

В. А. АМИНЕВА, А. А. ЯРЖОМБЕК

# ФИЗИОЛОГИЯ РЫБ

**В. А. АМИНЕВА, А. А. ЯРЖОМБЕК**

# **ФИЗИОЛОГИЯ РЫБ**

Допущено Управлением кадров и учебных заведений Мин-  
рыбхоза СССР в качестве учебника для студентов высших  
специальных учебных заведений, обучающихся по специаль-  
ности 1013 «Ихтиология и рыбоводство»

МОСКВА  
«ЛЕГКАЯ И ПИЩЕВАЯ ПРОМЫШЛЕННОСТЬ»  
1984

ББК 28.693.32

А62

УДК 597—11 (075)

Рецензенты: кафедра биологии Астраханского рыбвтуза (канд. биол. наук В. И. Воробьев), д-р биол. наук Г. Е. Шульман (ИНБИОМ).

**Аминева В. А., Яржомбек А. А.**

А62 Физиология рыб. — М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1984.— 200 с.

В учебнике в соответствии с программой изложены вопросы, дающие представления об основных физиологических процессах, протекающих в организме рыб, приведено понятие о гомеостазе, системах регуляции, работе различных органов и систем рыб. Дано представление о биотоках, значении крови, лимфы, тканевой жидкости, желез внутренней секреции и т. д.

Для студентов ихтиологических факультетов рыбохозяйственных вузов.

А  $\frac{4002030000-191}{044(01)-84}$  191—84

ББК 28.693.32  
596.1

## ВВЕДЕНИЕ

Физиология — наука о функциях, т. е. о специфической деятельности организма, его органов и систем. Физиология изучает работу органов дыхания, пищеварения, кровообращения, органов, осуществляющих осморегуляцию, обеспечивающих иммунитет, приспособление к меняющимся условиям обитания; изучает и суммирует сведения о количественном выражении обмена веществ, баланса энергии, действия нервных и гормональных механизмов управления жизнедеятельностью. Без знания физиологии нельзя правильно познавать жизнь биологических объектов и рационально их использовать в хозяйственных целях. Существование физиологии рыб как отдельной науки обусловлено своеобразием условий обитания и большим хозяйственным значением рыб.

Рыбы являются главным продуктом гидросферы — морей и пресноводных водоемов, а также объектом рыбоводства. Рыбное хозяйство использует таких примитивных животных, как миноги, и таких совершенных рыб, как тунцы. Необходимо знать физиологию и таких гигантов, как акулы, и таких почти микроскопических объектов, как личинки некоторых рыб, длина которых не превышает 2 мм. Одни рыбы обитают в полярных водоемах при температурах ниже точки замерзания биологических жидкостей обычных живых существ, другие переносят повышение температуры до 40°C.

Большинство видов рыб — плотоядные животные, но многие питаются растительностью и детритом. Рыбы населяют и пресные воды, и водоемы с соленостью, превышающей океаническую. Среди рыб есть виды, дышащие атмосферным воздухом, и виды, извлекающие кислород из воды, некоторые виды рыб способны значительное время существовать в среде, совершенно не содержащей кислорода. Среди рыб есть живородящие виды, а есть откладывающие икру, некоторые популяции рыб размножаются гиногенетически, т. е. без участия самцов. Некоторые органы рыб не имеют аналогов у других животных, например электрические органы, осморегуляторные приспособления, газосекретирующие железы и др.

Во время эмбрионального и личиночного периодов жизни рыб многие функции, такие, как дыхание, питание, осморегу-

ляция, осуществляются совершенно иначе, чем во взрослом состоянии. Дыхание эмбрионов и личинок происходит всей поверхностью тела, а у взрослых рыб имеются жабры и даже легкие. Эмбрионы питаются желтком, запас питательных веществ в котором во много раз больше, чем в самом эмбрионе. Взрослые же рыбы фильтруют, заглатывают, откусывают, жуют, сосут и другими способами поглощают и усваивают самую разнообразную пищу. Рыбы способны усваивать многие растворенные в воде вещества и даже полностью удовлетворять свои потребности в ряде веществ за счет биосорбции из растворов. Все эти процессы имеют свои качественные и количественные характеристики. Физиологию рыб невозможно изучать на каком-то одном объекте, настолько мир рыб разнообразен и удивителен.

Физиология рыб на основании разнообразных фактов, цифрового материала, формул и схем помогает избегать ошибок и просчетов при хозяйственной деятельности, при исследованиях в других областях науки. Для рыболовства она дает сведения, необходимые для расчета орудий лова. Это данные о скоростях передвижения и выносливости рыб, о характере двигательных реакций на внешние раздражители, о функциональных возможностях органов чувств. Данные о вкусовой и обонятельной чувствительности, о привлекающих и отпугивающих веществах, о цветовой чувствительности, остроте зрения, порогах освещенности необходимы для разработки эффективных способов лова.

Рыбоводство использует данные физиологии для рационализации кормления, составления полноценных рационов, удешевления кормов. На физиологических знаниях основаны мероприятия по стимуляции созревания половых продуктов рыб. Экологические расчеты и построения основываются на сведениях о питании, усвоении пищи, балансе вещества и потребностях разных видов рыб.

Большое значение для оценки состояния рыб имеет знание конкретных величин физиологических показателей. В настоящее время, когда выяснилась огромная роль правильного природопользования для человечества, разумного ограничения промышленных и бытовых загрязнений, большое внимание исследователей привлекают методы биологического тестирования уровня загрязнения, степени токсичности тех или иных веществ. Издавна для такого тестирования использовались некоторые показатели состава крови — гематокрит, содержание и соотношение клеток крови, содержание сахара, молочной кислоты, белка, активность ферментов и т. д. Для правильной оценки этих показателей нужно знать физиологические пределы колебаний этих признаков — влияние температуры, питания, сезонных и возрастных особенностей. Знание показателей химического состава рыб — содержание сухого вещества, жира, белка, минерального состава золы, содержание витаминов, жирных кислот и многих

других веществ — позволяет оценивать условия обитания рыб. Знание количественного выражения функций рыб оказывает существенную помощь в селекционных работах. Установлено, что рыбы с более интенсивным обменом веществ растут лучше и дают больше половых продуктов — икринок и молок, потомство от них более жизнестойкое. Эти сведения и методические приемы оценки рыб дает физиология. Физиологические методы позволяют «сортировать» рыб и по другим признакам — аппетиту, скорости пищеварения, полноте усвоения питательных веществ, нервным и поведенческим реакциям, характеру стресс-реакции. Нередко требуются физиологические данные для сравнения между собой различных видов рыб по использованию питательных веществ, по характеру нервных реакций, по скорости плавания, скорости изменения плавучести и т. д. Однако значение физиологии рыб, разумеется, не ограничивается практическим использованием цифр, схем и других сведений, которыми эта наука располагает.

Физиология — это часть общего мировоззрения биолога и специалиста-практика. В настоящее время редко встречаются не только практические проблемы, но и научные задачи, решаемые с применением какой-либо одной отрасли знаний. Физиологию рыб трудно себе представить без общей и частной ихтиологии, ее невозможно отделить от анатомии, гистологии, биохимии и биофизики.

Основными методическими приемами в физиологии рыб являются измерение и эксперимент. Измеряется частота периодических процессов — дыхательных актов, сердцебиения, желудочной моторики, плавательных движений. Определяются количественные показатели физиологических процессов — количество поедаемой пищи, количество прогоняемой через жабры воды, интенсивность кровотока, мочеобразования, секреции желудочного сока и т. д. Однако при измерениях необходимы особые приемы, учитывающие водный образ жизни рыб. Изучаемых рыб содержат в аквариумах. Нормальную рыбу для физиологических исследований можно получить, если в аквариуме ей обеспечиваются нормальные условия существования. От культуры аквариальных работ в значительной степени зависит успех исследований. Многие наблюдения и измерения проводят сквозь стенку аквариума, через поверхность воды. Визуальные наблюдения позволяют определять частоту дыхательных движений, частоту работы плавников, скорость перемещения рыб, частоту различных поведенческих актов — питания, стычек, ухода и т. д. Определяется длительность времени пребывания в различных зонах аквариума — на свету и в темноте, в условиях температурного градиента, в струях, содержащих пахучие и токсические вещества. Так изучают спектральную, звуковую, вкусовую чувствительность, а также характеристики образования навыков и рефлексов. При исследованиях рыб в необычных

условиях и в то же время без влияния сильного испуга ее наркотизируют, растворяя в воде пропаксат, хинальдин, производные кокаина, эфир и другие вещества. При длительной работе с рыбой вне воды ей искусственно орошают током воды жаберную полость.

При проведении хирургических экспериментов у рыб вскрывают брюшную полость, обнажают мозг, нервы, экстирпируют железы внутренней секреции, делают кишечные и желудочные фистулы, канюлируют мочеточники и кровеносные сосуды. У рыб нет крупных подкожных кровеносных сосудов, как у людей и таких животных, как крысы, кролики и другие млекопитающие. Поэтому даже взятие крови у рыб требует специальных приемов. Кровь у рыб берут из хвостовой вены, из сердца или из жаберной артерии, используя пастеровские пипетки и шприцевые иглы. Гораздо сложнее, чем млекопитающим, вводить рыбам внутривенно различные вещества. Поэтому инъекции рыбам обычно производят внутримышечно, внутрибрюшинно или через рот. Можно вводить изучаемые вещества рыбам ректально. Для улучшения исхода операций рыб промывают и содержат в растворах антибиотиков.

Определенные сложности возникают при изучении питания, пищеварения и экскреции у рыб. Корма, задаваемые рыбам, быстро размокают и теряют свои питательные свойства, так как многие вещества хорошо растворимы в воде. Это касается в первую очередь искусственных кормов — фаршей, порошков, гранул. Поэтому для определения точного количества съеденной пищи используют вскрытие рыб, промывание пищеварительного тракта через рот или анус, принудительное кормление кусками пищи (применяют при изучении пищеварения хищных рыб), а также введение пищи с помощью зондов и трубок (используют при работе с мирными рыбами, имеющими узкий пищевод). Определение усвоения рыбами питательных веществ корма связано со сбором фекалий, что очень трудно в воде. Поэтому прибегают к выдавливанию и отсасыванию содержимого заднего отдела кишечника, вскрытию рыб, или используют аквариумы с коническим дном и съёмным сборником фекалий. Для определения усвоения корма в него вводят инертные (неусвояемые) вещества — целлюлозу, мелкие хорошо заметные частицы, окись хрома и другие вещества.

При изучении обмена веществ используют радиоактивные и стабильные изотопы. Их применяют для определения усвоения рыбами токсикантов и минеральных элементов, растворенных в воде.

Изучение дыхания рыб отличается от изучения такового у животных, дышащих кислородом воздуха. Рыб помещают в замкнутые или проточные сосуды и определяют убыль растворенного в воде кислорода. Распространение в последние годы кислородных электродов сделало изучение дыхания рыб про-

тым и удобным. Изучено потребление кислорода различными видами рыб в покое и при движении, при голодании и в процессе питания. Современные установки позволяют постоянно регистрировать потребление кислорода рыбами в течение многих суток подряд, используя автоматическую запись результатов.

Мышечную деятельность обычно изучают в поведенческих экспериментах на свободно плавающей рыбе или на установках для изучения почти целой (например, обезглавленной) или целой рыбы. Локомоторные движения рыб изучают путем кино съемки в естественных условиях и в условиях экспериментальных бассейнов и различных гидродинамических устройств. Наиболее широко распространены гидродинамические трубы кольцевого типа. В них при помощи пропеллера создается определенный ток воды. Изучаемую рыбу помещают в отсек трубы, отделенный решетками — ламинаризаторами — от остальной части устройства. Современные гидродинамические установки позволяют изменять скорость течения, производить кино съемку, снимать электромиограммы и электрокардиограммы у рыб, плывущих с различными скоростями. Мышечная работа исследуется также с использованием электрической стимуляции нормальной, наркотизированной или обезглавленной рыбы. Сила мышечных движений оценивается по сигналу сейсмодатчика, к которому рыба прикрепляется.

Физиологические исследования проводят не только с отдельными рыбами на уровне поведения организма в целом, но и с отдельными частями организма на тканевом или даже на клеточном уровне. Например, многие вопросы, связанные с пищеварением, были выяснены с использованием препаратов пищеварительного тракта — отрезков и лоскутов кишечника, желудка. Препараты пищеварительной трубки используют для изучения проницаемости, всасывания и внутриклеточного транспорта веществ. Для изучения активности пищеварительных ферментов часто используют гомогенаты (кашицы) из ткани желудка, кишечника и пищеварительных желез. На изолированных препаратах пищеварительного тракта, сердца, жабр, желчного и мочевого пузыря и других органов изучают действие гормонов, ионов, медикаментов. На лоскутах кожи и препаратах плавников под микроскопом изучают влияние на живые пигментные клетки нервных воздействий и гормональных препаратов, скорости их реакции. Многие вопросы, связанные со зрением, были изучены на изолированных глазах; вопросы, связанные с дистантной хеморецепцией, изучают на изолированных обонятельных розетках рыб.

Слабое развитие конечностей у рыб затрудняет традиционные исследования динамики мышечных сокращений, силы и утомляемости мышц. Особенно трудно получать информацию о главных локомоторных мышцах — спинных, боковых, хвостовых

вых. Легче получать препараты «барабанных» мышц, миокарда, подъязычной мышцы, жаберных мышц, мышц брюшных плавников. Однако и на таких препаратах можно получать точные данные, например, о времени переживания при различных температурах.

При изучении нервной деятельности рыб используют поведенческие методы и приемы электрофизиологии — запись электрических потенциалов отдельных нервных волокон, нервов и нервных тканей. Современная аппаратура позволяет регистрировать электроэнцефалограммы, кардиограммы и миограммы рыб в покое и движении.

Эксперимент является одним из самых действенных приемов физиологии рыб. Он заключается в создании для животного или отдельного органа, ткани, клетки различных условий и в определении влияния этих условий на результирующий показатель. Рыб помещают в различные температурные условия, в воду с различными соленостью, насыщением кислородом, содержанием токсикантов или биологически активных веществ. Экспериментальные воздействия могут заключаться также в скармливании различных по составу и величине рационов, в инъекциях медикаментами, хирургических вмешательствах. В настоящее время все чаще используются машинная обработка данных, полученных экспериментальным путем, и математическое моделирование физиологических процессов.

Литература по физиологии рыб издается на многих языках. Особенно много литературы на английском, японском, немецком и французском языках. Фундаментальным трудом по физиологии рыб является «Fish physiology» под редакцией известных ученых В. С. Хоара и Д. Дж. Рендолла. Довольно популярным является двухтомник «Physiology of fishes» под редакцией М. Браун.

На русском языке учебными пособиями по физиологии рыб являются книги «Физиология рыб» Н. В. Пучкова (1956) и «Экологическая физиология рыб» Н. С. Строганова (1961). Отдельным значительным вопросам физиологии рыб посвящены работы И. А. Баранниковой, А. И. Зотина, Л. Б. Кляшторина, Д. С. Павлова, В. Р. Протасова, В. А. Пегеля, К. Ф. Сорвачева, Г. Е. Шульмана, М. И. Шатуновского, М. А. Щербины и других советских авторов. Продолжают оставаться полезными такие труды, как «Основы ихтиологии» Е. К. Суворова (1948), «Дыхание рыб и пищевые потребности» Г. Г. Винберга (1954). Основопологающими в различных вопросах являются труды В. И. Ивлева, профессоров Г. С. Карзинкина, Е. А. Веселова, С. Н. Скадовского. Много интересных сведений по физиологии рыб можно извлечь из книг по сравнительной физиологии животных под редакцией С. Л. Проссера (1977) и К. Шмидта-Нильсена (1982).

