

ПРОВ 2010

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ

Карадагский природный заповедник

ПРОВ 2020

КАРАДАГ

ИСТОРИЯ, БИОЛОГИЯ, АРХЕОЛОГИЯ

Сборник научных трудов,
посвященный 85-летию Карадагской научной станции

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 38807

Симферополь
СОНАТ
2001

ПСЕВДОЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ РЫБА

Н. А. Михайленко

Карадагский природный заповедник НАН Украины

Из известных более 22 тысяч видов рыб около 300 обладают уникальной высокоспециализированной электрогенераторной тканью, которая образует анатомически оформленные электрические органы, локализованные у разных видов рыб в различных участках тела. У скатов рода *Torpedo* электрический орган расположен по обеим сторонам висцерального скелета головы, занимая почти полностью область грудных плавников; у скатов семейства *Rajidae* электрический орган занимает три четверти хвоста; у рыб семейства *Mormyridae* электрический орган находится между концом анального и началом каудального плавников; у звездочетовых семейства *Uranoscopidae* — на голове; у рыб сем. *Electrophoridae* — занимает четыре пятых длины туловища; у сома семейства *Malapteruridae* электрический орган расположен между головой и началом жирового плавника, охватывая под собой все внутренние органы. По амплитуде электрического разряда этих рыб разделяют на слабоэлектрических и сильноэлектрических. В таксономическом и систематическом отношениях эти группы рыб отстоят далеко друг от друга и представляют собой пример конвергенции.

Вопрос происхождения электрических органов у рыб интересовал ученых еще в 19-м столетии (Darwin, 1859; Fritsch, 1883; Ewart, 1892; Ballowitz, 1899). Однако им не удалось выявить основы возникновения электрических органов у рыб. Интенсивное исследование данной проблемы в течение многих последующих десятилетий позволило установить, что электрические органы у рыб являются производными мышечных клеток (Dahlgren, 1910, 1914; White, 1918; Johnels, 1956; Lissmann, 1958; Keynes, 1961; Szabo, 1961; Беннет, 1964; Протасов, 1972; Барон, Михайленко, 1976, и др.). Долгое время исключением был лишь *Malapterurus electricus*, у которой, как считалось (Fritsch, 1883), электрический орган образуется из кожных желез. Однако на основании гистологических данных Иванцову (1894) удалось установить, что электрический орган этого сома произошел из мышечной ткани. Данный вывод был подтвержден исследованиями других авторов (Ballowitz, 1899; Johnels, 1956). Необходимо указать на существование данных о возникновении электрических органов у *Sternarchus albifrons* из нервной ткани (Couceiro, de Almeida, 1961; Oliveira, 1961).

Превращение мышечной ткани в электрическую у этих рыб начинается в эмбриональном состоянии, и электрический орган растет на протяжении всей жизни рыбы. Причины, вызывающие превращение мышечной ткани в электрическую, до сих пор остаются неразгаданными. Дальгрэн (Dahlgren, 1910) считал, что начало трансформации мышечной ткани в электрическую исходит от какого-то внутреннего «запускающего» стимула. На основании изучения функции электрических органов слабоэлектрических рыб семейства *Mormyridae* и *Gymnotidae* Лиссман (Lissmann, 1958) пришел к выводу, что одной из предпосылок появления электрических органов у рыб можно считать генерируемые неэлектрическими рыбами электрические биопотенциалы мышц и способствующая их распространению водная среда. Подтверждением этого послужили биопотенциалы, зарегистрированные автором вблизи речного угря *Anguilla anguilla*. Подобные электрические потенциалы были зарегистрированы также у многих неэлектрических видов рыб, как морских, так и пресноводных (Kleereckoper, Sibakin, 1956; Протасов, 1969; Михайленко, 1970, 1971; Протасов и др., 1970; Басов и др., 1971; Чепурнов и др., 1971). Показано (Протасов,

