

А.О. Касумян

***ТАКТИЛЬНАЯ РЕЦЕПЦИЯ
И ПОВЕДЕНИЕ РЫБ***



2011

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
Биологический факультет
Кафедра ихтиологии

А.О. Касумян

ТАКТИЛЬНАЯ РЕЦЕПЦИЯ И ПОВЕДЕНИЕ РЫБ

*Учебное пособие к курсу лекций
«Физиология рыб»*



МОСКВА – 2011

УДК 597(075.8)
ББК 28.693.32я73
К28

Издание осуществлено в авторской редакции при финансовой поддержке
Программы «Ведущие научные школы» (проект № НШ-3231.2010.4),
Программы «Университеты России» (тема УР.07.03.011),
ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 годы
(госконтракты № 02.740.11.0280, № 14.740.11.0165 и № 16.740.11.0174)
и Российского фонда фундаментальных исследований (проект 10-04-00349)

*Автор выражает свою искреннюю признательность
коллегам по кафедре ихтиологии Московского государственного университета
Д.С. Павлову, Е.А. Марусову и К.В. Кузичину,
а также Ю.Б. Мантейфелю (ИПЭЭ РАН),
высказавшим ценные советы по тексту рукописи,
Т.В. Головкиной и Л.С. Алексеевой за помощь в оформлении рукописи*

Рекомендовано к изданию
Ученым Советом биологического факультета
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Касумян А.О.

К28 **Тактильная рецепция и поведение рыб:** Учебное пособие.
— М.: МАКС Пресс, 2011. — 164 с.
ISBN 978-5-317-03860-1

В пособии обобщены имеющиеся сведения о тактильной чувствительности рыб. Приводятся данные о морфологии и распределении тактильных рецепторов (свободные нервные окончания, клетки Меркеля, клетки Рохон-Берда и др.) и их иннервации. Рассматриваются тактильные органы рыб — усы и различные кожистые выросты, свободные лучи плавников, роstrum, нерестовые бугорки, дермальные зубы. Приведены сведения о функциональных параметрах тактильной рецепции и ее значении в ориентации рыб и проявлении нерестового, защитного, социального, исследовательского и пищевого поискового поведения. Обсуждается значение внутриротовой тактильной рецепции в оценке рыбами текстурных свойств и привлекательности пищевых объектов, анализируются сроки и динамика формирования тактильной чувствительности в онтогенезе рыб.

Учебное пособие предназначено для студентов биологических факультетов университетов, зоологов, физиологов, экологов.

УДК 597(075.8)
ББК 28.693.32я73

ISBN 978-5-317-03860-1

© Касумян А.О., 2011

ОГЛАВЛЕНИЕ

1.	ВВЕДЕНИЕ	5
2.	ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ	7
3.	ТАКТИЛЬНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ	9
3.1.	Рецепторы позвоночных	9
3.2.	Рецепторы рыб	16
3.2.1.	Клетки Меркеля	16
3.2.2.	Базальные клетки вкусовых почек	17
3.2.3.	Клетки Рохон-Берда	17
3.2.4.	Свободные нервные окончания	18
3.2.5.	Капсулированные рецепторы	22
3.2.6.	Окончания Полумордвинова и тельца Вундерера	23
3.2.7.	Пузырьки Сави и другие структуры системы боковой линии	24
4.	ТАКТИЛЬНЫЕ ОРГАНЫ РЫБ	26
4.1.	Усы	27
4.2.	Свободные лучи плавников	34
4.3.	Рострум	37
4.4.	Нерестовые бугорки	40
4.5.	Дермальные зубы	44
5.	ИННЕРВАЦИЯ И МОЗГОВЫЕ ЦЕНТРЫ	45
5.1.	Иннервация рецепторов головы	45
5.2.	Иннервация рецепторов туловища и плавников	54
5.3.	Мозговые центры	57
6.	ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ	60
7.	РОЛЬ ТАКТИЛЬНОЙ РЕЦЕПЦИИ В ПОВЕДЕНИИ РЫБ	65
7.1.	Ориентация	69
7.1.1.	Ориентация в пространстве	69
7.1.2.	Ориентация в потоке воды	74

7.2.	Пищевое поведение	76
7.2.1.	Наружная тактильная рецепция	76
7.2.2.	Внутриротовая тактильная рецепция	89
7.3.	Репродуктивное поведение	95
7.4.	Защитное поведение	102
7.5.	Социальное и исследовательское поведение	105
7.6.	Взаимоотношение рыб-чистильщиков и рыб-клиентов	106
7.7.	Выбор донного грунта и распределение рыб в водоемах	110
8.	ТАКТИЛЬНАЯ РЕЦЕПЦИЯ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ РЫБ	119
9.	ФОРМИРОВАНИЕ ТАКТИЛЬНОЙ РЕЦЕПЦИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ	120
10.	ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ТАКТИЛЬНОЙ РЕЦЕПЦИИ С ДРУГИМИ СЕНСОРНЫМИ СИСТЕМАМИ	132
11.	ТАКТИЛЬНЫЕ ОТВЕТЫ, ВЫЗЫВАЕМЫЕ ХИМИЧЕСКИМИ РАЗДРАЖИТЕЛЯМИ	137
12.	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	138
13.	РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА	141
14.	ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА	142
15.	ПРИЛОЖЕНИЕ	143

1. ВВЕДЕНИЕ

Тактильное чувство, или кожная механорецепция, представляет собой сенсорную систему, которая у рыб наименее исследована не только среди других механосенсорных систем – слуховой, вестибулярной и боковой линии, но и по сравнению со всеми остальными органами чувств. По объему знаний о структуре и функции тактильной системы с ней может быть соизмеримо лишь общее химическое чувство или болевая чувствительность. Неслучайно обе эти сенсорные системы, тактильная и общее химическое чувство, крайне редко рассматриваются в крупных обзорных статьях или монографиях, посвященных органам чувств, поведению или физиологии рыб. Разделы, касающиеся тактильной рецепции, отсутствуют в таких авторитетных специальных книгах, как выходящая с 1969 года серия “Fish physiology”, насчитывающая уже 29 томов (к началу 2010 года), или “The physiology of fishes”, 3 издания которой (1993, 1998 и 2006) представляют собой разные по содержанию монографии, подготовленные разными коллективами авторов и тематически пересекающиеся друг с другом лишь частично. Отсутствуют разделы по тактильной чувствительности и в современных учебниках, предназначенных для студентов, специализирующихся в области ихтиологии. Не рассматривается тактильная рецепция в большинстве монографий, посвященных анализу поведения, коммуникаций и сенсорных систем рыб. Исключение составляют лишь некоторые из обзоров или относительно давно опубликованные книги (Суворов, 1948; Пучков, 1954; Никольский, 1974), в которых имеются краткие упоминания о чувстве осязания и его роли в поведении рыб. Тактильная рецепция слабо изучена не только у рыб, но и у большинства остальных групп позвоночных.

Способность ощущать прикосновения и другие контактные механические воздействия имеет важнейшее значение в жизни рыб и других животных¹. Считается, что тактильное чувство обеспечивает наиболее прямую, непосредственную связь животного с окружающим миром. Представление о важности тактильного чувства для рыб дают обычные наблюдения за их поведением в аквариумах или в природной обстановке. Становится совершенно очевидным, что информация, получаемая рыбами при касании субстрата, растений, друг друга или любых других объектов часто является решающей для ориентации, питания, защиты, размножения и других жизненно важных проявлений. Необходимо подчеркнуть, что тактильная рецепция — это фактически единственная контактная сенсорная система, и это свойство отличает ее от всех остальных сенсорных систем рыб. Ведь даже вкусовая система, считающаяся контактной, у некоторых рыб (*Siluriformes*, *Balitoridae*) в норме или в экспериментально вызванном состоянии хронической ольфакторной депривации выполняет функции дистантной системы.

Специальные исследования тактильного чувства, которые позволили бы получать строгие оценки его функциональных возможностей и его роли в поведении рыб, к сожалению, практически не проводились. Данные о морфологии, структуре и распределении тактильных рецепторов у рыб крайне скудны, поэтому до настоящего времени в этих вопросах приходится в значительной мере полагаться на сведения, полученные для других позвоночных животных, прежде всего, млекопитающих. Немногочисленные данные о тактильных рецепторах рыб и тех функциях, которые выполняет эта сенсорная система, в большинстве случаев встречаются эпизодически в публикациях, прямо несвязанных с тактильной рецепцией и посвященных иным вопросам биологии рыб. Неудивительно, что эти сведения, распыленные по разрозненным публикациям, остаются малоизвестными и ускользают от

¹ Еще Аристотель указывал, что среди 5 органов чувств, которыми обладает человек — зрение, слух, обоняние, вкус и осязание, последнее чувство, осязание, имеет наибольшее значение и его потеря переносится наиболее тяжело. Согласно Аристотелю осязание имеется у всех без исключения животных. По мнению выдающегося этолога Нико Тинбергена, осязание и обоняние у рыб являются доминирующими чувствами.

внимания большинства исследователей и могут быть знакомы только очень узкому кругу специалистов. В настоящем пособии изложены результаты поиска, систематизации и анализа таких данных. Рассмотрение проприорецепции² – другой формы механочувствительности, также обеспечиваемой соматовисцеральной системой, оставалось вне задач настоящей работы.

2. ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Тактильное чувство является одним из видов механорецепции и представляет собой способность животных воспринимать оказываемые на их внешние покровы разнообразные механические воздействия – прикосновения, смещения, натяжения, давление, вибрацию и т.п.³. Считается, что это чувство является эволюционно древним и прослеживается вплоть до ранних прокариот. Тактильная чувствительность рассматривается как одно из проявлений или разновидностей *осязания* – сложного комплекса ощущений, возникающих в ответ на внешние стимулы, воздействующие на кожу, подкожные ткани, поверхностные слизистые оболочки, и воспринимаемые животными с помощью структур, называемых органами осязания. Наряду с тактильным чувством к осязанию относят терморецепцию (раздельное восприятие тепла и холода), ноцицепцию (восприятие боли) и ряд других так называемых смешанных ощущений, позволяющих оценивать с помощью органов осязания свойства поверхности предметов, их форму, размеры, консистенцию, температуру, сухость и влажность, а также положение и перемещение в пространстве.

Поскольку тактильные рецепторы могут располагаться не только в коже, покрывающей внешнюю поверхность тела рыб, но, по крайней мере, и в

² Проприорецепция обеспечивается механорецепторами, располагающимися в мышцах, сухожилиях, связках и суставах, она позволяет рыбам контролировать движения и положение в пространстве плавников, жаберных крышек и других структур.

³ Термин «тактильный» происходит от двух латинских слов: *tactilis* – осязаемый и *tango* – трогаю, касаюсь.

слизистой оболочке ротовой полости⁴ и в выстилке носового мешка, вполне правомерно использование для тактильного чувства, опосредуемого рецепторами наружных покровов, термина «кожная механорецепция», или «наружная тактильная рецепция». При рассмотрении тактильных сигналов, поступающих от рецепторов ротовой полости, возможно использование термина «внутриротовая механорецепция», или «внутриротовая тактильная рецепция». Использование этих дополнительных понятий на наш взгляд способствует в ряде случаев более точному восприятию и интерпретации материалов. Подобная терминология, например “oral tactile texture”, иногда встречается в литературе.

Тактильную рецепцию, образующую совместно с другими видами кожной рецепции сложный «осязательный комплекс», а также проприорецепцию и висцеральную рецепцию объединяют в *соматовисцеральную систему*. Общим свойством рецепторов соматовисцеральной системы (механо-, термо-, хемо-, ноци-) является то, что они не сосредоточены компактно и не образуют сенсорных органов, а рассредоточены диффузно по всему телу. Кроме того, их афферентные волокна не объединяются в специализированные нервы, подобно зрительному, обонятельному или слуховому, а входят в состав многих нервов и центральных трактов. Рецепторные образования соматовисцеральной системы чрезвычайно разнообразны и по структуре и по функциональным особенностям, что также отличает ее от всех других сенсорных систем.

⁴ Здесь и далее, кроме специально оговариваемых случаев, термин «ротовая полость» используется в расширительном понимании (*sensu lato*), объединяющем собственно ротовую, жаберную и глоточную полости. Выделение ротовой, жаберной и глоточной полостей, полезное в ряде случаев для изложения морфологических особенностей и протекающих здесь процессов, в значительной мере условно из-за отсутствия строгих границ, разделяющих эти зоны. По этой причине использование терминов «ротовая полость», «жаберная полость», «глоточная полость», «орофарингеальная полость» и т.п. без указания, что конкретно под ними понимается, может приводить к ошибочному или неоднозначному толкованию данных.

3. ТАКТИЛЬНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ

3.1. Рецепторы позвоночных

Рецепторы тактильного чувства располагаются у позвоночных животных в коже и в слизистых эпителиальных оболочках (ротовая, носовая и др.). Такими рецепторами у высших позвоночных являются окончания волокон тройничного и спинномозговых нервов. Волокна эти по присутствию миелиновой оболочки и по диаметру, а значит и по скорости проведения сигнала, относят к $A\beta$ (А-бета), $A\delta$ (А-дельта) и С-типам. Нервные окончания могут быть свободными и располагаться в дерме, эпидермисе и в других тканях или в органах, а также могут быть инкапсулированными. В последнем случае нервное окончание, обычно разветвленное, располагается среди модифицированных эпидермальных или шванновских клеток, окруженных, в свою очередь, клеточной мембраной и клетками соединительной ткани, образующими капсулу. При входе в капсулу нервное волокно теряет миелиновую оболочку. К капсулированным механорецепторам относят тельца Пачини, тельца Мейснера, терминальные колбы Краузе и др. Механочувствительные клетки Меркеля не попадают ни в одну из этих двух групп рецепторов и могут быть выделены в самостоятельную группу. В покровах позвоночных тактильные рецепторы распределены неравномерно. Это приводит к тому, что некоторые участки или зоны значительно превосходят другие по чувствительности к тактильным раздражениям.

Нервные окончания, обеспечивающие механочувствительность, в большинстве своем полимодальны и могут реагировать также на болевые и температурные (холодовые и тепловые) стимулы. Каждый из этих видов чувствительности имеет свои сложные механизмы рецепции, далеко еще не познанные. Однако все более очевидным становится то, что каждый из них требует участия не одного, а нескольких путей трансдукции сигнала и вовлечения разных белков-рецепторов. Причем некоторые из рецепторных

белков, по-видимому, могут быть общими для тактильной рецепции и какой-либо другой из соматосенсорных систем, болевой или температурной.

По своей способности отвечать на воздействия и по некоторым другим особенностям, механочувствительные рецепторы принято подразделять на 5 типов: С-механорецепторы, представляющие собой быстро адаптирующиеся свободные окончания С-нервных волокон, и 4 типа инкапсулированных рецепторов – быстро и медленно адаптирующиеся и подразделяющиеся на рецепторы I типа, имеющие небольшие рецептивные поля со строго очерченными границами и рецепторы II типа с крупными рецептивными полями с размытыми контурами (табл. 1). Быстро адаптирующиеся рецепторы чувствительны к кратковременным воздействиям, они реагируют только на прикосновение и вибрацию, но «молчат» при постоянном (длительном, непрерывном) давлении, тогда как медленно адаптирующиеся реагируют и на возникновение давления и на его длительное воздействие (более 30 мин). К быстро адаптирующимся рецепторам относятся тельца Пачини, тельца Мейснера, колбы Краузе и имеющиеся у млекопитающих чувствительные окончания волосных фолликул. К медленно адаптирующимся рецепторам, сохраняющим чувствительность к длительным воздействиям стимула, принадлежат клетки Меркеля нервные окончания Руффини.

Наиболее чувствительны к легким прикосновениям быстро адаптирующиеся рецепторы I типа. Медленно адаптирующиеся рецепторы II типа обладают высоким пространственным разрешением, т.е. способностью различать стимулы, прикладываемые к близко расположенным точкам. Этот тип рецепторов важен и для распознавания текстурных качеств – твердости объекта, наличия на нем шероховатостей, углублений и выступов и т.п. Существуют два показателя, используемые для оценки пространственного разрешения – последовательный и одновременный пространственные пороги различения. Первый характеризует минимальное расстояние между двумя точками, воспринимаемыми как отдельные при последовательном тактильном воздействии, второй – минимальное расстояние между двумя точками,

воспринимаемыми как отдельные при одновременном тактильном воздействии. Эти пороги тем ниже, чем выше плотность тактильных рецепторов.

Таблица 1. Тактильные рецепторы позвоночных животных

Типы рецепторов	Рецепторные структуры	Воспринимаемые тактильные раздражения
Быстро адаптирующиеся:		
рецепторы I типа	Тельца Мейснера, терминальные колбы Краузе	Прикосновения, перемещения, трение и вибрация; изгиб и смещения волосков
рецепторы II типа С-механорецепторы	Тельца Пачини, Окончания С-волокон	Высокочастотная вибрация Изгиб волосков, надавливание
Медленно адаптирующиеся:		
рецепторы I типа	Клетки Меркеля	Локальное надавливание, высокое пространственное различение стимулов
рецепторы II типа	Тельца Руффини	Растяжение поверхностных покровов

К наиболее изученным тактильным рецепторам животных относятся тельца Пачини. Они представляют собой довольно крупные овальные структуры (длина от 0.5 до 2.0 мм), располагающиеся в глубоких слоях дермы. Состоят тельца Пачини из большого числа концентрических слоев клеток

соединительной ткани, окружающих окончание Аβ-аксона, теряющего здесь свою миелиновую оболочку (рис. 1, а). Под действием кратковременного механического стимула слои деформируются и происходит раздражение нервного окончания, что, в свою очередь, приводит к возникновению генераторного потенциала. При длительном и постоянном механическом воздействии слои, скользя относительно друг друга, быстро достигают нового равновесного состояния, при котором сдавливание устраняется и в результате раздражение нервного волокна не происходит. Находясь в таком состоянии, тельце Пачини сохраняет чувствительность к новым воздействиям. Назначение быстро адаптирующихся телец Пачини заключается в восприятии коротких механических воздействий, достаточных для деформации кожи всего на 1 мкм. Тельца Пачини реагируют также и на вибрации, зона наибольшей чувствительности к которым ограничена 200–400 Гц.

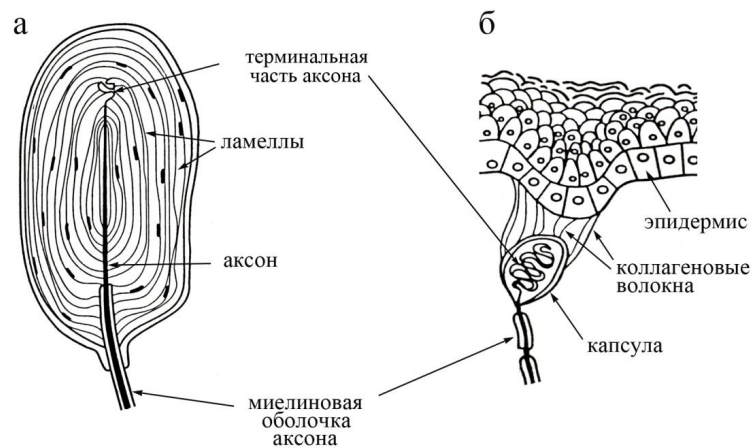


Рисунок 1. Тельце Пачини (а) и тельце Мейснера (б) млекопитающих (схема) (Смит, 2005, с изменениями).

Тельца Мейснера, также как тельца Пачини, располагаются в дерме и представляют собой нервные окончания Аβ-аксонов, окруженные соединительнотканной капсулой, прикрепленной коллагеновыми волокнами к выпячивающему эпидермису (рис. 1, б). Нервное окончание в капсуле скручено в виде спирали, петли которой изолированы друг от друга оболочками из шванновских клеток. Тельца Мейснера – быстро адаптирующиеся рецепторы, они чувствительны к вибрациям в частотном диапазоне от 10 до 200 Гц и к раздражениям, вызываемым движущимися тактильными стимулами. Последнее имеет отношение к определению формы и текстуры предметов. На тельца Мейснера похожи терминальные колбы Краузе. Колбы Краузе имеют пластинчатую капсулу, окружающую стержневидное или спиральное нервное окончание Аβ-аксона. Как и тельца Мейснера, колбы Краузе реагируют на относительно низкочастотную вибрацию (в диапазоне 10-100 Гц).

Окончание Руффини представляет собой соединительнотканную капсулу, окружающую разветвленную сеть тонких веточек нервного окончания. Окончания Руффини располагаются в дерме, но могут встречаться и в более глубоких гиподермальных слоях, в тканях, в связках и суставах. Относятся к медленно адаптирующимся механорецепторам, воспринимают локальные воздействия на кожу (смещения, касания и т.п.).

Клетки Меркеля, также как и тельца Пачини, у млекопитающих исследованы довольно полно. Эти овальные по форме клетки (длиной до 10-15 μм) располагаются над базальной мембраной в эпидермисе и в эпидермальных по происхождению слизистых выстилках. Клетки имеют крупное неправильной формы дольчатое ядро и много тонких пальцеобразных микровиллярных выростов длиной 1-2 μм. Выросты входят во впячивания мембраны соседних эпидермальных клеток или располагаются между ними. Клетки Меркеля и эпидермальные клетки соединены десмосомами. Полагают, что механические воздействия передаются через эпидермальные клетки к микровиллярным выростам, деформация или изменение положения которых активирует клетку Меркеля. В основании клетки находится большая (3-5 μм) дисковидная зона

синаптического контакта с окончанием афферентного миелинизированного Аβ-аксона⁵. В этой части клетки имеется много характерных электронноплотных круглых гранул, диаметром 80-120 нм, окруженных мембраной и содержащих различные нейропептиды и другие биологически активные амины (мет-энкефалины, серотонин, нейрон-специфическую эналазу, вещество Р и др.). Один и тот же аксон, многократно ветвясь, образует контакты с 10-20 и более (до 100) другими клетками Меркеля (рис. 2, а). Имеются также клетки Меркеля,

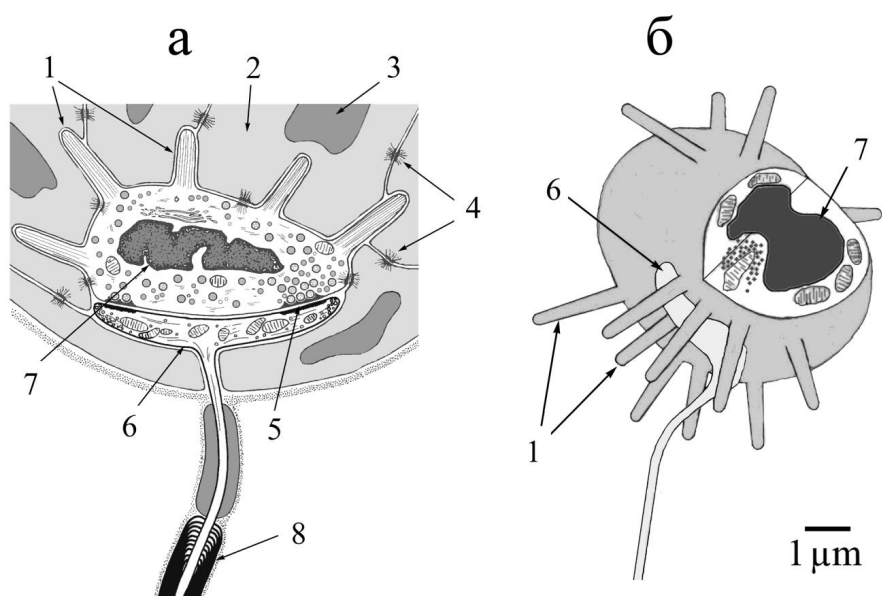


Рисунок 2. Клетка Меркеля позвоночных (а) и ее объемная реконструкция для миног рода *Lampetra* (б): 1 – микровиллярные выросты, 2 – эпидермальная клетка, 3 – ядро эпидермальной клетки, 4 – десмосомы, 5 – зона синаптического контакта, 6 – терминальное расширение нервного волокна, 7 – дольчатое ядро клетки Меркеля, 8 – миелиновая оболочка (а – Hartschuh et al., 1986, с изменениями; б – Whitear, Lane, 1981, с изменениями).

⁵ Крупное расширенное окончание нервного волокна в основании клетки Меркеля называют диском Меркеля.

к которым не подходит нервное окончание и которые, соответственно, не имеют зоны синаптического контакта. Такой тип клеток имеет дендритообразные выросты, заполненные вакуолями. Предполагается, что функция клеток Меркеля данного типа связана не с механорецепцией, а с паракринной регуляцией деятельности близлежащих клеток эпителия. Существуют представления, что паракринную, а возможно и эндокринную регуляцию, могут осуществлять также и клетки Меркеля, имеющие синаптическую связь с нервом. Например, при искусственной деиннервации (перерезка нерва) за счет паракринной функции клетки Меркеля, как считается, направляют к себе растущий нерв и обеспечивают таким образом реиннервацию. В целом функциональное предназначение клеток Меркеля остается точно неустановленным. Клетки Меркеля относятся к медленно адаптирующимся рецепторам I типа, высокочувствительным и реагирующим на легкие прикосновения, сопровождающиеся небольшим прогибом или вдавливанием покровов.

Механочувствительные свободные нервные окончания относятся к наиболее распространенным и многочисленным типам тактильных рецепторов. Их образуют концевые участки тонких афферентных нервных волокон с немиелинизированной (С-аксоны) или со слабо развитой миелинизированной оболочкой и имеющих невысокую скорость (менее 10 м/с) проведения электрических импульсов (Аδ-аксоны). Принадлежат эти волокна к спинальным и к некоторым из черепно-мозговых нервов. Свободные нервные окончания чувствительны не только к механическим, но и к химическим, температурным и болевым воздействиям, для них характерна медленная и не полная адаптация. Рецепторы такого типа обеспечивают восприимчивость к длительным механическим стимулам (надавливание и т.п.), превышающим определенный пороговый уровень (фазовые рецепторы).

3.2. Рецепторы рыб

3.2.1. Клетки Меркеля

О морфологии тактильных рецепторов рыб известно крайне мало. К наиболее исследованным, по-видимому, можно отнести клетки Меркеля, которые имеют у рыб такие же морфологические характеристики, как и у остальных позвоночных. Размер клеток Меркеля обычно не превышает 10 μm . Обнаружены они у миног (речная минога *Lampetra fluviatilis*, морская минога *Petromyzon marinus*, пескоройки и взрослые особи европейской ручьевой миноги *L. planeri*), у двоякодышащих (малый протоптерус *Protopterus amphibius*), у ряда представителей Teleostei (Cypriniformes – гольян *Phoxinus phoxinus*, карп *Cyprinus carpio*; Siluriformes – черный сом *Ictalurus melas*, крапчатый сомик *Corydoras paleatus*, мешкожаберный сом *Heteropneustes fossilis*; Anguilliformes – атлантический конгер *Conger conger*, у некоторых рыб отряда Scorpaeniformes и некоторых других), но до настоящего времени не найдены у миксин, у хрящевых и большинства групп костных некостистых рыб. Клетки Меркеля у рыб найдены в эпидермисе губ, кожистой складки жаберной крышки, усов, плавников и туловища, по всей ротовой полости, у миног – в эпидермисе ротового диска и околоротовых папилл, головы, туловища и плавников, не найдены вокруг жаберных отверстий миног и в дистальной части генитальной папиллы самцов. Располагаются они во всех слоях эпидермиса от базального до приповерхностного, но их никогда не находят в поверхностном слое. По ориентировочным оценкам плотность распределения клеток Меркеля может составлять 100 штук и более на 1 mm^2 (гольян). У карпа в эпидермисе усов клетки Меркеля разбросаны между вкусовыми почками. Клетки Меркеля у разных рыб отличаются некоторыми особенностями. Так, у миног клетки Меркеля имеют необычно большое число микровиллярных выростов – свыше 50, тогда как у средиземноморского налима

Gaidropsarus mediterraneus у этих клеток, найденных в эпидермисе усов и свободных лучей брюшного плавника, такие выросты не найдены (рис. 2 б).

3.2.2. Базальные клетки вкусовых почек

Наличием крупного синапса, микровиллярных выростов и некоторыми другими особенностями на клетки Меркеля похожи базальные клетки вкусовых почек рыб, что дало основание считать базальные клетки, также как и клетки Меркеля, механосенсорными по их функции. Однако из-за неполного сходства и имеющихся различий между клетками Меркеля и базальными клетками (по размерам, форме, количеству и плотности гранул, по секретируемым нейропептидам и регуляторным аминам и по другим параметрам) это представление не поддерживается рядом исследователей, считающих, что функция этих клеток отличается. Утверждается, что клетки Меркеля благодаря своей паракринной секреции выполняют важную функцию в процессах морфогенеза вкусовых почек.

3.2.3. Клетки Рохон-Берда

У половозрелых миног, ранней молоди костистых рыб и у головастиков амфибий имеются первичные сенсорные нейроны, считающиеся эволюционно наиболее ранними тактильными сенсорными нейронами позвоночных. Эти клетки, получившие название клеток Рохон-Берда по имени впервые описавших их в конце XIX века исследователей, имеют округлую форму и отличаются от других нейронов довольно крупными размерами (до 10 μm в диаметре) и отсутствием дендритов. Тонкие, диаметром от 0.2 до 1.2 μm , немиелинизированные аксоны клеток Рохон-Берда идут под кожей и чувствительны к тактильным воздействиям по всей своей длине. Тела клеток Рохон-Берда лежат на дорзальной поверхности нервной трубки (данио рерио *Danio rerio*).

Тактильная стимуляция поверхности тела рыб возбуждает клетки Рохон-Берда, которые в свою очередь активируют интернейроны и мотонейроны, ответственные за регуляцию мышечных сокращений. Клетки Рохон-Берда существуют в онтогенезе рыб и амфибий в течение крайне непродолжительного времени, у данио рерио они все погибают в результате запрограммированной клеточной гибели – апоптоза, на 5-й день с момента оплодотворения. Основное предназначение клеток Рохон-Берда связывают с появлением после их исчезновения нейронов ганглия дорзальных корешков спинного мозга.

3.2.4. Свободные нервные окончания

Свободные нервные окончания являются важнейшей составной частью соматосенсорной системы рыб и других животных. На голове рыб свободные нервные окончания относятся в основном к системе тройничного нерва, на туловище, хвостовом стебле и плавниках – к спинальным нервам. Совместно они покрывают все тело рыб и позволяют получать тактильную информацию от любого участка внешних покровов. Свободные нервные окончания обеспечивают рецепцию не только тактильных, но и химических, болевых и температурных стимулов. Существуют как полимодальные, так и специализированные свободные нервные окончания, дифференцировать которые по особенностям их строения, как правило, не представляется возможным. Морфологические исследования, известные еще с XIX века, показывают, каким образом происходит иннервация и как распределены свободные нервные окончания в кожных покровах рыб.

С помощью световой и электронной микроскопии прослежено, что подходящие к кожным покровам миелинизированные нервные волокна, многократно ветвясь, образуют нервные сплетения – вначале субдермальные в самом нижнем слое соединительной ткани дермы, а затем субэпидермальные. В субдермальных сплетениях диаметр нервных волокон достигает 5.5 μm , они постоянно ветвятся и постепенно истончаются. От субдермальных сплетений к

эпидермису почти вертикально отходят волокна, которые образуют субэпидермальные сплетения вблизи базальной мембраны. Волокна в субэпидермальных сплетениях тонкие, их диаметр не превышает 2 $\mu\text{м}$. Многие из них проходят через базальную мембрану и проникают в эпидермис. В среднем расстояние между соседними точками вхождения нервного волокна в эпидермис не превышает 0.4 мм. Вблизи вкусовых почек нервное волокно входит в дермальную папиллу вместе с волокном, иннервирующим вкусовую почку, но далее следует самостоятельно. Проходя через базальную мембрану, волокна теряют миелиновую оболочку, некоторое расстояние идут среди эпидермальных клеток базального слоя или непосредственно над ними, а затем ветвятся, могут подниматься в верхние слои и вновь возвращаться в толщу эпидермиса. Внешней поверхности эпидермиса нервные волокна никогда не достигают. Их диаметр варьирует в пределах 0.25-0.5 $\mu\text{м}$, но из-за многочисленных варикозных расширений эти величины следует рассматривать как приблизительные. В результате этого волокна имеют очень извилистую и сложную форму. В эпидермисе встречаются клетки, которые охватывают волокно и как бы формируют оболочку. Заканчиваются волокна на разной глубине, но не менее, чем в 0.5 $\mu\text{м}$ от внешней поверхности. В среднем максимальное расстояние, на котором располагаются окончания одного и того же волокна, проникшего в эпидермис, составляет около 0.14 мм. Внутренняя структура нервного волокна на всем протяжении, начиная от субдермального сплетения, остается без изменений, она нарушается лишь вблизи окончания. Волокна в эпидермисе, также как и в субэпидермальном и субдермальном сплетениях, не объединяются в пучки, они всегда следуют самостоятельно в самых разных и постоянно меняющихся направлениях. Представление о форме и ветвлении нервных волокон, проходящих в субэпидермальном слое и в эпидермисе у рыб, дает рисунок 3.

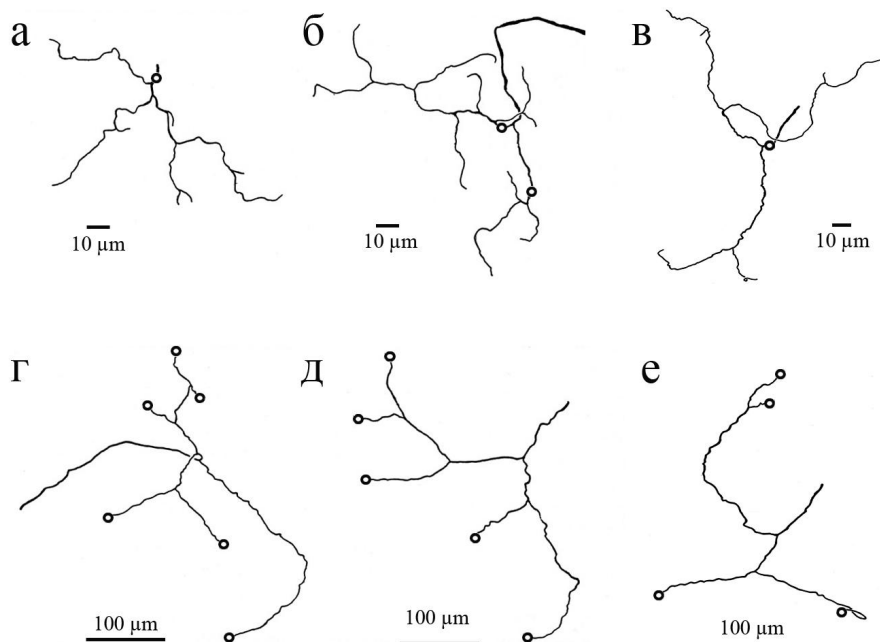


Рисунок 3. Ветвление отдельных немиелинизированных нервных волокон в эпидермисе (а, б, в) и миелинизированных нервных волокон в субэпидермальном слое (г, д, е) у гольяна *Phoxinus phoxinus*. Кружками обозначены места вхождения нервного волокна в эпидермис (Whitear, 1952).

Многочисленные субдермальные сплетения, примыкая друг к другу, образуют сплошную зону, в которой, однако, выделить отдельные сплетения, с определенной условностью, удастся. В более верхнем слое субэпидермальные сплетения распределены гомогенно. Среди исследованных рыб наиболее высокая плотность одиночных нервных волокон и их окончаний найдена в эпидермисе, покрывающем свободные лучи в грудном плавнике морского петуха *Trigla lucerna*. У хвостокола *Dasyatis sabina* свободные нервные окончания располагаются в субэпидермальном слое и практически не

проникают выше базального слоя клеток эпидермиса. Нервные окончания могут располагаться поодиночке и группами, быть относительно прямыми или закручиваться в спираль. На дорсальной поверхности тела рыб их примерно в 3 раза меньше, чем на вентральной стороне или на челюстях и роструме.

Некоторые из волокон заканчиваются вблизи вкусовых почек, в их перигеммальной области (перигеммальные нервные окончания), другие распределены в эпидермисе на удалении от вкусовых почек (экстрагеммальные нервные окончания). Это разделение хорошо заметно в эпидермисе усов, где много вкусовых почек – у осетровых, султанковых, угрехвостых сомов и у других рыб (рис. 4).

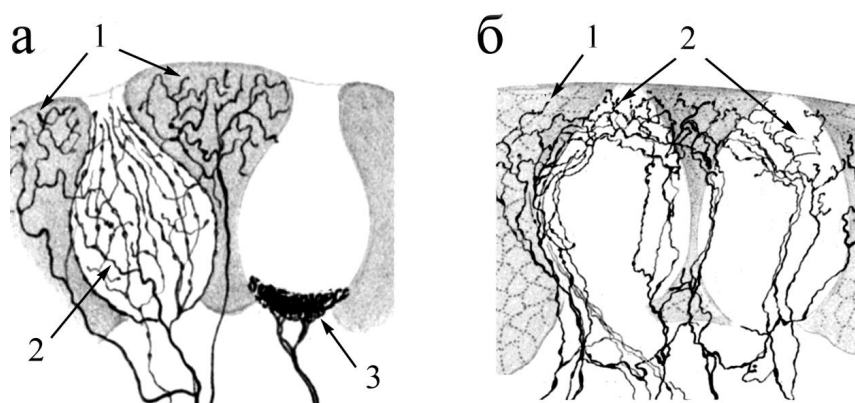


Рисунок 4. Свободные нервные окончания в эпидермисе уса (а) и эпителии губ (б) у стерляди *Acipenser ruthenus*: 1 и 2 – экстрагеммальные и перигеммальные нервные окончания, 3 – нервное сплетение в основании вкусовой почки. Светлые силуэты – вкусовые почки (Dogiel, 1897).

3.2.5. Капсулированные рецепторы

Сведений о капсулированных тактильных рецепторах рыб крайне мало. Еще в 1900 году было предположено без приведения каких-либо фактических подтверждений, что такие рецепторы у рыб имеются. Впоследствии подобные структуры были обнаружены при гистологическом исследовании губ и ротовой полости у двух видов мурен *Gymnothorax moringa* и *G. vicinus*, обязательно касающихся пищи губами или челюстями, прежде чем ее схватить. В субэпителиальной зоне были обнаружены многочисленные структуры, соизмеримые по размерам с вкусовыми почками и напоминающие тельца Мейсснера, хотя достаточных оснований для такого предположения не приведено. Эти структуры имеют слоистую (складчатую) капсулу, образованную из клеток соединительной ткани, с несколькими «тактильными» клетками в центре, к которым снизу подходят одно или несколько нервных волокон, скрученных в клубок и образующих многочисленные ответвления, заканчивающиеся вокруг «тактильных» клеток. Сверху их покрывает слой уплощенных эпителиальных клеток. Обнаружено две разновидности таких капсулированных структур – одни из них встречаются на губах рыб, другие в верхнем своде ротовой полости. На губах они ориентированы в различных направлениях относительно свободной поверхности эпителия, причем кровеносные капилляры видны только в основании капсул, в центре капсулы – скрученные в плотный клубок ветвящиеся нервные волокна и их окончания, между капсулой и эпителием проходит тонкая и ровная базальная мембрана. Структуры, встречающиеся в ротовой полости, имеют заостренную форму, своей вершиной они как-бы внедряются в эпителий. Они ориентированы строго перпендикулярно к поверхности эпителия, кровеносные капилляры встречаются по всему объему капсулы, нервные волокна мало искривлены и проходят вдоль длинной оси капсулы почти параллельно друг другу, а базальная мембрана, отделяющая вершину капсулы от эпителия, отличается присутствием нерегулярно встречающихся расширений. Полагают, что эти

внешние отличия связаны не с функциональными особенностями капсулярных органов, а с их расположением. Какие-либо убедительные свидетельства того, что найденные капсулированные органы имеют отношение к тактильной рецепции, а не к проприорецепции, отсутствуют.