Физиологию рыб изучают многие специалисты, работающие в различных научно-исследовательских институтах страны. Дав-

ние традиции изучения физиологии рыб имеются на биологическом факультете МГУ, где долгие годы работал профессор Н. С. Строганов — основатель эколого-физиологических направлений исследования рыб. Во ВНИРО в течение многих лет работал проф. Г. С. Карзинкин, изучавший вопросы обмена веществ у рыб. На высоком методическом уровне проводятся исследования в Ленинградском институте сравнительной физиологии им. И. Н. Сеченова, в Московском институте эволюционной морфологии и экологии животных и других научно-исследовательских институтах.

Авторы надеются, что данный учебник будет способствовать повышению научного уровня специалистов рыбного хозяйства.

В учебнике главы II, III, IV, VIII, X и XI написаны В. А. Аминевой, а введение и главы I, V, VI, VII, IX и XII написаны А. А. Яржомбеком.

## Глава I. ДВИЖЕНИЕ

Механическое движение занимает важное место в жизненных процессах. Рыба перемещается в воде — плавает, прокачивает воду сквозь жаберный аппарат, сердце проталкивает кровь по сосудам, кишечник проталкивает пищу. Имеются и другие, менее заметные, но тоже очень важные формы механического движения — изменяется просвет кровеносных сосудов и зрачка глаз, сокращаются и растягиваются стенки желчного пузыря, сжимаются и расслабляются кольцевые сфинктеры желудка и кишечника. Благодаря перемещению пигментных гранул в пигментных клетках кожи — хроматофорах — происходит изменение окраски кожи рыб. При овуляции сокращаются клетки фолликулов яичников рыб, в результате чего зрелые овоциты попадают в полость тела. Выделение икры и молок во внешнюю среду происходит в результате спазматических сокращений мышц тела. Всем клеткам тела свойственно движение протоплазмы и вакуолей, хотя наблюдать эту форму движения можно только при большом увеличении. На глазном дне происходит движение пигментных и зрительных клеток. В клетках почек, в хлоридных клетках жабр, в клетках кишечника происходит активный направленный транспорт вещества от одного полюса клетки к другому.

Специализированная мышечная ткань образуется у зародыша на стадии подвижного эмбриона. Однако даже на самых ранних стадиях эмбрионального развития можно наблюдать протоплазматические движения в яйце. Это прежде всего морфогенетические движения, связанные с дроблением бластомеров. При помощи цейтраферной киносъемки или при наблюдении под микроскопом можно заметить движения протоплазмы, не связанные с дроблением. На легкий укол протоплазмы икринка отвечает веерообразным сморщиванием поверхности. Кроме того, можно видеть волнообразные движения поверхности овоцита, имеющие характер непрерывных целенаправленных процессов, которые вызывают покачивание и вращение яйца внутри оболочки. Эти движения имеют важное значение для обмена веществ эмбриона с окружающей средой — газообмена и экскреции метаболитов. Внутри оболочки конвекционные течения весьма затруднены, поэтому перемешивание перивителлиновой

жидкости облегчает поступление кислорода внутрь яйца и выход углекислоты и аммиака наружу по градиенту концентрации. На поверхности эмбрионов и личинок осетровых образуются реснички, согласованное движение которых создает движение воды и самого тела. Система ресничек имеется также в некоторых внутренних органах — в почечных канальцах, яйцеводах, кишечнике круглоротых. Способность к самостоятельному движению имеют некоторые клетки организма рыбы. Например, при помощи жгутика перемещаются в воде сперматозоиды, а некоторые клетки крови способны к амебoidным движениям.

## § 1. МУСКУЛАТУРА РЫБ

Мускулатура — это специализированная сократительная ткань, которая подразделяется на два основных типа: поперечнополосатую произвольную и гладкую непроизвольную мускулатуру.

**Гладкая непроизвольная мускулатура.** Она работает независимо от волевых актов, хотя тоже иннервирована и подчиняется действию нервных и гормональных стимулов. Гладкая мускулатура способна к спонтанным ритмическим сокращениям даже вне организма. Например, полный цикл периодического движения желудка и кишечника рыб при комнатной температуре занимает несколько минут (рис. 1). Раздражение ветви блуждающего нерва, иннервирующей пищеварительный тракт, вызывает задержку сократительной деятельности. Характеристика деятельности плавательного, мочевого, желчного пузырей рыбы не имеет принципиальных отличий от работы гладкой мускулатуры кишечника. Для работы этих органов не требуется мгновенной реакции и мощного действия. Сокращение гладкой мускулатуры стимулируется многократными нервными и электрическими импульсами. Быстрое растяжение гладких мышечных волокон под действием внешних сил, например растяжение желудка проглоченной пищей, вызывает ответное сокращение. В стенках полых органов (желудка, кишечника, пузырей) имеются продольные и кольцевые гладкие мышечные волокна. Гладкая мускулатура имеется также в селезенке, радужине глаза и в аппарате движения хрусталика глаза, в стенках кровеносных сосудов и жабрах.

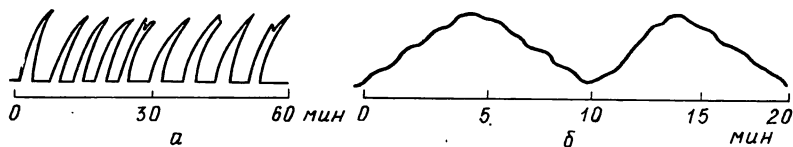


Рис. 1. Моторика желудка щуки (а) и кишечника карпа (б)

**Плавание рыб.** Плавание рыб происходит благодаря работе поперечно-полосатой мускулатуры, которая приводит в движение движителя. Рыбы передвигаются в толще воды, создавая упор, т. е. отталкиваясь от среды, обладающей некоторой плотностью, вязкостью и податливостью. Проще всего понять явление упора, рассматривая гребное плавание при помощи парных грудных плавников. Грудной плавник, закрепленный своим основанием на плечевом поясе, под действием мускулатуры совершает движения, подобные вращению калитки вокруг петель. При движении назад, во время гребка, плавник максимально расправлен и создает максимальный упор. При движении плавника вперед, при подготовке гребка, лучи сведены и создают минимальный тормозящий упор. Гребным плаванием пользуются щуки, зеленухи, колюшки, бычки, сротночелюстные и многие другие рыбы.

Одиночный цикл движения плавника может быть подразделен на движение вперед (подготовка гребка), движение назад (гребок) и период, когда плавник прижат к телу (рефрактерная фаза). Скорость плавания рыбы зависит от скорости движения плавника — скорость движения внешнего края плавника всегда больше скорости поступательного движения рыбы, т. е. плавник является движителем. Угловая амплитуда движения плавника может достигать  $90^\circ$ . Скорость растет при уменьшении доли времени рефрактерной фазы и при росте доли времени активных фаз — подготовки и гребка, которые занимают приблизительно одинаковую часть времени. Скорость плавания находится в прямой зависимости от частоты гребков, которая может достигать 20 Гц, но обычно не превышает 5 Гц.

Движение грудных плавников у большинства рыб поочередное (типа «кроль»), но у некоторых видов, например у карпа, — одновременное (типа «басс»): Скорость плавания при работе одних только плавников небольшая, расход энергии тоже, по-видимому, небольшой, так как в работу вовлекаются небольшие массы мускулатуры плечевого пояса. Коэффициент полезного действия мускулатуры при таком типе плавания довольно высок. При плавниковом плавании туловищно-хвостовая мускулатура не бездействует, она в какой-то степени напряжена для поддержания обтекаемой «позы». В противном случае тело начинает пассивно колебаться в набегающем потоке, как водоросль в потоке, или как флаг на ветру (так называемый флаттер), и это вызывает торможение. Ограниченные массы мускулатуры вовлекаются в работу при плавании с помощью непарных плавников, например спинного, анального, когда эффективный упор создают поперечные складки плавников.

Наибольшие скорости достигаются рыбами при периодическом волнообразном изгибании всего тела (ундуляции). Движителем в этом случае служит почти вся поверхность тела, за исключением негибкой головы. Активно сокращается почти вся туловищно-хвостовая мускулатура, составляющая приблизительно половину массы тела. Упор при ундуляционном плавании создается искривлением тела и движением локомоторной волны от головы к хвосту (рис. 2). За один цикл движения рыба могла бы продвинуться на длину тела до теоретического финиша, но в результате наличия КПД движителя 0,70 возникает пробуксовка и она проплывает расстояние до фактического финиша. Н. В. Кокшайский охарактеризовал плавание как явление, при котором организм образует некоторую систему подвижных элементов, отталкивающих среду и одновременно отталкивающихся от нее. Длина локомоторной волны (расстояние между соседними гребнями) соизмерима с длиной рыбы. Скорость движения локомоторной волны по телу рыбы равна произведению длины волны на частоту взмахов хвоста, численно она также близка произведению длины рыбы на частоту ундуляции:

$$U = f\lambda \approx fL,$$

где  $U$  — скорость локомоторной волны;  $f$  — частота ундуляции;  $\lambda$  — длина локомоторной волны;  $L$  — длина рыбы.

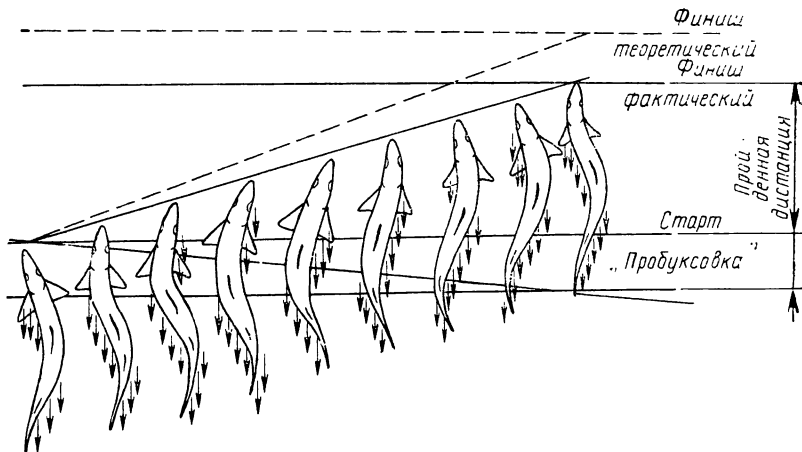


Рис. 2. Схематическое изображение плавания рыбы. Стрелки изображают направление приложения упора

Вода представляет собой податливую среду, поэтому в ней имеет место некоторая «пробуксовка» движителей. Скорость плавания рыбы поэтому всегда меньше скорости локомоторной волны:

$$KЭ = v/U,$$

где  $KЭ$  — коэффициент эффективности движителя;  $v$  — скорость плавания рыбы.

Сопоставляя большой материал, удалось установить зависимость скорости плавания от длины рыбы и частоты ундуляции. Коэффициент эффективности движителя оказался в логистической зависимости от числа Рейнольдса ( $Re$ ) — гидродинамической характеристики, связывающей скорость движения, размер тела и кинематическую вязкость среды. Для водной среды число Рейнольдса приблизительно выражается следующей формулой:

$$Re = 100Lv.$$

Длина рыбы в этой формуле выражается в см, а скорость — в см.с. Для малых скоростей ( $Re < 10^5$ ) вычисление скорости плавания рыбы по ее длине и частоте ундуляции довольно трудоемко, поэтому в табл. 1 приводятся результаты машинного вычисления. В области средних и высоких скоростей ( $Re > 10^5$ ) эта формула упрощается:

$$v = 0,7fL.$$

Скорость рыбы относительно воды можно вычислить, оценив ее длину и определив с помощью секундомера частоту ударов хвоста.

Максимальная скорость плавания рыбы является функцией длины тела и максимальной частоты ундуляции, т. е. максимальной частоты сокращений туловищной мускулатуры. Максимальная частота ударов хвоста при плавании некоторых видов достигает 30 Гц. Данные разных авторов, приведенные в табл. 2, показывают, что наибольшие частоты плавательных движений доступны среди взрослых рыб хищникам, таким, как тунцы, и пелагическим рыбам, таким, как атерина. Личинки рыб тоже имеют очень высокие частоты плавательных движений, чтобы выйти из области низких значений  $Re$ , где кинематическая вязкость воды очень высока и эффективность плавания имеет низкие значения.

Таблица 1. Расчетные значения скорости плавания рыб (см/с) как функция частоты ундуляции (Гц) и длины рыбы (см) для области чисел Рейнольдса менее  $10^5$  (по Яржомбек, 1975)

Длина рыбы	Частота ундуляции									
	1	2	4	6	8	10	15	20	25	30
1	0	0	0,2	0,7	1,3	2,1	4,8	6,9	9,6	13
2	0,1	0,7	2,4	4,5	6,8	9,2	17	22	28	35
4	1,2	3,4	8,4	14	19	24	40	51	65	78
10	5,7	12	26	40	53	67	108			
20	13	27	54							
30	20	41								
40	27									

Максимальные частоты ундуляции и соответствующие им максимальные, так называемые спринтерские, скорости могут поддерживаться в течение нескольких секунд. Далее наступает утомление и скорость резко падает. Поскольку максимальная скорость ундуляции у разных видов колеблется от 10 до 30 Гц, то максимальная скорость может колебаться от 7,5 до 22,5 длины тела в секунду. У крупных хищников и мигрантов абсолютные значения максимальной скорости могут достигать больших величин. Двухметровая рыба, работающая с частотой 30 Гц и движущаяся со скоростью около 20 длин тела в секунду, развивает скорость 40 м/с, или 144 км/ч. Одиночные мощные разгибы тела могут, по-видимому, происходить в течение промежутков времени короче 1/30 с. В этот момент может происходить еще более быстрое — до 40 длин тела в секунду, но очень кратковременное перемещение. По аналогии со спортом такие рывки можно назвать прыжками с разбега.

Существует некоторая неутмляющая частота мышечных сокращений, при которой времени между двигательными актами достаточно для полного восстановления работоспособности. При таких режимах движения происходят длительные миграции рыб. Неутмляющая средняя скорость в 5—10 раз меньше максимальной спринтерской скорости плавания. Проведенные эксперименты и наблюдения в естественных условиях показали, что лососи не утомляются при скорости плавания 1—2 длины тела в секунду, т. е. до 5 км/ч. Тунцы — рекордсмены среди рыб; по скоростной выносливости могут длительное время двигаться со скоростью 3—4 длины тела в секунду, т. е. порядка 20 км/ч. Между неутмляющими и спринтерскими скоростями имеется область, где время поддержания скорости находится в обратной связи с заданной скоростью (рис. 3). По аналогии со спортивной терминологией эту область можно разбить на «средние дистанции» — до времени движения в несколько десятков минут и «стайерские дистанции». Стайерская скорость может поддерживаться несколько ча-

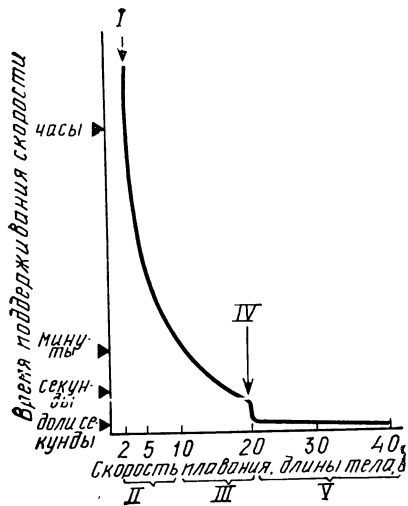


Рис. 3. Скорости плавания быстроходных рыб в соответствии со спортивной терминологией:

I — неутмляющая скорость; II — стайерская скорость; III — скорость средних дистанций; IV — спринтерская скорость; V — скорость прыжков с разбега

**Т а б л и ц а 2. Максимальные частоты ундуляции (плавательных движений) некоторых видов рыб**

Вид рыбы	Длина, см.	Максимальная известная частота, Гц	Вид рыбы	Длина, см.	Максимальная известная частота, Гц
Тунец	100	30	Хамса	12	30
Вьюн	20	10	Атерина	7	30
	1	28	Колюшка	7	15
Бычок	15	20	Гольян	7	15
Карп	25	10			

сов, но она все-таки не является неутоняющей, или крейсерской, скоростью. Наилучшие среди рыб пловцы — тунцы, ставриды, лососи — плавают в 2—3 раза быстрее и они выносливее, чем посредственные пловцы, такие, как осетровые, камбалы, бычки, угри.

