

УДК 639.2.081.193:597—151

## О РОЛИ РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛОВ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В ВОЗНИКНОВЕНИИ АНОДНОЙ РЕАКЦИИ У РЫБ

Г. П. Данюлите

Изучение физиологических основ действия электротока на рыбу ставит перед исследователями вопрос, является ли реакция рыбы на ток результатом непосредственного действия электрического тока на ее центральную нервную систему или мышечную систему или это рефлекторное явление? Мнения различных ученых на этот счет очень разнообразны и часто опровергают друг друга. Значительная часть исследователей [5, 7 и др.] считает, что электрический ток действует на рыбу рефлекторно.

По мнению Гаревельда [7], электрическое раздражение воспринимается нервными окончаниями в мышцах, а кожные рецепторы не принимают участия в восприятии рыбой тока. Бодрова и Краюхин [2] на основе своих опытов утверждают, что электрический ток небольшой плотности воспринимается кожными рецепторами и рефлекторно вызывает возбужденное состояние рыбы.

Некоторые авторы [1, 10] связывают реакцию рыбы на ток с деятельностью лабиринта и боковой линии, однако другие исследователи [5, 9] убедительно показали, что эти органы не играют существенной роли в реакции рыбы на электроток.

Некоторые авторы [4, 5, 9] считают, что анодная реакция возникает у рыб, лишенных головного мозга. Вместе с тем существует мнение, что для осуществления анодной реакции при действии постоянного тока необходимо наличие головного мозга [3, 8].

Преобладающее большинство авторов признает, что спинной мозг имеет важное значение в реакции рыбы на электрический ток, но представления о его роли в этих явлениях также очень разнообразны.

Гаревельд [7], Гольсбанд [5] и другие, не наблюдая анодной реакции после разрушения спинного мозга, считают, что спинной мозг является той частью нервной системы, которая определяет направленное движение рыбы в электрическом поле.

Особого внимания заслуживают работы Ламарка [3, 8], который доказывает, что поляризация нисходящих и восходящих нервных волокон спинного мозга играет существенную роль в направленном движении рыбы в электрическом поле постоянного тока.

Однако имеются работы, доказывающие, что центральная нервная система не является необходимой для возникновения анодной реакции.

По мнению Хаскела и других [6], анодная реакция возникает независимо от спинного мозга — как результат непосредственного действия электрического тока на двигательные окончания в мышцах.

Спикер [9] пошел еще дальше. Он наблюдал анодный изгиб, т. е. сокращение мускулатуры со стороны анода, у рыб после выключения мионевральной передачи при помощи кураре. По мнению Спикера, анодная реакция является результатом непосредственного действия электрического тока на мускулатуру рыбы. Другие авторы [5, 8] после применения кураре анодной реакции у рыб не наблюдали.

В настоящей статье приведены результаты исследований, проведенных в лаборатории электролова рыбы Клайпедского отделения Гипрорыбфлота. Целью экспериментов было определить, какие отделы нервной системы рыбы являются ответственными за анодную реакцию, и вместе с этим проверить наиболее спорные данные в этой области.

### МЕТОДИКА

Основные опыты были проведены с сыртью (*Vimba vimba* L.). В некоторых случаях была использована салака (*Clupea harengus temb-gas* L.) и язь (*Leuciscus idus* L.).

Опыты проводились с постоянным электрическим током, получаемым от аккумуляторных батарей. В некоторых опытах постоянный ток прерывался выключателем от руки и подавался на электроды импульсами.

Выключение кожной рецепции производилось 5%-ными водными растворами кокаина, дикоина или 20%-ным раствором сернокислого магния ( $MgSO_4$ ). В ряде опытов производилось полное удаление кожи.

Различные отделы головного мозга (передний мозг, зрительные покрывки, мозжечок) удалялись путем экстирпации. У некоторых рыб была проведена перерезка нервного ствола ниже продолговатого мозга. Кроме того, были проведены опыты с декапитированными рыбами. При разрушении спинного мозга отрезали голову и в спинномозговой канал вводили зонд.

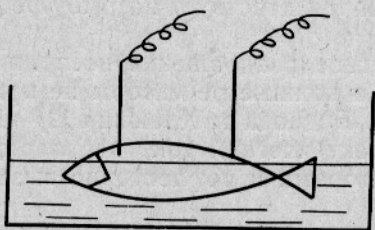


Рис. 1. Схема опытов с непосредственным приложением электродов к телу рыбы.

