

ХЕМОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ГИДРОБИОНТОВ: ПОПЫТКА СРАВНЕНИЯ

СЕЛИВАНОВА Л. А. *, *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, e-mail: lyubov.selivanova@gmail.com*

На основе данных, полученных по результатам собственных исследований, а также исследований других авторов, проведено сравнение хемочувствительности позвоночных и беспозвоночных обитателей водной среды к природным соединениям. Сравнение показало, что спектр эффективных соединений для ракообразных шире, чем для других животных, а аминокислоты и родственные соединения эффективны для всех животных. Чувствительность водных животных к аминокислотам примерно одинакова: для одних и тех же аминокислот нижние абсолютные пороги сопоставимы для иглокожих, ракообразных и рыб, а относительные дифференциальные пороги сопоставимы для ракообразных, рыб и рептилий.

Ключевые слова: различение, абсолютная и дифференциальная чувствительность к природным веществам, гидробионты.

В настоящее время в отечественной зоопсихологии, как и ранее, изучается ориентировочно-исследовательское, брачное и родительское поведение; научение, интеллект и язык животных; игра, коммуникация, миграции, тогда как практически нет исследований базового уровня психики – чувствительности. Вместе с тем, чувствительность животных активно изучается за рубежом, причем наиболее методически корректно – в области психофизики (Animal Psychophysics) с ее развитой методологией и богатым арсеналом экспериментальных измерительных процедур.

Однако среди этих работ мало исследований различительной хемочувствительности (при ощущении и восприятии химических веществ), к тому же они ведутся главным образом у человека и некоторых наземных позвоночных, т. е. у обитателей воздушной среды и суши (террабионтов). В то же время, три из семи классов и половина современных видов позвоночных – это рыбообразные и рыбы: обитатели водной среды (гидробионты). Исследования психики и поведения рыб имеют давнюю традицию в отечественной науке (с 1928 г.). К. Э. Фабри разработал основы «ихтиопсихологии» и обосновал необходимость изучения у рыб порогов восприятия ключевых стимулов и роли мотивационных состояний в отношении рыб к этим стимулам.

Хемочувствительность – ведущая сенсорная модальность у многих видов и семейств рыб, так как лежит в основе большинства форм их поведения: пищевого, оборонительного, репродуктивного, родительского, ориентации при нерестовых миграциях. Для управления этими видами поведения промысловых рыб с помощью химических стимулов необходимо знание закономерностей их хемочувствительности. Однако такие исследования велись в

Для цитаты:

Селиванова Л. А. Хемочувствительность гидробионтов: попытка сравнения // Экспериментальная психология. 2014. Т. 7. № 3. С. 69–82.

* *Селиванова Л. А.* Кандидат психологических наук, младший научный сотрудник, Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия. E-mail: lyubov.selivanova@gmail.com



основном в русле ихтиологии, реже – физиологии, где психофизическая методология использовалась недостаточно. В частности, не учитывалось фоновое содержание стимулов в природной воде, что необходимо для оценки относительного дифференциального порога, позволяющей сравнивать различительную чувствительность не к одной, а к любой величине изучаемого сенсорного признака. Биологически значимые для рыб вещества присутствуют в природной воде, и рыбы ориентируются в изменениях их концентраций на основе своей дифференциальной чувствительности. Однако ее измерения методически сложны и потому почти не проводились. Данные о дифференциальных порогах у заранее обученных рыб не отражают функциональные закономерности чувствительности и не характеризуют природную способность необученных рыб различать химические стимулы по интенсивности.

Целью нашей работы был сопоставительный анализ на основании литературных и собственных данных как отдельных веществ по эффективности их действия на гидробионтов, так и отдельных видов животных по чувствительности к этим веществам.

Тестируемые животные

Среди тестируемых животных чаще всего встречаются постоянно обитающие и дышащие в воде *беспозвоночные* иглокожие (морские звезды, офиуры), ракообразные (крабы, омары, лангусты), головоногие моллюски (осьминоги, кальмары) и *позвоночные* рыбы и рыбообразные. Из позвоночных это также земноводные (головастики лягушек и жаб) и пресмыкающиеся (болотные черепахи), которые не только значительную часть своего жизненного цикла обитают в воде, но и (в отличие от большинства обитающих в воде млекопитающих) способны чувствовать растворенные в воде вещества. Не все опубликованные данные безупречны с точки зрения методики и трактовки (например, для земноводных, рептилий и некоторых видов рыб), но результаты этих работ заслуживают внимания, если есть возможность дополнить их собственными данными или если при определенных условиях есть возможность для сравнения отдельных данных.

Тестовые вещества

К числу тестовых веществ, как правило, относятся *природные соединения, вызывающие определенный вид поведения*, по интенсивности проявления которого можно судить о чувствительности животных к данному веществу. Это аминокислоты (АК) и родственные соединения (бетаин, таурин и др.), которые вызывают пищевое поведение (привлечение), хоминг, избегание или испуг; компоненты желчи (ЖК) – стимулируют хоминг, поисковое поведение; минеральные соли – важны для направления нерестовых, включая хоминг, и нагульных миграций; ди- и трипептиды, сахара, нуклеотиды – вызывают привлечение – избегание, поисковое (пищевое) поведение; половые феромоны – стимулируют половое поведение; феромоны тревоги – вызывают сстаивание, рассеивание, избегание. Реже применяются искусственные соединения, например, морфолин, β -фенилэтанол, ионон. Они вызывают те виды поведения, с которыми были ассоциированы в процессе активного или пассивного (экспонирование) обучения – это главным образом хоминг, связанный с памятью на запахи, различением потоков и чувствительностью к ключевым соединениям.

Темы исследований

Основные темы исследований, касающиеся *количественной* стороны вопроса, – это *абсолютная* (нижний порог) и *дифференциальная чувствительность и пороги* (пороговые концентрации) *детекции и распознавания* веществ, а также зависимость типа «доза-ответ» и вид (форма) этой зависимости (кривой). Зачастую показателем хемочувствительности



животных в количественном смысле считается *предел пищевой привлекательности и сравнительная эффективность действия*. Однако предел пищевой привлекательности отнюдь не всегда совпадает с порогом распознавания, а сравнительная эффективность действия, которая всегда определяется при одинаковой и значительно выше пороговой концентрации стимулов, тем более не имеет отношения к чувствительности в количественном смысле. В этом случае при разной концентрации тестовых веществ, например, АК, в природной фоновой воде тестовые вещества, добавленные в одинаковой концентрации, будут составлять разную по величине добавку относительно фона, и сравнивать эти добавки по интенсивности действия просто некорректно.