3.2.6. Окончания Полумордвинова и тельца Вундерера

Упластиножаберных (Elasmobranchii) найдены сенсорные образования, имеющие отношение к соматовисцеральной чувствительности и не встречающиеся у других рыб. Это окончания Полумордвинова и тельца Вундерера, получившие свои названия по имени впервые описавших их исследователей. Окончания Полумордвинова представляют собой окруженные миелиновой оболочкой тонкие нервные волокна, идущие от покрытого миелиновой оболочкой одиночного аксона. Лежат окончания Полумордвинова между мышечными волокнами парных плавников у скатов, у акул они не найдены. Это медленно адаптирующиеся рецепторы, чувствительные к скорости растяжения. Окончания Полумордвинова считаются наиболее просто устроенными рецепторами растяжения позвоночных животных, возможными прототипами мышечных веретён⁶. Тельце Вундерера выглядит в виде расположенного в дерме плотного, сферического по форме, нервного сплетения немиелинизированных тонких нервных волокон, отходящих от аксона, покрытого миелиновой оболочкой. Один аксон образует до двух отдельных сплетений. И окончания Полумордвинова, и тельца Вундерера чувствительны не столько к внешнему давлению на кожу, сколько к ее растяжению при изгибах тела и к движениям плавников, поэтому их следует относить к

⁶ Мышечное веретено – один из видов проприорецепторов, к которым относят специализированные механочувствительные нервные окончания, расположенные в опорно-двигательном аппарате животных (скелетные мышцы, сухожилия, связки) и реагирующие на сокращение и напряжение или на расслабление и растяжение мышц. Мышечное веретено состоит из нескольких тонких мышечных волокон (их называют интрафузальными), оплетённых спиралевидными нервными окончаниями. Попытки найти типичные мышечные веретена у рыб не завершились успехом. Их отсутствие связывают с тем, что рыбы, в отличие от наземных позвоночных, не сталкиваются с многими проблемами контроля положения в пространстве, характерными для наземных животных.

проприорецепторам. Известно о существовании нервных окончаний, по-видимому, тригеминального происхождения, в жабрах акул, чувствительных к изменению скорости протока воды, и на челюстях, воспринимающих давление на десну и на зубы.

3.2.7. Пузырьки Сави и другие структуры системы боковой линии

Предполагается, что у хрящевых рыб в выполнении тактильной функции участвуют структуры, относящиеся к системе боковой линии — закрытые каналы на туловище и на голове этих рыб и пузырьки Сави. Закрытые каналы не имеют пор, т.е. прямой связи с окружающей рыб водной средой, но они, как и обычные каналы боковой линии, снабжены типичными невромастами, часто сливающимися в непрерывное сенсорное поле. Пузырьки Сави представляют собой небольшие полости, располагающиеся определенным образом на роструме, главным образом на его вентральной стороне, у многих электрических скатов *Torpedinidae*, нарциновых *Narcinidae* и скатов-хвостоколов *Dasyatidae*. Овальные по форме пузырьки Сави, например, у хвостокола *Dasyatis sabina* (особи с диаметром диска 25-30 см) лежат на глубине 1-3 мм, их длина 0.5-1.0 мм, ширина 0.2-0.3 мм, в каждом из них имеется один или несколько невроматов. Закрытые каналы боковой линии или участки обычных каналов боковой линии, не имеющие пор⁷, а также пузырьки Сави не чувствительны к потокам воды над поверхностью тела рыб — адекватным раздражителям для рецепторов боковой линии. Согласно предложенной механотактильной гипотезе, закрытые каналы боковой линии и пузырьки Сави восприимчивы к механическим воздействиям, которые через эпидермис и дерму передаются жидкости, заполняющей пузырьки, которая, в свою очередь, вызывает сдвиг купулы, что активирует сенсорные волосковые клетки невроматов. Чувствительность этих структур позволяет улавливать

⁷ Участки без пор в каналах у хрящевых рыб, в частности у хвостокола *D. sabina*, могут быть протяженными и содержать в себе сотни невроматов; у акул, в том числе пелагических, они располагаются в основном на голове, у скатов на вентральной стороне тела и головы.

смещения на 20 мкм, что значительно превышает возможности типичных тактильных рецепторов, но соответствует возможностям рецепторов боковой линии. Располагающиеся рядами на небольшом расстоянии друг от друга пузырьки Сави позволяют скатам при касании определять с высокой точностью наличие и расположение даже слабо подвижных или небольших по размеру объектов. Эта способность важна для ориентации и безошибочного схватывания скатами различных донных беспозвоночных, которыми они преимущественно питаются. Например, хвостокол *D. sabina* обнаруживает место расположения скрытой в грунте добычи с помощью обоняния и/или электрорецепции, но успешно схватить жертву, вымываемую из грунта энергичными ундулирующими движениями грудных плавников, ему удастся благодаря структурам боковой линии, преобразованным в тактильные органы. Полагают, что именно благодаря закрытым каналам боковой линии на роструме рыба-молот контролирует расположение, движения и попытки освободиться схваченной добычи – мелких скатов, служащих для нее излюбленной пищей. Нападая на них акула-молот прижимает их своим рострумом к грунту (рис. 5).



Рисунок 5. Акула-молот, прижимающая ската-хвостокола ко дну во время атаки (Strong et al., 1990).

У пелагических акул также имеются сегменты без пор в каналах боковой линии на голове. Вполне возможно, что выполняемая ими тактильная функция связана с питанием таких акул – со схватыванием жертвы, ее перехватыванием и т.п. Касаться жертвы рострумом перед завершающим броском свойственно хищным пелагическим акулам.

Нельзя исключать и участие тактильной рецепции, обеспечиваемой невромастами закрытых каналов боковой линии, в контроле положения тела у акул при размножении – удержании партнера и спаривании.

4. ТАКТИЛЬНЫЕ ОРГАНЫ РЫБ

Существует довольно давно сформировавшееся представление, устойчивое и в целом справедливое, хотя и не достаточно подкрепленное экспериментальными данными, что рострум, усы, плавники, свободные плавниковые лучи, цирри, выросты, разрастания и другие подобного рода образования выполняют у рыб специализированную тактильную функцию. Этот взгляд послужил основанием для того, чтобы назвать подобного рода морфологические образования тактильными органами. Однако, как это сейчас уже хорошо известно, усы, плавники и другие структуры у многих рыб несут также и многочисленные хеморецепторы – вкусовые почки, одиночные хемосенсорные клетки и хемочувствительные свободные нервные окончания. В этом случае, далеко не редко встречающемся среди рыб, тактильные органы выполняют комплексную сенсорную функцию и поэтому правильнее их называть хемотактильными органами. Очевидное сенсорное предназначение этих органов определяет большое внимание и интерес к их изучению. Следует подчеркнуть, что к вкусовому органу можно относить не только рострум, усы, плавники, свободные плавниковые лучи, цирри, выросты, разрастания и другие подобного рода образования, но и все тело рыб, поверхность которого снабжена тактильными рецепторами. Поэтому термин орган в случае

тактильной рецепции или экстраоральной вкусовой может использоваться с определенной условностью.

4.1. Усы

Усы рыб представляют собой щупальцевидные по форме эпидермальные выросты, которые у рыб находятся на голове, чаще всего вблизи или вокруг рта. Число и относительная длина усов и их расположение сильно варьирует у разных рыб и служит важным морфологическим признаком многих видов или более крупных таксонов (рис. 6). Усы покрывает обычный эпидермис, у многих рыб в нем располагаются многочисленные вкусовые почки. Внутри усов может проходить хрящеподобный (фиброзный гиалиновый хрящ, или хондроид) или хрящевой стержень или тяж, они могут обладать собственной (внутренней) или внешней (наружной) мускулатурой, придающей усам в той или иной мере выраженную подвижность. В усы заходят кровеносные сосуды и нервные волокна.

Усы имеют миксины Mixini, ряд видов хрящевых рыб (Chondrichthyes), все ныне живущие хрящевые ганоиды (Chondrostei) и многие костистые (Teleostei) (сомообразные Siluriformes, значительная часть видов карпообразных Cypriniformes, трескообразных Gadiformes и др. У рыб некоторых крупных таксонов усы отсутствуют – у харацинообразных Characiformes, гимнотообразных Gymnotiformes, гоноринхообразных Gonorhynchiformes и других. Число усов у рыб широко варьирует – от одного непарного уса (тресковые Gadidae, бородачковые Artedidraconidae) до 4-6 пар усов у многих выюновых (Cobitidae), балиториевых (Balitoridae), агонковых (Agonidae), волосатковых (Hemipteridae), у большинства семейств сомообразных (Siluriformes и у рыб некоторых других систематических групп. В соответствии с расположением усов их называют назальными, максиллярными, мандибулярными, подбородочными, гиоидными

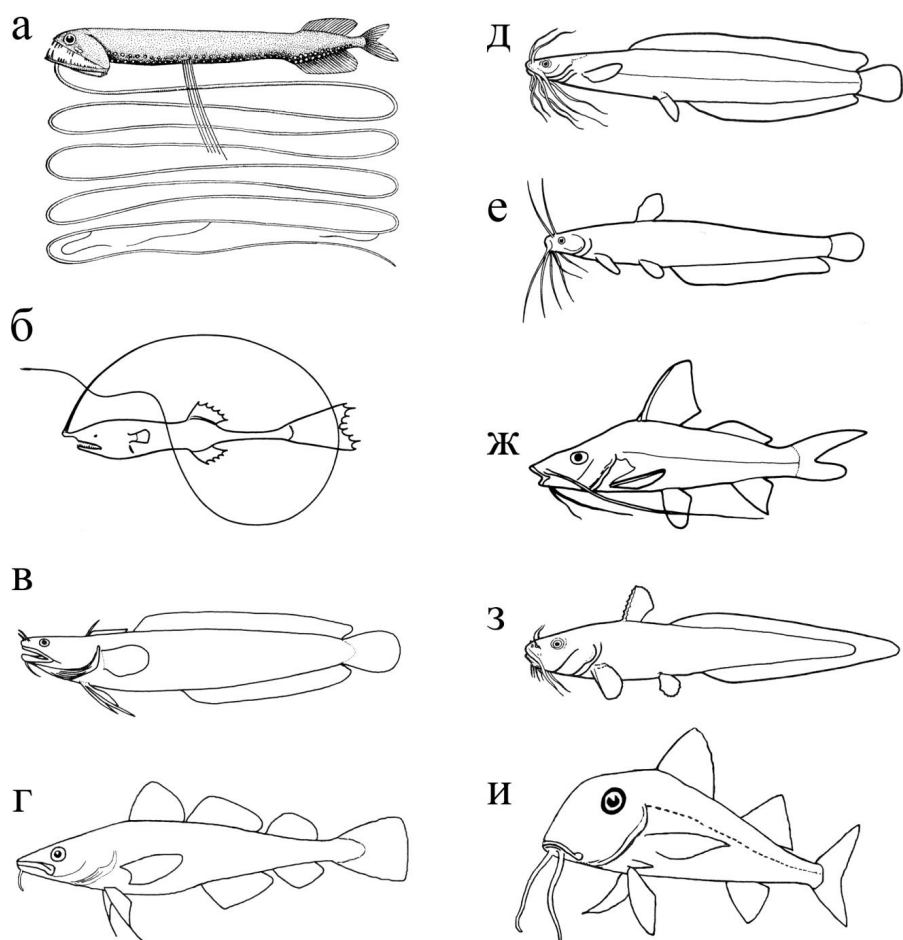


Рисунок 6. Усы у разных рыб: а – ультимостомия удивительная, *Ultimostomias mirabilis*, б – длиннощуповый удильщик Gigantactinidae; в – обыкновенный трехусый налим *Gaidropsarus vulgaris*; г – атлантическая треска *Gadus morhua*; д – клариевый сом *Clarias sp.*; е – мешкожаберный сом *Heteropneustes sp.*; ж – плоскоголовый сом-пимелодус *Pimelodus sp.*; з – угрехвостый сом Plotosidae; и – султанка *Mullus barbatus*.

(модифицированные лучи жаберной перепонки у султанковых Mullidae). Число усов может не оставаться постоянным и меняться в ходе онтогенеза, например, у силонии *Silonia silondia* из 3-х пар усов на ранних стадиях развития – назальной, максиллярной и мандибулярной, у более старших рыб сохраняются только небольшие по размеру максиллярные усы. У амурского сома *Parasilurus asotus* в ходе развития задние мандибулярные усы, имеющиеся у личинок и ранних мальков, постепенно исчезают к более старшему возрасту, тогда как у совместно обитающего и близкородственного сома Солдатова *Silurus soldatovi* такая редукция не происходит. Существуют виды, в популяциях которых наблюдается индивидуальная вариабельность числа усов у взрослых особей, причем усы могут отсутствовать либо с одной стороны головы, либо с обеих, либо полностью сохраняются. Они могут быть только у особей определенного пола или вырастать, например, только к сезону размножения. Крайне вариабельна относительная длина усов, она может составлять лишь 2-6% от длины тела рыбы, как у *Cyprinus*, *Tinca*, *Gobio*, *Barbus*, *Lota*, или превышать ее более, чем в 10 раз (!), как у глубоководной рыбы удивительной ультимостомии *Ultimostomias mirabilis*. У некоторых рыб усы могут быть не только длинными, но и ветвиться, как у перистоусых сомов (Mochokidae) или некоторых длиннокрылов *Cheilopogon* (летучие рыбы Euxocoetidae). Наиболее разнообразны по размерам, форме и сложности ветвления усы и усоподобные выросты у некоторых глубоководных рыб, таких как, например, представители семейства стомиевых (Stomiidae) или линофриновых (Linophrynidae) (рис. 7). Дистальный конец уса может быть расширенным и преобразовываться в люминесцентный орган (короткоусая стомия *Stomias brevibarbatus*) (также как и эска⁸ на конце первого луча спинного плавника у многих Lophiiformes). Особенности строения усов у глубоководных рыб часто используется в качестве надежного морфологического критерия при диагностике видов.

⁸ У представителей отряда удильщикообразных Lophiiformes первый луч первого спинного плавника, если он имеется, трансформирован в иллиций, или «удилище», дальний концевой участок которого носит название эски, или «приманки».

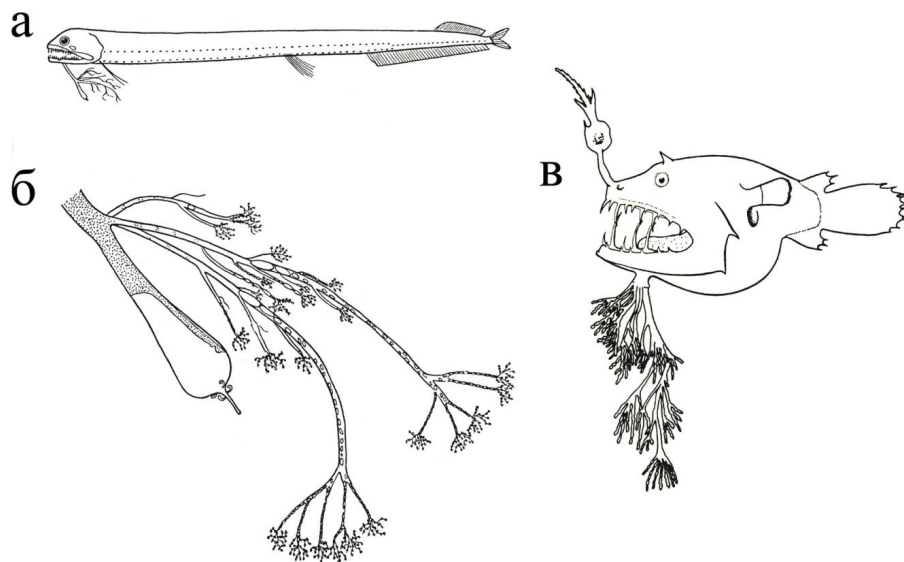


Рисунок 7. Внешний вид эустомии *Eustomias satterleei* (а) и ее подбородочного уса (б) и линофрины Linophrynidae (в) (Beebe, 1933).

Благодаря мышцам многие рыбы могут двигать усами, у других усы неподвижные. При повреждении или после потери значительной части усы быстро регенерируют. Разнообразие строения усов у рыб и некоторых других групп животных отражено в великолепном обзоре Фокса (Fox, 1999). Несомненно, что столь широкий размах variability по размерам, расположению и количеству усов, подвижности и другим характеристикам указывает на то, что их функция крайне разнообразна и безусловно связана с образом жизни, поведением и питанием рыб, с развитием у них других сенсорных систем.

Особенно большое значение усы имеют для рыб, обитающих или питающихся в условиях, когда возможности для зрительной рецепции

ограничены. Хорошим примером, подтверждающим это, могут быть данные о длине усов у близкородственных рыб, обитающих в резко отличающихся биотопах. У сома-троглодита рамдии *Rhamdia laticauda*, встречающегося в пещерных водоемах Мексики, длина наиболее крупных из 3-х пар усов составляет около 50% от длины тела этих рыб, тогда как у сестринских видов *R.guatemalensis* и *R.zongolicensis*, населяющих наземные водоемы, не более 40% (рис. 8). Усы этих рыб покрыты, как и у других сомообразных, многочисленными вкусовыми почками, поэтому длинные усы у пещерных рыб могут рассматриваться как адаптация, связанная не только с тактильной, но и с вкусовой рецепцией. Считается, что такие изменения в размерах усов могли произойти в последние 8000-10000 лет после того как произошло расхождение

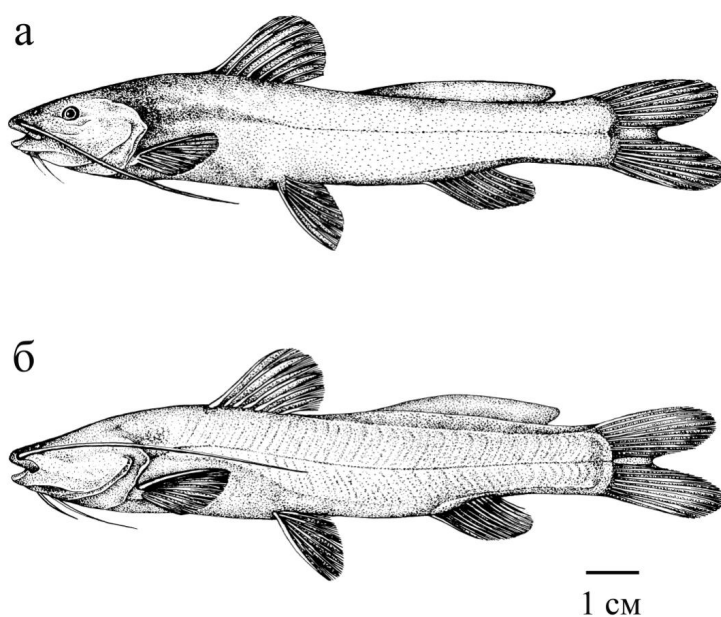


Рисунок 8. Сом рамдиа *Rhamdia zongolicensis*, населяющий наземные водоемы, (а) и сом-троглодит рамдиа *R.laticauda* из пещерных водоемов Мексики (б) (из: Wilkens, 2001).

предковой формы и образовавшиеся наземные и пещерные популяции начали самостоятельное существование. Длинной подбородочного уса различаются «оседлая» беломорская треска *Gadus morhua marisalbi* и заходящая в Белое море мигрирующая атлантическая треска *G.m.morhua*. Даже небольшие отличия в длине усов находят отражение в биологии рыб. Так, совместно обитающие короткоусые и длинноусые особи обыкновенного пескаря *Gobio gobio* (5-6% и 7-8% от длины тела) при недостаточной обеспеченности пищей питаются разными кормовыми организмами.

Рыбы, у которых усы наряду с механорецепторами (клетки Меркеля, свободные нервные окончания) несут и вкусовые почки, обычно активно обследуют окружающее пространство в поисках пищи. Например, так поступают многие сомообразные, питающиеся в основном в сумеречное или ночное время и отыскивающие пищу на дне или в грунте. Сходным образом поступают при поиске пищи многие Gadiformes, использующие для этого подбородочный ус и свободные лучи грудных плавников. Подводные наблюдения за долгохвостом *Coryphaenoides armatus*, глубоководной рыбой из семейства макруросовых Macrouridae отряда Gadiformes, показывают, что, привлеченные запахом, эти рыбы-падальщики в поисках приманки плавают, слегка наклонившись головой к грунту. Такое положение позволяет им сохранять постоянный контакт с грунтом с помощью короткого подбородочного уса (3-4% от длины тела). В эпидермисе уса много вкусовых почек (до 450 на 1 мм²), ус иннервируется многочисленными миелинизированными нервными волокнами (до 20000 у рыб длиной 70 см). Центральные проекции этих волокон располагаются в тригеминальной и фациальной зонах мозга, что указывает на механо- и хемосенсорную функцию уса у долгохвоста и объясняет стереотип поискового плавания этих рыб. Сходный стереотип пищевого поискового поведения имеют многие представители отряда Gadiformes и другие рыбы, усы у которых несут вкусовые почки.

Особый интерес представляют рыбы, не имеющие на усах вкусовых почек. Усы у таких рыб выполняют исключительно тактильную функцию. К таким видам относятся, в частности, японский пилонос *Pristiophorus japonicus* и индийский полосатый мист *Mystus vittatus*. Не обнаружены наружные вкусовые почки в непарном усике у рыб антарктического семейства бородачковых (Artedidraconidae). Ус у них располагается на подбородке, он обильно иннервирован и снабжен развитой кровеносной сетью, в эпидермисе найдены слизистые клетки, но вкусовые почки не обнаружены. У всех исследованных представителей этого семейства — у длинноплавникового доллоидрако *Dolloidraco longedorsalis*, у необыкновенного артедидрако *Artedidraco mirus* и погонофрины *Pogonophryne scotti*, форма и размер подбородочного уса широко варьируют у разных особей (рис. 9).

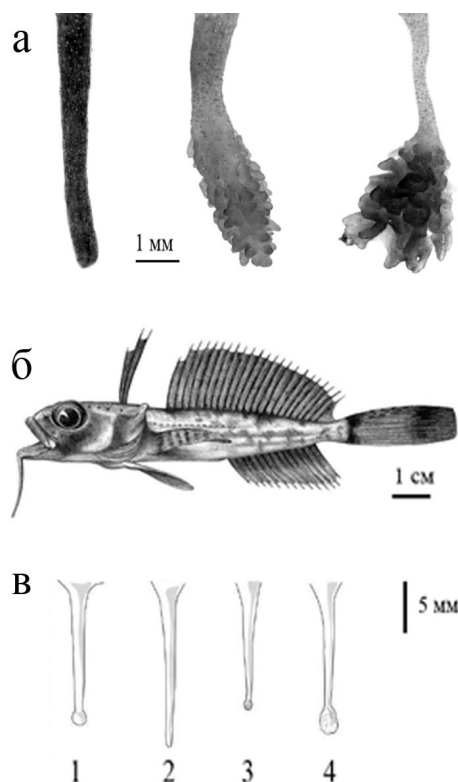


Рисунок 9.
Вариабельность формы
вершины подбородочного
уса у необыкновенного
артедидрако *Artedidraco
mirus* (а) и у
длинноплавникового
доллоидрако *Dolloidraco
longedorsalis* (б, в): 1 –
расширенная вершина; 2 –
вершина без расширения;
3 – слегка расширенная
вершина с небольшими
складками и папиллами; 4
– крупная расширенная
вершина с глубокими
складками и бороздами;
частота встречаемости у
рыб 43, 33, 22 и 2%
соответственно (Eakin et
al., 2001, 2006).

4.2. Свободные лучи плавников

Свободные лучи могут присутствовать у рыб в разных плавниках – в спинном, в брюшных и грудных, длина свободных лучей может сильно варьировать, у некоторых рыб она многократно превышает длину тела (рис. 10). Электронно-микроскопическое изучение поверхности удлинённых лучей брюшных плавников у атлантической трески и наваги *Eleginus navaga* обнаружило наличие на дистальных участках лучей, отличающихся светлой окраской, клеток с многочисленными микровиллярными выростами различной длины. Эти клетки отличаются обилием митохондрий и развитой сетью шероховатого эндоплазматического ретикулума. Такие клетки найдены и на подбородочном усике рыб. Предположительно они были отнесены к сенсорным клеткам тактильного типа на том основании, что треска и навага используют свободные лучи и подбородочный усик для тестирования донного субстрата в поисках пищи. Если такое предположение подтвердится, то это будет отличать рыб от высших позвоночных, у которых все известные типы тактильных рецепторов не имеют прямого выхода на свободную поверхность эпидермиса и связаны с наружной средой опосредованно.

Весьма интересными структурами с точки зрения тактильной рецепции являются свободные лучи грудных плавников у морских петухов (Triglidae). Эти рыбы, благодаря крупным внешним мышцам, подходящим к свободным лучам (рис. 11), способны двигать каждым лучом независимо в секторе в 180°, перемещаться с их помощью по дну, ощупывать и рыться в донном субстрате. Каждый луч, как это установлено для южной полосатой американской триглы *Prionotus evolans* и красного морского петуха *Aspitrigla cuculus*, иннервирует отдельная ветвь 3-го спинального нерва. Хемо- и механосенсорное оснащение и возможности этих интересных структур давно привлекает внимание исследователей. В эпидермисе свободных лучей каролинского морского петуха *Prionotus carolinus* и южной полосатой американской триглы не найдено вкусовых почек, но обнаружены крупные шишкообразные выпячивания и

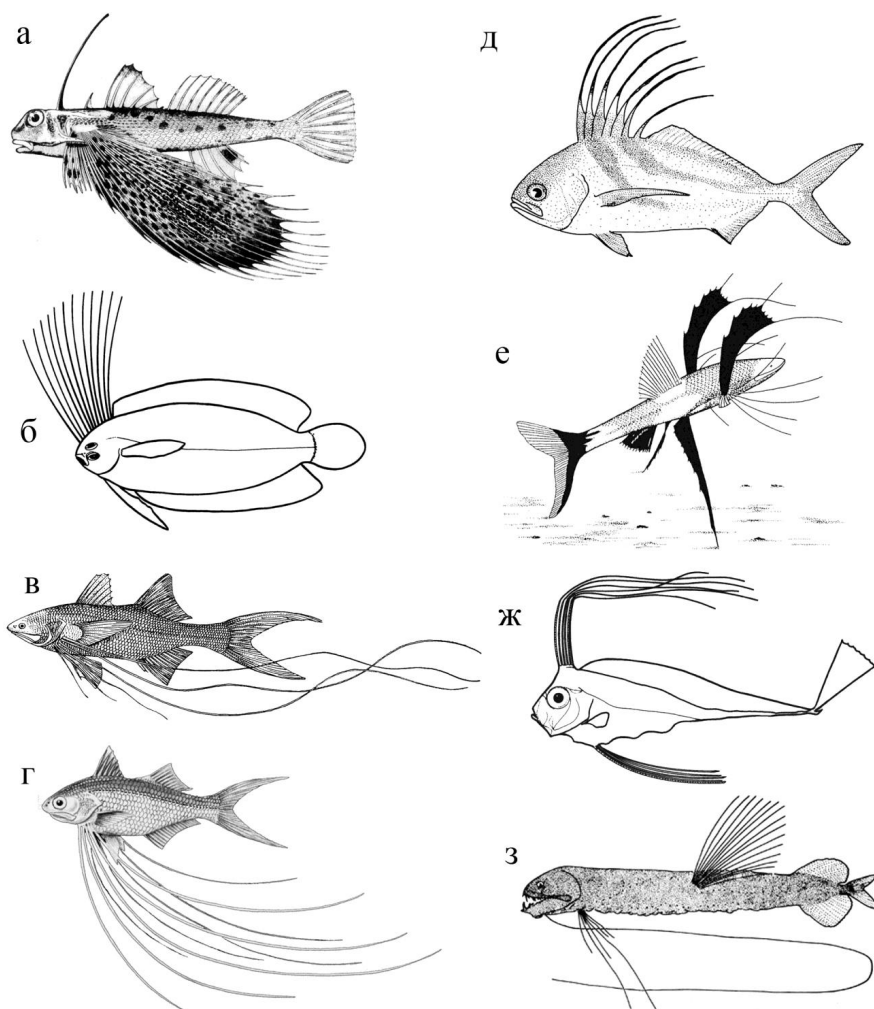


Рисунок 10. Рыбы с увеличенными плавниками или с удлиненными свободными лучами в плавниках: а – дактилоптена *Dactyloptena sp.*; б – хохлатая камбала Samaridae; в – райский пальцепер *Polynemus paradiseus*; г – пятипалый пальцепер *P. quinquarius*; д – рыба-павлин *Nematistius pectoralis*; е – абиссальный батиптер *Bathypterois sp.*; ж – вогмеровые Trachipteridae; з – батофил Флеминга *Bathophilus flemingi*.

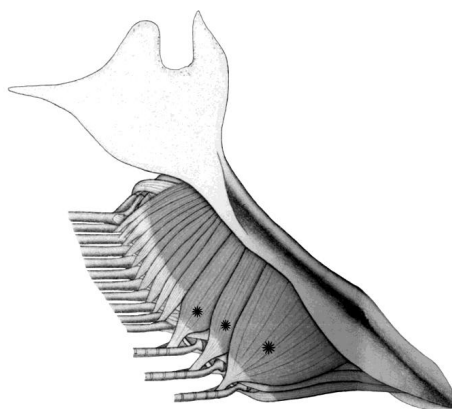


Рисунок 11. Латеральная мускулатура грудного плавника морского петуха *Trigla* sp. Звездочками отмечены увеличенные мышцы свободных лучей плавника (Belling, 1913).

сосочки с большим числом заходящих в них нервных волокон, а также выявлено присутствие в эпидермисе одиночных хемосенсорных клеток и многочисленных свободных нервных окончаний. Их окончания располагаются между эпидермальными клетками и окружают большинство клеток поверхностного слоя. Во всех нервных пучках заходящих в лучи нервов регистрируют ответы на механическую стимуляцию – на прикосновения к лучу, на его движения, в некоторых пучках – на химическую стимуляцию. Это подчеркивает полифункциональность свободных лучей, их значение в получении морскими петухами тактильной и хемосенсорной информации, необходимой им и для перемещения по дну и для поиска пищи. Механо- и хемочувствительность совмещают также свободные лучи брюшных плавников у гурами *Trichogaster trichopterus*, но у них, в отличие от морских петухов, хеморецепция обеспечивается за счет вкусовых пучков.

Очень слабо исследованы илиции и эска у удильщикообразных. У разных рыб этой группы илиций и, особенно, эска очень разнообразны по размерам, форме и наличию бугров, папилл, желобков, складок и иных выростов и углублений. На эске может размещаться орган свечения для привлечения жертв. О присутствии здесь вкусовых почек не сообщается, но

насыщенность иллиция и эски нервными волокнами и их свободными окончаниями, как это наблюдается в подбородочном усике-удочке у бородатковых (Artedidraconidae), представляется крайне вероятной. Высокая чувствительность удилица и эски важна для получения сигнала о присутствии и положении жертвы и обеспечивает мгновенную реакцию рыб на прикосновение – прицельный бросок и схватывание. Прицельный бросок и схватывание в ответ на прикосновение могут совершаться и под контролем других сенсорных органов – зрения, боковой линии, слуха.

4.3. Рострум

Рострум, или часть головы впереди от глаз, у рыб может иметь довольно заметные размеры и выполнять различные функции. У быстро плавающих океанических рыб, таких как марлины, рыбы-мечи, ряд видов тунцов, сарганообразные, удлинённый рострум снижает сопротивление и оптимизирует гидродинамику плавания, что позволяет этим рыбам развивать рекордно высокие скорости. Сеть каналов боковой линии на роструме предназначена для контроля за скоростью плавания. У осетрообразных на роструме вместе со структурами боковой линии располагаются электрорецепторные органы. У некоторых из этих рыб – у веслоноса *Polyodon spathula* уплощённый рострум составляет одну треть от общей длины тела и несет большое число ампулярных рецепторов, что позволяет обнаруживать в воде не только скопления, но и отдельных особей планктонных организмов.

У меч-рыбы длинный заостренный рострум используется, как полагают, для нападения, в том числе и при охоте на крупных жертв. Пила-рыба хорошо вооруженным и крупным рострумом извлекает скрытых в грунте животных. Касание жертвы рострумом входит в поведенческий пищевой ритуал хищных акул и многих мелких морских и пресноводных рыб, как правило, с плохо развитым зрением.

Некоторые донные или придонные рыбы с помощью рострума разыскивают пищу на поверхности грунта или в толще донного субстрата. По сути, рострум у таких рыб выполняет функцию типичного тактильного органа (рис. 12). Бентосоядные представители семейства клюворылых (Mormyridae) в поисках пищи методично ощупывают поверхность дна или роются в мягком субстрате с помощью удлинённого хоботообразного рострума (гнатонем *Gnathonemus curvirostris*) или удлинённого хоботка-выроста на нижней челюсти (нильский слоник *Gnathonemus petersii*), часто с дополнительным усиком на нем. Считают, что в пищевом поиске у этих рыб участвуют многие рецепторы, в том числе и тактильные, которые, как предполагают, находятся в эпидермисе рострума. Для поиска в грунте и извлечения объектов инфауны используют рострум, по-видимому, такие глубоководные рыбы как клюворылая антимора *Antimora rostrata*, жесткорылы *Trachyrhynchus* и многие полорылы *Coelorhynchus*, носатые химеры (Rhinochimaeridae) и хоботнорылые химеры (Callorhynchidae). Аналогичным образом, вероятно, поступают не только обитатели больших глубин, но и другие рыбы, например представители семейства хоботнорылых Mastacembelidae, крупный вытянутый рострум которых действительно напоминает подвижный и чувствительный хоботок. Хоботнорылые держатся преимущественно в спокойных заводях рек и озер с илистым или песчаным дном, густо заросшим водной растительностью. Это типично ночные хищники, днем они прячутся в зарослях под корягами и камнями или же закапываются в грунт. С наступлением сумерек они выходят на охоту, питаясь в основном червями, личинками насекомых и мелкими крабами. Выследив жертву и подобравшись к ней, они своим хоботком осторожно ощупывают ее и молниеносно заглатывают. Этим же хоботком рыбы в поисках добычи обследуют дно, роются в мягком грунте и выкапывают из него корм.

Чувствительность рострума к механическим стимулам обеспечивается свободными окончаниями тройничного нерва, обнаруженными здесь клетками Меркеля и возможно другими структурами. У хрящевых рыб тактильная

функция рострума может быть связана, как полагают, с присутствующими здесь закрытыми участками каналов боковой линии и имеющимися на роструме у некоторых скатов пузырьков Сави.

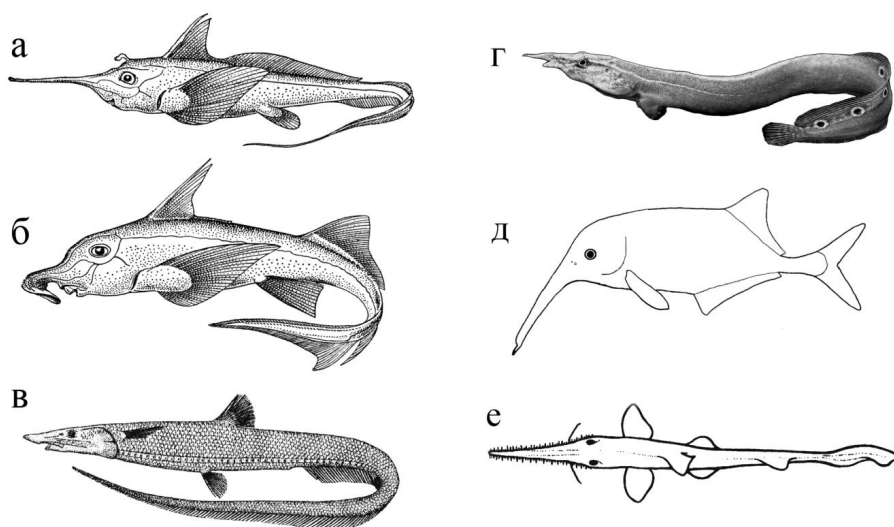


Рисунок 12. Примеры рыб, у которых рострум выполняет функцию важного тактильного органа: а – атлантическая носатая химера *Rhinochimaera atlantica*; б – обыкновенный каллоринх *Callorhynchus callorhynchus*; в – обыкновенная альдровандия *Aldrovandia affinis*; г – колючий зубатый хоботнорыл *Macrogathus aculeatus*; д – кампиломормирус *Campylomormyrus toboskwe*; е – пилонос *Pristiophorus sp.*

4.4. Нерестовые бугорки

У большой группы рыб, разнообразных по систематике, имеются морфологические образования, использование которых для контактной стимуляции совершенно очевидно и подтверждено многочисленными конкретными наблюдениями за поведением рыб. Это нерестовые бугорки и близкие им структуры, часто называемые в англоязычной литературе «контактными органами». Основное предназначение этих образований предопределяет осуществление ими и тактильной функции.

Нерестовые бугорки – это эпидермальные образования, располагающиеся на голове, на жаберных крышках, реже на плавниках, туловище и чешуе. В соответствии с уровнем кератинизации нерестовые бугорки подразделяют на два типа: при низкой кератинизации они представляют собой скопление эпидермальных клеток, покрытое тонкой кератиновой кутикулой, при высокой – скопление полностью кератинизированных эпидермальных клеток, формирующих хорошо выраженный и возвышающийся заостренный шип или колпак (рис. 13). Нерестовые бугорки рыб иногда называют жемчужной сыпью,

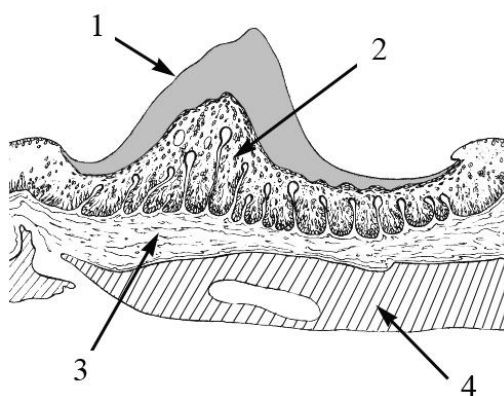


Рисунок 13. Вертикальный срез через посторбитальный нерестовый бугорок у африканского фрактолема *Phractolaemus ansorgei* (схема). 1 – кератинизированный верхний слой бугорка, 2 – васкуляризированный эпидермис, 3 – дерма, 4 – кость (Wiley, Colette, 1970).