Изоляция мускулатуры от нервных влияний производилась при помощи внутримышечных инъекций диплацина. Дозу диплацина подбирали таким образом, чтобы у подопытной рыбы временно выключалась нервно-мышечная передача и она лишалась способности двигаться, но при этом сохранялось бы дыхание. Такое состояние у сырты было получено при дозе диплацина от 0,33 до 0,75 мг/кг веса.

Опыты проводились в аквариуме размером 148×58×45 см. Проверяли возникновение анодной реакции подопытных рыб при действии постоянного тока или отдельных импульсов тока до и после обработки рыбы указанными выше способами. Реакция некоторых подопытных рыб на электроток (действие которого продолжалось 10 сек) была зафиксирована на кинолентке, что позволило лучше проследить особенности их поведения.

Кроме того, были проведены опыты с непосредственным прикладыванием точечных электродов к поверхности тела рыбы (рис. 1).

При постепенном повышении напряжения на электродах определяли реакцию рыбы при нисходящем (анод расположен ближе к голове, катод — ближе к хвосту) и восходящем (обратное положение электродов) направлениях постоянного электрического тока.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

**Выключение кожной рецепции.** Для опытов было использовано 18 рыб (12 сыртей, два язя, четыре салаки). Реакция подопытных рыб наблюдалась визуально.

Минимальная реакция (вздрагивание передней части тела при нисходящем и всего тела при восходящем токе) у язя до обработки кокаином наступала при напряженности электрического поля 0,06 *в/см*. После обработки кокаином минимальная реакция также наступила при 0,06 *в/см*.

У сырты этой группы минимальная реакция наступала при напряженности электрического поля 0,03—0,04 *в/см*, а пороговая анодная реакция (поворот и движение рыбы в сторону анода) — при 0,06—0,1 *в/см*. После обработки дикоином минимальная реакция у этих рыб наступала при 0,03—0,04 *в/см*, а пороговая анодная реакция — при 0,068 *в/см*; после обработки серноокислым магнием — соответственно при 0,032 и 0,068—0,082 *в/см*.

В опытах с салакой с нее удаляли кожу. После операции подопытные рыбы неподвижно лежали на дне аквариума, однако через 1—1,5 ч они начинали плавать, не проявляя при этом заметных отклонений от нормального поведения. Анодная реакция у этих рыб сохранялась, порог ее не менялся, а, как и у интактных рыб, равнялся в среднем 0,07 *в/см*.

Таким образом, опыты показали, что ни анестезия кожных рецепторов, ни удаление кожи не только не устраняют анодной реакции, но даже не влияют на ее порог.

### ЭКСТИРПАЦИЯ РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛОВ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Для опытов были использованы 24 сырты. У одной группы рыб удаляли передний мозг, у другой — зрительные покрывки (*Lobi optici*), а у третьей — тело мозжечка (*corpus cerebelli*). У четвертой группы рыб зрительные покрывки, тело мозжечка и заднюю часть мозжечка (*valvula cerebelli*) удаляли одновременно (рис. 2).

Экстирпация переднего мозга практически не отразилась на внешнем поведении рыб. В остальных группах состояние рыб после операции было удовлетворительным, наблюдалось только некоторое расстройство движений; одни рыбы плавали, вращаясь вокруг своей оси, другие — совершали маневренные движения, иногда плавали вверх брюшком,



Рис. 2. Головной мозг сырты:

1 — передний мозг; 2 — зрительные покрывки; 3 — мозжечок; 4 — место разреза нервного ствола на уровне второго позвонка.



ложились на бок. Оперированные рыбы выживали от 3 до 6 дней, опыты над ними проводили через 2 ч и повторяли через сутки после операции.

Опыты показали, что экстирпация переднего мозга, зрительных покрывок и мозжечка, так же как и совместное их удаление, не нарушило проявления анодной реакции при действии постоянного тока. В табл. 1 приведены данные о напряженности электрического поля, при котором у подопытных рыб наблюдалась анодная реакция.

