

ТАКТИЛЬНАЯ РЕЦЕПЦИЯ НАРУЖНЫХ ПОКРОВОВ ГОЛОВЫ  
СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ (*Carassius auratus gibelio*)

©2016 г. Г. В. Девицина, Д. Н. Лапшин

Представлено академиком РАН Д.С. Павловым 08.07.2015 г.

Поступило 09.07.2015 г.

С помощью методики неинвазивной регистрации потенциалов впервые зафиксированы ответы тактильных рецепторов тонического, фазного и смешанного типов на механическую стимуляцию поверхности кожи головы рыб. Наиболее высокая чувствительность тактильных рецепторов обнаружена в коже околоротовой и гулярной зон, что отражает функциональную значимость этих зон в пищевом поведении рыб.

DOI: 10.7868/S0869565216040253

У рыб хорошо развита полимодальная кожная чувствительность. Хеморецепция обеспечивается наружными вкусовыми почками и рецепторами общего химического чувства. Механорецепция наиболее ярко представлена системой органов боковой линии. Данные наблюдений за поведением рыб указывают также на большую роль тактильной рецепции при поиске пищи и при ориентации в пространстве [1–3].

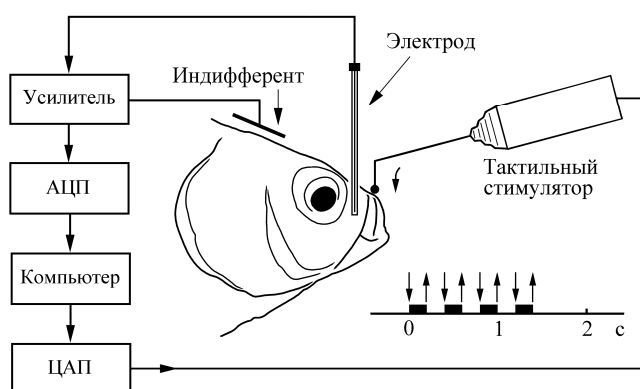
Тактильные реакции в виде разрядов спайков в ответ на механическую стимуляцию кожной поверхности рыб ранее были зарегистрированы в аксонах ветвей тригемино-лицевого комплекса и в ядрах соответствующих проекционных зон головного мозга рыб [4–6]. В то же время цитируемые работы были посвящены в первую очередь исследованию химической чувствительности рыб, тогда как вызванные тактильные реакции на ненормированные механические стимулы продемонстрированы авторами только в качестве феномена.

В связи с этим нами была поставлена задача – исследовать физиологические характеристики кожных тактильных рецепторов.

В опытах использовали 9 особей серебряного карася *Carassius auratus gibelio* длиной 9–12 см. Всего было проведено 28 экспериментов, включавших в сумме 2500 отдельных регистраций. Массив полученных данных содержал 1100 ответов на тактильную стимуляцию. Перед опытом рыбу закрепляли в пластмассовом боксе таким

образом, что все ее тело находилось в воде, кроме верхней части головы. Жабры подопытной рыбы постоянно перфузировали водой при 18–19°C. Анестетики и миорелаксанты не применяли. После опытов рыбы, отпущенные в аквариум, продолжали обычным образом плавать и питаться.

Для измерения тактильной чувствительности мы применили методику регистрации электрических потенциалов на поверхности головы рыбы в ответ на локальную тактильную стимуляцию разных участков кожи (рис. 1). Тактильную стимуляцию осуществляли упругими поводками из нейлона, загнутыми в терминальной части и с оплавленным торцом в виде небольшой сферы диаметром 1 мм. Всего использовали 6 типов поводков разной жесткости.