## § 2. СТРОЕНИЕ И РАБОТА ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТОЙ МУСКУЛАТУРЫ

Поперечнополосатая произвольная мускулатура, или туловищно-хвостовая, является основным двигателем при плавании рыб. Деятельность ее в значительной мере определяется волевыми актами, хотя при плавании большую роль играет автоматизм.

Туловищно-хвостовая мускулатура рыб состоит из отдельных сегментов (миомеров), число которых равно числу позвонков. У рыб вытянутой формы число миомеров около 100 и больше (угорь), у рыб обыкновенной формы (карп, окунь, сельдь, лосось, камбала) примерно 50, у коротких рыб (бычки, спинороги, ставрида) около 25 миомеров. Сегментарное строение характерно как для красной, или темной, латеральной мускулатуры, так и для белой, или светлой, составляющей большую часть всей мышечной массы. Несмотря на сегментарное строение, красная мускулатура выступает как единое целое. Все ее мышечные волокна направлены вдоль оси тела. Сокращение этих волокон вызывает латеральные изгибы тела. Белая мускулатура может быть разделена на спинную — выше средней линии тела — и боковую — ниже средней линии тела.

Соединительнотканнные элементы, отделяющие спинную мускулатуру от боковой и один миомер от другого, называются миоsepтами. К ним присоединяются мышечные волокна, с помощью которых сокращение мускулатуры передается костному скелету и вызывает локомоторные волнообразные движения рыбы. Миомеры имеют сложную геометрическую форму, поэтому поперечный разрез тела рыбы рассекает несколько миомеров, представляющих собой как бы серию вложенных один в другой конусов, толщина которых приблизительно равна длине позвонка. У тунцов и акул таких слоев бывает 17—18, у больш-

шинства видов рыб их 4—6, иногда меньше 3. Благодаря такому строению сокращение каждого миомера вызывает изгиб тела на довольно большой протяженности, т. е. создается рычаг приложения силы. Мышечные волокна в миомерах ориентированы таким образом, что одно волокно является как бы продолжением другого и такие составные нити косо расходятся от средней линии по направлению к хвосту и краям тела (рис. 4).

Светлая и темная мускулатура рыб во многом различна. Судя по данным электрофизиологии, при спокойном плавании рыбы в крейсерском режиме число сокращений волокон темной мускулатуры равно числу плавательных движений. Сокращения волокон белой мускулатуры носят нерегулярный характер.

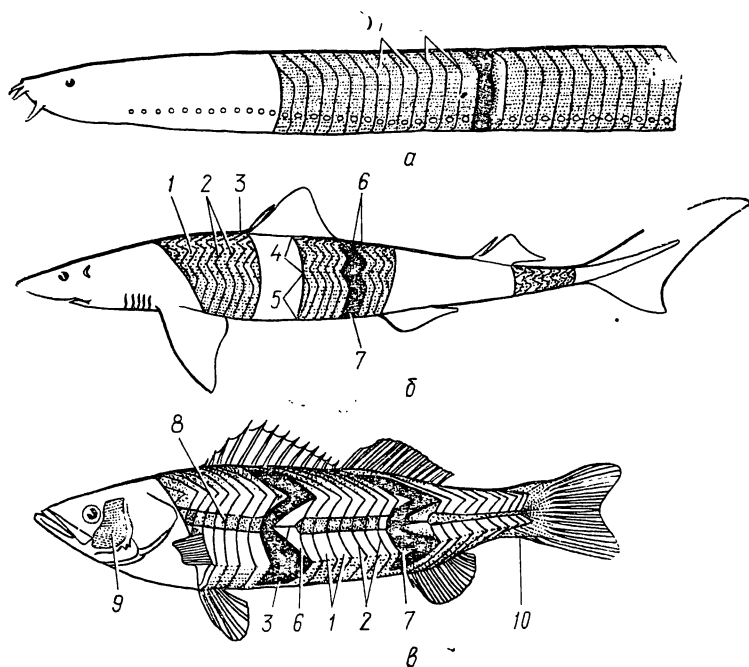


Рис. 4. Строение мускулатуры рыб:

*а* — миксна; *б* — акула; *в* — судак; 1, 2 — миомеры; 3 — миоसेпты; 4 — спинная мускулатура; 5 — латеральная мускулатура; 6 — мышечные конусы, направленные вперед; 7 — мышечные конусы, направленные назад; 8 — поверхностная темная мускулатура; 9 — оперкулярно-челюстная группа мышц; 10 — группа мышц, сводящих и разводящих лучи хвостового плавника

Они как бы поддерживают постоянную ритмичную работу темных мышц энергичными мощными движениями. Эти движения рыбы производят с определенными интервалами. Как правило, в течение секунды они движутся энергично, затем приблизительно столько же движутся по инерции или стоят.

Количество темных мышц у рыб различно. Особенно много их у постоянно плавающих пелагических рыб — тунцов,

макрелей, ставрид, сельдей. У тунцов темная мускулатура расположена не только в виде тонкого подкожного слоя, как у большинства видов, но и в толще светлых мышц до самого позвоночника. Доля темной мускулатуры может достигать 20% всей мышечной массы. Совсем мало темных мышечных волокон у рыб, ведущих малоподвижный образ жизни, таких, как скорпены, а также у рыб, передвигающихся в основном с помощью плавников. Например, у сростночелюстных рыб темная мускулатура сконцентрирована в области плавников и жаберных крышек.

Коричневый и красноватый цвет темных мышц обусловлен повышенным содержанием геминных пигментов — миоглобина, цитохромов. В темных мышцах содержится много жировых веществ и тканевых липолитических ферментов. Основное «топливо» темных мышц — жирные кислоты и продукты их распада: кетонные тела (ацетон, оксимасляная кислота). Эти мышцы обильно снабжены кровеносными сосудами, приносящими кислород и отводящими метаболиты. В темных мышцах анаэробные процессы даже при довольно интенсивной работе компенсируются аэробными.

Темные мышцы называются медленными, или тоническими, так как мышцы этого типа поддерживают у наземных позвоночных позу и общий тонус мышечной массы. Они иннервируются нервными волокнами малого диаметра, концевые контакты которых распределены по нескольку на каждое мышечное волокно, что позволяет более точно регулировать силу и скорость сокращения тонической мускулатуры.

Светлые мышцы снабжаются кровеносными сосудами гораздо меньше, основное их топливо — углеводы. Мощные анаэробные процессы, происходящие в белых мышцах при их сокращении не успевают компенсироваться аэробными. Эти мышцы содержат обычно около 1% гликогена, который расходуется при интенсивной работе, что сопровождается накоплением в них молочной кислоты. После бурной двигательной активности содержание лактата (молочной кислоты) в белой мышце остается повышенным в течение многих часов.

Светлые мышцы еще называют физическими, или быстрыми. Их мощность и скорость сокращения вдвое больше, чем у темных мышц. Для быстрых мышечных волокон пластинчатожабберных, двоякодышащих, хрящевых ганоидов и примитивных костистых рыб характерна иннервация каждого волокна одним нервным окончанием, а для большинства костистых рыб характерна множественная иннервация каждого волокна, так же как для волокон темной мускулатуры. Сократительные свойства светлых волокон у разных видов рыб различны — движения одних рыб плавны и равномерны, а других резки с большим ускорением. В соответствии с этим находятся и свойства мышечных волокон. На один короткий электрический импульс они

отвечают быстрым сокращением. Непосредственно после импульса наблюдается короткий латентный период длительностью в несколько миллисекунд. Затем происходит быстрое сокращение и более медленное расслабление. Время, требующееся для полного одиночного цикла, колеблется от 30 до 100 миллисекунд. Если подавать на мышечное волокно стимулирующие импульсы до конца полного расслабления, то наблюдается продолженное сокращение, или тетанус. Полный тетанус светлых волокон у ската наступает при стимуляции с частотой 5—10 Гц, а максимальное напряжение развивается в изометрическом сокращении при частоте 20 Гц. Тетанус быстрых волокон у трески наблюдается при стимуляции с частотой 35—45 Гц, а максимальное напряжение — при частоте стимуляции 250—400 Гц. По-видимому, гладкий тетанус мышечных волокон наступает при частоте стимуляции, приблизительно в 2—3 раза превышающей максимальную частоту произвольных плавательных движений. Изометрические напряжения мускулатуры несвойственны рыбам в обычных условиях существования. Они наблюдаются при экспериментальных работах и при электролове. При электрическом раздражении туловищной мускулатуры целой рыбы можно наблюдать тетанус, т. е. судорожное напряжение мускулатуры, но он маскируется множеством нерегулярных подрагиваний. Это явление можно наблюдать, если приложить стимулирующие электроды к боковой поверхности карпа и подавать электрические импульсы с частотой 50 Гц и амплитудой 5 В. Естественные конвульсивные движения наблюдаются во время нереста у многих видов рыб. Изгибаются и дрожат во время «брачных игр» лососевые, карповые и некоторые другие рыбы. Тетаническое сокращение тела наблюдается при икрометании и выделении молока.

Коэффициент полезного действия плавательной мускулатуры рыб, по всей видимости, не превышает 25%. Коэффициент полезного действия двигательной системы сперматозоидов, как показывают энергетические расчеты, имеет близкую величину — порядка 20%. Это показывает, что сократительные элементы в организме имеют одинаковую физическую и химическую природу.

### § 3. ЗВУКИ, ИЗДАВАЕМЫЕ РЫБАМИ

Рыбы издаю много разнообразных звуков. Звуки представляют собой колебания среды и являются результатами тех или иных движений тела рыбы или его частей. Некоторые звуки издаются рыбами специально для общения друг с другом. Есть звуки, сопровождающие жизнедеятельность рыб, — это впригые волны и колебания, возникающие при плавании, питании, захвате воздуха, выдавливании воздуха из плавательного пузыря.

Спектр звуков, связанных с движением, охватывает область частот от 20 Гц до 5 кГц. Эти звуки носят шумовой характер и отличаются невысоким давлением ( $10^2$ — $20^5$  Па) на расстоянии 1 м от рыб. Низкочастотные явления связаны с плавательными колебаниями тела, частота которых, как известно, обычно находится в пределах 4—20 Гц. Высокочастотные звуки связаны с турбулентными возмущениями среды.

Некоторые звуки связаны с газообменом. Многие виды рыб (карповые, лососевые, лабиринтовые) пользуются для дыхания и наполнения газового пузыря атмосферным воздухом. Проталкивание воздуха через узкие отверстия (воздушный канал пузыря, пищевод, кишечник, анус) вызывает звуки, напоминающие слабый писк.

При захвате добычи хищными рыбами (судаком, щукой и др.) раздается звук, напоминающий хлопок, удар или звук откупориваемой бутылки. Эти звуки имеют гидродинамическую низкочастотную, с максимальной амплитудой в области 100 Гц, и высокочастотную компоненту в области 4 кГц. Мирные и всеядные рыбы при питании издают звуки, напоминающие причмокивание или приглушенное цоканье, что может вызываться шевелением гравия отрыванием от субстрата растительности, хватанием моллюсков и ракообразных. При этом возникают звуки с максимумом в области 400—600 Гц и силой до 30 дБ. В результате перетирания пищи зубами также возникают хрусты и скрежеты, зависящие от качества корма. Довольно громкие звуки типа «бум-бум-бум» возникают при разжевывании карпом сухого зерна. При этом явно возникает резонанс в плавательном пузыре. Скрежеты, щелчки и хрусты, или стридуляции, возникают при трении челюстных и глоточных зубов, а также сочленений жестких плавниковых лучей. Некоторые из этих звуков произвольные и имеют коммуникативное значение. Таковы звуки, издаваемые при шевелении передними плавниками касатки-скрипуна и некоторых спинорогов.

У ряда рыб органы, издающие звуки, достигли определенного совершенства. Некоторые рыбы называются по характеру издаваемых звуков — барабанщики, ворчуны, хрюкальщики. Специальные барабанные мышцы прикрепляются непосредственно к плавательному пузырю или к черепу и ребрам поблизости от пузыря и имеют высокую частоту сокращений — до 100 Гц. На них проведено много экспериментов, так как это одни из немногих мышц рыб, которые удается отпрепарировать в отдельности. Барабанная дробь имеет спектр от 75 Гц до 2 кГц, звуковое давление может достигать  $10^7$  Па на расстоянии 1 м от рыбы. Барабанщиками являются многие пресноводные и морские рыбы, например угри, сомы, триглы, тресковые. Жаба-рыба имеет в пузыре перепонку с отверстием, при помощи которой она издает звуки, напоминающие гудки.

Акустическая активность рыб может иметь годовую и суточную динамику, может быть приурочена к нерестовому периоду. У некоторых рыб звуки издают только самцы.

С целью идентификации рыб по их звукам при акустической разведке издаются специальные атласы с графическими записями характеристик звуков различных видов рыб.

## Глава II. ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ

Электрические явления имеют собственное значение или сопровождают многие жизненные процессы, если происходит перемещение ионов и имеется несимметричное распределение ионов по разные стороны биологических мембран. Это обуславливает наличие электрических потенциалов и возникновение электрических токов. Электрический ток имеет определенное значение в жизни рыб. Он служит для передачи сигналов в некоторых сигналах, приводит к действию отдельные клеточные механизмы. Электрические токи, генерируемые рыбами, позволяют им общаться друг с другом, а также используются для поиска, локации, защиты и нападения.

#### § 4. ПРИРОДА БИОТОКОВ И БИОПОТЕНЦИАЛОВ

Клеточная мембрана отделяет внутреннюю среду клетки, богатую ионами калия, от межклеточной жидкости, богатой ионами натрия. Она окружена снаружи электростатически фиксированными ионами натрия, изнутри — слоем ионов хлора, которые притянуты электростатическими силами к ионам натрия. Ионы калия оттеснены в глубь клетки. Наличие ионной оболочки из положительно заряженных ионов натрия снаружи клетки и ионной подкладки из отрицательно заряженных ионов хлора изнутри мембраны создает электрическую поляризацию мембраны с разностью потенциала 60—70 мВ в нервных клетках, около 80 мВ в мышечных клетках и 20 мВ в эпителиальных клетках. Эта поляризация и электрический потенциал поддерживаются низкой проницаемостью мембран для ионов и постоянной работой ионных насосов. Клеточная мембрана обладает высоким электрическим сопротивлением — порядка 1000 Ом/см<sup>2</sup> и электрической емкостью около 1 мкФ/см<sup>2</sup>.