Что касается хемочувствительности животных к *качественным* различиям веществ, то здесь в основном изучаются *предел различения близких по качеству отдельных веществ, различение бинарных смесей АК и различение многокомпонентных эквимоллярных* (если компоненты уравниваются по концентрации) или эквипотенциальных (если компоненты уравниваются по силе действия, т.е. интенсивности ответа) *смесей АК*. Наряду с различением смесей изучается и сходство натурального запаха (многокомпонентной природной смеси веществ) с запахом искусственной смеси, состоящей из неполного набора компонентов имитируемой природной смеси.

Применяемые методы и методики

Применяемые для изучения хемочувствительности водных животных методы и методики довольно разнообразны. Это *этологические парный и множественный выбор* с обучением и без (Shelford, Allee, 1913; Bull, 1928 – здесь и далее указаны, если это известно, либо разработчики данного метода или методики, либо те, кто первым применил их для изучения хемочувствительности водных животных); метод *«привыкание-различение»* (Halpin, 1974); метод *учета частоты характерных движений животных* при тестировании ими химического состава воды; *оценка пищевой привлекательности в баллах* (Касумян, 1994); *оценка эффективности действия* с помощью так называемых *«рядов относительной эффективности»* или *«ранжированных рядов»* (Нага, 1975), причем здесь может оцениваться интенсивность как поведенческого, так и электрофизиологического ответа. Другой *физиологический метод* – предварительная *выработка условного рефлекса (УР) с положительным* пищевым (АК + корм) или *с отрицательным* отравляющим (АК + LiCl) (Little, 1977), пугающим (АК + ФТ) или болевым (электрошок) (Сергеева, 1975) *подкреплением* и последующее тестирование. Из классических *психофизических методов* применяется *метод границ (метод минимальных изменений)* или его вариант – *метод лестницы (вверх-вниз)* (Cornsweet, 1962), а также *метод постоянных стимулов* (метод констант, частотный метод) (Солуха, 1989). Существуют методы, которые можно назвать смешанными, так как они сочетают в себе, в одном случае, *метод границ и УР с пищевым или болевым подкреплением*, в другом случае – *метод постоянных стимулов и метод «привыкание-различение»* (Selivanova, 2002a, 2002b). К смешанным можно отнести и *метод определения порогов по кривой «доза-ответ»*, который активно применяется для определения нижних абсолютных порогов (и может использоваться для определения пороговых концентраций или порогов детекции при естественном фоне) у рыб и беспозвоночных животных на различные вещества. Применительно к животным этот метод разработан в лаборатории Дж. Кэприо (Cargio, 1982) на основе положений, изложенных в работе С. С. Стивенса (Stevens, 1957). По этому методу абсолютный порог определяется путем продления экспериментальной кривой типа «доза-ответ» до ее пересечения с осью абсцисс. При этом по оси абсцисс откладывается молярная концентрация тестового вещества,



а по оси координат – интенсивность ответа животного, которая может быть оценена с помощью любого из вышеприведенных методов. Здесь следует отметить, что в имеющихся работах кривые типа «доза-ответ» по своему виду (форме) не единообразны, они либо линейные ($y = ax$), либо экспоненциальные или показательные ($y = a^x$, где $1 < a < 2$), т.е. «полутюльпан», либо логарифмические ($y = \log_a x$, где $a \neq 1$), т.е. «полулилия». Подробнее можно ознакомиться в работе Л. А. Селивановой (см.: Селиванова, 2013), а в данной работе предпринята попытка сравнить чувствительность животных и эффективность запахов.

Пороговые концентрации АК в поведенческих опытах при неизвестном, но одинаковом натуральном фоне

Пороговые концентрации или пороги наряду с ранжированными рядами АК наиболее часто регистрируются в работах с гидробионтами и считаются показателем чувствительности животных к АК. Но о какой чувствительности идет речь? Если АК есть в фоновой воде, то, по определению, измеренный порог не является абсолютным. Если концентрация АК в фоне неизвестна, то нельзя вычислить и относительный дифференциальный порог, а разностный или дифференциальный порог, который равен установленной пороговой концентрации, не может служить нам ни для оценки дифференциальной чувствительности, ни для сравнения способностей животных, тестируемых при разных неизвестных фонах. Здесь уместно провести аналогию с решением задачи «кто дальше прыгает?». Абсолютная величина дальности прыжка у разных животных ответа на этот вопрос не дает, для грамотного определения победителя нужно соотносить дальность прыжка с длиной тела данного животного. Впрочем, данные по пороговым концентрациям в отдельных случаях можно использовать для сравнения чувствительности. При одинаковом натуральном фоне, не зная значений фоновых концентраций, можно сравнивать ответы на одинаковые АК у разных животных, на одинаковые АК у одних и тех же животных на разных стадиях онтогенеза и на разные стереоизомеры одной АК у конкретного животного.

У иглокожих в поведенческих опытах пороговые концентрации АК при неизвестном, но одинаковом натуральном фоне у офиуры для L-цистеина и L-пролина составляют от 3 нМ до 0,3 мкМ, а у морской звезды для L-цистеина, L- и D-пролина – 0,1 нМ (Valentinčić, 1985, 1991). По этим данным можно считать, что морская звезда более чувствительна к этим АК, чем офиура, и одинаково чувствительна к L- и D-изомерам пролина.

У трех видов головастика бесхвостых амфибий (травяной и прудовой лягушек и серой жабы) пороговые концентрации для L-АК (аланина, валина, глутамин, лизина, орнитина и пролина) в возрасте примерно одного месяца (на стадиях от начала активного питания до начала формирования стоп) на 1–7 порядков ниже, чем в возрасте примерно двух месяцев (на стадиях завершения формирования конечностей и начала метаморфоза), т.е. по мере личиночного развития чувствительность у этих видов бесхвостых амфибий к АК падает (Киселева, 1995). У головастика остромордой лягушки в тот же период развития для большинства этих же L-АК (валина, глутамин, орнитин и пролин) наблюдается обратная закономерность: пороговые концентрации снижаются на 1–2 порядка, т.е. чувствительность к АК повышается. Возможно, выявленные различия зависят от особенностей экологии, химизма пищи или врагов этих видов бесхвостых амфибий (Киселева, 2000).

Абсолютный порог в поведенческом опыте

Нижний абсолютный порог (НАП) – это минимальная величина стимула (концентрация вещества), способная вызвать *появление* ощущения, проявляемое посредством ответной (поведенческой) реакции. Для измерения абсолютного порога требуется отсутствие



данного вещества в фоновой воде. Животные постоянно выделяют в воду продукты жизнедеятельности и поэтому абсолютный порог в поведенческом опыте можно измерить только у тех беспозвоночных животных или рыб, которые могут отвечать на предъявление стимула движением хемосенсорного членика или плавника, помещенного в специальную камеру с искусственной фоновой водой, в которой тестовое вещество гарантированно отсутствует в течение некоторого промежутка времени, необходимого для измерения НАП.