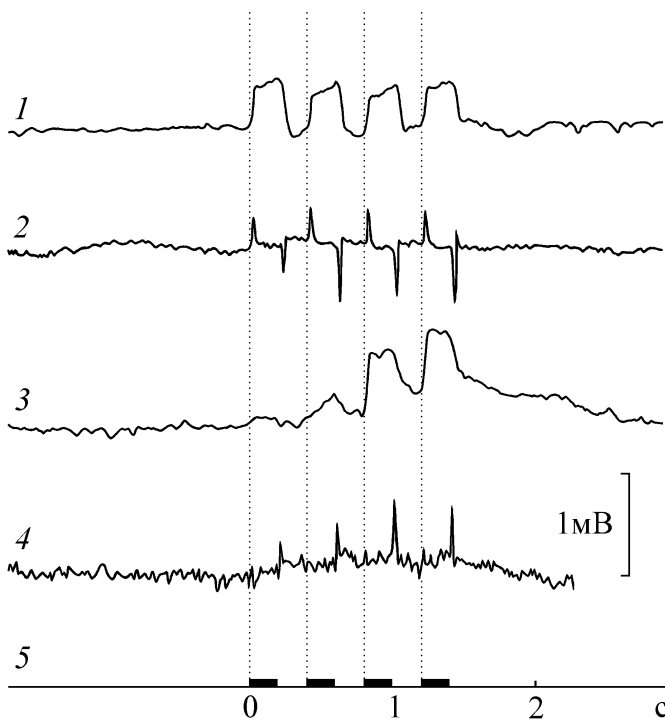
**Рис 1.** Схема установки для измерения тактильной чувствительности рыб. На врезке показан график изменения давления на кожу со стороны тактильного стимулятора. Стрелки, направленные вниз, соответствуют моментам увеличения усилия на кожу со стороны стимулятора, стрелки, направленные вверх, снижению усилия.

Московский государственный университет  
им. М.В. Ломоносова

E-mail: gdevicina@mail.ru

Институт проблем передачи информации  
им. А.А. Харкевича

Российской Академии наук, Москва



**Рис. 2.** Примеры реакций тактильных кожных рецепторов на голове рыбы: 1 – тонический ответ; 2 – фазный ответ *on-off*; 3 – тонический ответ с нарастанием амплитуды; 4 – фазный ответ *off* с нарастанием амплитуд; 5 – временная схема включения и выключения стимулятора в ходе одной регистрации. Черными прямоугольниками обозначены интервалы действия тактильных стимулов длительностью 0.2 с каждый.

Поводок крепили в зажиме электромагнитной системы, которая под управлением сигналов от цифро-аналогового преобразователя (ЦАП) поворачивала поводок в сторону исследуемого участка кожи подопытной рыбы. Усилие, оказываемое на поверхность кожи в процессе стимуляции наиболее мягким поводком, составляло 0.04 г, усилие наиболее жесткого поводка – 1.3 г, что соответствовало среднему давлению в области контакта 0.05 и 1.7 г/мм<sup>2</sup>. Поводки, обеспечившие промежуточные ступени силы стимуляции, были отрегулированы таким образом, чтобы при переходе на очередную ступень в сторону увеличения усилие возрастало в 2 раза (0.08, 0.16, 0.32, 0.64 г). До начала стимуляции поводок без нажима касался исследуемого участка кожи.

В качестве регистрирующего электрода использовали хлор-серебряную проволоку диаметром 0.3 мм, заключенную в стеклянный капилляр. Частично оплавленный торец капилляра во время регистрации плотно, без просветов прилегал к поверхности кожи. Сигнал с электрода после усиления поступал на аналогово-цифровой преобразователь (АЦП) и компьютер, который обеспечивал формирование команд для ЦАП и сохранение полученных данных. Каждая реги-

страция длилась 5.8 с и включала в себя наблюдение стабильности электрического потенциала до стимуляции (1.8 с), отображение рецепторной активности на фоне четырехкратной механической стимуляции исследуемого участка кожи (1.4 с) и наблюдение колебаний потенциала в последствии (2.6 с). Интервал между последовательными циклами стимуляции составлял не менее 8 с.

Для определения тактильной чувствительности в каждой исследованной зоне измеряли пороговую силу механического давления на поверхность кожи, вызывавшую отклонение регистрируемого потенциала от базовой линии на величину не менее 0.1 мВ.