что не всегда корректно, поскольку не у всех видов они матово-белого цвета. Возникают эти образования к началу периода размножения, у большинства видов – только у самцов. Если же они имеются у особей обоего пола, то у самок их обычно меньше и они меньше по размеру (Catostomidae).

Нерестовые бугорки найдены у рыб из отрядов Salmoniformes (Salmonidae, Coregonidae), Osmeriformes (Plecoglossidae, Osmeridae; Galaxioidae), Gonorynchiformes (Kneriidae, Phractolaemidae), Cypriniformes (Cyprinidae, Gyrinocheilidae, Psilorhynchidae, Catostomidae, Homalopteridae, Cobitidae); Characiformes (Lebiasinidae, Parodontidae), Perciformes (Percidae). У чукучановых Catostomidae нерестовые бугорки покрывают голову рыб, все тело и плавники, включая анальный и хвостовой (моксостомы *Moxostoma*). Нерестовые бугорки хорошо заметны даже у небольших по размеру рыб (рис. 14). У самцов амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (TL 70 мм) высота наиболее крупных нерестовых бугорков (от базальной мембраны эпидермиса до вершины) составляет 0.53 мм, они находятся под глазами. У самцов северного семотилуса *Semotilus atromaculatus* (TL 184 мм) наиболее крупные бугорки располагаются на роструме и достигают высоты 2.7 мм, у самцов необычной кампостомы *Campostoma anomalum* (TL 123 мм) они находятся сзади глаз и имеют высоту 2.4 мм, у гарры *Garra taeniata* (TL 71 мм) крупные бугорки на роструме имеют высоту около 1 мм. У некоторых рыб (сиамский гиринохейл *Gyrinocheilus aymonieri*) нерестовые бугорки расположены на голове на вершинах крупных разрастаний эпидермиса и соединительной ткани.

Своеобразные неороговевшие эпидермальные выросты на заднем крае чешуи, напоминающие нерестовые бугорки, обнаружены у тресковых и сельдевых рыб. У тресковых рыб чешуя, как правило, несет один вырост, представляющий собой эпидермальную папиллу, окруженную полупрозрачным эпидермальным чехлом-оболочкой, часто имеющим вид купулы. Папиллы отходят под небольшим или заметным углом (до 90°) к плоскости чешуи. Папиллы имеют небольшие размеры, их длина относительно продольной длины чешуи варьирует от 1.4% у гренландской трески *Gadus ogac* до 8.2% у

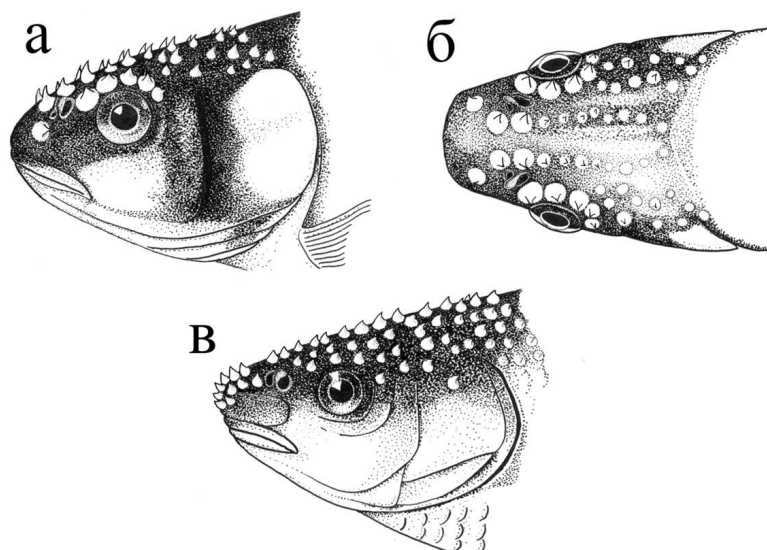


Рисунок 14. Голова самца гольяна *Phoxinus phoxinus* (а – вид сбоку, б – вид сверху) и кутума *Rutilus frisii kutum* (в) нерестовом наряде (Никольский, 1974; Соин и др., 1981).

тихоокеанской трески *G. macrocephalus*. Папиллы имеются не на всех чешуях, их больше всего на участке тела от первого спинного плавника до изгиба боковой линии. Несмотря на то, что эти образования названы нерестовыми бугорками, их точное предназначение остается не установленным. Они присутствуют на чешуе тресковых рыб у самок и у самцов в равной мере, причем не только в период размножения, но и вне этого сезона. Полагают, что папиллы и покрывающая их оболочка могут иметь рецепторы и выполнять сенсорные функции. Исследование с помощью электронной микроскопии эпидермальных выростов чешуи сельдевых рыб (атлантическая сельдь *Clupea harengus*, шпрот *Sprattus sprattus*) подтвердило сенсорную, скорее всего

тактильную, функцию этих структур. В них найдены нервные волокна и их окончания, но не обнаружены клетки Меркеля. Внутреннюю основу выростов составляют эпидермальные клетки, соединенные между собой многочисленными десмосомами.

В отличие от нерестовых бугорков, контактные органы представляют собой заостренные костные выросты, идущие от лучей плавников или от внешнего края чешуи. Контактные органы имеются у Beloniformes (Belonidae), Cyprinodontoidei (Oryziatidae, Cyprinodontidae, Anablepidae, Poeciliidae), Characiformes (Characidae, Gasteropelecidae), Scorpaeniformes (Cottidae, Cottocomephoridae). Похожие структуры найдены у рыб семейства Mochokidae (Siluriformes). Контактные органы окружены тонким слоем эпидермиса, сквозь который проходит заостренная вершина этих выростов. Как и у нерестовых бугорков, основание у контактных органов хорошо васкуляризировано. Они вырастают ко времени нереста, в основном у самцов, но могут встречаться и у самок. Тактильную функцию контактных органов подчеркивает более сильная иннервация плавниковых лучей, если они несут такие органы, как это обнаружено у японской медаки *Oryzias latipes* и нотобранха *Nothobranchius guentheri*. У многих Characidae вершины заостренных контактных органов на лучах анального, хвостового и брюшных плавников загнуты и напоминают крючки. К таким видам относятся представители родов хифессобрикон *Hyphessobrycon*, акробрикон *Acrobrycon*, астианакс *Astyanax* и некоторых других.

У подавляющего числа видов контактные органы, также как и нерестовые бугорки, с окончанием периода нереста исчезают. Они могут сбрасываться, обламываться или теряться за счет постепенной эрозии и разрушения. Лишь у некоторых рыб, например, у тресковых, нерестовые бугорки на чешуе сохраняются, по-видимому, в течение всего года. У японской медаки контактные органы присутствуют постоянно, но несколько уменьшаются в размерах в зимние месяцы. Присутствие и расположение нерестовых бугорков

и контактных органов используется в целях систематики для различения близких видов, для выяснения филогенетических связей.

4.5. Дermalные зубы

Уникальные структурные образования, имеющие, как полагают, отношение к восприятию тактильных стимулов, обнаружены у рыб из семейства астроблеповых (*Astroblepidae*) – мелких сомообразных (длина тела до 15 см), обитающих в горных потоках Анд. От других рыб этого отряда астроблеповых отличают брюшные плавники, преобразованные в присоски, и рот, с помощью которого рыбы прикрепляются к различным подводным предметам. Рыбы семейства астроблеповых, которых насчитывают около 50 видов, на теле несут так называемые дермальные зубы или одонтоды (*odontodes*). Одонтоды имеются также у многих других рыб из костистых, хрящевых и других групп. У всех видов астроблеповых на лучах плавников имеются крупные конические одонтоды I типа, с заостренной вершиной и широким основанием (диаметр 40-50 μm). И только у трех видов астроблепов – у *Astroblepus longifilis*, *A. choate* и *A. rosei* найдены также одонтоды II типа, которые меньше по размерам (диаметр основания 15-20 μm), имеют тупую закругленную вершину и встречаются на голове рыб, на максиллярных усах, носовом парусе и по краям губ. Основание одонтода II типа уходит глубоко в дерму, но не имеет связи с костными структурами, на поверхности одонтод окружает плотный микровиллярный эпителий и кольцевое поднятие (диаметр 70 μm , толщина 5-10 μm , высота 30-40 μm), на котором размещены несколько, чаще всего 8-10, коротких цилиндрических выростов. Выросты имеют уплощенную вершину диаметром около 1 μm , в центре которой, как предполагают, находится окончание механосенсорной клетки или сплетение нервного волокна (рис. 15). Максимальную плотность одонтоды II типа, которых предложено относить к механосенсорным структурам, образуют на

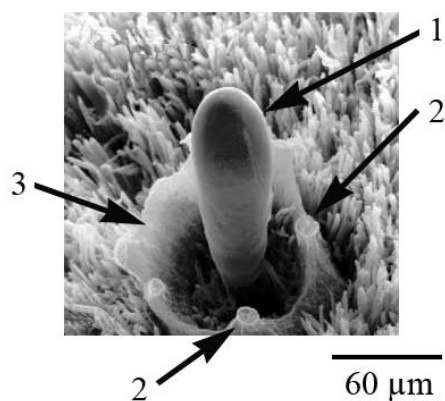


Рисунок 15. Внешний вид одонтода II типа (1), предполагаемых механорецепторов (2) и окружающего кольцевого поднятия (3) на голове у астроблепа *Astroblepus longifilis* (Schaefer, Buitrago-Suárez, 2002).

максиллярных усах – до 50 шт/мм². Следует подчеркнуть, что механосенсорная функция этих структур остается предположительной, также как и то, что они могут улавливать направление и скорость потока воды. Интересно, что на усах этих 3-х астроблеповых рыб вкусовые почки не обнаружены, хотя у других исследованных представителей этого семейства, также как и у остальных представителей Siluriformes, вкусовые почки встречаются не только на усах, но и по всему телу.

5. ИННЕРВАЦИЯ И МОЗГОВЫЕ ЦЕНТРЫ

5.1. Иннервация рецепторов головы

Еще в ранних исследованиях было установлено, что соматосенсорная чувствительность усов и всей остальной поверхности головы рыб обеспечивается тройничным нервом. Это положение в последующем было подкреплено многими примерами. Например, у карпа в ответ на легкое прикосновение, поглаживание или надавливание стеклянной палочкой

поверхности головы или губ или при изменении положения усов нервные импульсы регистрируют в тройничном нерве, но не обнаруживают в лицевом нерве. У атлантической трески механочувствительность верхней поверхности головы обеспечивается только тройничной системой (ramus ophthalmicus superficialis V), а система лицевого нерва (ramus ophthalmicus superficialis VII) на тактильную стимуляцию не реагирует. Наиболее сильные ответы возникают при прикосновении к ростральной части головы и к участку между верхней губой и входным обонятельным отверстием. Высокая чувствительность обонятельной розетки и всей обонятельной полости к механическим воздействиям также обеспечивается тройничным нервом, иннервирующим орган обоняния двумя ветвями. Электрофизиологическое исследование одной из них – ramus nasalis, отходящей от ramus ophthalmicus superficialis V и не смешивающейся ни с какими другими нервами, обнаружило, что чувствительность разных участков обонятельной полости к механическим воздействиям неравнозначна и существенно варьирует, наиболее чувствительна задняя часть обонятельной полости. Механическое раздражение обонятельной полости потоком воды или легким касанием стеклянной палочкой вызывает в ramus nasalis электрический ответ, длительность которого равна времени стимуляции. При этом заметной адаптации к действующему стимулу не наблюдается. Аналогичные результаты получены при регистрации электрической активности в ветвях тройничного нерва и у других видов рыб. Подсчитано, что тактильную рецепцию на голове у европейской кошачьей акулы *Scyliorhinus canicula* обеспечивает примерно 6000 волокон тройничного нерва. Подбородочный ус у длинноплавникового доллоидрако *D. longedorsalis* иннервируется только тройничным нервом, ветвь которого тянется вдоль проходящего по центру уса псевдохрящевого тяжа. В оболочку оболочку (перихондриум) отходят небольшие веточки нерва и образуют в ней свободные окончания, выполняющие, видимо, проприорецептивную функцию (контроль за положением и движениями уса). В противоположную сторону – в дерму и

эпидермис также отходят короткие веточки, их свободные окончания обеспечивают, скорее всего, чувствительность к тактильным стимулам.

Если на голове у рыб – на усах, на губах, на гуларной поверхности и в других зонах имеются вкусовые почки, то в иннервации таких участков наряду с тройничным нервом участвует и лицевой нерв (рис. 16). Ветви этих двух нервов обычно следуют совместно, тесно переплетаются и образуют смешанный пучок, на поперечных срезах которого нервные волокна тройничного нерва обычно выделяются своими более крупными размерами.

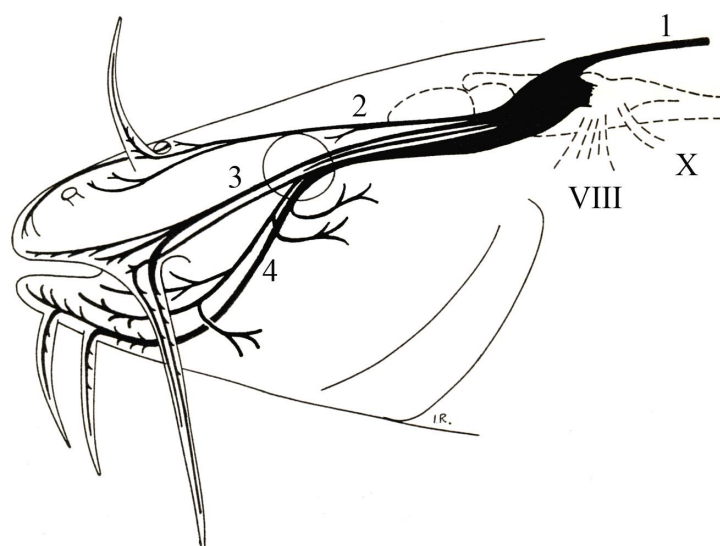


Рисунок 16. Иннервация лицевым нервом (n. facialis VII) поверхности головы и передней части ротовой полости у желтого сома *Ictalurus natalis*: 1 – возвратная ветвь, r. recurrens; 2 – надглазничная поверхностная ветвь r. supra ophthalmicus superficialis; 3 – верхнечелюстная ветвь r. maxillaris; 4 – нижнечелюстная ветвь r. mandibularis; VIII – слуховой нерв, n. acusticus, X – блуждающий нерв n. vagus. Вместе с собственными нервными волокнами в составе всех ветвей лицевого нерва следуют также и волокна тройничного нерва n. trigeminus (Atema, 1971).

При электрофизиологической регистрации в таких смешанных нервных пучках реакция на даже небольшие изменения скорости протока маскирует электрическую активность, вызванную стимуляцией вкусовых рецепторов. Это происходит вследствие высокой чувствительности тройничного нерва к механическим воздействиям. Поэтому в таких исследованиях методически важно поддерживать постоянным проток фоновых и стимульных растворов. У султанки *Parupeneus porphyreus* в ветви лицевого нерва, входящей в каждый из двух подбородочных усов, всегда обнаруживаются волокна, проявляющие ответ на механические воздействия в виде залповой импульсной активности на каплю воды или в виде длительной повышенной активности при постоянном контакте уса с каким-либо предметом. Даже слабые механические воздействия вызывают более сильные ответы по частоте и по амплитуде импульсов, чем те, которые регистрируют при стимуляции вкусовых рецепторов химическими раздражителями. Однако у полосатой султанки *Mullus surmuletus* нервные пучки, входящие в подбородочные усы, представлены только гиомандибулярной ветвью лицевого нерва; присутствие здесь нервных волокон тригеминального происхождения не выявлено. На усах рыб этого вида, как и у других султанок, имеются многочисленные вкусовые почки, осуществляющие оценку вкусовых свойств объектов, обнаруживаемых рыбами во время пищевого поиска. Несомненно, однако, что кроме хемосенсорной функции, усы у султанок служат органами, обеспечивающими получение важной тактильной информации. Полагают, что эту функцию выполняют нервные окончания многочисленных нервных волокон, идущих к вкусовым почкам. Функцию проприорецепторов, которыми, несомненно, должны быть снабжены быстро и независимо друг от другадвигающиеся усы султанок, осуществляют, по-видимому, окончания нервных волокон, окружающих внутренний хрящевой стержень уса. В детальном исследовании, посвященном иннервации усов трехпятистой зубатой султанки *Parupeneus trifasciatus* и зубатой султанки *P. pleurotaenia*, о присутствии свободных нервных окончаний в эпидермисе усов не упоминается. Однако в нервных ветвях, равномерно отходящих от

центрального ствола и идущих к вкусовым почкам, выявлены волокна, отличающиеся от других большим диаметром. Вполне возможно, что именно они несут тактильную функцию. Как показало тщательно выполненное тактильное сканирование поверхности усов зубатых султанок *P. trifasciatus* и *P. pleurotaenia*, чувствительность усов к легким механическим раздражениям хорошо выражена и ее представительство во вторичных нейронах лицевой доли продолговатого мозга подчиняется соматотопическому принципу.

Одновременная иннервация усов волокнами тригеминального и фациального происхождения установлена для ряда видов Siluriformes. У сомов, в отличие от султанок, свободные нервные окончания в эпидермисе усов обнаружены. Их находят непосредственно вблизи вкусовых почек (перигеммальные окончания) или на удалении от них (экстрагеммальные окончания). Вся поверхность усов у сомов высокочувствительна к механической стимуляции. Механочувствительных волокон в ветвях, иннервирующих усы, значительно больше, чем хемочувствительных, большинство из них относится к быстро адаптирующимся (американский сом *Ameiurus nebulosus*). Прикосновения к усу, осуществляемые под острым углом к его поверхности, более эффективны, чем воздействия, направленные перпендикулярно к его поверхности. У полосатого угрехвоста *Plotosus lineatus* в каждый ус, которых у рыб этого вида 4 пары, входит нервный пучок, объединяющий тройничные и лицевые волокна. Он проходит по центру уса и дает ответвления, которые в дерме на пути к эпидермису неоднократно ветвятся и в итоге образуют нервную сеть, состоящую из гексагональных ячеек. Некоторые из волокон, идущие в дерме под нервной сетью и отличающиеся большим диаметром, образуют здесь свободные нервные окончания. От субэпидермальной нервной сети к эпидермису отходят волокна, от 20 до 50 от одной гексагональной ячейки. Волокна обычно идут парами. Вблизи эпидермиса каждое из них разделяется на два самостоятельных коротких волокна, которые проходят через базальную мембрану, подходят с противоположных сторон к вкусовой почке и образуют единое нервное

сплетение, иннервирующее клетки вкусовой почки. Отдельные волокна нервного сплетения, отличающиеся большей толщиной (как предполагают, тригеминальные), заканчиваются не во вкусовой почке, а в ее перигеммальной зоне на разной высоте, в том числе вблизи от вкусовой поры. Небольшое число волокон образует экстрагеммальные нервные окончания. Они располагаются среди клеток эпидермиса на удалении от вкусовых почек, чаще всего на высоте в $2/3$ от толщины эпидермиса. Плотность нервных окончаний выше на ростральной поверхности усов, чем на каудальной. Предполагается, что экстрагеммальные нервные окончания образуют волокна тройничного нерва, тогда как интра- и перигеммальные окончания – волокна лицевого нерва. Как и у султанок, проекция тройничных и лицевых волокон в первичные центры подчиняется соматотопическому принципу. Существенное отличие в иннервации усов у сомов и султанок заключается в том, что у сомов участки, иннервируемые боковыми нервными ветвями, отходящими от центральной ветви, не занимают на поверхности уса строго определенного положения, а рецептивные поля, образуемые этими ветвями, имеет разные контуры. У султанок боковые ветви иннервируют строго определенные кольцевые участки, располагающиеся последовательно, на разных уровнях относительно основания уса (рис. 17). Такой характер иннервации усов связан с пищевым поведением

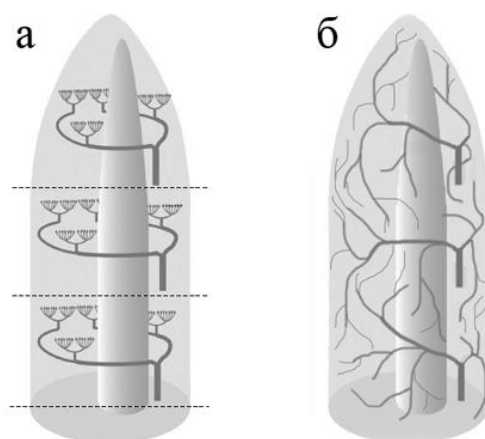


Рисунок 17. Схема иннервации подбородочных усов у зубатых султанок *Parupeneus* (а) и челюстных усов у сомообразных *Siluriformes* (б). Пунктирными линиями отделены зоны тактильной чувствительности (а – по Kyiohara et al., 2002; б – по собственным представлениям).

рыб: султанки при пищевом поиске своими подвижными и сильными усами проникают в донный грунт и «поуровневая» иннервация дает возможность им определять глубину расположения обнаруженного пищевого объекта и, соответственно, успешно его схватывать. Сомы разыскивают добычу на поверхности дна или в толще воды, им важно не пропустить подходящую по вкусу добычу и вовремя отреагировать на случайное к ней прикосновение.

У морских рыб из семейств собачковые (Blenniidae), терпуговые (Hexagrammidae), агоньевые (Agonidae), скорпеновые (Scorpaenidae) и некоторых других, объединяющих в основном обитателей побережья и донных биотопов, на голове имеются цирри – усикоподобные кожистые выросты, обычно ветвящиеся (рис. 18). У разных видов их может быть разное число, они могут отличаться размерами, местом расположения и ветвлением. Назначение цирри специально не исследовалось, однако их отношение к тактильной рецепции несомненно. Мелким донным рыбам, таким как собачковые, цирри помогают ориентироваться в тесных укрытиях – под камнями, в норках и т.п. Данные об иннервации цирри для большинства рыб отсутствуют. Известно, однако, что у морских собачек *Hypsoblennius gilberti* и *H. gentilis* и пестрого полосатого терпуга *Oxylebius pictus* цирри, располагающиеся у них над глазами, иннервируются совместно тройничным и лицевым нервами. Двойную тройнично-лицевую иннервацию за счет *ramus ophthalmicus profundus* (V), *ramus maxillaris* (VII) и *ramus mandibularis* (VII) получают околоротовые щупальцевидные выросты у атлантической миксины *Myxine glutinosa* и японского пиявкорота *Eptatretus burgeri*.

Таким же образом осуществляется иннервация губ – еще одной крайне важной сенсорной зоны на поверхности тела рыб. Передача вкусовой информации от губ в центры осуществляется исключительно по волокнам лицевого нерва, от их перигеммальных и интрагеммальных окончаний, тогда как на механическую стимуляцию отвечают, по-видимому, экстрагеммальные окончания волокон тройничного происхождения и, возможно, окончания, относящиеся к лицевому нерву.

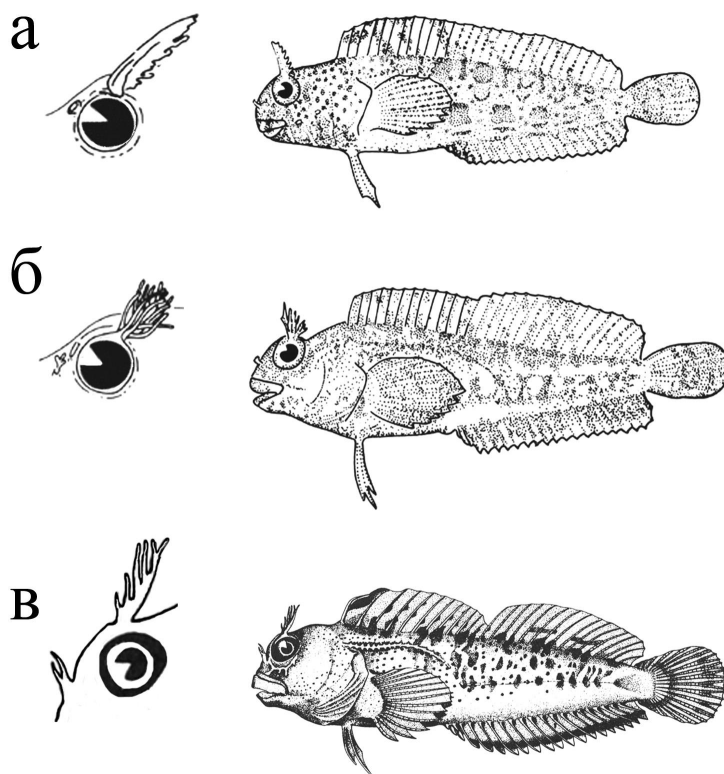


Рисунок 18. Цирри у некоторых собачковых рыб Blenniidae: а – *Hypsoblennius gentilis*; б – *Hypsoblennius gilberti*; в – *Blennius yatabei*.

Тройничный нерв и все нервы, участвующие в иннервации ротовой полости – лицевой (п. VII), языкоглоточный (п. IX) и блуждающий (п. X), реагируют на механические воздействия (касания, падающие капли, струи воды). В нервных пучках VII, IX и X нервов обнаруживают волокна, отвечающие либо только на механическую стимуляцию, либо только на химическую, либо бимодальные нервные волокна, чувствительные к обоим типам стимулов. Какие конкретно рецепторные структуры ответственны за

чувствительность ротовой полости рыб к механическим стимулам остается неясным и дискутируется. Одни из исследователей полагают, что тактильное восприятие обеспечивается свободными окончаниями нейронов тройничного нерва, волокна которого могут следовать самостоятельно, либо вместе с волокнами VII, IX или X нервов. Интересно, что механочувствительные волокна обнаруживаются и в составе нервных пучков, в которых не находят тригеминальных компонентов. Так, у фугу *Takifugu pardalis* в небной ветви лицевого нерва (ramus palatinus facialis), подходящей к вкусовым почкам на передней части нёба, найдены волокна, специфичные к механическим стимулам и равномерно распределенные среди хемочувствительных волокон. Аналогичная картина наблюдается в языкоглоточном (IX) и блуждающем (X) нервах, иннервирующих вкусовые почки в задней части ротовой полости, на жаберных дугах и в глотке.

Возможно, что механорецепция, связанная с VII, IX или X нервами, осуществляется за счет базальных клеток вкусовых почек, напоминающих механосенсорные клетки Меркеля и имеющих синаптические контакты с интрагеммальными нервными окончаниями. Интрагеммальные волокна преобладают по численности над перигеммальными, а ответы на механические воздействия, регистрируемые во вкусовых ветвях нервов, всегда значительны. Поэтому вполне вероятной представляется точка зрения, что именно интрагеммальные нервные окончания ответственны за проведение и хемо- (вкусовой) и механосенсорной информации, а сами вкусовые почки представляют собой комплексные вкусовые и тактильные органы. Таким образом, полной ясности в том за счет чего обеспечивается механорецепция VII, IX и X нервов пока еще нет.

Чувствительность к механическим воздействиям (поток воды, падение капель, легкие прикосновения) в электрофизиологических исследованиях обнаружена не только в тройничном и лицевом нервах. Включение постоянной перфузии водой обонятельного мешка приводит к снижению на 10-15% суммарной частоты импульсации в обонятельном тракте у атлантической

трески. При выключении протока воды частота импульсации восстанавливается. Механическое раздражение обонятельной выстилки струей чистой воды вызывает импульсные электрические реакции в обонятельном тракте и у других рыб, причем интенсивность ответа находится в прямой зависимости от силы давления струи, его длительность никогда не превышает времени стимуляции, а при повторных стимуляциях наблюдается быстрая адаптация. Подобные эффекты отмечены и другими авторами.

5.2. Иннервация рецепторов туловища и плавников

Иннервация поверхности туловища, хвостового стебля и плавников у рыб происходит главным образом за счет спинальных нервов, выходящих из дорсальных корешков спинного мозга. Спинальные сенсорные нервные волокна рассматривают в качестве функциональных эквивалентов тройничного нерва. Каждый дорсальный корешок у европейской кошачьей акулы *S. canicula* содержит около 500 нервных волокон, однако не все из них являются механочувствительными. В целом, все тело акулы иннервировано около 40000 нервными волокнами, их диаметр около 6 мкм. Дерматом, т.е. зона, иннервируемая отдельным спинальным нервом, у акулы охватывает не только свой, но и несколько соседних мышечных сегментов (рис. 19). У обыкновенного трехусого налима *Gaidropsarus vulgaris* прикосновение или изгиб свободного луча спинного плавника вызывает сильный, но короткий электрический ответ в волокнах спинальных нервов, свободные окончания которых многочисленны в эпидермисе плавника. Зоны тактильной чувствительности на теле миног различаются по размерам. Детально изучена анатомия и иннервация свободных лучей грудных плавников у морских петухов (Triglidae). Длина лучей последовательно увеличивается от первого к третьему и в каждый из них входит крупная ветвь 3-го спинального нерва, почти сразу же делящаяся на два пучка и образующая многочисленные свободные нервные окончания в эпидермисе и в субэпидермальном слое.

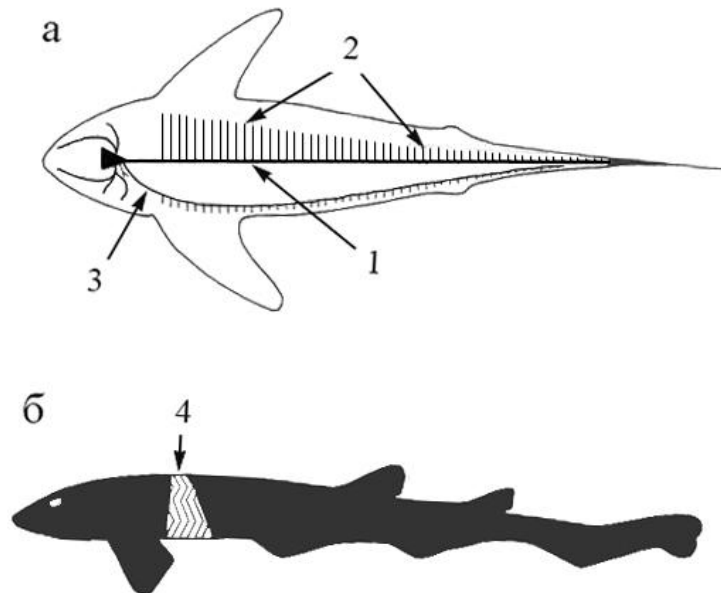


Рисунок 19. Иннервация поверхности туловища спинальными нервами (а) и форма дерматом (б) у кошачьей акулы *Scyliorhinus*: 1 – спинной мозг, 2 – спинальные нервы, 3 – возвратная ветвь лицевого нерва, иннервирующая туловищную боковую линию, 4 – дерматом (Roberts, 1978).

Чувствительность поверхности туловища и плавников рыб к тактильным стимулам обеспечивается не только спинальными нервами. У рыб, имеющих наружные вкусовые почки (канальный сом *Ictalurus punctatus*), механочувствительностью обладает возвратная ветвь лицевого нерва (ramus recurrens). Электрофизиологическое исследование различных пучков этой ветви обнаружило, что обеспечиваемые ими зоны тактильной чувствительности на туловище рыб различаются по размерам и форме, могут прерываться нечувствительными участками или иметь высокочувствительные точки.

Тактильные рецептивные зоны в большинстве случаев ипсилатеральны по отношению к нерву, в котором регистрируют вызванные ответы, но могут продолжаться и на противоположную сторону тела, возможно, благодаря заходящим сюда небольшим ответвлениям нерва. Не все тактильные зоны чувствительны к химической стимуляции, но все участки, реагирующие на химические стимулы, являются также и механочувствительными, причем ответы на тактильную стимуляцию, фазные по своему характеру, всегда выше по амплитуде. Таким образом, область тактильной чувствительности на туловище рыб, обеспечиваемая возвратной ветвью лицевого нерва, превышает область, восприимчивую к вкусовым стимулам. В связи с этим, вызывает сомнение, что генерация электрических разрядов электрическим сомом в ответ на прикосновения запускается благодаря вкусовым рецепторам. Этот вывод был сделан на основании того, что блокирование вкусовых рецепторов за счет перерезки возвратной ветви элиминировало электрические ответы у электрического сома *Malapterurus electricus*.

Такое же соотношение амплитуды ответов на химические и тактильные воздействия получено в электрофизиологических исследованиях на других видах рыб. Лицевой нерв вместе со спинными нервами иннервирует также и плавники, если на них имеются вкусовые почки. Как установлено для морского пятиусого налима *Ciliata mustela*, заходящие в брюшные плавники волокна лицевого нерва заканчиваются либо внутри имеющихся здесь вкусовых почек, либо в их перигеммальной зоне, т.е. в непосредственной к ним близости. Спинальные нервы образуют в покрывающем плавники эпидермисе экстрагеммальные окончания, которые располагаются на удалении от вкусовых почек. На поверхности коротких свободных лучей передней части спинного плавника у представителей *Ciliata* и *Gaidropsarus* вкусовые почки отсутствуют, но имеются многочисленные одиночные хемосенсорные клетки. Иннервация этих клеток осуществляется ветвью лицевого нерва, которая проводит ответы только на химические раздражения. Чувствительность к механическим

раздражениям спинного плавника у этих рыб полностью сохраняется после перерезки ветви лицевого нерва и обеспечивается спинальной иннервацией.

Таким образом, поверхность тела и механочувствительные органы иннервируются у рыб разными нервами: наружная поверхность тела – за счет тройничного, лицевого и спинальных нервов, ротовая и носовая полости – благодаря тройничному, лицевому, языкоглоточному и блуждающему нервам. При этом тактильная чувствительность, судя по имеющимся данным, может обеспечиваться волокнами любых из этих нервов, хотя подобное утверждение требует в ряде случаев экспериментальных подтверждений. Смешанная иннервация, тройнично-лицевая и спинально-лицевая, наблюдается в зонах, где присутствуют наружные вкусовые почки. Природа механочувствительности лицевого нерва, а также языкоглоточного и блуждающего до сих пор точно не установлена, она может быть связана либо с перигеммальными окончаниями этих нервов, либо с деятельностью базальных клеток вкусовой почки, к которым подходят интрагемральные окончания этого нерва. Последний вариант рассматривается как более вероятный, поскольку перигемральные окончания относительно немногочисленны, тогда как механочувствительность лицевого нерва хорошо выражена. Полагают также, что механочувствительность, связанная с разными нервами, скорее всего, отличается и обеспечивает восприятие разных тактильных качеств или получение тактильной информации от разных участков кожной поверхности.

5.3. Мозговые центры

Тройничные нервные пути соматосенсорной системы, идущие от поверхности головы рыб, попадают вначале в первичные центры тройничного нерва (тройничный ганглий), а затем во вторичные тройничные ядра в продолговатом мозге. С помощью метода, основанного на ретроградном аксональном транспорте ионов кобальта, установлено, что аксоны тройничного

и лицевого нервов, иннервирующие цирри у морских собачек, идут вначале в сенсорные ганглии этих нервов. Далее тройничные волокна следуют в истмические тригеминальные ядра, прилегающие к тригеминальным корешкам ствола головного мозга, и в фуникулярные ядра продолговатого мозга. Волокна лицевого нерва достигают лицевой доли продолговатого мозга, где их проекции распределены по соматотопическому принципу.

Как отмечено выше, механочувствительностью обладают ветви и пучки не только тройничного, но и других черепно-мозговых нервов, прежде всего лицевого, а в их мозговых центрах регистрируют ответы, вызванные тактильной стимуляцией кожных и иных покровов. Наличие большого числа механосенсорных нейронов в лицевой доле продолговатого мозга, обнаруженное у карпа и у других исследованных рыб, дает основание рассматривать ее не только как первичный центр наружной вкусовой рецепции, но и центр тактильной рецепции. Лишь меньшая часть нейронов лицевой доли отвечает не только на тактильную, но и на химическую (вкусовую) стимуляцию. Тактильная стимуляция вызывает ответные нервные импульсы только в тройничном нерве, поэтому возбуждение нейронов лицевой доли продолговатого мозга при тактильной стимуляции на периферии возможно лишь через синаптическую связь с тройничными нейронами. У карпа на голове площадь периферического рецептивного поля у механочувствительных нейронов лицевой доли, относящихся в основном к медленно адаптирующимся, значительно больше, чем у первичных нейронов тройничного нерва (до 100 мм² и 1-4 мм² соответственно). Некоторые из нейронов лицевой доли отвечают на изменение положения усов, что говорит о связи с проприорецепторной функцией (чувствительность к растяжению).

Механочувствительность присуща также волокнам языкоглоточного и блуждающего нервов, а вторичные нейроны, отзывающиеся на тактильную стимуляцию передней части ротовой полости, жаберных дуг и прилегающих к ним участков, присутствуют в вагусной доле продолговатого мозга. Зоны расположения вторичных механочувствительных и хемочувствительных

нейронов в лицевой и вагусной долях широко перекрываются и подчиняются соматотопическому принципу организации. В этих первичных вкусовых, или точнее, вкусо-тактильных центрах происходит конвергенция информационных потоков, поступающих по хемо- и механосенсорным каналам и формируется решение о двигательном ответе на раздражение рецепторов.

Восходящие пути от механочувствительных поверхностей туловища и плавников исследованы менее детально, но, скорее всего, принципиально они не отличаются от тех, которые установлены у высших позвоночных. У рыб механосенсорные волокна спинальных нервов входят в спинной мозг через дорсальные корешки, затем входят в головной мозг и достигают, прямо или опосредовано через промежуточные нейроны, таламуса и переднего мозга. Рецептивные поля нейронов этого пути располагаются на контралатеральной поверхности тела.

Число нейронов и размер занимаемой ими площади в соматосенсорной зоне мозга у животных и человека пропорциональны тактильной чувствительности соответствующего участка тела. На этом основании создан так называемый соматосенсорный гомункулус, отображающий в карикатурной форме значение для человека различных органов и участков тела в получении тактильной информации (рис. 20,а). Для рыб такой образ, названный ихтиункулусом, создан для отображения значения наружной вкусовой рецепции в поведении канальных сомов *Ictalurus* (рис. 20,б).

При полимодальной стимуляции, например, тактильной и вкусовой одновременно, в центрах разного уровня происходит интеграция разномодальных сенсорных потоков. Благодаря интернейронам, итоговый сигнал передается в моторные центры (тригеминальные и фациальные моторные ядра), контролирующие работу мышц, что и приводит к свершению двигательного ответа на действующий стимул.

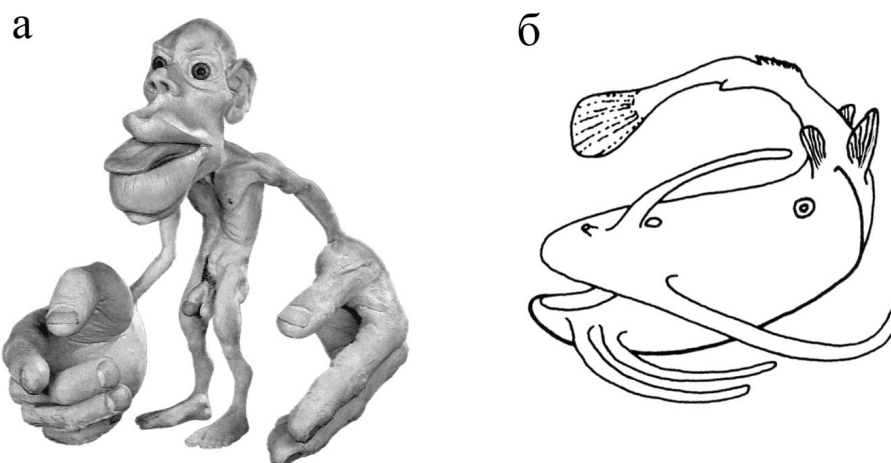


Рисунок 20. Тактильный гомункулюс (а), отображающий тактильную чувствительность отдельных участков тела человека и размеры зон их представительства в соматосенсорной коре и вкусовой ихтиункулюс (б), построенный для канального сома *Ictalurus* по размерам зон представительства вкусовой рецепции в продолговатом мозге. У ихтиункулюса изображены усы только на одной стороне тела (Finger, 1976, 1978; Sjaastad et al., 2003).

6. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Для изучения восприимчивости рыб к тактильным стимулам применяются два основных методических подхода — поведенческий, сочетающий анализ рутинной активности рыб с экспериментами по выяснению реакций рыб на различные тактильные раздражители, и электрофизиологический подход. Первые исследования тактильной чувствительности рыб были начаты еще в XIX веке. Использование единственно доступного в те годы метода наблюдений за поведением рыб

позволило сформулировать важный вывод, что возможность прикасаться к поверхности дна, к различным предметам, к объектам питания может быть решающим условием для успешного существования рыб.

Первое специальное исследование тактильной рецепции рыб выполнено известным физиологом Паркером в начале XX века. Эта работа остается во многом непревзойденной и до нашего времени. Тщательное изучение реакций американской собачьей акулы *Mustelus canis* на прикосновения дало возможность выделить на теле рыб 5 разных зон, отличающихся по двигательным ответам на тактильную стимуляцию. Прикосновения в наиболее рострально расположенной зоне, охватывающей участок впереди глаз и над и под ними, вызывают быстрые закрывательные движения мигательной перепонки глаза на гомолатеральной стороне головы и никогда на противоположной стороне. Такой ответ представляет собой защитную реакцию, предохраняющую глаза от механических воздействий. Другая зона тактильной чувствительности охватывает участок от заднего края глазных орбит до брюшных плавников, но не включает вентральную поверхность грудных плавников и поверхность тела между ними, что делает эту зону билатерально разделенной. Тактильное раздражение с обеих сторон тела вызывает движение хвостового плавника, обоих спинных плавников и анального плавника в сторону, противоположную месту приложения стимула, движение вверх правых или левых парных плавников на стороне стимуляции и движение вниз на противоположной. Такие скоординированные движения плавников происходят при плавании рыб. Третья тактильная зона, также билатерально разделенная, тянется от брюшных плавников до конца хвостового плавника. В ответ на тактильную стимуляцию этой зоны наблюдаются движения тех же плавников, но в противоположном направлении. Четвертая зона охватывает вентральную поверхность грудных плавников и вентральную поверхность тела между ними. Раздражение практически в любой точке этой зоны приводит к симметричным движениям обоих грудных плавников вниз к телу так, что они могут касаться друг друга своими задними краями. Пятая тактильная зона

занимает ventральную поверхность брюшных плавников. Тактильное раздражение в этой зоне вызывает аналогичные движения брюшных плавников и накрывание клоаки (рис. 21). Двигательные реакции полностью теряются после обработки любой из тактильных зон 2% раствором кокаина.

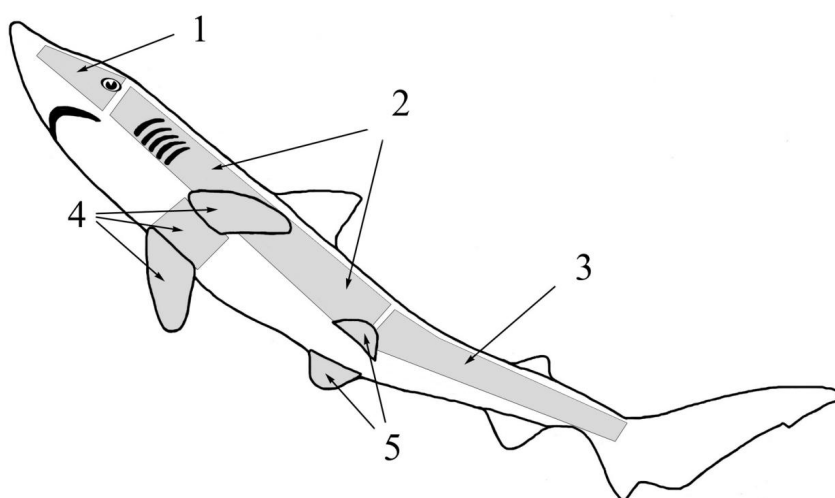


Рисунок 21. Схема расположения основных тактильных зон (1, 2, 3, 4 и 5) на теле у американской собачьей акулы *Mustelus canis* (по данным Parker, 1910).

Хотя тактильные рецепторы (нервные окончания) распределены по всему телу, существуют участки, где тактильная чувствительность значительно выше, чем в других. Такие высокочувствительные участки у разных рыб располагаются в разных местах. Согласно ранним исследованиям, у молоди американского гольца *Salvelinus fontinalis* тело и хвостовой стебель более чувствительны к механическим раздражениям, чем голова, у американского сома *A. nebulosus* более сильные двигательные ответы вызываются

прикосновениями к парным плавникам и хвостовому стеблю, чем к спине и к спинным плавникам. У акул к наиболее чувствительным местам относятся плавники, особенно брюшные и хвостовой, а также голова и челюсти. Соприкосновение челюстями с чем-либо вызывает у акул быстрое рефлекторное сжатие. Низкая латентность реакции достигается благодаря тесной связи в промежуточном мозге между тройничными центрами и моторными центрами, управляющими челюстной мускулатурой. Легкое касание плавников вызывает у акул слабое ответное движение, более сильное воздействие на плавники приводит к плавательной реакции акулы. Особенно эффективно прикосновение к кончику хвостового плавника, оно всегда заканчивается энергичным двигательным ответом рыб. Прикосновение к телу акул приводит к сильному сокращению ипсилатеральных мышц и к изгибу тела в сторону, противоположную воздействию. У электрического ската *Torpedo sp.* прикосновение к любому участку тела вызывает генерацию электрического разряда. Прикосновение к хвосту рыбы вызывает разряд повышенной амплитуды и быстрый разворот рыбы к месту прикосновения. Особенно чувствителен электрический скат к раздражениям поверхности головы, ответы регистрируют даже на слабое движение воды. Европейская кошачья акула *S. canicula* наиболее чувствительна к прикосновениям к коже в области жаберных щелей, брызгалец, глаз и к спинному плавнику, серый спинорог *Balistes caprisus* – к прикосновениям к плавникам и к передней верхней поверхности плавниковых колючек.

Электрофизиологический подход для изучения тактильной рецепции впервые был применен в 1933 году. С его помощью удалось показать, что механическая стимуляция усов вызывает у американского сома электрические ответы в нерве, иннервирующем усы. Это подтверждало ранее сделанные выводы о том, что усы у этих рыб крайне чувствительны к прикосновениям, необходимы им для успешного поиска пищи, и их стимуляция вызывает мгновенный рефлекс схватывания. Исследованиями, выполненными на американском соме значительно позже, было установлено, что тактильные

рецепторы усов относятся к быстро адаптирующимся и что электрофизиологические ответы в нерве возникают лишь при стимуляции кожной поверхности площадью не менее 1 мм^2 . Площадь рецептивного поля, контролируемая нейронами тройнично-лицевого ганглия, зависит от интенсивности тактильной стимуляции поверхности уса или головы рыб и варьирует от 2 до 5 мм^2 . При отведении активности от нейронов лицевой доли площадь рецептивного поля многократно возрастает. У плотвы *Rutilus rutilus* было найдено, что тактильная и температурная рецепция тесно связаны и обеспечиваются свободными нервными окончаниями в эпидермисе.

Механорецепторы рыб имеют разную скорость адаптации. Чувствительные к растяжению окончания Полумордвинова, лежащие между мышечными волокнами парных плавников, у хрящевых рыб относятся к медленно адаптирующимся рецепторам. К медленно адаптирующимся относится и большинство механочувствительных нейронов в лицевой доле у карпа, реагирующих на стимуляцию поверхности головы. Механочувствительные волокна в усах у американского сома характеризуются быстрой адаптацией. У морской миноги *P. marinus* среди механосенсорных нервных волокон тройничного нерва найдены быстро адаптирующиеся волокна, чувствительные к прикосновениям, и медленно адаптирующиеся, восприимчивые к давлению. Повторные тактильные раздражения приводят к снижению ответной реакции рыб, причем скорость потери чувствительности определяется частотой стимуляции: при коротких межстимульных интервалах адаптация наступает значительно быстрее, чем при длительных. Интенсивность стимуляции оказывает существенно меньшее влияние на скорость адаптации. Этот вывод следует из результатов исследования, выполненного на электрическом соме *Malapterurus electricus*: частые прикосновения (30 Гц) к сому небольшим или крупным каучуковым диском (площадь 1.6 или 14.1 см^2) уже через 8-10 минут приводили к почти полному прекращению генерации рыбой ответных серий электрических разрядов. Эффект редких прикосновений (1 Гц) был слабым (рис. 22).

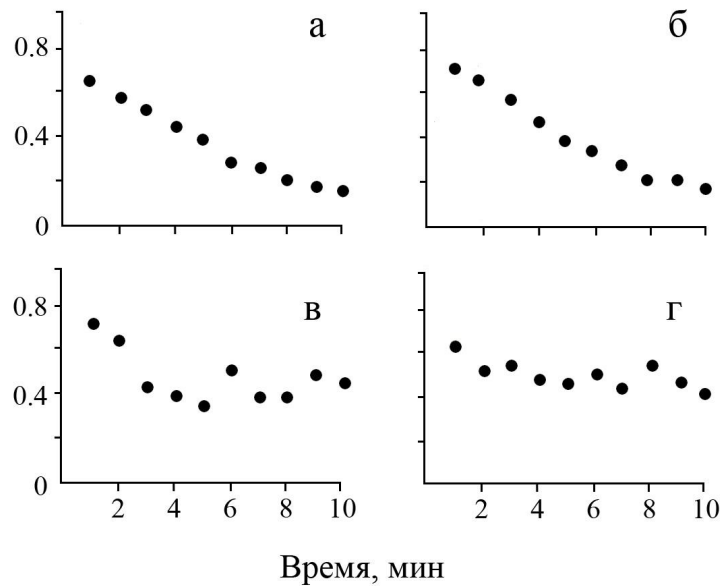


Рисунок 22. Влияние быстро (а, б) и медленно (в, г) повторяющихся прикосновений (30 и 1 Гц) к голове электрического сома *Malapterurus electricus* каучуковым диском с малой (а, в) и большой (б и г) площадью соприкосновения (1.6 и 14.1 см²) на ответную генерацию серий электрических разрядов. По вертикальной оси – доля опытов, в которых наблюдалась генерация разрядов в ответ на стимуляцию (Weber, 1982, цит. по Moller, 1995).

7. РОЛЬ ТАКТИЛЬНОЙ РЕЦЕПЦИИ В ПОВЕДЕНИИ РЫБ

Значение тактильного чувства в жизни рыб столь же велико, как и у других животных. Несомненно, что наиболее важна тактильная чувствительность для рыб, которые постоянно или большую часть времени проводят в контакте с различными предметами или поверхностями. К числу таких рыб относятся, прежде всего, донные и придонные рыбы, многие

хищники-засадчики, рыбы, обитающие среди подводных зарослей или среди коралловых колоний, под камнями, в углублениях, расщелинах, норах или в других укрытиях, проявляющие симбионтные отношения с другими водными животными, как например, рыбы-клоуны, амфиприоны, карапусы и т.п. Уже давно было замечено, что эти рыбы, например, американский сом *A. nebulosus* или слепой клариевый сом *Horaglanis krishnai*, всегда стремятся расположиться таким образом, чтобы как можно большим количеством точек своего тела соприкасаться с окружающими предметами. Для таких рыб был предложен термин – *tigmotactic*, т.е. тигмотропные, или тигмофильные. На большое значение соматосенсорной системы в их жизни указывает наличие усов, особенно подбородочных, крупные плавники и присутствующие в них свободные лучи, удлинённая форма тела и некоторые другие морфологические признаки. Обитание на больших глубинах, в пещерных водоёмах или ночной образ жизни также могут предопределять компенсаторное усиление функции тактильной рецепции в ответ на снижение или почти полную потерю зрительной рецепции.

Для понимания роли тактильной чувствительности в жизни рыб в целом или отдельных видов большое значение имеют наблюдения и анализ их образа жизни, поведения, размножения, питания, реакций на опасность и т.п. Например, исходя из образа жизни и поведения обыкновенной рыбы-прилипало *Remora remora* можно предположить, что для успешного существования этих рыб тактильное чувство имеет важное значение. Обыкновенная рыба-прилипало, в отличие от других видов прилипал, покидает «хозяина» лишь на короткое время для питания и по-видимому погибает в случае его потери. Для рыбы-прилипало жизненно важно вновь прикрепиться к «хозяину». Чтобы это случилось, требуется, чтобы присоска рыбы-прилипало мгновенно сработала в момент прикосновения, не раньше и не позже, а для этого, в свою очередь, необходимо присутствие в присоске высоко чувствительных тактильных рецепторов, причем не только быстро адаптирующихся, т.е. обеспечивающих восприятие коротких по времени воздействий, но и медленно адаптирующихся,

необходимых для контроля работы присоски по поддержанию необходимого вакуума после присасывания рыбы к «хозяину».

Большой вклад в формирование представлений о роли тактильной рецепции дали наблюдения за поведением рыб, их плаванием и питанием в хорошо оборудованных аквариумах или бассейнах, где рыбы могли свободно перемещаться и жить в течение длительного времени. В этом отношении не потеряли своего значения многие давно выполненные работы, в которых не только детально излагаются результаты таких наблюдений, но и анализируется участие различных органов чувств в ориентации рыб, в отыскании ими корма или защите территории. Анализ пищевого поведения разнообразных по морфологии и образу жизни рыб, в основном морских, позволил впервые обосновать важность и необходимость для многих из них иметь возможность постоянного контакта телом, рострумом, усами или плавниками с различными предметами, с грунтом, со стенками аквариума. Наиболее очевидным это было для рыб, имеющих усы и удлинённые или модифицированные плавники, что и дало основание впервые называть такие структуры тактильными органами. Автор описывает, в частности, поведение морского пятиусого налима *S. mustela*, когда плывущие рыбы возвращаются для более внимательного обследования к камням, покрытым вазелином, т.е. отличающимся от других камней текстурными характеристиками своей поверхности. Для обследования рыбы используют удлинённые брюшные плавники, которые в это время напряжены и расположены под прямым углом к телу, также как и при поиске пищи, происходящем, однако, во время энергичного плавания рыб, позволяющего им быстро обследовать большой участок дна. В отличие от пятиусого налима, бурый протоптер *Protopterus annectens* при поиске корма бьет своими вытянутыми и похожими на кнут грудными и брюшными плавниками по дну пока случайно не коснется пищи. Европейская соля *Solea vulgaris* и соля *Solea minuta* при поиске пищи периодически опускают на дно голову, нижняя поверхность которой покрыта многочисленными папиллами. Солеи с их помощью легко обнаруживают и обследуют любые

заинтересовавшие их мелкие объекты на дне и могут их схватывать, что не происходит с насадкой, если она находится в толще воды⁹. По наблюдениям других известных исследователей тех лет, исключительно важную роль тактильное чувство играет в пищевом поведении американского сома *A. nebulosus*: рыбы замечали и схватывали корм, даже вблизи от себя, только в том случае, если случайно касались его усами. В фундаментальной монографии Суворова (1948) сообщается, что удлинённые лучи плавников у обыкновенных гурами *Osphronemus* и гурами-нитеносцев *Trychogaster*, превышающие у некоторых из них длину тела рыб, следует считать специализированными органами осязания.

Интересно, что разнообразные выросты на голове и вокруг ротового отверстия не у всех рыб связаны с получением тактильной информации, требующейся при поиске корма. Например, европейская лисичка *Agonus cataphractus*, имеющая на нижней стороне головы многочисленные нитеобразные или ворсинчатые образования, схватывает пищу без каких-либо предварительных прикосновений или тактильных контактов с ней в результате прицельного броска, направляемого зрением. Вероятно, эти структуры, при помощи которых европейская лисичка и другие Agonidae постоянно находятся в контакте с дном, требуются этим рыбам для контроля своего положения и перемещений. Совершенно непонятно назначение мягких волосовидных выростов длиной до 1.5 мм, покрывающих все тело, включая голову и плавники, у небольшой по размерам (длина 4 см) «волосатой», или «мохнатой» рыбы миррапинны *Mirapinna esau* (двухвостоперые Mirapinnidae). Каждый волосок у этой рыбы несет железистые клетки, функция которых невыяснена.

Благодаря тактильному чувству у рыб частично сохраняется способность ориентироваться при потере зрения. Американская собачья акула *M. canis*, поведение которой в значительной мере основано на зрительной рецепции,

⁹ Исследование папилл, однако, не обнаружило в них ни свободных нервных окончаний, ни вкусовых почек, что не подтверждает выполнение ими сенсорной функции, которую предполагали ранее. Вполне возможно, что механорецепторы в папиллах у солей будут все же найдены в результате специальных исследований. Вероятность этого объясняется присутствием свободных нервных окончаний в покровах тела у рыб.

после ослепления уже не может плавать в толще воды и все время проводит на дне и даже при перемещениях поддерживает с ним постоянный тактильный контакт. На усиление роли тактильной рецепции в поведении зрительно депривированных рыб указывает сравнение плавания и пищевого поиска у интактных рыб и рыб, лишенных предметного зрения после энуклеации. Энуклеированные гольяны *P. phoxinus*, в отличие от интактных, не замечают и не схватывают падающий в толще воды корм, а берут его со дна во время поискового плавания, когда они перемещаются, наклонившись вниз и касаясь головой дна. Примерно таким же образом ведет себя после энуклеации и радужная форель *Oncorhynchus mykiss*. Разыскивая корм, форель медленно перемещается, наклонившись ко дну и касаясь его плавниками, телом или нижней частью головы и «склевывает», тестируя таким образом поверхность дна и губами. Случайно коснувшись корма головой, рыба для схватывания быстро смещается назад. В отличие от гольяна, имеющего многочисленные наружные вкусовые почки, у радужной форели наружные вкусовые почки отсутствуют и не возникают *de novo*, а пищевой поиск у зрительно депривированных рыб осуществляется за счет других органов чувств: обоняния, боковой линии, тактильной чувствительности.

7.1. Ориентация

7.1.1. Ориентация в пространстве

К числу рыб, для которых тактильное чувство имеет большое значение при ориентации в пространстве, принадлежат рыбы, населяющие большие океанские глубины. Многие из них имеют удлинённые плавники, усы или специальные выросты на голове или на передней части туловища, которые используются для обнаружения добычи или для контроля ориентации тела в пространстве и стационарного положения на грунте. Рыбы мезопелагиали,

мезобентали и более глубоко расположенных океанических зон часто имеют уплощенное с боков и сильно вытянутое в длину ремнеобразное тело и длинные непарные плавники или очень длинное и постепенно утончающееся в нить тело, что значительно увеличивает площадь «тактильной» поверхности и, как следствие, усиливает возможности тактильного канала получения информации. Примером таких рыб могут быть представители малочисленного подотряда вогмеровых Trachipteroidei, семейств большеротовые Eurypharyngidae, мешкоротовые Saccopharyngidae, циёмовые Cyematidae и некоторые другие (рис. 23). К этой группе относится, в частности, обыкновенный сельдяной король *Regalecus glesne*, встречающийся в нижней эпипелагиали Северной Атлантики и при массе тела 200-300 кг имеет длину до 5-8 м. Сельдяной король – хищник, питающийся многими более мелкими промысловыми рыбами, такими как сельди, в стаях которых его часто встречают. Плавают сельдяные короли обычно медленно, в положении, близком к вертикальному, головой вверх, совершая ундулирующие колебания длинным спинным плавником, тянущимся вдоль всего тела. И лишь изредка эти хищники для совершения быстрых перемещений переходят к горизонтальному плаванию за счет волнообразных изгибов своего тела. Помогают совершать точные охотничьи броски этим рыбам, скорее всего, случайные прикосновения рыб-жертв к их длинному телу, спинному плавнику, к длинным нитевидным брюшным плавникам или к возвышающемуся над головой сельдяного короля своеобразного султана из высоко торчащих вверх передних лучей спинного плавника. Еще один пример – это разнообразные глубоководные пелагические представители отряда угреобразных Anguilliformes. Довольно крупные нитехвостые угри Nemichthyidae, обитатели мезопелагиали и больших глубин (до 2000 и глубже), по наблюдениям из подводных аппаратов неподвижно висят в воде и подкарауливают своих жертв, в основном эвфаузиид и креветок, хватая их, когда те прикоснутся к щетке челюстных зубов и зацепятся за нее.

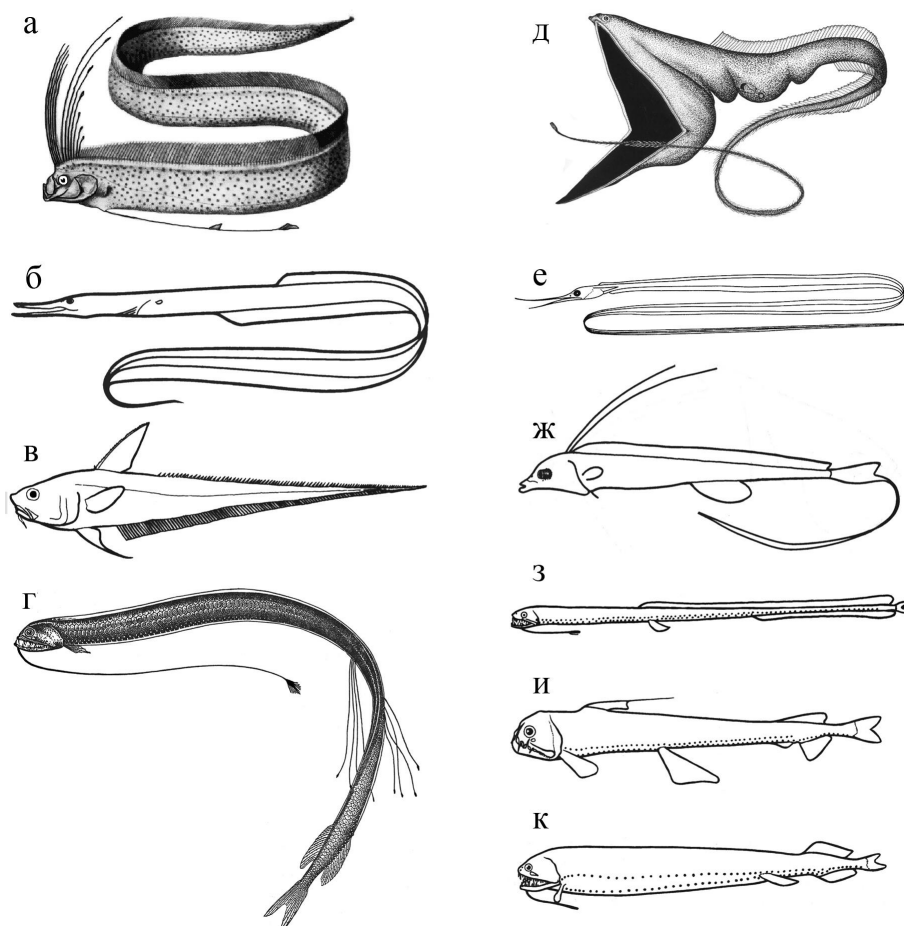


Рисунок 23. Рыбы нижней эпипелагиали и мезо-, бати- и абиссопелагиали: а – сельдяной король *Regalecus glesne*; б – пилосошниковые *Serrivomeridae*; в – долгохвостые *Macrouridae*; г – длинноусая макростомия *Macrostomias longibarbus*; д – пеликановидный большерот *Eurypharynx pelecanoides*; е – нитехвостый угорь *Nemichthys sp.*; ж – палочкохвост *Stylophorus chordatus*; з – идиакант *Idiacanthus sp.*; и – хаулиод *Chauliodus sp.*; к – эустомия *Eustomias sp.*

Рыбы с вытянутой формой тела не редки и среди тех, кто проявляет сумеречно-ночной тип активности (европейский угорь *Anguilla anguilla*, обыкновенный сом *Silurus glanis*, налим *Lota lota*, обыкновенная щиповка *Cobitis taenia*, вьюн *Misgurnus fossilis*, усатый голец *Barbatula barbatula* и многие другие Anguilliformes, Siluriformes, Cobitidae и т.д.), или предпочитают периодически или значительную часть времени проводить в грунте, среди камней или водорослей, в норах и других тесных укрытиях (собачковые Blenniidae, песчанковые Ammodytidae, стихеевые Stichaeidae, муреновые Muraenidae и другие Anguilliformes, зубатковые Anarhichadidae, маслюковые Pholidae, хоботнорылые Mastacembelidae и др.). Среди обитателей поверхностных вод рыб с такой формой тела мало.

К глубоководным рыбам по условиям существования (низкая освещенность или ее полное отсутствие, высокое значение в ориентации и в поведении незрительных сенсорных систем) близки многие рыбы высоких широт (арктические и антарктические) и пещерные виды. Астианакс *Astyanax fasciatus* слепой (пещерной) формы большую часть времени (свыше 80%) предпочитает проводить без движения, но во время плавания хорошо ориентируется в пространстве и не сталкивается с препятствиями. Это достигается благодаря способности этих рыб тонко чувствовать с помощью рецепторов боковой линии те искажения, которые вносят различные подводные объекты в гидродинамическое поле, создаваемое плывущей рыбой¹⁰. В аквариуме при плавании вдоль стенок астианаксы держатся от них на определенном расстоянии, в среднем около 0.10 длины тела, что составляло 4.7 мм для подопытных рыб длиной 40-60 мм. Такая дистанция дает рыбам возможность периодически касаться стенок грудными плавниками, длина которых превышает это расстояние (0.13 длины тела). Движение вдоль стенок происходит с большей скоростью, периоды пассивного скольжения короче, а двойные взмахи хвостовым плавником, придающие рыбам ускорение,

¹⁰ Для того, чтобы лучше улавливать искажения гидродинамического поля, астианаксы используют своеобразный тип плавания (сальтационный), когда периоды ускорений чередуются с плавным скольжением рыб вперед по инерции.

совершаются чаще, чем при плавании на удалении от стенок. Считается, что более быстрое плавание вблизи поверхностей достигается благодаря тому, что в этом случае контроль за движениями и ориентацией рыб обеспечивается боковой линией и тактильной рецепцией совместно. Частые касания подводных предметов во время плавания (не реже, чем 1 раз в 5 с) отмечали и другие исследователи, считавшие это характерной особенностью поведения астианакса.

Тактильное чувство служит важным механизмом ориентации рыб в темноте. В ночные часы, когда использование зрительной рецепции невозможно или затруднено, ориентация или сохранение положения в пространстве у дневных рыб компенсируется тактильной рецепцией. Большинство из них в темноте становятся малоподвижными и предпочитают держаться у дна или в укрытиях так, чтобы касаться предметов или поверхностей плавниками или телом. Такое поведение, напоминающее сон, типично для рыб. Например, пережидаящая ночь треска, как показали подводные наблюдения из глубоководного гидростата, лежит неподвижно на грунте, иногда на боку и не реагирует на луч прожектора. Много аналогичных примеров можно найти среди рыб коралловых рифов. Так, подобным образом ведут себя некоторые из губановых рыб (Labridae), сохраняющие в ночные часы низкую подвижность и часто лежащие на грунте на боку. Рыбы, остающиеся на ночь в пелагиали, такие, как атлантическая сельдь, из-за отсутствия тактильных ориентиров принимают самое разное положение – вверх или вниз хвостом или спиной и восстанавливают правильную ориентацию вместе с утренним повышением освещенности. Показательны также наблюдения за поведением рыб в невесомости, когда в темноте или после ослепления рыбы сохраняют нормальное положение тела в пространстве, только если у них имеется возможность касаться стенок аквариума.

7.1.2. Ориентация в потоке воды

Тактильное чувство является важным сенсорным механизмом обеспечения реореакции – ориентации рыб головой навстречу потоку воды. Еще в ранних исследованиях было показано, что слепые или ослепленные рыбы способны проявлять реореакцию лишь при условии контакта с дном, со стенками экспериментальных установок или с другими стационарными ориентирами. По наблюдениям Е.Лайон слепым фундулюсам *Fundulus sp.* даже «моментальный» контакт с побегом морской травы был достаточным для того, чтобы хоть на короткое время, принять правильное направление головой к набегавшему потоку. В дальнейшем другие исследователи показали, что для зрительно депривированных рыб (ослепление, помещение в темноту) кратковременные контакты с неподвижными ориентирами достаточны для получения информации об ориентации в потоке и сохранения реореакции. Удалось определить, что наибольшей тактильной чувствительностью, связанной с ориентацией в потоке, обладает поверхность губ и хвостового стебля.

Тактильный контакт рыб с дном и стенками аквариума оказывает сильное тормозное влияние на проявление оптомоторной реакции – двигательной компенсаторной реакции, которая проявляется в удержании рыбами в поле зрения перемещающихся ориентиров. Причем в первую очередь тактильный контакт затрудняет проявление оптомоторной реакции у типично донных рыб (черноротый бычок *Neogobius melanostomus*, морские собачки *Blennius sp.* и др.), и в меньшей степени у некоторых придонных (султанка *Mullus barbatus*) и зарослевых рыб (зеленушка *Crenilabris sp.*, ласкирь *Diplodus annularis*), а также у обитателей пелагиали (черноморская атерина *Atherina mochon pontica*, европейский анчоус *Engraulis engrasicholus*, молодь кефали *Mugil sp.* и др.). При отсутствии тактильного контакта с неподвижными предметами оптомоторная реакция у донных, придонных и зарослевых рыб проявляется столь же четко, как и у типично пелагических рыб.

Предполагается, что в основе тактильного механизма ориентации рыб в потоке лежит тактиломоторная реакция, обеспечивающая направленное перемещение рыб в ответ на тактильную стимуляцию. Несмотря на большие методические трудности, наличие такой реакции у рыб было подтверждено экспериментально с использованием специальной установки – тактиломоторного барабана. Основным его элементом является установленный на дне круглого аквариума диск с прикрепленным к нему мелким гравием или песком. Вращение диска приводит к следованию за перемещающимися тактильными ориентирами слепых рыб (золотой карась *Carassius carassius*, головешка-ротан *Percottus glehni*). Тактильный механизм ориентации в потоке развит сильнее у донных рыб и слабее у пелагических. У таких рыб, как осетровые, не обладающих развитым предметным зрением, тактильный механизм ориентации преобладает. Соотношение зрительного и тактильного механизмов ориентации изменяется в онтогенезе рыб. Так, у костистых рыб до определенного возраста ориентация молоди в потоке обеспечивается за счет зрения и лишь значительно позже в этот процесс вовлекается и тактильная рецепция. У молоди осетровых зрительный механизм реореакции отсутствует полностью и реакция на поток у них, начиная с ранних этапов развития, еще до перехода на внешнее питание, основывается на тактильном чувстве и на функции рецепторов боковой линии. Благодаря этому молодь осетровых с момента проявления реореакции не сносится в темноте течением, а изменение освещенности не влияет на критическую скорость движения этих рыб против течения. Полагают, что регистрируемые экспериментально показатели реореакции у осетровых зависят от наличия и особенностей тактильных ориентиров, например, от степени неровности дна.

Наличие объектов-ориентиров и возможность тактильного контакта с ними влияет на количественные показатели движения рыб в потоке. Так, в эксперименте способность молоди воблы *Rutilus rutilus caspicus* в темноте противостоять течению становится выше, если подопытных рыб помещать в цилиндрическую установку с меньшим внутренним диаметром, т.е. в условиях,

где вероятность тактильного контакта молоди с неподвижными ориентирами выше (рис. 24). Показано также, что скорость движения рыб против течения (обыкновенный пескарь, усатый голец) выше почти на 20% при наличии на дне экспериментальных установок хорошо ощутимых неподвижных предметов (щебенка).

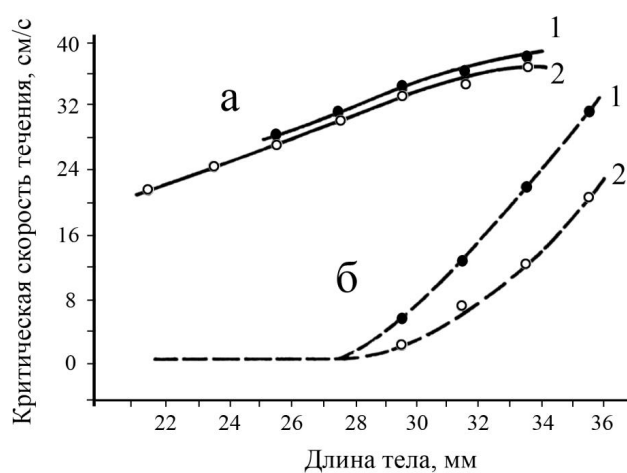


Рисунок 24. Критические скорости течения для молоди воблы *Rutilus rutilus caspicus* разной длины тела, измеренные в стеклянных трубках диаметром 16 мм (1) и 25 мм (2) на свету (150 лк) (а) и в темноте (б) (Павлов, 1979).

7.2. Пищевое поведение

7.2.1. Наружная тактильная рецепция

Тактильная рецепция играет важную роль в питании многих рыб, прежде всего тех, которые обладают плохо развитым зрением или питаются в условиях,

препятствующих работе зрительной системы. Это в основном обитатели донных и придонных биотопов и рыбы с сумеречно-ночным типом активности. Во время пищевого поиска эти рыбы полагаются главным образом на тактильное чувство и на другие незрительные сенсорные системы - обонятельную, наружную вкусовую рецепцию, боковую линию, слух, электрорецепцию. Большинство таких рыб по стратегии питания принадлежат к рыбам-охотникам скрадывающего или выслеживающего типа. Разыскивая корм, они перемещаются с небольшой скоростью и тщательно обследуют места вероятного нахождения жертв, постоянно касаясь дна и любых объектов усами, плавниками, губами, свободными плавниковыми лучами, головой, туловищем или хвостовым стеблем. Именно благодаря этим действиям рыбам удастся исследовать зону поиска, обнаружить и установить точное расположение жертвы. Для большинства рыб, питающихся в основном бентосом и другими малоподвижными организмами, касание найденного пищевого объекта перед схватыванием является обязательным. К числу таких рыб относятся сомовые (Siluridae), клариевые (Clariidae) и многие другие представители Siluriformes, тресковые (Gadidae), обыкновенный ерш *Gymnocephalus cernuus*, усатый голец, угольная рыба *Anoplopoma fimbria* и многие другие. Особенно показательны в этом отношении осетровые (Acipenseridae), клариевые сомы (Clariidae), кошачьи сомы (Ictaluridae) и другие Siluriformes. Осетровые, например, из-за неразвитости предметного зрения не способны обнаружить подвижных кормовых организмов даже на коротком расстоянии и схватывают только если, проплывая, задевают их усами. Полагают, что благодаря тактильному чувству молодь осетровых продолжает питаться даже в условиях полисенсорной депривации (выключение органов зрения, обоняния, частично вкуса и электрорецепции).

Клариевые сомы для сканирования окружающего пространства используют 4 пары своих длинных усов¹¹, которые рыбы держат направленными вперед в виде конуса при плавании и в стационарном

¹¹ Длина максиллярных усов у клариевого сома *Clarias gariepinus*, длиной 80 см, достигает 16 см.

положении (рис. 25). Это позволяет сомам контролировать большое пространство и за счет этого в равной мере успешно питаться и на свету и в темноте, в прозрачной и в мутной воде. Боковые рыскания значительно усиливают эффективность поиска. Прикосновение усами к объекту питания вызывает мгновенный и точный бросок рыбы и схватывание. Такой принцип пищевого поиска используется клариевыми сомами при разных вариантах фуражирования – при одиночном питании организмами, находящимися на дне или в грунте, в толще воды или плавающими на поверхности, а также при согласованном групповом питании (рис. 26).

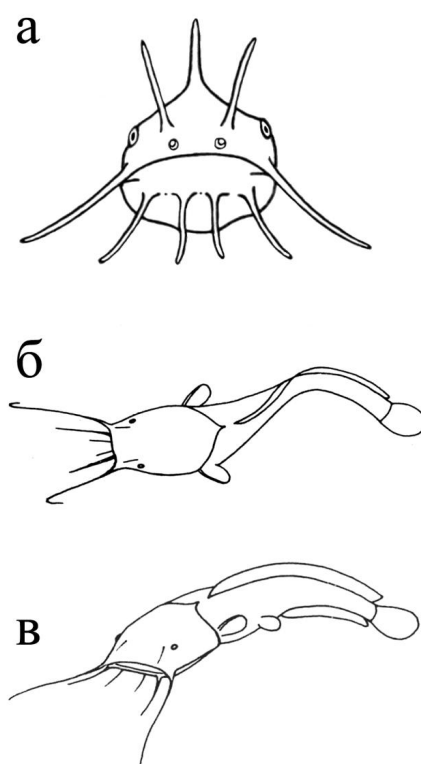


Рисунок 25. Расположение усов у американского сома *Ameiurus nebulosus* (а) и у клариевого сома *Clarias gariepinus* во время движения (б) и в стационарном положении (в) (а – Schiche, 1920; б и в – Bruton, 1979b).

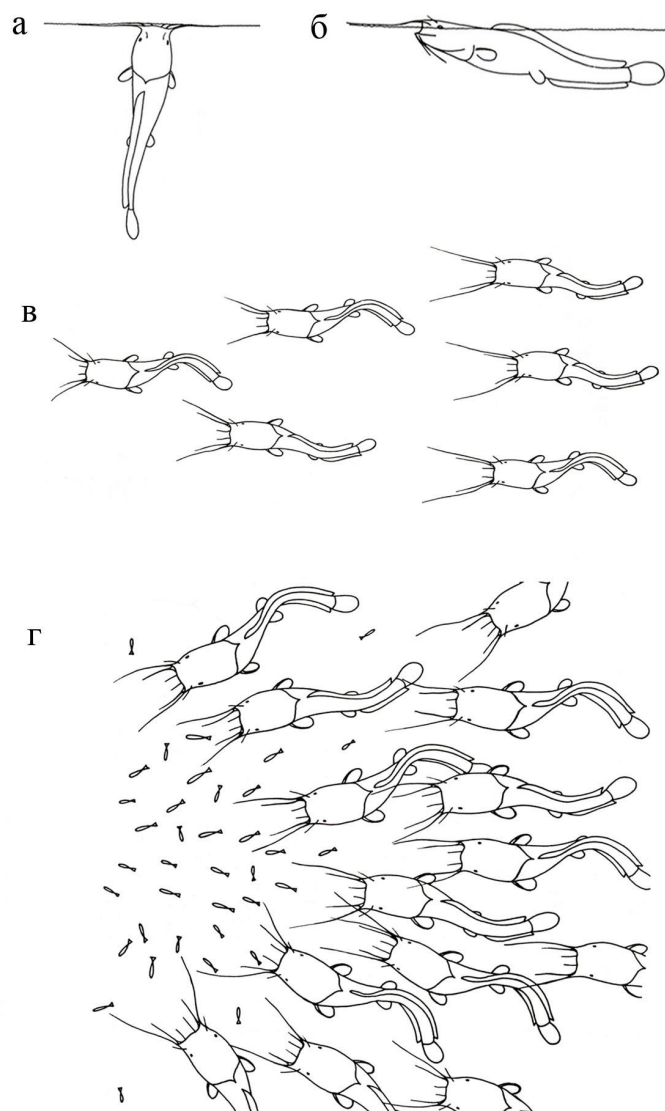


Рисунок 26. Схема пищевого поведения клариевого сома *Clarias gariepinus*: при питании с поверхности воды в стационарном положении (а) или при плавании (б), при групповом поисковом плавании в верхних слоях воды (в) и при групповой охоте на молодь рыб на мелководье (г) (Bruton, 1979b).

