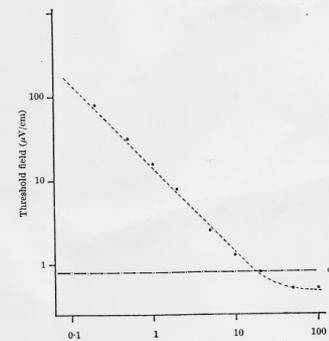


Fig. 2. Threshold field for single pulses

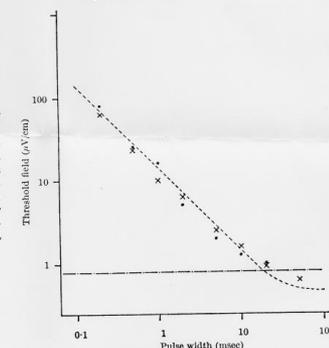


Fig. 3. Threshold field for low-frequency pulse trains. ●, 20 cps; ×, 10 cps; ---, single pulses

moving magnet. (c) Freshwater catfish possess 'small pit organs' structurally reminiscent of 'mormyromasts'; one marine species has ampullae of Lorenzini, receptors known to be sensitive to electric currents in the Elasmobranchs⁵⁻⁷. (d) In life habits and ecology many catfish resemble the mormyrids and gymnotids.

The experimental procedure followed that used for *Gymnarchius*²; a specimen of *Clarias* (*anguilloides*?) was confined within a tank fitted with two electrodes between which an electric field could be established. The input to the electrodes was of controllable amplitude, and could be either d.c., single pulses or trains of pulses. The fish was trained to give 'a standard response' when the electric field was applied; the threshold field required to elicit this response was measured for the various types of stimulus.

The results for pulse trains of relatively high frequency, and for d.c., are shown in Fig. 1. As with *Gymnarchius*, the threshold is determined only by the mean value (or 'd.c.

В первой публикации по слабоэлектрическим рыбам описаны разряды от перистоусых сомов. Разряды периодически генерировались одиночными особями и имели длительность менее 1 мс.

Brain Behav Evol 1990;35:268-277

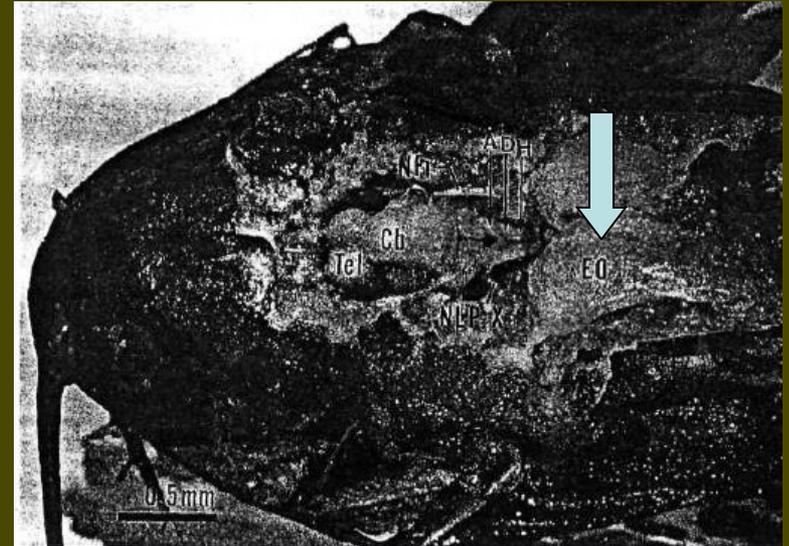
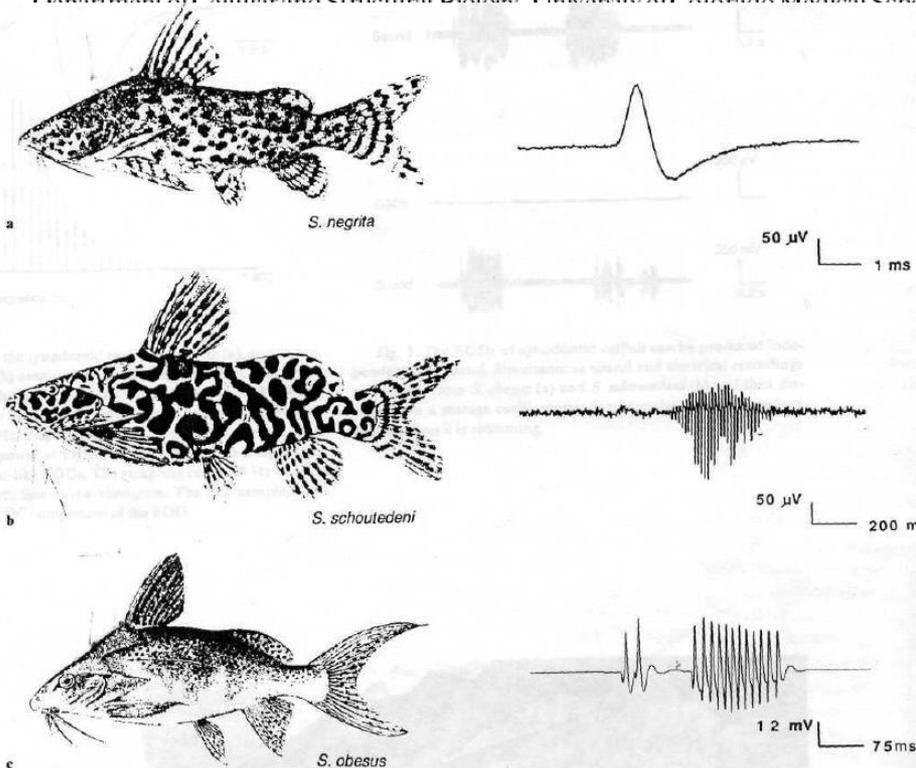
Synodontid Catfish: A New Group of Weakly Electric Fish

Behavior and Anatomy¹

Mary Hagedorn*, Mary Womble^b, Thomas E. Finger^b

^aNeurobiology and Behavior, Cornell University, Ithaca, N.Y.;

^bDepartment of Cellular and Structural Biology, University of Colorado Medical School, Denver, Colo., USA



Проведенные нами эксперименты на перистоусых сомах показали, что их ответы на стимулы длительностью десятки мс гораздо отчетливее, чем ответы на стимулы длительностью единицы мс

ДОКЛАДЫ АКАДЕМИИ НАУК, 1993, том 332, № 1

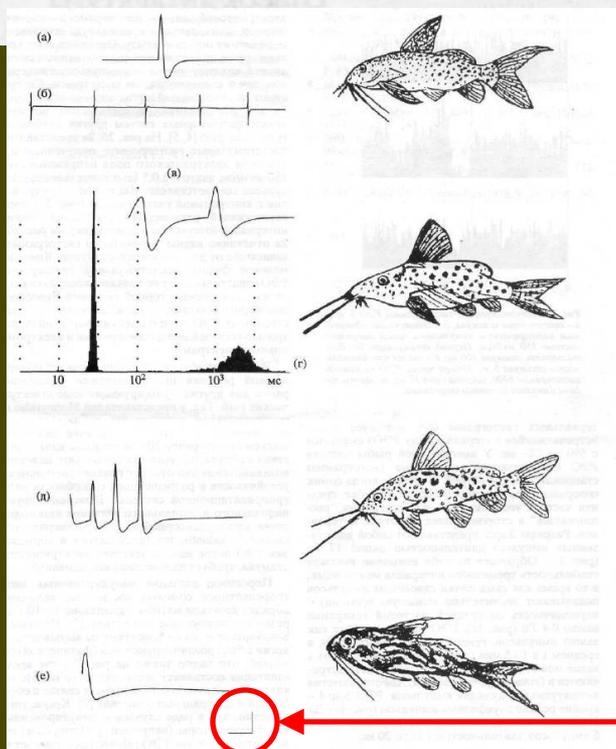
ФИЗИОЛОГИЯ

УДК597.0.08+597.0:597.3

ЭЛЕКТРОГЕНЕРАТОРНАЯ АКТИВНОСТЬ SYNODONTIS И ЕЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРИ ДЕЙСТВИИ СЛАБЫХ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ПОЛЕЙ

© 1993 г. А. А. Орлов, В. Д. Барон, В. М. Ольшанский

Представлено академиком Д.С. Павловым 23.02.93 г.



100 мс

5 мс

10 мс

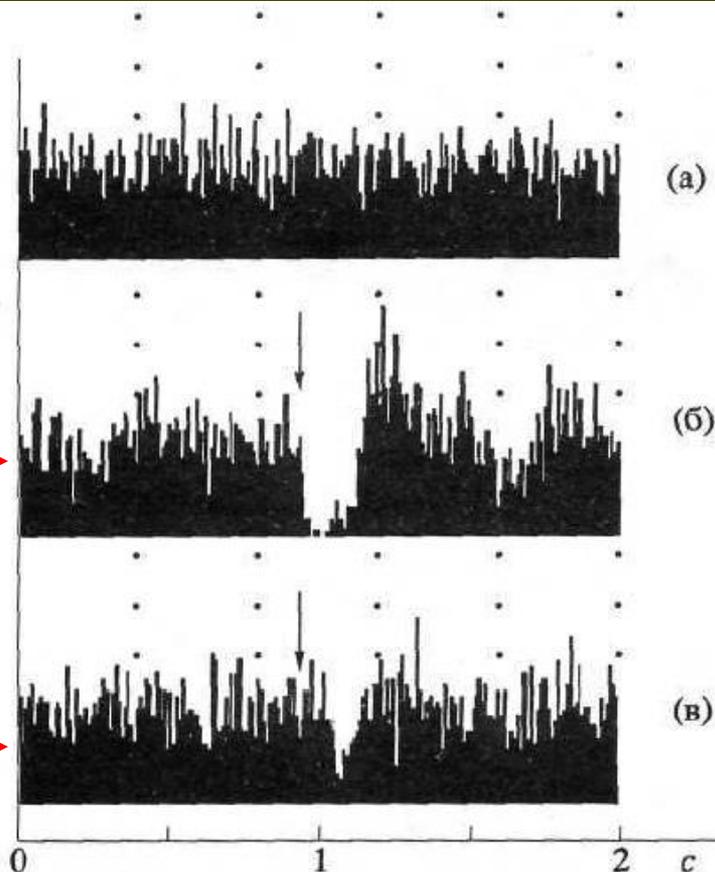


Рис. 2. Постстимульные гистограммы РЭО *S. sp.1.* а - отсутствие а.имула, б - стимуляция однородным электрической импульсным полем напряженностью 150 мкВ/см. Период стимуляции 2с. Длительность стимула 100мс. в - то же при длительности стимула 5мс. Общее число РЭО на каждой гистограмме 6400, ширинабина 10мс, моменты подачии импульса показаны стрелками.

Рис. 1. Разряды электрического органа четырех видов *Synodontis*. а, б - осциллограммы для *S.sp.1.* в - осциллограмма и г - межстривальная гистограмма (в логарифмическом масштабе по оси времени, общее количество импульсов - 2684) для *S.sp.2.* д, е - осциллограммы для *S.sp.3* и *S.sp.4* соответственно. Для осциллограмм а, в, д, е - вертикальная калибровка 100мВ, горизонтальная - 10мс. Для осциллограммы б - вертикальная калибровка 200мВ, горизонтальная 200мс.

В 1993 г. в Эфиопии В.Д.Барон, А.А.Орлов и А.С.Голубцов впервые обнаружили монополярные разряды клариевого сома *Clarias gariepinus*, проявляющиеся только в процессе социальных взаимодействий.

African *Clarias* catfish elicits long-lasting weak electric pulses

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

Severtzov Institute of Animal Evolutionary Morphology and Ecology of the Russian Academy of Science, Leninsky Prospect 33, Moscow 117071 (Russia)

Received 1 November 1993; accepted 25 January 1994

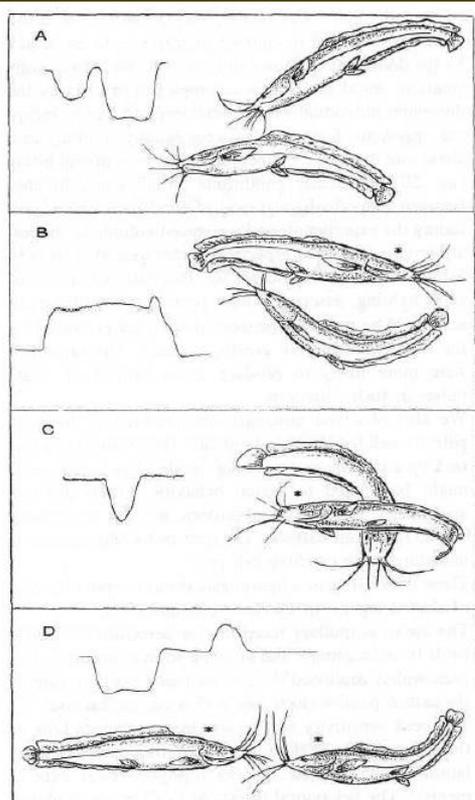


Figure 2. Drawing from videorecords containing in the same frame a view of experimental tank and a screen of oscilloscope displaying fish EODs. The individual marked with an asterisk is discharging.



Представляется, что более тщательное исследование сомов будет плодотворным, поскольку пока не обнаружено переходных форм между сильноэлектрическим сомом и остальными сомами – ситуация напоминающая недавнюю ситуацию с гимнотидами (Лиссманн, 1958)

В 1963 г. Лиссманн и Мэйчин доказали, что клариевые сомы имеют электрорецепторы и что они лучше всего воспринимают стимулы длительностью 25 мс и выше.

В названии их публикации в Nature подчеркивается, что клариевые сомы - НЕэлектрические рыбы.

BIOLOGY

Electric Receptors in a Non-electric Fish (*Clarias*)

It is now well established that certain fish can detect objects electrically. These fish have weak electric organs, and set up an electric field in the surrounding water. A nearby object distorts this field, and the distortions are detected by the fish. The electric receptors are sense organs communicating with the water by means of jelly-filled canals.

In an early examination¹ of this 'electric sense' we suggested that the incoming electrical signals were 'smoothed' at the electric receptors before being coded into impulses in the afferent nerves. This hypothesis was tested in a series of experiments² in which a *Gymnarchus niloticus* was trained to respond to an applied electric field. The hypothesis was fully confirmed; the smoothing time-constant was found to be about 25 msec. It was further found that the fish was unexpectedly sensitive to trains of pulses of low-repetition frequency; this suggested that adaptation of the receptors was taking place with a time constant of some tens of milliseconds. Each successive pulse of the train would then give rise to a separate sensory signal. If the time taken in the central nervous system to process the sensory data and release the response (the 'perception time') were sufficiently long, several of these separate signals might be centrally summated to form a larger stimulus.

All the species of the two families of fish examined so far (Mormyridae, Gymnotidae) possess electric organs and specialized electric receptors derived from the lateralis system. On evolutionary grounds there is reason to suppose that some non-electric fish may have electric receptors³, and that knowledge of their properties may help towards an understanding of the mechanism of electric receptors in general⁴.

For our experiments an African species of *Clarias*—belonging to the very large catfish family (Siluridae)—was chosen for the following reasons: (a) One species of this family is known to be electric—the strong electric *Malapterurus*; no connecting link to non-electric catfish has been established through a weak electric species. (b) A number of members of this family (*Clarias*, *Saccobranchius*, *Malapterurus*, *Amiurus*, *Silurus*, etc.) were found to respond to a

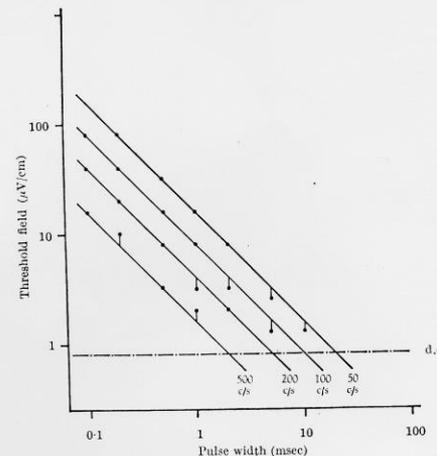


Fig. 1. Threshold field for the 'standard response' by *Clarias* to trains of pulses from 50 c/s to 500 c/s, and also to d.c.

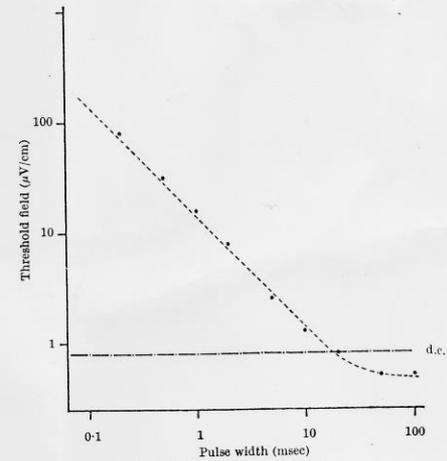


Fig. 2. Threshold field for single pulses

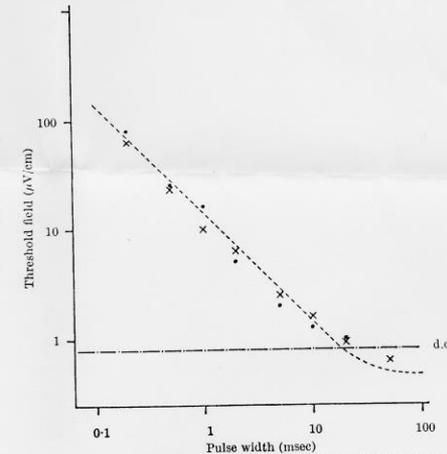


Fig. 3. Threshold field for low-frequency pulse trains. ●, 20 c/s; ×, 10 c/s; ---, single pulses

moving magnet. (c) Freshwater catfish possess 'small pit organs' structurally reminiscent of 'mormyromasts'; one marine species has ampullae of Lorenzini, receptors known to be sensitive to electric currents in the Elasmobranchs⁵⁻⁷. (d) In life habits and ecology many catfish resemble the mormyrids and gymnotids.

The experimental procedure followed that used for *Gymnarchus*²: a specimen of *Clarias* (*anguilloides*?) was confined within a tank fitted with two electrodes between which an electric field could be established. The input to the electrodes was of controllable amplitude, and could be either d.c., single pulses or trains of pulses. The fish was trained to give 'a standard response' when the electric field was applied; the threshold field required to elicit this response was measured for the various types of stimulus.

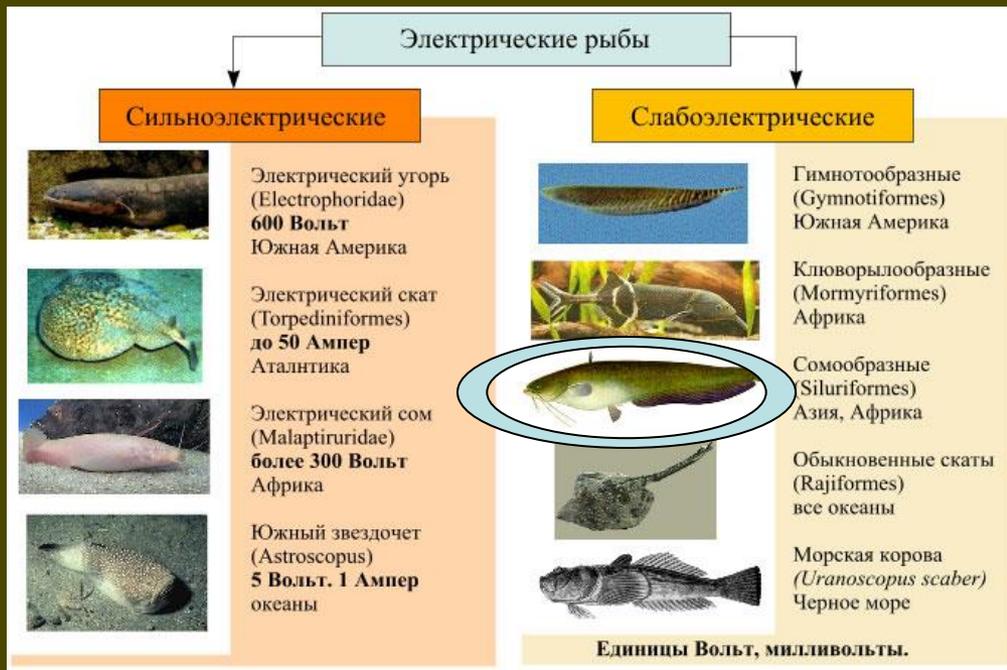
The results for pulse trains of relatively high frequency, and for d.c., are shown in Fig. 1. As with *Gymnarchus*, the threshold is determined only by the mean value (or 'd.c.



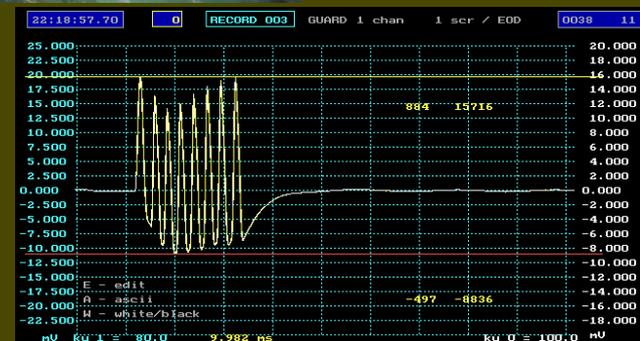
Представитель Эфиопии
BERHANU ZEMENE
 подготавливает клариевого сома
 для экспериментов



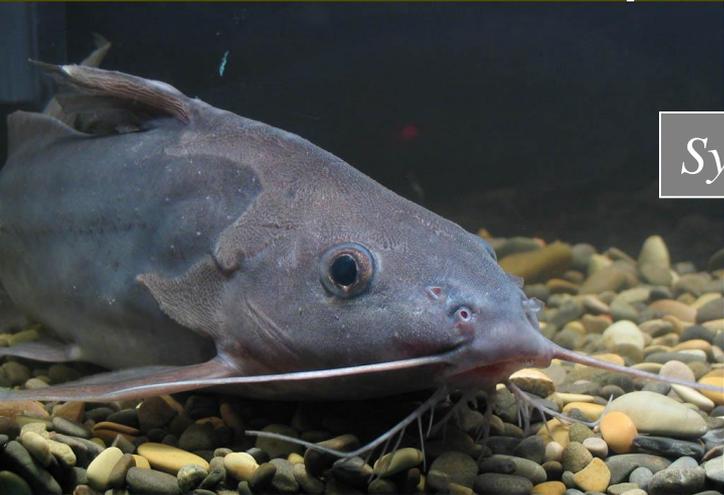
В.Д.Барон и В.Хейлигенберг



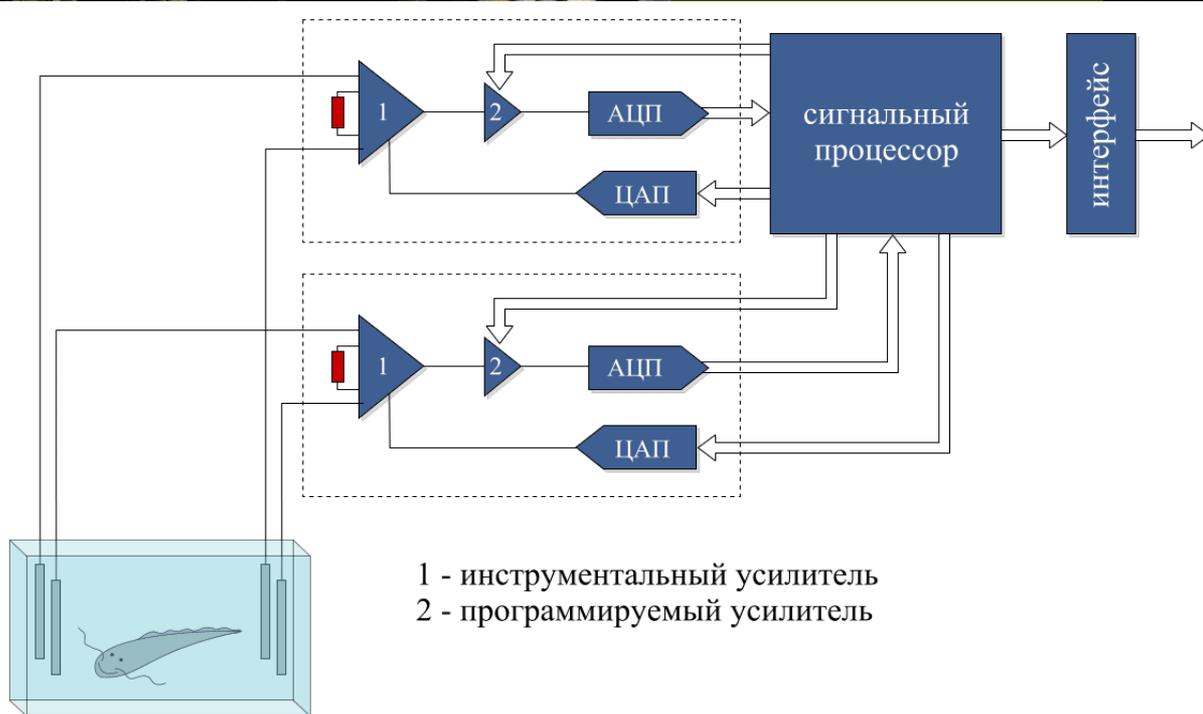
Микропроцессорный прибор для регистрации формы электрических разрядов сомов (старая версия).



Особенности электрогенерации сомов. Регистрация разрядов с помощью специализированной микропроцессорной аппаратуры



Synodontis schall





Эфиопия, 1993 г.

Эфиопия

(кадры из фильма Д.Эльяшева
«Экспедиция»)



Peter Moller

Electric Fishes

History and behavior

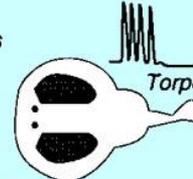


CHAPMAN & HALL
Fish and Fisheries Series 17



Пресноводные электрические рыбы обитают только в Африке и Южной Америке

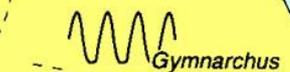
GLY ELECTRIC INTERMITTENT



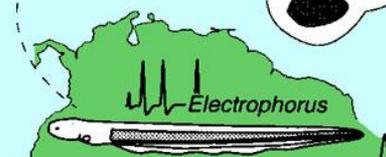
Torpedo



Malapterurus



Gymnarchus



Electrophorus



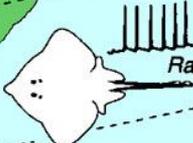
Apterionotus



Eigenmannia



Gymnotus



Raja



Gnathonemus

wave fish

pulse fish

WEAKLY ELECTRIC

Moller 1995



Электрические разряды азиатских пресноводных рыб

*Doklady Biological Sciences, Vol. 354, 1997, pp. 270–272. Translated from Doklady Akademii Nauk, Vol. 354, No. 3, 1997, pp. 419–422.
Original Russian Text Copyright © 1997 by Morshnev, Ol'shanskii.*

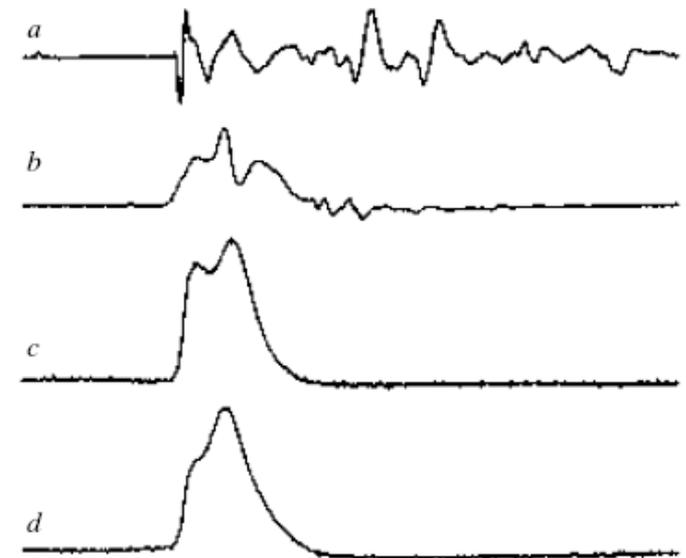
GENERAL
BIOLOGY

Electric Discharges in Asian Catfish *Ompok bimaculatus* (Siluriidae)

K. S. Morshnev and V. M. Ol'shanskii
Presented by Academician D.S. Pavlov April 29, 1996

Received April 30, 1996

**Первая регистрация электрических разрядов
от азиатской пресноводной рыбы
(Моршнева, Ольшанский, 1995)**





Дальний Восток
(Фотографии Кости Моршнева)



Monopolar Electric Discharges of the Catfish *Parasilurus asotus* (Siluridae, Siluriformes)

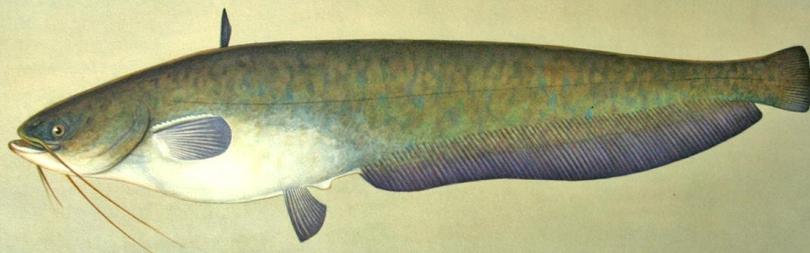
V. D. Baron^a and V. M. Olshansky

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences (IEE RAS), Leninsky pr. 33, Moscow, 119071 Russia

^a e-mail: vbaron@mail.ru

Received October 14, 2008

Abstract—Electric discharges in the catfish *Parasilurus asotus* are registered for the first time. The discharges are monopolar pulses of a 50–300 ms duration which corresponds to the frequency characteristics of ampoules of electroreceptors in these catfish. Electric generation is discovered only upon the aggressive-

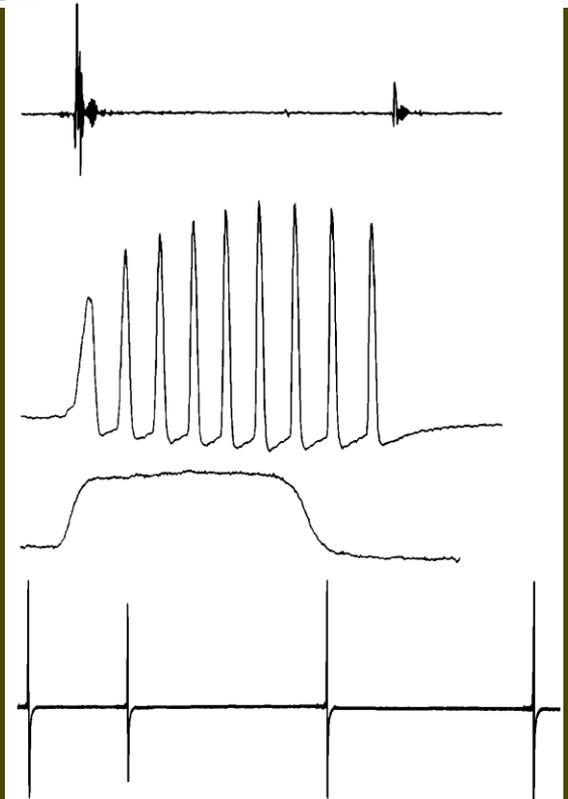


Разряд амурского сома *Parasilurus asotus*
(Ольшанский, Барон)





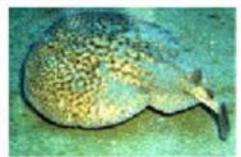
Регистрация разрядов сомов
на оз. Чамо (Эфиопия)



Электрические рыбы

Сильноэлектрические

Слабоэлектрические



Электрический скат (Torpediniformes)
до 50 Ампер
Атлантика

Обыкновенные скаты (Rajiformes)
все океаны



Электрический угорь (Electrophoridae)
600 Вольт
Южная Америка

Гимнотобразные (Gymnotiformes)
Южная Америка



Клюворылообразные (Mormyriiformes)
Африка



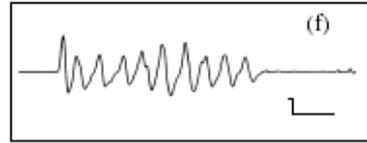
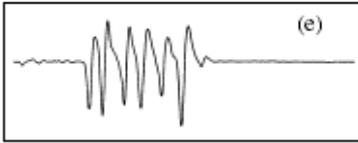
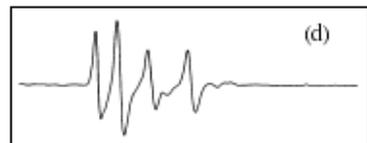
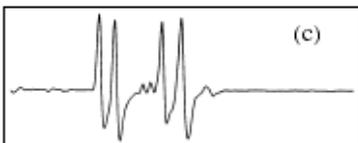
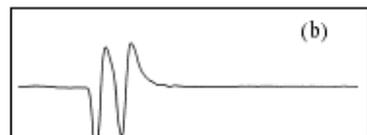
Электрический сом (Malapteruridae)
более 300 Вольт
Африка

Сомообразные (Siluriformes)
Азия, Африка



Южный звездочет (Astroscopus)
5 Вольт. 1 Ампер
океаны

Морская корова (Uranoscopus scaber)
Черное море

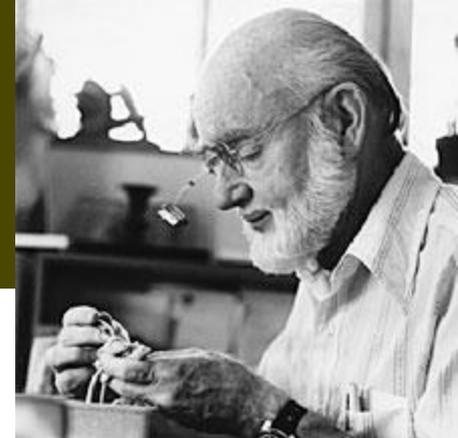


Discovery of Specialized Electrogenenerating Activity in Two Species of *Polypterus* (*Polypteriformes*, *Osteichthyes*)

V. D. Baron and D. S. Pavlov



Особый интерес к электрическим рыбам с эпизодическими электрическими разрядами подчеркивается в программной статье Теодора Буллока о наиболее перспективных направлениях развития электроэкологии



The Journal of Experimental Biology 202, 1455–1458 (1999)
Printed in Great Britain © The Company of Biologists Limited 1999
JEB2094

THE FUTURE OF RESEARCH ON ELECTRORECEPTION AND ELECTROCOMMUNICATION

THEODORE HOLMES BULLOCK*

Department of Neurosciences, University of California, San Diego, La Jolla, CA 92093-0201, USA

*e-mail: tbullock@ucsd.edu

Accepted 2 March; published on WWW 21 April 1999

загадка Дарвина

Summary

Beyond continuation of currently active areas, some less studied ones are selected for predictions of marked advance. (1) Most discoveries will be in cellular components and molecular mechanisms for different classes of receptor or central pathways. (2) More major taxa, possibly birds, reptiles or invertebrates, will be found to have electroreceptive species representing independent evolutionary 'inventions'. (3) Electric organs with weak and episodic electric discharges will be found in new taxa; first, among siluriforms. (4) New examples are to be expected, such as lampreys, where synchronized muscle action potentials sum to voltages in the range of weakly electric fish. Some of these will look like intermediates in

the evolution of electric organs. (5) Ethological significance will be found for a variety of known physiological features; e.g. uranoscopids, skates and weakly electric catfish with episodic electric discharges; electroreceptive ability of animals such as lampreys, chimaeras, lungfish, sturgeons, paddlefish and salamanders with Lorenzian-type ampullae; gymnotiform and mormyrid detection of the capacitive component of impedance. (6) The organization of some higher functions in the cerebellum and forebrain will gradually come to light.