Движение ионов по градиенту концентрации и работа ионных насосов порождают ток покоя (рис. 5). Токи действия возникают при проведении нервного импульса по нерву при сокращении миофибриллы, при работе клетки почечного канальца, энтероцита и т. д. Специфические электрические явления возникают при освещении светочувствительных клеток, раздражении механорецепторов, хеморецепторов (рис. 6). При возбуждающем воздействии на клетку потенциал ее мембраны изменяется. Например, при раздражении нервной или мышечной клетки ее мембрана деполяризуется, т. е. мембранный потенциал уменьшается, а затем возвращается к норме через фазу гиперполяризации. Весь процесс занимает тысячные доли секунды.

Сложение токов действия отдельных клеток вызывает возникновение так называемых биотоков, которые обнаруживаются даже на некотором расстоянии от места их возникновения. Запись биотоков работающей мускулатуры называют электромиограммой. По ним можно судить о том, когда и какие группы мышц работают при различных двигательных актах. Биотоки регистрируются при плавании рыб, дыхательных движениях. Электрокардиограммы рыб, несмотря на отличие сердца рыб от человеческого, имеют те же характерные «зубцы» *PQRST*. Перед зубцом *P*, являющимся результатом сокращения предсердия, у рыб имеется волна возбуждения венозного синуса. Зубец *R* сопровождает сокращение желудочка, а зубец *T* возникает при электрической реполяризации поверхности желудочка. Для того чтобы обнаружить ток действия (акционный ток), один электрод надо приложить к невозбужденному участку ткани, другой — к возбужденному и соединить их с регистрирующим прибором (см. рис. 5).

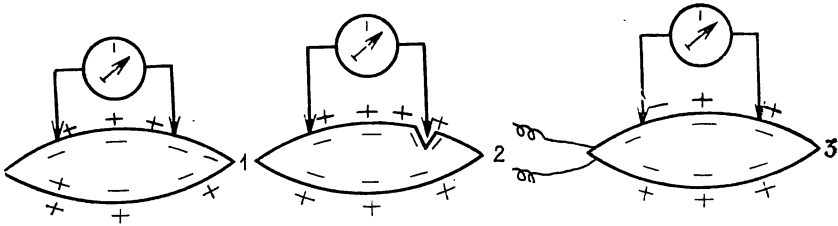


Рис. 5. Мышечные токи:

1 — ток покоя; 2 — ток повреждения; 3 — ток действия

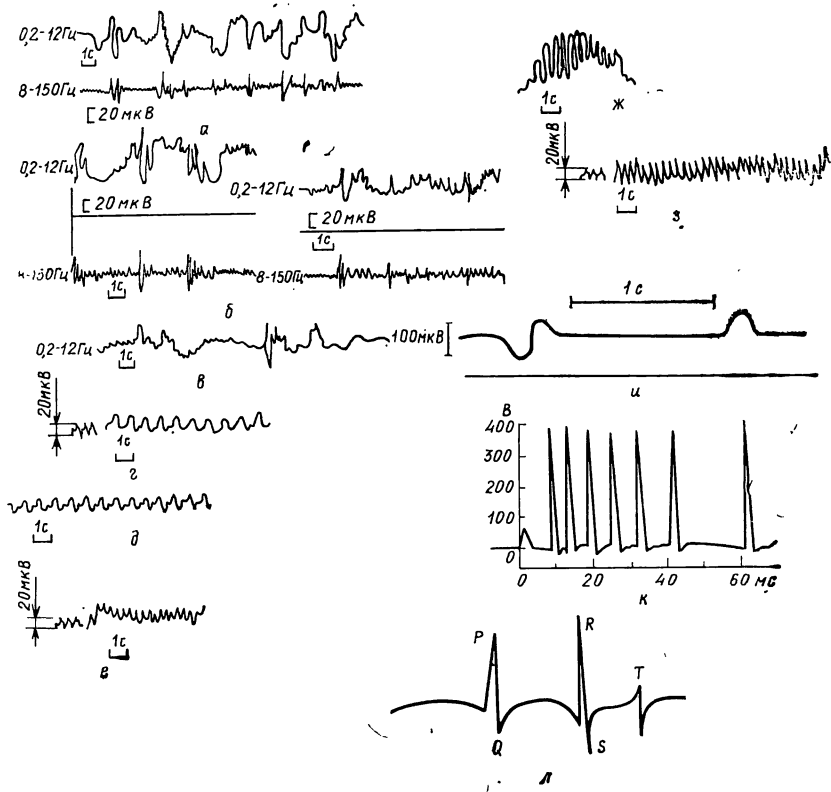


Рис. 6. Примеры биотоков некоторых рыб:

а, б, в — миограммы плавущих красноперок, ротанов, линей; г, д, е, ж, з — миограммы дыхательных движений ротана, караса и цихлазомы; и — ретинограмма при включении и выключении света; к — разряд электрического угря; л — кардиограмма угря

Записи биотоков сетчатки глаза (ретины) называются ретинограммами. Характерной особенностью их является то, что волна тока действия в них в отличие от мышц и нервов является волной гиперполяризации, а не волной деполяризации. При освещении колбочек и палочек разность потенциалов между

внутренней и внешней поверхностями мембраны растёт. По характеру сигналов от сетчатки можно определить спектральную чувствительность.

Запись биотоков головного мозга называется энцефалограммой. Как и у других позвоночных животных, энцефалограммы рыб имеют характер коротких спайков и медленных волн. Их изучение может служить для определения действия медикаментов и токсикантов, а также для решения многих научных задач, связанных с изучением нервной деятельности рыб.

При повреждении ткани в участке повреждения анионы выходят на поверхность и этот участок становится заряженным отрицательно по отношению к другим участкам. Таким образом, если поставить один электрод на повреждённый (отрицательный) и второй на неповреждённый (положительный) участки, то регистрирующий прибор покажет наличие тока — тока повреждения (см. рис. 5). Величина этого тока меньше клеточного потенциала, так как межклеточная и внеклеточная жидкости производят шунтирование (укорочение) при его измерении. У амфибий при повреждении скелетных мышц разность потенциалов равна 25—50 мВ, седалищного нерва — 20—30 мВ.

Биотоки возникают при работе органов и тканей у разных животных, но только у рыб имеются специализированные ор-

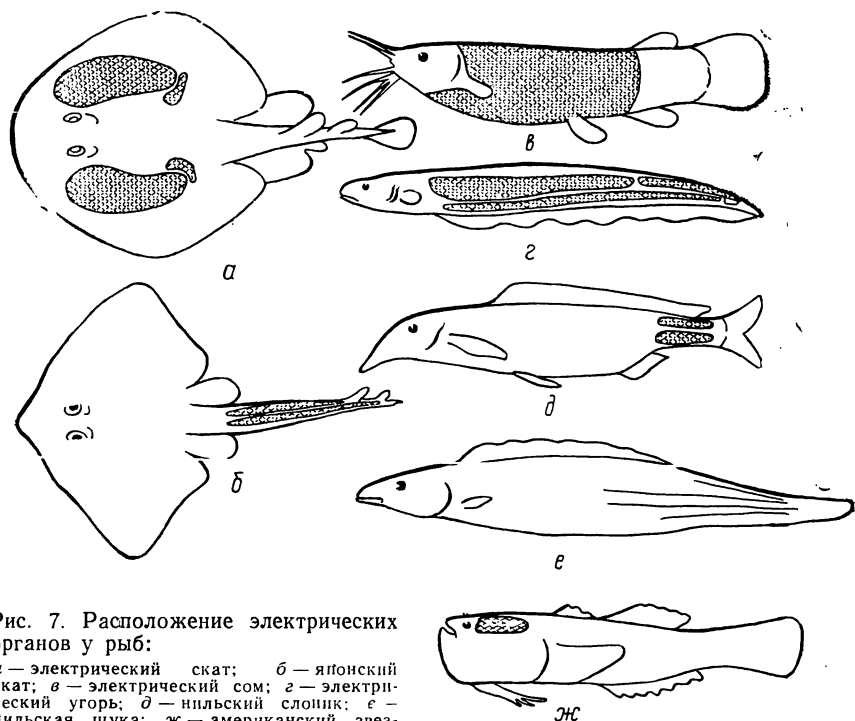


Рис. 7. Расположение электрических органов у рыб:

а — электрический скат; б — японский скат; в — электрический сом; г — электрический угорь; д — нильский слоник; е — нильская щука; ж — американский звездочет

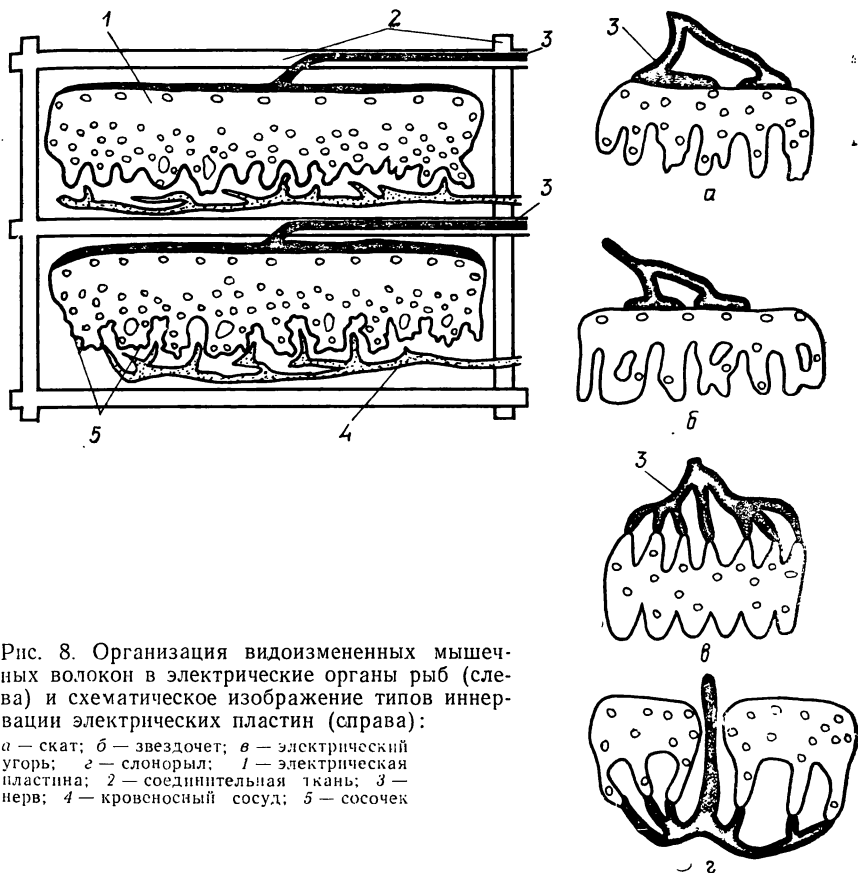


Рис. 8. Организация видоизмененных мышечных волокон в электрические органы рыб (слева) и схематическое изображение типов иннервации электрических пластин (справа): а — скат; б — звездочет; в — электрический угорь; г — слонорыл; 1 — электрическая пластинка; 2 — соединительная ткань; 3 — нерв; 4 — кровеносный сосуд; 5 — сосочек

ганы, генерирующие электрический ток (рис. 7, 8). Различают три группы рыб.

1. Сильноэлектрические рыбы обладают хорошо развитыми электрическими органами, генерирующими сильные электрические поля, служащие для нападения и защиты. К ним относятся рыбы, создающие электрические поля напряжением выше 20 В,— электрический угорь, электрический сом и др.

2. Слабоэлектрические рыбы имеют специальные электрические органы, создающие поля до 17 В, используемые для локации и связи. Представителями этой группы являются нильская щука и нильский длиннорыл.

3. Неэлектрические рыбы не имеют специализированных электрических органов, но тем не менее они могут воспринимать и перерабатывать электрическую информацию.

Между первой и второй группой имеется переходная группа — обыкновенные скаты и др., между второй и третьей группой также есть переходная группа — черноморские звездочеты.

Электрический угорь, обитающий в реках и болотах Южной Америки, относится к сильноэлектрическим рыбам. Длина этих рыб достигает 3 м. Электрический орган расположен по бокам тела и занимает примерно  $\frac{2}{3}$  объема рыбы. Он состоит из 70 столбиков, каждый столбик включает 6000 пластинок. Иннервация осуществляется многочисленными нервами, которые отходят посегментно от мотонейронов спинного мозга. Разряды крупных уррей могут достигать 600—1200 В при силе тока 1—2 А.

Электрический сом, обитающий в реках Северной Африки, имеет длину 30—90 см. У этой рыбы электрический орган образует толстый полупрозрачный чехол, покрывающий почти всю рыбу — от основания головы до начала анального и жирового плавников. Масса органа составляет около  $\frac{1}{3}$  массы тела. При разряде органа электрическое поле достигает 350 В при силе тока в десятые доли ампера. Электрический сом — ночной хищник, он не подстерегает добычу, а медленно плавает, ощупывая усиками различные предметы. При этом малейшее колебание воды вызывает у него ответную реакцию. Электрическими разрядами он испугивает жертву, на которую затем бросается, продолжая испускать электрические разряды в виде импульсов. Различают два вида разрядов: защитные с частотой 10—12 Гц и нападения с частотой 450 Гц.

Электрические скаты обитают в Мраморном, Средиземном морях и у берегов Индийского океана. Длина их тела составляет от 30 до 130 см. Они являются донными хищниками, подстерегающими добычу на дне. Электрические органы расположены у них по бокам тела, напоминая по форме почку. Масса органа составляет  $\frac{1}{4}$  массы тела. Каждый орган включает 600 шестигранных столбиков, состоящих из 40 пластинок. Электрическое поле, создаваемое при разряде органа, располагается в вертикальной плоскости, напряжение разряда 20—30 В, иногда 50 В при силе тока 50—80 А. Таким образом, электрического ската можно отнести к сильноэлектрическим рыбам, так как он при относительно невысоком напряжении создает поле большой силы тока. Наиболее мощные разряды может производить *Torpedo marmorata* (до 6 кВт).

Американские звездочеты являются сильноэлектрическими рыбами. Они обитают вдоль берегов Атлантического и Тихого океанов и у южных берегов Северной Америки. Являются донными хищниками. Они зарываются в песок, оставляя снаружи только глаза, и поражают проплывающую мимо жертву разрядами электрического тока. Их электрический орган имеет овальную форму и расположен позади глаз в расширенной глазнице (происходит из заглазничных мышц). Он состоит из 200 электрических пластинок, лицевая сторона последних расположена сверху, таким образом при возбуждении дорзальная сторона является заряженной отрицательно, а вентральная — положительно. Разряд идет в дорзо-вентральном направлении. Электрическое поле располагается вертикально, напряжение разряда равно 40—50 В при силе тока 50—60 А. Электрический орган иннервируется III парой черепно-мозговых нервов.

Обыкновенные скаты занимают среднее положение между сильно- и слабоэлектрическими рыбами. Их электрические органы расположены по обе стороны позвоночника в области хвостового плавника, спереди орган переходит в хвостовую мышцу. Орган покрыт соединительнотканной капсулой, от которой отходят продольные и поперечные перегородки, разделяющие орган на камеры, заполненные студенистым веществом. В каждой камере располагается электрическая пластинка. Число камер обычно около 2000. Лицевые поверхности пластинок располагаются спереди, таким образом спереди орган имеет отрицательный заряд. Иннервируется он нервами, начинающимися от мотонейронов спинного мозга в хвостовом отделе.

