



РАЗРАБОТКА ЗООПСИХОФИЗИЧЕСКОЙ МЕТОДИКИ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ХЕМОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ГИДРОБИОНТОВ

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

Представлены исходная, промежуточные и итоговая версии зоопсихофизической методики. Их критический анализ и поэтапная модификация в итоге позволили прийти к версии, адекватной задачам определения пределов и закономерностей хемочувствительности рыб и других гидробионтов. Разбор недостатков исходной и промежуточных версий этой методики может помочь при разработке других зоопсихофизических методик.

Ключевые слова: психофизический метод постоянных стимулов, этологический метод «привыкание–различение», ощущение, распознавание и различение химических стимулов гидробионтами.

Исследование хемочувствительности гидробионтов важно как с научной точки зрения, например, для сравнения с хемочувствительностью обитателей суши, в частности, человека, так и для практического применения. Во втором случае – при промышленном или спортивном лове и разработке приманок, при искусственном разведении, при выращивании в контролируемых акваториях на естественных и искусственных кормах, при контроле естественного нереста ценных проходных видов рыб, а также при разработке искусственных кормов и разного рода химических аттрактантов и репеллентов. Систематическое изучение хемочувствительности рыб с применением отлаженных методов исследований началось более ста лет назад.

Предшествующие методы измерения хемочувствительности рыб

Первым по времени был разработан и применен *метод парного выбора*: сначала при исследовании способности необученных рыб различать два разных по качеству потока воды (Shelford, Allee, 1913), позднее при изучении дифференциальной чувствительности обученных рыб к растворам пищевого и солевого стимулов разной концентрации (Bull, 1928, 1930, 1952). Метод парного или множественного выбора прост и нагляден как в полевых, так и в лабораторных условиях, и поэтому в отдельных случаях он с успехом применяется по сей день, однако зависимость результатов измерений от мотивационного состояния рыб ограничивает его применение. Например, в межнерестовый период лососевые рыбы не проявляют заметного предпочтения запаха родного ручья, что мешает выявить их природную способность различать запахи родного и соседнего ручьев.

Для цитаты:

Селиванова Л.А. Разработка зоопсихофизической методики для определения хемочувствительности гидробионтов // Экспериментальная психология. 2016. Т. 9. №. 4. С. 105–119. doi:10.17759/exppsy.2016090409

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



Первые попытки проградировать ответные реакции рыб на обонятельный пищевой стимул были предприняты в начале прошлого века и отражены в обзоре Паркера (Parker, 1922). В нем были описаны 4 градации ответа групп рыб (американских сомоиков) на пищевой стимул по мере нарастания его концентрации. Позднее подобный *метод шкалирования поведенческого ответа* для оценки интенсивности поведенческой реакции рыб разработали отечественные ихтиологи (Касумян, 1994; Касумян, Пашенко, 1982). С помощью этого метода для каждой градации пищевого или другого специфического ответа можно определить пороговую концентрацию, в том числе и для пищевой привлекательности стимула, однако для определения порога распознавания, а тем более порога ощущения стимула метод шкалирования специфического ответа не годится.

В определении порогов ощущения (детекции) химических стимулов большое значение имеет *электрофизиологический метод* регистрации ответной активности различных отделов хемосенсорных систем рыб. Первые значительные работы, осуществленные этим методом, опубликованы в 1970–х гг. (Caprio, 1975; Hara, 1973; Sutterlin, Sutterlin, 1971; Suzuki, Tucker, 1971), основной их пик пришелся на 1980–1990-е гг. (Ильин и др., 1983; Малюкина и др., 1990; Byrd, Caprio, 1982; Evans, Hara, 1985; Kang, Caprio, 1995; Kanwal, Caprio, 1983; Kanwal Hidaka, Caprio, 1987; Kawamura, Tamura, 1980; Kobayashi, Goh, 1985; Marui et al., 1983), но и в 2000-х гг. они продолжают (Chervova, Lapshin, 2005; Kohbara, Caprio, 2001). В большинстве этих работ были определены пороговые концентрации веществ, но с появлением в 1980-х гг. возможности использовать в опытах в качестве фона искусственную воду круг измеряемых показателей заметно расширился, и группа Джона Кэприо (США) смогла определить и абсолютные пороги для отдельных аминокислот, используя для их вычисления графические зависимости типа «доза–ответ» как аналог психометрической кривой. Однако вопрос о том, как с помощью электрофизиологического метода определить у рыб гораздо более важный показатель – дифференциальную чувствительность, остается открытым. Кроме того, поскольку отсутствуют данные о результатах параллельного применения электрофизиологических и этологических или психофизических методов для оценки хемочувствительности рыб, также отсутствуют сведения о том, в какой степени и насколько точно хемочувствительность, измеренная на уровне объекта (разных отделов хемосенсорных систем), отражает хемочувствительность субъекта (особи или группы особей).

Этологический метод в качестве показателя чувствительности предполагает рассмотрение поведенческого ответа. Поведенческие ответы рыб весьма разнообразны, но для определения пороговых концентраций в лабораторных и полевых условиях наиболее удобными оказались такие показатели, как «двигательная активность», «ориентированные перемещения», «сосредоточение–разрежение группы особей» в зоне предъявления контрольных и тестовых растворов (Шпарковский, Павлов, Чинарина, 1983; Dempsey, 1978; Pawson, 1977). В том случае если результаты поведенческих тестов были сопоставимы с результатами электрофизиологических опытов для данного семейства рыб, авторы исследования рассматривали такие поведенческие ответы, как «пороги восприятия» (Шпарковский, Павлов, Чинарина, 1983), но с оговоркой, что цель измерить пороги с помощью данной методики не достигнута или не ставилась. В тех работах, где такая цель ставилась, авторы при тестировании интуитивно или осознанно использовали *психофизический метод*, в частности, *метод границ* (Сергеева, 1975; Dempsey, 1978; Pawson, 1977; Sutterlin, Sutterlin, 1971; Suzuki, Tucker, 1971) или его модификацию – *метод лестницы* (Johnstone, 1980). При этом в работах, где психофизический метод тестирования применялся в паре с методом объектив-



ной сенсометрии (у бодрствующих рыб с предварительно выработанным условным кардиальным рефлексом регистрировали изменение частоты сердечных сокращений), у карпа были определены дифференциальные пороги для ионов Cl^- при его добавлении и уменьшении относительно заданного фона (Сергеева, 1975), а у трески – дифференциальные пороги для аминокислоты глицина при его добавлении относительно трех значений заданного фона (Johnstone, 1980). К сожалению, эти пионерские, с точки зрения использованных методик, работы не получили продолжения в силу разных причин, но главным образом из-за претензий к тестированию предварительно обученных рыб и к использованию искусственных фонов, на порядки превышающих естественный фон (следствием чего является значительное снижение показателей дифференциальной чувствительности рыб к минеральным солям и аминокислотам).