Key words: electroreception, electrocommunication, brain organisation, complexity, cognition.

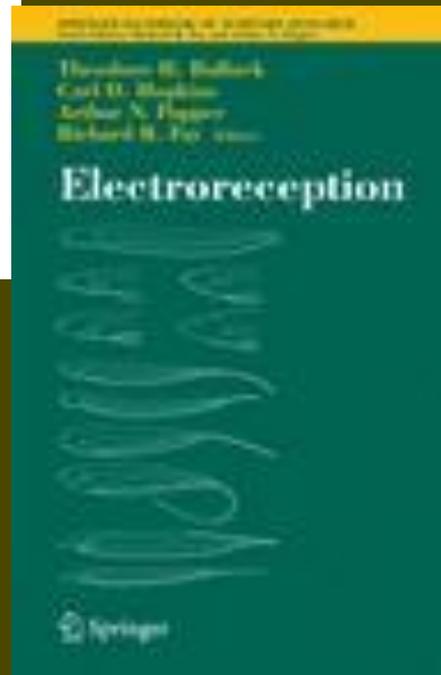
Список литературы к статье Теодора Буллока

1458 T. H. BULLOCK

References

- Baron, V. D. (1994a). Possible role of electroreception in the behavior of weakly electric fishes. *Sensory Syst.* 8, 217–224.
- Baron, V. D. (1994b). African *Clarias* catfish elicits long-lasting weak electric pulses. *Experientia* 50, 644–647.
- Baron, V. D. and Morshnev, K. S. (1998). About peculiarities of electric organ discharges of two species of synodontid (Mochokidae, Siluriformes). *Dokl. Acad. Sci.* 361 (in press).
- Baron, V. D., Morshnev, K. S., Olshansky, V. M. and Orlov, A. A. (1994). Electric organ discharges of two species of African catfish (*Synodontis*) during social behaviour. *Anim. Behav.* 48, 1472–1475.
- Baron, V. D., Orlov, A. A. and Golubtsov, A. S. (1996a). African catfishes. A new group of weakly electric fish. *Izvestiya RAN. Ser. Biol.* 1, 106–111 (in Russian).
- Baron, V. D., Orlov, A. A. and Golubtsov, A. S. (1996b). Discovery of electric discharges in the African catfish *Auchenoglanis occidentalis* (Siluriformes: Bagridae). *Dokl. Akad. Sci.* 349, 565–567 (in Russian).
- Bullock, T. H. and Northcutt, R. G. (1982). A new electroreceptive teleost: *Xenomystus nigri* (Osteoglossiformes: Notopteridae). *J. Comp. Physiol.* 148, 345–352.
- Hagedorn, M., Womble, M. and Finger, T. E. (1990). Synodontid catfish, a new group of weakly electric fish. Behavior and anatomy. *Brain Behav. Evol.* 35, 268–277.
- Kleerekoper, H. and Sibakin, K. (1956). An investigation of the electrical 'spike' potentials produced by the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in the water surrounding the head region. I. *J. Fish. Res. Bd Can.* 13, 373–383.
- Kleerekoper, H. and Sibakin, K. (1957). An investigation of the electrical 'spike' potentials produced by the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in the water surrounding the head region. *J. Fish. Res. Bd Can.* 14, 145–151.
- Mikhailenko, N. A. (1971). Biological significance and dynamics of electrical discharges in weak electric fishes of the Black Sea. *Zool. Zh.* 50, 1347–1352 (in Russian).
- Mountcastle, V. B. (1995). The evolution of ideas concerning the function of the neocortex. *Cerebral Cortex* 5, 289–295.
- Pickens, P. E. and McFarland, W. N. (1964). Electric discharge and associated behavior in the stargazer. *Anim. Behav.* 12, 362–367.
- Precht, J. C., Von der Emde, G., Wolfart, J., Karamürsel, S., Akoev, G. N., Andrianov, Y. N. and Bullock, T. H. (1998). Sensory processing in the pallium of a mormyrid fish. *J. Neurosci.* 18, 7381–7393.
- Scheich, H., Bullock, T. H. and Hamstra, R. H., Jr (1973). Coding properties of two classes of afferent nerve fibers: high-frequency electroreceptors in the electric fish, *Eigenmannia*. *J. Neurophysiol.* 36, 39–60.

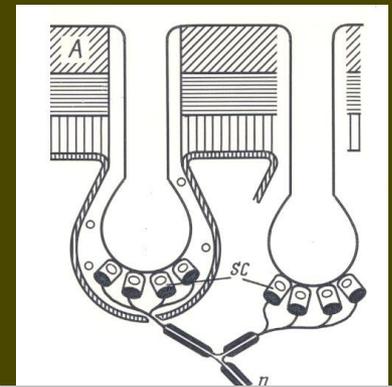
Указание на необходимость установления этологического значения слабых электрических разрядов скатов, звездочетов и сомов в качестве важной задачи будущих исследований показывает, что головоломка Дарвина остается не сложенной.





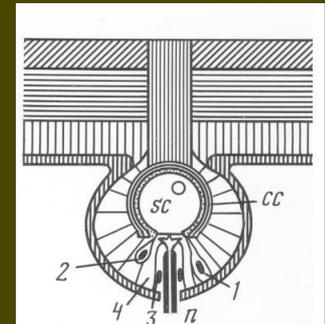
С 2001 г. мы начали изучать вьетнамских клариевых сомов.

Чем интересны клариевые сомы?

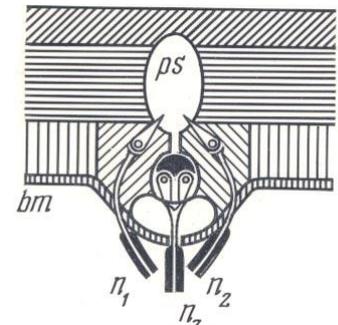


Ампулярные рецепторы

- В отличие от мормирид, гимнотид, перистоусых сомов и многих других слабоэлектрических рыб клариевые сомы генерируют разряды только при социальных взаимоотношениях, т.е. только по конкретным поводам.
- Разряды у клариевых сомов по форме и длительности соответствуют характеристикам ампулярных электрорецепторов, свойственных всем электрочувствительным неэлектрическим рыбам.
- Предполагается что у предков современных гимнотид разряды были именно такими – монополярными, большой длительности.
- Мощность разрядов у клариевых сомов гораздо ниже, чем у мормирид, гимнотид, звездочетов, скатов . Амплитуды разрядов соизмеримы с величиной миогрмм, т.е. они близки к промежуточным формам между неэлектрическими и электрическими рыбами.

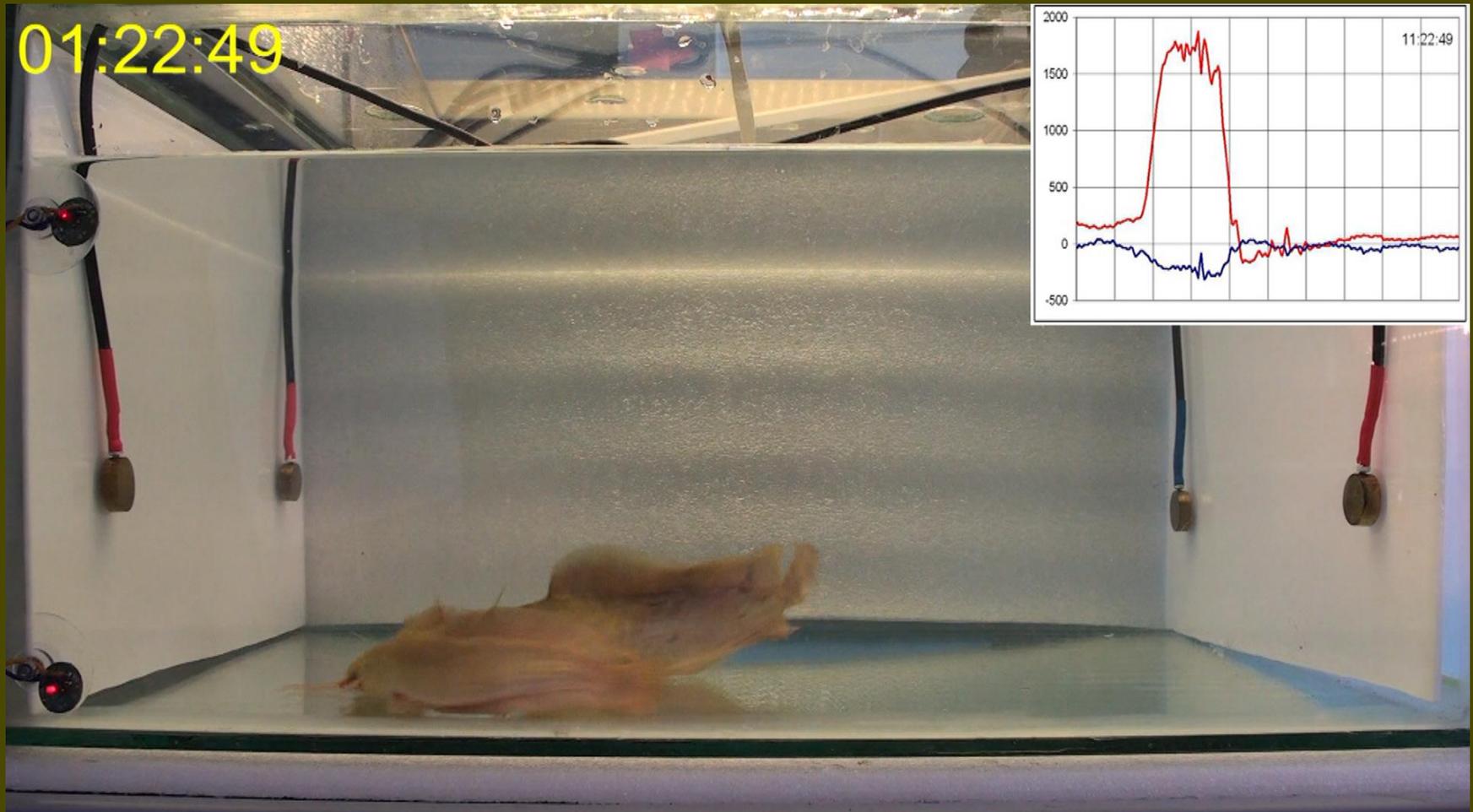


Кнолленорганы

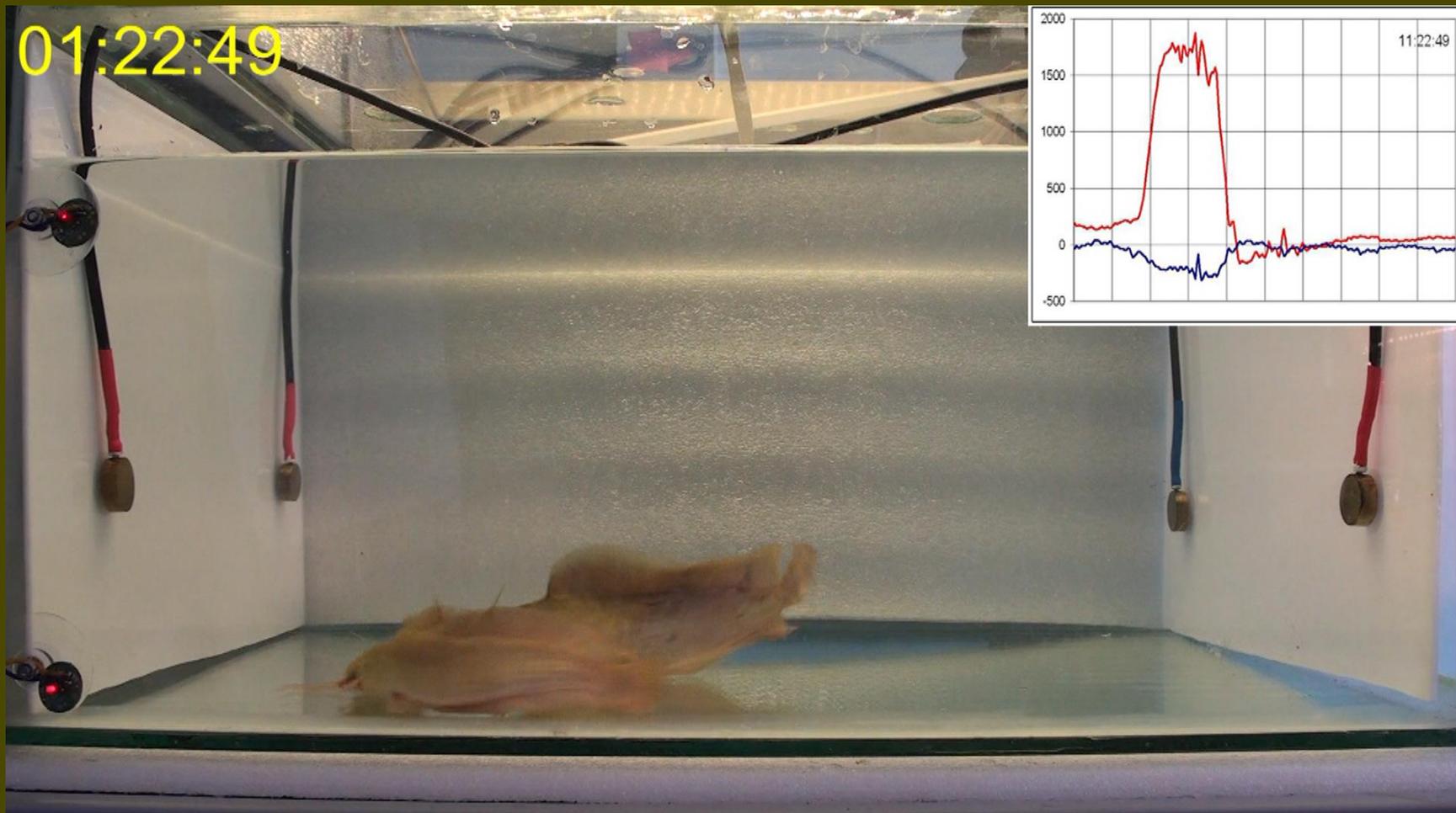


Мормиромасты

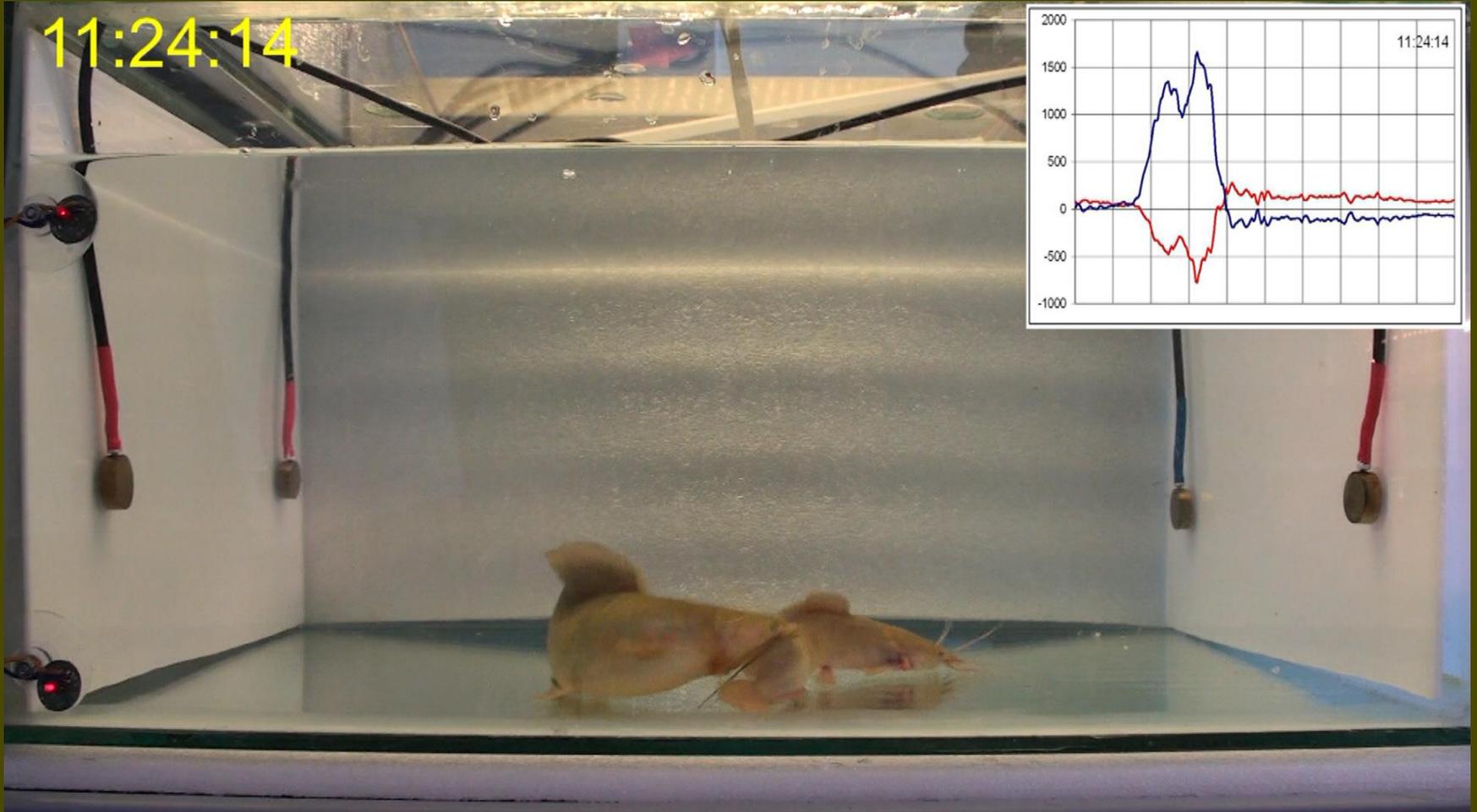
Эксперименты показали, что клариевые сомы сопровождают свои атаки на других рыб электрическими разрядами



Межвидовая агрессия

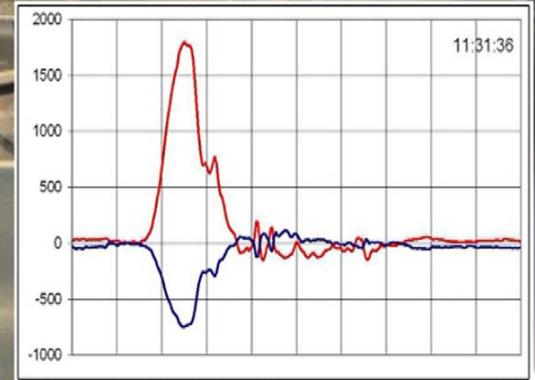
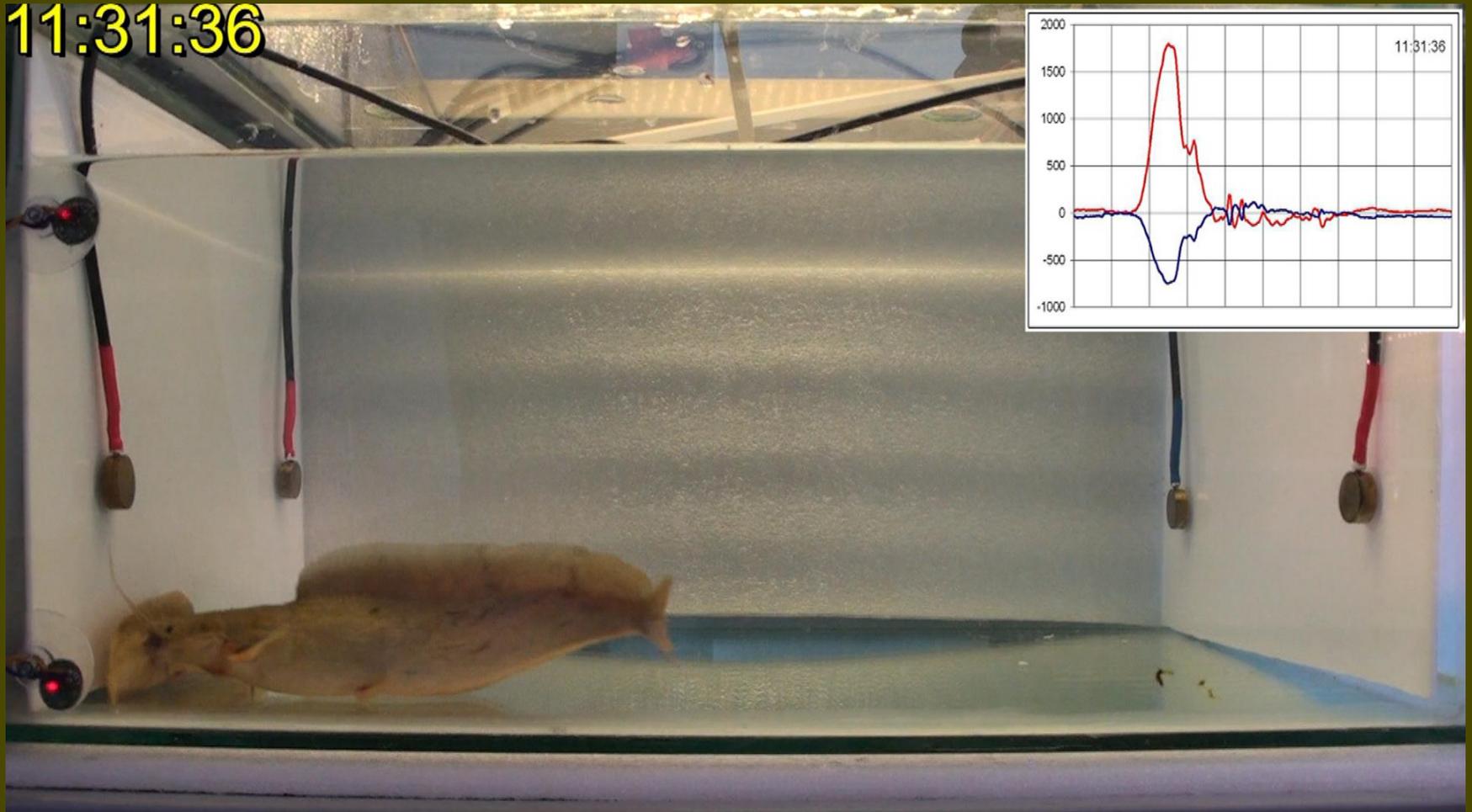