Мормириды и гимнотиды относятся к слабоэлектрическим рыбам. У этих рыб электрический орган расположен в хвостовом стебле, происходит он из хвостовых мышц. Представителем отряда мормирид является нильская щука гимнарх, достигающая в длину 2 м. У нее имеется по 4 электрических органа с каждой стороны хвостового стебля. В каждом органе со-

держится от 100 до 200 электрических пластинок. При разрядах образуются двухфазные импульсы, т. е. голова и хвост поочередно становятся по отношению друг к другу то положительными, то отрицательными. Величина разряда 4 В.

Вокруг рыбы создаются характерные электрические поля. При попадании в это поле объекта с иной проводимостью, чем вода, силовые линии в объекте сгущаются или расщепляются. Эти изменения улавливаются электрорецепторами рыб. Таким образом осуществляется их электролокация.

Африканский слоник, или нильский длиннорыл, имеет электрический орган, расположенный в хвостовом стебле, он включает 4 электрических органа, по два с каждой стороны. Каждый электрический орган содержит 92—123 электрические пластинки. При разрядах генерируется ток напряжением 7—17 В. Орган иннервируется хвостовыми мотонейронами спинного мозга. Электрический орган у этой рыбы используется как локационный устройство.

## § 5. СТРОЕНИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ОРГАНОВ

Электрические органы представляют собой столбики, состоящие из клеток плоской формы, — электрические пластинки, расположенные по бокам тела. Толщина этих клеток не превышает 10 мкм. Электрические клетки у большинства рыб имеют мышечное происхождение, у электрического сома они происходят из клеток кожи, а у рыб из семейства стернархид — из нервных клеток. Каждую клетку покрывает оболочка — электролема. Форма клеток разнообразна: округлая и цилиндрическая (у гимнотид), розеткообразная (у электрического сома), чашеобразная и дискообразная (у скатов). Та сторона пластинки, к которой подходят нервные окончания, называется лицевой и под обычным микроскопом выглядит гладкой, а под электронным видны каналцы, по которым проходят нервные волокна. Благодаря наличию полупроницаемой клеточной мембраны происходит перераспределение ионов натрия, калия, кальция, хлора. С противоположной стороны клетки подходят кровеносные сосуды, здесь же располагаются и ядра. Эта сторона поверхности у большинства рыб губчатая, морщинистая, и ее называют питательным (питательным) слоем.

У электрических рыб различают два вида мембран: возбудимые при помощи химических медиаторов и возбудимые не только химическим, но и электрическим путем. Мембраны первого вида имеются у таких морских рыб, как электрические скаты, звездочеты и др. мембраны второго вида встречаются у пресноводных рыб.

Неровная поверхность пластинки при возбуждении является электроотрицательной по отношению к ее обратной стороне. Исключение составляет электрический сом. Если поставить электроды на разные точки одной стороны пластинки, то регистрирующий прибор не покажет наличия тока, т. е. лицевая сторона работает как единое целое. Если один электрод поставить на лицевую сторону пластинки, а другой погрузить в ее цитоплазму или поставить на противоположную сторону, то возникает ток напряжением 90—150 мВ. Таким образом, разряд электри-

ческого органа имеет всегда определенное направление. У электрического угря нервные окончания подходят к хвостовой поверхности пластинки и разряд происходит от хвоста к голове. У гнуса столбики пластинок расположены в вентро-дорзальном направлении, нервные окончания находятся на вентральной стороне, разряд идет в вентро-дорзальном направлении. У электрического сома нервные окончания расположены в головной части пластинок, а отрицательно заряженным является хвост. Это можно связать с тем, что у электрического сома электрический орган происходит не из мышечных клеток, как у большинства рыб, а из клеток кожи.

Пластинки в электрических органах рыб расположены по принципу последовательного соединения. На лицевой стороне клетки, заряженной отрицательно, лежит задняя сторона вышерасположенной пластинки, заряженная положительно, и т. д. При таком соединении увеличивается общий потенциал разряда (увеличение напряжения). Столбики из клеток контактируют друг с другом по принципу параллельного соединения. При этом отрицательно заряженные лицевые стороны и положительно заряженные задние стороны соединяются между собой, что ведет к увеличению суммарного разряда (увеличение силы тока). От ориентации столбиков зависит ориентация электрического органа в целом. Если лицевая сторона столбиков ориентирована в сторону головы, то голова заряжена отрицательно относительно хвоста.

В морской воде содержится больше солей, чем в пресной, и поэтому морская вода обладает большей электропроводностью. По проводнику с большей электропроводностью более целесообразна передача тока большей силы, а по проводнику с меньшей электропроводностью — тока высокого напряжения, поэтому у рыб, обитающих в пресной воде, большую роль играет последовательное соединение, а в морской — параллельное.

### Глава III. НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система объединяет и согласует деятельность всех систем организма, в результате чего организм способен правильно реагировать на изменения внешней и внутренней среды. Нервная система состоит из центральной и периферической. В центральной нервной системе происходит переработка поступающей информации и принимаются целесообразные решения, а периферическая нервная система передает информацию и точно адресованные команды.

#### § 6. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ НЕРВА

Нерв представляет собой пучок нервных волокон — проводящих отростков нервных клеток, покрытых общей соединительнотканной оболочкой. Тела нервных клеток с ядрами и прочим

клеточным содержимым находятся в центральной нервной системе и периферических ганглиях. Нервная клетка — нейрон — представляет собой структурную единицу нервной ткани. От нейрона отходит один длинный отросток — аксон или нейрит — и несколько более коротких ветвящихся отростков — дендритов. Аксон или совсем не ветвится, или ветвится при вхождении в иннервируемый орган. Внутренняя часть аксона, так называемый осевой цилиндр, содержит аксоплазму и нейрофибриллы. Нейрофибриллы участвуют в росте нейрона, транспорте веществ вдоль аксона. Главное значение в нервной передаче имеет поверхностная мембрана осевого цилиндра.

Нервные волокна бывают безмякотные и мякотные, т. е. обладающие толстой изолирующей миелиновой оболочкой, образованной особыми клетками. Миелиновая оболочка одета еще неврилеммой, или шванновской оболочкой (рис. 9). В безмякотных нервных волокнах возбуждение распространяется непрерывно вдоль всей мембраны. В миелиновых нервных волокнах возбуждение распространяется скачкообразно от одного перехвата Ранвье к другому, как бы перепрыгивая через участки, покрытые миелиновой оболочкой. Эти расстояния достигают 1 мм. Скорость распространения нервного импульса по мякотным волокнам больше, чем по безмякотным, где она находится в прямой связи с толщиной волокна.

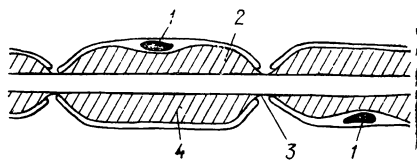


Рис. 9. Строение миелинизированного нервного волокна:

1 — ядро шванновской клетки; 2 — шванновская оболочка; 3 — перехват Ранвье; 4 — миелин

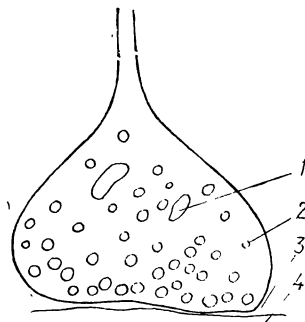


Рис. 10. Схема синапса:

1 — митохондрия; 2 — синаптический пузырь; 3 — синаптическая терминаль; 4 — пресинаптическая мембрана

При возбуждении нервного волокна происходит деполяризация, т. е. уменьшение, или инверсия, поляризации мембраны. Проведение возбуждения — это распространение волны деполяризации по плазматической мембране. Нервное возбуждение распространяется по нервам в виде нервных импульсов (спайков), которые характеризуются быстронарастающим и спадающим возбуждением, распространяющимся по нейрону и сопро-

обладающим изменением физико-химических свойств и электрического потенциала возбужденного участка. Этот процесс является самораспространяющимся от источника возбуждения и происходит он без затухания. Повреждение нервного волокна нарушает проведение импульса. Возбуждение, передающееся по какому-либо нервному волокну, не передается на соседние нервные волокна этого же нервного ствола. Возбуждение по нервному стволу может одновременно передаваться в двух направлениях — центростремительном и центробежном.

Окончания аксона теряют миелиновую оболочку и образуют своеобразные утолщения — синаптические бляшки (рис. 10). Синапсы (контакты) состоят из пресинаптической мембраны нерва, постсинаптической мембраны иннервируемой клетки (мышечной, нервной или железистой), на которую передается возбуждение, и синаптической щели шириной 0,2—0,5 мкм, расположенной между этими двумя мембранами. Синаптическая щель заполнена межтканевой жидкостью.

В синапсах центральной нервной системы происходят контакты между аксоном одного нейрона и клеточным телом другого — аксосоматические синапсы; между аксоном одного нейрона и дендритом другого — аксодендритические синапсы; между аксоном одного нейрона и аксоном другого — аксоаксонные синапсы. Периферические синапсы осуществляют контакт между аксоном двигательного нейрона и работающим органом. На одних клетках оканчиваются сотни или тысячи пресинаптических волокон, другие могут иметь один синапс. Синапсы могут быть возбуждающими или тормозящими в зависимости от того, активизируют они или подавляют деятельность органа. Возбуждающим медиатором, выделяющимся в центральных и мионевральных синапсах, является адреналин; центральными возбуждающими медиаторами являются глутаминовая и аспарагиновая аминокислоты, тормозящими медиаторами центральной нервной системы являются  $\gamma$ -аминомасляная кислота и глицин.

В области синапсов локализован фермент холинэстераза, разрушающий ацетилхолин и подготавливающий постсинаптические мембраны к воздействию новых порций ацетилхолина. Разрушение ацетилхолина происходит в течение рефракторной фазы синаптической передачи.

Передача возбуждения в синапсах может происходить не только химическим, но и электрическим путем. Электрические контакты обнаружены в большом количестве в головном мозге рыб. Эти контакты являются щелевыми. Электрические синапсы могут быть как возбуждающими, так и тормозящими. Электрическая передача происходит в тех случаях, когда имеет значение скорость проведения, или синхронность, ответной реакции. Так, у некоторых электрических рыб имеется электротоническая связь между клетками, регулирующими работу электрических органов. Электрические синапсы имеют маунтнеровские клетки.

При возбуждении в 400—500 раз увеличивается проницаемость мембраны для  $\text{Na}^+$  за счет удаления ионов  $\text{Ca}$  с устьев пор. Ионы натрия начинают поступать внутрь клетки вдоль концентрационного градиента со скоростью, в 10—15 раз превышающей поступление ионов  $\text{K}^+$  наружу. Ввиду значительного

оттока  $\text{Na}^+$  внутрь снаружи начинают преобладать ионы хлора и происходит инверсия мембраны — на внутренней поверхности скапливаются положительные ионы, снаружи — отрицательные. Вслед за этим в клетке возникают восстановительные процессы, проницаемость мембраны для ионов натрия опять понижается, а для ионов калия возрастает, и поток положительно заряженных ионов калия начинает поступать наружу. Наружная поверхность опять становится заряженной положительно, внутренняя — отрицательно. Эта фаза восстановления поляризации мембраны называется реполяризацией.

В тормозных синапсах наблюдается явление гиперполяризации — увеличение потенциала между внутренней и наружной поверхностями мембран. При действии тормозного медиатора ионы калия начинают в большом количестве выходить на поверхность, а ионы хлора проникать внутрь. Это увеличивает электроположительный заряд мембраны, волна возбуждения не может пройти через этот участок, и развивается торможение. Медиаторами торможения являются глицин и  $\gamma$ -аминомасляная кислота. Глицин — главный медиатор торможения в клетках спинного мозга,  $\gamma$ -аминомасляная кислота — в клетках головного мозга; в частности она оказывает тормозное действие на маунтнеровские клетки серебряного караса.

Под электронным микроскопом в нервном окончании видны пузырьки, в которых содержится медиатор. Например, в электрическом органе ската каждый пузырек имеет диаметр 0,84 мкм и содержит примерно 70 тыс. молекул ацетилхолина. При возбуждении пузырьки лопаются, медиатор освобождается и выходит в синаптическую щель, воздействуя на постсинаптическую мембрану, что приводит к возрастанию проницаемости мембраны для ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$ . Происходит деполяризация мембраны, что проявляется в виде электроотрицательного постсинаптического потенциала. Когда постсинаптический потенциал достигает критической величины, во внесинаптических участках мембраны возникает ток действия, распространяющийся вдоль клеток органа, вызывая его деятельность. Для химических синапсов характерно одностороннее проведение возбуждения. Потенциал действия, возникающий в мышечной, нервной или железистой клетках, не может пройти через синаптическую щель в обратном направлении и возбудить нервное окончание. Проведение возбуждения по синапсу идет медленнее, чем по нервному волокну. На выделение медиатора и прохождение его через синаптическую щель нужно время. Это вызывает так называемую синаптическую задержку. Лабильность синапсов, т. е. способность проводить определенное количество волн возбуждения в единицу времени, меньше, чем лабильность нервов и мышц. Синапсы истощаются при меньшей силе и частоте импульсов, чем мышцы и нервы, т. е. обладают большей утомляемостью. Таким образом синапсы предохраняют мышцу от истощения ее энергетических ресурсов и утомления.

О возбудимости ткани можно судить по величине реобазы — наименьшему напряжению тока, вызывающему сокращение мышцы, а о скорости возникновения возбуждения — по величине хронаксии — наименьшему времени, в течение которого для возбуждения ткани необходимо воздействие на ткань импульсов тока с напряжением, равным удвоенной реобазе.

Ответ на стимуляцию находится в прямой зависимости от силы раздражения. Однако при воздействии на проводящий нерв наркотического вещества эта зависимость нарушается. Такое нарушение Н. Е. Введенский назвал парабнозом. Сначала наблюдается уравнивание ответов на стимулы разной силы (уравнительная фаза), затем более сильные стимулы начинают вызывать более слабый ответ (парадоксальная фаза), далее нерв вообще перестает проводить импульсы (тормозная фаза).

## § 7. СТРОЕНИЕ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Нервная система рыб состоит из центральной нервной системы — головного спинного мозга и периферической нервной системы, состоящей из нервов и ганглиев. Периферическая нервная система по функциональному признаку делится на

соматическую (или анимальную) и вегетативную (или автономную).

Соматические нервы выходят из спинного мозга по сегментам и распределяются в соответствующих метамерах тела. Распределение волокон вегетативной нервной системы не соответствует метамерному строению тела. Соматические нервы иннервируют только скелетную мускулатуру, вегетативная нервная система иннервирует все органы, в том числе и скелетную мускулатуру, т. е. вегетативная нервная система является универсальной иннервацией. Волокна соматической нервной системы доходят до периферии, не прерываясь, а волокна вегетативной нервной системы обязательно прерываются в нервных узлах, так что нервные пути вегетативной нервной системы состоят из двух нейронов. Клеточное тело первого нейрона лежит в центральной нервной системе, его аксон — преганглионарное нервное волокно, оканчивается в нервном узле — ганглии, где лежит клеточное тело второго нейрона. Аксон второго нейрона образует постганглионарное нервное волокно, которое оканчивается в стенке иннервируемого органа.