Поскольку в поведенческих опытах НАП определяется по специфическим движениям конечностей животных, обычно наблюдаемым при пищевом поиске и тестировании среды, можно считать его *порогом распознавания* стимула.

С помощью различных методических приемов установлено, что в поведенческих опытах с необученными животными у морской звезды НАП для АК составляет 10 нМ (McClintock et al., 1984); у краба-привидения НАП для АК составляет 0,1 мМ, для аминов – 1–10 мкМ и для моно- и дисахаридов – 1 мкМ (Trott, Robertson, 1984); у флоридского лангуста НАП для АК составляет 10 мкМ, для бетаина – 0,1 мкМ, для таурина – 10 нМ и для аденозинмонофосфата (АМФ) – 1 нМ (Daniel, Derby, 1991). При сравнении этих данных выходит, что из трех видов беспозвоночных гидробионтов морская звезда самая чувствительная к АК, у краба-привидения наименьший НАП для сахаров, а у флоридского лангуста – для АМФ.

Абсолютный порог в электрофизиологическом опыте

В электрофизиологическом опыте обеспечить чистый от тестового вещества фон проще, чем в поведенческом, и делается это также с помощью искусственной фоновой воды, которая готовится из природной воды путем очищения ее посредством деионизации с последующим добавлением в природных пропорциях всех необходимых соединений, кроме тестовых.

Поскольку в электрофизиологическом опыте НАП устанавливается с использованием, по вышеописанным правилам, кривой «доза-ответ», где «ответ» регистрируется на уровне сенсорной системы, а не целостного организма, можно считать этот НАП *порогом детекции*.

В электрофизиологических опытах с необученными животными установлено, что у флоридского лангуста НАП для таурина составляет 0,1–10 нМ (Fuzessery et al., 1978), а у лангуста обыкновенного – 1 пМ (Ache, Derby, 1985); у омара НАП для АК составляет 0,35 нМ–3,5 мкМ, для бетаина и таурина – 3,5 нМ, для хлорида аммония – 0,01 пМ (Derby, Atema, 1982). По приведенным данным выходит, что из ракообразных к таурину более чувствителен лангуст обыкновенный, а у омара из трех видов предъявленных веществ самый низкий НАП установлен для хлорида аммония.

Среди необученных рыб у лимонной акулы НАП для L-мет составляет 0,1 нМ, а у белого амура – 1 нМ (Johnsen et al., 1988), т.е. хищная лимонная акула более чувствительна к АК L-мет, чем растительноядный белый амур.

Отдельный интерес для сравнения представляют данные по НАП распознавания и детекции для таурина у флоридского лангуста: верхняя граница НАП детекции совпадает с НАП распознавания, а нижняя граница НАП детекции на два порядка ниже НАП распознавания (Daniel, Derby, 1991; Fuzessery et al., 1978), что вполне логично. Специальной работы, где бы сравнивались результаты психофизических, физиологических и биофизических исследований хемочувствительности гидробионтов, пока нет, хотя можно предположить, что материал для такого сравнения имеется.



НАП относительно просто измеряется и является очень удобным показателем для сравнения хемочувствительности гидробионтов. В то же время, измерение ведется в специально создаваемых искусственных условиях, которые в природной среде не существуют, и из-за отсутствия данных непонятно, как абсолютная чувствительность соотносится с дифференциальной, а также со степенью аттрактивности или репеллентности веществ.

Относительный дифференциальный порог (ОДП)

Разностный или дифференциальный порог (ДП) – это наименьшее изменение величины *действующего стимула* (ΔI), достаточное для едва заметного *изменения* ощущения. Относительный дифференциальный порог (ОДП) – это отношение величины ДП, или ΔI , к величине стимула, относительно которого этот порог измерен, а именно, к величине фона $I_{\text{фона}}$, которая применительно к хемочувствительности гидробионтов равна концентрации тестового вещества в фоновой воде. Таким образом, $\text{ОДП} = \Delta I / I_{\text{фона}}$ и измеряется в процентах или долях единицы. В опытах по определению ОДП фоны могут быть как искусственными, когда концентрация тестового вещества в фоне задается экспериментатором, так и естественными. Во втором случае необходимо знать или самостоятельно определять концентрацию тестового вещества в той воде, в которой содержатся и тестируются животные. Поэтому при работе в полевых условиях с молодью осетра нами параллельно был проведен хроматографический анализ природной волжской воды, служившей естественным фоном (Селиванова и др., 1989б); для расчета ОДП для АК у болотной черепахи использованы собственные неопубликованные данные анализа лабораторной водопроводной воды ИПЭЭ РАН, а для расчета ОДП для АК у личинок кумжи и атлантического лосося использованы данные по содержанию АК в водопроводной воде города Осло, которые приводит автор работы (Mearns, 1989).

ОДП для минеральных солей (при изменении солености воды)

При естественных фонах и тестировании предварительно обученных животных методом парного выбора установлено, что ОДП для увеличения солености воды у осьминога составляет 100% (Wells, 1963), а у трески и пикши – 1% (Bull, 1952). При искусственных фонах у обученных карпов, тестированных с помощью метода учета частоты сердечных сокращений, ОДП для увеличения солености воды составляет 0,33–6,66% (Сергеева, 1975). Таким образом, пресноводные и морские рыбы в 100 раз чувствительнее к изменению солености, чем осьминог.

ОДП для АК при естественном фоне в поведенческих опытах с необученными животными

В этих условиях проведения опытов ОДП для глицина у лангуста составляет 365% для *распознавания* и 1,8% для *детекции* (Zimmer-Faust, 1991).

По расчетам, сделанным на основе авторских данных тестирования рыб, а также данных, приведенных в работе по концентрации отдельных АК в фоновой воде (Mearns, 1989), у личинок кумжи ОДП для *распознавания* L-аланина составляет 190%, L-пролина – 250% и глицина – 1453,5%, а у личинок атлантического лосося ОДП для *распознавания* L-аланина составляет 190%, L-пролина – 250%, L-аргинина – 125% и глицина – 14,5%.