Учитывая все достоинства и недостатки предшествующих методик и опираясь на работы отечественных физиологов (Анохин, 1968; Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса, 1970; Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность, 1958; Соколов, 1981) и психофизиков (Бардин, 1974, 1976; Забродин, 1977; Забродин, Лебедев, 1977; Михалевская, 1972), Б.В. Солуха в конце 1980-х гг. предложил свою методику определения чувствительности позвоночных животных к внешним стимулам разной модальности (Солуха, 1986, 1989).

Исходная версия авторской методики

В предложенной Б.В. Солухой (Солуха, 1989, с. 66–72) методике измерения чувствительности рыб к химическим стимулам используется адаптированный им для ихтиологических задач классический *психофизический метод постоянных стимулов*. Для определения показателей реагирования «... визуальная или аппаратурная регистрация параметров двигательной активности проводится на двух интервалах – фоновом и стимульном. Желательно, чтобы длина этих интервалов была одинаковой и фоновый интервал непосредственно (без промежутка) предшествовал стимульному. Предполагается, что на стимульном интервале экспериментатор может воздействовать на животное некоторым раздражителем (тестовая ситуация), но может и не делать этого (контрольная ситуация). Изменение регистрируемого параметра во времени в пределах фонового и стимульного интервалов назовем *реализацией* опыта.

На каждом интервале наблюдения с некоторым шагом отсчитываются значения регистрируемого параметра (в нашем случае это число рыб в зоне регистрации – интегральная оценка). Промежуток между *отсчетами* (шаг) выбирается так, чтобы они были независимыми в статистическом смысле или хотя бы некоррелированными» (там же, с. 66–72). Здесь и далее в кавычках приводятся дословные цитаты из описания авторской методики. На практике шаг для учета рыб обычно выбирается по среднему числу секунд, затрачиваемых рыбами данного вида и размера (возраста) на пересечение зоны регистрации в отсутствие стимуляции. Так, для взрослой балтийской трески шаг составлял 6 с, а для молоди русского осетра – 3 с.

«Каждая реализация соответствует одному предъявлению стимула или пустой пробе. Обычно предъявляется несколько одинаковых стимулов. Их предъявление осуществляется по программным психофизическим процедурам. Реализации, соответствующие одинаковым стимулам, сводятся в общую таблицу-протокол:



Протокол первичной обработки отсчетов регистрируемого параметра

№	Фоновый интервал (отсчеты через 10 с)							Среднее фона	Стимульный интервал (отсчеты через 10 с)							Среднее реакции
	10	20	30	40	50	60	70		80	90	100	110	120			
1	ИВ	16	13	16	17	16	12	15	11	18	21	33	32	34	1,6	
	К	1,1	0,9	1,1	1,1	1,1	0,8		0,7	1,2	1,4	2,2	2,1	2,3		
2	ИВ	7	8	11	9	8	5	8	7	11	15	18	19	16	1,8	
	К	0,9	1,0	1,4	1,1	1,0	0,6		0,9	1,4	1,9	2,2	2,4	2,0		
3	Аналогичные реализации															
Среднее К	1,0	0,9	1,3	1,1	1,0	0,7		1,0	0,8	1,3	1,6	2,2	2,3	2,1	1,7	



Здесь ИВ – измеряемая величина (отсчет регистрируемого параметра активности); К – частный показатель реагирования, представляющий собой нормированные к фоновому среднему отсчеты регистрируемого параметра активности. Длительность интервала наблюдения 60 с. Отражены первые две реализации. Округление проведено с точностью до 0,1.

Обработка и оценка данных регистрации проводится методом порогового сечения по критерию Неймана–Пирсона. Вкратце «... процедура обработки по критерию Неймана–Пирсона включает следующие операции.

1. Определение отсчетов на фоновом и стимульном интервалах каждой реализации (это делается в случае обработки актограмм, полученных при аппаратурной регистрации, а при визуальной регистрации отсчеты равны числу рыб в зоне регистрации и вносятся в протокол опыта на каждом шаге реализации) и составление протокола первичной обработки.

2. Определение фоновых средних и (1-я) *нормировка* к ним отсчетов для каждой реализации отдельно (определение *частных показателей реагирования* К). Нормировка к фоновому среднему позволяет устранить влияние нестационарности на результаты измерений. В противном случае вариабельность фоновой активности может замаскировать слабые реакции.

3. Построение гистограмм значений частных показателей реагирования в тестовых и контрольных ситуациях (для наглядности они приведены в публикациях, а в рабочих условиях чаще составляются эквивалентные по смыслу гистограммам таблицы *распределений* по классам – в диапазоне 0,0–2,0 с шагом 0,1 для крайних и 0,2 для промежуточных классов – *частот значений частных показателей реагирования*).

4. Выбор порогового сечения гистограммы и определение оценок вероятности ложной тревоги по контрольной гистограмме и оценок вероятности правильного обнаружения реакции по тестовым гистограммам.

Обязательное условие: оценка вероятности правильного обнаружения реакции определяется при тех же параметрах измерителя-обнаружителя, что и ложной тревоги.

5. Определение *общего показателя реагирования* путем (2-й) *нормировки* оценок вероятности правильного обнаружения реакций к оценкам вероятности ложной тревоги, т. е.

$$K_{\text{общ}} = K_{\text{тест}} / K_{\text{к-ль}},$$

где $K_{\text{общ}}$ – общий показатель реагирования, $K_{\text{тест}}$ – частные показатели реагирования в тестовой ситуации, $K_{\text{к-ль}}$ – частный показатель реагирования в контрольной ситуации.

Итак, *общая процедура должна включать последовательную нормировку к фону и контролю*. Первая нормировка позволяет избежать влияния на результирующую оценку общего показателя реагирования спонтанных изменений фоновой активности, вторая – артефактов, связанных с процедурой стимуляции.

6. Построение психометрических функций (эквивалент амплитудной характеристики реагирования)» (там же, с. 66–72).

Достоверность отличия распределений частот значений $K_{\text{тест}}$ и $K_{\text{к-ль}}$ определяется по критерию λ Колмогорова–Смирнова.