1972), что электрические биопотенциалы у неэлектрических рыб представляют собой в основном результат их дыхательной, сердечной или локомоторной деятельности. Их амплитуда, как правило, не превышает 5 мВ. Распространяясь в водной среде, биопотенциалы воздействуют на органы боковой линии и стимулируют одновременное развитие электрического органа и электрорецепторов при условии увеличения амплитуды и длительности генерируемого неэлектрической рыбой биопотенциала. Примером может служить черноморский звездочет *Uranoscopus scaber* L. из семейства *Uranoscopidae* — близкий родственник двух известных рыб этого семейства рода *Astroscopus*, у которых имеются электрические органы, находящиеся в голове и образованные из глазных мышц. Электрический орган у *U. scaber* отсутствует (Dahlgren, 1914), однако черноморский звездочет способен генерировать электрические разряды амплитудой до 300 мВ в ответ как на механическое раздражение (касание стеклянной палочкой), так и спонтанно — при подсаживании к нему в аквариум рыб других видов (например, *Raja clavata* или *Dasyatis pastinaca*, *Trigla lucerna*), при поимке объектов питания (Михайленко, 1971, 1973). В ответ на тактильную механическую стимуляцию регистрируются длительные (до 30 с) низкоамплитудные колебания электрического потенциала вблизи *U. scaber*, источником которых, как было описано ранее (Михайленко и др., 1972; Михайленко, 1973), служит акустический аппарат рыбы. Вызвать подобные разряды электрической стимуляцией центральных нервных структур не удалось.

Одна из особенностей в излучении электрических разрядов черноморским звездочетом по сравнению с другими неэлектрическими видами рыб заключается в том, что как в ответ на механическое, так и при стимуляции головного мозга электрическими импульсами генерация разряда не сопровождается мышечным сокращением. Электрические разряды можно регистрировать при обездвижении рыбы анестетиками общего действия (уретан, хлоралоза) или миорелаксантами (диплацин, тубокурарин). При введении черноморскому звездочету 2%-го диплацина в дозе 4 мг/кг массы тела движение жаберных крышек прекращается, однако электрические разряды продолжают генерироваться, мышечных же сокращений не удается обнаружить даже при просмотре в бинокулярный микроскоп под большим увеличением отдельных частей мускулатуры. Еще одна весьма специфическая характеристика возникающего при генерации электрического разряда звездочета — униполярность колебаний потенциала (положительная — в ростральной части тела, отрицательная — в каудальной) (рис. 1). Нулевая эквипотенциальная линия проходит между колючей и мягкой частями спинного плавника (Михайленко и др., 1972). Монополярный электрический разряд черноморского звездочета в опытах на некураризированных рыбах может иметь длительность от 40 мс до 1 с и амплитудой 300 мВ. Форма электрического разряда имеет крутой передний фронт и резкий спад, плато обладает характерной волнистой изрезанностью. Каждая волна изрезанности длится 5 мс и немного увеличивается по мере приближения регистрирующего электрода к нулевой эквипотенциали. Длительность отдельного электрического разряда слабоэлектрического *Astroscopus* равняется длительности одной волны изрезанности, которые наблюдаются в разряде *U. scaber*. Это сравнение отражает процесс трансформирования мышечной ткани в электрическую и характер механизма генерации электрического разряда мышечной и электрической тканью. Фронтальная перерезка мягких тканей туловища *U. scaber* по нулевой эквипотенциали приводит к падению амплитуды электрического разряда и смещению нулевой эквипотенциали. При увеличении концентрации *d* — тубокурарина от 1,5 до 7,5 мг/кг массы тела амплитуда электрического разряда уменьшается в 3 раза (Барон, Михайленко, 1976).