По нашим ранее неопубликованным данным тестирования, а также данным по концентрации свободных АК в природной волжской воде (Селиванова и др., 1989б), у мальков русского осетра при естественном фоне ОДП для *распознавания* глицина составляет 1,66%, L-аланина – 33,11%, D,L-серина – 0,015%, L-глутаминовой кислоты – 6,61%, L-глутамин – 100%, L-пролина – 10%, L-гистидина гидрохлорида – 0,005%, D,L-тирозина – 1% и D,L-



метионина – 1%, а ОДП для *детекции* глицина составляет 0,59%, L-аланина – 1,12%, D,L-серина 0,0025%, L-глутаминовой кислоты – 2,75%, L-глутамин – 2,24%, L-пролина – 0,47%, L-гистидина гидрохлорида – 0,00006%, D,L-тирозина – 0,16% и D,L-метионина – 0,14%. И для распознавания, и для детекции наиболее низкие ОДП у молоди осетра получены для L-гистидина гидрохлорида и D,L-серина.

По результатам тестирования (Мантейфель, Гончарова, 1992) и нашим неопубликованным данным по концентрации свободных АК в лабораторной водопроводной воде, у болотной черепахи ОДП *распознавания* для L-аргинина составляет 1%, а L-глутамин и L-аланина – 0,1%.

Сравнение результатов показывает, что при естественном фоне в поведенческих опытах с необученными животными ОДП для *распознавания и детекции* глицина ниже всех у мальков русского осетра, ОДП для *распознавания* глицина у langуста ниже, чем у личинок кумжи, ОДП для *распознавания* L-аргинина у болотной черепахи в 125 раз ниже, чем у личинок атлантического лосося, а ОДП для *распознавания* L-глутамин и L-аланина у болотной черепахи в 1000 и 330 раз ниже, чем у мальков осетра и совпадают с ними при искусственных фонах (см. ниже).

ОДП для АК при искусственных фонах

Естественный адаптирующий фон является постоянным и имеет единственное характерное для данного водоема значение концентрации для каждой конкретной АК. Концентрацию искусственного адаптирующего фона можно менять в эксперименте по величине, что дает возможность измерить ОДП при разных значениях фона, а по результатам измерений понять, способны ли животные к ориентации в градиенте данного стимула, и определить диапазон фоновых концентраций, в котором работает формула Вебера: $\Delta I / I_{\text{фона}} = \text{const}$.

В поведенческих опытах у необученных мальков русского осетра минимальные ОДП для *распознавания* глицина, L-аланина и D,L-метионина составили 0,1%, а для D,L-тирозина и L-гистидина гидрохлорида – 0,01% (Selivanova, 2002a). У обученной взрослой трески путем регистрации частоты сердечных сокращений особи, фиксированной в станке, установлено, что минимальный ОДП для *распознавания* глицина составляет 50% (Johnstone, 1980). Таким образом, минимальные ОДП для распознавания глицина у мальков осетра в 500 раз ниже, чем у взрослой трески. Однако есть повод предполагать, что сравниваемые данные отражают не только разницу в хемочувствительности двух видов рыб. Мальки русского осетра по методике тестирования, включающей метод «привыкание-различение», сравнивали едва различающиеся по концентрации растворы АК при их последовательном предъявлении, находясь в свободном плавании в природном фоне. Обонятельный аппарат трески, зафиксированной в станке, некоторое время до и на протяжении всего периода тестирования омывался искусственным фоном с концентрацией глицина, превышающей таковую в естественном фоне примерно на 3 порядка. В этих условиях тестирования сильно завышенный по сравнению с природным адаптирующий фон мог заметно снизить дифференциальную хемочувствительность трески.

Ключевые вещества для хоминга лососевых рыб

Определение и сравнение чувствительности животных к различным веществам не в последнюю очередь делается для выявления *ключевых* для разных видов поведения *стимулов*. При этом критерием здесь служит именно максимальная чувствительность (минимальный порог). Еще с середины прошлого века, когда в Северной Америке занялись тщательным исследованием хоминга лососевых рыб (Hasler, Wisby, 1951), роль ключевых стимулов отводилась свободным АК. Позднее скандинавские исследователи в электрофизиологиче-



ских опытах определили, что у лососей *пороговые концентрации* для ЖК на 1-3 порядка ниже, чем для АК, и выдвинули ЖК на роль ключевых для хоминга стимулов ЖК (Doving et al., 1980). В противовес североамериканской (на основе импринтинга запаха родного ручья) была выдвинута скандинавская (на основе генетической памяти запаха своей популяции) гипотеза хоминга. Потребовалось еще 20 лет, чтобы японские исследователи не только повторили электрофизиологические опыты скандинавских исследователей (с тем же результатом), но и определили концентрации АК и ЖК в природной воде из мест обитания лососей (Shoji et al., 1997, 2000). Оказалось, что концентрации АК и ЖК в природной воде отличаются именно на эти же 1–3 порядка, что и пороговые концентрации, т.е. дифференциальная чувствительность лососей к АК и ЖК одинакова. Эта история служит хорошим примером того, как грамотно решать вопрос о том, «какие запахи действуют сильнее».

Предел различения отдельных веществ

На способность животных различать близкие по качеству вещества указывают разные по значению НАП или ОДП, измеренные для сравниваемых веществ в разное время в одинаковых условиях у одной и той же особи. Таким способом в электрофизиологических опытах показано, что необученный налим различает *структурные изомеры* иона (Doving, 1966).

Согласно неопубликованным данным, упомянутым в обзоре (Little, 1983), в поведенческих опытах обученный кошачий сомик с помощью наружного вкуса различает *стереоизомеры* АК.

В поведенческих опытах с использованием метода «привыкание-различение» показано, что необученная молодь русского осетра различает структурные и стереоизомеры АК (Selivanova, 2002b).

Таким образом, рыбы разных видов способны различать предельно близкие по качеству вещества (тождественные по элементному составу), а именно *структурные изомеры* природных АК и синтетического вещества иона, а также *стереоизомеры* АК. В то же время по результатам определения пороговых концентраций АК в поведенческих опытах при неизвестном, но одинаковом натуральном фоне представитель иглокожих морская звезда одинаково чувствительна к L- и D-изомерам пролина (Valentičić, 1985), и этот факт можно истолковать как неспособность морской звезды различать стереоизомеры АК.