Общим для всех версий данной методики при тестировании рыб в замкнутом объеме и визуальной регистрации является следующее: группы рыб тестируются в боксе с равномерным протоком воды, примерно равным по интенсивности с таковым в ручье или реке. Тестовый или контрольный раствор через канюлю подаются в питающий водой шланг не-



посредственно перед его входом в бокс и равномерно поступают в бокс вместе с проточной водой за счет подсоса струи протока на протяжении всего тестового или контрольного интервала. В ближайшей к входному отверстию шланга четвертьсфере концентрация подаваемого раствора по предварительным замерам с красящим раствором уменьшается в пределах 0,5–1 порядка. В этой четвертьсфере на дне делается полукружная разметка с несколькими радиусами, например, 5, 7,5, 10 и 12,5 см, и при тестировании она служит зоной регистрации находящихся в ней рыб. Вода вытекает из бокса через отверстия в противоположной торцевой стенке. За счет протока и разведения подаваемого раствора в боксе создается градиент предьявляемого запаха. Рыбы свободно перемещаются по боксу, например, для осетровых характерны «пристеночные» маршруты, включая дно и «потолок». Некоторые рыбы прерывают равномерное движение и выстраиваются в зоне втока навстречу протоку. Привлекательный запах, поступающий с проточной водой, вызывает скопление рыб у втока (в зоне регистрации), а отталкивающий – уход рыб из зоны втока. Поэтому число рыб в этом случае является регистрируемым параметром – учет ведется по головам, находящимся в зоне регистрации. Этот параметр отражает отношение рыб к предьявляемому запаху и, в частности, изменение их двигательной активности: если запах привлекает, то пересекающие зону регистрации рыбы притормаживают, если отпугивает – быстро проскакивают, если безразличен – продолжают двигаться равномерно и число учитываемых рыб не меняется.

Промежуточные версии авторской методики

Уже в первой работе, выполненной по исходной версии (Суханова и др., 1989), была показана чрезвычайно высокая чувствительность гупши к химическим пищевым раздражителям. Но по мере надобности в схему тестирования вносились изменения.

Итак, на фоновом интервале мы регистрируем ответ на спонтанные изменения фона (Ф), на стимульном интервале в случае контроля – ответ на Ф и ответ на процедуру стимуляции (П); суммарный ответ на эти два независимых фактора можно формально представить как их произведение, т. е. $\Phi \times \Pi$, а в случае теста – ответ на Ф, П и собственно тест (Т), т. е. $\Phi \times \Pi \times \text{Т}$. По мысли автора методики, последовательная нормировка к фону и контролю позволяют вычленить ответ рыб на тест в чистом виде. Однако по мере применения методики обнаружилось, что у рыб происходит не только спонтанное (кратковременное), но и долговременное циклическое изменение фоновой активности, которое примерно описывается синусоидой с длительностью цикла, например, для молоди русского осетра, около 4 часов. Следовательно, для полного учета фоновой активности нужно увеличить число контрольных реализаций до числа тестовых и чередовать их так, чтобы не только «фоновый интервал непосредственно (без промежутка) предшествовал стимульному», но и контроль тесту. Для этого две двухинтервальные реализации $\Phi \rightarrow \text{К}$ и $\Phi \rightarrow \text{Т}$ сначала были объединены автором исходной версии в одну четырехинтервальную $\Phi \rightarrow \text{К} \rightarrow \Phi \rightarrow \text{Т}$, а затем – путем упразднения второго фоновых интервала – в трехинтервальную $\Phi \rightarrow \text{К} \rightarrow \text{Т}$. Четырехинтервальная версия была опробована в эксперименте, однако результаты не были опубликованы. В трехинтервальной версии обнаружались существенные недостатки, и в проводимых под руководством автора экспериментах с радужной форелью и в последующих самостоятельных экспериментах с карпом, балтийской треской и русским осетром эта версия методики была заменена на итоговую версию. Однако существуют опубликованные работы, где трехинтервальная версия методики применялась уже после внедрения итоговой версии (Суханова, 1992, 1993).



Здесь необходимо остановиться на недостатках и ограничениях предложенной первоначально трехинтервальной версии методики. Казалось бы, проблема учета цикличности фоновой активности решена, но тут же возникла другая проблема: два подряд стимульных интервала (контрольный и тестовый) вызывали у рыб *привыкание* к процедуре стимуляции, которое маскировало ответ на тест, особенно при очень низких, близких к контролю концентрациях теста. Кроме того, при обработке данных тестирования по трехинтервальной версии контрольный интервал (ФхП) рассматривался как фоновый интервал для тестового интервала (ФхПхТ). И если при обработке данных двухинтервальной версии мы при первой нормировке получали П и ПхТ, а при второй нормировке – Т – ответ на тест в чистом виде, то при обработке по той же схеме данных трехинтервальной версии мы при первой нормировке получаем П – ответ на процедуру в чистом виде и Т – ответ на тест в чистом виде, а при второй нормировке – Т/П – дробь, обозначающую непонятный показатель.

Итоговая версия методики

В поисках решения этой проблемы у меня возникла мысль не устранять, а использовать привыкание, вернувшись к двухинтервальной реализации, построенной по аналогии с той, что применяется при исследовании различительной способности у животных и у неспособных дать вербальный ответ младенцев в тесте «привыкание–различение» или habituation-discrimination test (Bornstein, Kessen, Weiskopf, 1976; Halpin, 1974; Schultze-Westrum, 1969), а именно по схеме $T_1 \rightarrow T_2$. В серии предварительных опытов с радужной форелью со схемами предъявления $K \rightarrow K$ для контрольного раствора и $T \rightarrow T$ для тестовых растворов разного качества было установлено, что при повторном предъявлении одного и того же стимула степень привыкания или степень снижения интенсивности ответа рыб на втором интервале предъявления является величиной статистически постоянной не только для растворов определенного качества, но и для конкретной концентрации данного тестового раствора. Это позволило с помощью модифицированной методики исследовать как способность рыб к различению качественно разных тестовых растворов, так и дифференциальную чувствительность рыб, сравнивая пары $T_1 \rightarrow T_1$ и $T_1 \rightarrow T_2$ как контрольную и тестовую реализации по вышеприведенной схеме обработки данных регистрации.