Эфферентные пути вегетативной и соматической нервной системы разные. Хотя в пределах спинномозговых нервов все эфферентные импульсы выходят по вентральному корешку, вскоре этот корешок у рыб делится на три веточки. По двум веточкам импульсы идут к мышцам, а по третьей — висцеральной — к внутренним органам. В то же время у вегетативной и соматической нервной систем имеются и общие черты. Афферентные пути у этих двух систем общие. Вегетативная нервная система не имеет собственных афферентных путей. Обе системы регулируются центрами головного мозга. В целостной реакции организма при выполнении поведенческих условно-рефлекторных реакций участвуют как соматическая, так и вегетативная нервная система. Последняя способствует лучшему кровоснабжению органов и улучшению в них обмена веществ.

Вегетативную нервную систему делят на две части: симпатическую и парасимпатическую. Центры парасимпатической нервной системы рыб располагаются в среднем и продолговатом мозге. Наличие крестцовой парасимпатической системы у рыб не доказано. В парасимпатической нервной системе преганглионарные нервные волокна длинные, идущие в соответствующие парасимпатические ганглии, которые обычно располагаются в стенке иннервируемого органа. Постганглионарные волокна короткие. Интервал времени между возникновением нервного импульса и реакцией эффектора очень короткий (сотые и тысячные доли секунды).

Центры симпатической нервной системы связаны со спинным мозгом. По выходе из спинного мозга преганглионарные волокна симпатической нервной системы прерываются в ганглиях пограничного симпатического ствола, расположенного по

двум сторонам позвоночника, а также в ганглиях полости тела. Преганглионарные нервные волокна в симпатической нервной системе короткие, постганглионарные — длинные. Интервал времени между возникновением импульсов в волокнах вегетативной нервной системы и реакцией эффектора составляет несколько секунд. Нервные волокна вегетативной нервной системы обладают низкой возбудимостью и малой скоростью проведения возбуждения. В окончаниях парасимпатической нервной системы образуется медиатор — ацетилхолин, в постганглионарных симпатических нервных волокнах — катехоламин (адреналин и норадреналин).

Влияние вегетативной нервной системы на органы проявляется в пусковом, корригирующем и адаптационно-трофическом действиях. При пусковом действии работают органы, функционирующие периодически, например некоторые железы. При корригирующем действии усиливается или ослабляется деятельность органов, работающих постоянно, например сердца, жабр и др. Адаптационно-трофическая функция вегетативной нервной системы заключается в изменении обмена веществ и функционального состояния органов и тканей, благодаря чему организм лучше приспосабливается к меняющимся условиям внешней и внутренней сред.

Блуждающий нерв, или вагус, — основа парасимпатической нервной системы. У рыб, имеющих желудок, стимуляция вагуса ведет к сокращению желудка, но не кишечника. У безжелудочных рыб в этом случае наблюдается сокращение кишечника или его

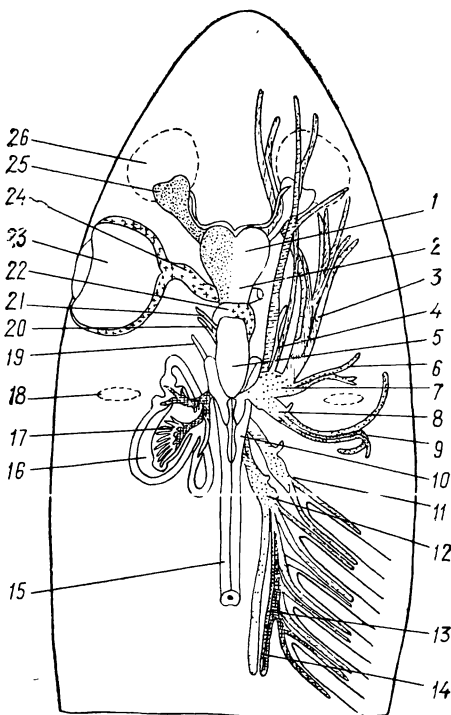


Рис. 11. Головной мозг акулы и его нервы:

1 — передний мозг; 2 — промежуточный мозг; 3 — верхнечелюстная ветвь тройничного нерва; 4 — глазные ветви тройничного нерва; 5 — мозжечок; 6 — нижнечелюстная ветвь блуждающего нерва; 7 — тройничный нерв (V); 8 — лицевой нерв (VII); 9 — языкоглоточная ветвь лицевого нерва; 10 — продолговатый мозг; 11 — языкоглоточный нерв (IX); 12 — вагус, или блуждающий нерв (X); 13 — ветвь вагуса к боковой линии; 14 — спланхическая, или полостная, ветвь вагуса; 15 — спинной мозг; 16 — внутреннее ухо; 17 — слуховой нерв (VIII); 18 — брызгальце; 19 — глазотводящий нерв (VI); 20 — глазодвигательный нерв (III); 21 — блоковый нерв (IV); 22 — средний мозг; 23 — глаз; 24 — зрительный нерв (II); 25 — обонятельная луковица; 26 — обонятельная ямка

части, хотя не исключена возможность одновременной стимуляции адренергических нервов в черепной области симпатической цепи.

Симпатическая нервная система акул содержит паравертебральные (околопозвоночные) ганглии — по одному и более на каждый спинномозговой нерв. Однако компактной симпатической цепочки вдоль позвоночника у них не образуется. Кроме того, дальше конца почек симпатических ганглиев у акул не найдено. Нет у них черепных симпатических ганглиев и афферентных симпатических входов в голову (рис. 11), и тем не менее симпатическая иннервация может проникать туда по артериальным и периваскулярным сплетениям.

У костистых рыб паравертебральные ганглии связаны друг с другом (рис. 12) и образуют две хорошо выраженные симпатические цепочки, которые тянутся от головы до конца хвоста.

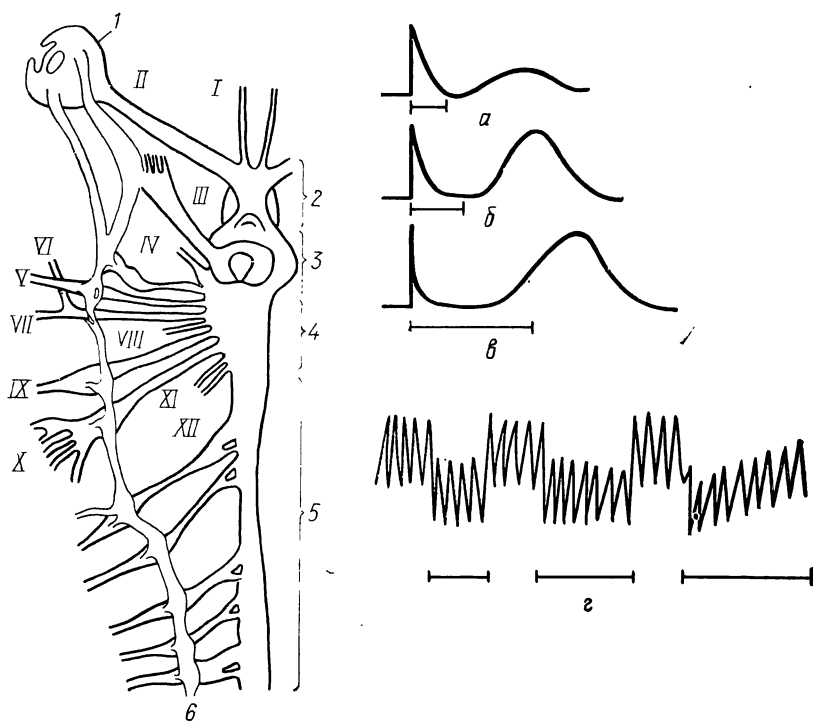


Рис. 12. Передний конец нервной системы костистой рыбы:

1 — глаз; 2 — передний мозг; 3 — средний мозг; 4 — продолговатый мозг; 5 — спинной мозг; 6 — симпатическая цепочка; I — обонятельный (чувствительный) нерв; II — зрительный (чувствительный) нерв; III — глазодвигательный нерв; IV — блоковый (двигательный) нерв; V — тройничный (двигательно-чувствительный) нерв; VI — глазоотводящий нерв; VII — лицевой (двигательно-чувствительный) нерв; VIII — слуховой (чувствительный) нерв; IX — языкоглоточный нерв; X — блуждающий (двигательно-чувствительный) нерв; XI — добавочный нерв; XII — подъязычный нерв

Рис. 13. Действие раздражения вагуса на кишечник (а, б, в) и сердце (г) линия

Они обычно имеют связи с *III*, *V*, *VII*, *IX* и *X* нервами. В хвостовой части оба симпатических ствола заключены в гемальный канал позвоночника.

Четкое разделение вегетативной нервной системы на симпатическую и парасимпатическую наблюдается у высших позвоночных, а у рыб нет такого четкого деления ни по типу медиаторов, ни по характеру действия (стимуляция или торможение) табл. 3. Довольно явственные свойства парасимпатической нервной системы обнаруживаются у глазодвигательного и блуждающего нервов рыб. Глазодвигательный нерв снабжен преганглионарным волокном, от которого постганглионарные волокна идут к главному яблоку и вызывают расслабление гладкой мускулатуры и расширение зрачка. Жаберные ответвления блуждающего нерва иннервируют жаберные сосуды. Они, по-видимому, вырабатывают холинэргический медиатор вазопрессин, вызывающий уменьшение просвета жаберных сосудов. Висцеральные (полостные) ветви вагуса распространяют эфферентные волокна к сердцу, желудку, кишечнику, плавательному пузырю и кровеносным сосудам этих органов. Раздражение вагуса ведет к уменьшению сердечного тонуса. Частота сердцебиений не уменьшается, но уменьшается их сила (рис. 13). Желудочно-ки-

Т а б л и ц а 3. Примеры действия нервов симпатической и парасимпатической нервной системы рыб

Нервная система	Нерв	Орган-мишень	Действие	Медиатор
Парасимпатическая	Окуломотторный	Радужина	Расширение зрачка	Ацетилхолин
Симпатическая	Тройничный	То же	Сужение зрачка	То же
Парасимпатическая	Вагус	Жаберные сосуды	Сужение просвета	»
Парасимпатическая	То же	Желудок	Сокращение, расслабление	» или норадреналин
Парасимпатическая	»	Сердце	Понижение тонуса	Ацетилхолин
Симпатическая	Передний спланхничный	То же	Учащение ритма	Норадреналин
Парасимпатическая	Вагус	Плавательный пузырь	Секреция газа	Ацетилхолин
Симпатическая	Передний спланхничный	То же	Резорбция газа	Норадреналин
Симпатическая	То же	Желудок и кишечник	Сокращение	Ацетилхолин
Симпатическая	»	То же	Расслабление	Норадреналин
Симпатическая	»	Мочеполовые протоки	Сокращение	Ацетилхолин
Симпатическая	Средние спланхнические нервы	Хроматофобры	Экспансия пигмента (потемнение)	То же
Симпатическая	То же	То же	Контракция (посветление)	Норадреналин
Симпатическая	»	Светящиеся органы	Свечение	То же

щечный тракт обычно иннервирован передним спланхническим нервом, отходящим от правой симпатической цепи. У форели обнаружен также задний спланхический нерв, идущий к гинеталиям и мочевому пузырю через периаартериальные нервные сплетения, т. е. идущие вдоль кровеносных сосудов. При стимулировании кишечника происходит сокращение его поперечнополосатой мускулатуры, а после прекращения стимуляции сокращается гладкая мускулатура. Симпатическая иннервация радужины глаза (сужение зрачка) обнаружена у ряда костистых рыб. Этот эффект снимается атропином, т. е. эти нервы холинергические. Симпатические нервы идут также к поперечнополосатой глазодвигательной мускулатуре, их перерезка ведет к нарушению координации движений глаз.

При некоторых электрических стимуляциях вагуса костистых рыб наблюдается учащение сердцебиений, предупреждаемое медикаментами, блокирующими адренергические нейроны и снимающими действие адреналина. По-видимому, это вызвано наличием симпатических влияний на вагус через внутричерепные связи. Такие же факты известны при иннервации плавательного пузыря.

Данные о влиянии симпатической нервной системы на кровеносные сосуды рыб очень противоречивы. По-видимому, нервные влияния на кровеносную систему имеют местное значение, а общее действие осуществляется путем секретиции адреналина клетками хромаффинных желез.

В симпатической регуляции кишечника возможно как прямое, так и опосредованное влияние, например через возбуждение расслабляющих нейронов. Возможно, возбуждающие волокна — холинергические (т. е. их действие подобно действию ацетилхолина), а ингибирующие — адренергические (подобно действию адреналина), так как катехоламины вызывают расслабление кишечника у ряда исследованных видов. Волокна, отходящие из паравертебральных ганглиев, собираются в передний, средний и задний спланхические нервы, иннервирующие пищеварительный тракт, половые и мочевые протоки. У акул и костистых рыб стимуляция симпатических ганглиев, как и воздействие ацетилхолином, вызывает сужение яйцеводов, сокращение мочевого пузыря.

Меланофоры у большинства рыб находятся под контролем симпатических адренергических волокон, так же как и светящиеся органы. Скорость проведения нервных импульсов по маунтнеровским волокнам у разных видов рыб колеблется от 18 до 63 м/с. В волокнах обонятельного нерва скорость проведения составляет всего 0,2 м/с. Такие показатели типичны для всех позвоночных.

## § 8. СПИННОЙ МОЗГ

Спинной мозг рыб занимает позвоночный канал от головы до хвоста. В передней части тела он переходит в продолговатый мозг. Спинной мозг состоит из центрального спинномозгового канала, вдоль которого располагаются нервные клетки преимущественно мультиполярного типа (с большим количеством отростков). Спинной мозг покрыт тремя мозговыми оболочками: мягкой или сосудистой (внутренней), паутинной (средней) и твердой (наружной). Пространство между мягкой и паутинной оболочками (подпаутинное пространство) и спинномозговой канал заполнены спинномозговой жидкостью.

У круглоротых спинной мозг имеет вид плоской ленты, состоящей со стороны брюшной полости из серого вещества, где содержатся тела нервных клеток, а в верхнюю белую часть простираются проводящие элементы. У костистых рыб сечение

спинного мозга имеет округло-треугольную форму. Серое вещество образует дорзальные и вентральные рога; на периферии находится белое вещество, включающее дорзальные, вентральные и латеральные столбы. Дорзальные столбы состоят из чувствительных нервных волокон, направляющихся к головному мозгу. Вентральные столбы содержат двигательные волокна, идущие от головного мозга, а латеральные столбы состоят из центробежных и центростремительных волокон. У некоторых рыб сильное развитие периферических нервов приводит к увеличению зон спинного мозга соответственно центрам этих нервов. Так, у морского петуха развито пять парных вздутий вентрального отдела передней части спинного мозга соответственно пяти нервам, иннервирующим передние увеличенные и способные к самостоятельным движениям лучи грудных плавников.

Спинальный мозг функционально подразделяется на сегменты соответственно числу позвонков, от которых отходят спинномозговые нервы. Они выходят из вентральных (брюшных) и дорзальных (спинных) корешков спинного мозга. Дорзальные корешки берут начало от биполярных нервных клеток, расположенных в спинномозговых ганглиях, по этим корешкам возбуждение идет в спинной мозг. Вентральные корешки начинаются от моторных клеток, расположенных в вентральных рогах спинного мозга, по этим корешкам возбуждение распространяется на периферию. В состав вентральных корешков входят также волокна вегетативной нервной системы. Вентральные корешки содержат двигательные нервные волокна, а дорзальные — чувствительные. У миног и ланцетника спинные и брюшные корешки не соединяются и образуют самостоятельные нервы. У миксин и рыб вентральные и дорзальные корешки соединяются после выхода из спинного мозга и образуют смешанные (несущие чувствительные, двигательные и вегетативные волокна) спинномозговые нервы, выходящие посегментно с правой и левой сторон тела. Спинномозговой нерв затем распадается на три ветви — спинную, брюшную и внутреннюю, иннервирующие соответствующие мышцы и кровеносные сосуды и внутренние органы. В состав внутренней (висцеральной) ветви входят волокна вегетативной нервной системы.