Таблица 1

**Напряженность электрического поля постоянного тока, вызывающая анодную реакцию сырти после удаления у нее различных отделов головного мозга**

| Подопытные рыбы                                       | Количество рыб | Напряженность поля, <i>в/см</i> |         |          |                        |         |          |
|---|----------------|---------------------------------|---------|----------|------------------------|---------|----------|
|   |                | пороговая анодная реакция       |         |          | четкая анодная реакция |         |          |
|   |                | среднее                         | минимум | максимум | среднее                | минимум | максимум |
| Интактные . . . . .                                   | 4              | 0,08                            | 0,07    | 0,09     | 0,14                   | 0,11    | 0,17     |
| С удаленными  |                |                                 |         |          |                        |         |          |
| передним мозгом . . . . .                             | 4              | 0,08                            | 0,06    | 0,09     | 0,14                   | 0,10    | 0,16     |
| зрительными покрывками . . .                          | 4              | 0,09                            | 0,07    | 0,105    | 0,14                   | 0,12    | 0,16     |
| телом мозжечка . . . . .                              | 5              | 0,08                            | 0,07    | 0,09     | 0,13                   | 0,09    | 0,19     |
| зрительными покрывками, телом и заслонками мозжечка . | 7              | 0,08                            | 0,06    | 0,09     | 0,14                   | 0,11    | 0,14     |

Как видно из таблицы, у всех подопытных рыб была получена анодная реакция при таких же значениях напряженности поля, как и у интактных рыб: при 0,08—0,09 *в/см* наблюдалась пороговая анодная реакция (поворот и движение рыбы к аноду), при 0,13—0,14 *в/см* — четкая анодная реакция, т. е. рыба пришла к аноду и там осталась до конца действия тока. Движения подопытных рыб под действием тока и без него были нарушены: в сторону анода они плыли, вращаясь вокруг своей оси, вверх брюшком или совершая маневренные движения.

**Опыты со спинальными рыбами.** Для опытов было использовано шесть сыртей. Спинной мозг перерезали на уровне второго позвонка (см. рис. 2). После операции рыбы теряли равновесие, чувствительность и плавательные движения отсутствовали; на 2—3-й день после операции у них изредка наблюдалась кратковременная двигательная активность. Дыхательные движения сохранялись нормальными, оставались также движения грудных плавников. Наблюдения за оперированными рыбами проводились в течение 6 дней. Равновесие рыб поддерживали при помощи поплавков, прикрепленных к спинному плавнику. Точность перерезки спинного мозга проверяли по окончании опытов.

Опыты показали, что реакция спинальной сырти в однородном поле постоянного тока в основных чертах не отличается от реакции интактных рыб. В табл. 2 приведены данные о напряженности электрического поля, которое вызвало у подопытных рыб анодную реакцию.

Как видно из таблицы, пороговая анодная реакция у спинальных рыб наступала при напряженности поля 0,12 *в/см*, а четкая анодная реакция — при 0,16 *в/см*. К аноду спинальные рыбы плыли при помощи произвольных плавательных движений. Часто в опытах при низких напряженностях поля движения были судорожными. С повышением напряженности поля плавательные движения, как правило, становились

более четкими с синусоидальными изгибами тела. На рис. 3 показана реакция спинальных рыб в электрическом поле постоянного тока напряженностью 0,16 в/см (по кадрам кинопленки). Цифрами указано время от начала опыта в секундах.

Таблица 2

**Напряженность электрического поля постоянного тока, вызывающая анодную реакцию спинальной сырты**

| Подопытные рыбы  | Количество рыб | Напряженность поля, в/см  |         |          |                        |         |          |
|------------------|----------------|---------------------------|---------|----------|------------------------|---------|----------|
|                  |                | пороговая анодная реакция |         |          | четкая анодная реакция |         |          |
|                  |                | среднее                   | минимум | максимум | среднее                | минимум | максимум |
| Интактные . . .  | 4              | 0,08                      | 0,07    | 0,09     | 0,14                   | 0,11    | 0,17     |
| Спинальные . . . | 6              | 0,12                      | 0,11    | 0,13     | 0,16                   | 0,14    | 0,17     |