Межвидовая агрессия

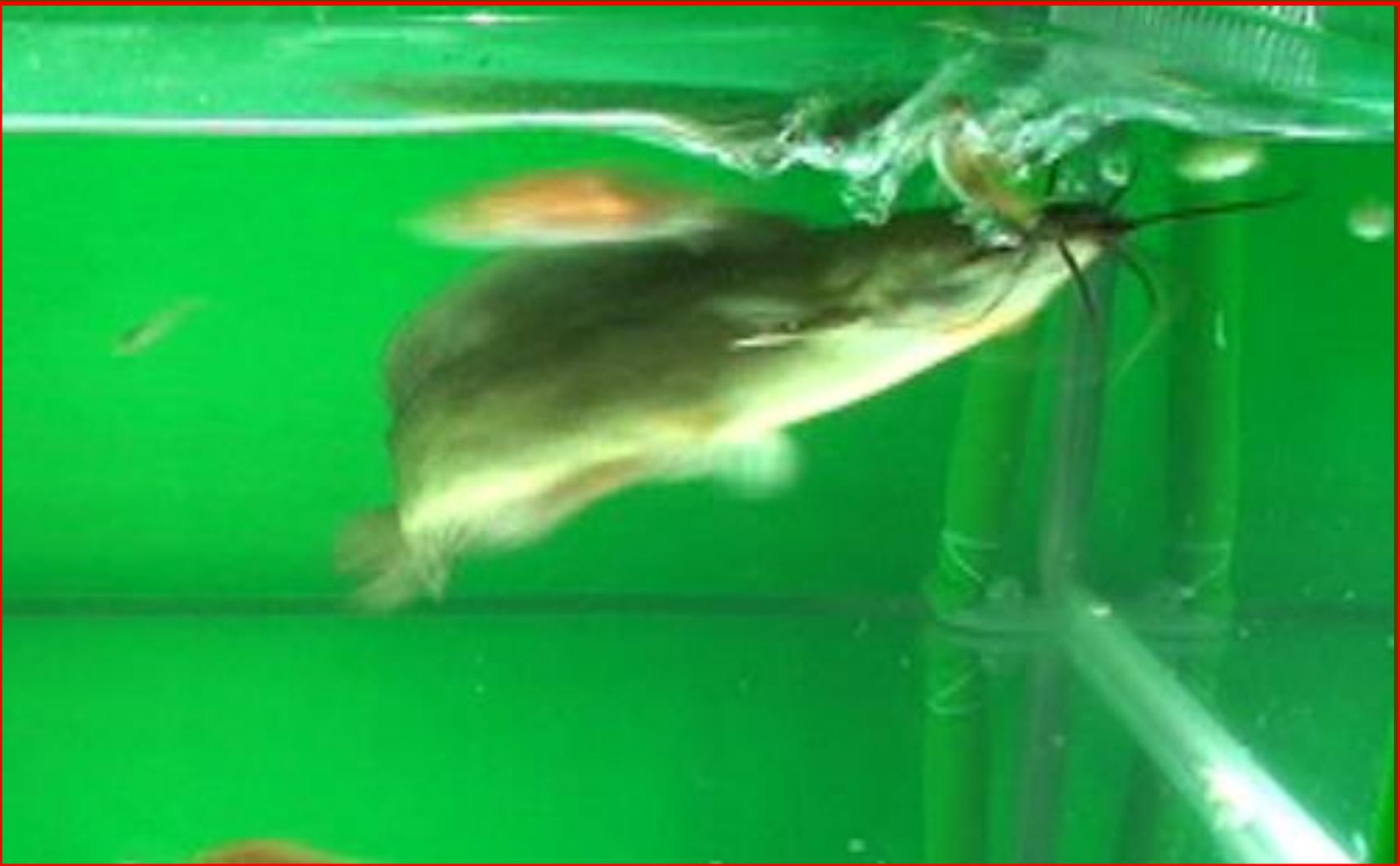


Межвидовая агрессия

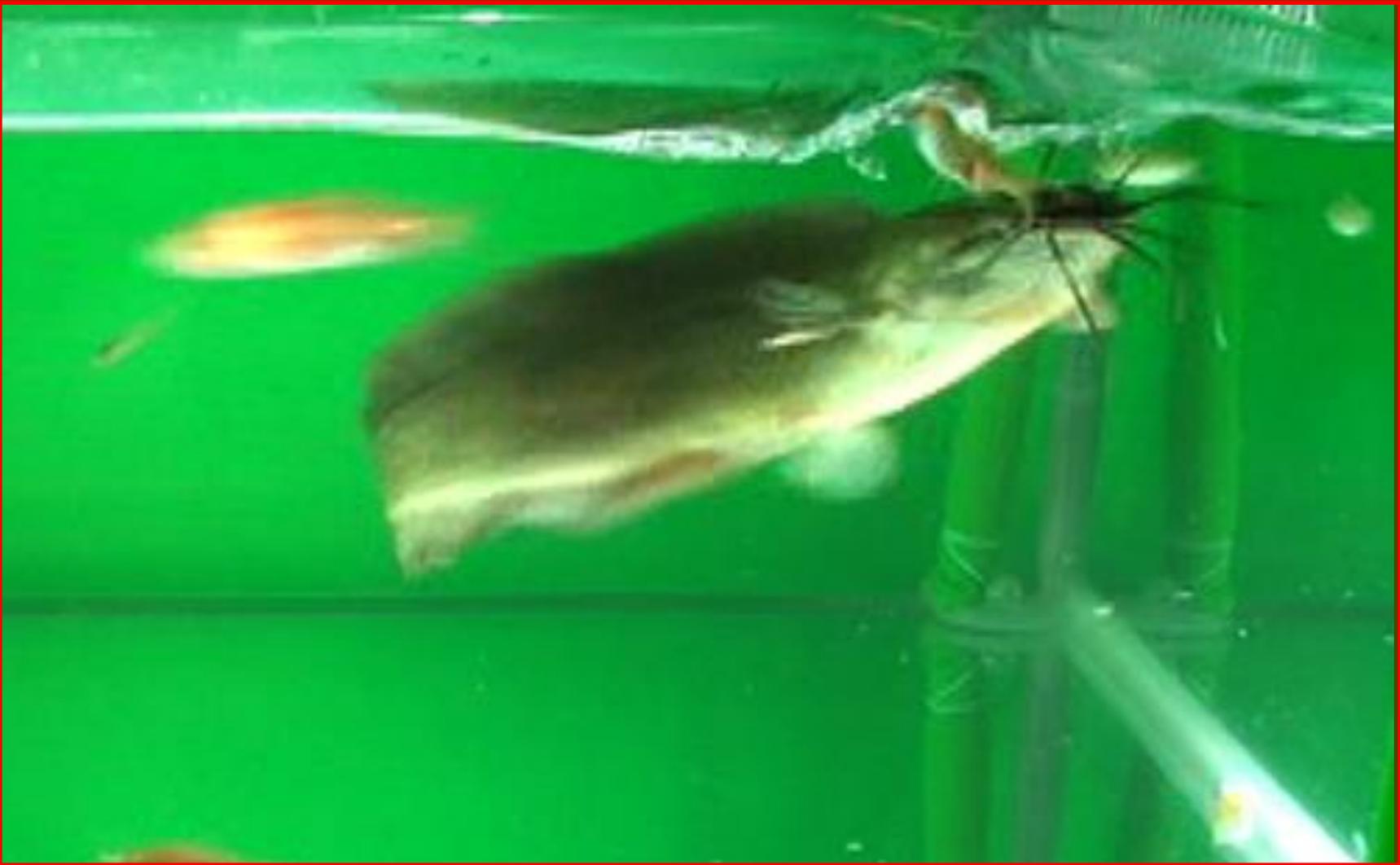
11:31:36



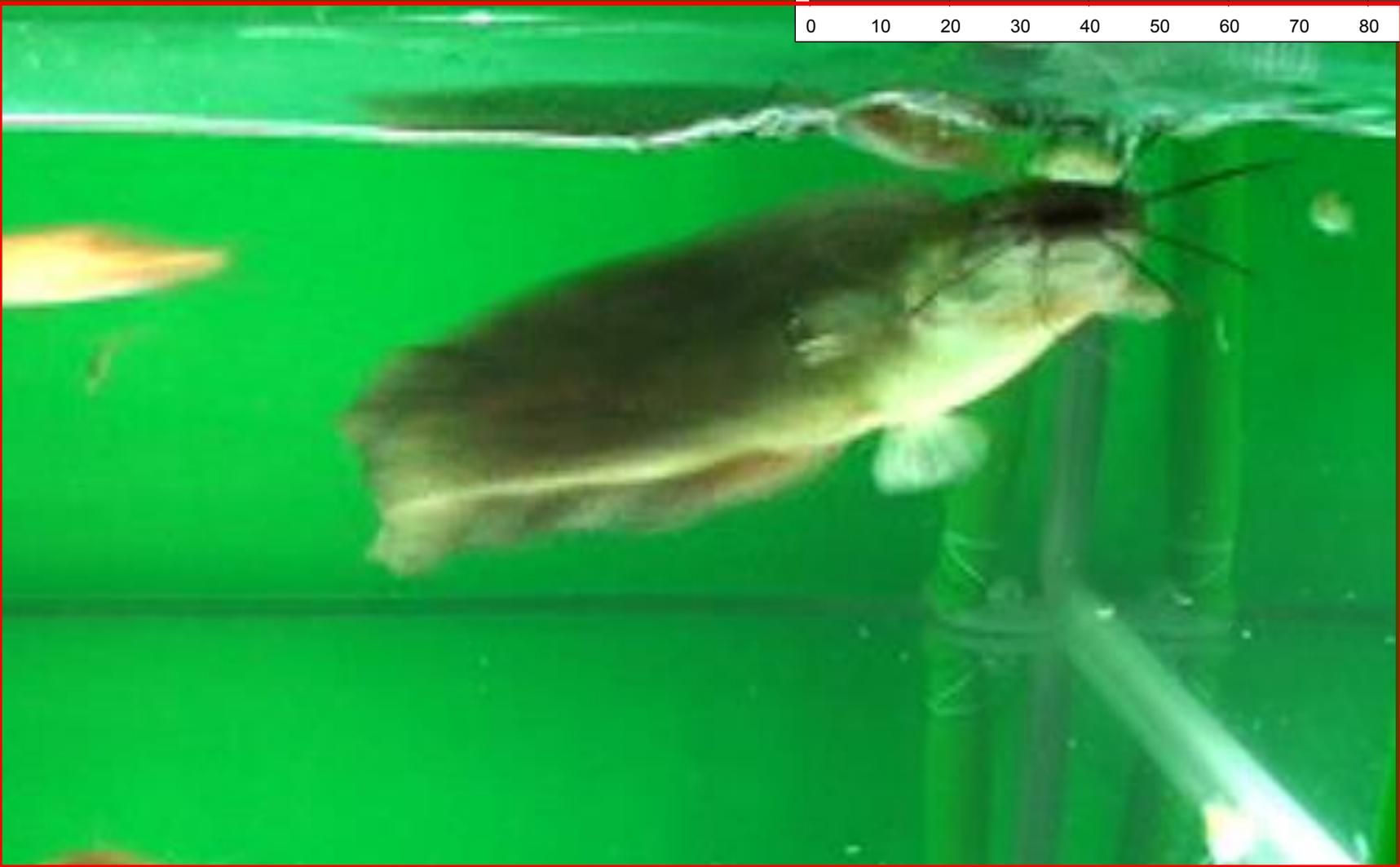
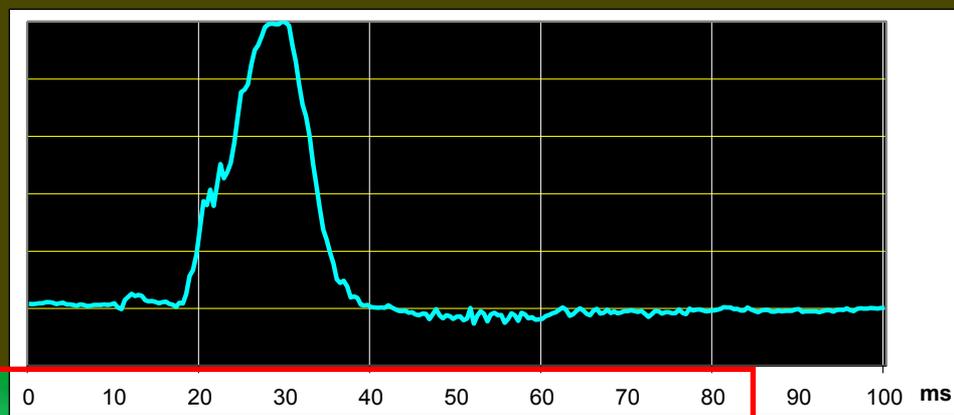
**Атака на жертву также
может сопровождаться
электрическим разрядом**



**Атака на жертву также
может сопровождаться
электрическим разрядом**



Разряд





Атака на жертву



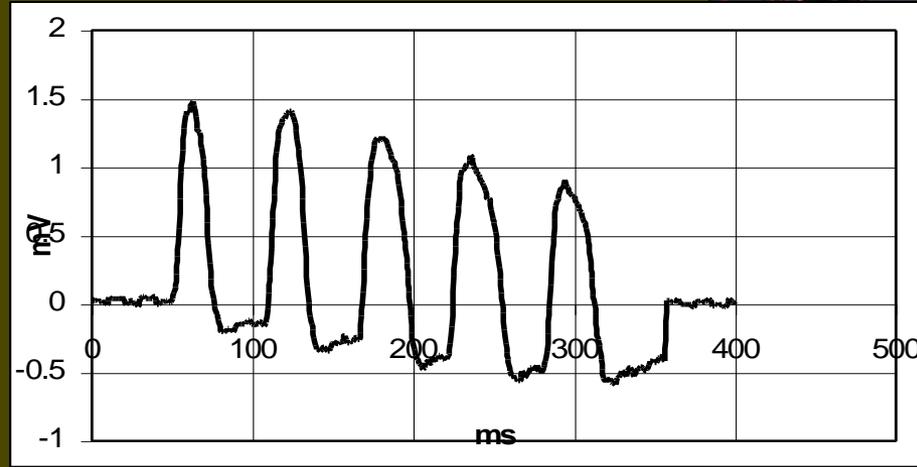
В 2005 г. нами были начаты эксперименты на аборигенных клариевых сомах Южного Вьетнама *C. macrocephalus* со стимуляцией нерестового поведения. Впервые были обнаружены разряды, генерируемые самкой при характерных для репродуктивного поведения позах



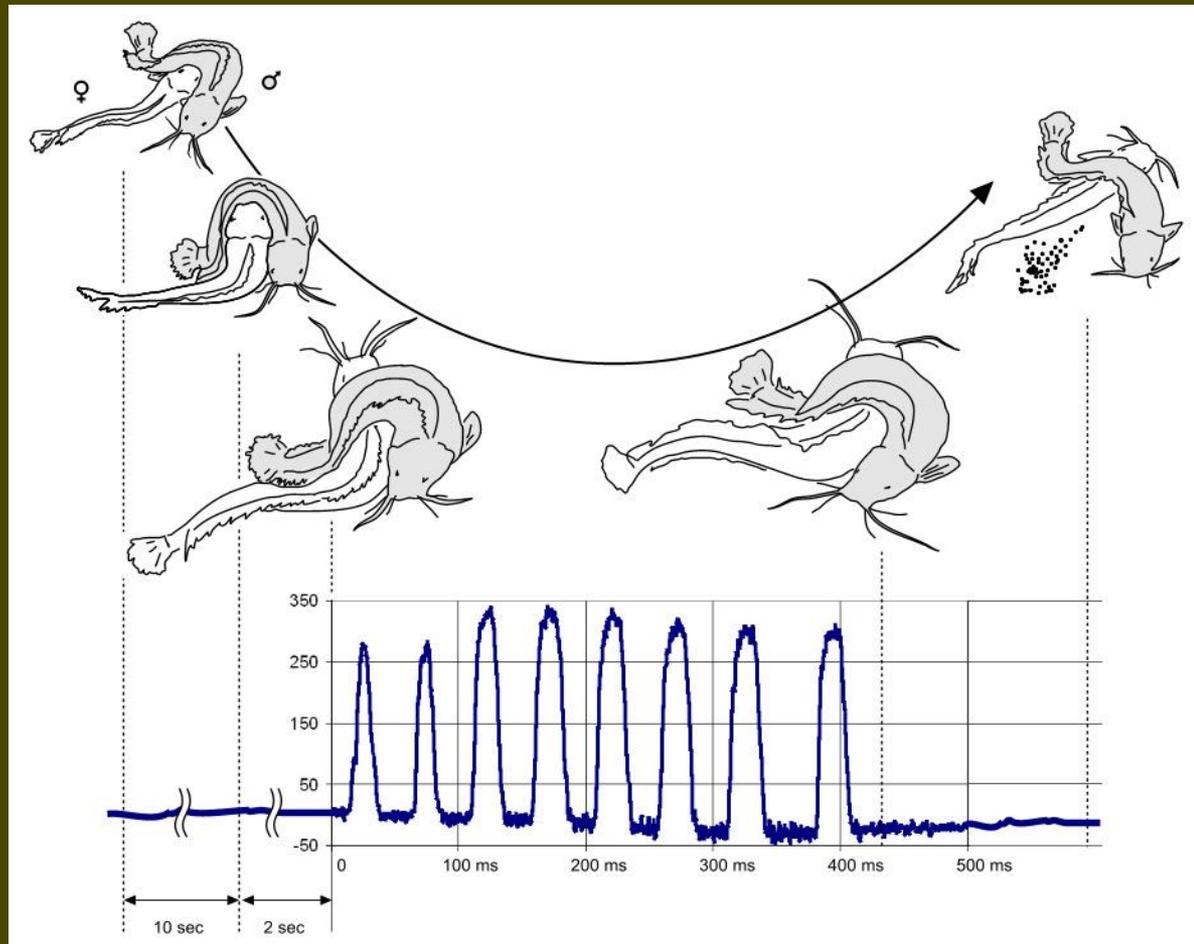
13_16_00_samka



В 2006 году было показано, что самка *S. macroserphalus* при нересте генерирует пачки электрических разрядов



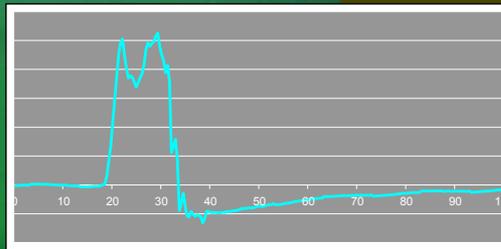
Таким образом было показано, что генерация пачки разрядов является обязательной частью жесткого ритуала спаривания.



Основные экспериментальные исследования 2008 г.
выполнялись на рыбаководной ферме Quang Lai в Can Tho

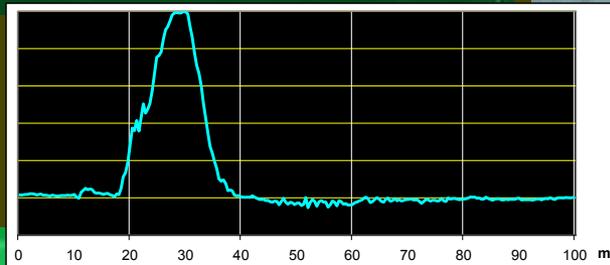
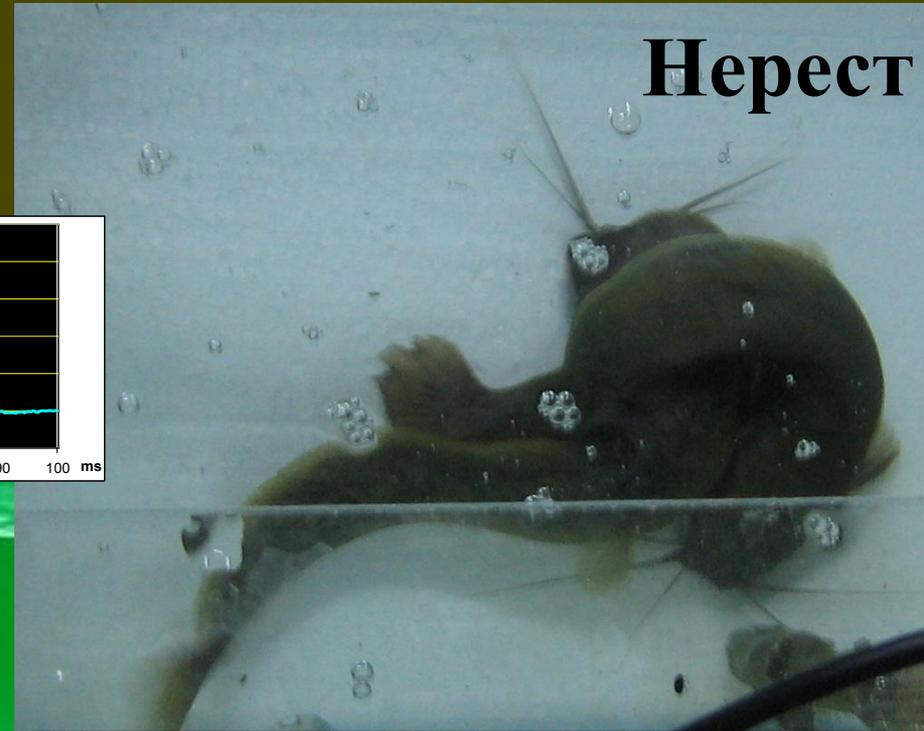


Агрессия

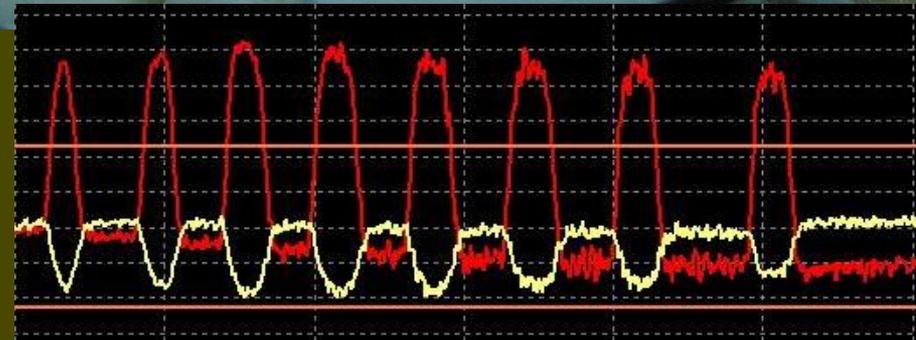


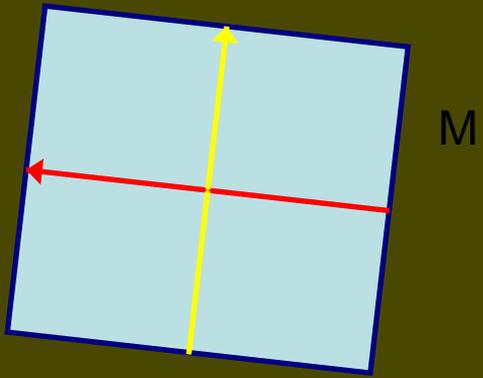
Генерация электрических разрядов сопровождает большинство заметных поведенческих актов клариевых сомов – агрессию, охоту, нерест.
ЗАЧЕМ?

Нерест



Охота





Измерения электрических потенциалов непосредственно на теле клариевых сомов при их социальных взаимодействиях.

Journal of Ichthyology, Vol. 42, No. 6, 2002, pp. 477–484. Translated from *Voprosy Ikhtologii*, Vol. 42, No. 4, 2002, pp. 549–557.
Original Russian Text Copyright © 2002 by Ol'shanskii, Morshnev, Naseka, Nga.
English Translation Copyright © 2002 by MAIK "Nauka/Interperiodica" (Russia).

Electric Discharges of Clariid Catfishes Cultivated in South Vietnam

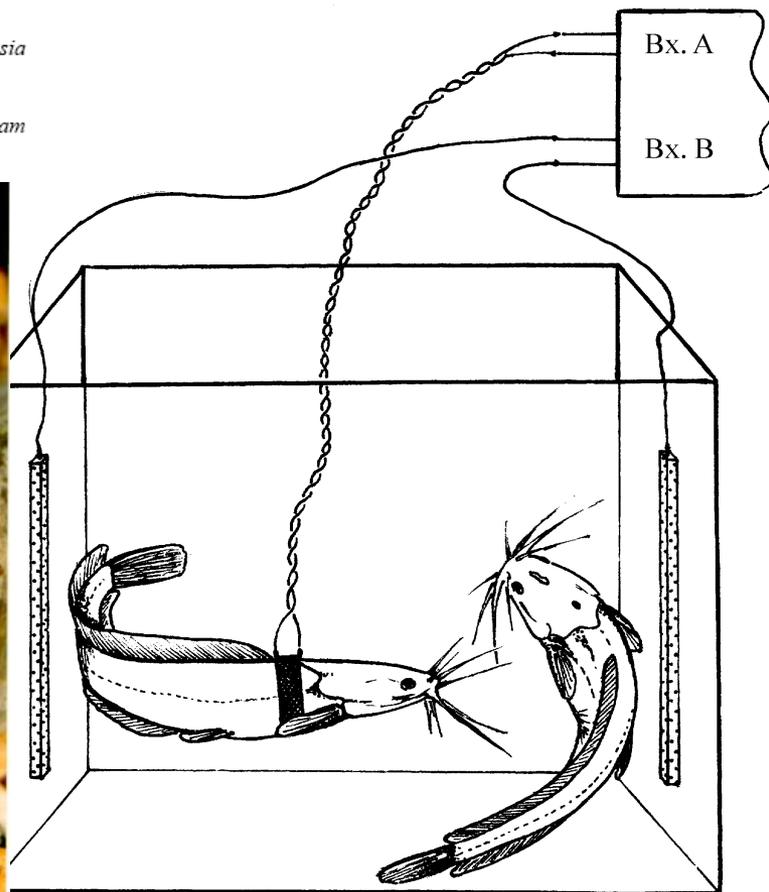
V. M. Ol'shanskii*, K. S. Morshnev*, A. M. Naseka**, and Nguyen Thi Nga***

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr. 33, Moscow, 117071 Russia
e-mail: volsh@genome.eimb.relarn.ru

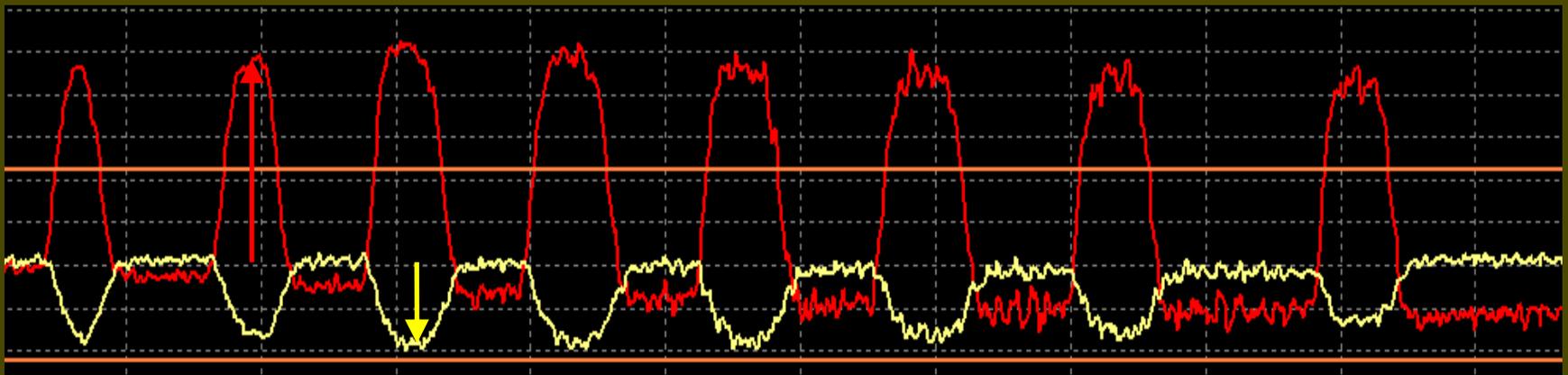
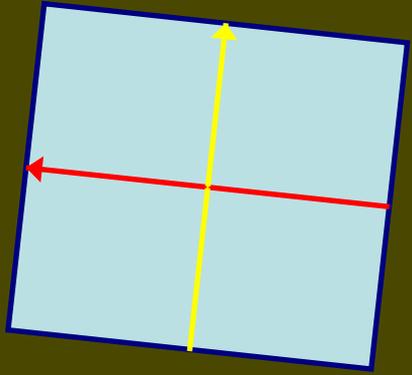
**Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab. 1, St. Petersburg, 199034 Russia

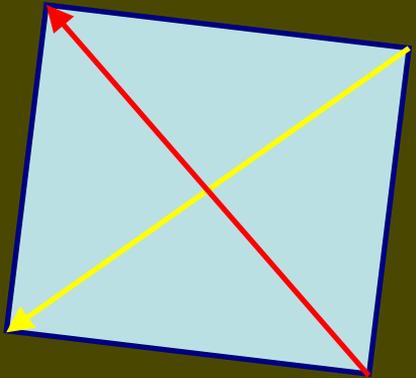
***South Branch, Vietnamese–Russian Tropical Science Research and Technology Center, Ho Chi Minh City, Vietnam

Received December 17, 2001



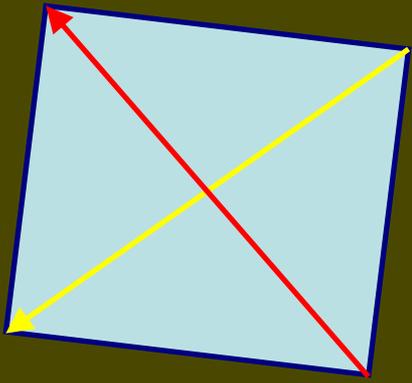
23:16:55



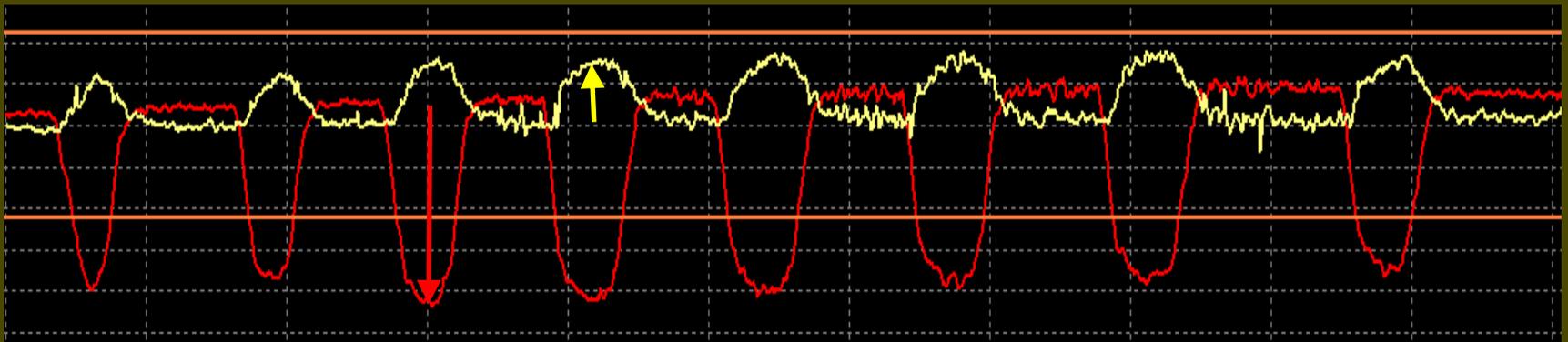


D

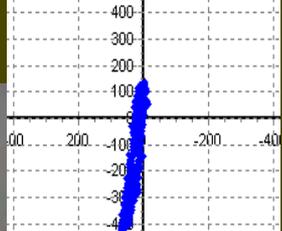




D

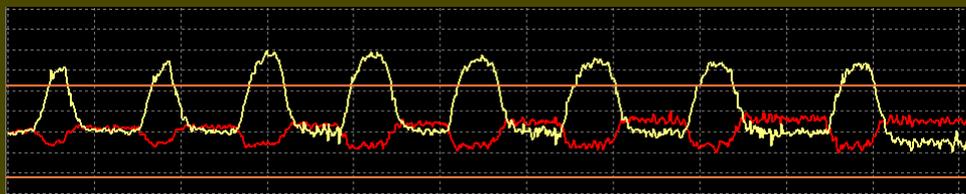


23:09:30

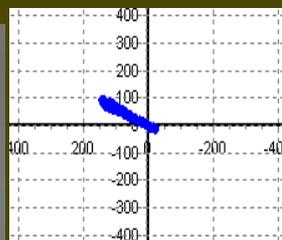


M

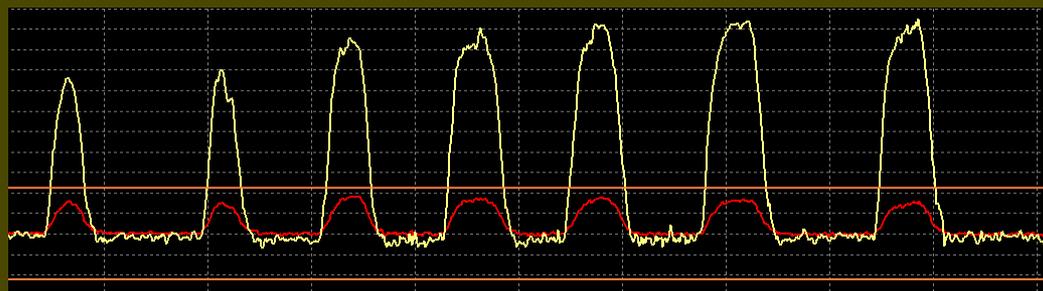
D



23:12:06



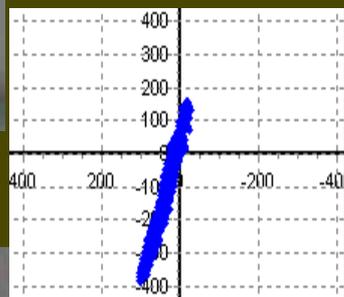
D



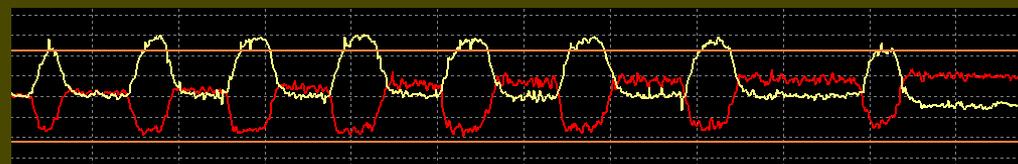
M



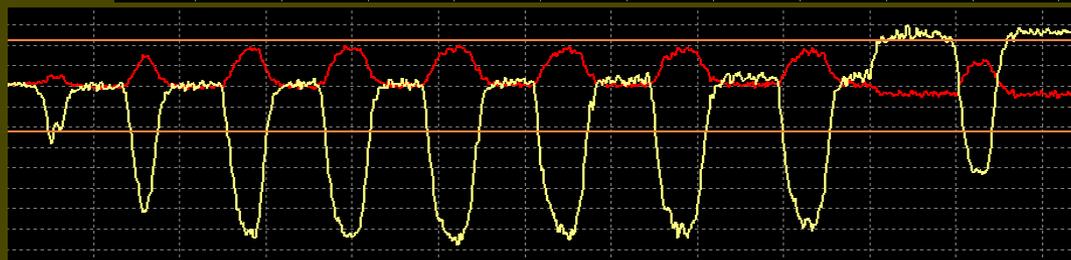
23:14:33



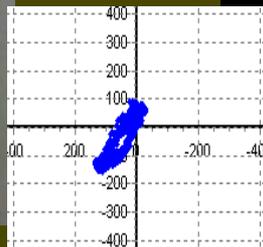
D



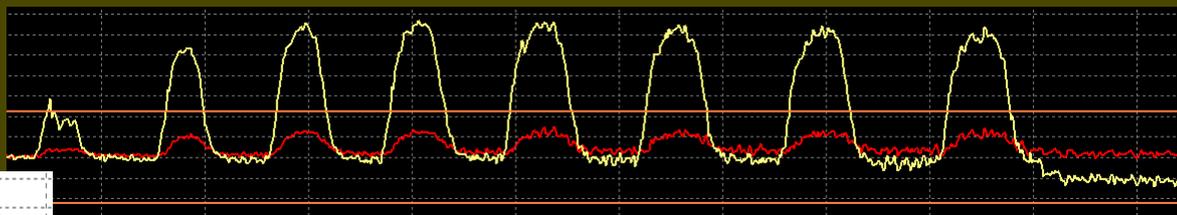
M



23:28:14



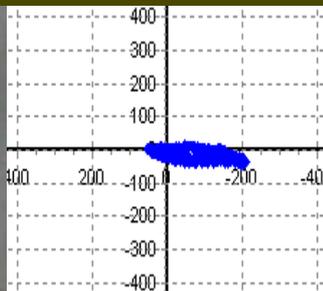
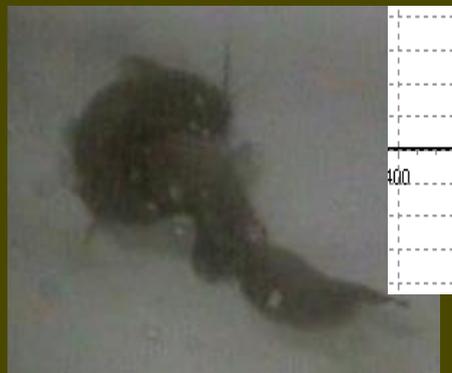
D