Модификацию претерпели также оценка знака реакции и оценка достоверности результатов. В исходной версии $K_{\text{общ}}$ подразделялся на $K_{\text{н}}$ и $K_{\text{у}}$, где $K_{\text{н}}$ – общий показатель реагирования, равный отношению площади правой краевой зоны («хвоста», который отделяется от распределения пороговым сечением, см. п. 4 процедуры обработки данных регистрации) тестовой гистограммы к площади правой краевой зоны («хвоста») контрольной гистограммы (оценка изменения времени пребывания и числа рыб в тестовом отсеке бокса); $K_{\text{у}}$ – то же, но для левых «хвостов» распределения (оценка изменения времени пребывания и числа рыб в альтернативном тестовому отсеку бокса) (Солуха, 1989, с. 71, из подписи к рис. 11). При этом ответная реакция рыб рассматривалась только как привлечение или избегание, и интенсивность ее проявления оценивалась по величине одного соответствующего показателя. В модифицированной версии методики при определении знака реакции и интенсивности ее проявления учитываются оба показателя: при $K_{\text{у}} \leq 1$ и $K_{\text{н}} > 1$ – это «+», или *привлечение* к источнику стимула, при $K_{\text{у}} > 1$ и $K_{\text{н}} \leq 1$ – это «-», или *избегание* зоны поступления стимула, при $K_{\text{у}}$ и $K_{\text{н}}$ одновременно > 1 – это «>», или *увеличение*, а при $K_{\text{у}}$ и $K_{\text{н}}$ одновре-



менно <1 – это «<», или *уменьшение двигательной активности*, не ориентированное относительно источника стимула (Селиванова и др., 1989а, с.144–145). Интенсивность проявления реакции вычисляется по формуле $\Delta K = K_{\text{н}} - K_{\text{у}}$. Чем больше величина ΔK (по модулю), тем сильнее проявляется реакция. В итоговой версии достоверность отличия реакции на стимул от реакции на эталон сравнения определяется по двум непараметрическим критериям: критерию λ Колмогорова–Смирнова и Критерию знаков. Специфическими (когда стимулы распознаются) считаются реакции, достоверные по обоим критериям ($p < 0,05$). Неспецифическими (когда стимулы ощущаются, но не распознаются, и знак реакции от опыта к опыту неустойчив) считаются реакции, уже не достоверные по критерию знаков, но еще достоверные по критерию λ .

С помощью модифицированной версии методики было установлено, что молодь русского осетра различает структурные (на примере α - и β -форм аланина) и оптические (на примере D- и L-форм и рацематов аланина и тирозина) изомеры аминокислот (Селиванова, Скотникова, 2007). Применяя итоговую версию методики, можно проверять способность рыб к различению не только двух соединений, но и отдельного соединения и смеси из двух и более соединений или двух разнокачественных смесей, предъявляемых в одинаковых молярных концентрациях. Примером такого применения методики служат данные по различению радужной форелью эквимолярных смесей аминокислот (Селиванова и др., 1989а).

При изучении дифференциальной чувствительности рыб мы проверяем их способность различать раствор данной концентрации C и растворы большей, т. е. $C + \Delta C$, или меньшей, т. е. $C - \Delta C$, концентраций одного и того же соединения. При исследовании чувствительности к увеличению концентрации соединения используются контрольная реализация $C \rightarrow C$ и тестовая реализация $C \rightarrow C + \Delta C$, а при исследовании чувствительности к уменьшению концентрации соединения – контрольная реализация $C + \Delta C \rightarrow C + \Delta C$ и тестовая реализация $C + \Delta C \rightarrow C$. Эта схема тестирования применяется для определения дифференциальной чувствительности как закономерности при меняющихся искусственных фонах C . При этом дифференциальный или разностный порог ΔC определяется по результатам тестирования, а относительный дифференциальный порог (ОДП) вычисляется по формуле $\Delta C / C$. С помощью данной методики у наивной молоди русского осетра в широком диапазоне искусственных фонов были определены ОДП распознавания для пяти отдельных аминокислот и для многокомпонентных стимулов (натуральных экстрактов), включающих смеси аминокислот. ОДП распознавания для аминокислот и для многокомпонентных натуральных экстрактов составили соответственно 0,1% и 1%. Также в срединном диапазоне искусственных фонов для натуральных экстрактов и аминокислот выявлена закономерность, аналогичная формуле Вебера: $\lg(\Delta C / C) = \text{const}$ (Селиванова, Скотникова, 2007). По этой же схеме тестирования, когда фоном служила природная волжская вода, были определены разностные пороги для отдельных аминокислот. Собственные данные по фоновым пулам АК в природной волжской воде, питающей заводские водоемы, в которых содержатся осетры, а также в самих водоемах (Селиванова, 1989; Селиванова и др., 1989б) позволили определить ОДП *расознавания* для отдельных аминокислот при естественном фоне: максимальный ОДП распознавания зарегистрирован для аланина – 33,11%, минимальный – для гистидина – 0,005%.

Для предъявляемых при естественном фоне аминокислот существует диапазон концентраций, в котором распознавание аминокислот уже исчезает, но ощущение (детекция)



еще остается. По имеющимся зависимостям «S – R», где S – концентрация предъявляемой аминокислоты, а R – интенсивность регистрируемой реакции, были определены ОДП *ощущения (детекции)* аминокислот для молодежи русского осетра при естественном фоне: максимальный – для глутаминовой кислоты – 2,75%, минимальный – для гистидина – 0,00006%.

Большую часть имеющихся материалов по хемочувствительности разных видов рыб еще предстоит опубликовать, но и по приведенным данным уже можно судить о возможностях модифицированной версии зоопсихофизической методики. Итоговая версия методики так же проста и наглядна, как метод парного выбора, но результат тестирования уже не зависит от мотивационного состояния животных. При этом, если метод парного или множественного выбора при одновременном сличении потоков разного качества или разной концентрации выявляет различительную чувствительность рыб на развилке потоков, то наша методика при последовательном сличении потоков разной концентрации выявляет дифференциальную чувствительность рыб при их движении по направлению к или от источника запаха по градиенту его концентрации. Необученные животные тестируются на фоне протока природной воды, и при исследовании дифференциальной чувствительности такой способ позволяет избежать влияния на результат тестирования как завышенной концентрации фона, так и зафиксированной в памяти животных концентрации стимула, при которой проходило предварительное обучение. Кроме того, в отличие от электрофизиологического метода, методика, совмещающая этологический и психофизический методы, позволяет напрямую оценивать чувствительность и различительную способность субъекта тестирования.

Диапазону применения методики с примерами полученных результатов посвящена отдельная статья (Селиванова, 2016). В частности, с помощью данной методики можно исследовать: различение и сигнальную роль отдельных веществ как при их непосредственном сличении, так и при сопоставлении знаков и показателей интенсивности проявления поведенческого ответа, зарегистрированных при независимом предъявлении; различение и сигнальную роль смесей и их компонентов; дифференциальную чувствительность к химическим стимулам как закономерность, т. е. в широком диапазоне искусственных фонов; дифференциальную чувствительность к натуральным веществам как точечное значение при естественном фоне; зависимости типа «доза–ответ» как аналог психометрической кривой человека; ключевую роль отдельных веществ в различных формах поведения рыб. Большинство подобных исследований проводятся с целью выявления закономерностей различительной хемочувствительности рыб, которые позволят успешно управлять их поведением при разного рода миграциях, промышленном лове и аквакультуре.