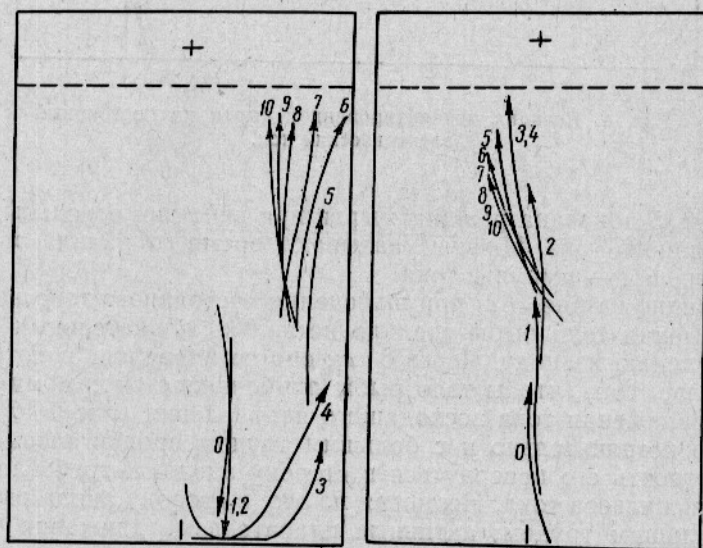


Рис. 3. Реакция спинальной сырты на постоянный электрический ток.

Как видно из рисунка, при включении нисходящего постоянного тока рыба поплыла в сторону анода и там осталась до конца действия тока. При включении восходящего тока рыба повернулась и также поплыла в сторону анода, где оставалась до конца действия тока.

Таким образом, результаты опытов показывают, что перерезка нервного ствола ниже головного мозга не нарушает механизма возникновения анодной реакции рыбы. Незначительное повышение порога анодной реакции у спинальных рыб по сравнению с интактным (см. табл. 2) могло быть связано с влиянием поплавков, прикрепленных к спинному плавнику, которые были довольно громоздкими и безусловно мешали плавательным движениям рыб.

**Декапитация рыб.** Опыты были проведены с 10 особями сырты. Равновесие подопытных рыб поддерживалось также при помощи поплавков.

Поведение рыб под действием тока снимали на киноплёнку (рис. 4). Цифры указывают время от начала опыта в секундах.

Как видно из рисунка, при включении постоянного тока (напряженность поля  $0,14$  в/см, обеспечивающая у интактных рыб четкую анодную реакцию) последовал анодный изгиб (сокращение мускулатуры со стороны анода); рыба продвигалась определенное расстояние, но не повернулась в сторону анода.

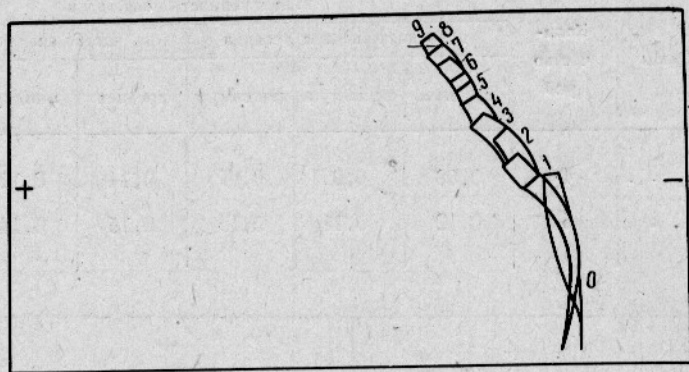


Рис. 4. Реакция декапитированной сырты на постоянный электрический ток.

На рис. 5 показана реакция сырты при действии отдельных импульсов постоянного тока. Цифры указывают время от начала опыта в секундах, стрелки — импульс тока.

Как видно из рис. 5, а, при включении постоянного тока нисходящего направления тело рыбы сделало несколько плавательных движений по направлению к аноду. Через 5 сек оно остановилось и потребовался еще импульс тока, чтобы тело рыбы приблизилось к самому аноду.

При включении тока восходящего направления (рис. 5, б) тело рыбы только незначительно и с большим трудом продвигалось вперед и, чтобы заставить его вернуться в сторону анода, потребовалось подавать ряд импульсов тока. Несмотря на это, в сторону анода рыба двигалась с большим трудом; активные плавательные движения отсутствовали.

