

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

ЭЛЕКТРИЧЕСКОЕ ПОЛЕ У СЛАБОЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ЧЕРНОМОРСКОГО ШИПОВАТОГО СКАТА

Н. А. Михайленко

Карадагский природный заповедник НАН Украины

Электрические разряды сильноэлектрических скатов рода *Torpedo*, достигающие нескольких сотен вольт и предназначенные для обороны и нападения на объекты питания, были известны еще в глубокой древности. Вопрос же о функциональном назначении их эволюционных предшественников — электрических органов у слабоэлектрических скатов семейства *Rajidae*, разряды которых не превышают нескольких десятков милливольт, до настоящего времени остается нерешенным. Даже установление того факта, что ампулы Лоренцини, открытые у этих животных около 300 лет тому назад, являются высокочувствительными электрорецепторными образованиями (Murray, 1974), не привело к представлению о функциональной связи электрогенераторной и электрорецепторной систем у этих рыб. У морских рыб и, в частности, у скатов, в отличие от пресноводных слабоэлектрических рыб, отсутствует система электрорецепторов, специально предназначенных для восприятия электрического сигнала (Bennet, 1970). Ампулы Лоренцини по своему частотному диапазону восприятия (0,1 — 0,5 Гц, Kalmijn, 1971) считались непригодными для выполнения такой функции. Кроме того, естественные разряды слабоэлектрических скатов до сих пор не описаны; не известны условия, при которых они возникают у животного в естественной среде обитания. Экспериментально вызвать разряд электрического органа слабоэлектрического ската достаточно трудно. В известных работах (Szabo, 1955) он был вызван сильным механическим воздействием (включая раздражение нервных структур) и характеризовался варьированием по амплитуде и длительности в широких пределах. В связи с этим, возможность совместной деятельности электрогенераторной и электрорецепторной систем, а также восприятие ампулами Лоренцини электрических разрядов других видов морских рыб до сих пор не исследовались.

В настоящей работе предпринята попытка изучить разряды электрического органа слабоэлектрического шиповатого ската в условиях лабораторного эксперимента, исследовать реакции электрических рецепторов ампул Лоренцини на электрическое поле, возникающее от собственного разряда и разрядов других морских рыб, а также определить пространственную конфигурацию электрического поля и рассчитать дальность его распространения в водной среде.

С этой целью в опытах на ненаркотизированных черноморских скатах производилась параллельная регистрация разрядов электрического органа и импульсной активности одиночных нервных волокон, иннервирующих ампулы Лоренцини ампулярной гиоидной группы. Кроме того, изучали влияние электрических разрядов конспецифических особей шиповатого ската *Raja clavata* и черноморского звездочета *Uranoscopus scaber* на электрические рецепторы ската при различных расстояниях между двумя животными. При проведении эксперимента животные фиксировались бинтами на платформе из оргстекла в центре экспериментальной ванны размером 1,2 × 0,8 × 0,2 м. Через жабры животных в течение всего эксперимента пропускалась аэрированная морская вода с температурой 19°C. Отведение импульсной активности осуществлялось по описанной методике (Акоев, 1974). Во время опыта вся рыба, за исключением операционного поля и отводящих электродов, была покрыта водой. Регистрация разрядов электрического органа проводи-

лась хлорсеребряными электродами с агаровыми мостиками, расположенными у основания кончика хвоста и соединенными с усилительной и регистрирующей системами. В тех опытах, когда изучали ответы электрических рецепторов на других животных, последние фиксировались на отдельной платформе, свободно перемещаемой по дну экспериментальной ванны. Расстояние между двумя животными по вертикали составляло 10—12 см, а их взаимная ориентация в горизонтальной плоскости фотографировалась.

Для получения относительно стабильных разрядов электрического органа скатов использовалось слабое механическое раздражение дорсальной поверхности грудных плавников или участков кожи вблизи глаз. Электрические разряды ската, наиболее близкие, по-видимому, к естественным, характеризуются довольно большой длительностью — до 800 мсек и амплитудой около 60 мВ (рис. 1). Как правило, максимальной амплитуды электрический разряд достигает через 80—120 мсек после его возникновения и этот уровень (иногда с небольшими колебаниями) поддерживается в течение сотен миллисекунд. В момент разряда наибольший по величине положительный потенциал (до 40—50 мВ) по отношению к удаленному электроду регистрируется в области кончика хвоста, а наибольший отрицательный потенциал (от -10 до -15 мВ) — в средней трети хвоста. Электрическое поле разряда, таким образом, имеет структуру поля диполя. При этом через воду и тело рыбы течет электрический ток от рострального участка тела к каудальному.