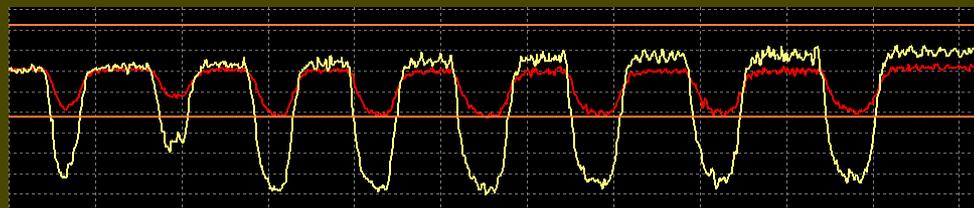
M



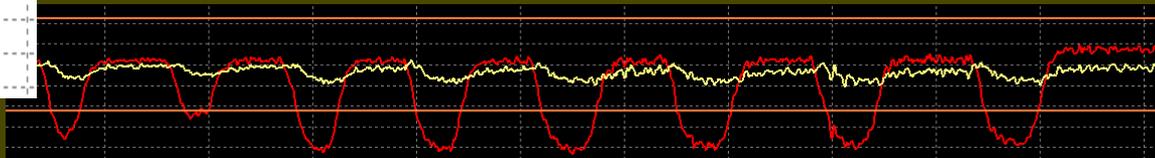
23:32:17



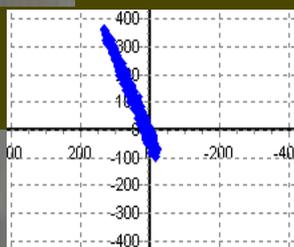
D



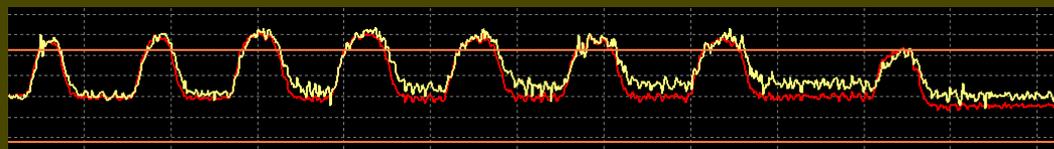
M



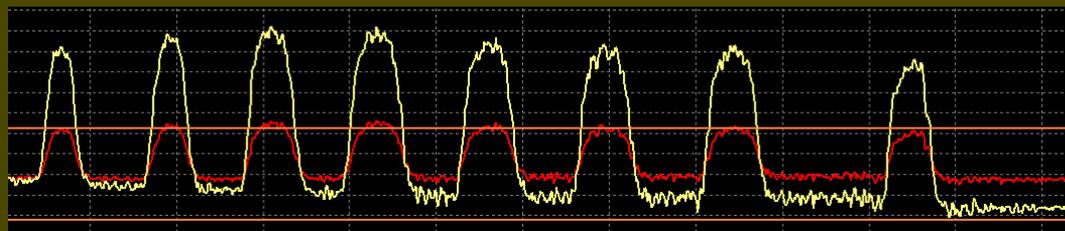
23:35:07



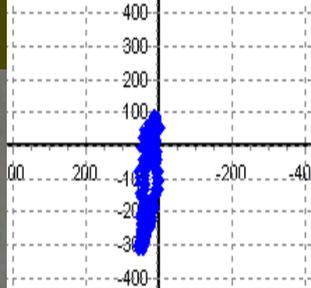
D



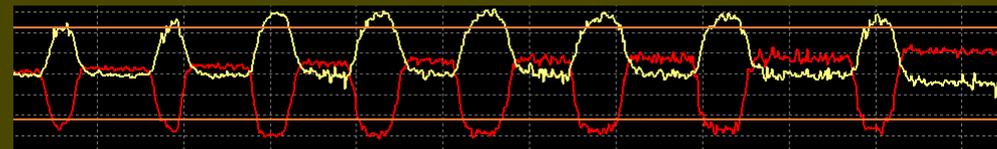
M



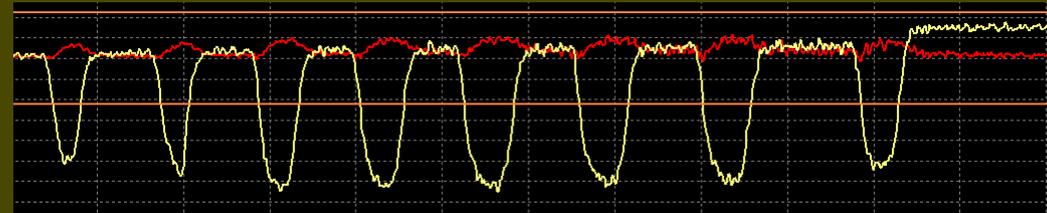
0:31:03



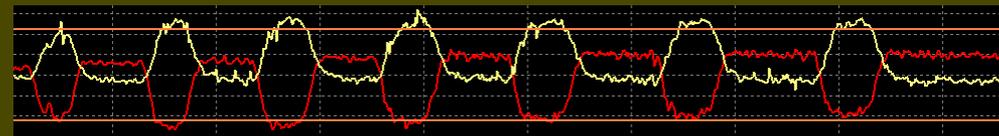
D



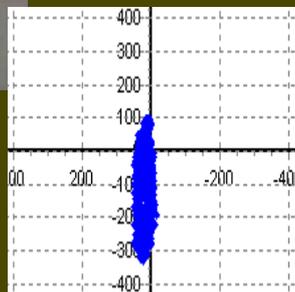
M



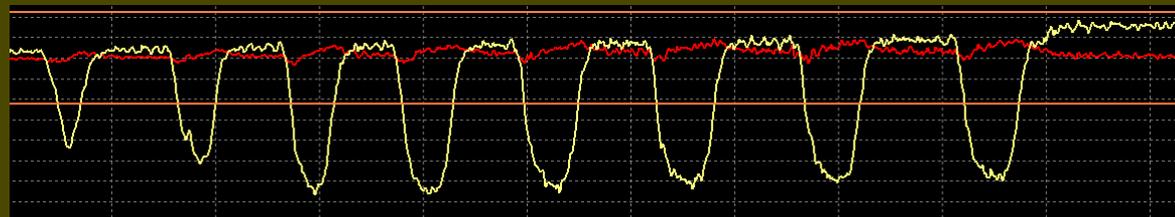
D



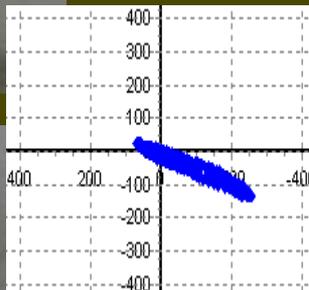
0:33:19



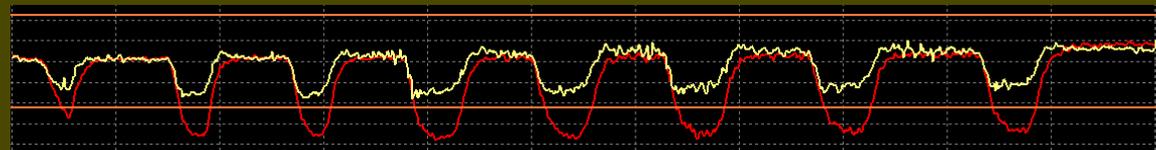
M



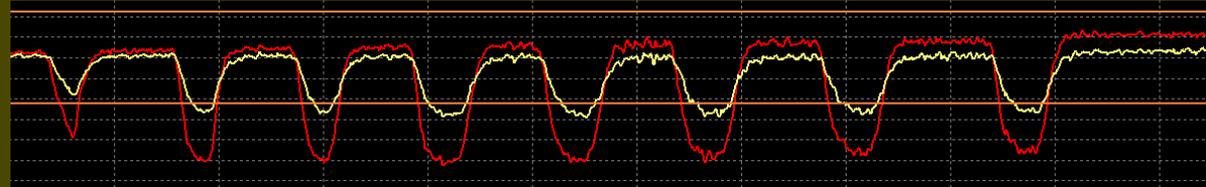
0:36:08



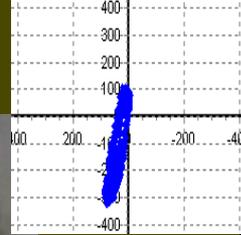
D



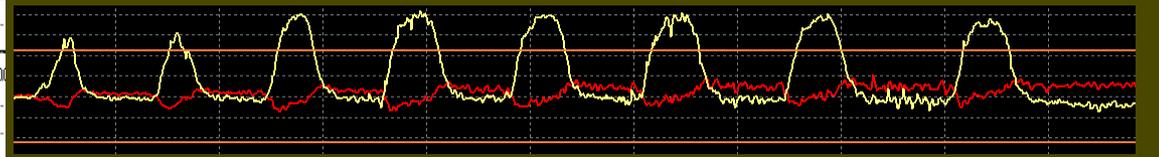
M



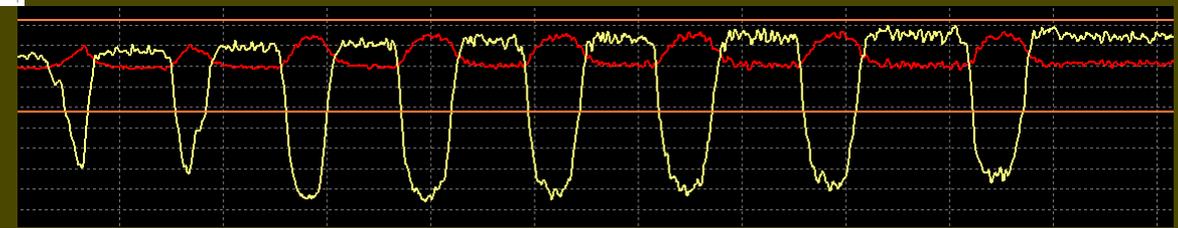
0:38:41



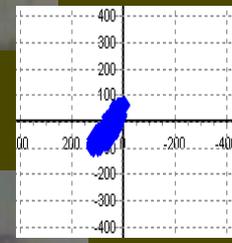
D



M



0:44:03



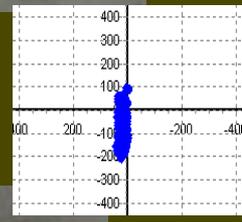
D



M



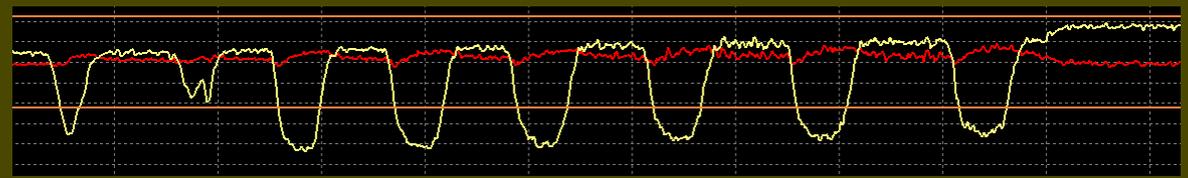
0:46:30



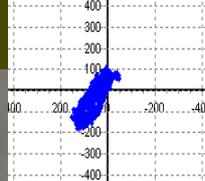
D



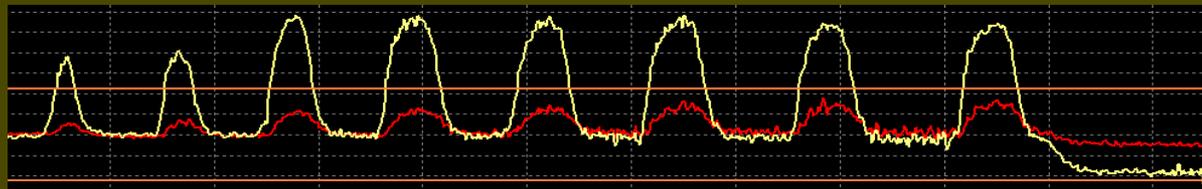
M



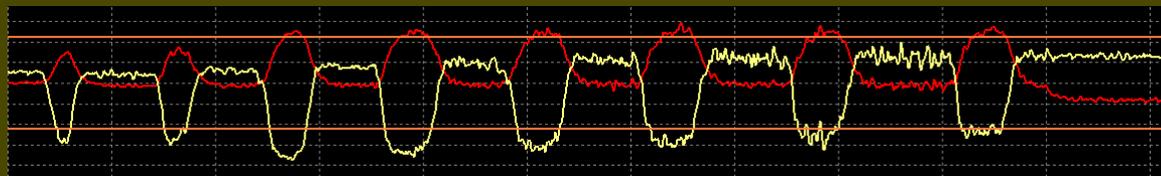
0:49:16



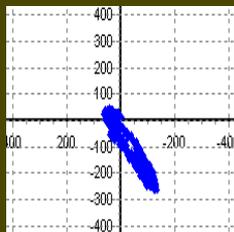
D



M



0:52:33



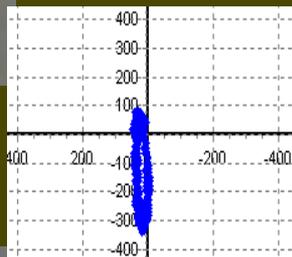
D



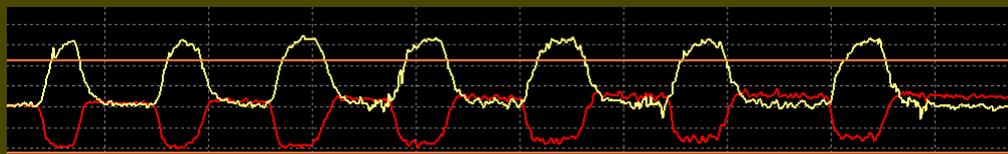
M



0:55:07



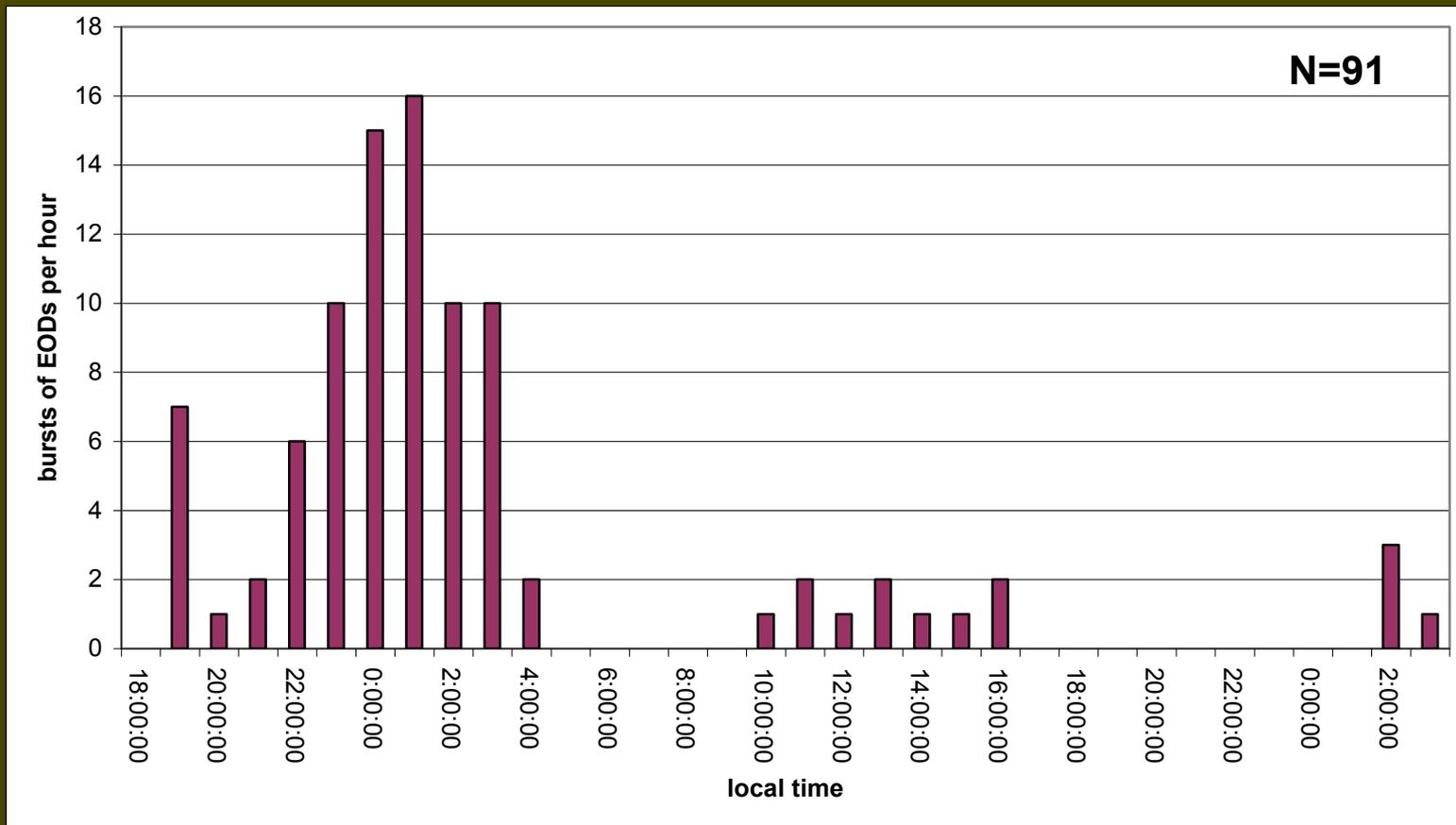
D



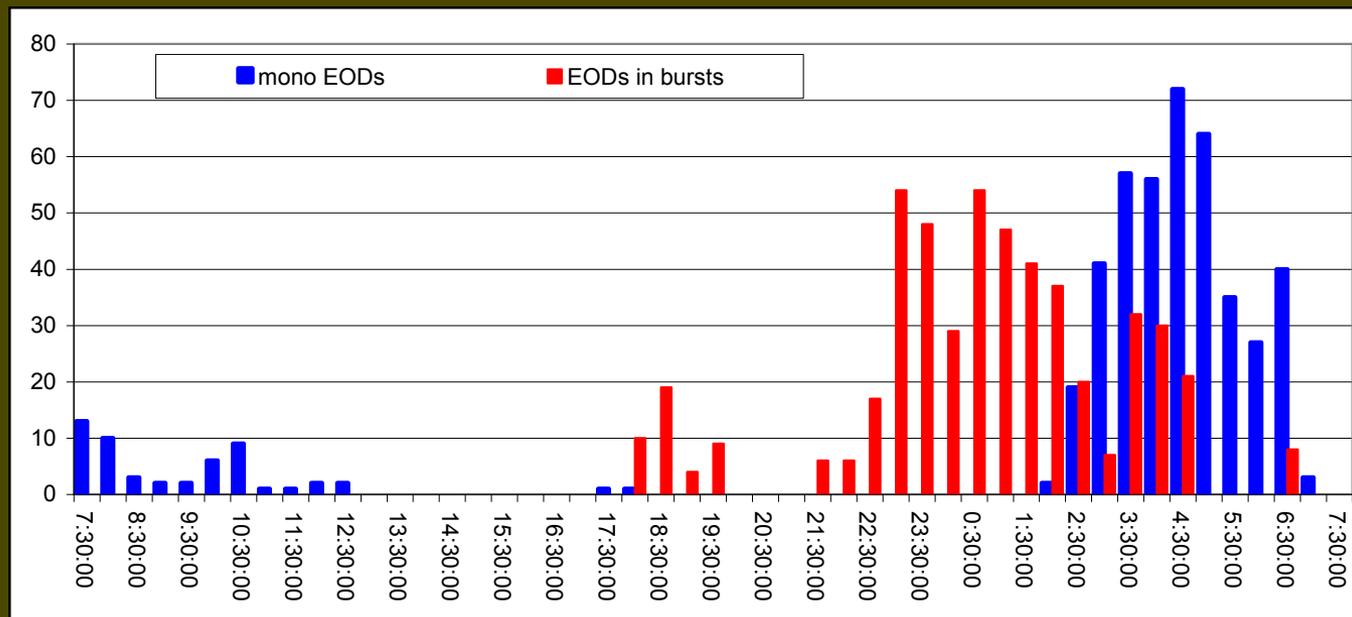
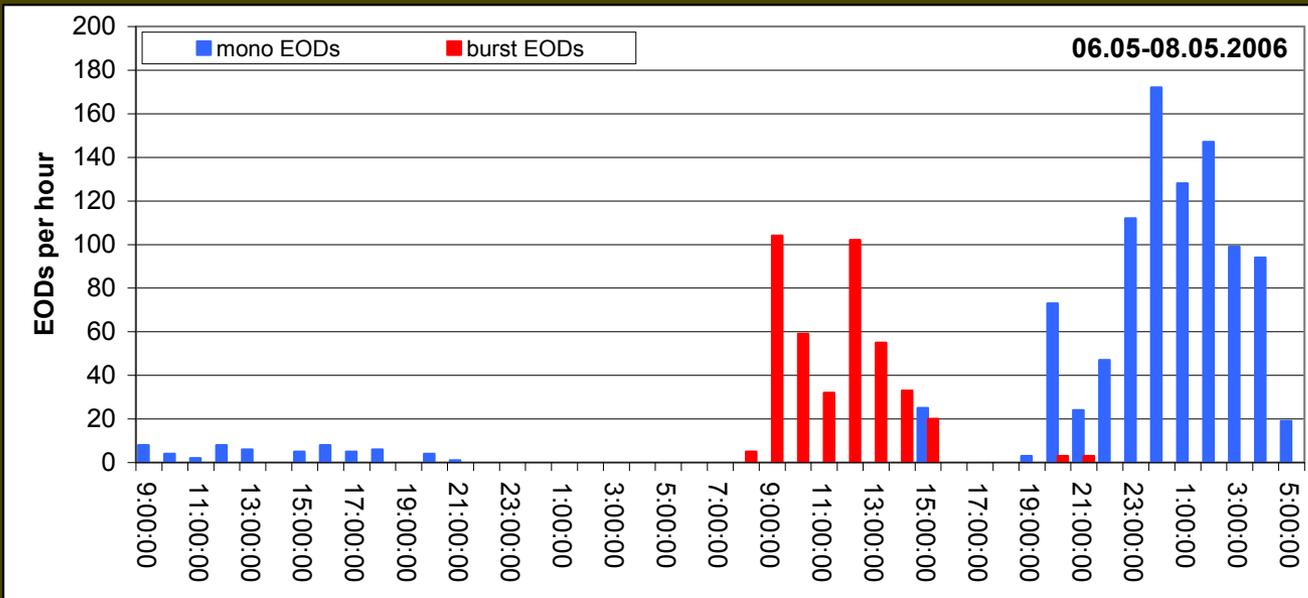
M

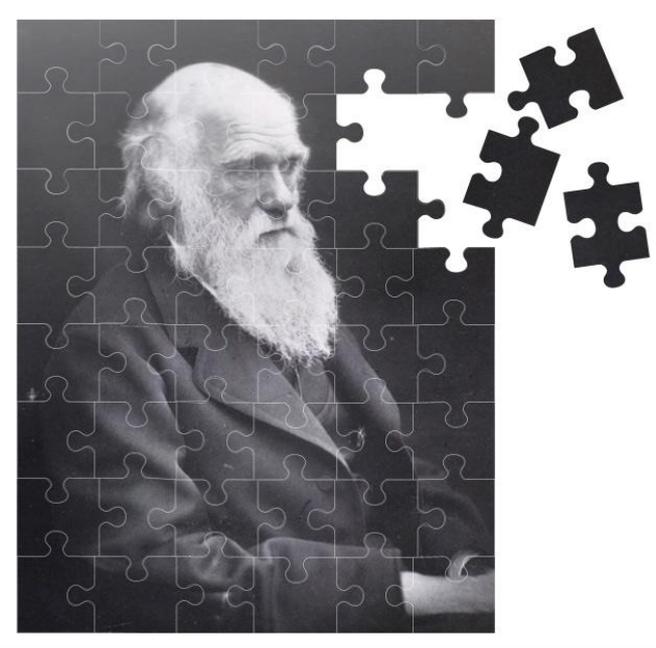


Количество пачек разрядов в зависимости от времени во время нереста



ПРИМЕРЫ ДИНАМИКИ РАЗРЯДОВ ВО ВРЕМЯ НЕРЕСТОВ



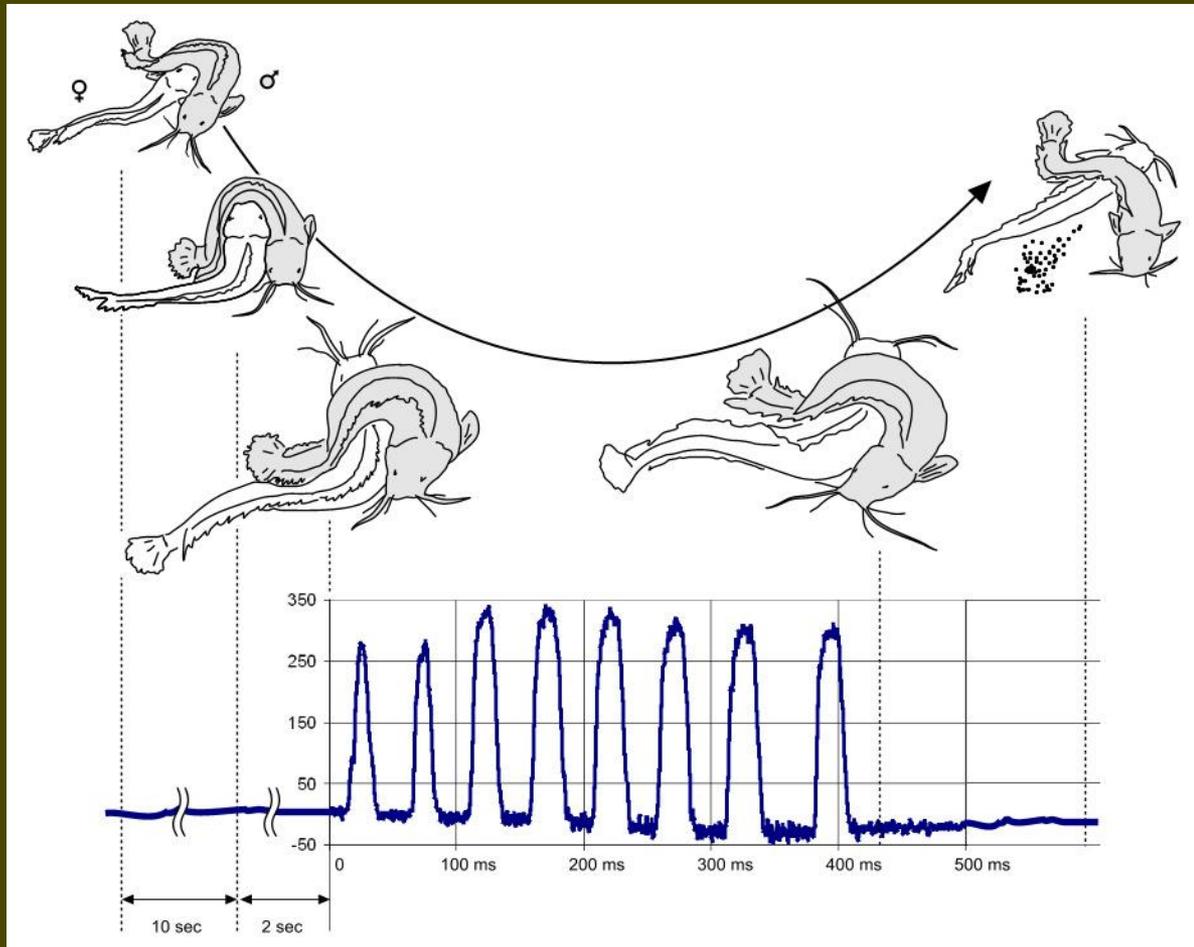


Если решать задачу о функциональном назначении электрических разрядов в духе Дарвина, то картина должна быть собрана целиком из всех деталей, т.е. все особенности стереотипа поведения:

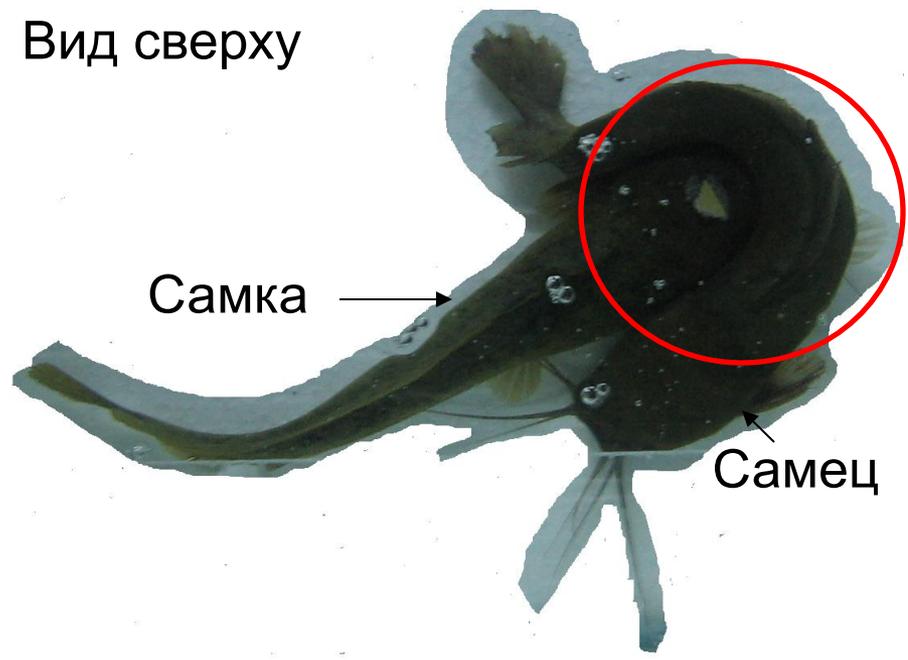
- почему самка упирается в самца?
- почему самец изогнут дугой?
- почему и в какую сторону самка поворачивает переднюю часть тела?
- почему самец переползает животом через ее голову за затылочный выступ?
- почему усы самки направлены сначала в стороны, а потом вперед?

должны сложиться в цельную картину, одним из кусочков которой будет функция пачки разрядов.

Прежде чем обсуждать функциональное значение разрядов надо было ответить на ключевой вопрос:
В какой момент по отношению к пачке разрядов самец *C. macrocephalus* выбрасывает сперму?



Вид сверху



Вид снизу 0
(через дно аквариума)

Сперма

↓
Урогенитальный
отросток

Хвостовой плавник самца →

Самка



ОЦЕНИМ СКОРОСТЬ СПЕРМИЕВ:

Время от момента выброса спермы → 0.08



0.16



0.24



0.32



0.40



0.48



0.56



0.64



0.72



Облачко спермы за 0.8 сек. переместилось примерно на 1-2 мм.
Т.е. начальная скорость спермиев порядка 1-2 мм/сек.