Когда тело рыбы находилось поперечно линиям тока (рис. 5, в), при замыкании цепи отмечался анодный изгиб и оно плыло в сторону анода, однако через 3 сек останавливалось, затем дополнительно было подано еще два импульса и тело рыбы доплывало до анода.

Аналогичная картина наблюдалась у всех декапитированных рыб как при  $0,14$  в/см, так и при более высокой напряженности поля.

Полученные результаты показали, что удаление головы не исключало появления анодного изгиба при действии постоянного тока, однако плавательные движения при этом были очень ограничены. В ряде опытов плавательные движения наблюдались только сразу после включения тока. Дальнейшее движение рыбы к аноду осуществлялось только в том случае, когда ток подавался отдельными импульсами.

**Разрушение спинного мозга.** Спинной мозг был разрушен у 10 сыртей. Поведение рыб также снимали на киноплёнку. Уже визуальные наблюдения показали, что после разрушения спинного мозга реакция рыбы на непрерывный постоянный ток ограничивалась только анодным



изгибом; плавательных движений не было отмечено ни у одной подопытной рыбы.

На рис. 6 показана реакция декапитированных сыртей с разрушенным спинным мозгом на импульсы постоянного тока при напряженности электрического тока 0,14 в/см.

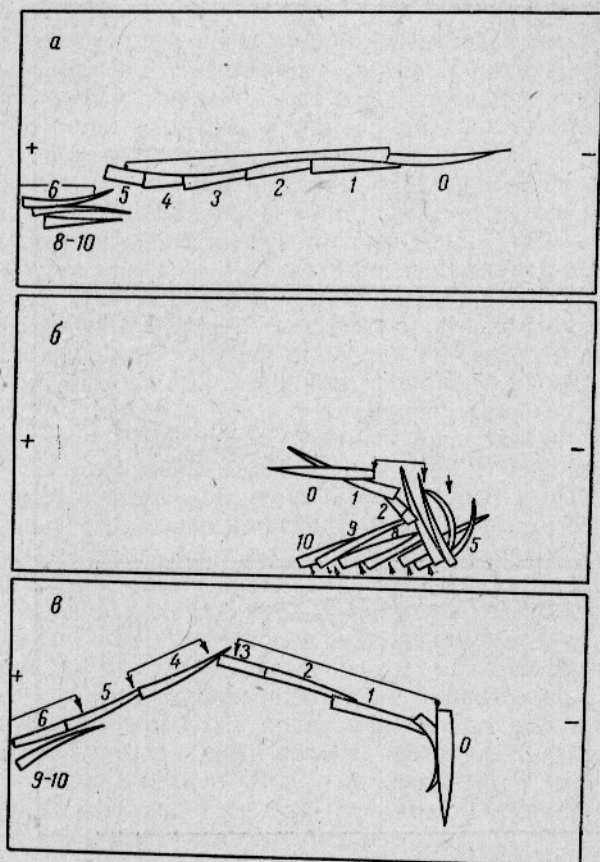


Рис. 5. Реакция декапитированной сырты на импульсы постоянного тока. В момент замыкания цепи рыба расположена: а — головой к аноду; б — головой к катоду; в — поперечно линиям тока.

Как видно из рисунка, для того чтобы тело рыбы доходило до анода, необходимо было подавать даже восемь импульсов тока. Однако бывали случаи (рис. 6, а), когда рыба даже из благоприятного исходного положения (нисходящий ток) и при действии отдельных импульсов тока с большим трудом продвигалась вперед.

Аналогичная реакция наблюдалась у всех подопытных рыб.

Таким образом, опыты показали, что разрушение спинного мозга полностью парализует плавательные движения при действии постоянного тока. Однако плавательные движения у подопытных рыб наблюдались в ответ на раздражение отдельными импульсами, сохранился также анодный изгиб.