Данная версия методики может применяться для тестирования не только разных видов рыб и рыбообразных, но и для других гидробионтов, например, для головастиков амфибий.

Литература

1. Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968. 547 с.
2. Бардин К.В. Пороговая проблема в классической и современной психофизике // Проблемы психофизики / Под ред. Б.Ф. Ломова. М.: Изд-во МГУ, 1974. С. 11–64.
3. Бардин К.В. Проблема порогов чувствительности и психофизические методы. М.: Наука, 1976. 396 с.
4. Забродин Ю.М. Введение в общую теорию сенсорной чувствительности // Психофизические исследования / Под ред. Б.Ф. Ломова, Ю.М. Забродина. М.: Наука, 1977. С. 31–124.



5. Забродин Ю.М., Лебедев А.Н. Психофизиология и психофизика. М.: Наука, 1977. 288 с.
6. Ильин Ю.Н., Белоусова Т.А., Фесенко Е.Е., Флёрова Г.И. Электрофизиологическое исследование обонятельной чувствительности у прудового карпа // Физиол. Журн. СССР. 1983. Т. 69. № 3. С. 362–366.
7. Касумян А.О. Обонятельная чувствительность осетровых рыб к свободным аминокислотам // Биофизика. 1994. Т. 39. № 3. С. 522–525.
8. Касумян А.О., Пащенко Н.И. Оценка роли обоняния в защитной реакции белого амура *Stenopharyngodon idella* (Сургинidae) на феромон тревоги // Вопросы ихтиологии. 1982. Т. 22. № 2. С. 303–307.
9. Малюкина Г.А., Марусов Е.А., Девицына Г.В., Червова Л.С. Хеморецепция и ее роль в поведении некоторых видов рыб Белого моря // Биол. ресурсы Белого моря. 1990. Вып. 7. С. 178–185.
10. Михалевская М.Б. Порог и пороговая зона // Сенсорные и сенсомоторные процессы / Под ред. Б.Ф. Ломова. М.: Педагогика, 1972. С. 54–60.
11. Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса / Под ред. Е.Н. Соколова, О.С. Виноградовой. М.: Изд-во МГУ, 1970. 432 с.
12. Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность / Под ред. Л.Г. Воронина, А.Н. Леонтьева, А.Р. Лурии, Е.Н. Соколова, О.С. Виноградовой. М.: Изд-во АПН РСФСР, 1958. 351 с.
13. Селиванова Л.А. Диапазон применения зоопсихофизической методики для определения хемочувствительности гидробионтов // Процедуры и методы экспериментально-психологических исследований / Отв. ред. В.А. Барабанщиков. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2016. С. 321–327.
14. Селиванова Л.А. Свободные аминокислоты экзометаболитов осетровых // Химические сигналы в биологии рыб / Под ред. Д.С. Павлова. М.: ИЭМЭЖ имени А.Н. Северцова АН СССР, 1989. С. 190–210.
15. Селиванова Л.А., Скотникова И.Г. Исследование различительной хемочувствительности рыб // Психол. журн. 2007. Т. 28. № 2. С. 95–105.
16. Селиванова Л.А., Суханова М.Э., Гроня Л.И., Агрба М.А., Павлов Д.С., Солуха Б.В. Реакции форели и объекта ее питания – бокоплавов на специфические химические раздражители // Хемочувствительность и хемокоммуникация рыб / Под ред. Д.С. Павлова. М.: Наука, 1989а. С. 131–151.
17. Селиванова Л.А., Флёрова Г.И., Баратова Л.А., Белоусова Т.А., Белов Ю.П. Фоновый пул свободных аминокислот применительно к задаче определения хемочувствительности к ним гидробионтов // Химические сигналы в биологии рыб / Под ред. Д.С. Павлова. М.: ИЭМЭЖ имени А.Н. Северцова АН СССР, 1989б. С. 178–190.
18. Сергеева Л.И. Чувствительность и дифференциальные пороги хеморецепторов костистых рыб к дистиллерной жидкости и хлоридам // Изв. ГОСНИОРХ. 1975. Т. 93. С. 139–142.
19. Солуха Б.В. Методы измерения чувствительности, ориентированных перемещений и специализированных актов рыб в полях химических раздражителей // Хемочувствительность и хемокоммуникация рыб / Под ред. Д.С. Павлова. М.: Наука, 1989. С. 5–97.
20. Солуха Б.В. Приспособительное реагирование позвоночных животных на физические воздействия: дисс. ... докт. биол. Наук. М., 1986. 410 с.
21. Суханова М.Э. Изменение поведенческих реакций *Brachydanio rerio* в результате воздействия β-фенилэтанолом // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33. № 1. С. 153–155.
22. Суханова М.Э. Изменение реакций мальков русского осетра *Acipenser gueldenstaedti* на естественные химические стимулы в результате воздействия β-фенилэтанолом в раннем онтогенезе // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 6. С. 129–137.
23. Суханова М.Э., Виноградова В.М., Флёрова Г.И., Солуха Б.В. Ориентировочно-исследовательские и целенаправленные реакции гуппи и цихлид на химические стимулы // Хемочувствительность и хемокоммуникация рыб / Под ред. Д.С. Павлова. М.: Наука. 1989. С. 110–115.
24. Шпарковский И.А., Павлов И.Д., Чинарина А.Д. Поведение «заводской» молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. (Salmonnidae) при действии аминокислот // Вопросы ихтиологии. 1983. Т. 23. Вып. 4. С. 667–673.
25. Bornstein M.H., Kessen W., Weiskopf S. The categories of hue in infancy // Science. 1976. Vol. 191. № 4223. P. 201–202. doi: 10.1126/science.1246610
26. Bull H.O. Studies on conditioned responses in fishes. Part I // J. Marine Biol. Assoc. U.K. 1928. Vol. 15. № 2. P. 485–533. doi: <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315400009528>