При перерезке дорзальных корешков наблюдается нарушение чувствительности в сегментах, соответствующих перерезаным корешкам, при перерезке вентральных корешков наблюдаются двигательные нарушения в соответствующих миомерах. Если же перерезку произвести только в одном сегменте, то никаких нарушений не произойдет, так как каждый спинномозговой нерв иннервирует не только соответствующий ему миомер, но и прилежащие к нему спереди и сзади миомеры. Это указывает на то, что имеется перекрытие зон распространения афферентных и эфферентных нервных волокон. При раздраже-

нии миомеров тела возникают биотоки в соседних дорзальных корешках.

Спинальный мозг выполняет рефлекторную и проводниковую функции. Рефлекторная функция заключается в осуществлении спинным мозгом ряда простых рефлексов. Спинальный мозг иннервирует всю скелетную мускулатуру, за исключением мышц головы, иннервация которых осуществляется черепно-мозговыми нервами. Спинальный мозг принимает участие в выполнении различных двигательных реакций туловища и плавников. Некоторые реакции осуществляются только за счет центров спинного мозга, другие — за счет различных отделов головного мозга, в последнем случае спинной мозг выполняет проводниковую функцию.

В спинном мозге берут начало эфферентные нейроны, ведающие работой внутренних органов, — сосудодвигательные центры, центры управления хроматофорами. В спинном мозге рыб, имеющих электрические органы, в определенных его сегментах имеются особые ганглиозные клетки, от которых отходят нервные волокна к этим органам.

Проводниковая функция спинного мозга заключается в проведении возбуждения как в восходящем направлении — к головному мозгу, так и в нисходящем — от головного мозга через спинной мозг по спинномозговым нервам к мышцам и различным органам. В спинной мозг поступают импульсы от различных рецепторов — проприорецепторов мышц, суставов, связок, интеро- и экстерорецепторов. Эта информация (афферентные импульсы) по боковым чувствительным столбам передается в продолговатый мозг и мозжечок.

Среди эфферентных элементов в спинном мозге рыб следует отметить гигантские аксоны маунтнеровских клеток — двух крупных нейронов, расположенных в области продолговатого мозга, на уровне ядра VIII пары нервов. Их нервные волокна образуют ретикуло-спинальный тракт, распространяющийся до конца спинного мозга. Эти клетки играют роль в запуске стартового броска рыбы при звуковом пугающем раздражении, вызывая резкое движение хвостового плавника. Они отсутствуют или плохо развиты у донных рыб. Другие нисходящие пути связывают спинной мозг с такими центрами регуляции движений, как вестибулярный аппарат и мозжечок, — вестибуло-спинальный иocerebellо-спинальный тракты.

Если нарушить связь головного мозга с продолговатым, но сохранить связь спинного и продолговатого мозга, у рыб сохраняется способность к передвижению, но нарушается координация движений. При отделении спинного мозга от продолговатого наступает явление шока — животное не способно двигаться. Шок можно объяснить тем, что при нарушении связи прекращается поток импульсов из головного мозга, регулирующий работу спинного мозга и его центров, расположенных ниже перерезки, некоторое время неспособных к самостоятельной работе. Большое значение при этом имеет выключение импульсов от ретикулярной формации мозгового ствола, в норме

активизирующей работу спинного мозга. Чем выше ступень, на которой стоит животное на лестнице эволюционного развития, тем дольше у него продолжается явление шока. Так, у рыб и амфибий шок продолжается 2—15 мин, у птиц — несколько часов, у собак — несколько недель, у человека несколько месяцев. Когда проходит шок, восстанавливаются только рефлекторные движения, т. е. ответные реакции на какие-либо раздражения извне. Например, вздрагивание в ответ на укол иглой.

У рыб в отличие от высших животных спинной мозг регенерирует и его деятельность восстанавливается. После высокой перерезки спинного мозга карась неспособен плавать. Через два месяца плавательные движения у него восстанавливаются. При гистологическом исследовании обнаруживается регенерация нервных путей. У акул с перерезанным спинным мозгом наблюдаются не только движения передней части тела, но и согласованные с ней движения задней части, расположенной ниже перерезки. Это объясняется тем, что передняя часть тела движется за счет того, что двигательные центры передней части спинного мозга сохранены. Движения этих мышц механически передаются мышцам задней части тела, так как волна мышечного сокращения проходит по всему туловищу. В проприорецепторах мышц задней половины возникает возбуждение, которое передается в соответствующие сегменты спинного мозга к двигательным центрам, а оттуда — снова к мышцам. Таким образом, для существования локомоторного ритма у спинальных рыб нужна афферентная сигнализация. Если перерезать дорзальные, чувствительные корешки или разрушить задние сегменты спинного мозга, то двигательные реакции исчезают.

## § 9. ГОЛОВНОЙ МОЗГ

Головной мозг рыб очень мал, причем чем крупнее рыба, тем относительная масса мозга меньше. У крупных акул масса мозга составляет всего несколько тысячных долей процента массы тела. У осетровых и костистых рыб, весящих несколько килограммов, его масса достигает сотых долей процента массы тела. При массе рыбы в несколько десятков граммов мозг составляет доли процента, а у рыб, весящих меньше 1 г, мозг превышает 1% массы тела. Это показывает, что рост мозга отстает от роста всего тела. Очевидно, основное развитие мозга происходит во время эмбрионально-личиночного развития. Разумеется, наблюдаются и межвидовые различия в относительной массе мозга.

Головной мозг состоит из пяти основных отделов: переднего, промежуточного, среднего, мозжечка и продолговатого мозга (рис. 14).

Строение головного мозга различных видов рыб различно и в большей степени зависит не от систематического положения рыб, а от их экологии. В зависимости от того, какие рецепторные аппараты преобладают у данной рыбы, соответственно развиваются и отделы мозга. При хорошо развитом обонянии увеличивается передний мозг, при хорошо развитом зрении — средний мозг, у хороших пловцов — мозжечок. У пелагических рыб хорошо развиты зрительные доли, относительно слабо развиты полосатые тела, хорошо развит мозжечок. У рыб, ведущих малоподвижный образ жизни, мозг характеризуется слабым развитием полосатых тел, маленьким шишкообразным мозжечком, иногда хорошо развитым продолговатым мозгом.

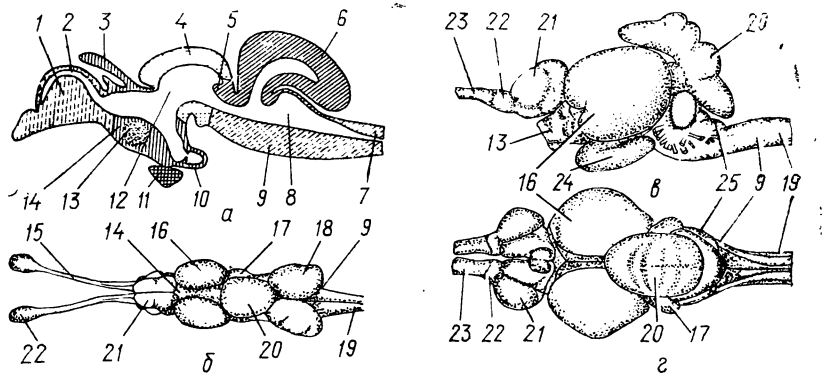


Рис. 14. Строение мозга костистых рыб:

*а* — схематическое изображение продольного разреза мозга; *б* — мозг карася, вид со спины; *в* — мозг желтохвоста, вид сбоку; *г* — мозг желтохвоста, вид со спины; 1 — передний мозг; 2 — первый мозговой желудочек; 3 — эпифиз; 4 — средний мозг; 5 — заслонка мозжечка; 6 — мозжечок; 7 — мозговой канал; 8 — четвертый мозговой желудочек; 9 — продолговатый мозг; 10 — сосудистый мешок; 11 — гипофиз; 12 — третий мозговой желудочек; 13 — ядро зрительного нерва; 14 — промежуточный мозг; 15 — обонятельный тракт; 16 — зрительные доли; 17 — миндалевидные бугры; 18 — вагусные доли; 19 — спинной мозг; 20 — крыша мозжечка; 21 — обонятельные доли; 22 — обонятельная луковица; 23 — обонятельный тракт; 24 — гипоталамус; 25 — выступы мозжечка

**Продолговатый мозг.** Продолговатый мозг является продолжением спинного мозга. В своей передней части он переходит в задний отдел среднего мозга. Верхняя его часть — ромбовидная ямка — прикрыта эпендимой, на которой располагается заднее сосудистое сплетение. Продолговатый мозг выполняет ряд важных функций. Являясь продолжением спинного мозга, он играет роль проводника нервных импульсов между спинным мозгом и различными отделами головного мозга. Нервные импульсы проводятся как в нисходящем, т. е. к спинному мозгу, так и в восходящем направлениях — к среднему, промежуточному и переднему мозгу, а также к мозжечку.

В продолговатом мозге расположены ядра шести пар черепно-мозговых нервов (V—X). Из этих ядер, представляющих собой скопление нервных клеток, берут начало соответствующие черепно-мозговые нервы, выходящие попарно с двух сторон мозга. Черепно-мозговые нервы иннервируют различные мышцы и рецепторные органы головы. Волокна блуждающего нерва иннервируют различные органы и боковую линию. Черепно-мозговые нервы могут быть трех видов: чувствительные, если в их составе имеются веточки, проводящие афферентные импульсы от органов чувств; двигательные, несущие только эфферентную импульсацию к органам и мышцам; смешанные — имеющие в своем составе чувствительные и двигательные волокна.

**V пара — тройничный нерв.** Начинается на боковой поверхности продолговатого мозга, делится на три ветви: глазничный нерв, который иннервирует переднюю часть головы; верхнечелюстной нерв, проходящий под глазом вдоль верхней челюсти и иннервирующий кожу передней части головы и небо; нижнечелюстной нерв, идущий вдоль нижней челюсти, иннервирующий кожу, слизистую оболочку ротовой полости и нижнечелюстную мускулатуру. Этот нерв содержит двигательные и чувствительные волокна.

VI пара — отводящий нерв. Берет начало от дна продолговатого мозга, вблизи средней его линии, и иннервирует мышцы глаза.

VII — лицевой нерв. Является смешанным нервом, отходит от боковой стенки продолговатого мозга, непосредственно позади тройничного нерва и нередко с ним связан, образует сложный ганглий, от которого отходят две ветви: нерв органов боковой линии головы и ветвь, иннервирующая слизистую оболочку нёба, подъязычную область, вкусовые сосочки полости рта и мышцы жаберной крышки.

VIII — слуховой, или чувствительный, нерв. Иннервирует внутреннее ухо и лабиринтовый аппарат. Его ядра располагаются между ядрами блуждающего нерва и основанием мозжечка.

IX — языкоглоточный нерв. Отходит от боковой стенки продолговатого мозга и иннервирует слизистую оболочку нёба и мышцы первой жаберной дуги.

X — блуждающий нерв. Отходит от боковой стенки продолговатого мозга многочисленными веточками, которые образуют две ветви: боковой нерв, иннервирующий органы боковой линии в туловищной части; нерв жаберной крышки, иннервирующий жаберный аппарат и некоторые внутренние органы. По бокам ромбовидной ямки располагаются утолщения — вагальные доли, где расположены ядра блуждающего нерва.

У акул имеется XI нерв — конечный. Его ядра расположены на передней или нижней стороне обонятельных долей, нервы проходят по дорзо-латеральной поверхности обонятельных трактов к обонятельным мешкам.

В области продолговатого мозга располагаются жизненно важные центры. Этот отдел мозга осуществляет регуляцию дыхания, сердечной деятельности, пищеварительного аппарата и др.

Дыхательный центр представлен группой нейронов, регулирующих дыхательные движения. Можно выделить центры вдоха и выдоха. Если разрушить половину продолговатого мозга, то дыхательные движения прекращаются только на соответствующей стороне. После прекращения притока крови дыхательный центр у акул продолжает работать еще в течение часа. В области продолговатого мозга располагается также центр, регулирующий работу сердца и сосудов. Следующим важным центром продолговатого мозга является центр, регулирующий работу хроматофоров. При раздражении этого центра электрическим током происходит посветление всего тела рыбы. Здесь же находятся центры, регулирующие работу желудочно-кишечного тракта.

У рыб, имеющих электрические органы, разрастаются двигательные области продолговатого мозга, что приводит к образованию крупных электрических долей, которые являются своеобразным центром синхронизации разрядов отдельных электрических пластинок, иннервируемых различными мотонейронами спинного мозга. В результате этой синхронизации разряд всех пластинок происходит одновременно, и это приводит к увеличению его напряжения.

У рыб, ведущих малоподвижный образ жизни, большое значение имеет вкусовой анализатор, в связи с чем у них развиваются специальные вкусовые доли.

В продолговатом мозге расположены в непосредственной близости от ядер VIII и X пар нервов — центры, ведающие движением плавников. При электрическом раздражении продолговатого мозга сзади от ядра X пары происходят изменения частоты и направления движения плавников.

Особое значение в составе продолговатого мозга имеет группа ганглиозных клеток в виде своеобразной нервной сети, называемой ретикулярной формацией. Она начинается в спинном мозге, далее встречается в продолговатом и среднем мозге. У рыб ретикулярная формация связана с афферентными волокнами вестибулярного нерва (VIII) и нервов боковой линии (X), а также с волокнами, отходящими от среднего мозга и мозжечка. В ее составе находятся гигантские маунтнеровские клетки, иннервирующие плавательные движения рыб. Ретикулярная формация продолговатого, среднего и промежуточного мозга представляет единое в функциональном отношении образование, играющее важную роль в регуляции функций.

Регулирующее влияние на спинной мозг оказывает так называемая олива продолговатого мозга — ядро, хорошо выраженное у хрящевых рыб и хуже у костистых. Оно связано со спинным мозгом, мозжечком, промежуточным мозгом и участвует в регуляции движений. У некоторых рыб, отличающихся высокой плавательной активностью, развивается добавочное ядро оливы, которое связано с деятельностью туловищной и хвостовой мускулатуры. Области ядер VIII и X пар нервов участвуют в перераспределении тонуса мышц и в осуществлении сложных координированных движений.

**Средний мозг.** Средний мозг у рыб представлен двумя отделами: «зрительной крышей» (тектум), расположенной дорзально, и тегментумом, расположенным вентрально. Зрительная крыша среднего мозга вздута в виде парных образований — зрительных долей. Степень развития зрительных долей определяется степенью развития органов зрения. У слепых и глубоководных рыб они развиты слабо. На внутренней стороне тектума, обращенной в полость третьего желудочка, располагается парное утолщение — продольный торус. Некоторые авторы считают, что продольный торус связан со зрением, так как в нем найдены окончания зрительных волокон; это образование мало развито у слепых рыб. В среднем мозге располагается высший зрительный центр рыб. В тектуме оканчиваются волокна II пары нервов — зрительных, идущих от сетчатки глаз.