**Изоляция мускулатуры от нервных влияний.** Для опытов было использовано восемь сыртей. С целью нарушения нервно-мышечной передачи рыбам производились инъекции диплацина. Картина нарушений двигательной активности у всех рыб была одинаковой. Через несколько минут после введения диплацина рыбы теряли равновесие, затем посте-

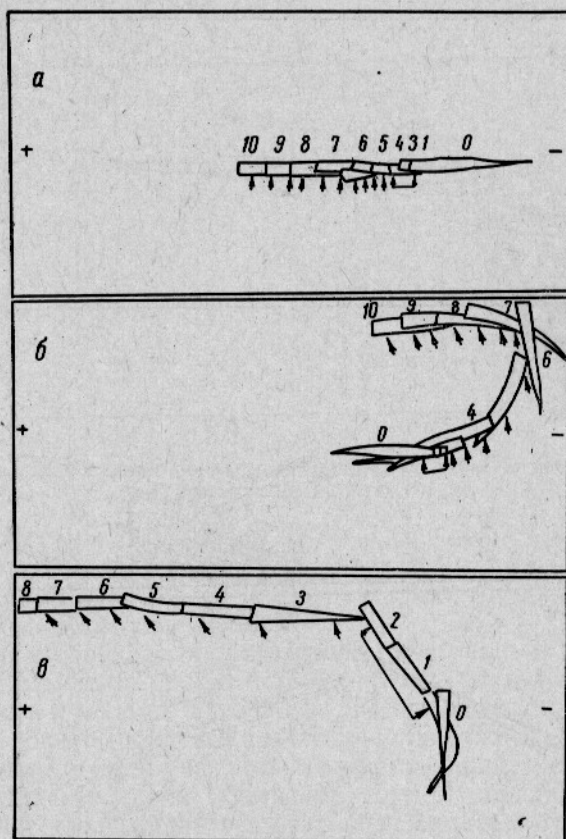


Рис. 6. Реакция сырты, лишенной головного и спинного мозга, на импульсы постоянного тока. В момент замыкания цепи рыба расположена: а — головой к аноду; б — головой к катоду; в — поперечно линиям тока.

пенно исчезала способность двигаться, но дыхание сохранялось. Сразу после исчезновения плавательных движений еще наблюдался анодный изгиб при ориентации рыбы поперечно линиям тока, однако вскоре он утрачивался.

Неподвижные рыбы подвергались действию постоянного тока напряжением на электродах до 50 в (напряженность поля 0,33 в/см), которое у контрольных сыртей вызывало бурную анодную реакцию, граничащую с электронаркозом. Однако у рыб, подвергнутых действию диплацина, признаков анодной реакции не наблюдалось. При включении восходящего и нисходящего токов, а также при положении рыбы поперечно линиям тока наблюдалось только вздрагивание плавников и жаберных крышек.



Отсутствие движений у рыб продолжалось 20—30 мин. Затем отмечалось постепенное восстановление плавательных движений. Анодная реакция появлялась не сразу: сначала при включении тока рыбы путали электроды. Однако через некоторое время (обычно через 2—3 ч) анодная реакция полностью восстанавливалась.

Результаты опытов с диплацином показали, что после изоляции мускулатуры тела от нервных влияний анодная реакция у рыб полностью исчезает.

**Опыты с непосредственным приложением электродов к телу рыбы.** Опыты были проведены с 10 особями сырти. У интактных рыб при раздражении постоянным током, наносимым точечными электродами, наблюдалась следующая картина реакции. При постепенном увеличении напряжения на электродах (3—5 в) первая реакция (местное вздрагивание мышц) сначала появлялась под анодом восходящего тока. При незначительном повышении напряжения (3,5—6 в) местное вздрагивание наблюдалось под анодом нисходящего тока. Затем при дальнейшем повышении напряжения (5—9 в) реакция появлялась под катодом нисходящего тока и, наконец, под катодом восходящего тока (7—9 в).

Для определения роли кожных рецепторов в возникновении местной реакции на раздражение участки поверхности тела в месте приложения электродов обрабатывались дикоином, кокаином и серноокислым магнием. Опыты показали, что при нанесении электрического раздражения на анестезированный участок величина порога реакции не менялась.

Картина реакции декапитированных рыб и рыб, лишенных спинного мозга, не отличалась от реакции контрольных рыб. Первые реакции под анодом восходящего и нисходящего токов у рыб после удаления головы и спинного мозга наступали при напряжении на электродах 3—5 в, а реакции под катодами появлялись обычно при 7—8 в.