Многокомпонентные смеси АК: ключевые пищевые стимулы и различение

При разработке состава химических приманок для лова рыб и моллюсков, а также искусственных кормов для выращивания рыб возникает задача: минимальным числом добавок придать пищевую привлекательность этим приманкам и кормам, состоящим из безусловно полезных, но непривычных на запах и вкус ингредиентов. Аналогичные задачи решаются в пищевой промышленности и при производстве кормов для домашних питомцев. Полный состав ароматических и вкусовых добавок представляет коммерческую тайну, но известно, что все они содержат смеси АК, из которых наиболее эффективны глутамин или глутаматы, бетаин – производное глицина, а также таурин. По нашим данным, L-гистидин гидрохлорид в отдельности и эквимолярные смеси АК разного состава, содержащие L-гистидин гидрохлорид, вызывали у выращиваемой в условиях рыбхоза радужной форели (один из видов лососевых рыб) привлечение, сравнимое с таковой на привычные кормовые гранулы. Вторым по силе привлечения для форели был D,L-серин (Селиванова и др., 1989а).

При имитации многокомпонентного запаха смесью из ограниченного числа компонентов, входящих в этот запах, важно, при каком числе компонентов животное не отлича-



ет неполную смесь от полной. В поведенческих и электрофизиологических опытах с предварительно обученными сомиками-кошками двух родов было показано, что рыбы различают эквипотенциальные смеси АК с числом компонентов n и $n + 1$ при $n \leq 11$, и при этом способны отличить 9- и 10-компонентную смесь АК от 12-компонентной, но не способны отличить 11-компонентную смесь АК от 12-компонентной (Valentinčič, Koše, 2000; Valentinčič et al., 2011). В настоящее время Т. Валентинчич с соавторами продолжает исследования по различению многокомпонентных смесей АК беспозвоночными животными, и вскоре мы сможем сравнить их способности к различению смесей с таковыми у рыб.

Итоги сравнения

Можно ли, сравнив имеющиеся данные, понять, какие «запахи» сильнее других привлекают гидробионтов и чей «нос» лучше? Давно известно, что из пищевых стимулов наиболее привлекательны АК, особенно родственные глутаминовой кислоте глутамат (калиевая или натриевая соль глутаминовой кислоты) и глутамин (моноамид глутаминовой кислоты), а также бетаин (триметиламмоний – производное глицина) и таурин (аминосульфоновая кислота – производное цистеина). Большинство других АК тоже в разной степени привлекательны для гидробионтов, но не всегда понятно, с чем связано это привлечение. Как выяснилось при корректном определении чувствительности, АК (мажорные компоненты кожной слизи рыб) и ЖК (мажорные компоненты фекалий рыб) одинаково привлекательны для лососевых рыб в связи с хомингом. По нашим данным, две наиболее привлекательные для радужной форели АК L-гистидин гидрохлорид и D,L-серин хорошо имитируют в составе смесей АК и по отдельности действие запаха привычного корма. К этим же АК наиболее чувствительна молодь осетра при естественном фоне. Вызвана ли эта высокая чувствительность именно пищевой привлекательностью или гистидин и серин имеют другое сигнальное значение для рыб – неизвестно, но на примере молоди русского осетра нам удалось показать, что хемочувствительность молоди осетра к АК экологически обусловлена (Селиванова, Скотникова, 2007).

Чтобы понять, «чей нос лучше», сопоставим результаты сравнений по отдельным рубрикам: у головастиков разных видов бесхвостых амфибий отмечена разнонаправленная динамика чувствительности к АК в онтогенезе; возможно, это связано с экологией видов; для разных видов беспозвоночных минимальные АП измерены для разных классов соединений (АК, сахара и АМФ), входящих в набор веществ, экстрагируемых из пищевых объектов, что может быть связано с пищевыми предпочтениями данных видов животных; по величине НАП для L-мет хищная лимонная акула более чувствительна к АК, чем растительноядный белый амур, что вполне логично, так как АК – это маркеры пищевого объекта, а в экстрактах из объектов питания животного происхождения гораздо больше белковых компонентов, чем в экстрактах из водных растений; по величине ОДП пресноводные и морские рыбы на 2 порядка чувствительнее осьминога к изменению солености воды, но осьминог обитает в воде с постоянной соленостью, а рыбы при миграциях испытывают перепады солености; рыбы различают структурные и стереоизомеры АК, а иглокожие, по видимому, нет; рыбы разных родов (сомики-кошки) обладают одинаковой способностью к различению многокомпонентных эквипотенциальных смесей АК. Таким образом, в имеющемся материале эволюция сенсорного восприятия от беспозвоночных гидробионтов к позвоночным хотя и прослеживается, но «экологический след» выражен гораздо отчетливее; независимо от ступени, занимаемой видом в эволюционном ряду, лучше тот «нос», что наиболее приспособлен к условиям обитания данного вида животных.



Литература

- Касумян А. О. Обонятельная чувствительность осетровых рыб к свободным аминокислотам // Биофизика. 1994. Т. 39. № 3. С. 522–525.
- Киселёва Е.И. Природные аминокислоты как эффективные стимулы, вызывающие хеморецепторно направляемое поведение головастика бесхвостых амфибий // Журнал общей биологии. 1995. Т. 56. № 3. С. 329–345.
- Киселёва Е.И. Чувствительность головастика остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss к природным L-аминокислотам и ее изменение в онтогенезе // Журнал общей биологии. 2000. Т. 61. № 2. С. 198–204.
- Мантейфель Ю.Б., Гончарова Н.В. Дифференциальная чувствительность обонятельного восприятия L-аминокислот аланина и аргинина у болотной черепахи *Emys orbicularis* L. // Сенсорные системы. 1992. Т. 6. № 4. С. 34–36.
- Селиванова Л.А. Применение психофизических методов при изучении хемочувствительности водных животных // Эволюционная и сравнительная психология в России: традиции и перспективы / Ред. А.Н. Харитонов. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2013. С. 178–185.
- Селиванова Л.А., Скотникова И.Г. Исследование различительной хемочувствительности рыб // Психологический журнал. 2007. Т. 28. № 2. С. 95–105.
- Селиванова Л.А., Суханова М.Э., Гроня Л.И. и др. Реакция форели и объекта ее питания – бокоплавов на специфические химические раздражители // Хемочувствительность и хемокоммуникация рыб / Ред. Д.С. Павлов. М.: Наука, 1989а. С. 131–151.
- Селиванова Л.А., Флёрова Г.И., Баратова Л.А. и др. Фоновый пул свободных аминокислот применительно к задаче определения чувствительности к ним гидробионтов // Химические сигналы в биологии рыб / Ред. Д.С. Павлов. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1989б. С. 178–190.
- Сергеева Л.И. Чувствительность и дифференциальные пороги хеморецепторов костистых рыб к децилленерной жидкости и хлоридам // Изв. ГОСНИОРХ'а. 1975. Т. 93. С. 139–142.
- Солуха Б.В. Методы измерения чувствительности, ориентированных перемещений и специализированных актов рыб в полях химических раздражителей // Хемочувствительность и хемокоммуникация рыб / Ред. Д.С. Павлов. М.: Наука, 1989. С. 5–97.
- Ache B. W., Derby Ch.D. Functional organization of olfaction in crustaceans // TINS. 1985. Vol. 8. № 8. P. 356–360.
- Bull H.O. Studies on conditioned responses in fishes. Part I // J. Marine Biol. Assoc. U.K. 1928. Vol. 15. № 2. P. 485–533.
- Bull H.O. An evaluation of our knowledge of fish behavior in relation to hydrography // Rapp. Reunions Cons. Permanent Intern. Explor. Mer. 1952. Vol. 131. № 7. P. 8–23.
- Caprio J. High sensitivity and specificity of olfactory and gustatory receptors of catfish to amino acids // Chemoreception in Fishes / Ed. T.J. Hara. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. Co. 1982. P. 109–134.
- Cornsweet T.N. The staircase-method in psychophysics // American Journal of Psychology. 1962. Vol. 75. P. 485–491.
- Daniel P.C., Derby Ch.D. Mixture suppression in behavior: the antennular flick response in the spiny lobster towards binary odorant mixtures // Physiol. Behav. 1991. Vol. 49. P. 591–601.
- Derby Ch.D., Atema J. Chemosensitivity of walking legs of the lobster *Homarus americanus*: neurophysiological response spectrum and thresholds // J. Exp. Biol. 1982. Vol. 98. P. 303–315.
- Doving K.B. The influence of olfactory stimuli upon the activity of secondary neurones in the burbot (*Lota lota* L.) // Acta Physiol. Scand. 1966. Vol. 66. № 3. P. 290–299.
- Doving K.B., Selset R., Thommesen G. Olfactory sensitivity to bile acids in salmonid fishes // Acta Physiol. Scand. 1980. Vol. 108. № 2. P. 123–131.
- Fuzessery Z.M., Carr W.E.S., Ache B.W. Antennular chemosensitivity in the spiny lobster, *Panulirus argus*: Studies of taurine sensitive receptors // Biol. Bull. 1978. Vol. 154. № 2. P. 226–240.