Возникающий разряд электрического органа сопровождается отчетливыми импульсными реакциями в нервных органах и волокнах, иннервирующих ампулы Лоренцини. В соответствии с обычным отношением ампул Лоренцини к полярности электрического стимула (Murray, 1974), рострально направленные ампулы, для которых возникающий при разряде ток является входящим, реагируют торможением

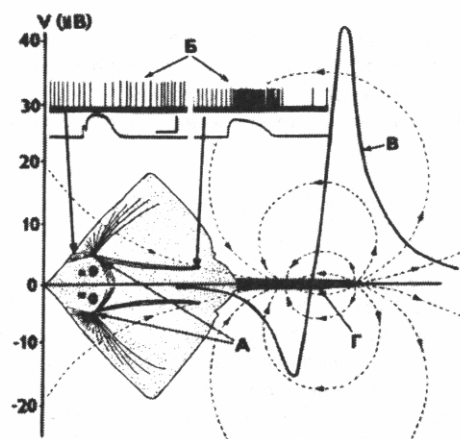


Рис. 1. Действие разряда электрического органа ската на ампулы Лоренцини гиоидной группы

А — расположение каналов ампул Лоренцини гиоидной группы ската на дорсальной поверхности тела;

Б — импульсные ответы различных ампул Лоренцини (пора исследуемой ампулы указана стрелкой) на разряд электрического органа. Калибровка: вертикально 20 мВ (для записи разряда), горизонтально 200 мс;

В — распределение потенциала, возникающего при разряде электрического органа, вдоль тела ската;

Г — местоположение электрического органа в хвосте ската

фоновой импульсации иннервируемого волокна и всех нервных волокон этой группы, тогда как каудально направленные ампулы, через которые ток выходит, отвечают возбуждением (рис. 1Б).

В экспериментах выявилась четкая способность ампул Лоренцини воспринимать электрические разряды других видов морских рыб — конспецифических особей, а также черноморского звездочета, у которого отсутствует электрический орган (Dahlgren, 1914), но есть способность к генерации слабых электрических разрядов (Михайленко, 1973). Было отмечено, что интенсивность и характер реакции электрорецепторов ампул Лоренцини зависят от взаимной ориентации животных — генерирующего и воспринимающего электрический разряд.

Полученные данные свидетельствуют о том, что в естественных условиях обитания слабозлектрические скаты *Raja clavata*, используя электрогенераторную и электрорецепторную системы, могут осуществлять как электролокацию пространства (восприятие предметов, имеющих отличное от окружающей среды удельное сопротивление и, следовательно, искажающих электрическое поле разряда), так и электрическую коммуникацию между особями. Восприятие ампулами Лоренцини электрических разрядов других морских рыб и назначение этих разрядов еще предстоит изучить.

Дальность внутривидовой электрической коммуникации, которая, очевидно, имеет существенное значение в жизни животных (например, в репродуктивном поведении), можно оценить, используя данные о чувствительности одиночных ампул Лоренцини или ампул ската в целом, а также закономерности ослабления (с расстоянием) электрического поля диполя в воде.

Электрическое поле разряда по линии, перпендикулярной оси диполя, на расстоянии r определяется соотношением:

$$E = \frac{UL^2}{8r^3}, \quad (1)$$

где: U — амплитуда разряда, L — длина электрического органа.

Электрическое поле вдоль продольной оси диполя будет в два раза больше. Отсюда можно определить дальность электрокоммуникаций между животными $r_{\text{ком}}$. Исходя из формулы (1), дальность электрической коммуникации по линии, перпендикулярной оси диполя, составит:

$$r_k = \sqrt[3]{\frac{U \cdot L^2}{8 \cdot E_{\text{порог}}}}, \quad (2)$$

где: $E_{\text{порог}}$ — пороговая напряженность электрического поля, воспринимаемая ампулой Лоренцини. Полагая $U = 50$ мВ, $l = 50$ см, $E = 0,1$ мкВ/см (Броун, Ильинский, 1979), получим дальность распространения электрического поля (коммуникации), равную приблизительно 5 м. Величина r_k по оси диполя будет в $\sqrt[3]{2}$ раза больше, т. е. около 7 м.