0.80

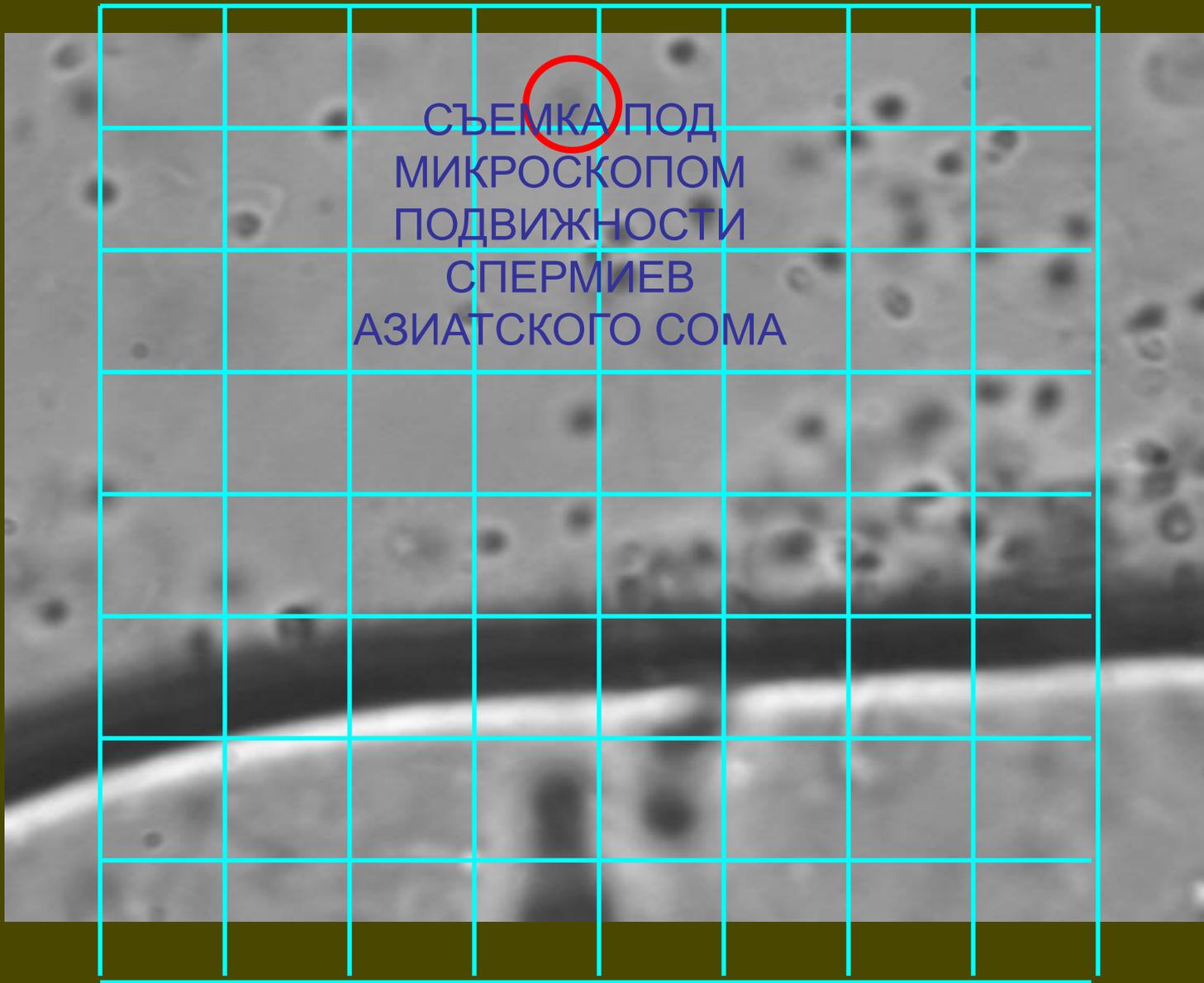


СЪЕМКА ПОД МИКРОСКОПОМ
ПОДВИЖНОСТИ СПЕРМИЕВ
АЗИАТСКОГО СОМА



0.00

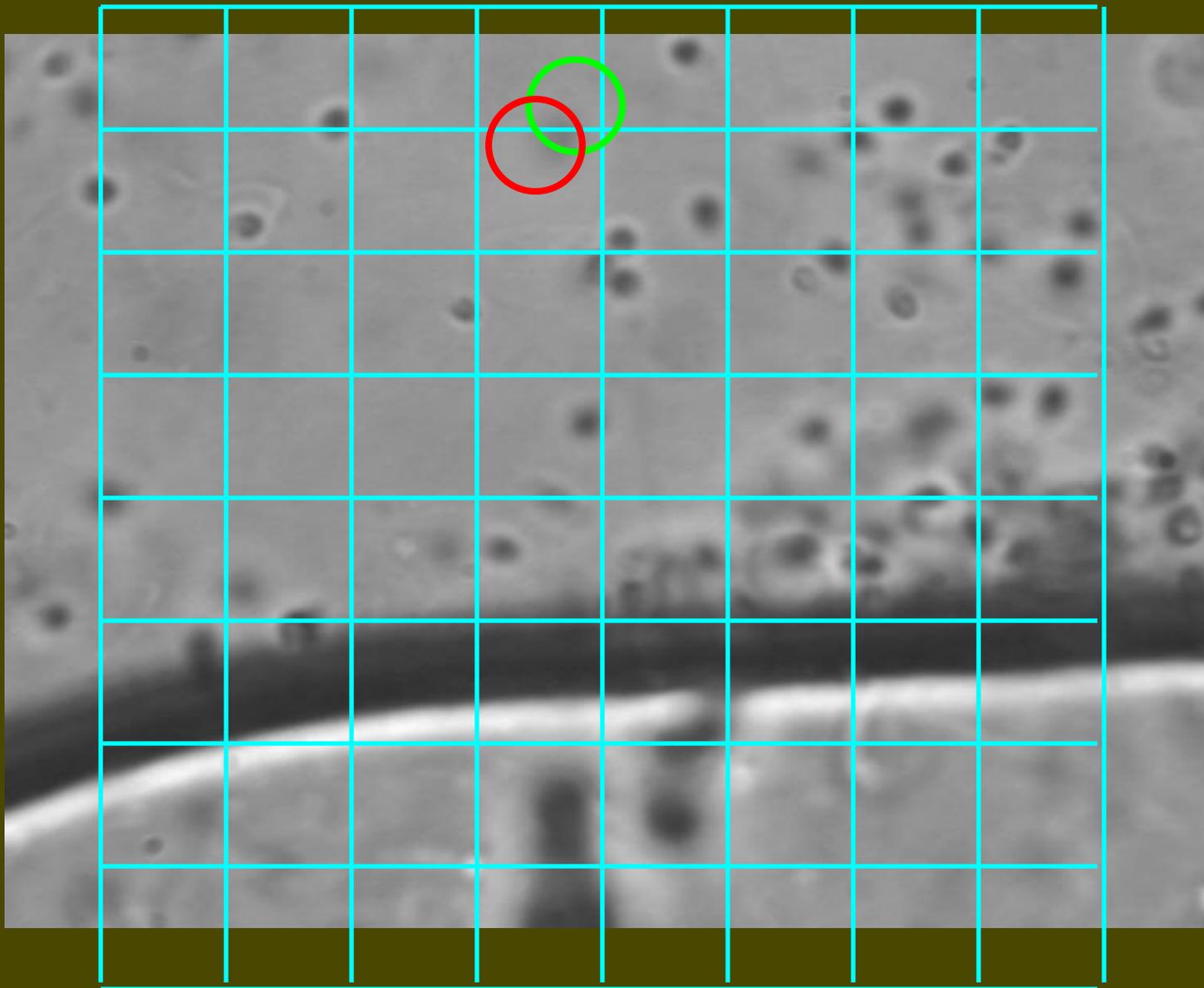
ШАГ СЕТКИ 10 МКМ



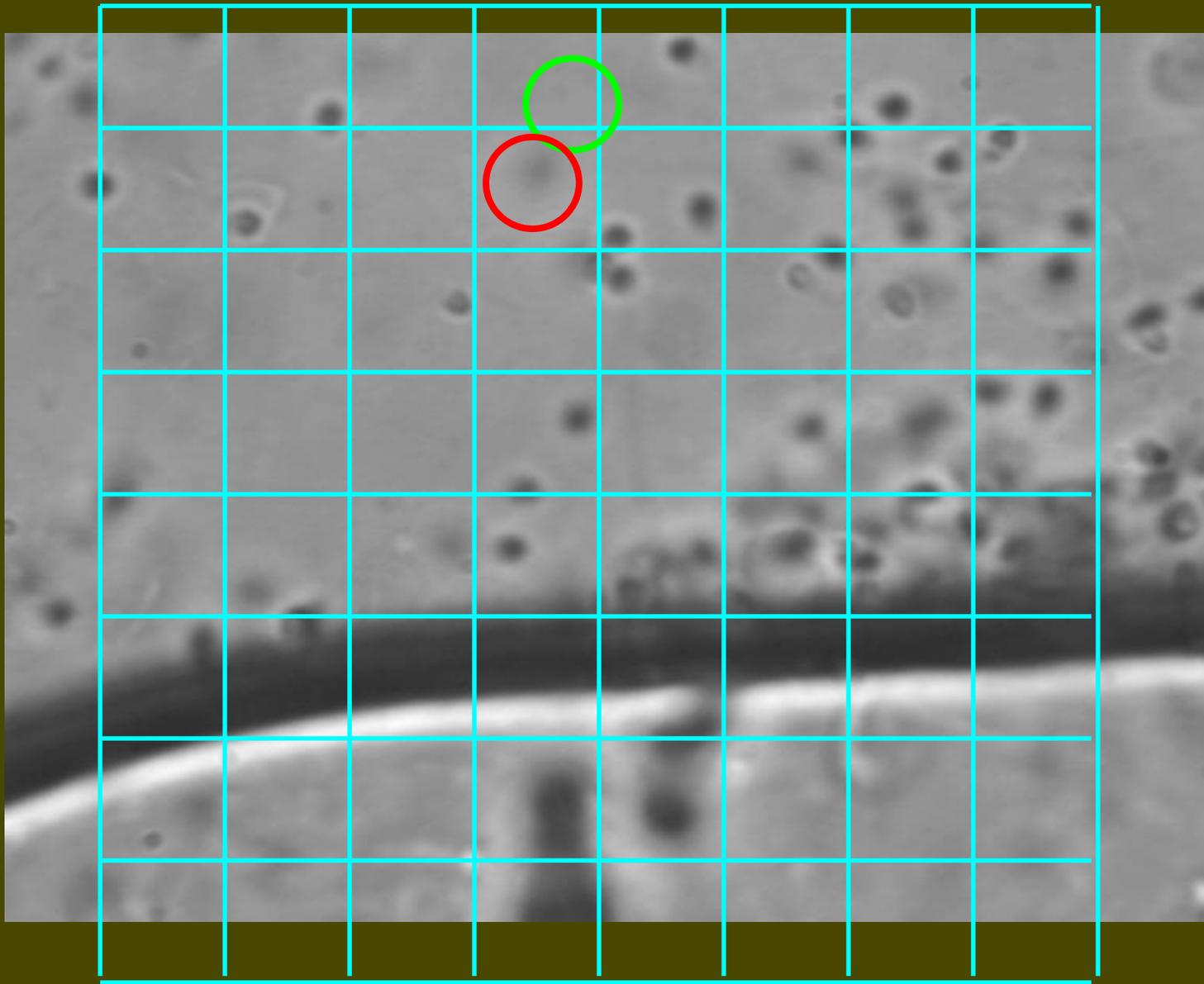
СЪЕМКА ПОД
МИКРОСКОПОМ
ПОДВИЖНОСТИ
СПЕРМИЕВ
АЗИАТСКОГО СОМА

0.04

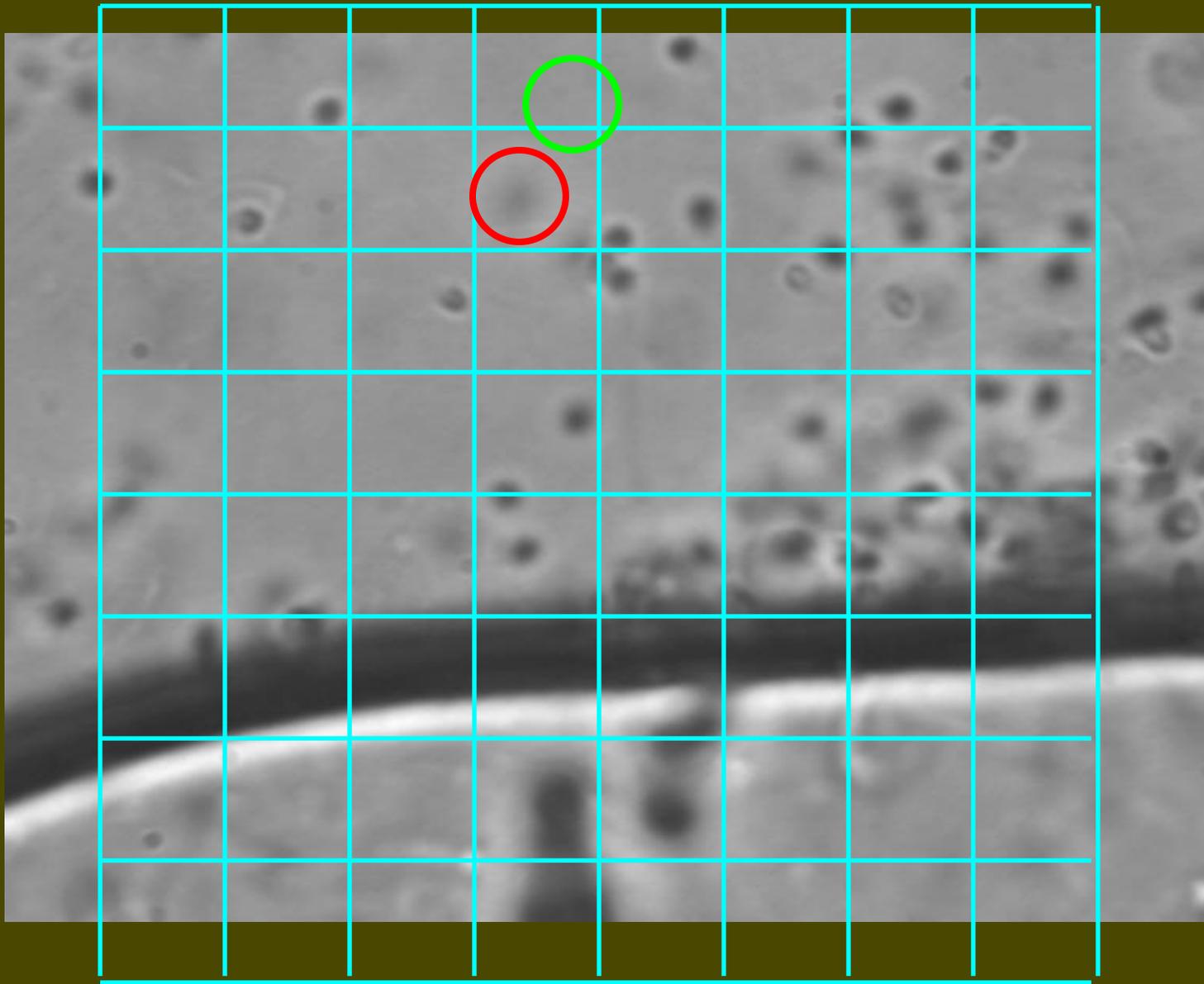
ШАГ СЕТКИ 10 МКМ



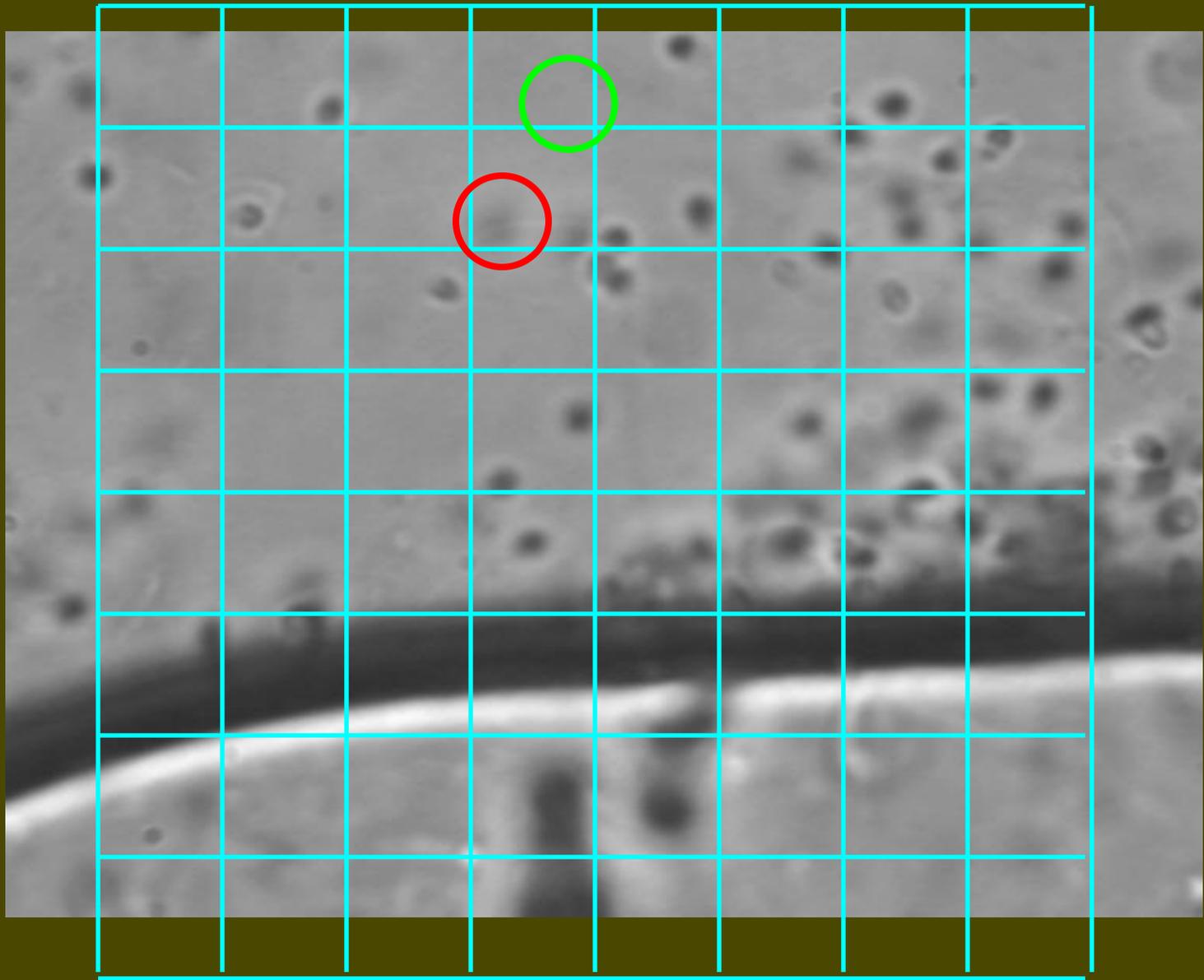
0.08



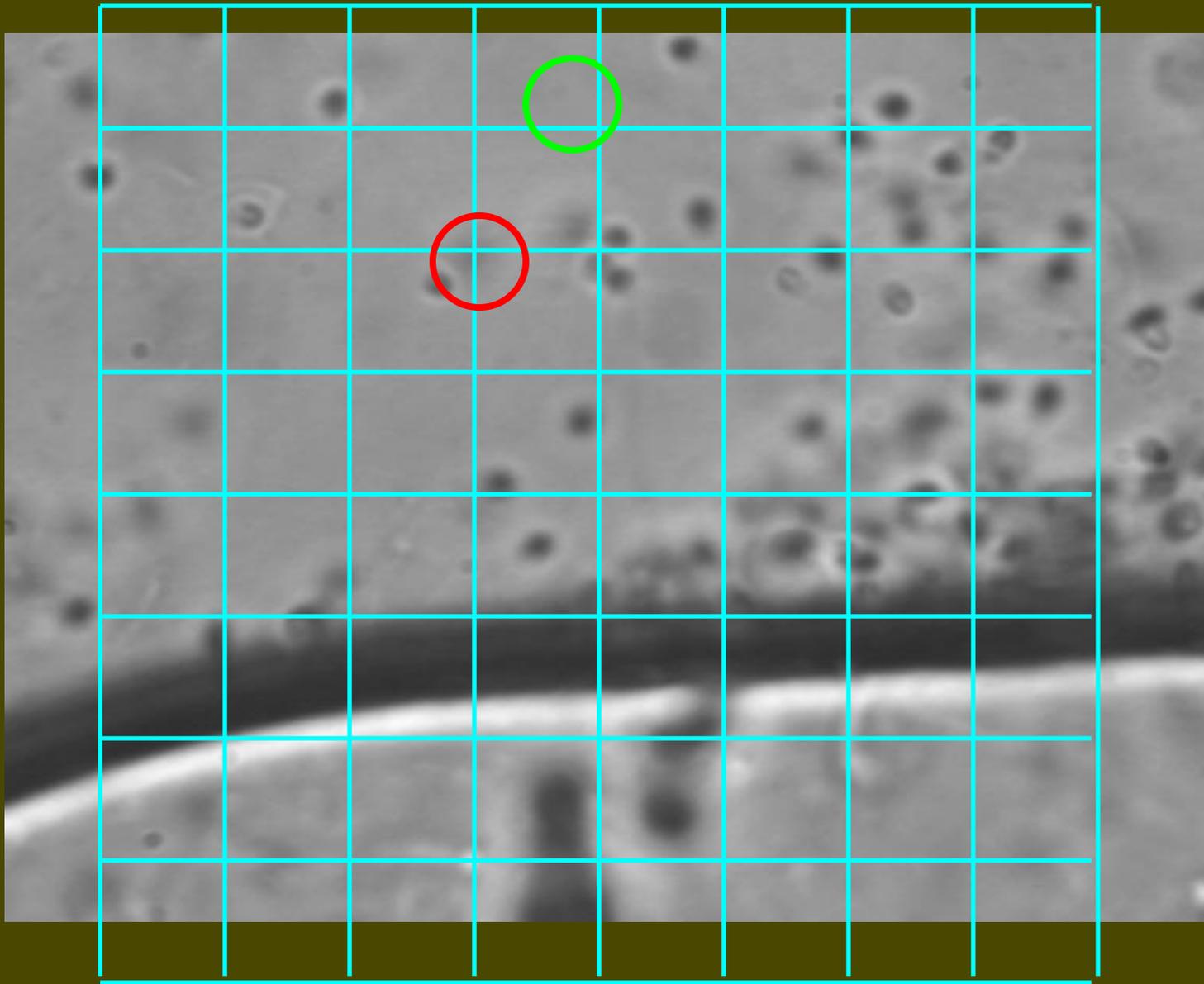
0.12



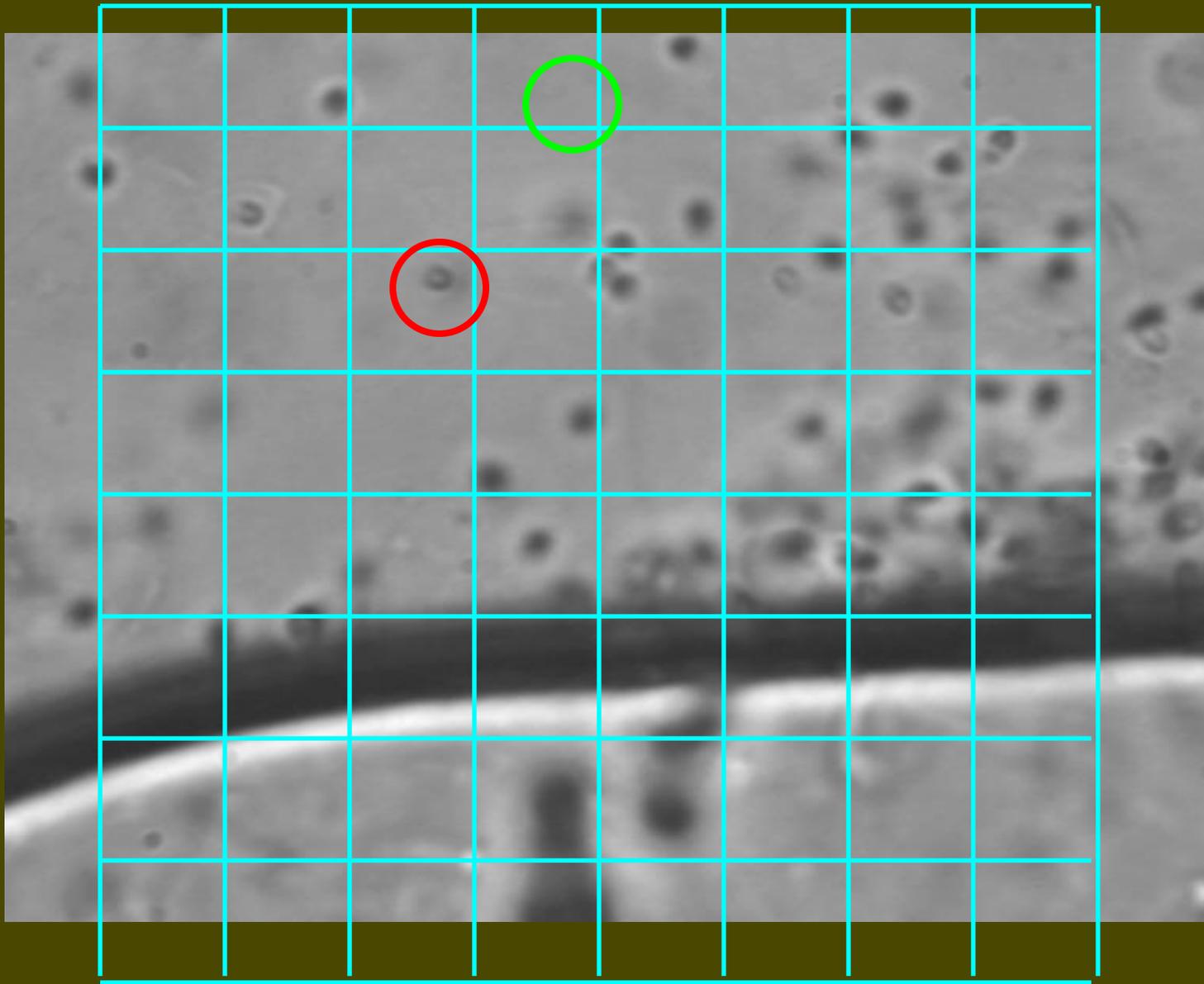
0.16



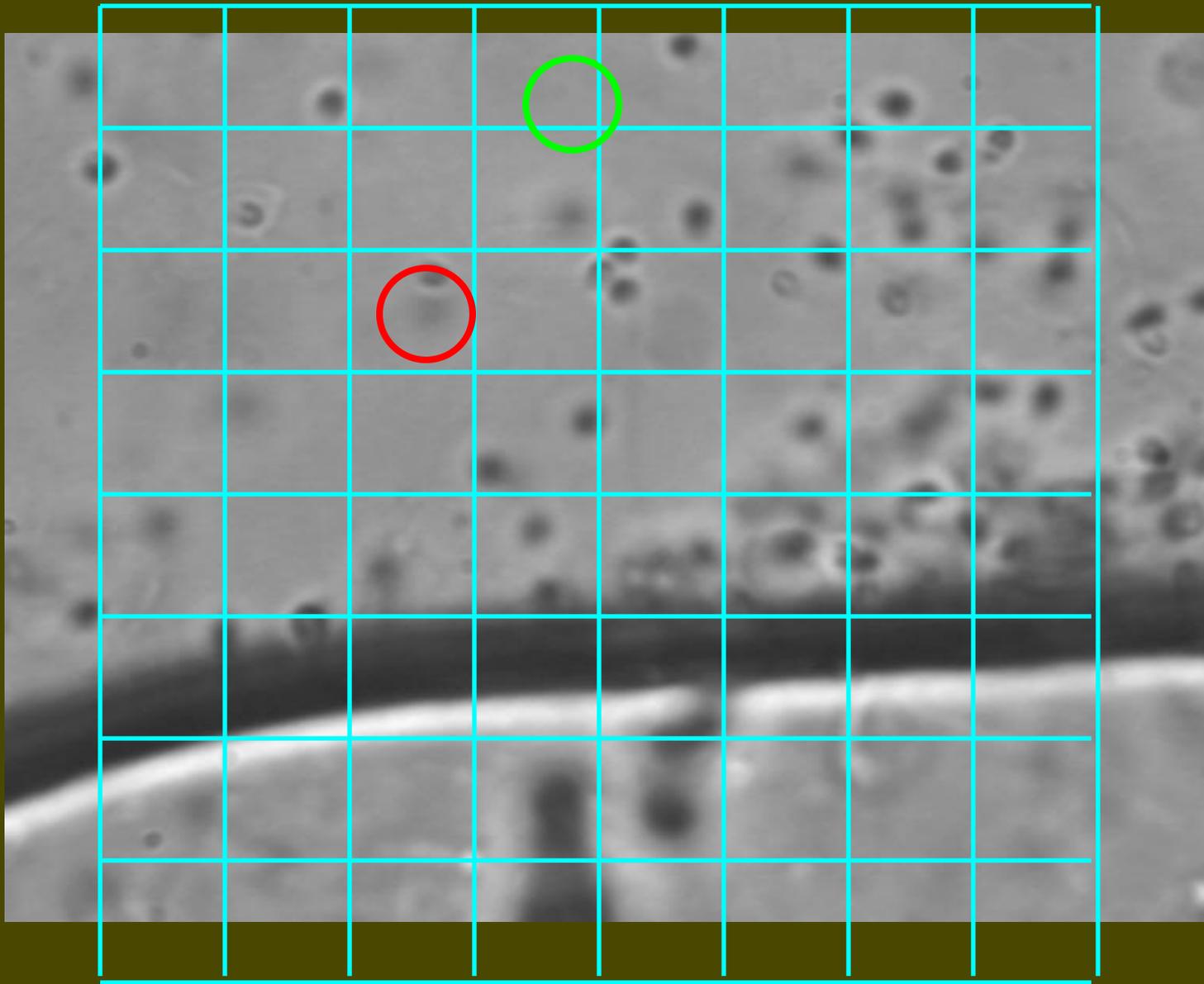
0.20



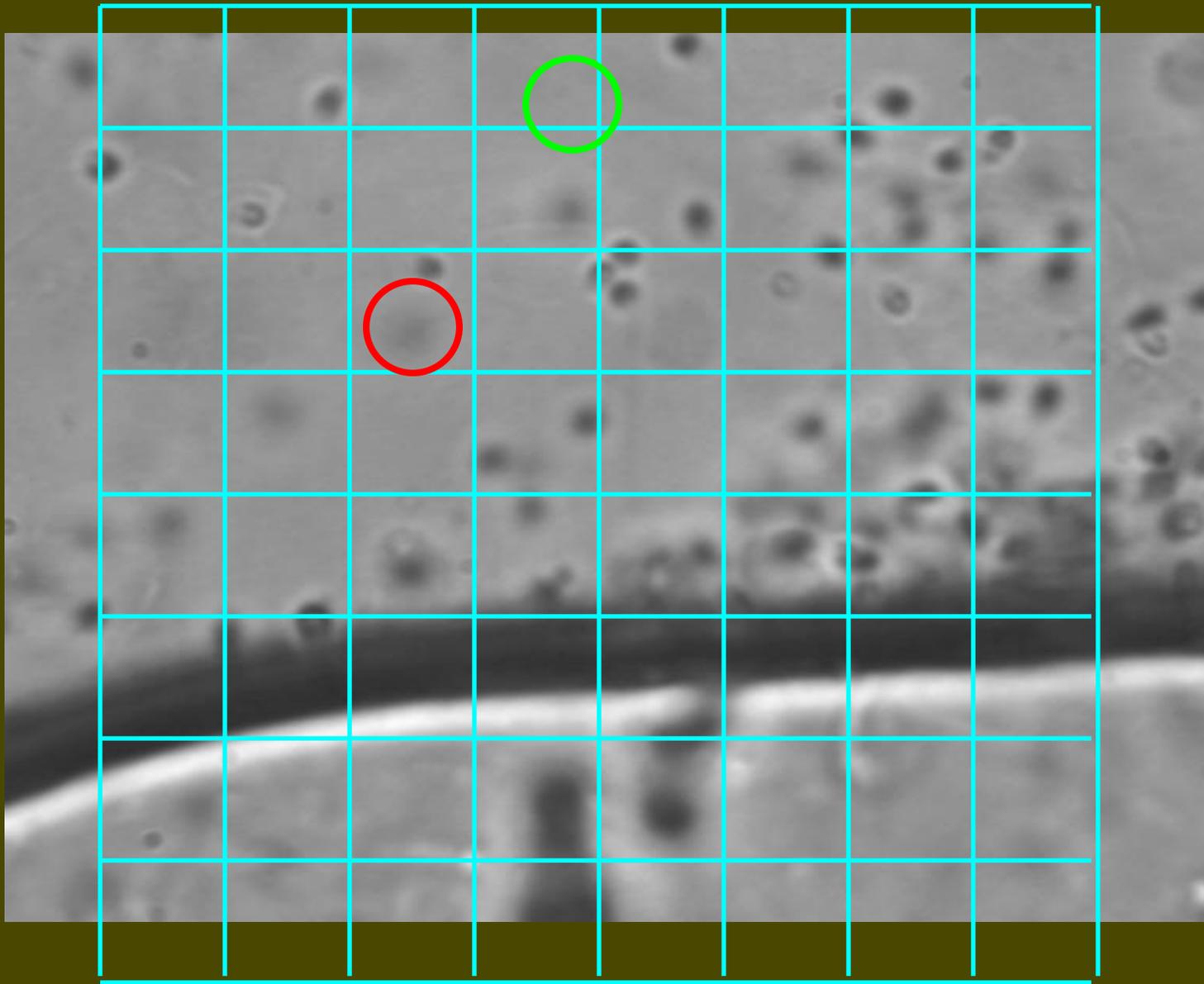
0.24



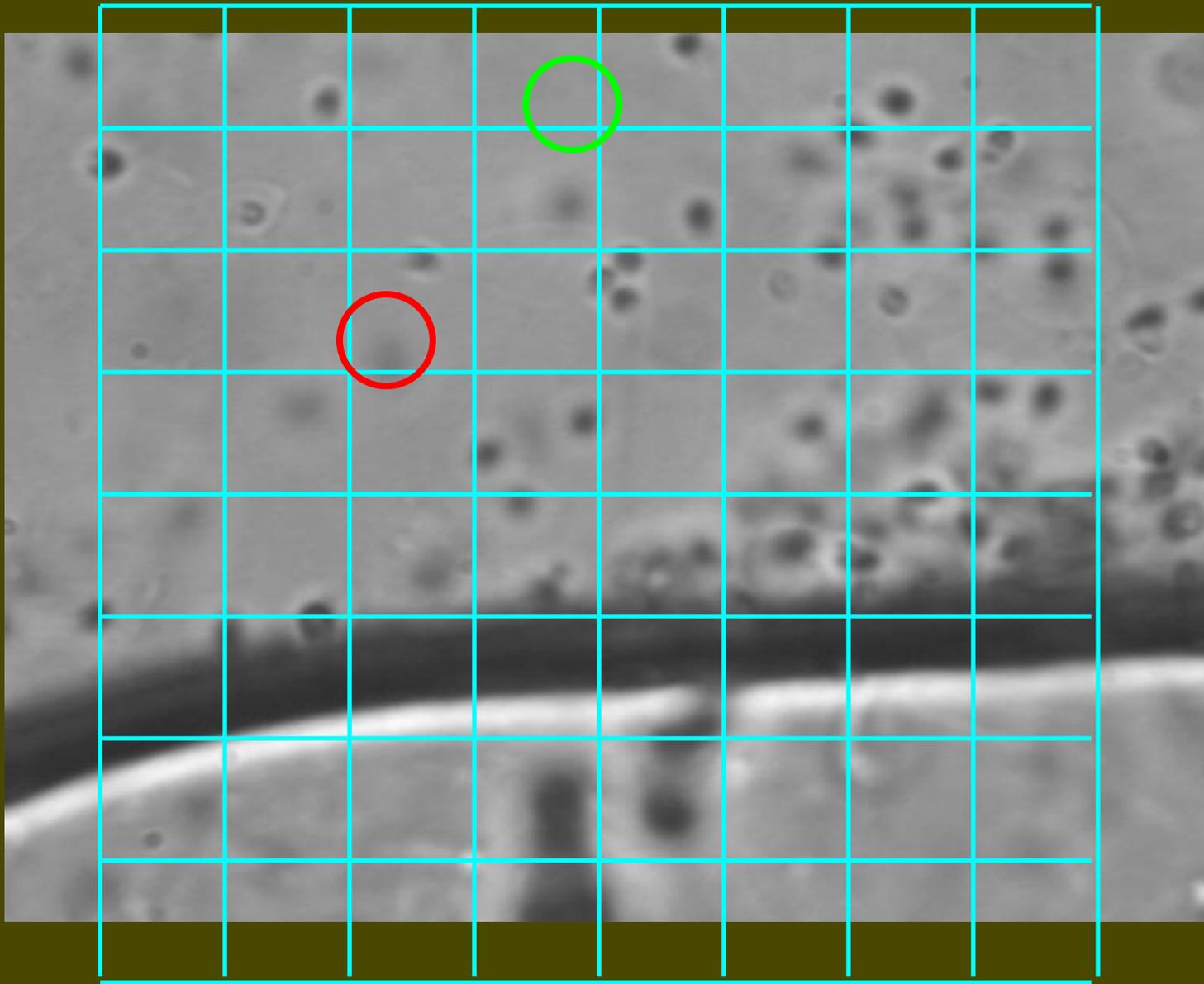
0.28



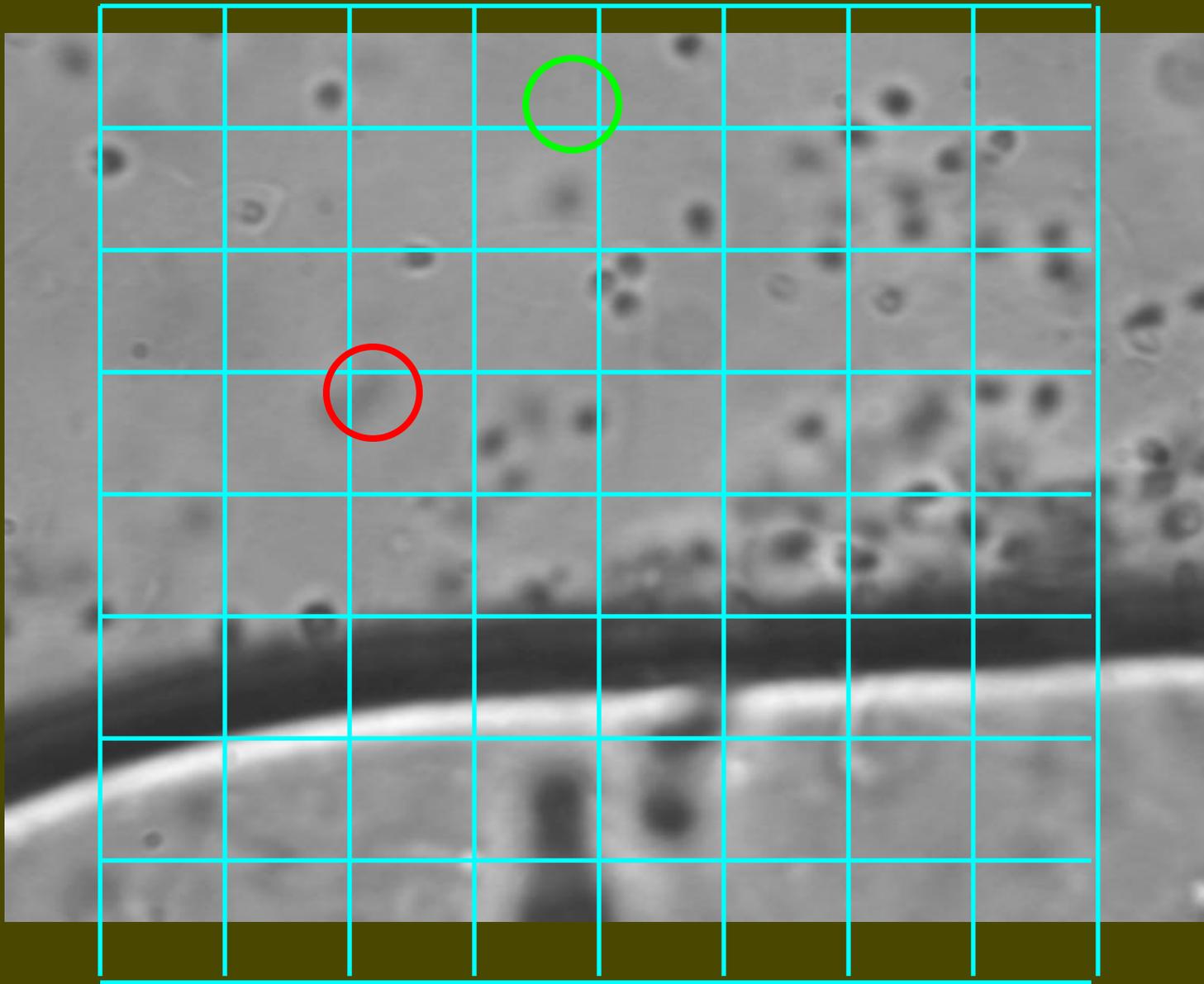
0.32



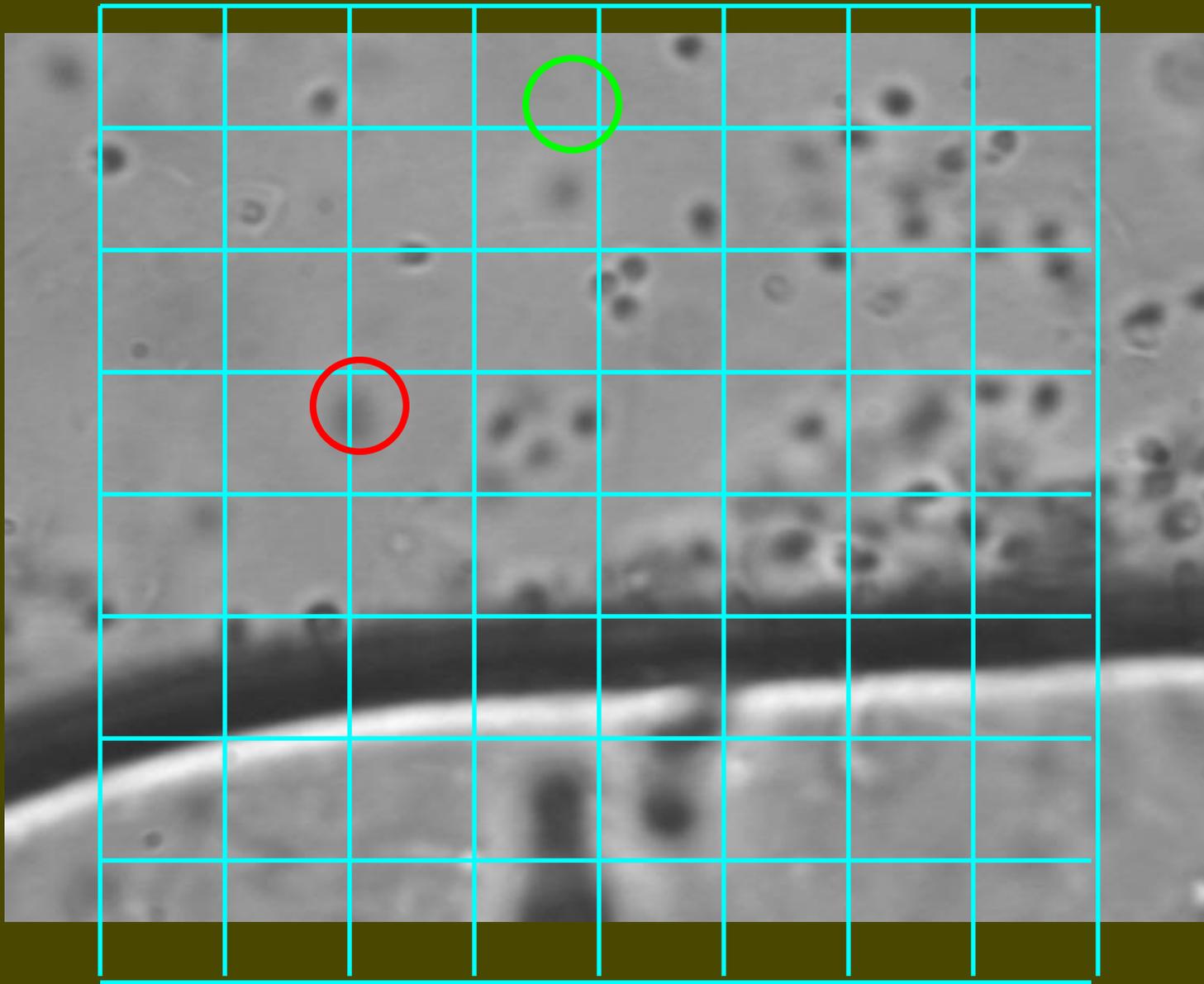
0.36



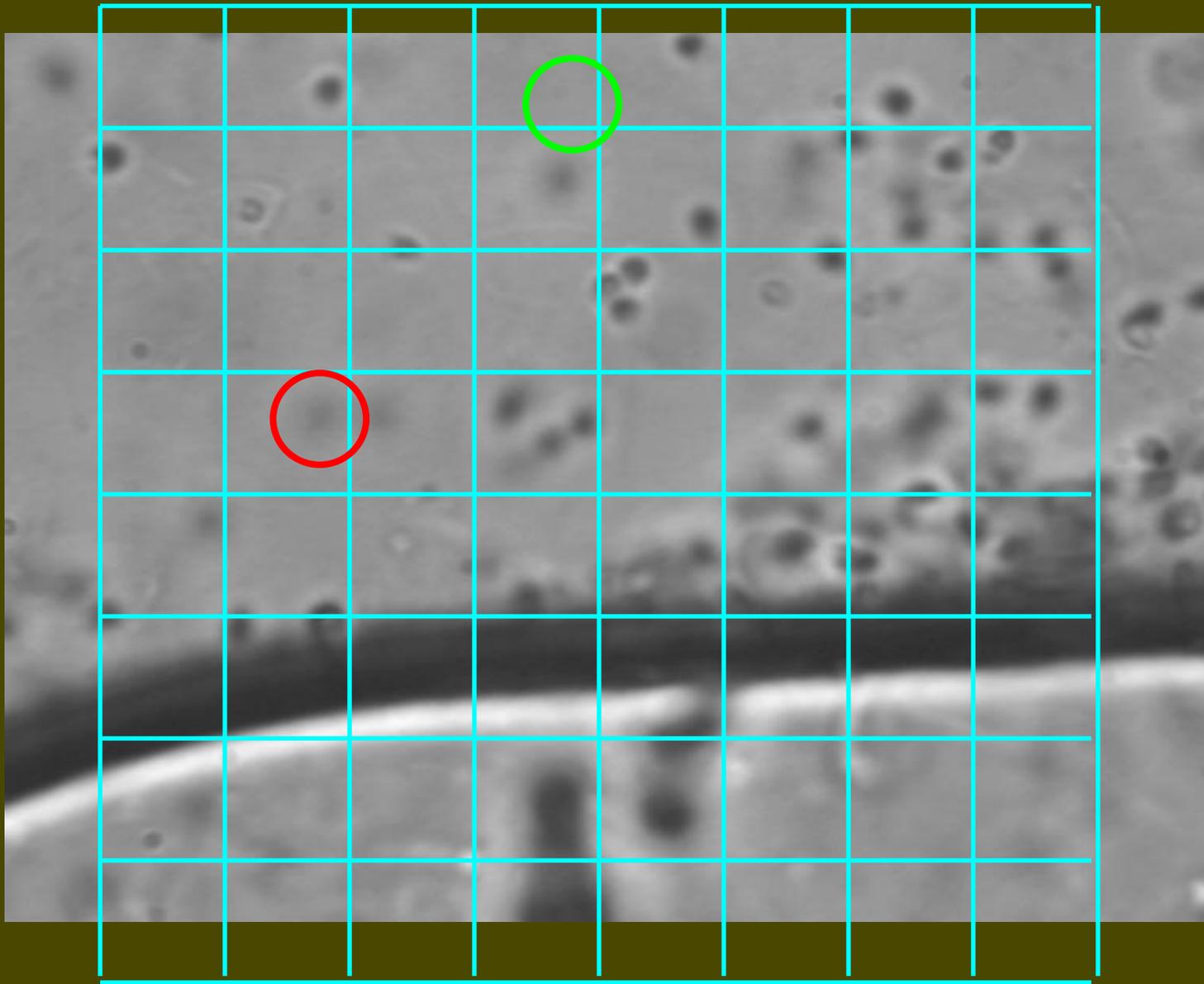
0.40



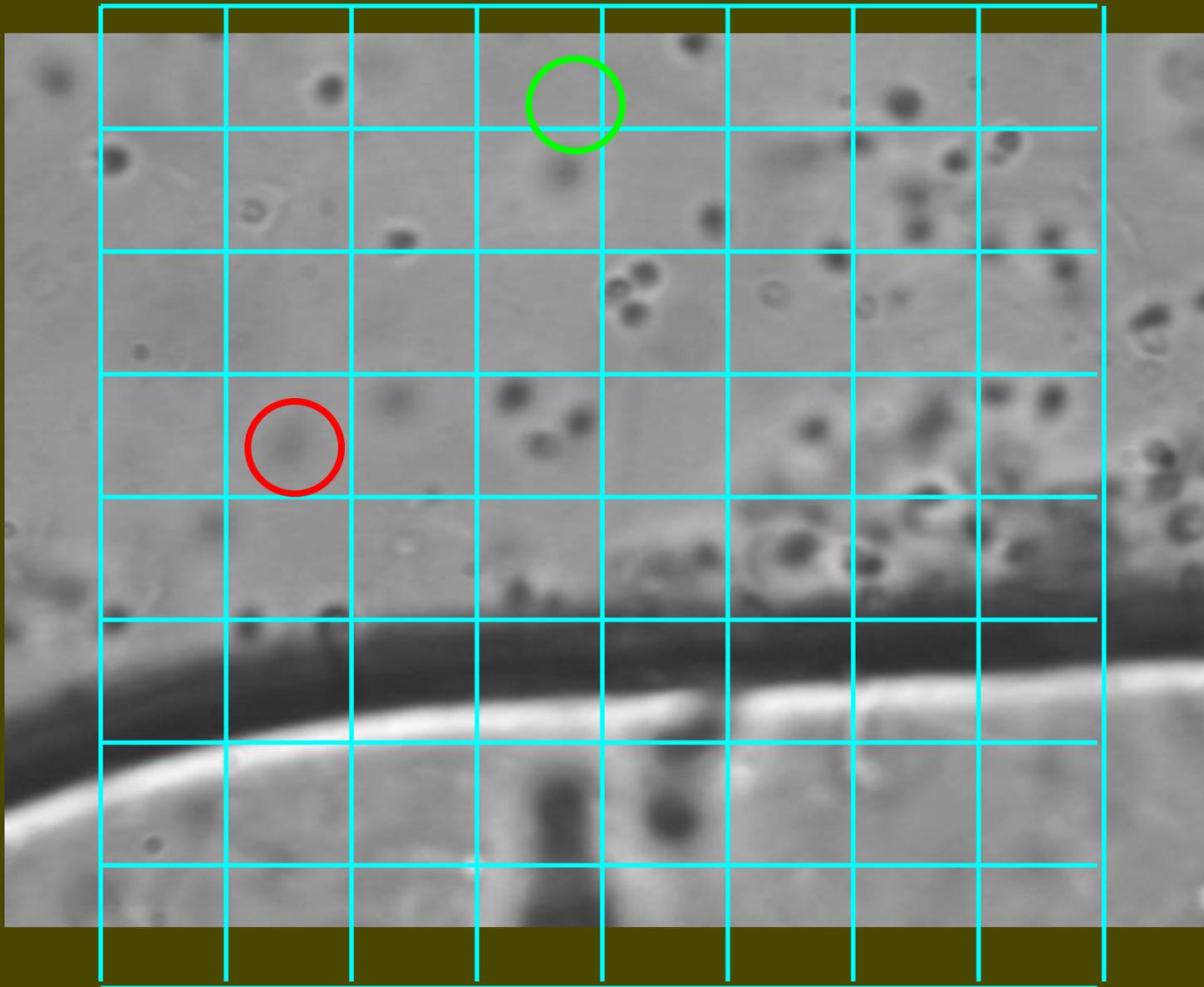
0.44



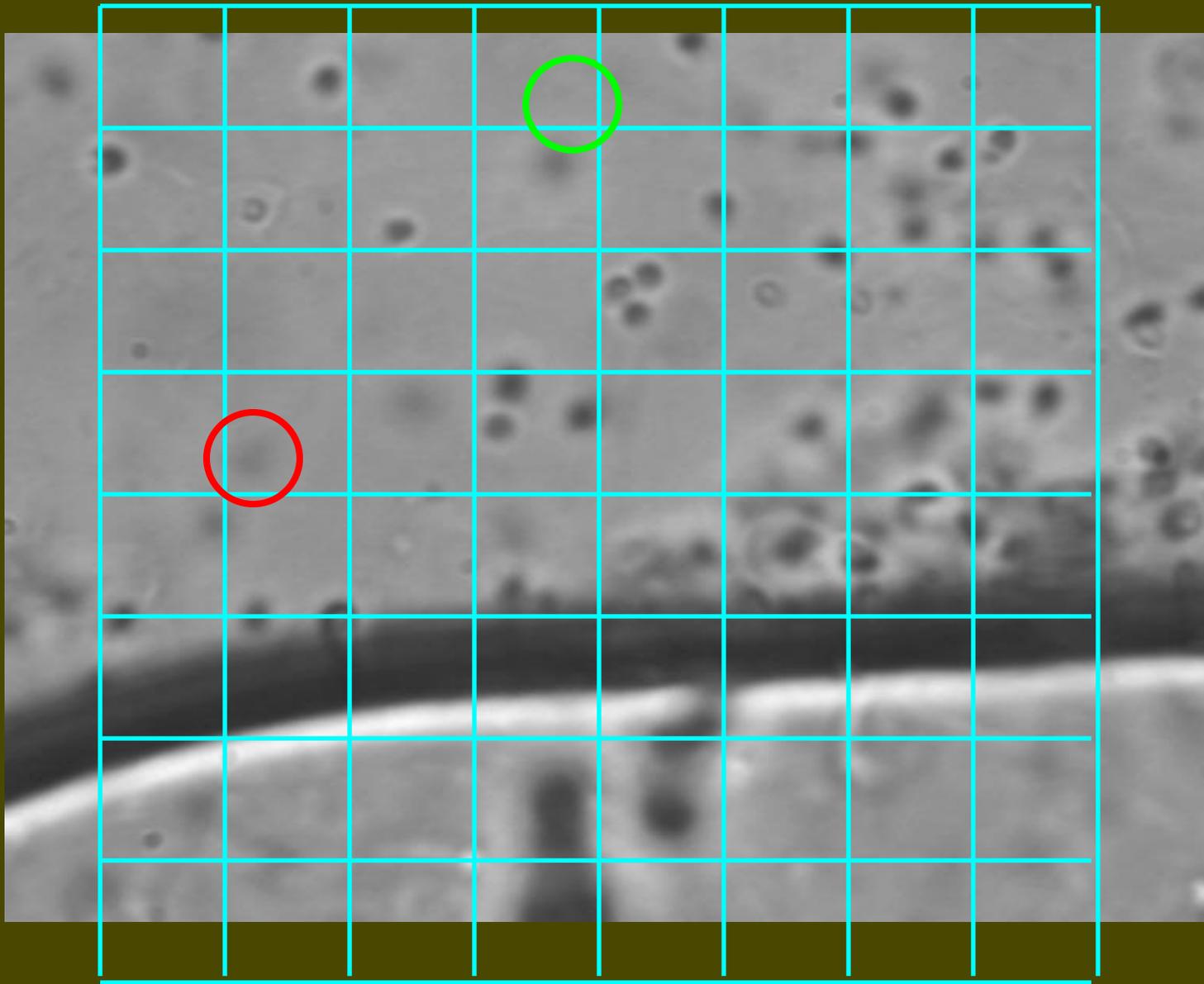
0.48



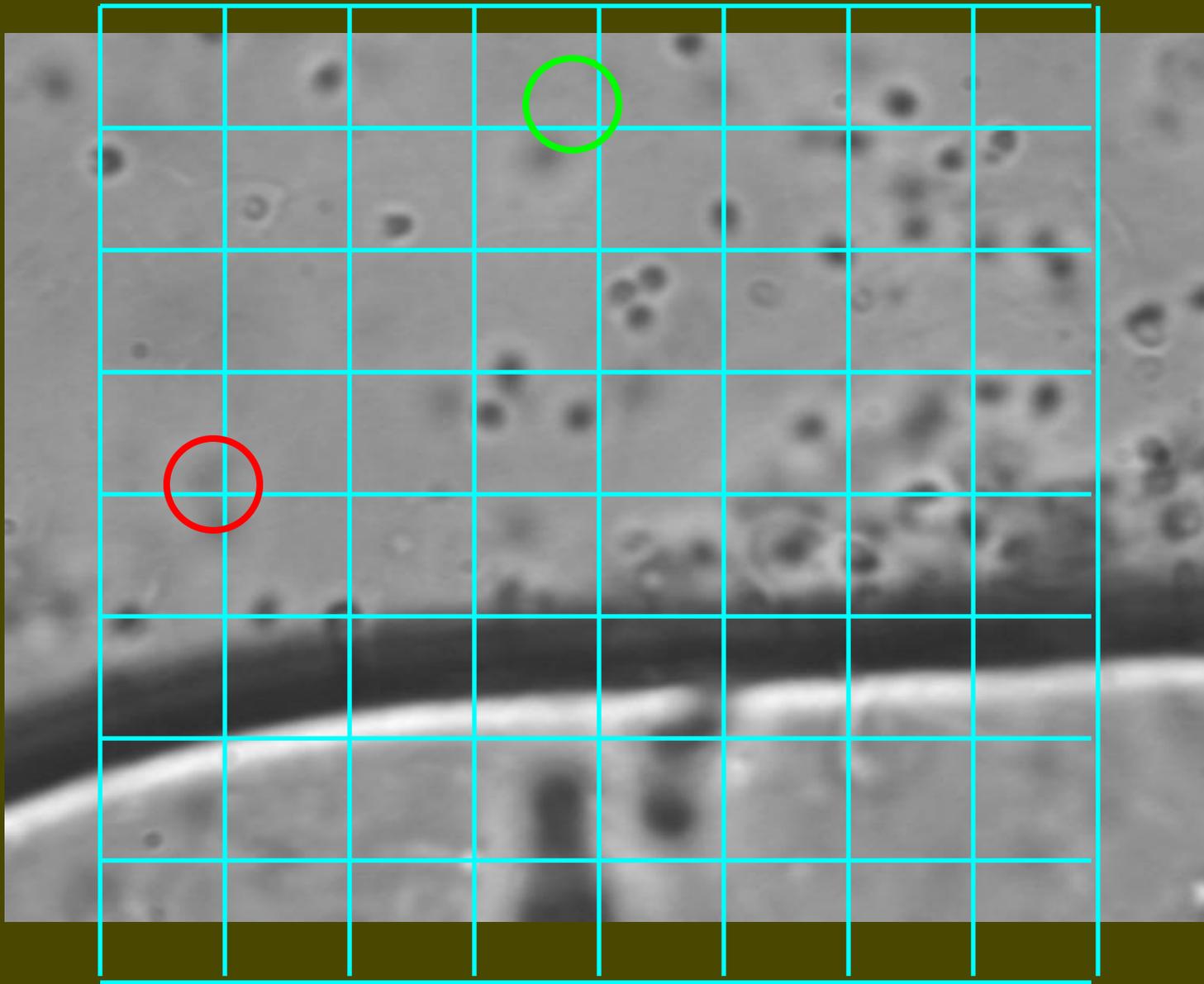
0.52



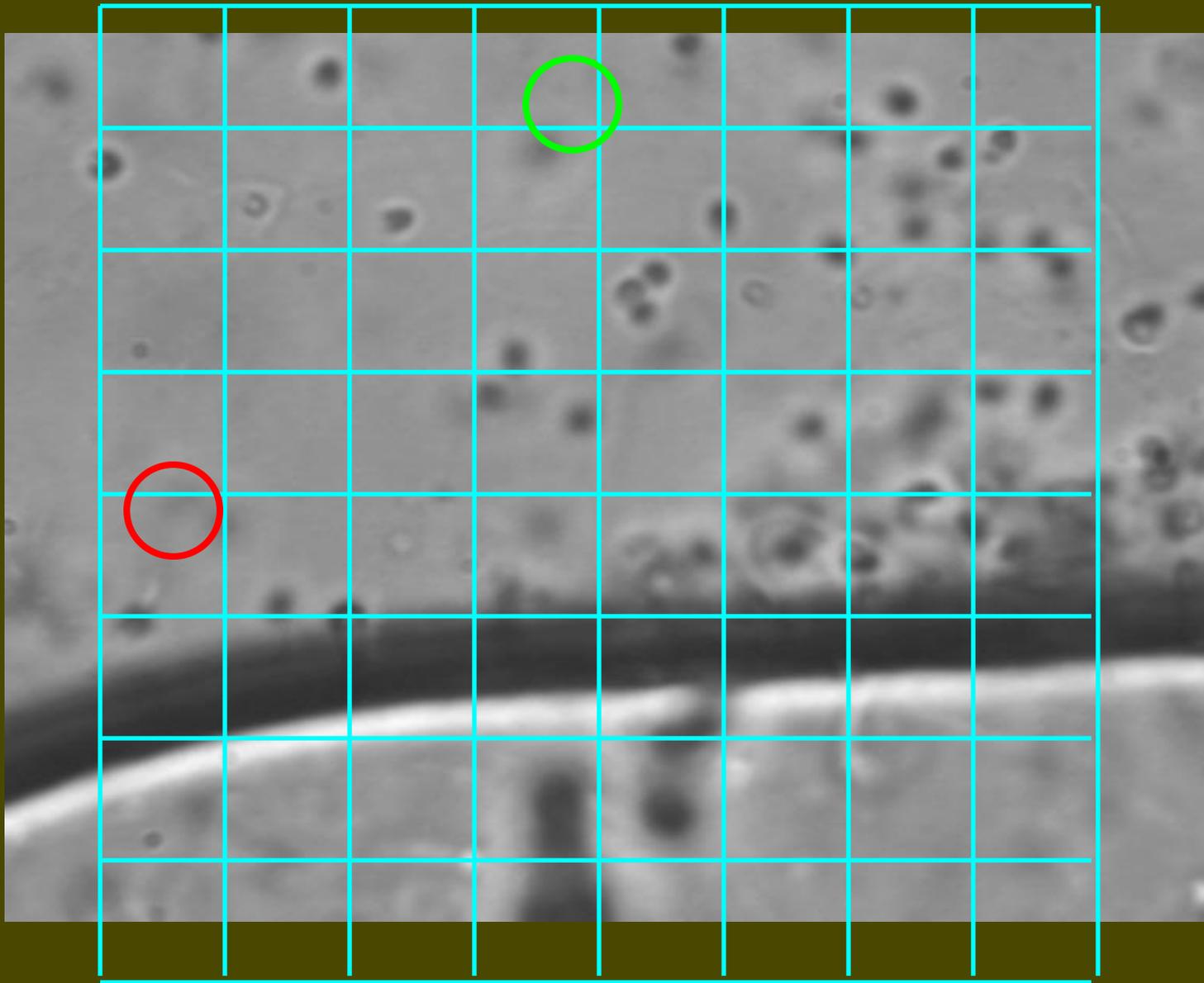
0.56



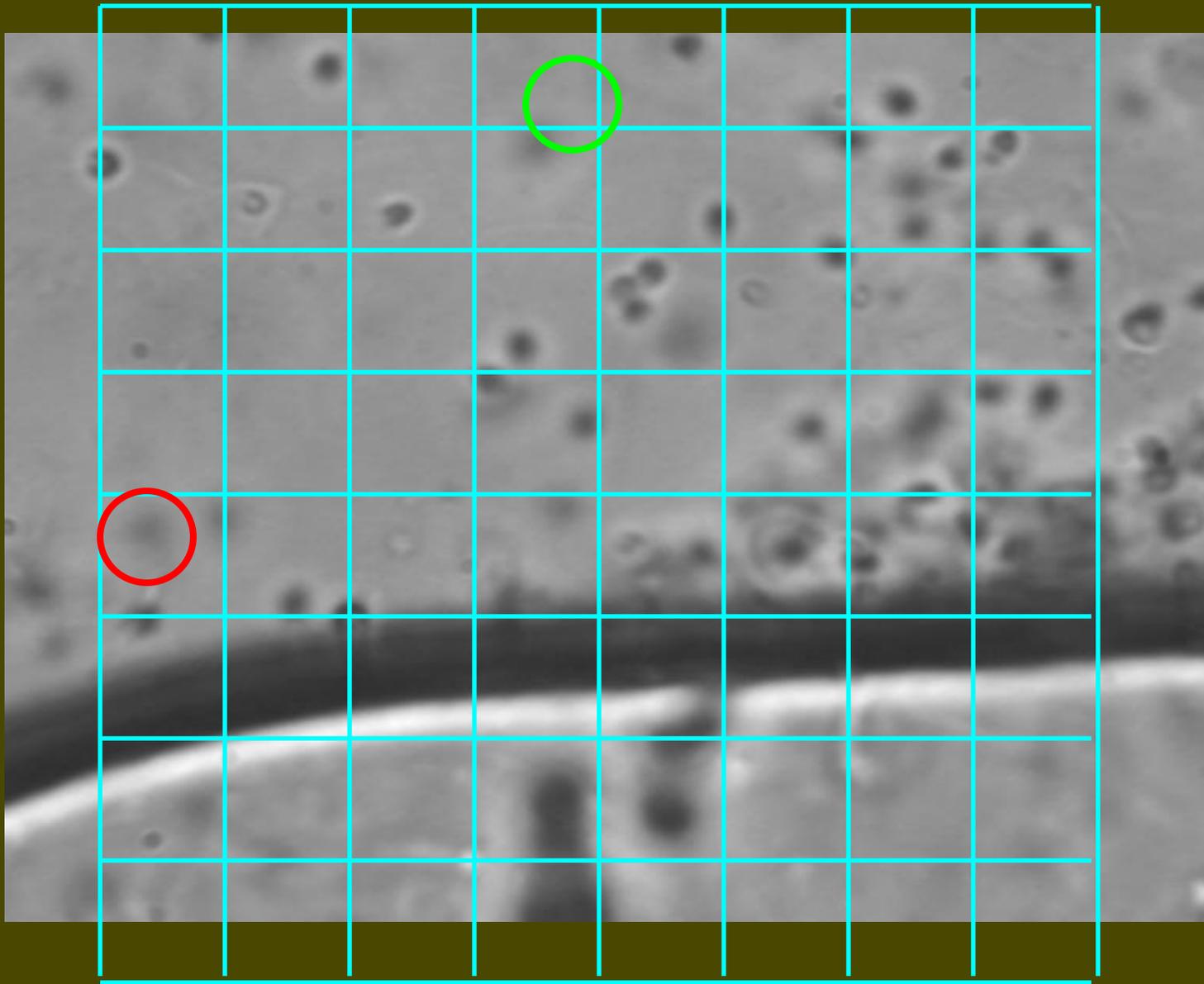
0.60



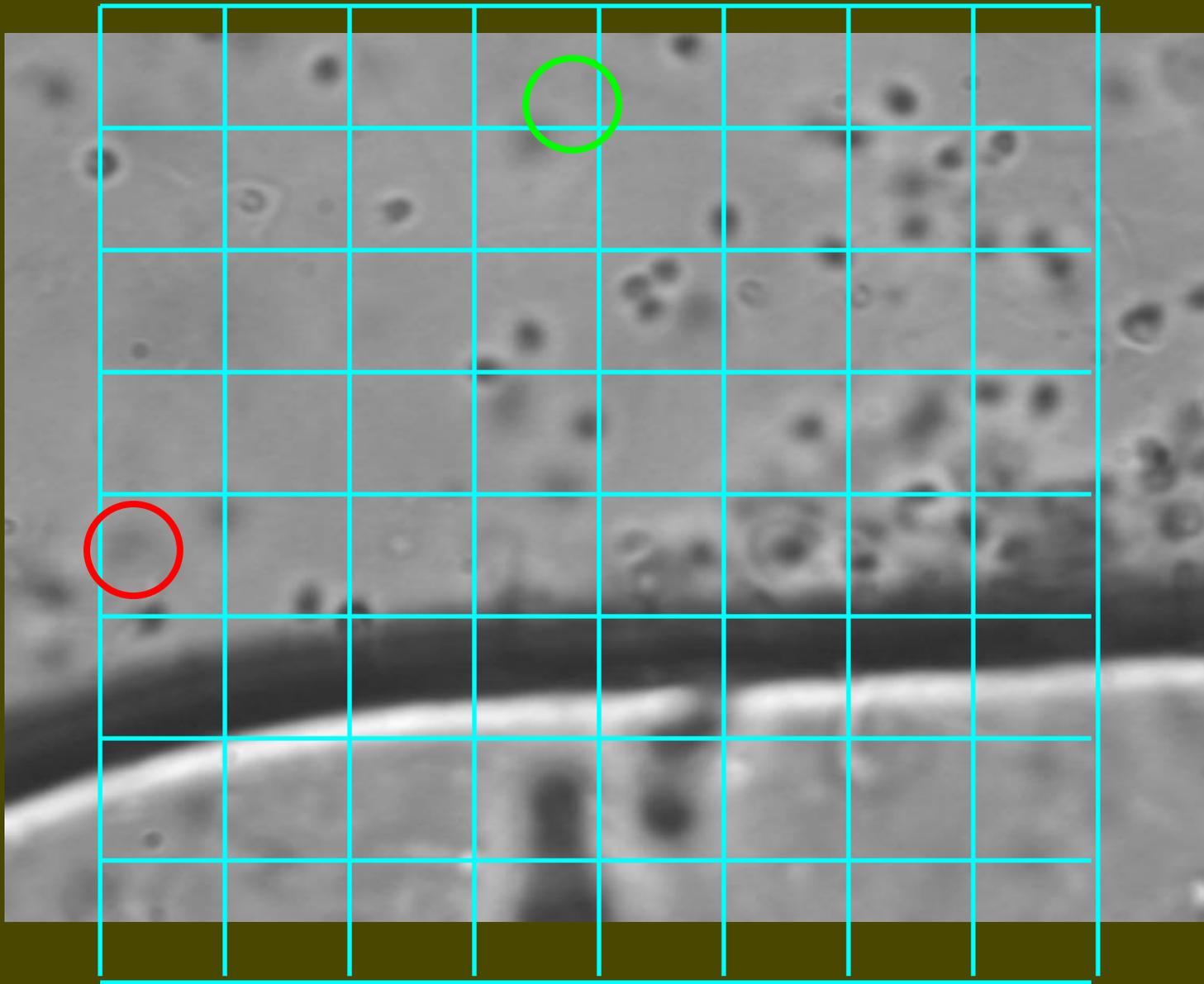
0.64



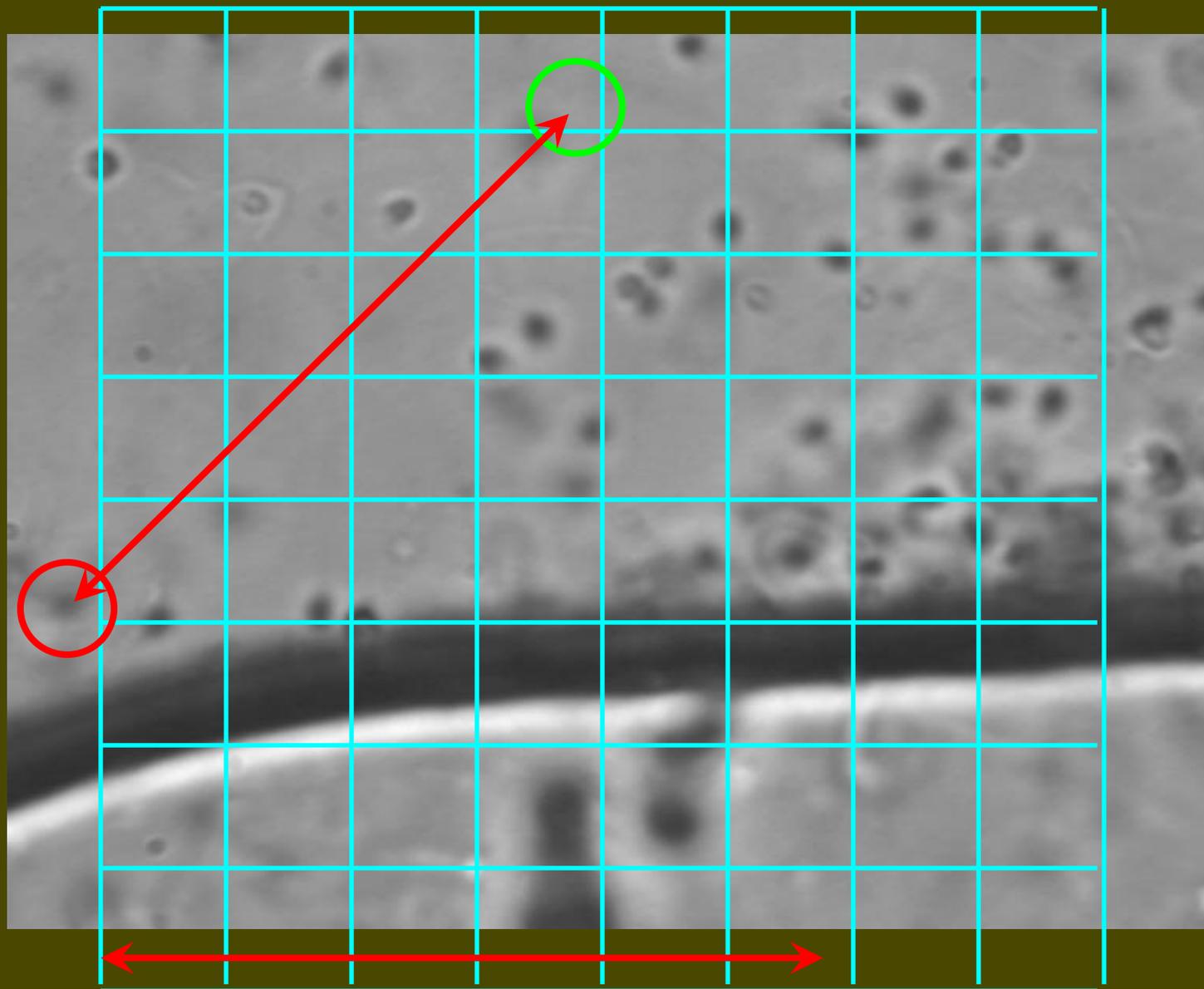
0.68



0.72



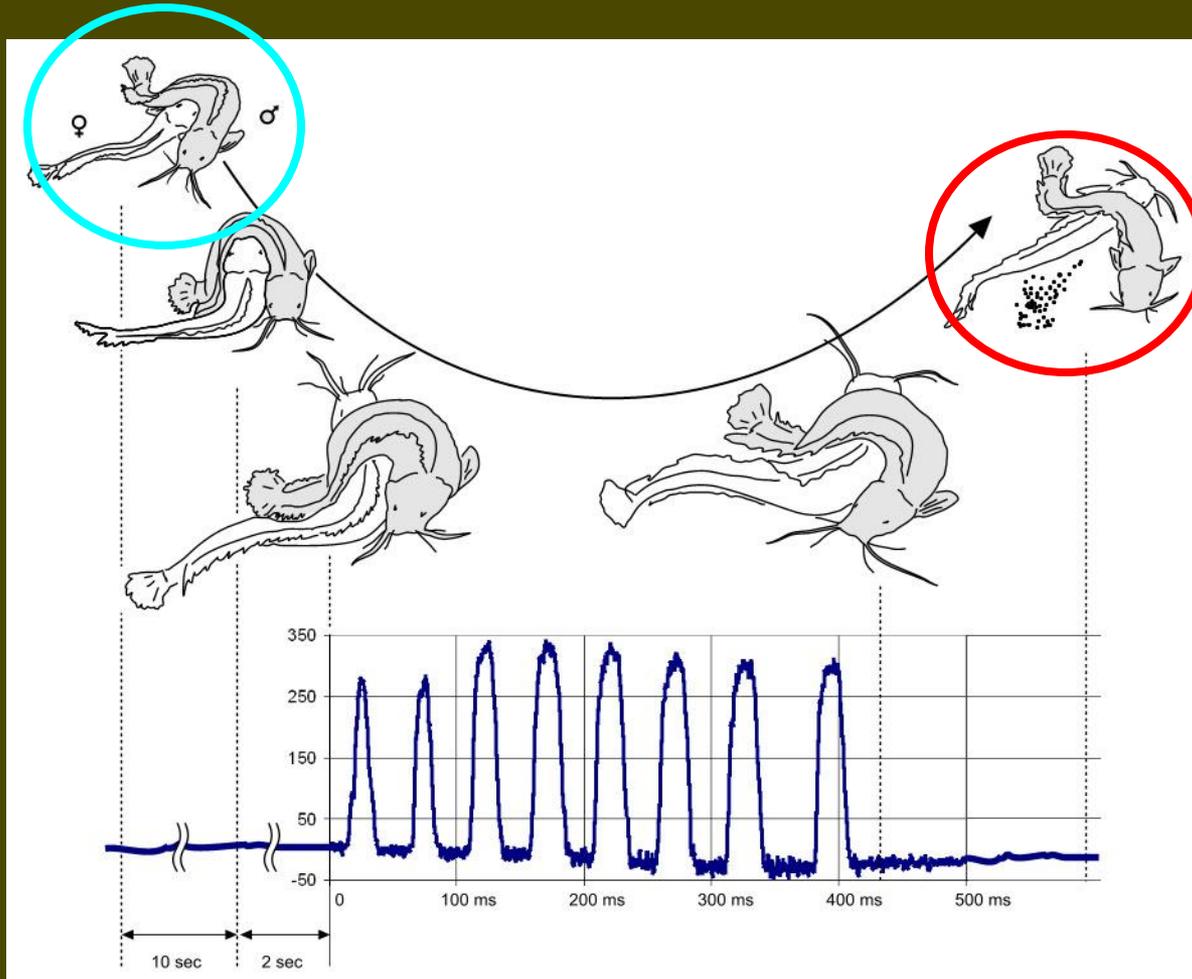
Время, в течение которого спермии сохраняют подвижность, не превышает 2 минут.

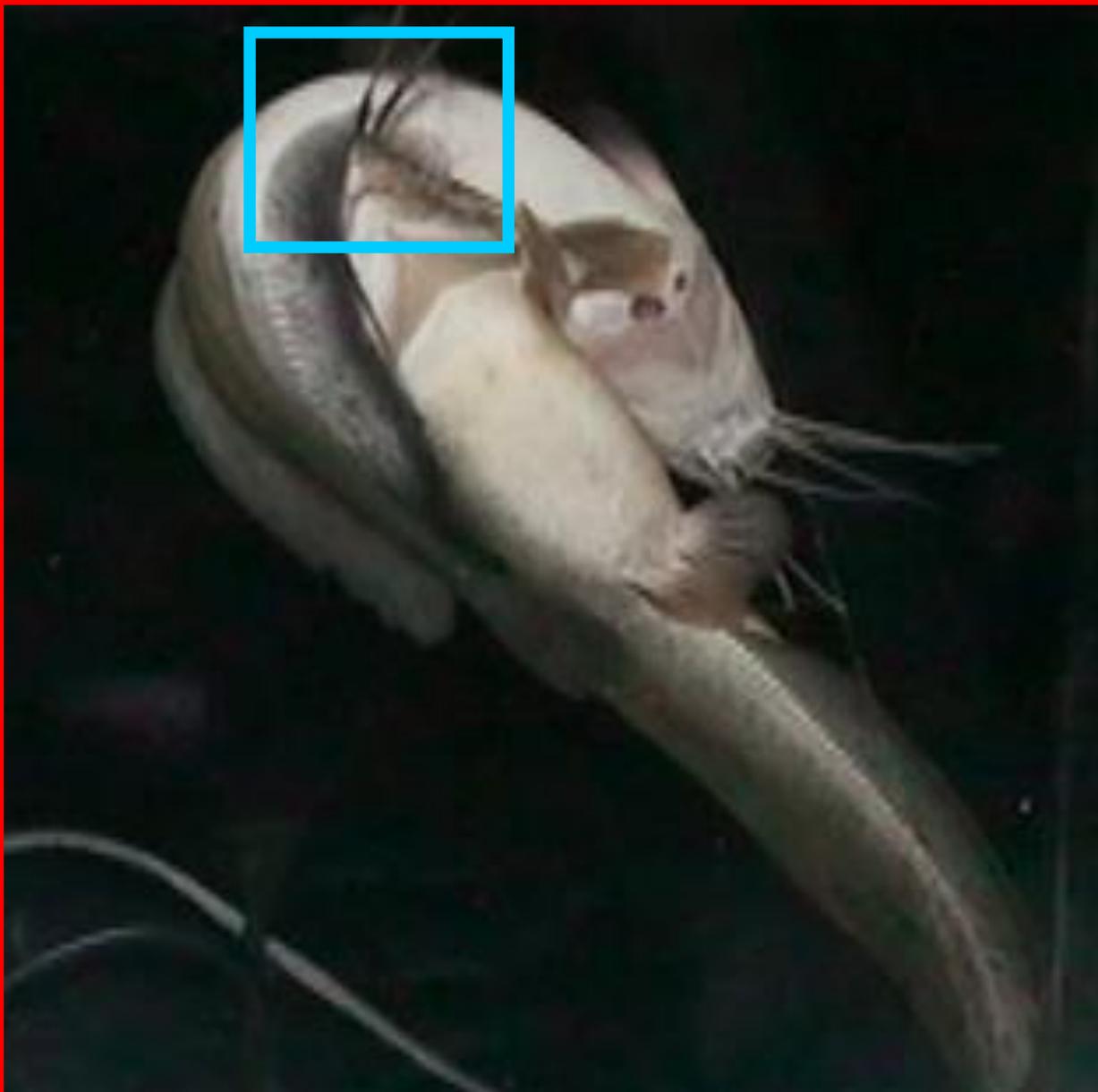


$$V=60 \text{ mkm}/0.8 \text{ sec} < 0.1 \text{ mm}/\text{sec}$$

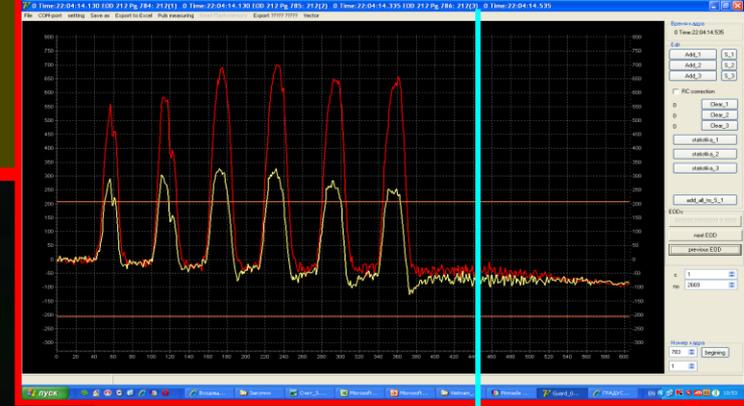
Скорость движения спермиев после активизации очень быстро падает.

Ритуал спаривания у *C. macrocephalus*





В таком положении
рыбы были в
момент выброса
спермы



В таком
положении рыбы
стали в момент
выброса икры