27. Bull H.O. Studies on conditioned responses in fishes. Part II // J. Marine Biol. Assoc. U.K. 1930. Vol. 16. № 2. P. 615–637. doi: <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315400072994>
28. 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.
29. Byrd R.P., Caprio J. Comparison of olfactory receptor (EOG) and bulbar (EEG) responses to amino acids in the catfish, *Ictalurus punctatus* // Brain Res. 1982. Vol. 249. № 1. P. 73–80.
30. Caprio J. High sensitivity of catfish taste receptors to amino acids // Comp. Biochem. Physiol. 1975. Vol. 52A. № 1. P. 247–251.
31. Chervoova L.S., Lapshin D.N. The threshold sensitivity of external chemoreceptor in carp *Cyprinus carpio* to amino acids and classical gustatory substances // Journal of Ichthyology. 2005. Vol. 45. Suppl. 2. P. S307–S314.
32. Dempsey C.H. Chemical stimuli as a factor in feeding and intraspecific behavior of herring larvae // J. Marine Biol. Assoc. U. K. 1978. Vol. 58. № 3. P. 739–747. doi: <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315400041400>
33. Evans R.E., Hara T.J. The characteristics of the electro-olfactogram (EOG): its loss and recovery following olfactory nerve section in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Brain Res. 1985. Vol. 330. № 1. P. 65–75.
34. Halpin Z.T. Individual differences in the biological odors of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) // Behav. Biol. 1974. Vol. 11. № 2. P. 253–259.
35. Hara T.J. Olfactory responses to amino acids in rainbow trout *Salmo gairdneri* // Comp. Biochem. Physiol. 1973. Vol. 44A. № 2. P. 407–416.
36. Johnstone A.D.F. The detection of dissolved amino acids by the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. // J. Fish Biol. 1980. Vol. 17. № 2. P. 219–230. doi: [10.1111/j.1095-8649.1980.tb02755.x](http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02755.x)
37. Kang J., Caprio J. Electrophysiological responses of single olfactory bulb neurons to amino acids in the channel catfish, *Ictalurus punctatus* // J. Neurophysiol. 1995. Vol. 74. № 4. P. 1421–1434.
38. Kamwal J.S., Caprio J. An electrophysiological investigation of the oro-pharyngeal (IX-X) taste system in the channel catfish, *Ictalurus punctatus* // J. Comp. Physiol. A. 1983. Vol. 150. № 3. P. 345–357. doi: [10.1007/BF00605024](http://dx.doi.org/10.1007/BF00605024)
39. Kamwal J.S., Hidaka I., Caprio J. Taste responses to amino acids from facial nerve branches innervating oral and extraoral taste buds in the channel catfish, *Ictalurus punctatus* // Brain Res. 1987. Vol. 406. № 1–2. P. 105–112.
40. Kawamura T., Tamura T. Responses of the pit organ to amino acids // Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. 1980. Vol. 46. № 12. P. 1457–1463.
41. Kobayashi H., Goh Y. Comparison of the olfactory responses to amino acids obtained from receptor and bulbar levels in a marine teleosts // Exp. Biol. 1985. Vol. 44. № 3. P. 199–210.
42. Kohbara J., Caprio J. Taste responses of the facial and glossopharyngeal nerves to amino acids in rainbow trout // J. Fish Biol. 2001. Vol. 58. № 4. P. 897–1195. doi: [10.1111/j.1095-8649.2001.tb00555.x](http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00555.x)
43. Marui T., Evans R.E., Zielinski B., Hara T.J. Gustatory responses of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) palate to amino acids and derivatives // J. Comp. Physiol. A. 1983. Vol. 153. № 4. P. 423–433. doi: [10.1007/BF00612597](http://dx.doi.org/10.1007/BF00612597)
44. Parker G. H. Smell, taste and allied senses in vertebrates / Philadelphia: J.B. Lippincott Company, 1922. 192 p. doi: <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.3789>
45. Pawson M.G. Analysis of a natural chemical attractant for whiting *Merlangus merlangus* L. and cod *Gadus morhua* L. using a behavioural bioassay // Comp. Biochem. Physiol. 1977. Vol. 56A. № 2. P. 129–135.
46. Schultze-Westrum T.G. Social communication by chemical signals in flying phalangers *Petaurus breviceps papuanus* // Olfaction and Taste III / Ed. C. Pfaffman. N. Y.: Rockefeller Univ. Press, 1969. P. 268–277.
47. 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. DOI: [10.1002/jez.1400140203](http://dx.doi.org/10.1002/jez.1400140203)
48. Sutterlin A.M., Sutterlin N. Electrical responses of the olfactory epithelium of atlantic salmon (*Salmo salar*) [Электронный ресурс] // J. Fish. Res. Board. Can. 1971. Vol. 28. № 4. P. 565–572. <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/f71-080#.V2-mNsSDuuA>
49. Suzuki N., Tucker D. Amino acids as olfactory stimuli in freshwater catfish, *Ictalurus catus* (Linn.) // Comp. Biochem. Physiol. 1971. Vol. 40A. № 2. P. 399–404.



DEVELOPMENT OF ANIMAL PSYCHOPHYSICAL TECHNIQUE FOR DETERMINING OF HYDROBIOS CHEMICAL SENSITIVITY

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

The initial, intermediate and final version of techniques of animal psychophysics are presented. Their critical analysis and gradual modification eventually allowed to develop a version, which is adequate for determining the limits and laws of the chemosensitivity of fish and other hydrobios. Analysis of the shortcomings of the original and intermediate versions of this technique can help in the development of other techniques of animal psychophysics.

Keywords: psychophysical method of constant stimuli, ethological habituation-discrimination test, sensation, recognition and discrimination of chemical stimuli in hydrobios.

References

1. Anokhin P.K. *Biologija i nefrofiziologija uslovnogo refleksa* [Biology and Neurophysiology of the conditional reflex]. Moscow, Medicine Publ., 1968. 547 p. (In Russ.).
2. Bardin K.V. Porogovaja problema v klassicheskoj i sovremennoj psihofizike [The threshold problem in classical and contemporary psychophysics]. In Lomov B.F. (ed.), *Problemy psihofiziki* [Problems of Psychophysics]. Moscow, 1974, pp. 11–64 (In Russ.).
3. Bardin K.V. *Problema porogov chuvstvitel'nosti i psihofizicheskie metody* [The problem of the sensitivity thresholds and psychophysical methods]. Moscow, Science Publ., 1976. 396 p. (In Russ.).
4. Bornstein M.H., Kessen W., Weiskopf S. The categories of hue in infancy. *Science*, 1976, vol. 191, no. 4223, pp. 201–202. DOI: 10.1126/science.1246610
5. 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. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315400009528>
6. Bull H.O. Studies on conditioned responses in fishes. Part II. *J. Marine Biol. Assoc. U.K.*, 1930, vol. 16, no. 2, pp. 615–637. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315400072994>
7. 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.
8. Byrd R.P., Caprio J. Comparison of olfactory receptor (EOG) and bulbar (EEG) responses to amino acids in the catfish, *Ictalurus punctatus*. *Brain Res.*, 1982, vol. 249, no. 1, pp. 73–80.
9. Caprio J. High sensitivity of catfish taste receptors to amino acids. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1975, vol. 52A, no. 1, pp. 247–251.
10. Chervova L.S., Lapshin D.N. The threshold sensitivity of external chemoreceptor in carp *Cyprinus carpio* to amino acids and classical gustatory substances. *Journal of Ichthyology (Russia)*, 2005, vol. 45, suppl. 2, pp. S307–S314.
11. Dempsey C.H. Chemical stimuli as a factor in feeding and intraspecific behavior of herring larvae. *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, 1978, vol. 58, no. 3, pp. 739–747. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315400041400>