Существенные изменения в реакции рыбы на раздражение точечными электродами наступали после нарушения мионевральной передачи, несмотря на то что последовательность появления реакции осталась такой же, как и в предыдущих опытах, но напряжение при этом требовалось гораздо большее. Так, после обработки диплацином местное сокращение мышц под анодами восходящего и нисходящего токов наблюдалось при напряжении 6—8 в, под катодами — при 9—12 в; в то время когда у контрольных рыб эти реакции наступали соответственно при напряжении 3—6 и 5—9 в.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты опытов показали, что выключение кожных рецепторов не оказывает сколько-нибудь заметного влияния на возникновение анодной реакции при действии постоянного тока и не изменяет даже порогов минимальной и анодной реакции рыб. Таким образом, эти результаты не подтверждают представлений некоторых авторов [2] о том, что электрический ток воспринимается рецепторами, расположенными в коже рыбы.

Опыты показали, что удаление высших отделов головного мозга (переднего мозга, зрительных покровов, тела и ножек мозжечка), так же как и полное отключение головного мозга путем перерезки нервного ствола ниже продолговатого мозга, не нарушает механизма возникновения анодной реакции рыбы в поле постоянного электрического тока. Эти наши данные не согласуются с выводами французских исследователей, которые утверждают, что центр анодной реакции находится в среднем мозге — мозжечке — и что после отключения головного мозга

от нижележащей нервной системы анодная реакция у рыб не возникает.

Согласно нашим данным, огромную роль в возникновении анодной реакции рыбы при действии постоянного тока играет спинной мозг: спинальные рыбы плывут к аноду при помощи произвольных синусоидальных плавательных движений, как и интактные рыбы.

Как показали наши опыты, после разрушения спинного мозга при действии постоянного тока у рыб наблюдается только анодный изгиб. Однако такая рыба может двигаться к аноду под действием отдельных импульсов тока, которые вызывают сокращение мускулатуры и плавательные движения. Поскольку все нервные центры рыбы в данном случае разрушены, можно предположить, что в основе ее направленного движения лежит полярное действие постоянного тока на моторные волокна спинальных нервов.

Полученные результаты не подтверждают также выводов Сликера о том, что анодная реакция является результатом непосредственного действия электрического тока на мускулатуру рыбы. После блокады мионевральной передачи диплацином анодной реакции под действием постоянного тока и импульсов постоянного тока не наблюдалось. Исчезал также анодный изгиб. Заметно повышались пороги реакции при раздражении поверхности тела точечными электродами.

Исследования, направленные на более детальное изучение механизма действия тока на рыбу, будут продолжены.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Делов В. Е. и Томашевский И. Ф. Проблема электролова рыбы. Известия БНИОРХ. Т. 16. 1933.
  2. Бодрова И. В. и Краюхин Б. В. О роли рецепторов поверхности тела в механизме действия электрического тока на рыб. Труды Института биологии водохранилищ. Т. 3. Вып. 6, 1960.
  3. Blanchetau M. P., Lamarque, G., Mousset et R. Vibert. Étude neuro-physiologique de la pêche électrique (Courant continu). Extrait du Bulletin du Centre d'Études et de Recherches Scientifiques de Biarritz 3(3)—1-er Semestre, 1961.
  4. Blasius E., Schweizer F. Elektrotropismus und verwandte Erscheinungen. Pflügers Archiv f. d. ges. Phys., Bd. 53, 1893.
  5. Halsband E. Die anodische Reaktion der Fische im elektrischen Feld, Archiv f. Fischereiwiss. Jg. 6, H. 3/4, 218—222, 1955.
  6. Haskell D. C., Hc. Dougal J., Geduldig D. Reactions and motion of fish in a direct current electric field. N. J. Fish and Game Journ. V. 1, 1954, № 1.
  7. Harreveld A. On galvanotropism and oscillotaxis in fish, J. exp. Biol., 15, № 2, 197—208, 1938.
  8. Lamarque P., Les réactions du poisson dans la pêche électrique et leur explication neuro-physiologique, Science Progrès, La Nature, № 3336, 1963.
  9. Spiecker D., Die Salvanotaxis der Fesche und ihre Auslösung auf Grund unmittelbarer Irritabilität der Rumpfmuskulature, Iool. Jahrb. Abt. allg. Iool. u. Phys., Bd. 67, H. 2, 1957.
  10. Scheminsky F. Über das Auftreten der Galvanotaxis bei Forellenembryonen. Zeitschr. f. Biol., Bd. 80, H. 1 u 2, 1924.
-