Спермиям надо
пройти путь до
икринок
не меньше 6 см.
За счет собственной
подвижности они
могут пройти не
более 2 см



- Оплодотворенность икры контролировалась путем доращивания икринок до стадии личинки и молоди.
- Больше половины икринок в каждом эксперименте оказались оплодотворенными.



Для чего при нересте могут быть нужны электрические разряды?

First published online June 15, 2007
Journal of Experimental Biology 210, 2244–2252 (2007)
Published by [The Company of Biologists](#) 2007
doi: 10.1242/jeb.003509

Electrical and behavioral courtship displays in the mormyrid fish *Brienomyrus brachyistius*

Ryan Y. Wong* and Carl D. Hopkins

Department of Neurobiology and Behavior, Cornell University, Ithaca, NY 14853, USA

* Author for correspondence (e-mail: ryan.wong@mail.utexas.edu)

Accepted 19 April 2007

biology
letters

Evolutionary biology

Biol. Lett. (2009) 5, 225–228

doi:10.1098/rsbl.2008.0566

Published online 25 November 2008

Electrifying love: electric fish use species-specific discharge for mate recognition

Philine G. D. Feulner^{1,2,*}, Martin Plath^{1,3},
Jacob Engelmann⁴, Frank Kirschbaum^{5,6}
and Ralph Tiedemann¹

По мнению западных исследователей электрические разряды при нересте клюворылообразных и гимнотобразных выполняют коммуникационную функцию в целях:

- синхронизации нереста
- межвидовой изоляции
- выбора полового партнера

Это предполагает, что разряды ПРЕДШЕСТВУЮТ выбросу половых продуктов.

Более того, речь идет о том, что самка мечет икру в ответ на разряды самцов.

У клариевых сомов разряды генерирует самка, причем ПОСЛЕ выброса самцом спермы