Из полученных экспериментальных данных значение потенциала при разряде электрического органа на расстоянии 50 см вдоль продольной оси тела в каудальном направлении составляет 3 мВ (скат длиной 83 см). По формуле:

$$U = \frac{J \cdot L}{4\pi s r^2}, \quad (3)$$

где: J — ток в диполе, L — длина электрического органа, s — электропроводность воды. Отсюда:

$$\frac{J \cdot L}{4\pi s} = U_r \cdot r^2 \approx 0,48 \cdot 10^{-3} \text{ В/м}^2. \quad (4)$$

Из формулы (1) напряженности поля диполя получим искомую оценку максимального расстояния r_{max} , при котором $E = E_{\text{порог}}$:

$$r_{\max} = \sqrt[3]{\frac{U_r \cdot r^2}{E_{\text{порог}}}} = 4.5 \text{ м.} \quad (5)$$

Если же использовать данные по чувствительности всей электрорецепторной системы (0,01 мкВ/см), то дальность электрокоммуникации (порог, полученный при регистрации электрокардиограммы ската) составит приблизительно 15 м (Dijkgraaf, Kalmijn, 1963). Это расстояние, по-видимому, превышает возможность зрительной системы, учитывая полное отсутствие света в местах обитания скатов на глубинах 80—100 м, где они проводят большую часть времени года, за исключением периода размножения, когда скаты выходят из глубин на мелководье (10—20 м) для откладки яиц. Полученные данные распространения электрического поля ската значительно превышают диапазон зрительного восприятия в естественной среде обитания, свидетельствуют о возможном биологическом значении собственных электрических разрядов как дополнительной адаптации к донному образу жизни с помощью электроориентации и коммуникации.

Результаты, полученные на шиповатом скате, могут иметь значение для понимания эволюции электрических органов у рыб, в частности, образования сильно-электрических органов у пластинчатожаберных рыб, способных к генерации электрических разрядов амплитудой до 400 вольт. Слабоэлектрические органы скатов эволюционировали в направлении увеличения амплитуды электрического разряда и, следовательно, дальности электрокоммуникации. Возможно, что именно это обстоятельство привело в процессе естественного отбора к появлению у пластинчатожаберных рыб сильноэлектрических органов, которые в дальнейшем приобрели функцию нападения на объекты питания и защиты от врагов.

Автор выражает признательность Н. А. Сапунову за помощь в расчетах дальности электрокоммуникации и за участие в обсуждении данной работы.

Литература

- Акоев Г. Н., Жадан Г. Г., Ильинский О. Б., Титков Е. С. Электрофизиологическое исследование свойств электрорецепторов (ампул Лоренцини) черноморских скатов // Нейрофизиология. — 1974. — Т. 6. — №4. — С. 426—433.
- Броун Г. Р., Ильинский О. Б., Крылов Б. В. Реакция ампул Лоренцини в однородном электрическом поле // Нейрофизиология. — 1979. — Т. 11. — №2. — С. 158—166.
- Михайленко Н. А. Орган звукообразования и электрогенерации у черноморского звездочета *Uranoscopus scaber* (Uranoscopidae) // Зоол. журн. — 1973. — Т. 42. — №9. — С. 1353—1359.
- Bennett M. V. L. Comparative physiology: electric organs. — 1970. — V. 32. — P. 471—528.
- Dahlgren U. The habits of *Astrosopus* and the development of its electric organs // Carnegie Inst. Washington. — Year Book, 1914. — V. 13. — P. 201—203.
- Dijkgraaf S., Kalmijn A. L. Untersuchungen über die Funktion der Lorenzinischen Ampullen bei den Ektosmobranchiern // Z.vergl.Physiol. — 1963. — V. 47. — №84. — P. 438—456.
- Kalmijn A. L. The electric sense of sharks and rays // J. Exp. biol. — 1971. — V. 55. — №4. — P. 371—392.
- Murray R. W. The ampullae of Lorenzini // Handbook of sensory physiology. Ed. A. Fessad et al.: Springer. — 1974. — V. 11/3. — P. 125—146.
- Szabo Th. Quelques precision sur le noyau de commande centrale dela decharge electrique chez la Raie // J. Physiol. (Paris) — 1955. — V. 47. — P. 283—287.