- Halpin Z.T. Individual differences in the biological odors of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) // Behav. Biol. 1974. Vol. 11. P. 253–259.
- Hara T.J. Molecular structure and stimulatory effectiveness of amino acids in fish olfaction // Olfaction and Taste V / Eds. D. A. Denton & J. P. Coghlan. N. Y.: Academic Press, 1975. P. 223–226.
- Hasler A.D., Wisby W.J. Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behaviour // Am. Naturalist. 1951. Vol. 85. № 823. P. 223–238.
- Johnsen P.B., Zhou H., Adams M.A. Olfactory sensitivity of the herbivorous grass carp, *Ctenopharyngodon idella*, to amino acids // J. Fish Biol. 1988. Vol. 33. № 1. P. 127–134.
- Johnstone A.D.F. The detection of dissolved amino acids by the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. // J. Fish Biol. 1980. Vol. 17. P. 219–230.
- Little E.E. Conditioned aversion to amino acid flavors in the catfish, *Ictalurus punctatus* // Physiol. and Behav. 1977. Vol. 19. № 6. P. 743–747.
- Little E.E. Behavioral function of olfaction and taste in fish // Fish Neurobiology. Vol. 1. Brain stem and sense organs / Eds. R. G. Northcutt & R. E. Davis. University of Michigan Press, 1983. P. 351–376.
- McClintock J.B., Klinger T.S., Lawrence J.M. Chemoreception in *Luidia clathrata* (Echinodermata: Asteroidea): qualitative and quantitative aspects of chemotactic responses to low molecular weight compounds // Mar. Biol. 1984. Vol. 84. № 1. P. 47–52.
- Mearns K.J. Behavioral responses of salmonid fry to low amino acids concentrations // J. Fish Biol. 1989. Vol. 34. № 2. P. 223–232.
- Selivanova L.A. Differential chemosensitivity of naive young russian sturgeon // Fechner Day 2002 / Eds. J. H. Da Silva, E. H. Matsushima & N. P. Ribeiro-Filho. Rio de Janeiro, 2002a. P. 520–525.
- Selivanova L.A. Naive young sturgeon discriminate the structural and optical isomers of amino acids // Fechner Day 2002 / Eds. J. H. Da Silva, E. H. Matsushima & N. P. Ribeiro-Filho. Rio de Janeiro, 2002b. P. 526–528.
- Shelford V.E., Allee W.C. The reactions of fishes to gradients of dissolved atmospheric gases // J. Exp. Zool. 1913. Vol. 14. № 2. P. 207–266.
- Shoji T., Sakamoto T., Ueda H., Ymauchi K., Kurihara K. Olfactory responses of salmonid fishes to stream water: electrophysiological evaluation of amino acids and bile acids as olfactory cues in salmonid homing: Pap. 68th Annu. Meet. Zool. Soc. Jap., Nara, oct. 2-4, 1997 // Zool. Sci. 1997. Vol. 14, suppl. P. 112.
- Shoji T., Ueda H., Ohgami T., Sacamoto T., Katsuragi Y., Yamauchi K., Kurihara K. Amino acids dissolved in stream water as possible home stream odorants for masu salmon // Chem. Senses 2000. Vol. 25. № 5. P. 533–540.
- Stevens S.S. On the psychophysical law // Psychol. Review. 1957. Vol. 64. № 1. P. 153–181.
- Trott T.J., Robertson J.R. Chemical stimulants of cheliped flexion behavior by the western atlantic ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 78. № 3. P. 237–252.
- Valentinčić T. Behavioral study of chemoreception in the sea star *Marthasterias glacialis*: Structure-activity relationships of lactic acid, amino acids, and acetylcholine // J. Comp. Physiol. A. 1985. Vol. 157. № 4. P. 537–545.
- Valentinčić T. Behavioral responses of the brittle star *Ophiura ophiura* to amino acids, acetylcholine and related low-molecular-weight compounds // Chemical Senses. 1991. Vol. 16. № 3. P. 251–266.
- Valentinčić T., Koce A. Coding principles in fish olfaction as revealed by single unit, EOG and behavioral studies // Pflugers Arch. – Eur. J. Physiol. 2000. Vol. 439, suppl. P. R193–R195.
- Valentinčić T., Miclavc P., Kralj S., Zgonik V. Oleactory discrimination of complex mixtures of amino acids by the black bullhead *Ameiurus melas* // J. of Fish Biology. 2011. Vol. 79. № 1. P. 33–52.
- Wells M.J. Taste by touch: some experiments with Octopus // J. Exp. Biol. 1963. Vol. 40. № 1. P. 187–193.
- Zimmer-Faust R.K. Chemical signal-to-noise detection by spiny lobsters // Biol. Bull. 1991. Vol. 181. № 3. P. 419–426.