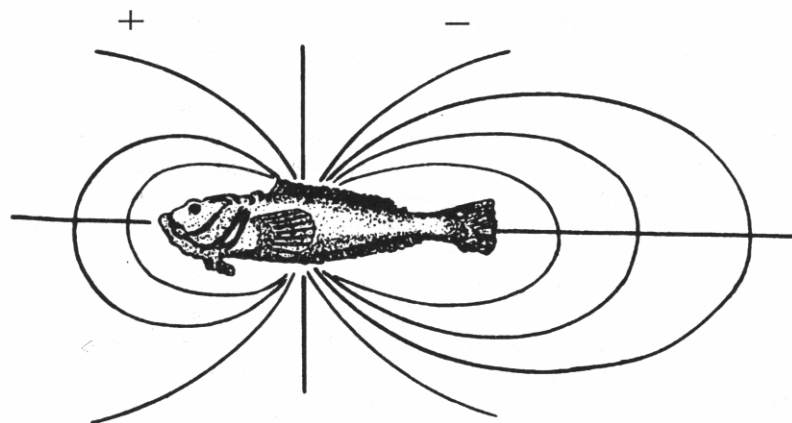


Рис. 1. Электрическое поле неэлектрической рыбы *Uranoscopus scaber*

Электрические потенциалы, зарегистрированные вблизи электрических рыб, обязаны своим происхождением усиленным сокращениям мышечной мускулатуры. Амплитуда и форма регистрируемых колебаний потенциала при этом имеют типичные миографические характеристики, если они не связаны с работой мышц акустического аппарата. Экспериментальный материал, полученный на черноморском звездочете, показывает четкое отличие его электрической активности от таковой у других неэлектрических видов рыб.

С одной стороны, отсутствие электрического органа у *U. scaber*, а с другой — достаточно высокая амплитуда генерируемого электрического потенциала, превосходящая по величине и длительности разряды некоторых слабоэлектрических рыб, и отсутствие при генерации потенциалов мышечных сокращений указывают на специфические свойства мышечной ткани звездочета. Эта ткань иннервируется через нейромышечные синапсы, поскольку введение внутримышечно препарата кураре снижает амплитуду генерируемого разряда.

Факт регистрации от *U. scaber* электрических разрядов с постоянной формой, амплитудой и большой длительностью объясняется наличием у него мышечной ткани, которая по своим генераторным способностям значительно превосходит обычные мышечные ткани неэлектрических рыб. Анатомические исследования (Le Danois, 1962) позволили установить, что мышечная ткань звездочета представляет собой рыхлую индифферентную массу с высокой степенью гомогенности мышечных структур. Подобная аморфная ткань имеется у электрического сома (Иванцов, 1894). Располагается она между электрической и настоящей мышечной тканью. У электрического сома это ткань, как будто остановившаяся на одной из стадий эмбрионального превращения мышечной ткани в электрическую; она состоит из гомогенной слизистой массы с беспорядочно разбросанными в ней соединительно-тканевыми клетками и волокнами. В эпидермисе *U. scaber* обнаружены и описаны (Коваль, Калюжная, 1975; Чернышев, Калюжная, 1975) бокаловидные клетки, похожие на электрорецепторы мормирид. Предполагалось, что функция бокаловидных клеток *U. scaber* — выделять слизь на поверхность кожи с целью уменьшения гидродинамического сопротивления. Другими исследователями доказано (Усова, Чайковская, 1975), что слизь, выделяемая бокаловидными клетками *U. scaber*, не снижает сопротивления среды и не улучшает гидродинамических качеств при пла-

вании, и поэтому назначение бокаловидных клеток у *U. scaber* требует дальнейших исследований. Известные у ската ампулы Лоренцини вначале также принимали за органы, выделяющие слизь и распределяющие ее по поверхности тела. В настоящее время установлено, что ампулы Лоренцини — электрические рецепторы с очень высокой чувствительностью к электрическим полям (0,01 мкВ/см).