Большинство донно-придонных и сумеречно-ночных рыб имеют на теле многочисленные наружные вкусовые почки, поэтому прикосновение к корму не приводит к схватыванию, если его вкусовая привлекательность недостаточно высока. Но даже в тех случаях, когда обнаруженный корм обладает благоприятными вкусовыми свойствами, мгновенное схватывание происходит в том случае, если рыба коснется его передней частью головы или усами. При прикосновении туловищем, плавниками или хвостовым стеблем рыба вначале принимает более удобное положение за счет одного-двух корректирующих перемещений (переориентация), затем повторно касается объекта усами, губами, рострумом и лишь после этого схватывает. Удаление какой-либо из тактильных структур, например, экстирпация усов, принципиально не меняет поведение и рыбы используют для обнаружения объекта тактильные органы, сохранившиеся интактными. Однако, как показывают эксперименты на усатом гольце, особи, лишенные усов и испытывающие таким образом частичную тактильную и экстраоральную вкусовую депривацию, схватывают гранулы корма менее успешно, чем интактные рыбы. Этот факт подчеркивает важность прикосновений к объекту, в том числе и повторных после переориентации рыбы, требующихся не только для повторной оценки его вкусовых качеств, но и для более точного определения места расположения, ориентации и совершения безошибочного броска. Результативность бросков при ловле подвижной добычи снижается после удаления усов у средиземноморского трехусого налима, у которого зрение, как и у усатого гольца, развито недостаточно высоко.

Предварительные прикосновения к корму перед схватыванием необходимы также некоторым рыбам, имеющим хорошо развитый зрительный аппарат. Таким образом происходит питание султанки, отыскивающей пищу, лежащую на дне или скрытую в донном грунте. Ощупывая поверхность грунта или перерывая его сильными подбородочными усами, султанка определяет не только вкусовые свойства обнаруженной жертвы, но, благодаря «поуровневой» иннервации усов, получают информацию о глубине ее залегания в грунте, что

важно для успешного схватывания. После удаления усов результативность питания султанок (черноморская султанка *M. barbatus ponticus*) снижается даже при ловле подвижной добычи, не скрытой в грунте. Полагают, что касание кончиками выставленных вперед усов подвижной жертвы за мгновение до схватывания требуется султанке для определения дистанции и совершения хорошо скоординированного и стереотипного броска. Таким образом, тактильное чувство позволяет определить место положения объекта (направление, дистанцию) и обеспечивает точное его схватывание, что важно для рыб с разной степенью развития зрительной рецепции. Для млекопитающих и человека показано, что кожная механорецепция позволяет распознавать присутствие и расположение пищи на языке.

Однако лишь тактильного восприятия пищевого объекта для его схватывания рыбами, имеющими хорошо развитую наружную вкусовую систему, недостаточно. Убедительные доказательства этого были получены в опытах на желтом соме *Ictalurus natalis*: после экстирпации лицевой доли – первичного центра наружной вкусовой рецепции, сомы находили и усами тщательно исследовали пищу, но не схватывали ее, даже излюбленную. Схватывание интактными рыбами искусственной имитации корма из резины, полиэтилена и других материалов происходило только в том случае, если он содержал на себе химические следы от соприкосновения с обычной пищей. Сом редко совершает схватывание при повторных легких прикосновениях к его усам, голове или туловищу, но при таких же по силе прикосновениях кусочком мяса или другой пищи схватывания происходят при каждой стимуляции.

Наружная тактильная рецепция важна и для рыб, которые по стратегии пищевого поведения принадлежат к хищникам-засадчикам, поджидающим своих жертв. К этой группе относятся многие антарктические донные рыбы, обитающие в условиях низкой освещенности. Чувствительность к тактильным раздражителям у некоторых из этих рыб была исследована. Оказалось, что прикосновения к их плавникам – брюшным или анальному, вызывает стереотипные ответы, которые различаются у видов с разным образом жизни и

способом питания. Так, питающиеся бентосом и живущие на дне трематома *Trematomus bernacchii* и трематома-рыжик *T. pennellii* очень чувствительны к тактильной стимуляции нижней поверхности туловища и брюшных плавников, в то время как для пелагического трематома-черноперки *T. nicolai*, питающегося планктоном, и для большого широколобика *Pagothenia borchgrevinkii*, обитающего в верхних слоях воды подо льдом или среди его обломков, такая стимуляция мало существенна. Реакция на тактильное раздражение у *T. nicolai* и *P. borchgrevinkii* проявляется не всегда и обычно выглядит как расправление или подергивание плавниками и уход в сторону. Однако случайное столкновение или легкое прикосновение подвижных планктонных жертв (*Orchomene*, *Euphausia*) к голове рыб вызывает у всех 4-х видов хищников быстрый охотничий бросок. Рыбы схватывают даже птеропод *Clione limicina*, которые обладают для них сильным детеррентным вкусом, что объясняется отсутствием у нототениевых рыб *Nototheniidae* наружных вкусовых почек. Интересно, что реакция на тактильную стимуляцию одних и тех же мест у видов, сходных по образу жизни, может отличаться существенными особенностями. Так, у *T. pennellii* ответ на прикосновения к брюшным плавникам или к брюшку представляет быстрый бросок и переориентацию, чтобы оказаться головой рядом с местом, где может располагаться предполагаемый пищевой объект. Рыбы затрачивают на эту реакцию около 0.5 сек. Переориентация у *T. bernacchii* происходит намного медленнее, в 2 этапа и завершается несколькими (от 3 до 7) «проверочными» схватываниями с поверхности дна. Считается, что быстрая реакция позволяет рыбе не упустить и схватить случайно коснувшуюся ее тела амфиподу или иной пищевой объект. Стратегия *T. bernacchii* заключается в том, что благодаря более медленным перемещениям хищник не настораживает и не пугает жертву, что облегчает ее схватывание. И в том и в другом случае, переориентация необходима для того, чтобы потенциальная жертва оказалась в зоне наибольшей чувствительности рецепторов боковой линии.

Среди антарктических рыб, относящихся к группе хищников-засадчиков, детально исследован парусный гистиодрако *Histiodraco velifer* (бородатковые Artedidraconidae) – небольшая сумеречно-ночная рыба, обитающая в прибрежном мелководье. Наблюдения за поведением и за питанием парусного гистиодрако в аквариуме показали, что в пищевом поведении этой рыбы важную роль играет тактильная стимуляция, воспринимаемая подбородочным усом, который обычно направлен вперед под углом около 45° к горизонтальной плоскости. Даже легких случайных касаний плавающими гаммаридами уса хищника достаточно, чтобы вызвать мгновенный бросок и схватывание. Если жертва касается тела, то рыба разворачивается к этому месту, выставив вперед ус. При схватывании к рыбе в рот вместе с жертвой обычно попадает и кончик уса, который через несколько секунд рыба освобождает. Если уса касаться кусочком пищи, то схватывание также происходит, но не в каждом случае, а только после 2-8 повторных прикосновений. У парусного гистиодрако наиболее чувствительна к прикосновениям средняя часть уса. Похожим образом ведет себя мраморная погонофрина *Pogonophryne marmorata* – другая антарктическая рыба, которая держит свой более короткий, чем у парусного гистиодрако, подбородочный ус направленным строго вверх. Наиболее чувствительно к прикосновениям у этой рыбы основание расширенного, напоминающего эску у морских удильщиков, кончика уса.

Гистологическое изучение уса парусного гистиодрако (световая и электронная трансмиссионная микроскопия) обнаружило в нем мощную иннервацию, однако капсулированные механосенсорные структуры на конце многочисленных нервных окончаний, заходящих в мелкие и относительно крупные выросты и бугры на поверхности уса, не найдены. Не обнаружены здесь и вкусовые почки. Полагают, что усы у этих рыб используются не для приманивания жертв, как это происходит у морских удильщиков, а служат в качестве высокочувствительного тактильного датчика-триггера, который срабатывает при случайном прикосновении жертвы и запускает мгновенную реакцию схватывания. Раздражение тактильных органов вызывает прицельный

охотничий бросок и у других рыб, сходных с парусным гистиодрако по манере питания. Это происходит, например, при сжатии подбородочного усика у эхиостомы *Echiostoma barbatum* (меланостомиевые Melanostomiatidae), длинных свободных лучей в брюшных плавниках у эустомии *Echiostoma sp.* или первого луча спинного плавника у хаулиода Даны *Chauliodus danae*. Выполняет ли функции тактильного датчика-триггера модифицированный в илиций («удилище») и эску («приманку») первый луч первого спинного плавника у глубоководных рыб-клоунов Antennariidae и других представителей удильщикообразных Lophiiformes, неизвестно, однако имеется структурное сходство подбородочного уса бородачковых (Artedidraconidae) и илиция и эски удильщикообразных. Эти образования не несут вкусовых почек. Их поверхность, особенно эски и апикальной части уса, имеет разнообразные по форме и размерам наросты, бугры и разрастания, важные для тактильной рецепции, в них заходят многочисленные нервные волокна, заканчивающиеся свободными нервными окончаниями. Сложный рельеф поверхности, отсутствие вкусовых почек, насыщенность нервными волокнами указывают на то, что эска, также как подбородочный ус, служит высоко чувствительным тактильным органом.

Тактильный контроль важен и для других хищников-засадчиков, которые длительное время сохраняют неподвижность, подстерегая добычу. Поддержание постоянного контакта с предметами, соотнесение и контроль положения собственного тела относительно неподвижных тактильных ориентиров, крайне важно для таких рыб. К рыбам, использующим эту стратегию поведения, принадлежат, например, кудреперовые Cirrhitidae – небольшие тропические рыбы коралловых рифов Индо-Пацифики. В ожидании добычи, кудреперы обычно замирают на высоких камнях или на ветвях кораллов. Опираясь на утолщенные грудные плавники, они длительное время могут сохранять полную неподвижность, но, заметив проплывающую мимо жертву, мгновенно бросаются к ней и схватывают. Стремительные и неожиданные охотничьи броски совершают длиннокрылые ящероголовы

Synodus и зауриды *Saurida* (Synodontidae), лежащие неподвижно на дне или среди укрытий. Такое поведение типично для многих рыб хищников-засадчиков, которые для обнаружения своих жертв и атаки на них используют дистантные сенсорные системы, такие как зрение или боковая линия (щука *Esox lucius*, подкаменщик *Cottus baerdii* и др.). К хищникам-засадчикам может быть причислена и неповоротливая небольшая (длина до 50 см) бразильская светящаяся акула *Isistius brasiliensis*. Она поднимается ночью к поверхности с больших глубин (до 3500 м) и поджидает свою добычу – проплывающих мимо различных крупных быстро плавающих рыб, таких как тунцы, марлины, корифены и акулы, и даже китов и дельфинов. Коснувшись жертвы, бразильская светящаяся акула присасывается к ней мясистыми губами и затем, вращаясь, вырезает кусок мяса своими большими и острыми треугольными нижнечелюстными зубами¹². Не упустить добычу хищнице помогает мгновенная реакция присасывания, запускаемая тактильной стимуляцией.

Особое значение, по-видимому, тактильное чувство имеет в добывании пищи у донных рыб больших глубин. Для поддержания своего стационарного положения глубоководный малоподвижный хищник-засадчик ходульный бентозавр *Benthosaurus grallator* опирается на дно концами длинных брюшных плавников и нижней лопасти хвостового плавника, которые для большей устойчивости рыба держит широко расставленными. Аналогичным образом ведут себя обитатели бати- и абиссобентали – батиптеры *Bathypterois* sp. (батиптеровые Bathypteroidae), неподвижно возвышающиеся над дном на увеличенных краевых лучах брюшных плавников и хвоста.

Для поиска и обнаружения пищи или приманивания объектов питания многие глубоководные рыбы используют имеющиеся у них различные усикоподобные выросты на голове, вытянутые плавники или свободные лучи плавников, длина которых может быть соизмерима с длиной рыб и даже многократно превышать ее. Например, у батиптеров *Bathypterois*, населяющих

¹² Остающиеся после этого характерные раны-лунки объясняют английское название этой акулы – cookiecutter shark. Акула нападает даже на подводные лодки, судя по следам на их корпусе.

глубины до 6000 м и имеющих слабо развитое зрение, для этих целей служат длинные лучи грудных плавников. Стоящие над дном и поджидающие жертв – мелких ракообразных, батиптеры держат длинные лучи выставленными далеко вперед. Прикосновение к этим своеобразным антеннам вызывает рефлекс схватывания. Некоторые из глубоководных рыб, питающиеся в основном организмами эпи- и инфауны, имеют удлинённый рострум, используемый для поиска корма. Тактильная рецепция важна не только обитателям больших глубин, живущим на дне и поддерживающим с ним постоянный контакт, но и рыбам, населяющим мезо-, бати- и абиссопелагиаль. Так, у батипелагической рыбы обыкновенного саблезуба *Anoplogaster cornuta* прикосновения к голове стимулируют пищевой (хватабельный) рефлекс, тогда как прикосновения к туловищу или хвосту вызывают оборонительную реакцию – испуг и уход.

Некоторые из рыб используют тактильные сигналы во внутригрупповых отношениях, связанных с питанием. Действия, связанные с тактильной сигнализацией, могут входить в качестве одного из элементов в сложный поведенческий репертуар, демонстрируемый рыбой при питании. Такая сигнализация выявлена у полосатого морского петуха *Trigloporus lastoviza*. При кормлении совместно содержащихся в бассейне рыб менее удачливые особи, которые не смогли сразу обнаружить и схватить внесенный в бассейн корм, приближаются к более удачливым партнерам и касаются их подвижными свободными лучами грудных плавников, а иногда и рострумом или телом (рис. 27). Такие действия не случайны и наблюдаются не реже, чем другие акты, входящие в пищевой поведенческий репертуар этих рыб (табл. 2). Прикосновения не сопровождаются изданием каких-либо звуков, которые эти рыбы генерируют при питании, но в других ситуациях. Полосатый морской петух, как и многие другие рыбы, обычно не сразу заглатывает схваченный корм, а периодически выплевывает и схватывает его повторно. Конкуренты могут пользоваться этим и перехватывать корм. Стимулирует ли своими прикосновениями рыба-неудачник к таким действиям рыбу, удерживающую корм, остается до конца не ясным, однако в некоторых случаях выплевывание

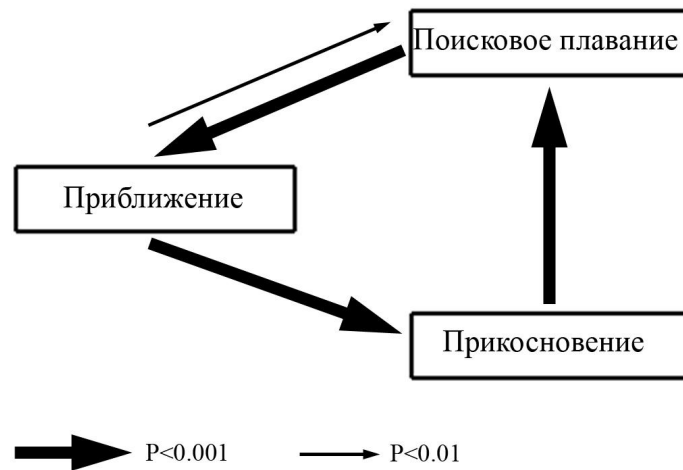


Рисунок 27. Последовательность различных поведенческих действий при приближении к питающемуся конкуренту у полосатого морского петуха *Trigloporus lastoviza*. Толщина стрелок соответствует вероятности проявления действия (Amorim, Hawkins, 2000).

корма и перехватывание его подошедшей рыбой наблюдалось. Нельзя исключать, что прикосновения являются лишь внешним проявлением повышенного пищевого возбуждения, поскольку, как отмечают авторы, приближения и прикосновения совершают только те рыбы, которые заняты его поиском. Внесение новой порции корма в бассейн прекращает такие тактильные действия.

Специфическим элементом пищевого поведения крупных акул, отмечаемым многими авторами, являются удары и толчки рострумом, наносимые жертве перед атакой. Такое поведение объясняют тестированием (опробованием) текстурных свойств жертвы, информацию о которых акула получает, как полагают, благодаря свободным нервным окончаниям. Акула-молот *Sphyrna mokarran*, атакуя американского хвостокола *Dasyatis americana*,

Таблица 2. Доля различных поведенческих элементов при конкурентном питании у полосатого морского петуха *Trigloporus lastoviza* (Amorim, Hawkins, 2000).

Поведение	Частота проявления элементов, в % от суммарного числа проявлений всех элементов
Приближение	22.9
Поисковое плавание	22.1
Питание	14.3
Быстрый уход	10.8
Прикосновение	10
Схватывание	8.8
Кружение	5
Ориентация	3.7
Фронтальные демонстрации	2.4

Примечание. Приближение – продвижение над дном в сторону конкурента; поисковое плавание – плавание в толще воды или медленное плавание над дном, исследование его поверхности свободными лучами грудных плавников; питание – удержание и пережевывание схваченной пищи, сопровождаемое отчетливыми движениями жаберной крышки; прикосновение – касание конкурента расправленными грудными плавниками, иногда рострумом или телом; схватывание – помещение пищи в рот; кружение – плавание по круговой траектории вблизи места кормления без попыток схватить пищу; ориентация – поворот в сторону конкурента; фронтальные демонстрации – поворот в сторону конкурента с расправленными спинным и грудными плавниками.

ударяет его своей крупной головой и прижимает ко дну, а затем кусает, не отпуская при этом жертву. Способ охоты, в котором необходимость тактильного сенсорного контроля очевидна, используют, по-видимому, и

другие акулы-молоты, для которых скаты являются одними из наиболее предпочитаемых объектов питания.

7.2.2. Внутриротовая тактильная рецепция

Эпителий, покрывающий ротовую полость у рыб и других животных, иннервируют волокна тройничного (V), языкоглоточного (IX) и блуждающего (X) нервов. Полимодальные свободные окончания этих нервов чувствительны к механическим, а также к температурным¹³, болевым и к некоторым химическим раздражителям. Считается, что ротовая полость животных, где к настоящему времени найдены 4 типа механорецепторов, является зоной, где механические воздействия являются основным и наиболее часто возникающим типом раздражений. Наиболее многочисленными из них являются клетки Меркеля, располагающиеся в ротовой полости у млекопитающих преимущественно на нёбных гребнях¹⁴ и появляющиеся в онтогенезе уже в первые недели постнатального периода.

Участие тактильных рецепторов ротовой зоны в процессах питания у рыб исследовано крайне слабо. Отдельными авторами интуитивно подчеркивается, что оценка рыбами текстурных свойств схваченной жертвы важна для принятия решения о заглатывании или отвергании. Экспериментальных данных, подтверждающих такие заключения, на настоящее время известно крайне мало, большая часть из них носит описательный (качественный) характер и не касается особенностей, закономерностей или механизмов внутриротовой тактильной рецепции. Так, сравнение пищевой привлекательности для обыкновенной щуки и речного окуня *Perca fluviatilis* трех рыб-жертв – сильно колючей трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, менее колючей

¹³ У рыб чувствительность терморецепторов в ротовой полости, как это установлено для полосатого тунца *Katsuwonus pelamis*, значительно выше, чем в органе обоняния или на поверхности туловища.

¹⁴ Нёбные гребни у млекопитающих относятся к наиболее механочувствительным зонам, наряду с подушками пальцев, волосяными фолликулами вибрисс (whiskers) и куполообразными возвышениями, называемыми также тактильными тельцами Пинкуса Игго (touch domes).

девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* и неимеющего колючек гольяна *P. phoxinus* показало, что оба хищника предпочитали поедать жертв в очередности по возрастанию потребления: трехиглая колюшка–девятииглая колюшки–гольян. Опыты на трехиглой колюшке с удаленными колючками подтвердили, что потребление жертв зависит от их вооруженности. Результаты этих экспериментов, однако, могут отражать не только функцию тактильной рецепции, но, возможно, и болевой, исследования которой у рыб интенсивно развиваются в последние годы.

Данные, косвенно указывающие на важность для рыб текстурных свойств пищи, получены также при наблюдении за питанием рыб кормовыми организмами с разной морфологической защищенностью от хищников. Повышенная жесткость внешних покровов, наличие колючек, шипов и других защитных морфологических адаптаций¹⁵ снижает потребление потенциальных жертв рыбами-хищниками. Это подтверждается, в частности, сравнительными данными по численности рыб-жертв в местах лова и присутствию этих рыб среди потребленных объектов у отловленных здесь же рыб-ихтиофагов. Наиболее показателен пример с обыкновенным горчаком *Rhodeus sericeus amarus* и отличающимся от него присутствием колючего луча в спинном и анальном плавниках колючим горчаком *Acanthorhodeus asmussii*. Несмотря на то, что колючий горчак более многочислен в реке, его доля в питании хищников (монгольский краснопер *Erythroculter mongolicus*, амурский плоскоголовый жерех *Pseudaspius leptocephalus*, уклей *Culter alburnus*, амурский сом *Parasilurus asotus*, китайский окунь *Siniperca chuatsi*, амурский змееголов *Channa argus warpachowskii*, амурская щука *Esox reicherti*) существенно ниже, чем обыкновенного горчака при одних и тех же размерах этих жертв. Такие же результаты дает сравнение численности в местах лова и присутствия в пище хищников морфологически незащищенного амурского чебака *Leuciscus waleckii* и обыкновенной востробрюшки *Hemiculter leucisculus*,

¹⁵ Такой способ защиты называют пассивным (Никольский, 1974), конституциональным (Ивлев, 1977) или структурным (Chanas, Pawlik, 1995).

имеющей сильную колючку в спинном плавнике. Известен случай из подводных наблюдений, когда морской ангел (Squatinae), схватив маленькую рогатую акулу (Heterodontidae) с мощной колючкой в спинных плавниках, через секунду отказывается от такой жертвы. Не исключено, что реакция хищника на острые шипы и колючки жертв опосредуется не только тактильной, но и болевой рецепцией.

Другим способом «структурной» или «пассивной» защиты жертв от хищников, который может быть основан на тактильном механизме, служит насыщение внутренних тканей жертв такими элементами как эндоскелет, склериты, спикулы. Этот способ защиты характерен в основном для малоподвижных или сидячих организмов. Считается, что наличие, концентрация и форма склеритов и спикул в теле кораллов или губок снижает использование их в пищу многими коралловыми рыбами. Однако существуют данные, не подтверждающие такое действие склеритов и спикул.

Имеется крайне небольшое число данных, прямо свидетельствующих о влиянии физических свойств кормовых объектов на их пищевую привлекательность для рыб. Наибольшее значение представляют результаты экспериментов, выполненных около полувека назад известным отечественным исследователем Ивлевым и кратко изложенных в его замечательной монографии (1977). Ивлев относил присутствие у жертв раковины, хитинового покрова, колючек, шипов и других подобных структур вместе с защитной окраской, ядовитостью, неприятным запахом или вкусом, характером (быстротой) движений к одной из форм «конституционной защищенности». Исследуя пищевую привлекательность жертв с разной твердостью внешних покровов, он сравнил потребление рыбами (каarp, вобла, речной окунь) овального прудовика *Limnaea ovata*, выращенного при разном содержании в воде кальция. При следовых количествах кальция в воде раковина прудовиков была тонкой и хрупкой, но с увеличением содержания кальция в воде твердость раковины моллюсков закономерно возрастала. Было обнаружено, что карп выбирал мягких прудовиков и практически полностью отказывался от

моллюсков с более твердой раковиной. У воблы предпочтение моллюсков с менее плотной раковиной было выражено менее явно, чем у карпа, и отсутствовало у окуня, который одинаково охотно поедает всех моллюсков вне зависимости от твердости раковины (табл. 3). Этими экспериментами впервые было показано, что текстурные свойства пищевых объектов являются значимыми характеристиками для рыб и что отношение разных рыб к этому фактору не совпадает.

Таблица 3. Избирательность в использовании в пищу овального прудовика *Limnea ovate*, выращенного при разном содержании в воде кальция, карпом *Cyprinus carpio*, воблой *Rutilus rutilus caspius* и речным окунем *Perca fluviatilis* (по Ивлеву, 1977).

Вид рыбы	Содержание кальция в воде, в мг СаО/л:							
	следы		3		25		100	
	%	E	%	E	%	E	%	E
Карп	68	0.46	26	0.02	2	-0.85	4	-0.72
Вобла	46	0.30	32	0.12	12	-0.35	10	-0.43
Окунь	28	0.06	24	-0.02	26	0.02	22	-0.06

Примечания. % – доля пищи в рационе; E – индекс элективности, рассчитанный относительно равновероятного потребления рыбами корма всех 4-х типов. Размер моллюсков – 6-7 мм; длина тела рыб – 7-9 см.

Немногочисленные данные, известные из литературы, полностью подтверждают сформулированные Ивлевым положения. Так, зеленушка-рулена *Symphodus tinca* избирательно потребляет имеющих более тонкую раковину молодых черноморских мидий *Mytilus galloprovincialis* и отличает их от других моллюсков, очень похожих на них внешне – митилястера *Mytilaster lineatus*. Годовики атлантического лосося *Salmo salar* потребляют в два раза чаще гранулы искусственного корма, более мягкие из-за повышенного содержания

желатина, чем более твердые стандартные гранулы, не содержащие желатин. Высокий уровень потребления мягких гранул сохраняется в течение всего периода кормления (кормовой сессии), но при использовании стандартных твердых гранул рыбы быстро начинают отказываться от их потребления. Предпочтение более мягкой пищи проявляют и ранние личинки атлантического лосося, только начинающие переходить на внешнее питание. Искусственный корм с высокой влажностью охотнее, чем сухие гранулы, потребляется подросшей молодью атлантической трески (масса тела около 0.75 г), однако у более ранней молоди трески (масса тела около 0.1 г) такого предпочтения не выявлено. Более привлекателен влажный корм для желтохвостой лакедры *Seriola quinqueradiata* объективная оценка механических свойств корма, к сожалению, не проводилась.

Методически более строгая оценка текстурных качеств объектов питания в целом подтверждает наличие обратной связи между твердостью корма и его пищевой привлекательности для рыб: с повышением твердости (плотности) искусственных агар-агаровых гранул их потребление рыбами снижается. Важно, что эта зависимость, установленная пока лишь для ограниченного числа видов, выражена сильнее для гранул, содержащих вкусовые вещества, т.е. обладающих для рыб отчетливыми, хорошо выраженными вкусовыми свойствами, и значительно слабее – для контрольных гранул. Полученные результаты позволяют считать, что из двух внутриротовых контактных сенсорных систем ведущая роль в принятии окончательного решения о заглатывании добычи принадлежит вкусовой рецепции. Для подтверждения этого вывода требуются дополнительные исследования, в том числе на рыбах с разным типом питания.

Если наружную тактильную рецепцию рыбы используют для обнаружения и получения информации о точном месте расположения пищевого объекта относительно собственного положения, что необходимо для прицельного броска и схватывания, то основное назначение тактильных рецепторов ротовой полости заключается в обеспечении информации о

размерах и текстурных свойствах схваченного объекта, об изменении этих характеристик объекта при внутриротовой обработке (разрушение, перетирание, формирование конгломератов и т.п.), о положении и о перемещениях объекта в ротовой полости. С использованием рентгеновской техники и миниатюрной видеорегирующей аппаратуры выяснено, что рыбы-бентофаги (капп) за счет мышечных сокращений, напоминающих перистальтику, последовательно перемещают схваченный пищевой объект по направлению к глотке и одновременно, создавая потоки воды через ротовую полость, избавляются от схваченного вместе с пищей бесполезного донного материала. В ходе этой процедуры пищевой объект с благоприятными вкусовыми качествами избирательно удерживается в ротовой полости благодаря небольшим локальным выпячиваниям, возникающим в местах соприкосновения объекта с палатальным органом – мускульным нёбным образованием, поверхность которого покрыта большим числом вкусовых почек (рис. 28). Прикосновения к палатальному органу безвкусных для рыб частиц

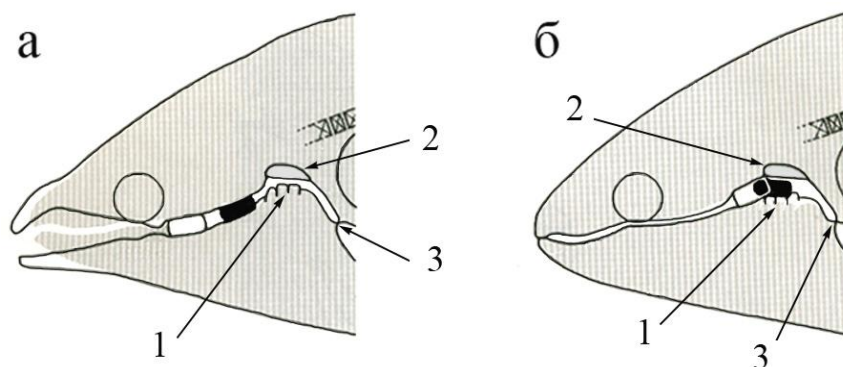


Рисунок 28. Перемещение карпом *Cyprinus carpio* пищевого объекта в ротовой полости к глоточным зубам и глотке: а и б – последовательные изменения положения пищевого объекта и профиля головы рыбы (светлый и черный силуэты); 1 – глоточные зубы, 2 – жерновок, 3 – глотка (Sibbing et al., 1986).

такой реакции не вызывают. Избирательно потреблять только мягкие ткани и избавляться от разрушенных створок моллюсков способны некоторые бентосоядные рыб, например, цихлида *Astatoreochromis alluaudi*, скат-орляк восточноамериканский бычерыл *Rhinoptera bonasus*, малоголовая молот-рыба *Sphyrna tiburo* и другие рыбы (Cichlidae, Sparidae, Tetraodontidae, Heterodontidae), способные питаться твердыми пищевыми объектами¹⁶. После схватывания рыбы перемещают такие объекты к глоточным зубам, разрушающим твердую пищу, и затем далее к глотке для заглатывания.

7.3. Репродуктивное поведение

Репродуктивное поведение, также как и другие сложные формы поведения рыб, имеет полисенсорную основу, включающую, в том числе, и тактильное чувство. Тактильные воздействия брачные партнеры производят преимущественно во время поведения ухаживания и непосредственно во время нереста – выметывания половых продуктов. У самцов бычка-травяника *Zosterisessor ophiocephalus* (Gobiidae), живущих в вырытых ими норках-убежищах на заросших водорослями прибрежных морских мелководьях, тычки и биение хвостом являются наиболее часто демонстрируемыми элементами поведения ухаживания по отношению к самке, приблизившейся к территории самца или зашедшей в норку. Такие же действия, а также более редко проявляемые покусывания самец совершает и при нересте. В преднерестовом репертуаре самки бычка-травяника характерными элементами поведения являются изгибы тела, расправление и вибрация спинного плавника, частые касания брюшком внутренних стенок норки. Во время парного нереста клариевых сомов (*Clarias gariepinus*, *C. macrocephalus*) брачные партнеры перед выметом половых продуктов замирают в амplexусе, когда самка, охваченная самцом, замирает на несколько секунд, а затем освобождается, проходя через

¹⁶ Способность животных питаться твердыми пищевыми объектами носит название дурофагии (durophagy).

«тесные объятия» самца (рис. 29). Действия самки клариевого сома – изгибы, прикосновения и трения, могут стимулировать или облегчать вымет икры,

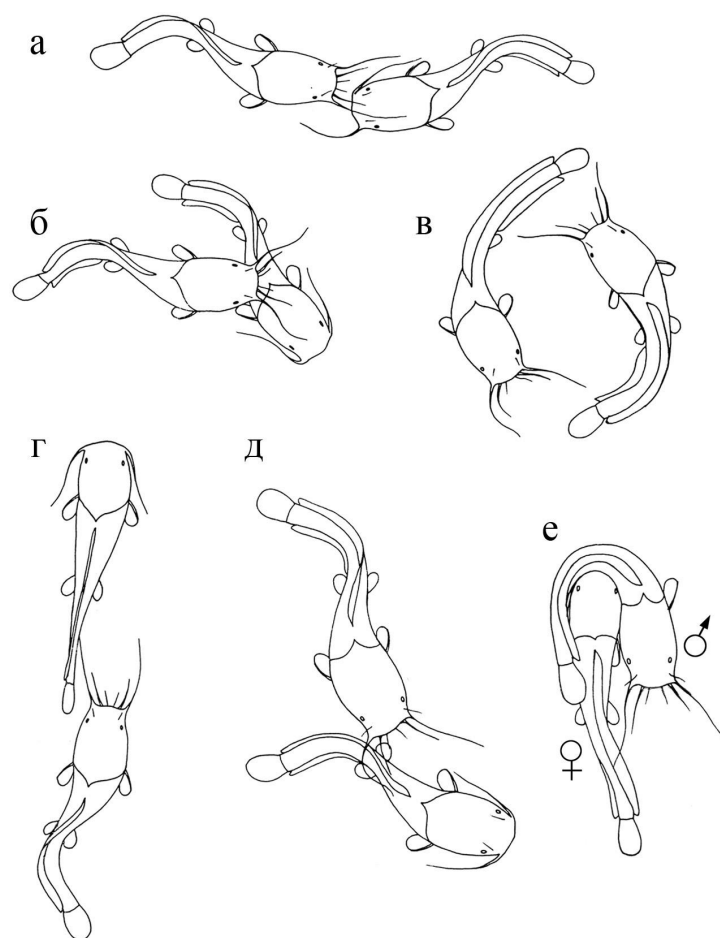


Рисунок 29. Элементы нерестового поведения клариевого сома *Clarias gariepinus*: агрессивные преднерестовые взаимодействия – «приближение» (а), «толчки» (б), «кружение» (в) «преследование» (г) и поведение ухаживания – «следование самца за самкой» (д) и «амплексус» (е) (Bruton, 1979a).

поскольку подобная активность повышает давление внутри брюшной полости рыб. Рост внутрибрюшинного давления, в свою очередь, возбуждает располагающиеся в стенке яичника механорецепторы, чувствительные к растяжению¹⁷, раздражение от которых передается по спинальным нервам в гипоталамус, что, как полагают, может инициировать рефлекторный акт — высвобождение икры.

Активация механорецепторов стенок яичников и механорецепторов, находящихся в эпидермисе, чаще происходит за счет действий самца — касаний, трений, толчков или ударов брюшка и тела самки головой, туловищем, хвостом или плавниками. Это может объяснять, почему такие действия стали элементами брачного репертуара самцов у многих рыб (рис. 30). Например, у

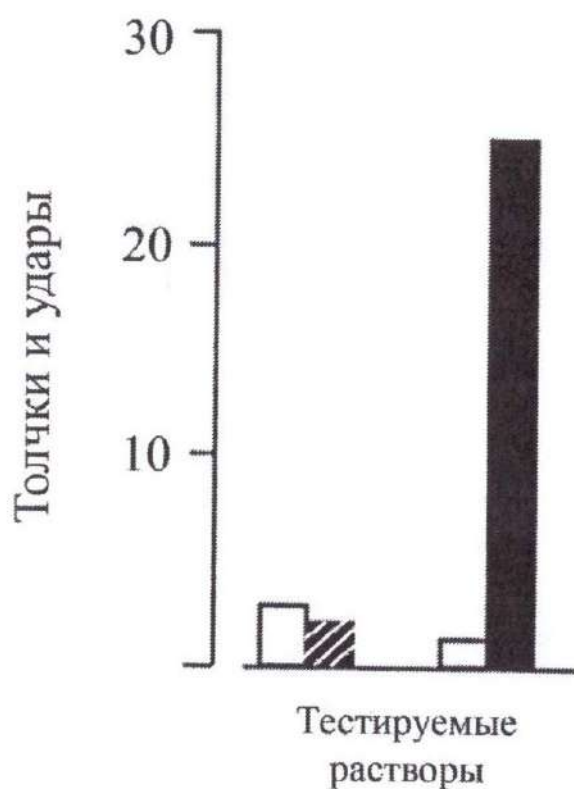


Рисунок 30. Число толчков и ударов, совершаемых самцами золотой рыбки *Carassius auratus* при проявлении поведения ухаживания за самкой за 15 мин наблюдений до (светлые столбцы) и после введения в аквариум раствора этанола, концентрацией 10^{-8} М (затрихованный столбец) или раствора в этаноле полового феромона (простагландин 15-кето-F2α, 10^{-8} М) (темный столбец) (Sorensen et al., 1988).

¹⁷ Высоко чувствительные к растяжению проприорецепторы имеются у рыб не только в стенках яичника, но и, например, в оболочках плавательного пузыря. Улавливая малейшие растяжения или сокращения оболочек, происходящие в такт с изменением объема плавательного пузыря, эти рецепторы позволяют рыбам тонко контролировать перемещения в вертикальной плоскости. Гольян *Phoxinus phoxinus* способен таким образом воспринимать изменение гидростатического давления при изменении горизонта плавания на 5 см.

длиннорылого морского конька *Hippocampus guttalatus* нерестовое поведение включает в себя брачный танец или так называемое карусельное плавание, когда пара коньков, кружась и, прижавшись друг к другу, поднимается вверх над дном. Достигнув вершины подъема, самка вводит конец генитальной папиллы в отверстие сумки-инкубатора самца и откладывает икру. Поведение ухаживания у атлантической трески и пикши *Melanogrammus aeglefinus* завершается характерной позой, называемой «нерестовые объятия», когда самец и самка, замерев и прижавшись друг к другу брюшком, выметывают половые продукты (рис. 31). Не менее сложный нерестовых репертуар с разнообразными формами тактильной стимуляции характерен и для других рыб (рис. 32). Самцы озерного осетра *Acipenser fulvescens* во время более простого нерестового поведения стимулируют высвобождение икры, нанося хвостовым плавником или хвостовым стеблем быстрые удары по брюху самки (9-16 ударов за 2-4 с).