CHEMICAL SENSITIVITY OF HYDROBIOS: ATTEMPT OF COMPARISON

SELIVANOVA L. A. *, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, Moscow, Russia,
e-mail: lyubov.selivanova@gmail.com

The comparison of chemical sensitivity to natural substances of vertebrate and invertebrate hydrobios was carried out on the basis of our and literary data. This comparison showed that spectrum of effective substances is more wide for Crustacea than for other animals, and amino acids with related substances are effective for all animals. The sensitivity of hydrobios to amino acids is approximately identical: for the same amino acids, the absolute thresholds were compared for Echinoderms, Crustacea and Fish, and relative difference thresholds were compared for Crustacea, Fish and Reptiles.

Keywords: discrimination, absolute and differential sensitivity to natural substances, hydrobios.

References

- Ache B.W., Derby Ch.D. Functional organization of olfaction in crustaceans. *TINS*, 1985, vol. 8, no. 8, pp. 356–360.
- Bull H. O. Studies on conditioned responses in fishes. Part I. *J. Marine Biol. Assoc. U.K.*, 1928, vol. 15, no. 2, pp. 485–533.
- Bull H. O. An evaluation of our knowledge of fish behavior in relation to hydrography. *Rapp. Reunions Cons. Permanent Intern. Explor. Mer.*, 1952, vol. 131, no. 7, pp. 8–23.
- Caprio J. High sensitivity and specificity of olfactory and gustatory receptors of catfish to amino acids. In T.J. Hara (ed.). *Chemoreception in Fishes*, Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. Co. 1982, pp. 109–134.
- Cornsweet T.N. The staircase-method in psychophysics. *American Journal of Psychology*, 1962, vol. 75, pp. 485–491.
- Daniel P. C., Derby Ch. D. Mixture suppression in behavior: the antennular flick response in the spiny lobster towards binary odorant mixtures. *Physiol. Behav.*, 1991, vol. 49, pp. 591–601.
- Derby Ch.D., Atema J. Chemosensitivity of walking legs of the lobster *Homarus americanus*: neurophysiological response spectrum and thresholds. *J. Exp. Biol.*, 1982, vol. 98, pp. 303–315.
- Doving K. B. The influence of olfactory stimuli upon the activity of secondary neurones in the burbot (*Lota lota L.*). *Acta Physiol. Scand.*, 1966, vol. 66, no. 3, pp. 290–299.
- Doving K. B., Selset R., Thommesen G. Olfactory sensitivity to bile acids in salmonid fishes. *Acta Physiol. Scand.*, 1980, vol. 108, no. 2, pp. 123–131.
- Fuzessery Z. M., Carr W. E. S., Ache B.W. Antennular chemosensitivity in the spiny lobster, *Panulirus argus*: Studies of taurine sensitive receptors. *Biol. Bull.*, 1978, vol. 154, no. 2, pp. 226–240.
- Halpin Z. T. Individual differences in the biological odors of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Behav. Biol.*, 1974, vol. 11, pp. 253–259.
- Hara T.J. Molecular structure and stimulatory effectiveness of amino acids in fish olfaction. In D. A. Denton, J. P. Coghlan (eds.), *Olfaction and Taste*. N. Y.: Academic Press, 1975, pp. 223–226.
- Hasler A.D., Wisby W.J. Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behaviour. *Am. Naturalist*, 1951, vol. 85, no. 823, pp. 223–238.

For citation:

Selivanova L.A. Chemical sensitivity of hydrobios: attempt of comparison. *Экспериментальная психология* = *Experimental Psychology (Russia)*, 2014, vol. 7, no. 3, pp. 69–82 (In Russ., abstr. in Engl.).

* Selivanova L. A. Ph.D. (Psychology), Junior Research Associate, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, Moscow, Russia. E-mail: lyubov.selivanova@gmail.com