For citation:

Selivanova L.A. Development of animal psychophysics technique for determining of hydrobios chemical sensitivity. *Ekspperimental'naya psikhologiya = Experimental psychology (Russia)*, 2016, vol. 9, no. 4, pp. 105–119. doi:10.17759/exppsy.2016090409

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



12. Evans R.E., Hara T.J. The characteristics of the electro-olfactogram (EOG): its loss and recovery following olfactory nerve section in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Brain Res.*, 1985, vol. 330, no. 1, pp. 65–75.
13. Halpin Z.T. Individual differences in the biological odors of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Behav. Biol.*, 1974, vol. 11, no. 2, pp. 253–259.
14. Hara T.J. Olfactory responses to amino acids in rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1973, vol. 44A, no. 2, pp. 407–416.
15. Il'in Ju.N., Belousova T.A., Fesenko E.E., Fljorova G.I. Jelektrofiziologicheskoe issledovanie obonjatel'noj chuvstvitel'nosti u prudovogo karpa [Electrophysiological study of the olfactory sensitivity in pond carp]. *Fiziol. Zhurn. SSSR [Physiological Journal USSR (Russia)]*, 1983, vol. 69, no. 3, pp. 362–366 (In Russ.).
16. Johnstone A.D.F. The detection of dissolved amino acids by the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. *J. Fish Biol.*, 1980, vol. 17, no. 2, pp. 219–230. doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb02755.x
17. Kang J., Caprio J. Electrophysiological responses of single olfactory bulb neurons to amino acids in the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *J. Neurophysiol.*, 1995, vol. 74, no. 4, pp. 1421–1434.
18. Kanwal J.S., Caprio J. An electrophysiological investigation of the oro-pharyngeal (IX-X) taste system in the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *J. Comp. Physiol. A.*, 1983, vol. 150, no. 3, pp. 345–357. doi: 10.1007/BF00605024
19. Kanwal J.S., Hidaka I., Caprio J. Taste responses to amino acids from facial nerve branches innervating oral and extraoral taste buds in the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Brain Res.*, 1987, vol. 406, no. 1–2, pp. 105–112.
20. Kasumjan A.O. Obonjatel'naja chuvstvitel'nost' osetrovyyh ryb k svobodnym aminokislutam [Olfactory sensitivity of sturgeon fish to free amino acids]. *Biofizika [Biophysics (Russia)]*, 1994, vol. 39, no. 3, pp. 522–525 (In Russ.).
21. Kasumjan A.O., Pashhenko N.I. Ocenka roli obonjanija v zashhitnoj reakcii belogo amura *Ctenopharyngodon idella* (Vol.) (Cyprinidae) na feromon trevogi [Assessing the role of smell in the protective reaction of grass carp *Ctenopharyngodon idella* (Vol.) (Cyprinidae) to the alarm pheromone]. *Voprosy ihtologii [Journal of Ichthyology (Russia)]*, 1982, vol. 22, no. 2, pp. 303–307 (In Russ.).
22. Kawamura T., Tamura T. Responses of the pit organ to amino acids. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 1980, vol. 46, no. 12, pp. 1457–1463.
23. Kobayashi H., Goh Y. Comparison of the olfactory responses to amino acids obtained from receptor and bulbar levels in a marine teleosts. *Exp. Biol.*, 1985, vol. 44, no. 3, pp. 199–210.
24. Kohbara J., Caprio J. Taste responses of the facial and glossopharyngeal nerves to amino acids in rainbow trout. *J. Fish Biol.*, 2001, vol. 58, no. 4, pp. 897–1195. doi: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb00555.x
25. Maljukina G.A., Marusov E.A., Devicyna G.V., Chervova L.S. Hemorecepcija i ejo rol' v povedenii nekotoryh vidov ryb Belogo morja [Chemoreception and its role in the behavior of some species of fish of the White Sea]. *Biol. Resursy Belogo morja [Biol. Resources of the White Sea (Russia)]*, 1990, vol. 7, pp. 178–185 (In Russ.).
26. Marui T., Evans R.E., Zielinski B., Hara T.J. Gustatory responses of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) palate to amino acids and derivatives. *J. Comp. Physiol. A.*, 1983, vol. 153, no. 4, pp. 423–433. doi: 10.1007/BF00612597
27. Mihalevskaja M.B. Porog i porogovaja zona [The threshold and threshold zone]. In Lomov B.F. (ed.), *Sensornye i sensomotornye processy [Sensory and sensorimotor processes]*. Moscow, Education Publ., 1972, pp. 54–60 (In Russ.).
28. *Nejronnye mehanizmy orientirovochnogo refleksa [Neuronal mechanisms of orienting reflex]*. Eds. Sokolov E.N., Vinogradova O.S. (Moscow, MGU Publ., 1970. 432 p. (In Russ.).
29. *Orientirovochnyj refleks i orientirovochno-issledovatel'skaja dejatel'nost' [Orienting reflex and orienting-research activities]*. Eds. Voronin L.G., Leontiev A.N., Luria A.R., Sokolov E.N., Vinogradova O.S. Moscow, APS RSFSR Publ., 1958. 351 p. (In Russ.).
30. Parker G. H. *Smell, taste and allied senses in vertebrates*. Philadelphia, J.B. Lippincott Company. 1922. 192 p. DOI <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.3789>
31. Pawson M.G. Analysis of a natural chemical attractant for whiting *Merlangus merlangus* L. and cod *Gadus morhua* L. using a behavioural bioassay. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1977, vol. 56A, no. 2, pp. 129–135.
32. Schultze-Westrum T.G. Social communication by chemical signals in flying phalangids *Petaurus breviceps papuanus*. In Pfaffman C. (ed.), *Olfaction and Taste III*. New York, Rockefeller Univ. Press, 1969, pp. 268–277.