Механическая стимуляция, совершаемая брачными партнерами у акул, размножение которых удавалось наблюдать в искусственных условиях, по-видимому наиболее сильная среди рыб. Самцы акул при спаривании

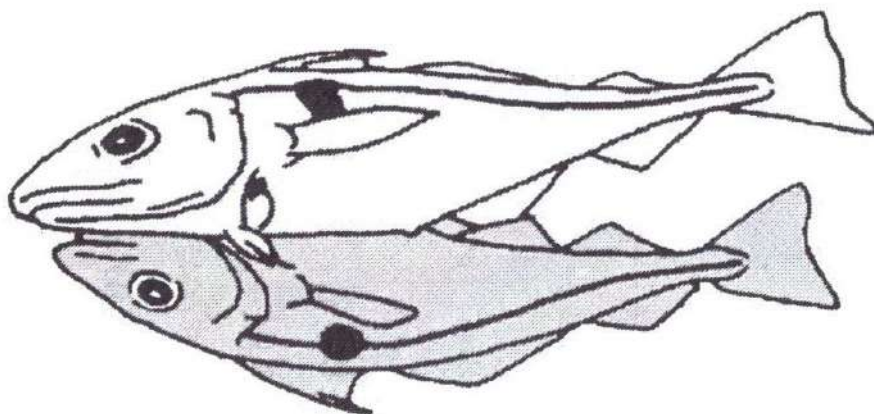


Рисунок 31. Позиция «нерестовые объятия» у пикши *Melanogrammus aeglefinus*. Силуэт самки затенен (Hawkins, Amorim, 2000).

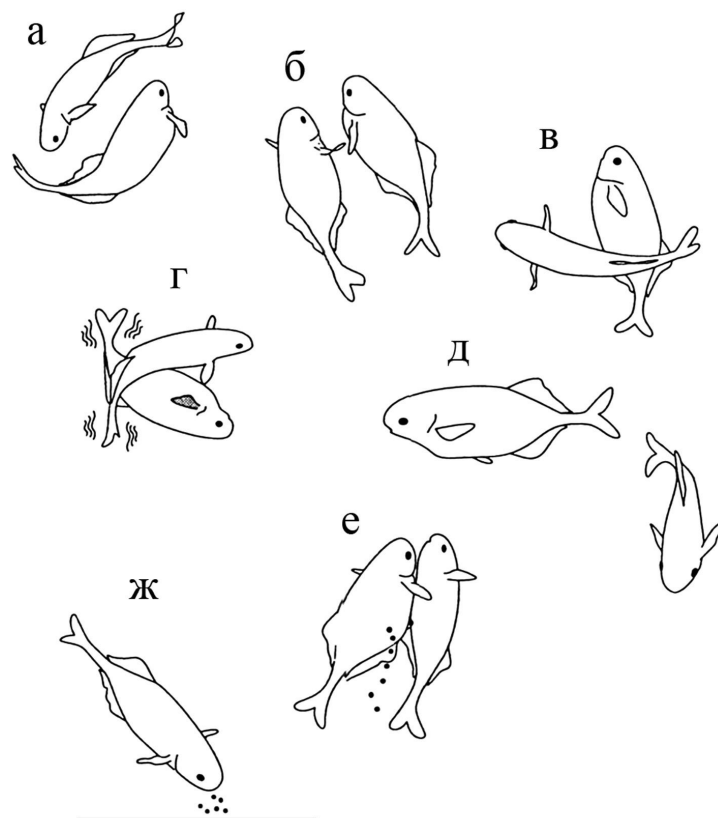


Рисунок 32. Поведение ухаживания (а-д) и поведение нереста (е, ж) у поллимира *Pollimyrus isidori*: а – самец и зашедшая на его территорию самка плавают по кругу друг за другом; б и в – самка располагается наклонно головой вверх, самец повернут к ней брюшком так, что их длинные оси тела перпендикулярны; г – самка и самец тесно соприкасаются, повернуты брюшком друг к другу, кружатся и мелко вибрируют; д – рыбы расходятся и самка покидает территорию самца; е – самка располагается наклонно головой вверх, самец плавает вокруг нее у брюшка, самец стимулирует область вблизи полового отверстия, самка начинает вымет икры; ж – самец подбирает икру и переносит ее в гнездо (Crawford et al., 1986).

удерживают самку, схватив ее зубами за плавники, чаще за грудные, или за кожистые перемычки, разделяющие жаберные щели. У бронзовой акулы-молот *Sphyrna lewini* такое же поведение наблюдают в природе, когда самец вначале покусывает избранную самку и лишь затем уходит с ней из нерестового скопления для копуляции. Покусывания неизбежно приводят к серьезным травмам. Следы от брачных укусов самцов хорошо видны на плавниках и на теле самок, участвовавших в нересте. Полагают, что сильная механическая стимуляция (возможно, и болевая) инициирует у самки половую мотивацию, повышает ее рецептивность к ухаживаниям самца и облегчает процесс спаривания.

У многих рыб тактильная стимуляция брачных партнеров осуществляется с помощью специальных образований – нерестовых бугорков и контактных органов, появляющихся к периоду размножения. Рыбы стараются коснуться ими партнера при проявлении поведения ухаживания и при стимулировании самцом самки к вымету икры. Расположение и размеры нерестовых бугорков и контактных органов различаются даже у близких видов, что, видимо, отражает особенности их репродуктивного поведения. С помощью этих органов рыбы производят вполне ощутимые воздействия. Подтверждением этому может быть тот факт, что во время размножения в коже карповых рыб содержание феромона тревоги резко снижается – у самок, если самцы стимулируют отдачу икры нерестовыми бугорками (гольян) или у самцов, если они устраивают нерестовые гнезда в грунте. Высказываются предположения, что крупные с острой вершиной нерестовые бугорки или контактные органы используются территориальными самцами при конфликтах с другими самцами за охраняемый участок или при конкуренции за самку. Контактные органы в виде крючков на лучах плавников у харациновых рыб (Characidae) особенно хорошо развиты у видов с внутренним оплодотворением или населяющих реки и ручьи. Полагают, что такие контактные органы помогают брачным партнерам удерживать друг друга, что важно для успешного нереста. Однако такое предположение мало убедительно, поскольку контактные крючки есть и у

видов с внешним оплодотворением, и у обитающих в медленно текущих или стоячих водах.

У самок горчаков к сезону размножения вырастает длинная трубк-яйцеклад, с помощью которого она откладывает свои немногочисленные икринки внутрь двустворчатых моллюсков (рис. 33). Поверхность этой трубки, по-видимому, насыщена тактильными рецепторами, поскольку сигнал, поступающий от них, должен служить триггером, запускающим процесс откладки самкой очередной порции икры именно в тот момент, когда трубк-яйцеклад попадает в засасывающий сифон, по которому вода поступает к жабрам двустворчатого моллюска.

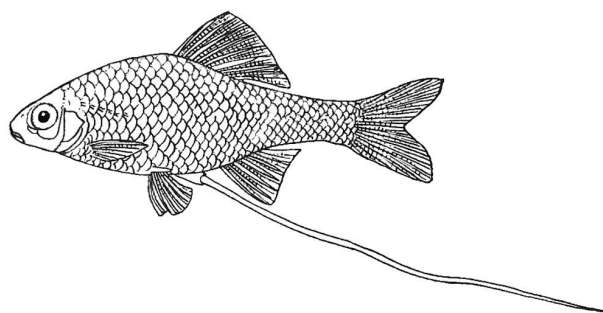


Рисунок 33. Зрелая самка горчака *Rhodeus sericeus amarus* с яйцекладом.

Важную роль тактильная рецепция играет в гнездостроительной деятельности рыб – в сооружении нерестовых бугров, углублений, лунок и нор в грунте, в создании более сложных конструкций, предназначенных для откладки икры, таких как, например, гнезда, сооружаемые самцами трехиглой колюшки. Способность самцов и самок нильского слоника и самцов поллимира *Pollimyrus isidori* рефлекторно изгибать анальный плавник в ответ на прикосновение к нему также имеет отношение, как полагают, к поведенческому нерестовому репертуару этих рыб.

7.4. Защитное поведение

Тактильные стимулы невысокой интенсивности не ассоциируются у рыб с опасностью. В ответ на легкие прикосновения к плавникам рыбы обычно лишь поджимают, расправляют или убирают их, прикосновения же к телу чаще всего вызывают изменение положения рыбы, смещение или уход в сторону на небольшое расстояние. Так, например, реагируют на слабую тактильную стимуляцию поверхности туловища и плавников антарктические рыбы трематома-черноперка *T. nicolai* и большой широколобик *P. borchgrevinkii* и средиземноморский трехусый налим *G. mediterraneus*. Однако у некоторых рыб даже легкое прикосновение к телу вызывает сильную защитную реакцию. У пелагической рыбы-ежа *Diodon eydouxii* – одного из немногих рыб-ежей, перешедших к постоянному обитанию в океанической эпипелагиали, стереотипный защитный рефлекс – мгновенное заглатывание воды или воздуха и превращение в недоступный для хищника колючий шар, вызывает даже малейшее прикосновение к телу. Столь высокая чувствительность к механическим раздражителям является важной поведенческой адаптацией, позволяющей таким рыбам, как рыба-ёж, успешно существовать в открытом океане в отсутствии доступных укрытий.

Характер двигательного ответа рыб на прикосновения объектов, не представляющих пищевого интереса, зависит от места приложения тактильного стимула. Так, батипелагическая рыба обыкновенный саблезуб *A. cornuta* на касание головы реагирует рефлекторным пищевым схватыванием, а на прикосновения к туловищу или хвосту – явным испугом. Механические воздействия, более сильные, чем прикосновения, вызывают обычно оборонительную двигательную реакцию (уход, побег, бросок в сторону) независимо от положения точки стимуляции, причем скорость и интенсивность оборонительной реакции соответствует силе воздействия¹⁸. От точки

¹⁸ Достаточно ощутимые по силе тактильные воздействия (постукивания или удары стеклянной палочкой), вызывающие у рыб рефлекторные двигательные реакции, иногда используют в качестве безусловного

приложения тактильного стимула, пугающего или беспокоящего рыб, зависит и направление двигательного ответа. Прикосновения к хвостовому стеблю или к задней части туловища вызывают движение рыбы вперед, прикосновения к голове или к передней части туловища вызывают уход назад. Точка на теле рыб, в которой при продольном (вдоль оси тела) последовательном смещении места тактильной стимуляции двигательная реакция меняется на противоположную по направлению движения рыбы, называют тактильной зета-точкой, обозначаемой ζ . Понятие тактильной зета-точки условно в том смысле, что смену направления двигательной реакции вызывает тактильная стимуляция не одной, а любой из точек на теле рыб, расположенных на поперечном сечении, проходящем через зета-точку. Исследования на карпе, радужной форели, мозамбикской тиляпии *Oreochromis mossambicus* и синежаберной солнечной рыбе *Lepomis macrochirus* показали, что положение тактильной зета-точки на теле у этих рыб различается. Предлагается учитывать эту особенность тактильной рецепции при конструировании орудий лова (жаберных сетей).

Роль тактильного чувства в защитном поведении рыб связана не только с обеспечением быстрой реакции на механические воздействия, которые могут представлять для рыб реальную опасность, но и с сенсорным контролем реализации защитного поведения, инициированного сигналами иной природы, например, обонятельными, сейсмическими, зрительными и т.п. Некоторые из рыб при опасности или для отдыха полностью скрываются в грунте и становятся недоступными для большинства хищников. Так поступают, например, песчанки *Ammodytes*, морские петухи *Prionotus* и другие рыбы. Острохвостые угри из семейства Ophichthidae, такие как закапывающийся тупозубый угорь *Pisodonophis cancrivorus* или пятнистый крокодиловый острохвостый угорь *Brachysomophis cirrocheilos*, одинаково хорошо уходят в песок не только вперед головой, но и хвостом, заостренным и жестким у этих рыб. Частично или полностью закапываются в грунт, взмучивая и набрасывая

раздражителя при выработке условных рефлексов. Для этого тактильное воздействие сочетают, например, с предъявлением другого стимула, что и приводит со временем к образованию условного рефлекса.

на себя донный субстрат, многие камбалообразные *Pleuronectiformes*, скатообразные *Rajiformes* и хвостоколообразные *Dasyatiformes*. Небольшая прибрежная морская рыба ошибень *Ophidion marginatum* проводит в грунте все светлое время суток и покидает его с наступлением темноты лишь на несколько часов для питания или размножения. Питающиеся в течение ночи бентосом хоботнорылые *Mastacembelidae* скрываются в мягком грунте с наступлением светлого времени суток. Чтобы стать менее заметными, покрывают себя слоем песка, полностью или частично, звездочеты *Uranoscopidae*, некоторые из удильщикообразных *Lophiiformes* и другие рыбы. От того, насколько хорошо они скрыты в грунте, зависит существование этих рыб. Степень погружения в грунт, наличие на теле маскирующего донного материала полностью контролируется тактильной рецепцией.

Тактильное чувство важно для рыб, скрывающихся от хищников или переживающих опасное для них время суток в различного рода узких подводных гротах или расщелинах, среди кораллов, под камнями и т.п. Кожная механорецепция дает возможность рыбам контролировать свое положение в укрытии, перемещаться в нем. По наблюдениям аквалангистов, красноморский спинорог-ринекант Пикассо *Rhinecanthus assasi* (Balistidae) по ночам или при опасности втискивается головой вперед в узкие щели в рифах, и затем расклинивает с помощью запорного механизма свой большой и сильный спинной луч-колючку. Прочно закрепившуюся таким образом рыбу не удастся извлечь из укрытия не только хищнику, но и человеку. Близким способом спасаются небольшие по длине (обычно до 1 м) головастые акулы *Cephaloscyllium* (Scyliorhinidae) и многие другие представители семейства кошачьих акул. Когда им угрожает хищник, они скрываются в узких трещинах в скалах или в рифах и быстро заглатывают воду. Даже обнаружив таких резко увеличившихся в объеме жертв, хищник не способен их извлечь. Вынутые из воды, эти акулы столь же успешно заглатывают воздух¹⁹.

¹⁹ Из-за такой способности акулы рода *Cephaloscyllium* получили английское название swell sharks (разбухающие, или раздувающиеся акулы).

Красноморский бычок-компаньон *Cryptocentrus caeruleopunctatus* на своем наблюдательном посту при входе в собственную норку всегда располагается строго определенным образом, так чтобы за ее внешние границы выходила только передняя часть тела, а хвостовой стебель всегда оставался в норке. При малейшей опасности бычок мгновенно разворачивается и скрывается в норке полностью. Соблюдать такое жесткое требование «Устава внутренней службы» бычку невозможно без помощи тактильного чувства. Примерно таким же образом ведет себя красноморская горгасия *Gorgasia sillneri* (Heterocongridae) – эндемик Красного моря. Этот угорь живет на песчаном дне в колониях из нескольких тысяч особей. Каждая из рыб занимает свое убежище – отдельную длинную вертикальную норку-трубку, в которую угорь может легко втянуться полностью. В отсутствии опасности угри высовываются на 2/3 длины тела и, приняв почти вертикальное положение, питаются проносимым мимо планктоном. Но задняя часть тела рыб постоянно находится в трубке. Такая поза горгасии, как и у красноморского бычка-компаньона, безусловно контролируется тактильной рецепцией.

7.5. Социальное и исследовательское поведение

Проявление социальных отношений у многих рыб сопровождается различного рода механическими контактами между взаимодействующими особями. В наибольшей мере это характерно для нестайных рыб, имеющих собственные индивидуальные территории или живущих в составе групп более или менее постоянного состава. Встречи таких рыб, особенно незнакомых друг с другом, часто заканчиваются агонистическими или агрессивными проявлениями, в результате которых формируются иерархические отношения, закрепляются или отстаиваются права на территорию и т.п. Часто агонистические и агрессивные проявления состоят из стереотипных, генетически закрепленных, элементов, включающих в себя определенным

образом совершаемые механические контакты – касания, удары, укусы и т.п. Такие социальные взаимоотношения характерны для разных по систематике рыб. Предполагается, что у сумеречных и ночных рыб, таких как клюворылые *Mormyridae*, тактильное чувство может играть некоторую роль в поддержании определенной дистанции между особями в группе, когда это расстояние невелико (touching distance).

Тактильное чувство используется рыбами и при реализации исследовательского поведения, когда рыбы знакомятся с новой для них обстановкой или новыми, заинтересовавшими их объектами. Периодическое тестирование различных неподвижных предметов рыбы совершают и в пределах собственных территорий. Проявляя исследовательский рефлекс, рыбы обычно касаются обследуемого объекта тактильными органами – усами, плавниками, рострумом, или какой-либо иной частью тела. Такие действия характерны, например, для поведения мормировых рыб. Обследуя объекты, рыбы могут прикасаться к ним губами или схватывать. Для многих видов акул характерны так называемые «исследовательские укусы», с помощью которых они определяют текстурные и иные качества заинтересовавших их незнакомых объектов, таких как, например, доски виндсерфингистов или лодочные весла. Для этого акулы обычно наносят единственный и быстрый тестирующий укус и затем теряют интерес к объекту.

7.6. Взаимоотношение рыб-чистильщиков и рыб-клиентов

Тактильные контакты выполняют важную сигнальную функцию во взаимоотношениях между рыбами-чистильщиками и рыбами-клиентами – в сложной и редкой для рыб форме поведения. Эти мутуалистические связи характерны для мелких прибрежных рыб, выполняющих функции чистильщиков, таких как *Labridae*, *Gobiidae*, *Pomacentridae* (всего – свыше 100 видов облигатных и факультативных чистильщиков из 19 семейств) и рыб-

клиентов, более разнообразных по систематике – из семейств Acanthuridae, Pomacentridae, Pomadasyidae, Serranidae, Scaridae, Labridae, Mullidae, Chaetodontidae, Pomacanthidae, Lutjanidae, Holocentridae, Aulostomidae, Tetraodontidae, Ostraciidae, Sparidae. Некоторые из рыб-клиентов относятся к хищникам, в их желудках среди прочих рыб часто находят и рыб-чистильщиков. В то же время, эктопаразиты рыб-клиентов составляют значительную часть рациона чистильщиков. Таким образом, взаимоотношения между чистильщиком и клиентом представляют собой сочетание пищевого и оборонительного поведения, мутуалистических проявлений и отношений типа хищник-жертва. Взаимоотношения между чистильщиками и их клиентами нельзя отнести к случайным или эпизодическим, на них приходится значительная часть суточного бюджета времени этих рыб (точные оценки отсутствуют). Так, согласно имеющимся данным, один и тот же клиент может посещать рыб-чистильщиков на разных станциях до 100 раз за день, а одну и ту же станцию очистки может посетить до 100 разных рыб-клиентов 20-50 видов, при этом чистильщик может иметь с ними свыше 2000 контактных действий. Регуляция взаимоотношений между клиентами и чистильщиками безусловно важна, особенно для чистильщиков, для которых, например, появление на «станции очистки» потенциально опасного клиента и ложная оценка его намерений может оказаться фатальной.

Вероятность возникновения таких ситуаций предотвращает или снижает тактильный танец, исполняемый чистильщиком – характерное плавание, совершаемое при заходе клиента на территорию станции очистки. Тактильный танец выглядит как перемещения чистильщика над клиентом (на удалении не более, чем 15 см) по осциллирующей в вертикальной плоскости траектории и постоянные прикосновения телом, грудными и, особенно, брюшными плавниками к клиенту у спинного плавника и намного реже – к хвостовому стеблю или к голове. Совершая такой танец, чистильщик иногда заплывает под клиента и прикасается к его брюшной поверхности спинным плавником. Тактильные контакты чистильщик совершает и во время поиска и удаления

эктопаразитов. Тактильный танец исполняется чистильщиком чаще при виде плывущего клиента, чем неподвижного. В ответ клиент обычно останавливается и замирает, давая возможность чистильщику обследовать себя и удалить паразитов. Умиротворяя клиента, тактильный танец снижает риск возникновения конфликта со стороны рыбы-клиенты, более крупной и часто представляющей для чистильщиков реальную опасность. Чистильщики способны каким-то образом определять агрессивность или мотивационный настрой зашедшего на станцию очистки клиента: тактильный танец чаще исполняется в отношении тех клиентов, у которых последнее посещение станции очистки завершилось конфликтом – быстрым уходом или преследованием чистильщика. На умиротворяющий эффект стимуляции, совершаемой чистильщиком во время танца, указывает наличие отрицательной связи между частотой прикосновений чистильщика и случаями агрессии клиента (рис. 34). Возникновение эффекта умиротворения подтверждают и полевые наблюдения, согласно которым вблизи станций очистки случаи охоты или хищничества происходят реже, чем в других местах. Поэтому территории рыб-чистильщиков и прилегающие к ним участки предлагают рассматривать как своеобразные «зоны безопасности».

Существует предположение о том, что посещения станций очистки совершаются рыбами-клиентами не только для удаления эктопаразитов, но и для получения чувственного удовольствия от тактильных действий чистильщика. Оно основано на наблюдениях, что один и тот же клиент может посещать разных рыб-чистильщиков многократно – до 100 раз за день. Наличие такого «гедонического сервиса», предоставляемого чистильщиком, не подтверждается, однако, тем, что признаков приучения клиентов чаще посещать определенных чистильщиков выявить не удастся. Более того, получены данные, показывающие, что заражение паразитами может стимулировать стремление клиентов к поиску чистильщика: в эксперименте зараженные клиенты проводят больше времени у прозрачной перегородки аквариума, за которой они видят чистильщика, чем клиенты, свободные от

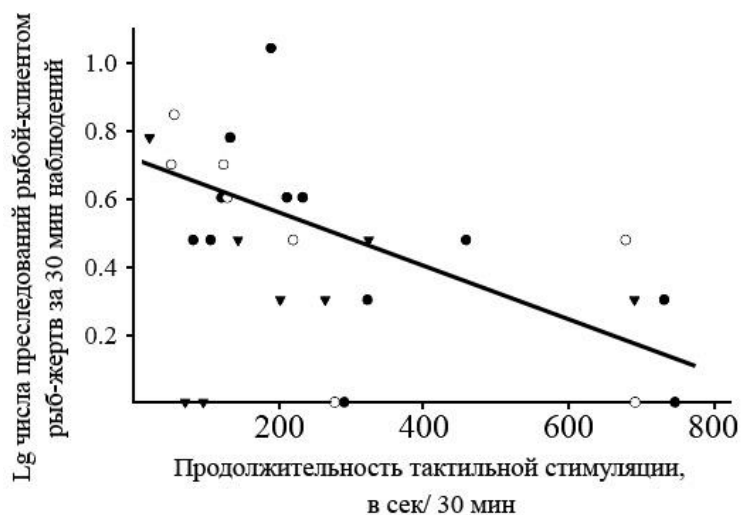


Рисунок 34. Влияние продолжительности тактильной стимуляции, производимой чистильщиком голубым губанчиком *Labroides dimidiatus*, на число преследований хищной рыбой-клиентом большеротым губаном *Epibulus insidiator* потенциальных жертв – синеполосого плагиотрема *Plagiotremus rhinorhynchos* (темные кружки), плагиотрема *P. tapienosoma* (светлые кружки) и талассомы *Thalassoma amblycephalum* (темные треугольники) (Cheney et al., 2008).

паразитов. Демонстрация чистильщиком тактильного танца не зависит от того, как много паразитов на коже у клиента, но прямо коррелирует с пищевой мотивацией клиента – появление на станции голодного клиента-ихтиофага (коралловый лосось *Plectropomus leopardus*) чаще приводит к исполнению чистильщиком танца (голубой губанчик *Labroides dimidiatus*), чем вид сытого, а значит менее опасного, клиента-хищника. Сигнальная и коммуникативная функция танца, изредка исполняемого чистильщиком в толще воды без

прикосновений к телу клиента, ставится под сомнение. В целом, тактильный танец может рассматриваться как одна из форм поведения инспекции хищника, позволяющая уязвимой жертве приблизиться к хищнику. Во время собственно чистки клиента частота тактильных актов чистильщика (касаний, склевываний, схватываний и т.п.) прямо зависит от пораженности клиента паразитами.

Характерные позы рыбы-клиенты принимают не только в ответ на тактильную стимуляцию, производимую чистильщиками-рыбами, но и чистильщиками-ракообразными. Рифовая акула *Triaenodon obesus* в ответ на действия, производимые чистильщиками-амфиподами *Brachyscelus* sp., замирает на дне с широко раскрытым ртом. Таким же образом реагируют и другие акулы (лимонная акула *Negaprion brevirostris*, мадагаскарская острозубая акула *N. acutidens*). Позу очистки рыбы-клиенты принимают и в ответ на искусственную тактильную стимуляцию, причем даже в отсутствии реального чистильщика или его модели-муляжа.

7.7. Выбор донного грунта и распределение рыб в водоемах

Распределение рыб в водоемах – это результирующая их отношения ко многим внешним факторам и внутреннего мотивационного состояния. Выбор места обитания зависит от наличия, скорости и структуры потока, глубины и освещенности, от температуры, газового состава и других гидрохимических параметров воды, наличия кормовых организмов, структурированности среды и ряда других физических и иных характеристик биотопа. Предпочтение биотопа, как и многие другие жизненные проявления, определяется внутренним состоянием рыб, их конкретным физиологическим или мотивационным статусом, на фоне которого и происходит такой выбор. В число основных приведенных выше внешних факторов, влияющих на распределение рыб, входит и донный грунт – его качественные характеристики и фракционный состав. Хорошо известно, что при прочих равных условиях этот параметр

может быть решающим для распределения рыб в водоеме. Внешние условия, например, распределение кормовых организмов в водоеме, может существенно влиять на предпочитаемые места обитания рыб.

Способность рыб проявлять предпочтение определенных типов донного субстрата возможна благодаря сенсорным системам, главным образом, по-видимому, зрения, если выбор происходит при освещенности, достаточной для получения такой информации. Однако, выбор предпочитаемого типа грунта возможен и в темноте, а также у рыб, зрительные возможности которых развиты слабо. В таких случаях выбор достигается полностью за счет тактильной рецепции. Именно благодаря этой сенсорной системе рыбы способны улавливать тонкие внешние отличия донного субстрата и в соответствии с их особенностями избирать участки водоема с определенным типом донного грунта и избегать другие. Способность различать донный субстрат хорошо иллюстрирует быстрая выработка у рыб (американский сом *A. nebulosus*) условного рефлекса на предметы с гладкой или шероховатой поверхностью. Особенно хорошо выражены предпочтения определенных субстратов у рыб, относящихся к донным и придонным обитателям, и слабо проявляется или полностью отсутствует у пелагических рыб, населяющих открытые, удаленные от берега зоны крупных водоемов. Однако даже у типично пелагических рыб, безразличное отношение к субстрату радикально меняется с наступлением сезона размножения.

Предпочитаемые типы донных грунтов у рыб разных видов существенно различаются. Одни рыбы, такие как европейский обыкновенный подкамышник *Cottus gobio*, подуст *Chondrostoma nasus*, гольян *P. phoxinus*, кумжа *Salmo trutta*, хариус *Thymallus thymallus*, встречаются преимущественно на каменистых и галечниковых грунтах, другие – золотой карась, серебряный карась *C. auratus*, линь *Tinca tinca*, карп, обыкновенный горчак, предпочитают мягкий илистый донный субстрат, третьи – обыкновенный пескарь, песчаное дно. Рыбы, закапывающие икру, избирают места с относительно мелкодисперсными грунтами. Такие предпочтения, однако, часто не проявляются из-за

недостаточного разнообразия грунтов. Так, камбалообразные рыбы встречаются на различных грунтах, но при наличии выбора избирают относительно мелкодисперсные, такие как песок или песок, смешанный с мелкой галькой, позволяющие им добывать корм и скрываться при опасности. Выбор рыбами определенных грунтов является врожденным свойством и мало модифицируется приобретенным индивидуальным опытом, особенно в раннем онтогенезе. Этот важный вывод следует, например, из результатов сравнения поведения дикой и искусственно выращенной молоди озёрного осетра *A. fulvescens*, демонстрирующей одинаковые предпочтения к субстрату. Аналогичные результаты получены при изучении избирательности субстратов для нереста у светлоперого судака *Stizostedion vitreum*.

Способность различать донные субстраты у рыб хорошо развита. Именно благодаря этой способности происходит выбор предпочитаемого субстрата. Значение тактильной рецепции в различении рыбами субстратов наглядно демонстрируют данные, полученные на рыбах, у которых выбор грунтов не может происходить на основе зрения из-за его низкого развития. К числу таких рыб принадлежат осетровые, большинство из которых питаются донными или придонными организмами. Так, молодь русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* больше времени проводит на песчаном дне по сравнению с дном, покрытым битым или целым ракушечником или илом (табл. 4). Подобную избирательность по отношению к механическим свойствам донного грунта проявляют и другие осетровые рыбы. Важно еще раз подчеркнуть, что внешние качества субстрата, доступные для восприятия только зрительной системой (окраска, яркость), не являются значимыми для этих рыб. Этот факт убедительно подчеркивает, что выбор грунта у осетровых рыб происходит на основе тактильного механизма распознавания.

Таблица 4. Суммарная длительность контакта молоди русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* (TL 10-20 см) с поверхностью разных грунтов за 5 минут наблюдения (из: Левин, 1988).

Время суток	Ракуша		Песок		Достоверность различий реакции рыб на сравниваемые грунты (по Стьуденту)
	Длительность контакта рыбы с грунтом				
	время, с	% от 5 мин наблюдения	время, с	% от 5 мин наблюдения	
Светлое	108 ± 18	36.0	242 ± 15	80.5	Достоверно
Сумеречное и ночное	46 ± 22	15.4	135 ± 47	44.9	Недостоверно
Суммарно	97 ± 16	32.4	223 ± 16	74.4	Достоверно

Способность тонко улавливать особенности поверхности предметов характерна и для рыбообразных. Известно, что миноги, идущие в реки на нерест, периодически прикрепляются к камням и к другим подводным объектам для отдыха. Обнаружено, что морская минога *P. marinus* более успешно присасывается к поверхностям с определенным рельефом. Неглубокие ложбинки или канавки (1 мм) мало препятствуют присасыванию, более глубокие неровности требуют более частых и интенсивных движений ротового аппарата для компенсации быстрого снижения вакуума, необходимого для удержания прикрепившейся миноги. Создающие вакуум движения языка миноги, напоминающие движения поршня, происходят, как установлено, синхронно с повышением давления в ротовой воронке. Для более плотного прикрепления минога изменяет форму ротовой воронки. Выбор подходящей для прикрепления поверхности, изменение формы ротовой воронки в соответствии с особенностями микрорельефа и поддержание требуемого вакуума происходит при участии механорецепторов, позволяющих миноге

определять текстурные особенности субстрата и изменение давления. Полагают, что такой контроль происходит за счет свободных нервных окончаний, а также клеток Меркеля, обнаруженных в околоротовых папиллах у австралийской миноги *Geotria australis*. Клетки Меркеля присутствуют в эпидермисе ротовой воронки и окружающей ее околоротовой бахrome и папиллах у европейской ручьевой миноги *L. planeri* и речной миноги *L. fluviatilis*. У речной миноги здесь же найдены нервные окончания. Эти структуры, как выяснено, чувствительны к механическим воздействиям: смещения электрода, касающегося кончика папиллы, менее чем на 10 мкм в любом направлении приводят к возникновению электрического ответа, регистрируемого на поверхности эпидермиса. Полагают, что бахрома, продуцирующая обильную слизь, обеспечивает плотное прикрепление миног, тогда как папиллы, в большей мере насыщенные механосенсорными структурами, необходимы для оценки внешних свойств поверхности предметов и животных, к которым миноги прикрепляются для отдыха или для питания. Именно по этим причинам, как полагают, у паразитических миног, питающихся кровью рыб, бахрома и папиллы более многочисленны, чем у миног, выедающих мышцы и внутренности, что позволяет не только успешнее выбирать для присасывания подходящие участки на теле рыб, например, более васкуляризованные, но и без потерь поглощать кровь.

Избирание рыбами донных участков с определенным типом субстрата определяется, как показывают результаты исследований на осетровых, условиями питания и доступностью кормовых организмов. В эксперименте молодь русского осетра гораздо быстрее обнаруживает и полнее потребляет личинок хирономид, когда они находятся на поверхности песка или битого ракушечника, но намного медленнее выедает их на илистом дне и на грунте из крупного ракушечника. Характер грунта прямо влияет на длительность поддержания рыбами тактильного контакта с поверхностью донного субстрата во время пищевого поиска – он значительно продолжительнее (более чем в 2 раза) на песчаном грунте, чем на ракушечнике, что также способствует

успешному питанию. В ночное время, когда молодь осетровых часто отрывается от дна и поднимается для откорма в толщу воды, это различие не проявляется (табл. 4).

Отношение к грунту не остается постоянным и меняется по мере роста рыб, особенно быстро в раннем возрасте. Например, у молоди севрюги *A. stellatus* в первые дни жизни хорошо выраженное предпочтение участков дна, покрытых галькой, быстро снижается, но усиливается выбор песчаного грунта, тогда как илистые грунты остаются по-прежнему мало привлекательными на всем протяжении исследованного возрастного периода (рис. 35). Заметным

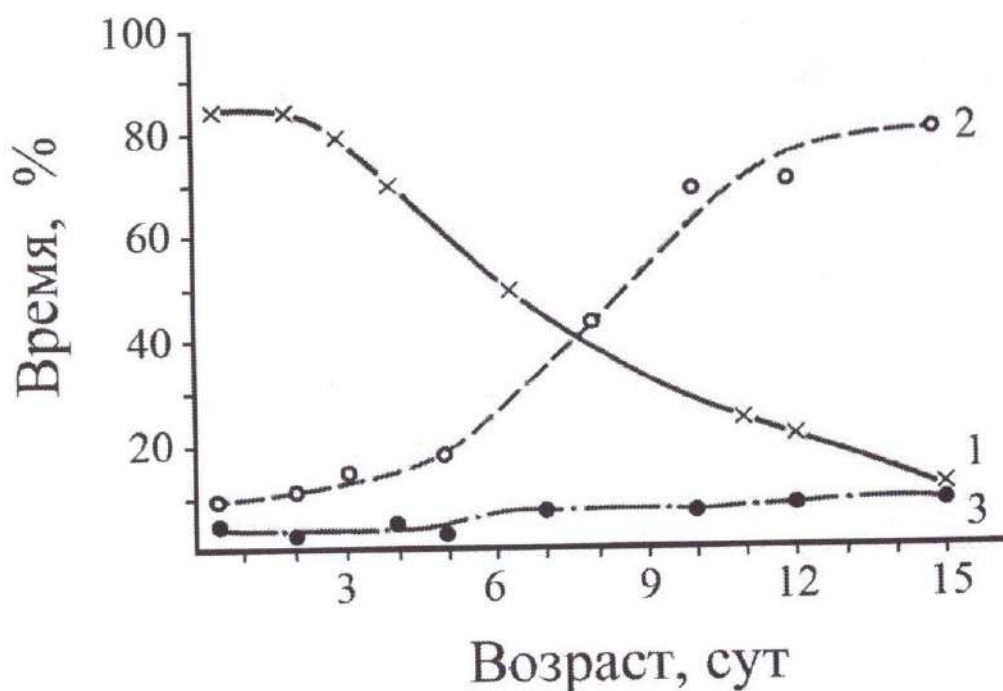


Рисунок 35. Предпочтение (длительность пребывания) молодь севрюги *Acipenser stellatus* разных донных субстратов: 1 — галька, 2 — песок, 3 — ил (Сбикин, Хоменков, 1980).

образом изменяется отношение к некоторым типам донного грунта и у ранней молоди тупорылого осетра *A. brevirostrum* в возрастном диапазоне от 13 до 25 дней с момента вылупления. В этот период предпочтение илистого грунта закономерно снижается, предпочтение крупного гравия (диаметр 2.5 см)

возрастает, а отношение к песчаному и галечниковому грунту (диаметр 0.1 и 0.5 см соответственно) остается без изменений. В дальнейшем по мере продолжающегося роста и развития рыб предпочтения типа донного грунта у них меняются слабо, как видно из данных, полученных для молоди белуги *Huso huso* (табл. 5).

Таблица 5. Распределение (в %) молоди белуги *Huso huso* в экспериментальном аквариуме по отсекам с различным донным материалом (экспозиция – 30 мин) (Сбикин, Хоменков, 1980).

Грунт	Возраст и длина рыб			
	12 сут, 14 мм	30 сут, 40 мм	40 сут, 60 мм	50 сут, 90 мм
Ил	11 ± 2.0	-	-	6 ± 1.5
Оргстекло	41 ± 3.0	54 ± 4	56.5 ± 5	49 ± 3
Песок	40 ± 3.5	45 ± 3	43 ± 3	29 ± 2
Гравий	1 ± 0.5	-	-	4 ± 1
Галька	3 ± 1	-	-	6 ± 1
Щебень	4 ± 1	1 ± 0.5	0.5 ± 0.1	6 ± 1

Примечания. Диаметр частиц для гравия – до 0.5 см, для гальки – до 1.5 см, для щебня – до 3.5 см.

Тип грунта, на который попадает ранняя молодь осетровых, в значительной мере определяет ее поведение. Так, в первые часы и дни после вылупления эмбрионы осетровых совершают так называемые свечки – быстрые подъемы в толщу воды и пассивное или активное опускание на дно. Замечено, что на песчаном и илистом грунтах или на поверхности, свободной от каких-либо механических частиц (стекло), молодь совершает большее число «свечек», чем на галечном грунте, составляющем основу естественных нерестилищ осетровых рыб. Такая реакция на донный грунт изменяет вертикальное

распределение ранней молоди в потоке, что объясняет более высокую скорость ската на участках нерестовых рек, где преобладают донные грунты, которые молодь старается быстрее покинуть. Считается, что ранняя молодь осетровых совершает «свечки» и сносится течением до тех пор, пока не попадет на субстрат, соответствующий ее возрасту и адаптивным возможностям. Для только что вышедших из икринки эмбрионов, демонстрирующих «свечки», таким субстратом является галька, под которой молодь находит укрытие. В эксперименте свободные эмбрионы белого осетра *A. transmontanus* возрастом 2 суток после вылупления в бассейне с течением и с дном, разделенным на сектора с разным субстратом, уже через 1 час сосредотачиваются там, где дно покрыто галькой размером 12-22 мм. Предпочтение данного субстрата сохраняется до тех пор, пока молодь не переходит на внешнее питание.

Особенно высокую избирательность в выборе грунта многие рыбы проявляют во время размножения. Постройка гнезд или откладка икры у таких рыб может происходить на строго определенном субстрате. Рыбы литофильной экологической группы откладывают икру на гальку или на другой каменистый материал – осетровые Acipenseridae и лососевые Salmonidae, некоторые сельдевые Clupeidae, многие карповые Cyprinidae (гольян, голавль *Leuciscus cephalus*, подуст *C. nasus*, обыкновенный усач *Barbus barbus*, маринка *Schizothorax intermedius*, храмуля *Varicorhinus capoeta*, шемая *Chalcalburnus chalcoides*, сырть *Vimba vimba*, вырезуб *Rutilus frisii*, жерех *Aspius aspius*) и многие другие. Представители фитофильной экологической группы (лещ *Abramis brama*, густера *Blicca bjoerkna*, плотва, золотой карась, линь, верховка *Leucaspis delineatus*, обыкновенная щука) выметывают икру на подводную растительность. Пескарь и другие виды, входящие в псаммофильную экологическую группу, для нереста выбирают песчаный субстрат. Требования к наличию подходящего субстрата у некоторых рыб настолько высоки, что его отсутствие или недоступность может задерживать или полностью блокировать размножение. В реке Амур при низком паводке и отсутствии залитых заросших растительностью участков рыбы-фитофилы пропускают нерест и половые

продукты подвергаются резорбции. Только при наличии соответствующего нерестового субстрата проходит процесс икрометания у осетровых рыб, что принимается в расчет при проектировании и создании искусственных нерестилищ или восстановлении естественных. Требования к наличию подходящего грунта предъявляют рыбы, занимающиеся гнездостроительной деятельностью. Самцы амурского лжепескаря *Pseudogobio rivularis* для устройства гнезда – небольшого углубления правильной формы, отыскивают в реке на мелководье участок с песчаным, песчано-илистым или просто илистым дном. Самцы китайской касатки-скрипуна *Pseudobagrus fulvidraco* предпочитают устраивать свои норы-гнезда на ровных речных песчаных отмелях, свободных или почти свободных от растительности.