В ходе экспериментов были зарегистрированы две основные формы реакций тактильных рецепторов: тонические ответы медленно адаптирующихся рецепторов в виде колебаний потенциала, повторяющих динамику четырехкратного стимула (рис. 2, 1), и фазные ответы быстро адаптирующихся рецепторов в виде потенциалов *on*, *off* и *on-off* (рис. 2, 2, 4). Как известно, тонические рецепторы отражают силу тактильного воздействия, тогда как фазные рецепторы кодируют скорость его изменения [7]. Наблюдались также и ответы смешанного типа (фазно-тонические). Этот эффект можно объяснить высокой плотностью распределения различных типов тактильных рецепторов в исследованных участках кожи [8, 9]. В ряде случаев ответные реакции на тактильный стимул выражались в медленном нарастании потенциала, длительность которого превышала время действия стимула. В наших экспериментах медленный потенциал мы наблюдали в комплексе с тоническим и с фазным ответами (рис. 2, 3, 4). Наиболее часто регистрировали реакции тонического типа (44%). Доли фазных и медленных ответов составляли 37 и 19% соответственно. В ряде опытов реакции на ритмическое надавливание на кожу выражались в ответах убывающей либо возрастающей амплитуды (рис. 2, 3, 4). Такие изменения интенсивности ответных реакций указывают на влияние эфферентного контроля на возбудимость кожных механорецепторов.

Анализ распределения тактильной чувствительности по наружной поверхности головы карася позволил выделить пять зон: околоротовую, предглазничную, заглазничную, теменную и гулярную (горловую). Отмечено, что выделенные зоны совпадают с зональностью распределения нервных окончаний лицевого и тройничного нервов в коже головы карася [10, 11]. Зоны различались по тактильной чувствительности и соотношению разных форм ответа на стимулы. Самая высокая чувствительность с пороговой величиной воспринимаемого усилия, равной 0.04 г, обнаружена в околоротовой и в гулярной зонах. На дорзальных и латеральных участках предглазничной зоны пороговые реакции в виде синхрон-

ных со стимулами сдвигов потенциала амплитудой более 0.1 мВ возникали при надавливании на кожу с усилием 0.16–1.3 г. На латеральных участках гулярной зоны, в точках около жаберной полости, а также в заглазничной и в теменной зонах реакции на тактильную стимуляцию не выявлены. Общая тенденция распределения тактильно-чувствительных точек показывает снижение их количества в росто-каудальном и в вентро-дорзальном направлениях.

Характер рецепторных ответов в каждой зоне поверхности головы рыбы также имел свою специфику. В окологлоточной зоне мы зарегистрировали ответы как тонического (41%), так и фазного (36%) типов. Встречались также ответы смешанного типа – фазно-тонические. Медленную форму ответа чаще наблюдали в дорзальных участках окологлоточной (23%) и предглазничной (18%) зон, тогда как в гулярной зоне эта форма ответа проявлялась лишь в 10% регистраций. В предглазничной зоне соотношение тонического и фазного типов ответа было сходным с окологлоточной зоной: 46% представляли ответы тонического типа и 36% – фазного. Для гулярной зоны были характерны фазно-тонические ответы смешанного типа, при этом тонические ответы регистрировали чаще (51%), чем фазные (39%).

Таким образом, с помощью методики неинвазивной регистрации рецепторных ответов на тактильную стимуляцию было показано, что рыбы, также как и наземные позвоночные, обладают

тактильными рецепторами фазного и тонического типа. Наиболее высокая чувствительность и особенности распределения тактильных рецепторов в коже окологлоточной и гулярной зон отражают функциональную значимость этих рецепторов в пищевом поведении рыб.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Никольский Г.В.* Экология рыб. М.: Высш. шк., 1974. 367 с.
2. *Павлов Д.С.* Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.
3. *Kasumyan A.O.* // J. Ichthyol. 2011. V. 51. № 11. P. 1035–1103.
4. *Marui T., Caprio J.* // Brain Res. 1982. V. 231. P. 185–190.
5. *Marui T., Caprio J., Kiyohara S., Kasahara Y.* // Brain Res. 1988. V. 446. P. 178–182.
6. *Davenport C.J., Caprio J.* // J. Contr. Physiol. 1982. V. 147. P. 217–229.
7. *Смут К.* Биология сенсорных систем. М.: БИНОМ; Лаборатория знаний, 2005. 569 с.
8. *Whitear M.* // J. Zool. London. 1971. V. 163. P. 231–236.
9. *Kotrschal K., Whitear M., Finger T.E.* // J. Contr. Neurol. 1993. V. 331. P. 107–117.
10. *Puzdrowski R.L.* // J. Contr. Neurol. 1987. V. 198. P. 382–392.
11. *Puzdrowski R.L.* // J. Morphol. 1988. V. 259. P. 131–147.