- Johnsen P.B., Zhou H., Adams M. A. Olfactory sensitivity of the herbivorous grass carp, *Ctenopharyngodon idella*, to amino acids. *J. Fish Biol.*, 1988, vol. 33, no. 1, pp. 127–134.
- Johnstone A. D. F. The detection of dissolved amino acids by the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. *J. Fish Biol.*, 1980, vol. 17, pp. 219–230.
- Kasumyan A. O. Obonyatelnaya chuvstvitelnost osetrovykh ryb k svobodnym aminokislotam [Olfactory sensitivity of sturgeon fish to free amino acids]. *Biofizika [Biophysics]*, 1994, vol. 39, no. 3, pp. 522–525 (In Russian).
- Kiselyova E. I. Prirodnye aminokisloty kak effektivnye stimuli, vyzyvayushchie khemoretseptorno napravlyaemoe povedenie golovastikov beskhvostykh amfibiy [Natural amino acids as effective stimuli calling chemically directed behavior in tadpoles of anurous amphibian]. *Zhurnal obschey biologii [Journal of General Biology]*. 1995, vol. 56, no. 3, pp. 329–345 (In Russian).
- Kiselyova E. I. Chuvstvitelnost golovastikov ostromordoy lyagushki *Rana arvalis* Nilss k prirodnym L-aminokislotam i eyo izmenenie v ontogeneze [The sensitivity of tadpoles sharp-muzzled frog *Rana arvalis* Nilss to natural L-amino acids and it change in the ontogeny]. *Zhurnal obschey biologii [Journal of General Biology]*, 2000, vol. 61, no. 2, pp. 198–204 (In Russian).
- Little E. E. Conditioned aversion to amino acid flavors in the catfish, *Ictalurus punctatus*. *Physiol. and Behav.*, 1977, vol. 19, no. 6, pp. 743–747.
- Little E. E. Behavioral function of olfaction and taste in fish. In R.G. Northcutt, R.E. Davis (eds.), *Fish Neurobiology, vol.1. Brain stem and sense organs*, University of Michigan Press, 1983, pp. 351–376.
- Mantejfel Yu. B., Goncharova N. V. Differentsialnaya chuvstvitelnost obonyatelnogo vospriyatiya L-aminokislot alanina i arginina u bolotnoy cherepakhi *Emys orbicularis* L. [The differential sensitivity of olfactory perception of the L-amino acids alanine and arginine in pond turtle *Emys orbicularis* L.]. *Sensornye sistemy [Sensory Systems]*, 1992, vol. 6, no. 4, pp. 34–36 (In Russian).
- McClintock J. B., Klinger T. S., Lawrence J. M. Chemoreception in *Luidia clathrata* (Echinodermata: Asteroidea): qualitative and quantitative aspects of chemotactic responses to low molecular weight compounds. *Mar. Biol.*, 1984, vol. 84, no. 1, pp. 47–52.
- Mearns K. J. Behavioral responses of salmonid fry to low amino acids concentrations. *J. Fish Biol.*, 1989, vol. 34, no. 2, pp. 223–232.
- Selivanova L. A. Differential chemosensitivity of naive young russian sturgeon. In J.H. Da Silva, E. H. Matsushima, N.P. Ribeiro-Filho (eds.), *Fechner Day 2002*, 2002a, pp. 520–525.
- Selivanova L. A. Naive young sturgeon discriminate the structural and optical isomers of amino acids. In J. H. Da Silva, E. H. Matsushima, N. P. Ribeiro-Filho (eds.), *Fechner Day 2002*, 2002a, pp. 526–528.
- Selivanova L. A. Primenenie psichofizicheskikh metodov pri izuchenii khemochuvstvitelnosti vodnykh zhivotnykh [The use of psychophysical methods at the study of hydrobios chemosensitivity]. In A. N. Kharitonov (ed.), *Evolutsionnaya i sravnitel'naya psikhologiya v Rossii: traditsii i perspektivy [The Evolutional and Comparative Psychology in Russia: Traditions and Outlooks]*. Moscow, Institute of Psychology, RAS Publ., 2013, pp. 178–185 (In Russian).
- Selivanova L. A., Flerova G. I., Baratova L. A., Belousova T. A., Belov Yu. P. Fonovyj pul svobodnykh aminokislot primenitelno k zadache opredeleniya chuvstvitelnosti k nim hydrobiontov [The background pool of free amino acids for determination of hydrobios sensitivity]. In D.S. Pavlov (ed.), *Khimicheskie signaly v biologii ryb [Chemical Signals in Biology of Fishes]*. Moscow, Institute of Evolutional Morphology and Ecology of Animals USSR AS Publ., 19896, pp. 178–190 (In Russian).
- Selivanova L. A., Skotnikova I. G. Issledovanie razlichitel'noy khemochuvstvitelnosti ryb [Fishes differential chemosensitivity sttudy]. *Psikhologicheskij zhurnal [Psychological Journal]*, 2007, vol. 28. no. 2. pp. 95–105 (In Russian; abstract in English).
- Selivanova L. A., Sukhanova M. E., Gronja L. I., Agrba M. A., Pavlov D. S., Solukha B. V. Reaktsiya foreli i ob'ekta eyo pitaniya – bokoplavov na spetsificheskie khimicheskie razdrashiteli [Reaction of trout and her object of nutrition – side-swimmers towards specific chemical irritants]. In D. S. Pavlov (ed.),



Khemochuvstvitel'nost i Khemokommunicatsiya ryb [*Chemosensitivity and Chemocommunication of Fishes / The Problems of Chemosensitivity and Chemocommunication in Fishes*]. Moscow, Nauka Publ., 1989a, pp. 131–151 (In Russian).

Sergeeva L. I. Chuvstvitel'nost i differentsialnye porogi khemoretseptorov kostistykh ryb k destillirnoy zhidkosti i khloridam [Sensitivity and difference thresholds of fish chemoreceptors to distilled liquid and chlorides]. *Izvestiya GOSNIORKh'a* [*News of GOSNIORKh*], 1975, vol. 93, pp. 139–142 (In Russian).

Shelford V. E., Allee W. C. The reactions of fishes to gradients of dissolved atmospheric gases. *J. Exp. Zool.*, 1913, vol. 14, no. 2, pp. 207–266.

Shoji T., Sakamoto T., Ueda H., Ymauchi K., Kurihara K. Olfactory responses of salmonid fishes to stream water: electrophysiological evaluation of amino acids and bile acids as olfactory cues in salmonid homing: Pap. 68th Annu. Meet. Zool. Soc. Jap., Nara, oct. 2-4, 1997. *Zool. Sci.*, 1997, vol. 14, suppl., p. 112.

Shoji T., Ueda H., Ohgami T., Sacamoto T., Katsuragi Y., Yamauchi K., Kurihara K. Amino acids dissolved in stream water as possible home stream odorants for masu salmon. *Chem. Senses*, 2000, vol. 25, no. 5, pp. 533–540.

Solukha B. V. Metody izmereniya chuvstvitelnosti, orientirovannykh peremescheniy i spetsializirovannykh aktov ryb v polyakh khimicheskikh razdraziteley [Methods for measurement of fishes sensitivity, directed movements and specialized acts in fields of chemical irritants]. In D. S. Pavlov (ed.), *Khemochuvstvitel'nost i Khemokommunicatsiya ryb* [*Chemosensitivity and Chemocommunication of Fishes / The Problems of Chemosensitivity and Chemocommunication in Fishes*]. Moscow, Nauka Publ., 1989, pp. 5-97 (In Russian).

Stevens S. S. On the psychophysical law. *Psychol. Review*, 1957, vol. 64, no. 1, pp. 153–181.

Trott T. J., Robertson J. R. Chemical stimulants of cheliped flexion behavior by the western atlantic ghost crab *Ocyopode quadrata* (Fabricius). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1984, vol. 78, no. 3, pp. 237–252.

Valentinčič T. Behavioral study of chemoreception in the sea star *Marthasterias glacialis*: Structure-activity relationships of lactic acid, amino acids, and acetylcholine. *J. Comp. Physiol. A*, 1985, vol. 157, no. 4, pp. 537-545.

Valentinčič T. Behavioral responses of the brittle star *Ophiura ophiura* to amino acids, acetylcholine and related low-molecular-weight compounds. *Chemical Senses*, 1991, vol. 16, no. 3, pp. 251–266.

Valentinčič T., Koce A. Coding principles in fish olfaction as revealed by single unit, EOG and behavioral studies. *Pflugers Arch. – Eur. J. Physiol.*, 2000, vol. 439, suppl., pp. R193-R195.

Valentinčič T., Miclavc P., Kralj S., Zgonik V. Oleactory discrimination of complex mixtures of amino acids by the black bullhead *Ameiurus melas*. *J. of Fish Biology*, 2011, vol. 79, no. 1, pp. 33–52.

Wells M. J. Taste by touch: some experiments with Octopus. *J. Exp. Biol.*, 1963, vol. 40, no. 1, pp. 187–193.

Zimmer-Faust R. K. Chemical signal-to-noise detection by spiny lobsters. *Biol. Bull.*, 1991, vol. 181, no. 3, pp. 419–426.