Требования к типу нерестового субстрата отличаются не только у рыб разных экологических групп, но и у рыб, сходных по экологии размножения и относящихся к близкородственным видам. Например, североамериканские осетры – тупорылый *A. brevirostrum* и озерный *A. fulvescens* нерестятся на участках речного дна, покрытых крупными булыжниками и валунами, тогда как большинство европейско-азиатских осетровых предпочитают нереститься на галечниковых грунтах. Еще сильнее различаются близкородственные атлантическая треска, выметывающая пелигическую икру, и мечущие клейкую икру на донный субстрат тихоокеанская треска и гренландская треска.

Однако не у всех рыб требования к нерестовому субстрату столь определены. Большое число видов проявляют пластичность в выборе субстрата для откладки икры. Например, елец *Leuciscus leuciscus* выметывает икру на каменистые и хрящеватые глинистые грунты, может откладывать икру на залитую траву, язь *L. idus* откладывает икру и на камни, и на растительность.

8. ТАКТИЛЬНАЯ РЕЦЕПЦИЯ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ РЫБ

Сенсорные системы, их структурные особенности и функциональные характеристики не остаются постоянными и изменяются под влиянием различных внешних факторов среды и вызванных ими колебаний внутреннего состояния организма рыб, с сезонными и иными гормональными перестройками, стрессом, сдвигами мотивационного и общефизиологического статуса. К сожалению, данные раскрывающие характер и глубину таких изменений, происходящих в тактильной системе рыб, остаются крайне незначительными. Вместе с тем, известные к настоящему времени результаты подобного рода исследований или наблюдений, малочисленных, разрозненных и эпизодических, не раскрывающих характер и глубину происходящих изменений, тем не менее дают возможность прийти к общему заключению, что тактильная рецепция также, как и другие сенсорные системы, подчиняется общему правилу.

Известно, что чувствительность рыб к тактильным стимулам зависит от температуры воды. Резкое ее понижение приводит к потере восприимчивости рыб к касаниям, уколам, сжатиям и другим подобного рода механическим воздействиям. Такая анестезия холодом используется при проведении различных хирургических операций и других лабораторных процедур с рыбами. Для эффекта анестезии тепловодным рыбам требуются не столь низкие температуры воды, как для более холодноводных рыб. Мешкожаберный сом *Heteropneustes fossilis* перестает реагировать на прикосновения и сжатие тела пинцетом при снижении температуры воды с 23-25° до 7-6° С в течение 1-10 мин, тогда как у золотой рыбки такое состояние наступает только при температуре 1° С, у 15-иглой колюшки *Spinachia spinachia* и морской собачки-шан *Blennius pholis* – при температуре около 0° С. Эффект выражен тем слабее, чем ниже температура предварительной адаптации рыб. При возвращении в теплую воду тактильная чувствительность рыб столь же быстро восстанавливается. Показано также, что реакция на тактильные стимулы у рыб существенным образом зависят от температуры. В то же время, ответы на

температурные раздражители не возникают, если они не совмещаются с одновременной тактильной стимуляцией.

Восприимчивость рыб к тактильной стимуляции может зависеть от стресса, вызванного, например, несоответствием условий содержания особенностям биологии рыб. Так, активная только в ночное и сумеречное время антарктическая рыба парусный гистиодрако *H. velifer* на тактильную стимуляцию подбородочного усика отвечает мгновенным броском и схватыванием только в темноте или при освещении красным светом. При обычном освещении стимуляция усика ответ не вызывает.

Нерестовое состояние рыб, переход в которое сопровождается мощными гормональными перестройками, отражается, судя по косвенным данным, также и на тактильной чувствительности. Согласно подводным наблюдениям, производители озерного осетра *A. fulvescens* на естественных нерестилищах не пугаются и не реагируют не только на плавающего среди них подводника, но и на его прикосновения. У некоторых рыб, в частности, у самцов тупоногого толстоголова *Pimephales notatus*, проявляющих строгие требования к нерестовому субстрату и занятых гнездостроительной деятельностью, к сезону размножения появляются тактильные органы – усы, исчезающие с его окончанием. Эта необычная и интересная особенность дает основание предполагать, что тактильная функция претерпевает существенные структурные и функциональные сезонные колебания.

9. ФОРМИРОВАНИЕ ТАКТИЛЬНОЙ РЕЦЕПЦИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Чувствительность к тактильным раздражениям возникает в онтогенезе рыб рано. Эмбрионы многих видов чувствительны к прикосновениям сразу после выхода из оболочки. Легкие прикосновения к телу вызывают быстрый уход у только что вылупившихся эмбрионов верховки *L. delineatus*, исыкульского чебака *Leuciscus schmidtii*, тарани *Rutilus rutilus heckeli* и многих

других рыб. Такая реакция носит защитный характер и позволяет молоди, несмотря на ограниченные энергетические ресурсы и кратковременность ответа, быстро покинуть опасный участок.

Чувствительность к прикосновениям у предличинок рыб (данию рерио) контролируется разными генами, мутации в них вызывают характерные нарушения ответов молоди на тактильные стимулы. Мутации в генах *alligator* (*ali*), *fakir* (*far*), *macho* (*mao*), *steiftier* (*ste*), *crocodile* (*cro*) and *schlaffi* (*sla*) приводят либо к снижению чувствительности к тактильным раздражениям, либо к проявлению извращенных двигательных ответов, либо к полной потере способности реагировать. Мутация в гене *techno trousers* (*tnt*) вызывает гиперчувствительность и многократное повышение интенсивности двигательной реакции предличинок в возрасте около 48 час, однако к возрасту 72 час у мутантных предличинок тактильная чувствительность полностью теряется. Механорецепция поверхности головы у предличинок обеспечивается за счет нейронов тригеминального ганглия, а дорзальной поверхности туловища и хвостового стебля – коротко живущими клетками Рохон-Берда, тела которых расположены в спинном мозге.

О важности тактильного чувства в жизни ранней молоди рыб можно судить по особенностям их морфологии, образа жизни и поведения. Хорошо известно, что предличинки у многих рыб фитофильной экологической группы – амурской щуки *E. reicherti* и других представителей этого рода, озерного гольяна *Phoxinus phoxinus*, сазана, серебряного карася, леща и ряда других рыб, сразу же после выхода из оболочки приклеиваются к различным предметам, обычно к вегетирующей или отмершей подводной растительности, и пребывают в таком положении в течение нескольких суток, проходя последующие стадии своего развития за счет желточного питания (рис. 36). Открепляется молодь и начинает свободно плавать непосредственно перед переходом к потреблению внешней пищи (экзогенное питание).

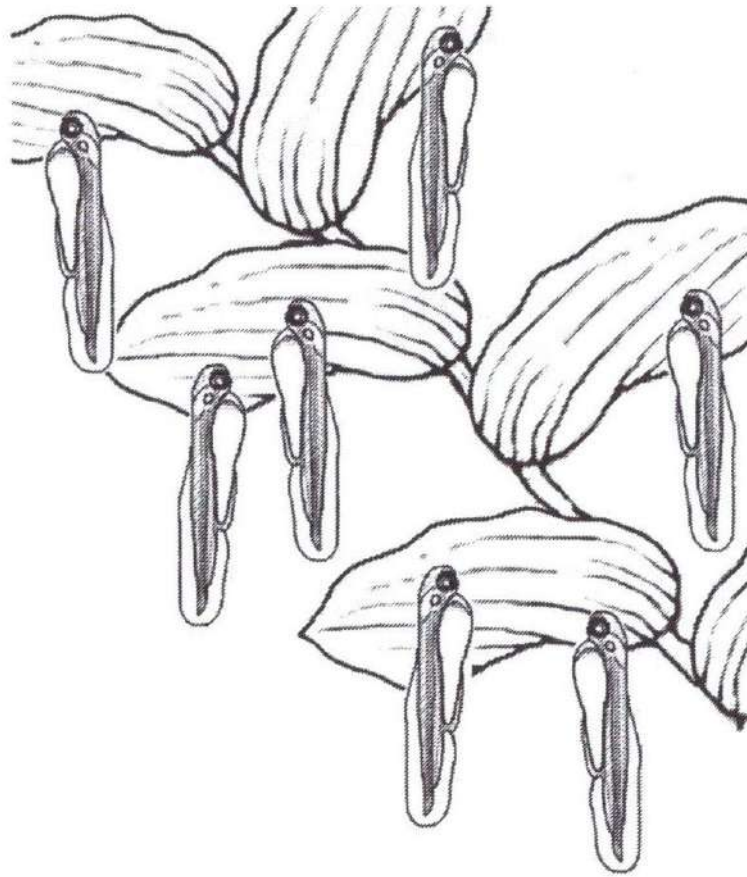


Рисунок 36. Предличинки плотвы *Rutilus rutilus*, прикрепившиеся к нижней поверхности листьев водного растения.

Прикрепляются предличинки с помощью специальных органов — желез приклеивания, расположенных на дорсальной поверхности головы в передней ее части, у глаз, на теменной поверхности. Приклеивание происходит во время спорадических подъемов молоди в верхние слои воды с более высоким содержанием кислорода. Приклеивание происходит при случайном соприкосновении молоди с какими-либо предметами, обычно к вегетирующим или отмершим водным растениям. Железы приклеивания рыб могут представлять собой скопления клеток (щука *Esox lucius*), железистые бугорки (бойцовая рыбка *Betta splendens*), ямки (хромис *Hemichromis sp.*), мощные железистые органы (вьюн, щиповка). Необычно крупные парные органы

приклеивания, внешне напоминающие тактильные образования, имеют предличинки конголезского многопера *Polypterus ornatipinnis* (рис. 37).

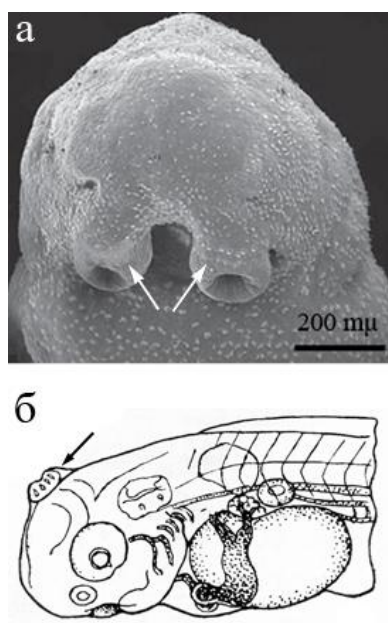


Рисунок 37. Железы приклеивания (показаны стрелками) у конголезского многопера *Polypterus ornatipinnis* (а) и у аноптихтиса *Anoptichthys jordani* (б) (Соин, 1968; Zeicke et al., 2009).

Предличинки европейского сома для приклеивания используют первую (верхнечелюстную) пару усов, которые развиваются намного быстрее других и к моменту вылупления эмбрионов сильно расширены. С их помощью предличинки сома удерживаются среди донных растений. Эмбрионы амурского сома, выходящие из икры на более поздних стадиях развития и имеющие к этому времени более длинные верхнечелюстные усы, чем у предличинок европейского сома, подвешиваются или закрепляются с их помощью на растениях. В онтогенезе морских петухов рано и быстро происходит обособление первых трех лучей в грудных плавниках: у молоди южной полосатой американской триглы *P. evolans* длиной 10 мм все лучи в грудных

плавниках еще объединены плавниковой мембраной, но мембрана в передней части плавника начинает быстро сжиматься (длина тела 12 мм) и освобождать первые 3 луча – вначале их дистальный конец (14 мм), а затем весь луч полностью (17 мм) (рис. 38). На этот процесс уходит лишь несколько дней.

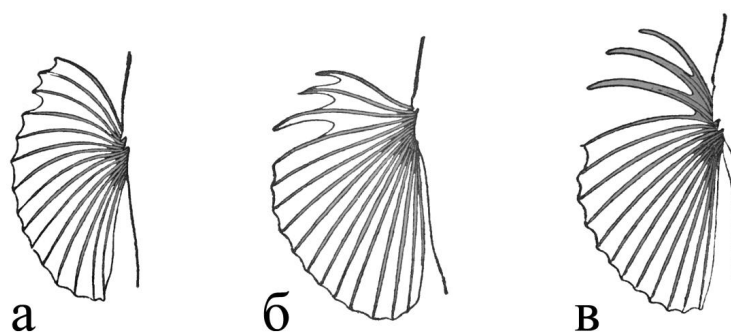


Рисунок 38. Грудной плавник у молоди южной полосатой американской триглы *Prionotus evolans* длиной 10 мм (а), 14 мм (б) и 17 мм (в) (Morrill, 1895).

Двигательная способность и энергетические запасы предличинки ограничены, поэтому прикрепление в результате минимального числа попыток является для них жизненно важным. Вполне вероятно, что для того, чтобы молодь обнаружила и закрепились на случайно встреченном на пути вверх предмете требуется хорошо развитая к этому возрасту тактильная рецепция, прежде всего собственно желез приклеивания и прилегающих к ним участков кожной поверхности. Получение сигнала от мгновенно реагирующих на прикосновения тактильных рецепторов должно запускать у молоди выброс клейкого секрета и прекращение двигательной активности. Высказанная гипотеза требует экспериментального подтверждения.

Интересно поведение ранней молоди осетровых рыб, проявляющей еще до начала экзогенного питания положительную реакцию на внешние механические стимулы, часто называемую положительным тигмотаксисом или тигморефлексом — терминами, обычно применяемыми в отношении беспозвоночных животных²⁰. Период проявления положительного тигморефлекса у молоди осетровых относительно непродолжителен, он длится несколько суток после выхода эмбрионов из оболочки, завершается незадолго до начала внешнего питания и совпадает по времени с периодом негативного отношения предличинки к свету. В искусственных условиях положительная рефлекторная реакция на тактильные стимулы проявляется в виде так называемого «роения», когда в отсутствии каких-либо укрытий предличинки образуют на дне аквариумов или рыбоводных бассейнов плотные скопления. В них предличинки тесно прижаты друг к другу, ориентированы сходным образом и каждая из них стремится иметь максимальный по площади тактильный контакт с дном и с соседями по скоплению. Наиболее характерно такое поведение для молоди белуги и русского осетра, меньше для севрюги. В темноте роение не наблюдается, что дает основание считать, что ведущим раздражителем, вызывающим образование скоплений молоди, является свет, отрицательная реакция на который принуждает ее искать укрытия, а положительный тактильный рефлекс удерживает в них. «Роение» относится к типичным артефактам, возникающим в искусственно созданных условиях (высокая плотность содержания, отсутствие укрытий). В природных условиях роение скорее всего не происходит (прямые наблюдения отсутствуют). Биологический смысл такого поведения предличинки осетровых рыб — отрицательной реакции на свет и позитивного тигморефлекса, состоит в том, что после первичного расселения с нерестилищ за счет сноса течением («свечки») предличинки стремятся скрыться в укрытиях на дне, где они

²⁰ В отношении рыб правильнее, по-видимому, говорить о тигморефлексе, учитывая наличие у рыб, как и у других позвоночных животных, более развитой нервной системы, в отличие, например, от инфузорий или бактерий. В иностранной литературе тигмотаксис часто называют стереотаксисом.

переживают опасный период, когда они могут быть легко истреблены многими хищниками. Выходит молодь из укрытий только к началу экзогенного питания.

Положительный тигморефлекс одновременно с отрицательной реакцией на свет проявляют и предличинки лососевых рыб. Это препятствует преждевременному выходу предличинок из грунта. Молодь лососевых пребывает в нерестовом бугре до нескольких недель и месяцев и даже начинает здесь питаться внешней пищей (рис. 39). Таким образом, положительная реакция на тактильные раздражители сохраняется у нее в течение значительно большего времени, чем это происходит у молоди осетровых. Выход ранних личинок из бугров предваряется снижением, а затем и потерей положительного тигморефлекса и сменой реакции на свет с отрицательной на положительную. Судя по результатам наблюдения за молодью в этот переходный период ее жизни, выход из бугра вначале происходит в ночные часы, а с наступлением светлого времени молодь может вновь скрывается под камнями и галькой. Такое поведение указывает, что угашение отрицательного тигморефлекса происходит в онтогенезе молоди лососевых, по-видимому, быстрее и раньше, чем потеря негативной реакции на свет.

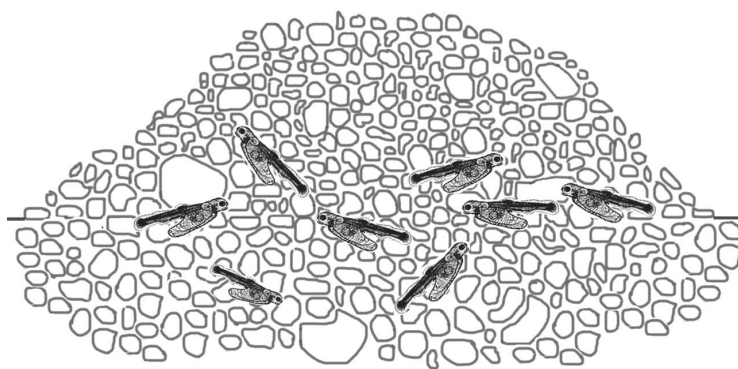


Рисунок 39. Предличинки лососевых рыб в нерестовом бугре.

Ранняя молодь (вылупившиеся эмбрионы, личинки, перешедшие на внешнее питание) у колючего длиннохвостого пескаря *Saurogobio daryi*, амурского носатого пескаря *S. amurensis*, восьмиусого пескаря *Gobiobotia sp.*, и особенно у амурского лжепескаря *Pseudogobio rivularis* имеет необычно большие грудные плавники с длинными пальцевидными выростами, которые, как считают, благодаря своей большой поверхности обеспечивают лучшие возможности для газового обмена (дыхания) (рис. 40). Плавники выполняют и другую важную функцию – с их помощью малоподвижные личинки прижимаются ко дну, легче удерживаются на нем и не сносятся потоком. Контролировать свое положение относительно неподвижного субстрата, обедненного зрительными ориентирами (песчаные, песчано-илистые или илистые мелководья), молоди позволяет, скорее всего, тактиломоторный механизм ориентации в потоке, основанный на тактильной рецепции.

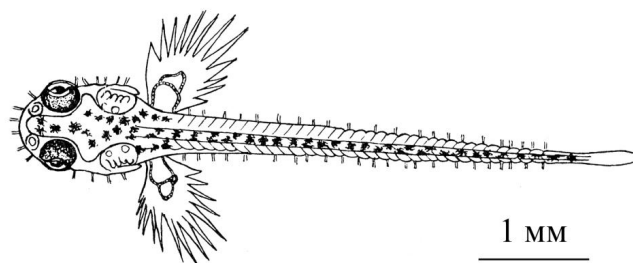


Рисунок 40. Предличинка амурского лжепескаря *Pseudogobio rivularis* с длинными пальцевидными выростами грудного плавника (Соин, 1968).

На раннее возникновение тактильной рецепции в онтогенезе рыб указывают особенности биологии размножения и поведения предличинок горчаков родов *Rhodeus*, *Acanthorhodeus*, *Pseudoperilampus*. Эти рыбы, принадлежащие к так называемой остракофильной экологической группе,

откладывают икру внутри раковин живых двустворчатых моллюсков родов *Anadonta*, *Unio*. Здесь, в мантийной полости среди жаберных лепестков моллюска проходит все эмбриональное развитие этих рыб. Зародыши горчаков вылупляются рано (особенно у колючего горчака), когда еще не завершено формирование всех сомитов. После вылупления эмбрионы расползаются по жабрам моллюска. Вот как излагают свои наблюдения за поведением только что вышедших из оболочки эмбрионов колючего горчака С.Г.Крыжановский, А.И.Смирнов и С.Г.Соин (1951, стр. 168): «...Они [эмбрионы] ползут до тех пор, пока не уткнутся в слепой край жаберы, где задерживаются до конца развития. В результате жабра, особенно ее слепой край, оказывается набитой эмбрионами. Они лежат в ней, приткнувшись друг к другу... . Приткнувшись в ткани жаберы, эмбрионы лежат спокойно. Но если их извлечь из жаберы, они приходят в чрезвычайное беспокойство и начинают очень энергично извиваться, стремясь ползти. Только утомление ослабляет их суету, но она возобновляется вновь и вновь; в конце концов они себя обессиливают до такой степени, что большинство их погибает (несмотря на то, что условия аэрации в чистой воде в сосуде лучше, чем в жабре). Но если в сосуд положить кусочек жаберы моллюска, то суетящиеся эмбрионы, случайно наткнувшись на жабру, забиваются в нее и, окруженные ее тканью и слизью, успокаиваются...».

Эти наблюдения ясно указывают на способность предличинки горчака в столь раннем возрасте ориентироваться в моллюске и целенаправленно передвигаться, руководствуясь тактильным чувством. Поведение предличинки вполне соответствует тигмотаксису или тигморексису. Для того, чтобы удерживаться в жабрах моллюска, предличинкам горчаков помогают, как полагают авторы, парные симметричные выросты в передней латеральной части желточного мешка, имеющие у некоторых видов вид крупных крыловидных лопастей. Выросты по периметру окаймлены железистой тканью, о назначении которой ничего неизвестно. У колючего горчака все тело покрыто мелкими чешуеподобными выростами (рис. 41). Не исключено, что именно здесь, в местах наиболее тесного контакта с жабрами моллюска сосредоточены

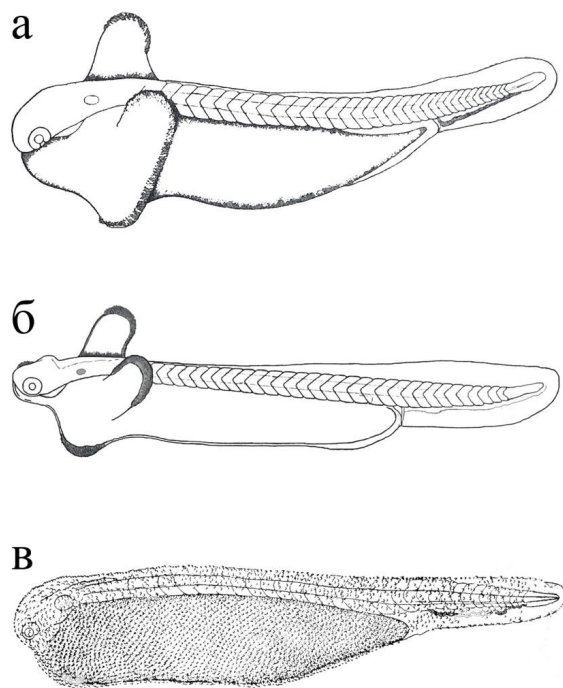


Рисунок 41. Предличинки обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus amarus* (а) и горчака-псевдоперилампа *Pseudoperilampus sp.* (б) с выростами желточного мешка и предличинка колючего горчака *Acanthorhodeus asmussii* (в) с чешуйками по всему телу (Крыжановский и др., 1951).

тактильные рецепторы, позволяющие предличинкам контролировать свое положение.

Чувствительность к тактильным стимулам присуща не только молодым рыбам, уже вышедшей из икринки, но и эмбрионам, находящимся на более ранних этапах развития. Еще не вылупившиеся эмбрионы данио рерио в возрасте около суток после оплодотворения (от 22 до 27 час), т.е. через несколько часов после первых мышечных сокращений уже реагируют на

прикосновения. В это время любое легкое касание вызывает у эмбрионов неспецифическую элементарную двигательную реакцию – однократное изгибание тела за счет движения хвостового стебля в сторону от раздражителя. Еще через 24 часа ответы становятся дифференцированными: касание головы вызывает быстрый разворот на 180° и уход, касание задней части тела – быстрое прямолинейное движение вперед. Возможно, что столь раннее формирование тактильного восприятия связано с подвижностью эмбрионов, находящихся под оболочкой, и, соответственно, с необходимостью сенсорного контроля этой активности. Раннее формирование тактильной рецепции характерно и для других животных.

С возрастом значение тактильной рецепции или отдельных тактильных структур может снижаться. Так, молодь некоторых из летучих рыб Exocoetidae, таких как, например, стрижехвост *Cypselurus spilonopterus* имеет на нижней челюсти пару крупных уплощенных усов, длина которых соизмерима с длиной тела молоди. У молоди некоторых других летучих рыб усы еще длинее, как у стрижехвоста *C. cyanopterus* – до 150% от длины тела. По мере роста этих рыб, усы постепенно уменьшаются в размерах и у половозрелых особей полностью исчезают²¹ (рис. 42). Полагают, что усы у молоди летучих рыб выполняют тактильную функцию. Возможно, она имеет отношение к питанию молоди и обнаружению ею планктонных организмов, или связана с полетом – с получением молодью информации об отрыве от поверхности воды при начале планирующего полета и о касании воды при его завершении.

Таким образом, развитие тактильной рецепции в онтогенезе начинается в ранние сроки и происходит, по-видимому, быстрее, чем формирование большинства других сенсорных систем рыб. Адекватные реакции на тактильные стимулы ранняя молодь многих рыб способна проявлять уже в момент выхода эмбрионов из оболочки.

²¹ У некоторых из летучих рыб усы сохраняются и у взрослых рыб.

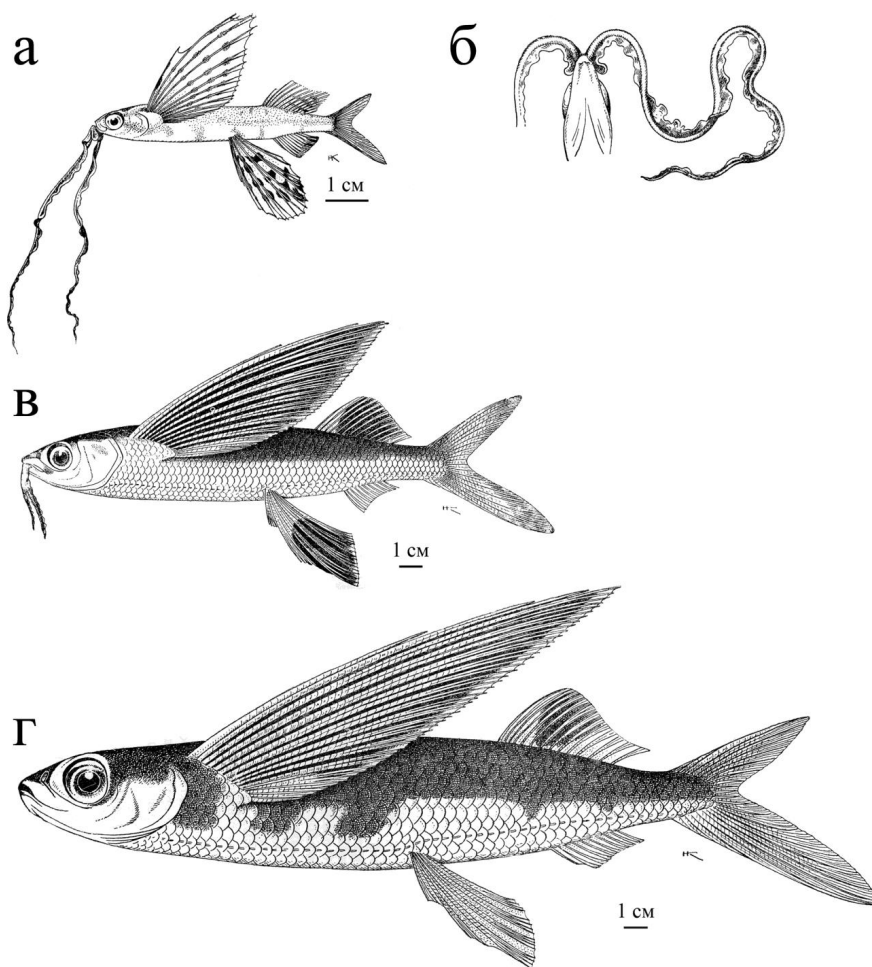


Рисунок 42. Стрижехвост *Cypselurus spilonotus*: молодь (L=7.4 см) (а) и ее нижнечелюстные усы (б), неполовозрелая (L=23 см) и половозрелая (L=41.2 см) особи (в, г) (Парин, 1960).

10. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ТАКТИЛЬНОЙ РЕЦЕПЦИИ С ДРУГИМИ СЕНСОРНЫМИ СИСТЕМАМИ

Восприятие внешней информации обычно происходит по нескольким разным сенсорным каналам одновременно. На этой основе формируется большинство реакций у животных и у человека, что предполагает тесное функциональное взаимодействие различных сенсорных систем. Считается, что у позвоночных животных тактильная рецепция тесно связана с вкусовой системой, как и другие соматосенсорные компоненты – температурная и болевая рецепция. Их взаимодействие может происходить на любом уровне, начиная от периферии, где оно не столь выражено, и заканчивая первичными и вторичными мозговыми центрами. Весьма показательным в этом отношении примером может быть так называемый феномен тактильного «захвата» вкусового ощущения, обнаруженный у человека. Он проявляется в том, что положение вкусового раздражителя ассоциируется не с местом реального его приложения, а с той точкой, куда был перемещен тактильный стимул, совмещенный изначально с вкусовым. Еще одним доказательством тесной связи тактильной и вкусовой систем является рекордно высокая точность пространственного разрешения человеком места приложения тактильного стимула к языку, сравнимая с точностью наиболее тактильно-чувствительных зон на теле. Эту связь отражает и сенсорный (тактильный) гомункулус, у которого язык, несущий вкусовые рецепторы, также как и кисти рук или губы, гипертрофирован в соответствии с представительством в соматосенсорной коре (рис. 20а).

Взаимосвязь тактильной и вкусовой систем является внутренним, присущим им качеством, а информация, обеспечиваемая каждой из этих систем – взаимодополняющей, аддитивной, комплементарной. Полиmodalная стимуляция сопровождается взаимодействием и интеграцией информационных потоков, что, как считают, обеспечивает большую надежность и точность сенсорных оценок, позволяет улавливать даже

незначительные различия между комплексными стимулами, не различающимися своими отдельными сенсорными составляющими, например, только слуховыми, запаховыми или вкусовыми. У человека решение о проглатывании находящейся во рту пищи или об отказе от потребления принимается обычно после ее полисенсорной оценки. Функциональное взаимодействие тактильной рецепции с другими сенсорными системами, в том числе и с вкусовой, у рыб исследовано недостаточно. Несомненно, что межсистемное взаимодействие обеспечивает важные адаптивные свойства и возможности, например, точную локализацию места, где были активированы вкусовые рецепторы.

Эта способность особенно важна для рыб, поскольку вкусовые почки у них, в отличие от других животных, имеются не только в ротовой полости, но и покрывают все тело или большие его участки. Определение места воздействия вкусового стимула дает возможность совершить рефлекторный безошибочный бросок или занять после переориентации положение, позволяющее такой бросок выполнить. Быстрый поворот и схватывание пищевого объекта после прикосновения к нему плавниками, туловищем или хвостовым стеблем совершают многие рыбы. Поэтому функциональная связь тактильной и вкусовой систем должна быть особенно развита у рыб, питающихся в сумерках или в темноте и использующих в пищу малоподвижные донные объекты.

Прикосновение к пище у многих донных или ночных рыб является обязательным элементом их пищевого поведенческого стереотипа. Оно дает возможность получать одновременно информацию о вкусовых свойствах объекта, о его текстурных особенностях и о его локализации относительно тела рыбы. Информация о вкусовых свойствах является решающей в принятии решения о схватывании или игнорировании обнаруженного объекта. Объекты, не несущие в себе каких-либо вкусовых веществ, не вызывают у рыб рефлекса схватывания. Так, мурены *Gymnothorax moringa* и *G. vicinus*, приученные в аквариуме питаться свежими сардинеллами *Sardinella anchovia*, приблизившись к месту кормления и обнаружив пищу, схватывают ее, предварительно

прикоснувшись к ней нижней челюстью. Если же анчоусы были покрыты сверху тонким изолирующим слоем парафина, то мурены после обследования такой корм схватывали намного реже, и даже схватив, отказывались от потребления. Осетровые рыбы при прикосновении к гранулам искусственного корма схватывают только те из них, которые содержат привлекательные по вкусу аминокислоты, и игнорируют гранулы, такие же по размеру и изготовленные из того же материала, но не содержащие веществ с благоприятным для рыб вкусом. Еще более показательны результаты наблюдений за поведением в аквариуме красного американского морского налима *Urophycis chuss*. У этих рыб за некоторое время до опытов перерезали с одной стороны тела ветвь *ramus gessignens*, относящуюся к системе лицевого нерва (VII) и иннервирующую вкусовые почки, расположенные на первых двух свободных лучах грудных плавников. Спинальные нервы (4-й и 5-й), также иннервирующие грудные плавники, оставались интактными. Рыбы успешно распознавали и схватывали корм, если при поиске они касались его лучами плавника с неоперированной стороны. Если же рыбы касались корма с оперированной стороны, то они, не реагируя на него, проплывали дальше и пища оставалась нетронутой. Этот простой, но наглядный эксперимент показывает, что в отсутствии вкусовой информации сигнал, поступающий по тактильному сенсорному каналу, не достаточен для запуска у рыб пищевого поведенческого рефлекса схватывания. Недостаточен он и при внутриротовой сепарации полезных пищевых объектов от сопутствующих материалов у рыб-бентофагов. Исключения, по-видимому, могут наблюдаться при высоких уровнях пищевой мотивации рыб, что может объяснять нахождение в их пищевом тракте разнообразных неадекватных (непищевых) объектов.

Тактильная рецепция функционально связана у рыб не только с вкусовой, но и с другими органами чувств, в частности со слуховой системой и системой боковой линии, относящимися, как и тактильная рецепция, к механосенсорному комплексу. Известно, что тактильное раздражение кожи вблизи спинного плавника (легкие прикосновения и поглаживания стеклянной палочкой)

изменяет у плотвы амплитуду вызванных ответов на акустические стимулы, регистрируемые в продолговатом мозге и передней части тектума. Тактильное раздражение усика усиливает чувствительность рыб к стимулам, воспринимаемым системой боковой линии. Так, механическая стимуляция уса у парусного гистиодрако приводит к схватыванию подопытными рыбами вибрирующей бусинки, тогда как без предварительной стимуляции уса рыба обычно ее игнорирует. Инициация пищевого поведения сигналами, поступающими от тактильных рецепторов, и последующее вовлечение рецепторов боковой линии является примером довольно редкого случая, когда в сенсорной цепочке пищевого поведения дистантная сенсорная система приходит на смену контактной.

При пищевом поиске у осетровых рыб тактильная рецепция функционирует совместно с наружной вкусовой системой и, по-видимому, с электросенсорной системой, используемой этими рыбами для целей пассивной электролокации. Взаимодействие этих систем обеспечивает поиск пищевых объектов клюворылыми рыбами (Mormyridae), наиболее активными в сумеречное время суток. Они определяют месторасположение кормовых организмов благодаря активной электролокации, но обнаружение объектов происходит при поиске на поверхности или в толще грунта с помощью удлинённого рострума, снабженного у многих из клюворылых выростом-усом. Считают, что успешным такой поиск бывает не только из-за электросенсорных возможностей этих рыб, но и за счет участия других рецепторов, прежде всего тактильных и химических. Наличие у этих рыб наружных вкусовых почек представляется вполне вероятным. В темноте слобозлектрические рыбы, полагаясь на электрорецепцию, успешно ориентируются в пространстве и следуют необходимым им маршрутом. Меньшую, но ощутимую роль в этом, играет, однако, также и тактильное чувство совместно с боковой линией. В условиях искусственно созданного сенсорного дефицита (блокирование электрорецепторов и рецепторов боковой линии) способность этих рыб (мормир-руме *Mormyrus rume probosciostris*) ориентироваться и обучаться

прохождению лабиринта реализуется за счет тактильной рецепции. В этом случае рыбы используют иную тактику: проходя лабиринт, они плывут не по центру прохода, как это делают интактные рыбы или рыбы с блокированными невромастами, а перемещаются вдоль стенок-перегородок, постоянно касаясь их своим коротким подбородочным усиком. Такое плавание более медленное, поэтому депривированные рыбы затрачивают на прохождение лабиринта в 10 раз больше времени, чем интактные особи.

Примером согласованной работы тактильной и зрительной систем может быть поведение ранней молоди рыб литофильной группы. Так, у предличинок осетровых рыб негативное отношение к свету в короткий, строго определенный период онтогенеза совпадает с позитивной реакцией на прикосновения, благодаря чему молодь скрывается под камнями или уходит в другие укрытия на дне и переживает здесь опасное для нее время. По прошествии нескольких суток отношение к свету меняется на индифферентное, а тактильные раздражения начинают вызывать защитный двигательный рефлекс: молодь покидает укрытия и начинает питаться внешним кормом. Таким же образом выглядит поведение молоди многих других литофильных рыб, например, обыкновенного гольяна *P. phoxinus*, амурского гольяна *P. lagowskii* (рис. 43).

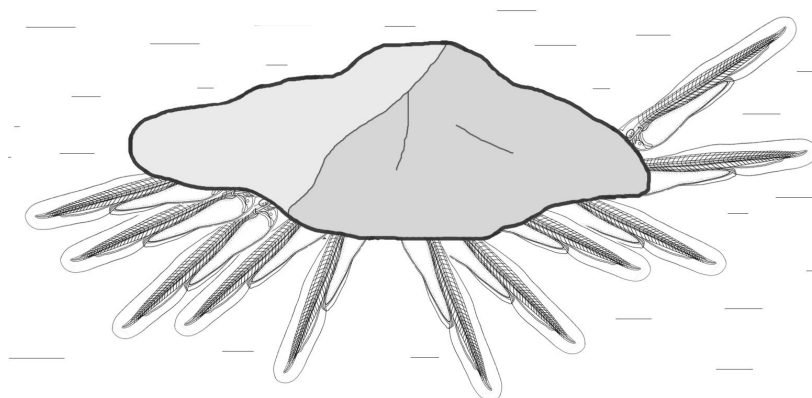


Рисунок 43. Предличинки гольяна *Phoxinus phoxinus* под камнем.

Значение тактильного чувства в жизни рыб может усиливаться в связи с блокированием работы или потерей других сенсорных систем. Замечено, что канальные сомы после лишения их наружной вкусовой рецепции (экстирпация лицевой доли в продолговатом мозге) чаще используют тактильное обследование объектов усами. Полагают, что такие же компенсаторные изменения могут происходить и при потере обоняния.

Тактильная рецепция взаимодействует, по-видимому, со многими дистантными сенсорными системами. Поведенческие реакции и сложные формы поведения в большинстве случаев имеют полисенсорное обеспечение, их осуществление невозможно без скоординированной и согласованной работы всех органов чувств, без взаимного влияния взаимодействующих сенсорных систем друг на друга и интеграции разномодальных информационных потоков. В результате таких процессов повышается надежность получения животными информационных сигналов и возрастает точность сенсорной оценки, что приводит к проявлению своевременного и адекватного поведения,.