33. Selivanova L.A. Diapazon primenenija zoopsihofizicheskoj metodiki dlja opredelenija hemo-chuvstvitel'nosti gidrobiontov [Range of animal psychophysics technique application for determining of hydrobios chemical sensitivity]. In Barabanschikov V.A. (ed.), *Procedury i metody jekspperimental'no-psihologicheskikh issledovanij* [Procedures and methods of experimental psychological research]. Moscow, Institute of Psychology RAS Publ., 2016, pp. 321–327 (In Russ.).
34. Selivanova L.A. Svobodnye aminokisloty jekzometabolitov osetrovyyh [Free amino acids of sturgeon exometabolites]. In Pavlov D.S. (ed.), *Himicheskie signaly v biologii ryb* [Chemical signals in fish biology]. Moscow, Institute of Evolutional Morphology and Ecology of Animal USSR AS Publ., 1989, pp. 190–210 (In Russ.).
35. Selivanova L.A., Flerova G.I., Baratova L.A., Belousova T.A., Belov Ju.P. Fonovyj pul svobodnyh aminokislot primenitel'no k zadache opredelenija hemo-chuvstvitel'nosti k nim gidrobiontov [The background pool of free amino acids for determination of hydrobios chemosensitivity]. In Pavlov D.S. (ed.), *Himicheskie signaly v biologii ryb* [Chemical signals in fish biology]. Moscow, Institute of Evolutional Morphology and Ecology of Animal USSR AS Publ., 1989, pp. 178–190 (In Russ.).
36. Selivanova L.A., Skotnikova I.G. Issledovanie razlichitel'noj hemo-chuvstvitel'nosti ryb [Fishes differential chemosensitivity study]. *Psihol. zhurn.* [Psychological Journal (Russia)], 2007, vol. 28, no. 2, pp. 95–105 (In Russ.; abstract in Engl.).
37. Selivanova L.A., Suhanova M.Je., Gronja L.I., Agrba M.A., Pavlov D.S., Soluha B.V. Reakcii foreli i ob'ekta ejo pitanija – bokoplavov na specificheskie himicheskie razdrashiteli [Reactions of trout and the object of her nutrition – side-swimmers towards specific chemical irritants]. In D.S. Pavlov (ed.), *Hemo-chuvstvitel'nost' i hemokommunikacija ryb* [Chemosensitivity and Chemocommunication of Fishes]. Moscow, Nauka Publ., 1989a, pp. 131–151 (In Russ.).
38. Sergeeva L.I. Chuvstvitel'nost' i differencjal'nye porogi hemoreceptorov kostistyyh ryb k destillernoj zhidkosti i hloridam [Sensitivity and difference thresholds of fish chemoreceptors to distilled liquid and chlorides]. *Izv. GOSNIORH'a* [News of GOSNIORKh (Russia)], 1975, vol. 93, pp. 139–142 (In Russ.).
39. 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. doi: 10.1002/jez.1400140203
40. Shparkovskij I.A., Pavlov I.D., Chinarina A.D. Povedenie «zavodskoj» molodi atlanticheskogo lososja *Salmo salar* L. (Salmonnidae) pri dejstvii aminokislot [Behavior of “factory” juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. (Salmonnidae) by the action of amino acids]. *Voprosy ihtologii* [Journal of Ichthyology (Russia)], 1983, vol. 23, no. 4, pp. 667–673 (In Russ.).
41. Soluha B.V. Metody izmerenija chuvstvitel'nosti, orientirovannyh peremeshhenij i specializirovannyh aktov ryb v poljah himicheskikh razdrashitelej [Methods for measurement of fishes sensitivity, directed movements and specialized acts in the fields of chemical irritants]. In Pavlov D.S. (ed.), *Hemo-chuvstvitel'nost' i hemokommunikacija ryb* [Chemosensitivity and Chemocommunication of Fishes]. Moscow, Nauka Publ., 1989, pp. 5–97 (In Russ.).
42. Soluha B.V. *Prisposobitel'noe reagirovanie pozvonochnyh zhivotnyh na fizicheskie vozdejstvija*. Diss. dokt. biol. nauk. [The adaptive response of vertebrates to physical impacts. Dr. Sci. (Biology) thesis]. Moscow, 1986. 410 p. (In Russ.).
43. Suhanova M.Je. Izmenenie povedencheskikh reakcij Brachydanio rerio v rezul'tate vozdejstvija β -feniljetanolom [Changing of Brachydanio rerio behavioral reactions as a result of exposure to β -phenylethanol]. *Voprosy ihtologii* [Journal of Ichthyology (Russia)], 1993, vol. 33, no. 1, pp. 153–155 (In Russ.).
44. Suhanova M.Je. Izmenenie reakcij mal'kov russkogo osetra *Acipenser gueldenstaedti* na estestvennye himicheskie stimuly v rezul'tate vozdejstvija β -feniljetanolom v rannem ontogeneze [Change of Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedti* fry reactions on natural chemical stimuli as a result of exposure to β -phenylethanol in early ontogenesis]. *Voprosy ihtologii* [Journal of Ichthyology (Russia)], 1992, vol. 32, no. 6, pp. 129–137 (In Russ.).
45. Suhanova M.Je., Vinogradova V.M., Fljorova G.I., Soluha B.V. Orientirovochno-issledovatel'skie i celenapravlennye reakcii guppi i cihlid na himicheskie stimuly [Orienting-research and targeted reactions of guppies and cichlids to chemical stimuli]. In Pavlov D.S. (ed.), *Hemo-chuvstvitel'nost' i hemokommunikacija ryb* [Chemosensitivity and Chemocommunication of Fishes]. Moscow, Nauka Publ., 1989, pp. 110–115 (In Russ.).



46. Sutterlin A.M., Sutterlin N. Electrical responses of the olfactory epithelium of atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish. Res. Board. Can.*, 1971, vol. 28, no. 4, pp. 565–572. <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/f71-080#.V2-mNsSDuuA>
47. Suzuki N., Tucker D. Amino acids as olfactory stimuli in freshwater catfish, *Ictalurus catus* (Linn.). *Comp. Biochem. Physiol.*, 1971, vol. 40A, no. 2, pp. 399–404.
48. Zabrodin Ju.M. Vvedenie v obshhiju teoriju sensornoj chuvstvitel'nosti [Introduction to the general theory of sensory sensitivity]. In Lomov B.F., Zabrodin Yu. (eds.), *Psihofizicheskie issledovaniya* [*Psychophysical Studies*], Moscow, Science Publ., 1977, pp. 31–124. (In Russ.).
49. Zabrodin Ju.M., Lebedev A.N. *Psihofiziologija i psihofizika* [*Psychophysiology and Psychophysics*]. Moscow, Science Publ., 1977. 288 p. (In Russ.).