Зачем они это делают?

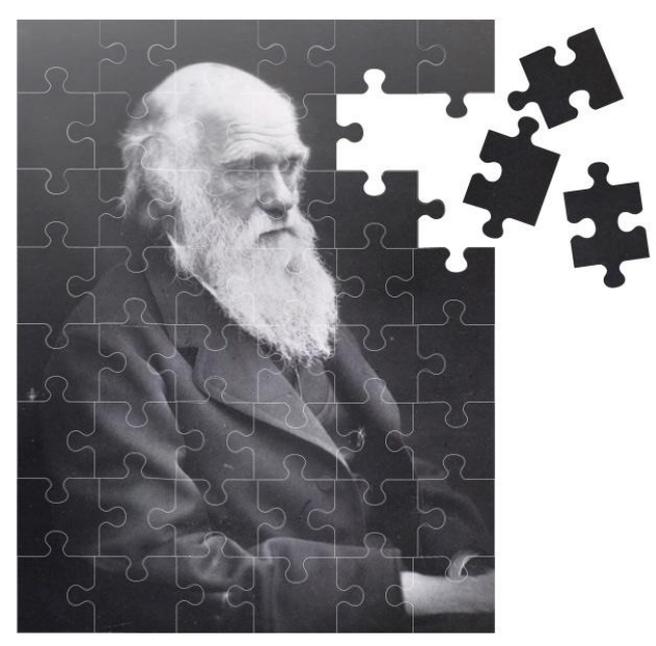


Общий ответ на вопрос: «В чем состоит польза?» мы знаем.
Польза состоит в том, чтобы пройти сквозь сито
естественного отбора.

Нам надо исходя из этого общего ответа найти конкретные
объяснения —
в чем может состоять польза различных особенностей
ритуала спаривания клариевых сомов?

Самки клариевых сомов мечут много икры, с тем, чтобы
икринки рассеялись по большой территории.
После вымета икры и её оплодотворения взрослые особи за
икрой не ухаживают





- почему самка упирается в самца, а самец при этом изогнут дугой?
- почему они замирают на несколько секунд, причем самка в это время проводит усами в стороны и обратно?
- почему после выброса спермы самец остается в тесном контакте с самкой, в то время как самка сначала поворачивается передней частью тела в сторону, а потом возвращается в прямое положение?
- почему и в какую сторону самка поворачивает переднюю часть тела?
- почему самец и самка медленно смещаются друг относительно друга, причем самец плотно прижимается головой к брюху самки?
- зачем самка генерирует особую серию электрических разрядов?
- почему во время генерации пачки разрядов самец своим телом, согнутым в кольцо, плотно сжимает тело самки?



-10.0

почему самка упирается в самца, а самец при этом изогнут дугой?



-10.0

почему они замирают на несколько секунд ?

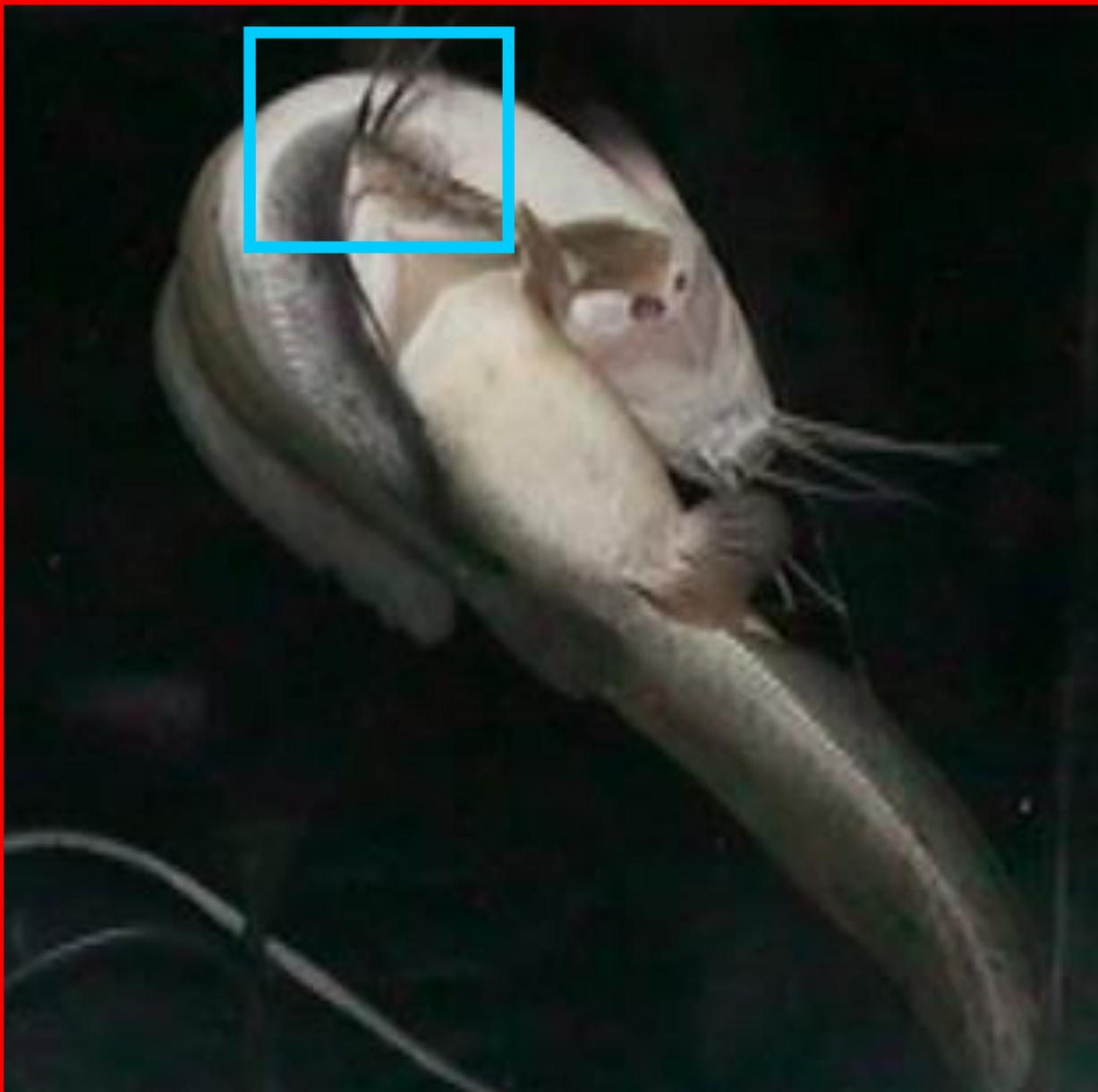


-4.4

почему после выброса спермы они сохраняют неподвижность, причем самка в это время проводит усами в стороны и обратно? 22:13:37

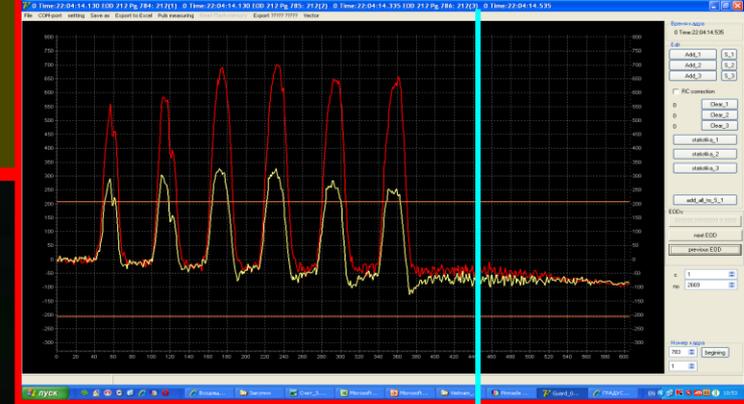
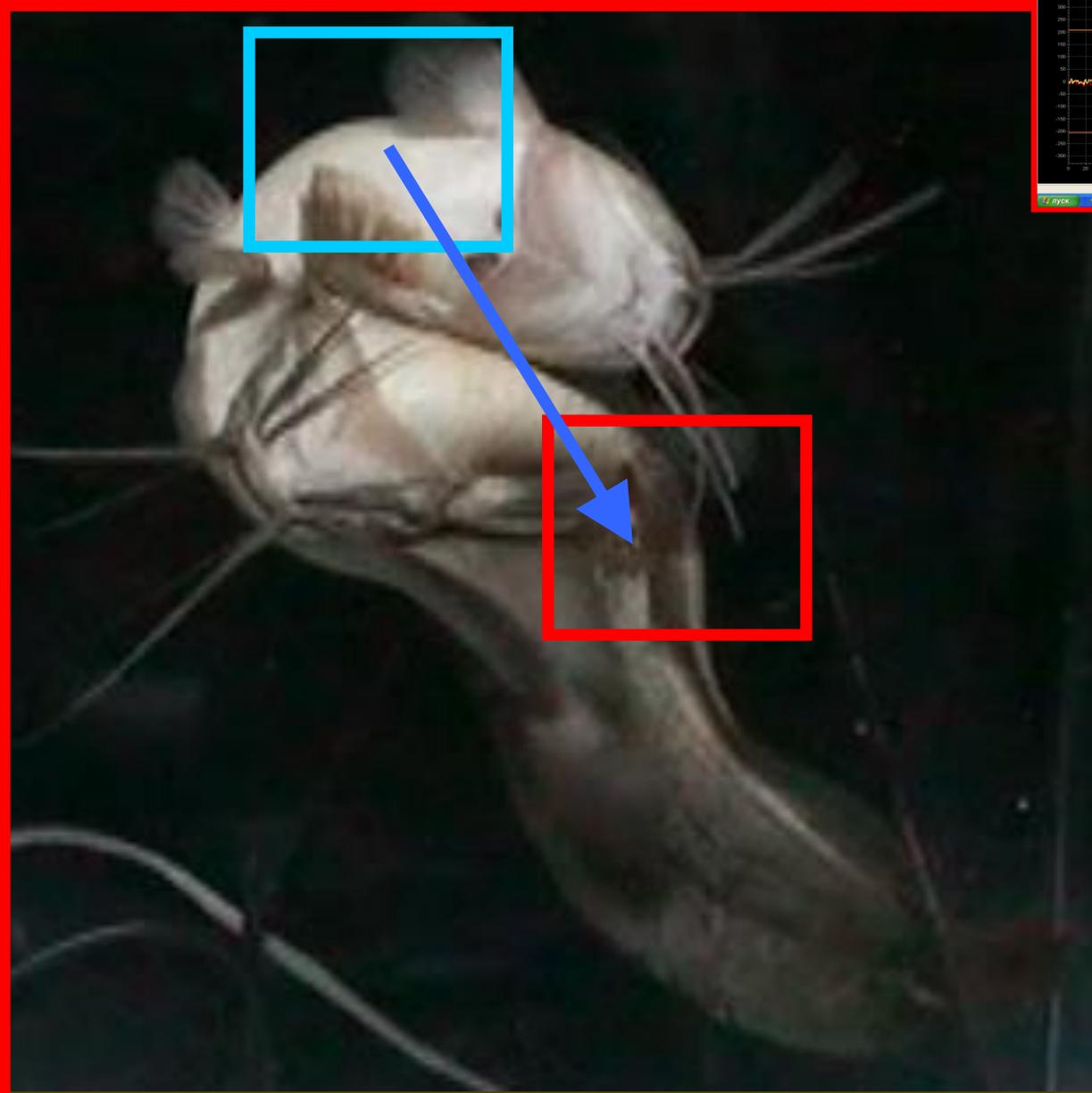