Электрические органы у рыб представляют собой характерный пример конвергенции, при которой наличие переходных форм не противоречит законам эволюции и они могут превосходно сохраняться и существовать (в противоположность дивергенции, где переходные формы животных, как правило, исчезают). Полагают (Grundfest, Bennett, 1961), что электрические клетки представляют собой несколько стадий регрессивной специализации. Первым признаком ее является потеря сократительного аппарата поперечно-полосатыми мышечными волокнами, хотя остатки миофибрилл присутствуют (Mathewson et al., 1961) наряду с рудиментарными трубочками саркоплазматической сети и другими компонентами мышечной клетки (Szabo, 1961). Дальнейшие изменения приводят к полной резорбции саркоплазматической сети, отдельные структуры которой служат для проведения электрического импульса вглубь мышечного волокна при сокращении. Полное исчезновение компонентов саркоплазматической сети приводит к утрате возбудимости, и электрические клетки морских электрических рыб становятся невозбудимыми.

Черноморский звездочет передвигается при помощи ундулирующих колебаний всего туловища. Подобный способ плавания присущ электрическому сому. Визуальные наблюдения показывают, что мышечный аппарат *U. scaber* потерял способность к сокращению как при передвижении, так и при прямом электрическом раздражении непосредственно мышечных структур (Барон, Михайленко, 1976).

Таким образом, проведенный анализ позволяет отнести *U. scaber* к псевдоэлектрической рыбе и предполагает, что дальнейшие исследования рыб семейства *Uranoscoridae*, в котором насчитывают около 30 видов, дадут изобилие сравнительного экспериментального материала для выяснения эволюционных изменений процесса превращения мышечной ткани в электрическую и причин, вызывающих такое превращение. Ранее электрические органы слабоэлектрических рыб называли рудиментарными или ложноэлектрическими, однако электрофизиологические, гистологические и цитологические исследования показали, что электрические органы слабоэлектрических рыб состоят из настоящих электрических клеток, что и позволило реабилитировать этих рыб в полноценных электрических.

Литература

Барон В. Л., Михайленко Н. А. *Uranoscopus scaber* — переходная форма в эволюции электрических органов у рыб // Доклады АН СССР. — 1976. — Т. 229. — № 4. — С. 983—986.

Басов Б. Н., Круминь В. М., Михайленко Н. А., Протасов В. Р. Электрические разряды трех видов неэлектрических рыб Черного моря // Бионика. — 1971. — № 5. — С. 113—116.

Беннет М. Механизм действия электрических органов // Современные проблемы электробиологии. — М.: Мир, 1964. — С. 119—180.

Иванцов Н. Микроскопическое строение электрического органа у *Torpedo* // Ученые записки Имп. Моск. Унив. — 1894. — Т. 11. — С. 1—129.

Коваль А. П., Калюжная Т. А. Особенности поступления слизистого вещества на поверхность тела рыбы // Бионика. — 1975. — Вып. 9. — С. 86—89.

Михайленко Н. А. О связи генерируемых рыбой электрических и акустических полей и их возможном назначении // Биокibernетика. Бионика. — 1970. — С. 146—147.

Михайленко Н. А. О биологическом значении и динамике электрических разрядов у слабоэлектрических рыб Черного моря // Зоол. журн. — 1971. — Т. 50. — №9. — С. 1347—1352.

Михайленко Н. А. Орган звукообразования и электрогенерации у черноморского звездочета *Uranoscopus scaber* (Uranoscopidae) // Зоол. журн. — 1973. — Т. 52. — №9. — С. 1353—1359.

Михайленко Н. А., Дубровский Н. А., Сорока Л. А. Физические особенности электрических разрядов у звездочета // Биофизика. — 1972. — Т. 17. — Вып. 3. — С. 508—517.

Протасов В. Р. Электрические разряды и звуки у некоторых рыб Черного моря // Журн. общ. биологии. — 1969. — Т. 30. — №5. — С. 585—601.

Протасов В. Р. Биоэлектрические поля в жизни рыб. — М., 1972. — 228 с.