11. ТАКТИЛЬНЫЕ ОТВЕТЫ, ВЫЗЫВАЕМЫЕ ХИМИЧЕСКИМИ РАЗДРАЖИТЕЛЯМИ

Тактильные ощущения, как показано для человека, могут возникать в ответ не только на механические, но и на химические стимулы, рецепция которых происходит за счет хемочувствительных окончаний тройничного нерва. Такие химически индуцированные тактильные ощущения, ложно относимые к вкусовым, вызывают у человека так называемый вяжущий вкус – чувство сухости, шершавости, стягивания и сморщивания. Вяжущий вкус возникает при воздействии веществ на любые участки ротовой полости, иннервируемые тройничным нервом, в том числе и те, где вкусовые рецепторы отсутствуют. Чувствительность к химическим веществам, опосредуемая

соматосенсорной системой, предложено обозначать термином chemesthesis, который может быть переведен как химическое чувство²². К веществам с вяжущим вкусом, принадлежат танины и другие полифенольные соединения различной молекулярной массы и обычно растительного происхождения, соли алюминия (квасцы), некоторые кислоты. Механизм возникновения вяжущего вкуса связан с химическим взаимодействием и образованием комплексов вяжущих веществ с белками и мукополисахаридами слизи, покрывающей ротовую выстилку, с появлением внутренних сшивок в этих макромолекулах. Изменение состояния белковых и мукополисахаридных молекул приводит к их ждению или агрегации, что уменьшает их действие как лубрикантов и усиливает трение соприкасающихся участков выстилки рта. Среди белков ротовой слизи основную часть составляют пептиды, содержащие аминокислоту пролин. Именно такие пептиды вырабатываются в повышенных количествах у многих травоядных животных, что позволяет им питаться растениями, накапливающими танины для химической защиты. В отношении рыб подобного рода данные отсутствуют.

12. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящем пособии впервые обобщены имеющиеся в литературе разрозненные сведения о тактильной сенсорной системе рыб – об организации ее периферического отдела и иннервации, о центральном представительстве, функциональных свойствах, формировании в онтогенезе, значении в поведении. Анализ этих данных, в значительной части фрагментарных, ясно показывает, что большинство, если не все формы поведения и основные жизненные функции рыб – питание, размножение и защита не обходятся без участия тактильной рецепции. Во многих случаях тактильное чувство является

²² Под этот термин подпадает и так называемое общее химическое чувство, или общая химическая чувствительность, которую у рыб уже давно рассматривают в качестве самостоятельной хемосенсорной системы.

решающим или единственным способом получения необходимой информации и без его участия некоторые из поведенческих реакций, по-видимому, не могут быть реализованы. В обзоре приводится большое число примеров, подтверждающих такое заключение. К сожалению, большинство из них основаны лишь на наблюдениях и не подкреплены результатами экспериментов по выявлению или вычленению тактильной компоненты в сенсорном обслуживании поведения. Почти полное отсутствие таких сведений объясняется диффузным распределением тактильных рецепторов, их присутствием в покровах по всему телу рыб и иннервацией многими нервами, черепномозговыми и спинальными. Эта особенность, присущая всем рецепторам осязательного комплекса, представляет собой фактически непреодолимую методическую сложность для проведения на рыбах экспериментов с полной тактильной депривацией. Решение некоторых задач возможно при элиминации не всех, а части тактильных рецепторов, либо при их кратковременной блокаде, однако такие приемы используются редко.

Тактильная система рыб остается еще крайне слабо изученной. До настоящего времени мало известно о морфологии тактильных рецепторов у рыб. Имеющиеся немногочисленные данные касаются в основном свободных нервных окончаний и таких структур как клетки Меркеля и клетки Рохон-Берда. Но даже для них нет устойчивых представлений о распределении и образовании этими структурами локальных скоплений и, тем более, о функциональных параметрах. Крайне ограничены сведения о наличии у рыб капсулированных тактильных рецепторов.

Отсутствие компактных органов, таких как в обонятельной, слуховой или зрительной системах, и соответствующей иннервации серьезно сдерживает применение не только поведенческих, но и электрофизиологических подходов для изучения тактильной системы. Присутствие механочувствительных нервных волокон в составе многих нервов или нервных ветвей приводит к ситуации, когда трудноразрешимой задачей становится четкая адресация электрической активности, регистрируемой в нервах или нервных ветвях в

ответ на тактильную стимуляцию, к конкретной сенсорной системе. Многие функциональные параметры тактильной рецепции рыб (абсолютная и дифференциальная чувствительность, пространственное различение стимулов, размеры рецептивных полей и т.п.) остаются мало изученными или полностью неизвестными. Некоторые наши представления об этих и других свойствах тактильной рецепции до сих пор основаны на единичных исследованиях, часто имеющих вековую историю и за столь долгое время практически не дополненных новыми результатами.

Тактильная рецепция представляет собой контактную сенсорную систему. Тем не менее, многими животными тактильная стимуляция используется для общения и сигнализации. Для рыб такой способ коммуникации также известен. Однако более обычным для них каналом получения информационных сигналов являются дистантные сенсорные системы – зрительная, обонятельная, слуховая, сейсмосенсорная, электрорецепция. При блокировании одной или нескольких из этих систем, когда приток внешней информации резко сокращается, значение контактных органов чувств может возрастать в связи с развитием компенсаторных процессов. Известно, что у хронически аносмированных рыб происходит частичное замещение (викарирование) утраченного обоняния наружной вкусовой рецепцией. Подобные процессы могут происходить, по-видимому, и в тактильной системе. На это указывают изменения в поведении сенсорно депривированных рыб – рост частоты спорадических тактильных контактов между рыбами или усиление тактильного обследования объектов. Особенности таких компенсаторных проявлений, затрагивающих тактильную рецепцию и основанных на межсистемном взаимодействии сенсорных систем, полностью не изучены.

Рыбы необычайно разнообразны по образу жизни, по морфологическим, физиологическим и поведенческим адаптациям. Несомненно, что это должно находить отражение и в разнообразии тактильной системы – ее устройства, функции и значения в различных формах поведения. Так, например,

существенно отличается принцип иннервации усов у Siluriformes и Mullidae, что прямо связано с разной стратегией пищевого поиска у этих рыб. Различается реакция близких видов рыб на стимуляцию одних и тех же тактильных органов. Межвидовые сравнения тактильной чувствительности у рыб, разных по систематике или по образу жизни, представляются весьма перспективными направлениями будущих исследований. Особо интересны в этом отношении ночные, глубоководные и пещерные рыбы.

У рыб, как и у других животных, в реализации различных форм поведения участвует не одна, а несколько сенсорных систем. Какой вклад вносит тактильная рецепция в формирование ответов рыб на сложные полимодальные стимулы, не выяснено. Известно, что у человека тактильная стимуляция модулирует вкусовые ответы и влияет на вкусовые ощущения. У рыб такие эффекты совершенно не изучены, несмотря на то, что эти вопросы важны не только для выяснения механизмов межсенсорного взаимодействия, но и для решения прикладных задач. Разработка этих и многих других вопросов необходима для расширения наших представлений, остающихся крайне ограниченными и разрозненными, о структуре и функции тактильной рецепции и ее значении для рыб.

13. РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

Ильинский О.Б. 1972. Физиология кожной чувствительности // Физиология сенсорных систем. Ч. 2. Ленинград: Наука. С. 30-56.

Смит К. 2005. Биология сенсорных систем. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний. 583 с.

14. ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высшая школа. 367 с.

Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука. 319 с.

Пучков Н.В. 1954. Физиология рыб. М.: Пищепромиздат. 371 с.

Суворов Е.К. 1948. Основы ихтиологии. Л.: Советская наука. 579 с.

Тинберген Н. 1969. Поведение животных. М.: Мир. 191 с.

*** *** ***

Настоящее пособие составлено на основе обзорной статьи автора (Kasumyan A.O. "Tactile reception and fish behaviour ", Journal of Ichthyology, 2011, v.51, № 11, P. 1035-1103), в которой приводятся ссылки на публикации, содержащие оригинальные данные, сведения и представления о тактильной сенсорной системе и ее значении с жизни рыб.

15. ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица. Русские и латинские названия видов, семейств и отрядов рыб, упоминаемых в пособии

Латинское название	Русское название	Семейство	Отряд
<i>Abramis brama</i>	лещ	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Acanthorhodeus asmusii</i>	колючий горчак	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Acipenser brevirostrum</i>	тупорылый осетр	Acipenseridae – осетровые	Acipenseriformes – осетрообразные
<i>Acipenser fulvescens</i>	озерный осетр	Acipenseridae – осетровые	Acipenseriformes – осетрообразные
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	русский осетр	Acipenseridae – осетровые	Acipenseriformes – осетрообразные
<i>Acipenser ruthenus</i>	стерлядь	Acipenseridae – осетровые	Acipenseriformes – осетрообразные
<i>Acipenser stellatus</i>	севрюга	Acipenseridae – осетровые	Acipenseriformes – осетрообразные
<i>Acipenser transmontanus</i>	белый осетр	Acipenseridae – осетровые	Acipenseriformes – осетрообразные
<i>Acrobrycon spp.</i>	акробриконы	Characidae – харациновые	Characiformes – харацинообразные
<i>Agonus cataphractus</i>	европейская лисичка	Agonidae – морские лисички	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Aldrovandia affinis</i>	обыкновенная альдровандия	Halosauridae – галозавровые	Notacanthiformes – спиношипообразные
<i>Ameiurus nebulosus</i>	американский сом	Ictaluridae – кошачьи сомы	Siluriformes –

<i>Ammodytes spp.</i>	песчанки	Ammodytidae – песчанковые	сомообразные Perciformes –
<i>Anguilla anguilla</i>	европейский угорь	Anguillidae – угревые	окунеобразные Anguilliformes –
<i>Anoplogaster cornuta</i>	обыкновенный саблезуб	Anoplogastridae – саблезубые	угреобразные Beryciformes –
<i>Anoplopoma fimbria</i>	угольная рыба	Anoplopomatidae –	бериксообразные Scorpaeniformes –
<i>Anoptichthys jordani</i>	аноптихтис	аноплопомовые Characidae – харациновые	скорпенообразные Characiformes –
<i>Antimora rostrata</i>	клюворылая антимора	Moridae – моровые	харацинообразные Gadiformes –
<i>Artedidraco mirus</i>	необыкновенный артедидрако	Artedidraconidae –	трескообразные Perciformes –
<i>Aspitrigla cuculus</i>	красный морской петух	бородатковые Triglidae – морские петухи	окунеобразные Scorpaeniformes –
<i>Aspius aspius</i>	жерех	Cyprinidae – карповые	скорпенообразные Cypriniformes –
<i>Astatoreochromis alluaudi</i>	цихлида	Cichlidae – цихлиды	карпообразные Perciformes –
<i>Astroblepus longifilis</i>	астроблеп	Astroblepidae – астроблеповые	окунеобразные Siluriformes –
<i>Astroblepus choate</i>	астроблеп	Astroblepidae – астроблеповые	сомообразные Siluriformes –
<i>Astroblepus rosei</i>	астроблеп	Astroblepidae – астроблеповые	сомообразные Siluriformes –
<i>Astyanax fasciatus</i>	астиянакс, слепая рыба	Characidae – харациновые	сомообразные Characiformes –

<i>Atherina moschon pontica</i>	черноморская атерина	Atherinidae – атериновые	харацинообразные Atheriniformes –
<i>Balistes caprisculus</i>	серый спинорог	Balistidae – спинороговые	атеринообразные Tetraodontiformes –
<i>Barbatula barbatula</i>	усатый голец	Balitoridae – балиториевые	скелозубообразные Cypriniformes –
<i>Barbus barbus</i>	обыкновенный усач, мирон	Cyprinidae – карповые	карпообразные Cypriniformes –
<i>Bathophilus flemingi</i>	батофил Флеминга	Stomiidae – стомиевые	карпообразные Stomiiformes –
<i>Bathypterois sp.</i>	батиптер	Ipnopidae – ипноповые	стомиеобразные Auloriformes –
<i>Benthosaurus grillator</i>	ходульный бентозавр	Bathysauridae – батизавровые	аулопообразные Auloriformes –
<i>Betta splendens</i>	бойцовая рыба	Osphronemidae – гурамиевые	аулопообразные Perciformes –
<i>Blennius pholis</i>	морская собачка-пан	Blenniidae – собачковые	окунеобразные Perciformes –
<i>Blennius yatabei</i>	морская собачка	Blenniidae – собачковые	окунеобразные Perciformes –
<i>Blicca bjoerkna</i>	густера	Cyprinidae – карповые	окунеобразные Cypriniformes –
<i>Brachysomophis cirrocheilos</i>	пятнистый крокодиловый острохвостый угорь	Orphichthyidae – острохвостые угри	карпообразные Anguilliformes –
<i>Callorhynchus callorhynchus</i>	обыкновенный каллоринх	Callorhynchidae – каллоринховые	угреобразные Chimaeriformes –
<i>Camphylomormyrus</i>	кампиломормирус	Mormyridae – клюворылые	химерообразные Mormyridiformes –

<i>toboskwe</i>	необычная кампостома	(мормировые)	кловорылообразные
<i>Campostoma anomalum</i>		Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Carassius auratus</i>	серебряный карась (золотая рыбка)	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Carassius carassius</i>	золотой карась	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Cephaloscyllium spp.</i>	головастые акулы	Scyliorhinidae – кошачьи акулы	Carcharhiniformes – кархаринообразные
<i>Chalcalburnus chalcoides</i>	шемая	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Channa argus</i>	амурский змееголов	Channidae (Ophiocephalidae) – змееголовые	Perciformes – окунеобразные
<i>warpachowskii</i>	хаулиод Даны	Stomiidae – стомиевые	Stomiiformes – стомиеобразные
<i>Chauliodus danae</i>	длиннокрылы	Exocoetidae – летучие рыбы	Beloniformes – сарганообразные
<i>Cheilopogon spp.</i>	подуст	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Chondrostoma nasus</i>	морской пятиусый налим	Gadidae – тресковые	Gadiformes – трескообразные
<i>Ciliata mustela</i>	клариевый сом	Clariidae – клариевые сомы	Siluriformes – сомообразные
<i>Clarias gariepinus</i>	атлантическая сельдь	Clupeidae – сельдевые	Clupeiformes – сельдеобразные
<i>Clupea harengus</i>	обыкновенная шиповка	Cobitidae – выюновые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Cobitis taenia</i>	пилорылы	Macrouridae – долгохвостые	Gadiformes –
<i>Coelorrhynchus spp.</i>			

<i>Conger conger</i>	атлантический конгер	Congridae – морские угри	трескообразные Anguilliformes –
<i>Corydoras paleatus</i>	крапчатый сомик	Callichthyidae – панцирные сомы	угреобразные Siluriformes –
<i>Coryphaenoides armatus</i>	долгохвост	Macrouridae – долгохвостые	сомообразные Gadiformes –
<i>Cottus bairdii</i>	подкаменщик	Cottidae – рогатковые, или керчаковые	трескообразные Scorpaeniformes –
<i>Cottus gobio</i>	европейский обыкновенный подкаменщик	Cottidae – рогатковые, или керчаковые	скорпенообразные Scorpaeniformes –
<i>Crenilabrisp.</i>	зеленушка	Labridae – губановые	скорпенообразные Perciformes –
<i>Cryptocentrus caeruleopunctatus</i>	красноморский бычок-компаньон	Gobiidae – бычковые	окунеобразные Perciformes –
<i>Culter alburnus</i>	уклей	Cyprinidae – карповые	окунеобразные Cypriniformes –
<i>Cyprinus carpio</i>	сазан, карп	Cyprinidae – карповые	карпообразные Cypriniformes –
<i>Cypselurus</i>	стрижехвост	Exocoetidae – летучие рыбы	карпообразные Beloniformes –
<i>Spiropteron cyanopterus</i>	дактилоптена	Dactylopteridae – долгоперовые	сарганообразные Scorpaeniformes –
<i>Danio (=Brachydanio) rerio</i>	данио рерио	Cyprinidae – карповые	скорпенообразные Cypriniformes –
<i>Dasyatis americana</i>	американский хвосток	Dasyatidae – хвостоколовые	карпообразные Dasyatiformes –
<i>Dasyatis sabina</i>	хвосток	Dasyatidae – хвостоколовые	хвостоколообразные Dasyatiformes –

<i>Diodon eydouxi</i>	рыба-еж	Diodontidae – двузубые	хвостоколообразные Tetraodontidae –
<i>Diplodus annularis</i>	Ласкирь, морской карась	Sparidae – спаровые	скалозубообразные Perciformes –
<i>Dolloidraco longedorsalis</i>	длинноплавниковый доллоидрако	Artedidraconidae – бородатковые	окунеобразные Perciformes –
<i>Echiosstoma barbatum</i>	эхюстома	Stomiidae – стомиевые	окунеобразные Stomiiformes –
<i>Eleginus navaga</i>	навага	Gadidae – тресковые	стомиеобразные Gadiformes –
<i>Engraulis engrasicholus</i>	европейский анчоус, хамса	Engraulidae – анчоусовые	трескообразные Clupeiformes –
<i>Epibulus insidiator</i>	большеротый губан	Labridae – губановые	сельдеобразные Perciformes –
<i>Eptatretus burgeri</i>	японский пиявкорот	Eptatretidae (=Bdellostomidae) – пиявкоротые миксины	окунеобразные Muxiniiformes –
<i>Chanodichthys mongolicus</i>	монгольский краснопер	Cyprinidae – карповые	миксинообразные Cypriniformes –
<i>Esox lucius</i>	обыкновенная щука	Esocidae – щуковые	карпообразные Esociformes –
<i>Esox reicherti</i>	амурская щука	Esocidae – щуковые	щукообразные Esociformes –
<i>Eurypharynx pelecyanoides</i>	пеликановидный большерот	Eurypharyngidae – большеротые	щукообразные Saccopharyngiformes –
<i>Eustomias satterleei</i>	эустомия	Stomiidae – стомиевые	мешкоротообразные Stomiiformes –
<i>Fundulus sp.</i>	фундулос	Fundulidae – фундуловые	стомиеобразные Cyprinodontiformes –

<i>Gadus macrocephalus</i>	тихоокеанская треска	Gadidae – тресковые	карпообразные Gadiformes –
<i>Gadus morhua</i>	атлантическая треска	Gadidae – тресковые	трескообразные Gadiformes –
<i>Gadus morhua marisalbi</i>	беломорская треска	Gadidae – тресковые	трескообразные Gadiformes –
<i>Gadus ogac</i>	гренландская треска, огак	Gadidae – тресковые	трескообразные Gadiformes –
<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	средиземноморский налим	Gadidae – тресковые	трескообразные Gadiformes –
<i>Gaidropsarus vulgaris</i>	обыкновенный трехусый налим	Gadidae – тресковые	трескообразные Gadiformes –
<i>Garra taeniata</i>	гарра	Cyprinidae – карповые	трескообразные Cypriniformes –
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	трехиглая колюшка	Gasterosteidae – колюшковые	карпообразные Gasterosteiformes –
<i>Geotria australis</i>	австралийская минога	Geotriidae – австралийские миноговые	колюшкообразные Petromyzontiformes –
<i>Gnathonemus curvirostris</i>	гнатонем	Momtygidae – клюворылые (мормировые)	миногообразные Momtygiformes –
<i>Gnathonemus petersii</i>	нильский слоник	Momtygidae – клюворылые (мормировые)	клюворылообразные Momtygiformes –
<i>Gobio gobio</i>	обыкновенный пескарь	Cyprinidae – карповые	клюворылообразные Cypriniformes –
<i>Gobiobotia sp.</i>	восьмиусый пескарь	Cyprinidae – карповые	карпообразные Cypriniformes –
<i>Gorgasia sillneri</i>	красноморская горгасия	Heterocongridae –	карпообразные Anguilliformes –

<i>Gymnocephalus cernuus</i>	обыкновенный ерш	гетероконгеровые Percidae – окуневые	угреобразные Perciformes – окунеобразные
<i>Gymnothorax moringa</i>	мурена	Muraenidae – муреновые	Anguilliformes – угреобразные
<i>Gymnothorax vicinus</i>	мурена	Muraenidae – муреновые	Anguilliformes – угреобразные
<i>Gyrinocheilus aymonieri</i>	сиамский гиринохейл	Gyrinocheilidae – гиринохейловые	угреобразные Cypriniformes –
<i>Hemichromis</i> sp.	хромис	Cichlidae – цихлиды	карпообразные Perciformes –
<i>Hemiculter leucisculus</i>	корейская вострюшка	Cyprinidae – карповые	окунеобразные Cypriniformes –
<i>Heteropneustes fossilis</i>	мешкожаберный сом	Heteropneustidae – мешкожаберные сомы	карпообразные Siluriformes –
<i>Hippocampus gutturalatus</i>	длиннорылый морской конек	Syngnathidae – игловые	состообразные Syngnathiformes –
<i>Histiogadus melanocephalus</i>	парусный гистидрако	Artedidraconidae – бородатковые	иглообразные Perciformes –
<i>Horaglanis krishnai</i>	клариевый сом	Clariidae – клариевые сомы	окунеобразные Siluriformes –
<i>Huso huso</i>	белуга	Acipenseridae – осетровые	состообразные Acipenseriformes –
<i>Hypessobrycon</i>	хифессобриконы	Characidae – харациновые	осетрообразные Cypriniformes –
<i>Hypsoblennius gilberti</i>	морская собачки	Blenniidae – собачковые	карпообразные Perciformes –
<i>Hypsoblennius gilberti</i>	морская собачки	Blenniidae – собачковые	окунеобразные Perciformes –

<i>Ictalurus melas</i>	черный сом	Ictaluridae – кошачьи сомы	окунеобразные Siluriformes –
<i>Ictalurus natalis</i>	желтый сом	Ictaluridae – кошачьи сомы	сомообразные Siluriformes –
<i>Ictalurus punctatus</i>	канальный сом	Ictaluridae – кошачьи сомы	сомообразные Siluriformes –
<i>Idiacanthus sp.</i>	идиакант	Stomiidae – стомиевые	сомообразные Stomiiformes –
<i>Isistius brasiliensis</i>	бразильская светящаяся акула	Dalatiidae – пряморотые акулы	стомиеобразные Squaliformes –
<i>Katzenwonus pelamis</i>	полосатый тунец	Scombridae – скумбриевые	катранообразные Perciformes –
<i>Labroides dimidiatus</i>	голубой губанчик	Labridae – губановые	окунеобразные Perciformes –
<i>Lampetra fluviatilis</i>	речная минога	Petromyzontidae – миноговые	окунеобразные Petromyzontiformes –
<i>Lampetra planeri</i>	европейская ручьевая минога	Petromyzontidae – миноговые	миногообразные Petromyzontiformes –
<i>Lepomis macrochirus</i>	солнечная рыба	Centrarchidae – ушастые окуни	миногообразные Perciformes –
<i>Leucaspis delineatus</i>	верховка	Cyprinidae – карповые	окунеобразные Cypriniformes –
<i>Leuciscus cephalus</i>	голавль	Cyprinidae – карповые	карпообразные Cypriniformes –
<i>Leuciscus idus</i>	язь	Cyprinidae – карповые	карпообразные Cypriniformes –
<i>Leuciscus leuciscus</i>	елец	Cyprinidae – карповые	карпообразные Cypriniformes –

<i>Leuciscus schmidti</i>	иссык-кульский чебак	Cyprinidae – карповые	карпообразные Cypriniformes –
<i>Leuciscus waleckii</i>	амурский чебак	Cyprinidae – карповые	карпообразные Cypriniformes –
<i>Lota lota</i>	налим	Gadidae – тресковые	карпообразные Gadiformes –
<i>Macrogathus aculeatus</i>	колючий зубатый хоботнорыл	Mastacembelidae – хоботнорылые	трескообразные Perciformes –
<i>Macrostomias longibarbatius</i>	длинноусая макростомия	Stomiidae – стомиевые	окунеобразные Stomiiformes –
<i>Malapterurus electricus</i>	электрический сом	Malapteruridae – электрические сомы	стомиеобразные Siluriformes –
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	пикша	Gadidae – тресковые	сомообразные Gadiformes –
<i>Mirapinna esau</i>	мирапинна	Mirapinnidae – двухвостоперые	трескообразные Cetomimiformes –
<i>Misgurnus fossilis</i>	вьюн	Cobitidae – вьюновые	китовидкообразные Cypriniformes –
<i>Mormyrus rume probosciostris</i>	мормир-руме	Mormyridae – клюворылые	карпообразные Mormyridiformes –
<i>Moxostoma spp.</i>	мокстостомы	Catostomidae – чукучановые	клюворылообразные Cypriniformes –
<i>Mugil sp.</i>	кефаль	Mugilidae – кефалевые	карпообразные Mugiliformes –
<i>Mullus barbatus</i>	султанка	Mullidae – султанковые	кефалеобразные Perciformes –
<i>Mullus barbatus ponticus</i>	черноморская султанка,	Mullidae – султанковые	окунеобразные Perciformes –

<i>Mullus surmuletus</i>	барабулька полосатая султанка	Mullidae – султанковые	окунеобразные Perciformes – окунеобразные
<i>Mustelus canis</i>	американская собачья акула	Triakidae – куньи акулы	Carcharhiniformes – кархаринообразные
<i>Mystus vittatus</i>	индийский полосатый мист	Bagridae – косатковые	Siluriformes – сомообразные
<i>Muxine glutinosa</i>	атлантическая миксина	Muxinidae – миксиновые	Mixiniformes – миксинообразные
<i>Negaprion acutidens</i>	мадагаскарская острозубая акула	Carcharhinidae – серые акулы	Carcharhiniformes – кархаринообразные
<i>Negaprion brevirostris</i>	лимонная акула	Carcharhinidae – серые акулы	Carcharhiniformes – кархаринообразные
<i>Nematistius pectoralis</i>	рыба-павлин	Nematistiidae – павлиновые	Perciformes – окунеобразные
<i>Nemichthys sp.</i>	нитехвостый угорь	Nemichthyidae – нитехвостые угри	Anguilliformes – угреобразные
<i>Neogobius melanostomus</i>	черноротый бычок, бычок- кругляк	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Nothobranchius guentheri</i>	нотобранх	Cyprinodontidae – карпозубые	Cyprinodontiformes – карпозубообразные
<i>Parasalmo</i> (<i>Oncorhynchus mykiss</i>) <i>Ophidion marginatum</i>	микижа, радужная форель	Salmonidae – лососевые	Salmoniformes – лососеобразные
<i>Sarotherodon</i> <i>mossambicus</i>	ошибень	Ophidiidae – ошибневые	Ophidiiformes – ошибнеобразные
<i>Oryzias latipes</i>	мозамбикская тилипия	Cichlidae – цихловые	Perciformes – окунеобразные
	японская медака	Oryziatidae – оризиевые	Cyprinodontiformes –

<i>Osphronemus spp.</i>	обыкновенные гурами	Osphronemidae – гурамиевые	карпозубообразные Perciformes –
<i>Oxylebius pictus</i>	пестрый полосатый терпуг	Hexagrammidae – терпуговые	окунеобразные Scorpaeniformes –
<i>Pagothenia borchgrevinkii</i>	большой широколобик	Nototheniidae – нототениевые	скорпенообразные Perciformes –
<i>Parasilurus asotus</i>	амурский сом	Siluridae – сомовые	окунеобразные Siluriformes –
<i>Parureneus pleurotaenia</i>	зубатая султанка	Mullidae – султанковые	сомообразные Perciformes –
<i>Parureneus porphyreus</i>	султанка	Mullidae – султанковые	окунеобразные Perciformes –
<i>Parureneus trifasciatus</i>	трехпятигистая зубатая султанка	Mullidae – султанковые	окунеобразные Perciformes –
<i>Perca fluviatilis</i>	речной окунь	Percidae – окуневые	окунеобразные Perciformes –
<i>Percottus glehni</i>	головешка-ротан	Eleotrididae – головешковые	окунеобразные Perciformes –
<i>Petromyzon marinus</i>	морская минога	Petromyzontidae – миноговые	окунеобразные Petromyzontiformes –
<i>Phoxinus lagowskii</i>	амурский гольян	Cyprinidae – карповые	минообразные Cypriniformes –
<i>Phoxinus perenurus</i>	озерный гольян	Cyprinidae – карповые	карпообразные Cypriniformes –
<i>Phoxinus phoxinus</i>	гольян	Cyprinidae – карповые	карпообразные Cypriniformes –
<i>Phractolaemus ansorgei</i>	африканский фрактолем	Phractolaemidae –	карпообразные Gonorynchiformes –

<i>Pimelodus sp.</i>	плоскоголовый сом-пимелодус	фрактолемовые	гоноринхообразные (конорылообразные)
<i>Pimphales notatus</i>	тупоносый толстоголов	Pimelodidae – пимелодовые	Siluriformes – сомообразные
<i>Pisodonophis cancrivorus</i>	тупозубый угорь	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Plagiotremus rhinorhynchus</i>	синеполосый плагиотрем	Opichthyidae – острохвостые угри	Anguilliformes – угреобразные
<i>Plagiotremus tapienosoma</i>	плагиотрем	Blenniidae – собачковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Plectropomus leopardus</i>	коралловый лосось	Blenniidae – собачковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Plotosus lineatus</i>	полосатый угрехвост	Serranidae – каменные окуни	Perciformes – окунеобразные
<i>Pogonophryne marmorata</i>	мраморная погонофрина	Plotosidae – угрехвостые	Siluriformes – сомообразные
<i>Pogonophryne scotti</i>	погонофрина	Artedidraconidae – бородачковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Pollimyrus isidori</i>	поллимир	Artedidraconidae – бородачковые	Perciformes – окунеобразные
<i>Polynemus paradiseus</i>	райский пальцепер	Momtygidae – клюворылые	Momtygiformes – клюворылообразные
<i>Polynemus quinquarius</i>	пятипалый пальцепер	Polynemidae – пальцеперы	Mugiliformes – кефалеобразные
<i>Polyodon spathula</i>	веслонос	Polynemidae – пальцеперы	Mugiliformes – кефалеобразные
		Polyodontidae – веслоносовые	Acipenseriformes – осетрообразные

<i>Polypterus ornatipinnis</i>	конголезский многопер	Polypteridae – многоперовые	Polypteriformes – многоперообразные
<i>Prionotus carolinus</i>	каролинский морской петух	Triglidae – морские петухи	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Prionotus evolans</i>	южная полосатая американская тригла	Triglidae – морские петухи	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Pristiophorus japonicus</i>	японский пилонос	Pristiophoridae – пилоносые акулы	Pristiophoriformes – пилоносообразные
<i>Pristiophorus sp.</i>	пилонос	Pristiophoridae – пилоносые акулы	Pristiophoriformes – пилоносообразные
<i>Protopterus amphibius</i>	малый протоптерус	Protoptetidae – африканские двулегочниковые	Ceratodiformes – рогозубообразные
<i>Protopterus annectens</i>	бурый протоптер	Protoptetidae – африканские двулегочниковые	Ceratodiformes – рогозубообразные
<i>Pseudaspisus leptocephalus</i>	амурский плоскоголовый жерех	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Pelteobagrus fulvidraco</i>	касатка-скрипун	Bagridae – косатковые	Siluriformes – сомообразные
<i>Pseudogobio rivularis</i>	амурский лжескарь	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Pseudoperilampius sp.</i>	горчак-псевдопериламп	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Pseudorasbora parva</i>	амурский чебачек	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Pungitius pungitius</i>	девястиглая колпешка	Gasterosteidae – колпешковые	Gasterosteiformes – колпешкообразные
<i>Regalecus glesne</i>	обыкновенный сельдяной король	Regalecidae – сельдяные короли	Lampridiformes – опахообразные

<i>Remora remora</i>	обыкновенная рыба-прилипало	Echeneidae – прилипаловые	Perciformes – окунеобразные
<i>Rhamdia guatemalensis</i>	рамдия	Pimelodidae – пимелодовые	Siluriformes – сомообразные
<i>Rhamdia laticauda</i>	рамдия	Pimelodidae – пимелодовые	Siluriformes – сомообразные
<i>Rhamdia zongolicensis</i>	рамдия	Pimelodidae – пимелодовые	Siluriformes – сомообразные
<i>Rhinecanthus assasi</i>	спинорог-ринекант Пикассо	Balistidae – спинороговые	Siluriformes – сомообразные
<i>Rhinochimaera atlantica</i>	атлантическая носатая химера	Rhinochimaeridae – носатые химеры	Tetraodontiformes – скелозубообразные
<i>Rhinoptera bonasus</i>	восточноамериканский бычерыл	Mulobatidae – орляковые скаты	Chimaeriformes – химерообразные
<i>Rhodeus sericeus amarus</i>	обыкновенный горчак	Cyprinidae – карповые	Dasyatiformes – хвостоколообразные
<i>Rutilus frisii</i>	вырезуб	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Rutilus frisii kutum</i>	кутум	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Rutilus rutilus</i>	плотва	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Rutilus rutilus caspicus</i>	вобла	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Rutilus rutilus heckeli</i>	тарань	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Salmo salar</i>	атлантический лосось	Salmonidae – лососевые	Cypriniformes – карпообразные
			Salmoniformes – лососеобразные

<i>Salmo trutta</i>	кумжа	Salmonidae – лососевые	Salmoniformes – лососеобразные
<i>Salvelinus fontinalis</i>	американский ручьевой голец	Salmonidae – лососевые	Salmoniformes – лососеобразные
<i>Sardinella anchovia</i>	сардинелла	Clupeidae – сельдевые	Clupeiformes – сельдеобразные
<i>Saurida spp.</i>	зауриды	Synodontidae – ящероголовые	Auloriformes – аулопообразные
<i>Saurogobio amurensis</i>	амурский носатый пескарь	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Saurogobiodaryi</i>	колочий длиннохвостый пескарь, ящерный пескарь	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Schizothorax intermedius</i>	маринка	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Scyliorhinus canicula</i>	европейская кошачья акула	Scyliorhinidae – кошачьи акулы	Carcharhiniformes – кархаринообразные
<i>Semotilus atromaculatus</i>	северный семотилус	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Seriola quinqueradiata</i>	желтохвостая лакедра	Carangidae – ставридовые	Perciformes – окунеобразные
<i>Silonia silondia</i>	силония	Schilbeidae – шильбовые	Siluriformes – сомообразные
<i>Silurus galnis</i>	обыкновенный сом	Siluridae – сомовые	Siluriformes – сомообразные
<i>Silurus soldatovi</i>	сом Солдатова	Siluridae – сомовые	Siluriformes – сомообразные
<i>Siniperca chuatsi</i>	китайский окунь, ауха	Percichthyidae – перцихтовые	Perciformes – окунеобразные

<i>Solea minuta</i>	солея	Soleidae – косоротые	Pleuronectiformes – камбалообразные
<i>Solea vulgaris</i>	европейская солея	Soleidae – косоротые	Pleuronectiformes – камбалообразные
<i>Sphyrna lewini</i>	бронзовая акула-молот	Sphyrnidae – молотоголовые акулы	Carchariniformes – кархаринообразные
<i>Sphyrna mokarran</i>	акула-молот	Sphyrnidae – молотоголовые акулы	Carchariniformes – кархаринообразные
<i>Sphyrna tiburo</i>	малоголовая молот-рыба	Sphyrnidae – молотоголовые акулы	Carchariniformes – кархаринообразные
<i>Spinachia spinachia</i>	15-иглая колюшка	Gasterosteidae – колюшковые	Gasterosteiformes – колюшкообразные
<i>Sprattus sprattus</i>	Шпрот, килька	Clupeidae – сельдевые	Clupeiformes – сельдеобразные
<i>Sander vitreum</i>	светлоперый судак	Percidae – окуневые	Perciformes – окунеобразные
<i>Stomias brevibarbus</i>	короткоусая стомия	Stomiidae – стомиевые	Stomiiformes – стомиеобразные
<i>Stylephorus chordatus</i>	палочкохвост	Stylephoridae – палочкохвостые	Lampridiformes – опахообразные
<i>Symphodus (Crenilabris) tinca</i>	зеленушка-рулена	Labridae – губановые	Perciformes – окунеобразные
<i>Synodus</i>	длиннокрылые ящероголовые	Synodontidae – ящероголовые	Auloriformes – аулопообразные
<i>Takifugu (Spheroides) pardalis</i>	фугу	Tetraodontidae – четырехзубые	Tetraodontiformes – скелозубообразные
<i>Thalassoma amblycephalum</i>	талассома	Labridae – губановые	Perciformes – окунеобразные

<i>Thymallus thymallus</i>	европейский хариус	Thymallidae – хариусовые	Salmoniformes – лососеобразные
<i>Tinca tinca</i>	линь	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные
<i>Torpedo spp.</i>	гнюсы	Torpedinidae – гнюсовые, электрические скаты	Torpediniformes – гнусообразные
<i>Trachyrhynchus spp.</i>	жесткорылы	Macrouridae – макруровые	Gadiformes – трескообразные
<i>Trematomus bernacchii</i>	трематома	Nototheniidae – нототениевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Trematomus nicolai</i>	трематома-черноперка	Nototheniidae – нототениевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Trematomus pennellii</i>	трематома-рыжик	Nototheniidae – нототениевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Triacnodon obesus</i>	рифовая акула	Carcharinidae – серые акулы	Carcharhiniformes – кархаринообразные
<i>Trichogaster trichopterus</i>	гурами	Osphronemidae – гурамиевые	Perciformes – окунеобразные
<i>Trigla lucerna</i>	морской петух	Triglidae – морские петухи	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Trigloporus lastoviza</i>	полосатый морской петух	Triglidae – морские петухи	Scorpaeniformes – скорпенообразные
<i>Ulimostomias mirabilis</i>	ультимостомия удивительная	Stomiidae – стомиевые	Stomiiformes – стомиеобразные
<i>Urophycis chuss</i>	красный американский морской налим	Gadidae – тресковые	Gadiformes – трескообразные
<i>Varicorhinus capota</i>	храмуля	Cyprinidae – карповые	Cypriniformes – карпообразные

<i>Vimba vimba</i>	Сырть, рыбец	Сургинidae – карповые	Сургинiformes – карпообразные
<i>Zosterisessor ophiocephalus</i>	бычок-гравяник	Gobiidae – бычковые	Perciformes – окунеобразные

Учебное издание

КАСУМЯН Александр Ованесович

ТАКТИЛЬНАЯ РЕЦЕПЦИЯ
И ПОВЕДЕНИЕ РЫБ

*Учебное пособие к курсу лекций
«Физиология рыб»*

Издательство ООО «МАКС Пресс»

Лицензия ИД N 00510 от 01.12.99 г.

Подписано в печать 31.10.2011 г.

Печать офсетная. Бумага офсетная.

Формат 60х84 1/16. Усл.печ.л. 10,25. Тираж 200 экз. Изд. № 459.

119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы, МГУ им. М.В. Ломоносова,
2-й учебный корпус, 627 к.

Тел. 939-3890, 939-3891. Тел./Факс 939-3891.

Напечатано с готового оригинал-макета

Типография МГУ

119991, ГСП-1, Ленинские горы, д. 1, стр. 15

Заказ № 0862.