Напомню вышесказанное



В таком положении
рыбы были в
момент выброса
спермы

_0.32

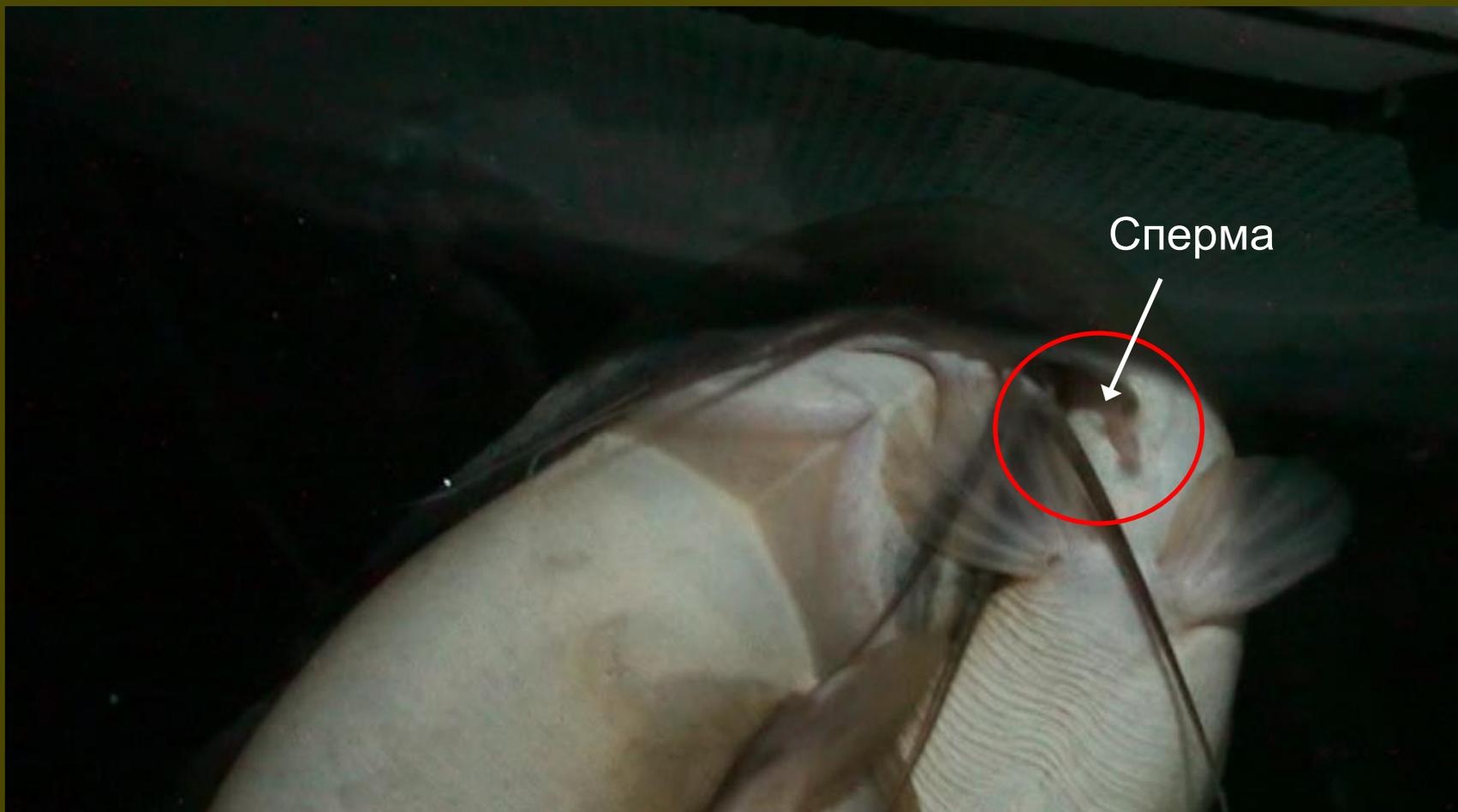


В таком
положении рыбы
стали в момент
выброса икры

Спермиям надо
пройти путь
не меньше 6 см

ОЦЕНИМ СКОРОСТЬ СПЕРМИЕВ:

Время от момента выброса спермы → 0.08



0.16



0.24



0.32



0.40



0.48



0.56



0.64



0.72



Облачко спермы за 0.8 сек. переместилось примерно на 1-3 мм
и заметно увеличилось в диаметре.

Наблюдения за спермой под микроскопом показало, что
скорость составляет доли мм/сек, а время сохранения
подвижности не превышает 2 минут.

0.80



-3.2

почему после выброса спермы они сохраняют неподвижность, причем самка в это время проводит усами в стороны и обратно?



-2.4

почему после выброса спермы они сохраняют неподвижность, причем самка в это время проводит усами в стороны и обратно?



-2.0

почему после выброса спермы они сохраняют неподвижность, причем самка в это время проводит усами в стороны и обратно?



-1.4

почему после выброса спермы они сохраняют неподвижность, причем самка в это время проводит усами в стороны и обратно?



-0.60

почему самка и самец медленно смещаются
друг относительно друга?



-0.52

почему самка и самец медленно смещаются
друг относительно друга?



-0.44

почему самка и самец медленно смещаются
друг относительно друга?



-0.32

почему самка и самец медленно смещаются
друг относительно друга?



-0.24

почему самка и самец медленно смещаются
друг относительно друга?



-0.16

почему самка и самец медленно смещаются
друг относительно друга?



-0.08

почему самка и самец медленно смещаются
друг относительно друга?



-0.04

почему самка и самец медленно смещаются
друг относительно друга?



зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



Измерения электрических потенциалов непосредственно на теле клариевых сомов при их социальных взаимодействиях.

Journal of Ichthyology, Vol. 42, No. 6, 2002, pp. 477–484. Translated from *Voprosy Ikhtologii*, Vol. 42, No. 4, 2002, pp. 549–557.
Original Russian Text Copyright © 2002 by Ol'shanskii, Morshnev, Naseka, Nga.
English Translation Copyright © 2002 by MAIK "Nauka/Interperiodica" (Russia).

Electric Discharges of Clariid Catfishes Cultivated in South Vietnam

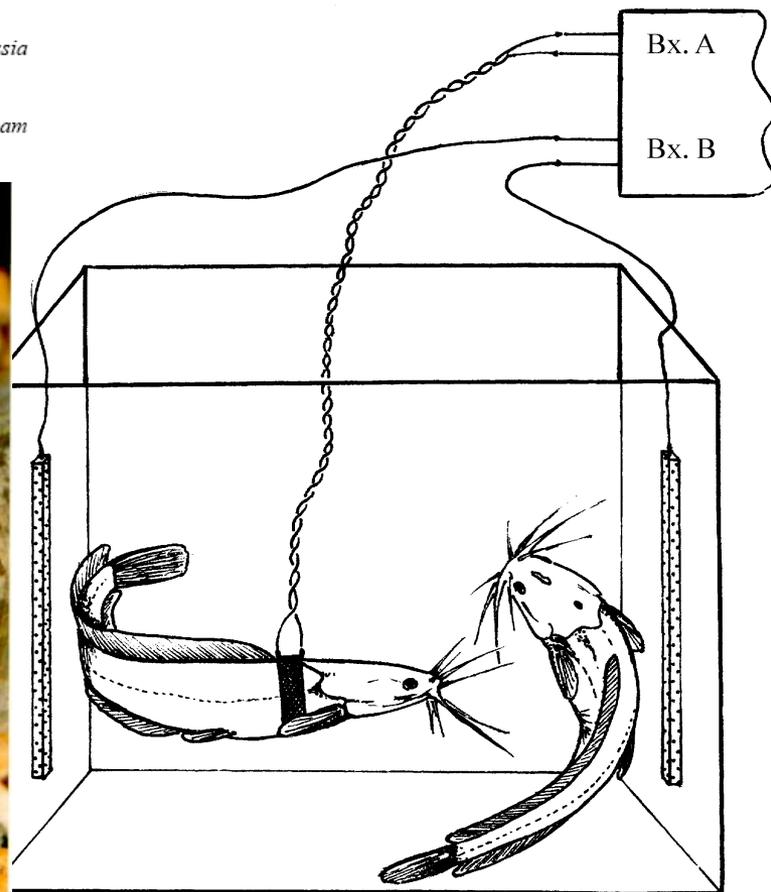
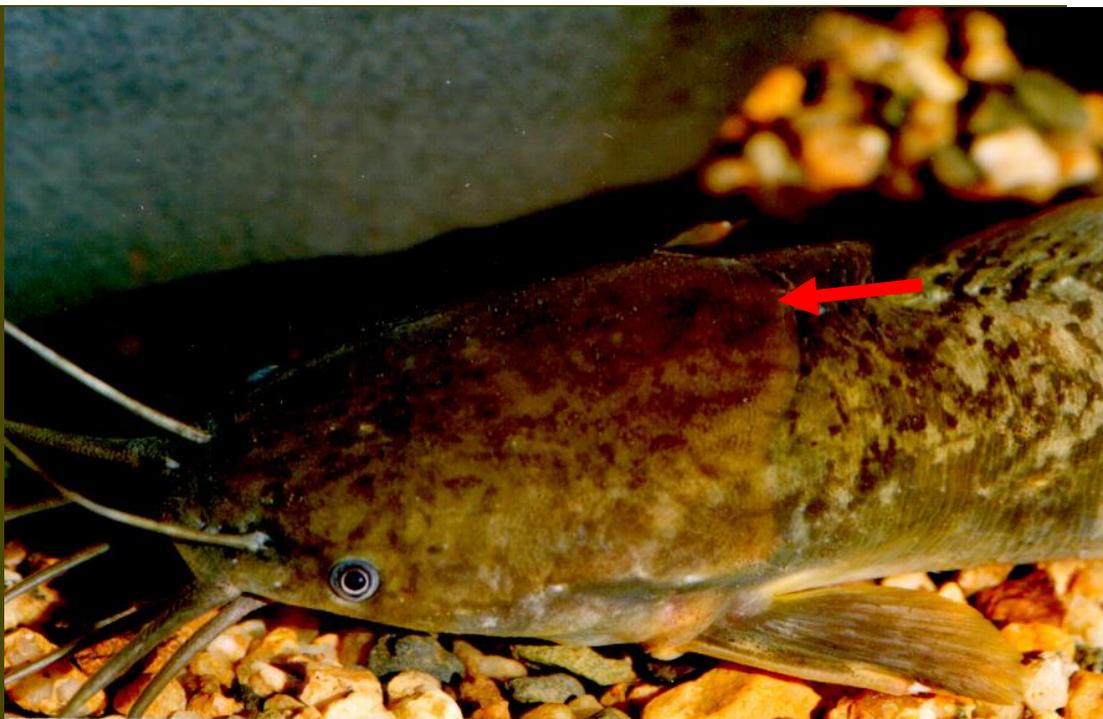
V. M. Ol'shanskii*, K. S. Morshnev*, A. M. Naseka**, and Nguyen Thi Nga***

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr. 33, Moscow, 117071 Russia
e-mail: volsh@genome.eimb.relarn.ru

**Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab. 1, St. Petersburg, 199034 Russia

***South Branch, Vietnamese–Russian Tropical Science Research and Technology Center, Ho Chi Minh City, Vietnam

Received December 17, 2001



Съёмка сверху.



зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?

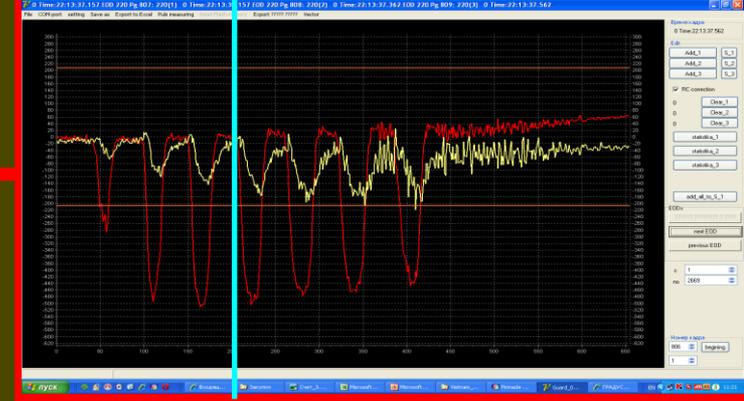


зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



22:13:37

зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



22:13:37

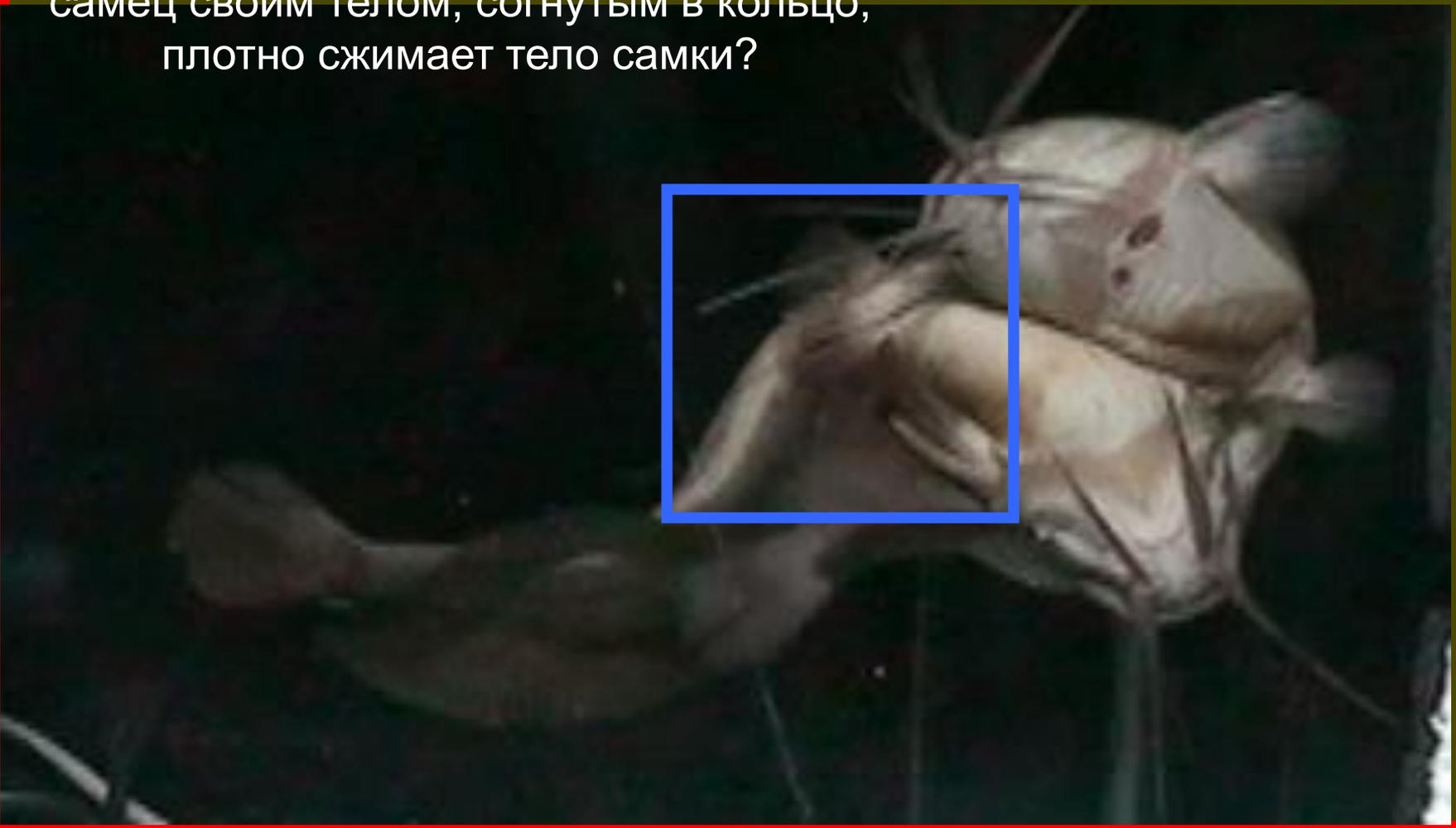
зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



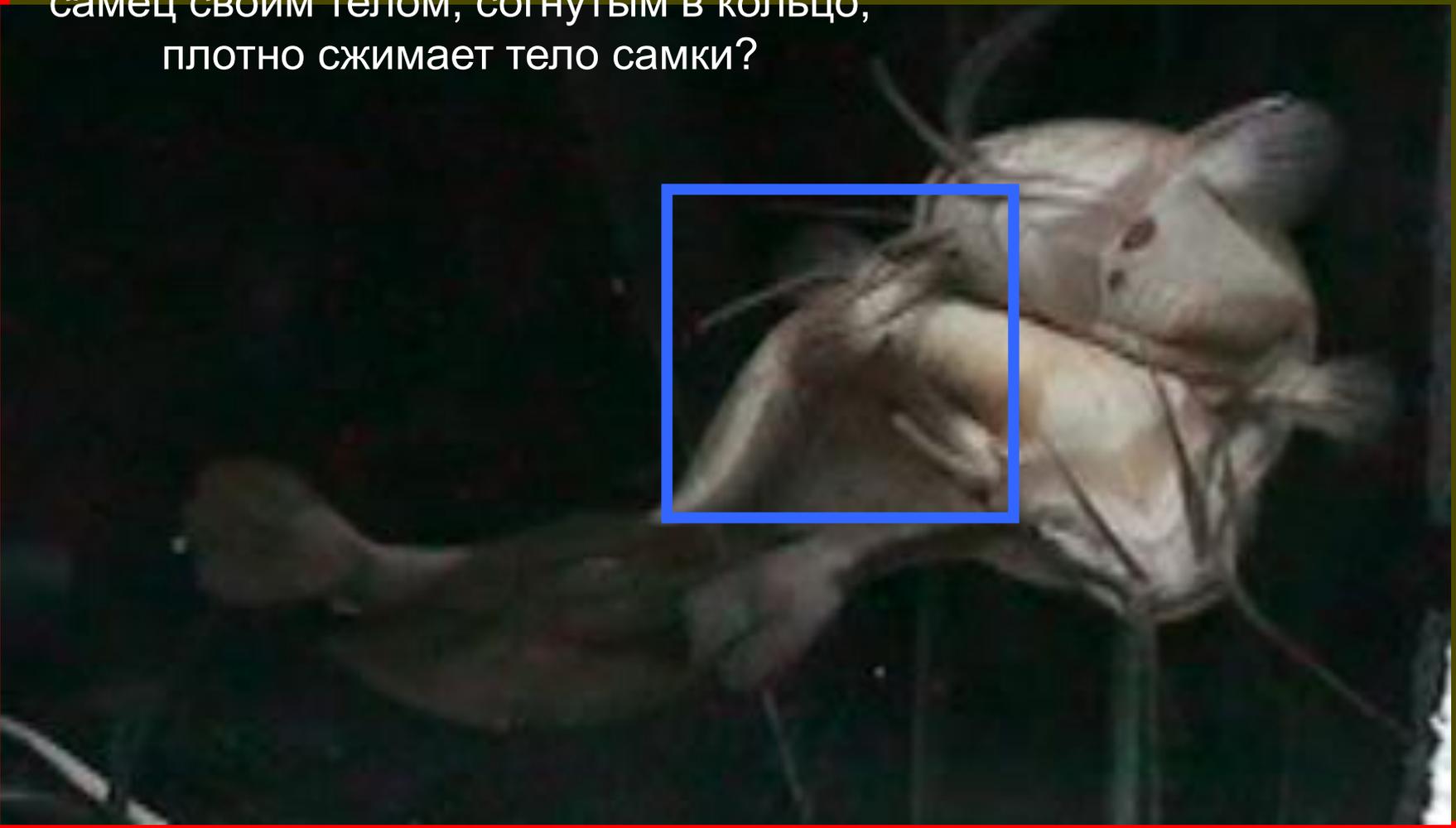
зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



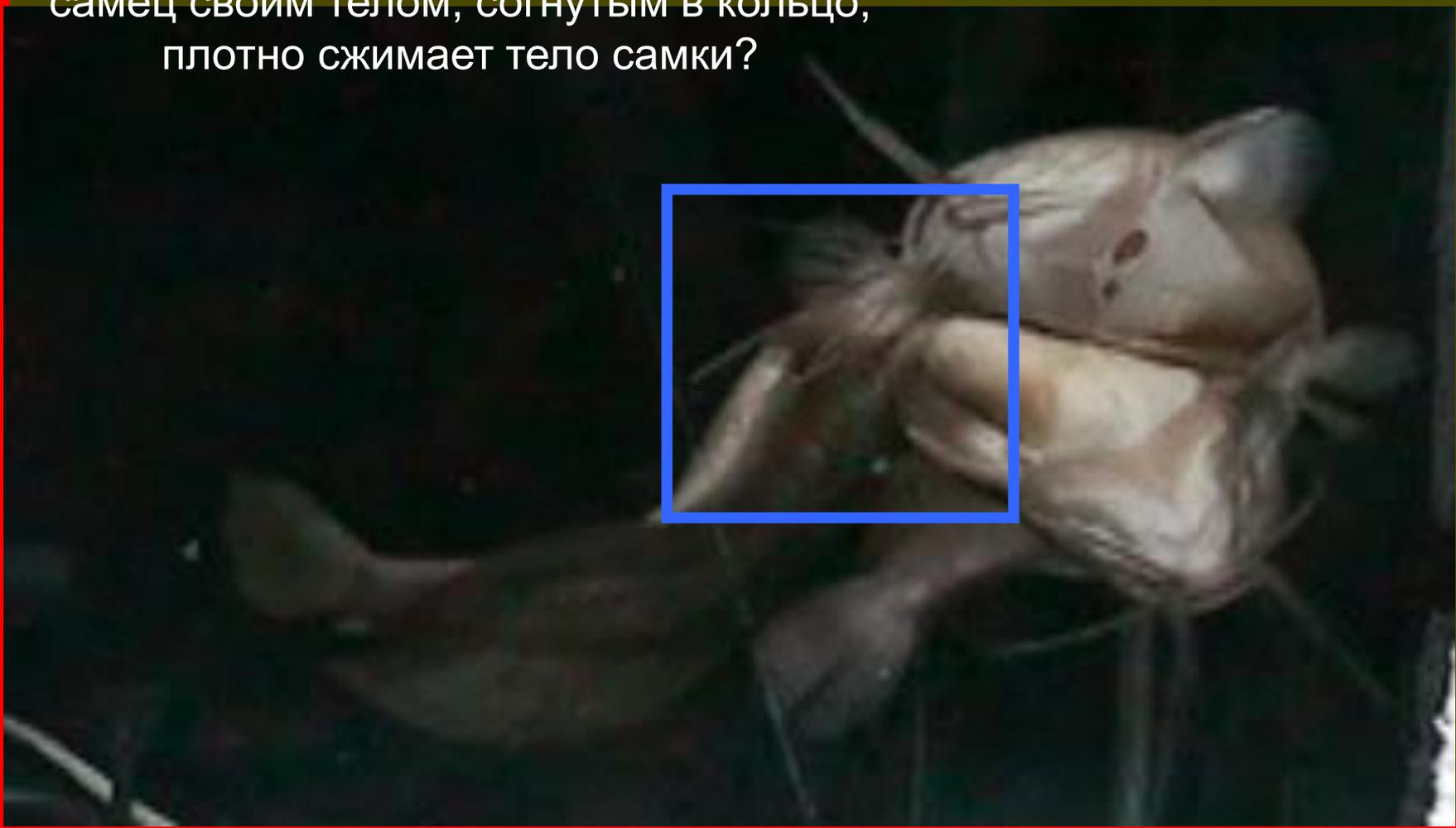
зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?



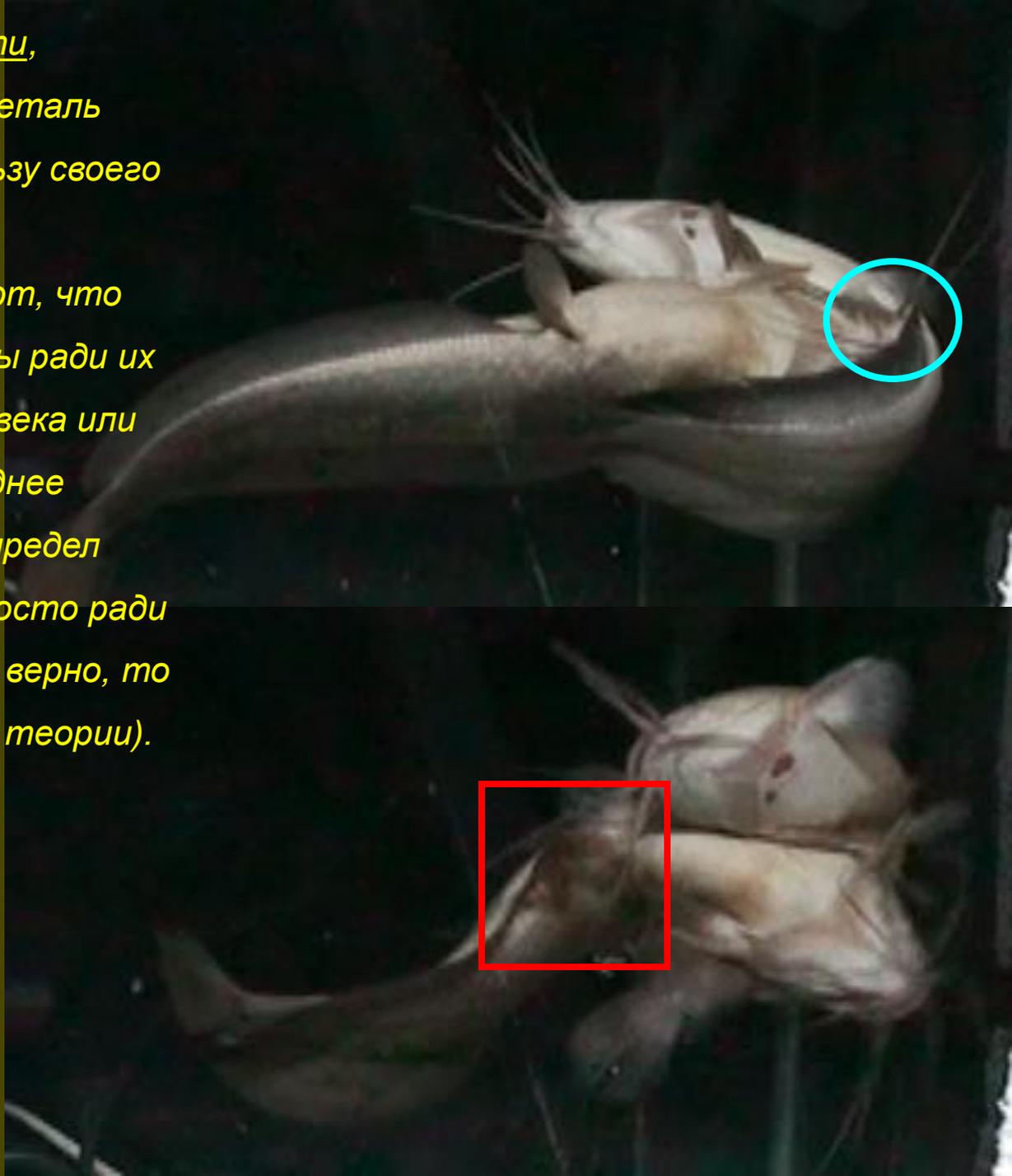
зачем самка генерирует особую серию
электрических разрядов?
почему во время генерации пачки разрядов
самец своим телом, согнутым в кольцо,
плотно сжимает тело самки?

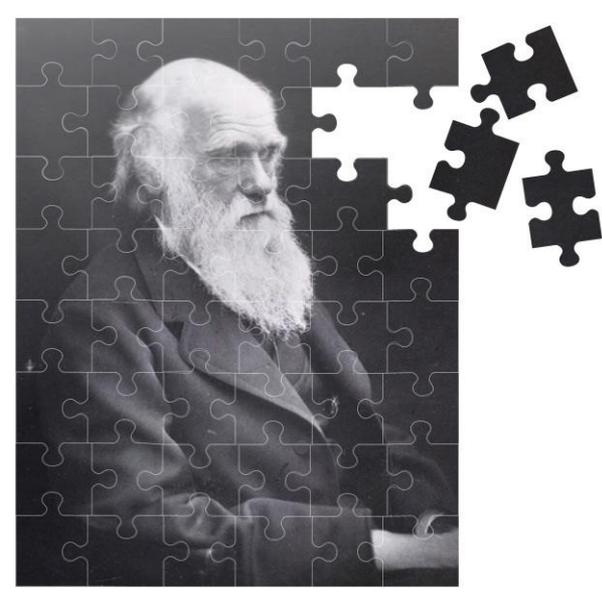


доктрина утилитарности,

предполагает, что каждая деталь строения выработалась на пользу своего обладателя.

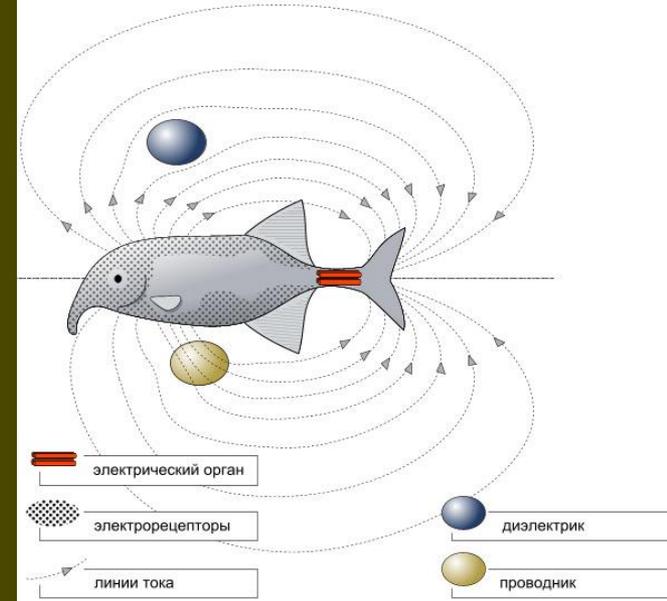
[Противники теории] полагают, что многие черты строения созданы ради их красоты, для услаждения человека или самого Творца (это последнее предположение выходит за предел научного обсуждения), или же просто ради разнообразия. Если бы это было верно, то оказалось бы роковым для моей теории).



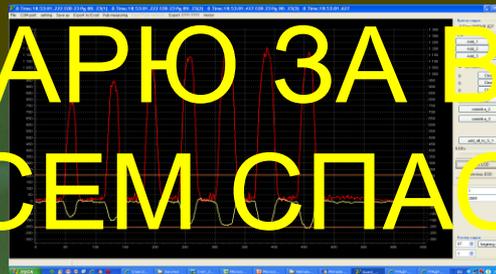


Школа по рыбному хозяйству 24 апреля 2015

Про электрических рыб
и их моделирование



БЛАГОДАРЮ ЗА ВНИМАНИЕ!
ВСЕМ СПАСИБО!



Ольшанский
Владимир
Менделевич
ИПЭЭ РАН
vmolsh@yandex.ru