Протасов В. Р., Басов Б. М., Круминь В. М., Орлов А. А. Электрические разряды так называемых неэлектрических рыб и их возможное биологическое значение // Зоол. журн. — 1970. — Т. 49. — №5. — С. 754—766.

Усова Е. Т., Чайковская А. В. Аминокислотный состав различных по эффективности снижения гидродинамического сопротивления слизистых веществ кожи черноморских рыб // Бионика. — 1975. — Вып. 9. — С. 93—97.

Чепурнов А. В., Овчинников В. В., Михайленко Н. А. Генерация электрических разрядов молодью речного угря // Вопросы ихтиологии. — 1971. — Т. 11. — Вып. 1. — С. 164—167.

Чернышев О. Б., Калюжная Т. А. О возможном действии слизистых покрытий рыб // Бионика. — 1975. — Вып. 9. — С. 81—86.

Ballowitz E. Das elektrische Organ des afrikanischen Zitterweises (*Malapterurus electricus*) // Gustav Fischer. — 1899. — V. 6. — P. 1—96.

Couceiro A. M., de Almeida D. F. Some data on the structure of the electric organs of the iltui, *Sternarchus albifrons* (L.) // An. Acad. Bras. De Cien. — 1961. — V. 27. — P. 323—328.

Dahlgren U. Origin of the electricity tissues in fishes // Amer. Nat. — 1910. — V. 44. — P. 193—205.

Dahlgren U. The habits of *Astroscopus* and the development of its electric organs // Carnegie Inst. Wash. Year Book. — 1914. — V. 13.

Darwin C. The origin of species and the descent of Man // Modern Library Edition. London — 1859.

Ewart J. C. The electric organ of the skate. Observation on the structure, relation, progressive development and growth of the electric organ of the skate // Phil. Trans. Roy. Soc. London. — 1892. — V. 183 B. — P. 389—420.

Fritsch G. Die elektrischen Fische. — 1883. — V. 2. — 146 p.

Grundfest H., Bennett M. V. L. Studies on the morphology and electrophysiology of electric organs. 1. Electrophysiology of marine electric fishes // «Bioelectrogenesis», ed. C. Chagas and A. Paes de Carvalho, Eds. Elsevier. — Amsterdam, 1961. — P. 57—95.

Johnels A. G. On the origin of the electric organ in *Malapterurus electricus*. — Quart. J. Microscop. Sci. — 1956. — V. 97. — P. 455—464.

Keynes R.D. The development of the electric organ in *Electrophorus electricus* // «Bioelectrogenesis», ed. C. Chagas and A. Paes de Carvalho, Eds. Elsevier. — Amsterdam, 1961. — P. 14—18.

Kleerckoper H., Sibakin K. An investigation of the electrical «Spike» potentials produced by the Sea Lamprey in the water surrounding the head region. // J. Fis. Res. Board. — 1956. — V. 13. — P. 375.

Le Danois Y. Bull. Inst. Oceanogr. — Monaco, 1962. — V. 1229. — P. 3—40.

Lissmann H. W. On the function and evolution of electric organ in fish // J. Exp. Biol. — 1958. — V. 35. — P. 156—191.

Mathewson R., Wachtel A., Grundfest H. Fine structure of electroplaques // «Bioelectrogenesis», eds. C. Chagas and A. Paes de Carvalho, eds. Elsevier. — Amsterdam, 1961. — P. 25—35.

Oliveiro Castro G. Morphological data on the brain of *Electrophorus electricus* (L.) // In «Bioelectrogenesis», eds. Elsevier. — Amsterdam, 1961. — P. 171—183.

Szabo T. Les organes electriques de *Gymnotus carapo* // Proc. Koninkl. nederl. akad. wet. — 1961. — C. 64. — №4. — P. 584—586.

White E. G. The origin of the electric organ in *Astroscopus guttatus* // Carnegie Inst. of Washington. — 1918. — V. 12. — P. 139—172.