О важной роли среднего мозга рыб в отношении функций зрительного анализатора можно судить по выработке условных рефлексов на свет. Эти рефлексы у рыб можно выработать при удалении переднего, но при сохранении среднего мозга. При удалении среднего мозга условные рефлексы на свет исчезают, а выработанные ранее рефлексы на звук при этом не исчезают. После одностороннего удаления тектума у голяна глаз рыбы,

лежащий на противоположной стороне тела, слепнет, а при удалении тектума с двух сторон наступает полная слепота. Здесь же расположен центр зрительного хватательного рефлекса. Этот рефлекс заключается в том, что движения глаз, головы, всего туловища, вызываемые из области среднего мозга, направлены на то, чтобы максимально способствовать фиксации объекта в области наибольшей остроты зрения — центральной ямки сетчатки. При электрической стимуляции определенных участков тектума форели появляются согласованные движения обоих глаз, плавников, мускулатуры тела.

Средний мозг играет важную роль в регуляции окраски рыб. При удалении глаз у рыб наблюдается резкое потемнение тела, а после двустороннего удаления тектума тело рыб светлеет.

В области тегмента располагаются ядра III и IV пар нервов, которые иннервируют мышцы глаз, а также вегетативные ядра, от которых отходят нервные волокна, иннервирующие мышцы, меняющие ширину зрачка.

Тектум тесно связан с мозжечком, гипоталамусом и через них — с передним мозгом. Тектум у рыб является одной из важнейших систем интеграции, он координирует функции соматосенсорной, обонятельной и зрительной систем. Тегментум связан с VIII парой нервов (акустические) и с рецепторным аппаратом лабиринтов, а также с V парой нервов (тройничные). К ядрам среднего мозга подходят афферентные волокна от органов боковой линии, от слухового и тройничного нервов. Все эти связи среднего мозга обеспечивают исключительную роль этого отдела центральной нервной системы у рыб в нервно-рефлекторной деятельности, имеющей приспособительное значение. Тектум у рыб, по-видимому, является основным органом замыкания временных связей.

Роль среднего мозга не ограничивается его связью со зрительным анализатором. В тектуме найдены окончания афферентных волокон от обонятельных и вкусовых рецепторов. Средний мозг рыб является ведущим центром регуляции движения. В области тегмента у рыб расположен гомолог красного ядра млекопитающих, функция которого заключается в регуляции тонуса мышц.

При повреждении зрительных долей падает тонус плавников. При удалении тектума с одной стороны возрастает тонус разгибателей противоположной стороны и сгибателей на стороне операции — рыба изгибается в сторону операции, начинаются маневренные движения (движения по кругу). Это говорит о значении среднего мозга в перераспределении тонуса антагонистических мышц. При разобщении среднего и продолговатого мозга появляется повышенная спонтанная активность плавников. Из этого следует, что средний мозг оказывает тормозящее влияние на центры продолговатого и спинного мозга.

**Промежуточный мозг.** Промежуточный мозг состоит из трех образований: эпиталамуса — самой верхней надбугорной области; таламуса — средней части, содержащей зрительные бугры, и гипоталамуса — подбугорной области. Этот отдел мозга у рыб частично прикрыт крышей среднего мозга.

Эпиталамус состоит из эпифиза или пинеального органа и габенулярных ядер. Эпифиз — рудимент теменного глаза, он функционирует в основном как эндокринная железа. К эпиталамусу относится также уздечка (габенула), расположенная между передним мозгом и крышей среднего мозга. Она представлена двумя габенулярными ядрами, соединенными особой связкой, к которым подходят волокна от эпифиза и обонятельные волокна переднего мозга. Таким образом, эти ядра имеют отношение к световосприятию и обонянию. Эфферентные волокна идут к среднему мозгу и к нижерасположенным центрам. Зрительные бугры расположены в центральной части промежуточного мозга, своими внутренними боковыми стенками они ограничивают третий желудочек. В таламусе различают дорзальную и вентральную области. В дорзальном таламусе у акул выделяют ряд ядер: наружное коленчатое тело, переднее, внутреннее и медиальное ядра.

Ядра зрительных бугров являются местом дифференцирования восприятия различных видов чувствительности. Сюда поступают афферентные влияния от различных органов чувств, здесь же происходят анализ и синтез афферентной сигнализации. Таким образом, зрительные бугры являются органом интеграции и регуляции чувствительности организма, а также принимают участие в осуществлении двигательных реакций. При разрушении промежуточного мозга у акул наблюдались исчезновение спонтанных движений, а также нарушение координации движений.

В состав гипоталамуса входит непарный полый выступ — воронка, которая образует особый, оплетенный сосудами орган — сосудистый мешок. По бокам сосудистого мешка располагаются его нижние доли. У слепых рыб они очень малы. Считают, что эти доли связаны со зрением, хотя есть предположения, что этот отдел мозга связан с вкусовыми окончаниями.

Сосудистый мешок хорошо развит у глубоководных морских рыб. Стенки его выстланы мерцательным кубическим эпителием, здесь же расположены нервные клетки, которые называются рецепторами глубины. Считают, что сосудистый мешок реагирует на изменения давления, а его рецепторы участвуют в регуляции плавучести; рецепторные клетки сосудистого мешка имеют отношение к восприятию скорости поступательного движения рыбы. Сосудистый мешок имеет нервные связи с мозжечком, благодаря этому сосудистый мешок участвует в регуляции равновесия и тонуса мускулатуры при активных движениях и колебаниях тела. У донных рыб сосудистый мешок рудиментарен.

Гипоталамус является главным центром, куда поступает информация из переднего мозга. Сюда поступают афферентные влияния от вкусовых окончаний и от акустико-латеральной системы. Эфферентные волокна от гипоталамуса идут к переднему мозгу, к дорзальному таламусу, тектуму, мозжечку, нейрогипофизу. В гипоталамусе у рыб расположено преоптическое ядро, клетки которого обладают морфологическими признаками нервных клеток, но продуцируют нейросекрет.

**Мозжечок.** Он расположен в задней части головного мозга, частично прикрывает сверху продолговатый мозг. Различают

среднюю часть — тело мозжечка — и два боковых отдела — ушки мозжечка. Передний конец мозжечка вдается в третий желудочек, образуя заслонку мозжечка.

У донных и малоподвижных рыб (удильщики, скорпены) мозжечок развит хуже, чем у рыб с большой подвижностью, например у хищников (тунцы, скумбрии, тресковые), пелагических или планктоноядных (харенгулы). У мормирид заслонка мозжечка гипертрофирована и иногда распространяется над дорзальной поверхностью переднего мозга. У хрящевых рыб можно наблюдать увеличение поверхности мозжечка за счет образования складок.

У костистых рыб в задней, нижней части мозжечка находится скопление клеток под названием «латеральное ядро мозжечка», которое играет большую роль в поддержании тонуса мускулатуры. При удалении у акулы половины аурикулярных долей тело ее начинает резко изгибаться в сторону операции (опистотонус). При удалении тела мозжечка с сохранением аурикулярных долей наступает нарушение тонуса мускулатуры и движения рыб только в том случае, если удаляется или перерезается нижняя часть мозжечка, где располагается латеральное ядро. При полном удалении мозжечка наступают падение тонуса (атония) и нарушение координации движений — рыбы плавают по кругу то в одну, то в другую сторону. Примерно через три недели утраченные функции восстанавливаются за счет регуляторных процессов других отделов мозга.

Удаление мозжечка у рыб, ведущих активный образ жизни (окуни, щуки и др.), вызывает сильные нарушения координации движений, сенсорные нарушения, полное исчезновение тактильной чувствительности, слабую реакцию на болевые раздражения.

Мозжечок у рыб, будучи связан через афферентные и эфферентные пути с тектумом, гипоталамусом, таламусом, продолговатым и спинным мозгом, может служить высшим органом интеграции нервной деятельности. После удаления тела мозжечка у поперечноротых и костистых рыб наблюдаются двигательные нарушения в виде качания тела из стороны в сторону. Если же удалить одновременно тело и заслонку мозжечка, то полностью нарушается двигательная деятельность, развиваются трофические нарушения и через 3—4 недели животное гибнет. Это указывает на моторные и трофические функции мозжечка.

В ушки мозжечка поступают волокна от ядер VIII и X пар нервов. Ушки мозжечка достигают больших размеров у рыб, имеющих хорошо развитую боковую линию. Увеличение заслонки мозжечка также связано с развитием боковой линии. У золотых карасей выработанные дифференцировочные рефлексы на круг, треугольник и крест исчезали после коагуляции заслонки мозжечка и в последующем не восстанавливались. Это указывает на то, что мозжечок рыб является местом замыкания условных рефлексов, поступающих с органов боковой линии. С другой стороны, многочисленные эксперименты показывают, что у карпов с удаленным мозжечком в первые сутки после операции можно выработать двигательные и сердечные условные рефлексы на свет, звук и интероцептивные раздражения плавательного пузыря.

**Передний мозг.** Он состоит из двух частей. Дорзально лежит тонкая эпителиальная пластинка — мантия или плащ, ограничивающая от полости черепа общий желудочек; в основа-

нии переднего мозга лежат полосатые тела, которые с обеих сторон соединяются передней связкой. Бока и крыша переднего мозга, образующие мантию, повторяют в общем форму лежащих под ними полосатых тел, от чего весь передний мозг кажется разделенным на два полушария, но истинного деления на два полушария у костистых рыб не наблюдается.

В передней стенке переднего мозга развивается парное образование — обонятельные доли, которые иногда располагаются всей своей массой на передней стенке мозга, а иногда значительно вытягиваются в длину и нередко дифференцируются на основную часть (собственно обонятельная доля), стебелек и обонятельную луковицу. У двоякодышащих рыб передняя стенка мозга вдвигается между полосатыми телами в виде складки, разделяющей передний мозг на два обособленных полушария.

В мантию поступают вторичные обонятельные волокна от обонятельной луковицы. Так как передний мозг у рыб представляет собой мозговую часть обонятельного аппарата, некоторые исследователи называют его обонятельным мозгом. После удаления переднего мозга наблюдается исчезновение выработанных условных рефлексов на обонятельные раздражители. После разобщения симметричных половин переднего мозга у карасей и карпов не наблюдается нарушений пространственного анализа зрительных и звуковых раздражителей, что указывает на примитивность функций этого отдела.

После удаления переднего мозга у рыб сохраняются условные рефлексы на свет, звук, магнитное поле, раздражения плавательного пузыря, раздражение боковой линии, вкусовые раздражители. Таким образом, дуги условных рефлексов на эти раздражители замыкаются на других уровнях головного мозга. Помимо обонятельных передний мозг выполняет и некоторые другие функции. Удаление переднего мозга приводит к снижению двигательной активности у рыб.

Для разнообразных и сложных форм поведения рыб в стае необходима целостность переднего мозга. После его удаления рыбы плавают вне стаи. Выработка условных рефлексов, наблюдающееся в условиях стаи, нарушается у рыб, лишенных переднего мозга. При удалении переднего мозга рыбы теряют инициативу. Так, нормальные рыбы, проплывая через частую решетку, избирают разные пути, а рыбы, лишенные переднего мозга, ограничиваются одним путем и обходят преграду с большим трудом. Интактные морские рыбы после 1—2-дневного пребывания в аквариуме не меняют своего поведения в море. Они возвращаются в стаю, занимают прежний охотничий участок, а если они заняты, вступают в драку и изгоняют конкурента. Выпущенные в море оперированные особи не присоединяются к стае, не занимают свой охотничий участок и не закрепляют за собой нового, а если и удерживаются на ранее занимаемом, то не защищают его от конкурентов, хотя и не утрачивают способность защищаться. Если здоровые рыбы при возникновении опасной ситуации на своем участке умело используют особенности местности, последовательно перемещаются в одни и те же укрытия, то рыбы оперированные как бы забывают систему укрытий, используя случайные убежища.

Передний мозг играет важную роль и в половом поведении. Удаление обеих долей у гемихромиса и сямского петушка приводит к полной утрате

полового поведения, у тилапии нарушается способность к спариванию, у гуппи происходит задержка спаривания. У колюшки при удалении различных отделов переднего мозга изменяются (возрастают или уменьшаются) различные функции — агрессивное, родительское или половое поведение. У самцов караса при разрушении переднего мозга пропадает половое влечение.

Таким образом, после удаления переднего мозга у рыб утрачиваются защитно-оборонительная реакция, способность заботиться о потомстве, способность к стайному плаванию, некоторые условные рефлексы, т. е. наблюдается изменение сложных форм условнорефлекторной деятельности и общеповеденческих безусловных реакций. Эти факты не дают исчерпывающего основания считать, что передний мозг у рыб приобретает значение органа интеграции, но позволяют предполагать, что он оказывает общее стимулирующее (тонизирующее) влияние на другие отделы мозга.

## § 10. ПРИНЦИПЫ РЕФЛЕКТОРНОЙ ТЕОРИИ

В основе деятельности центральной нервной системы лежит рефлекс. Рефлекс — это реакция организма на раздражение рецепторов различными изменениями внутренней или внешней среды при участии центральной нервной системы, в которой происходит разложение попадающих на рецепторы раздражений, а затем их объединение и синтез. Существует несколько квалификаций рефлексов. И. П. Павлов разделил все рефлексы по их происхождению на две большие группы: рефлексы врожденные, безусловные, которые передаются животному по наследству и которые сохраняются у него в течение всей жизни (такие рефлексы характерны для каждого вида животных, поэтому их еще называют видовыми рефлексами); рефлексы условные, которые приобретаются в течение жизни, и если их не подкреплять, они угасают. У каждого индивидуума вырабатываются свои условные рефлексы, поэтому их еще называют индивидуальными рефлексами.

Безусловные рефлексы делят на различные группы по ряду признаков. По биологическому признаку выделяют пищевые, оборонительные, половые, ориентировочные, позотонические и локомоторные. Пищевые рефлексы связаны с поиском, приемом и переработкой пищи; оборонительные — различного рода защитные реакции; половые характеризуются специфическим половым поведением животного; ориентировочные способствуют ориентировке в пространстве. К ориентировочным рефлексам можно отнести рефлекс «что такое» (по И. П. Павлову) — настораживание, поворот головы в сторону вновь появившегося источника света или звука, перераспределение тонуса мускулатуры туловища и конечностей и подготовка к бегству или нападению. Позотонические рефлексы связаны с принятием животным характерной для него позы, локомоторные — с двигательными реакциями.

В зависимости от расположения раздражаемого рецептора выделяют экстерорецептивные рефлексы, возникающие при раздражении наружной поверхности тела (кожи, слизистых),

интерорецептивные, возникающие при раздражении рецепторов внутренних органов, и проприорецептивные — при раздражении рецепторов скелетных мышц, суставов, связок.

Рефлексы делятся также в зависимости от того, какой отдел мозга необходим для их вызывания: спинальные (спинномозговые) — для осуществления этих рефлексов необходимы центры спинного мозга; бульбарные — необходимые центры продолговатого мозга; мезенцефальные — центры среднего мозга; диэнцефальные — центры промежуточного мозга. Иногда разделяют рефлексы по тому органу, который участвует в ответной реакции. Если это будет мышца, то рефлексы называются моторными, двигательными, если железа, — секреторными, если сосуд, — сосудодвигательными.

Рефлекторная дуга представляет собой совокупность различных образований нервной системы, участвующих в выполнении рефлекторных реакций (рис. 15). В состав рефлекторной дуги входят следующие образования.

1. Рецепторы — нервные окончания, в которых энергия внешнего раздражения превращается в нервные импульсы.

2. Аfferентные (чувствительные) нервные волокна — отростки биполярных клеток спинальных ганглиев, по которым возбуждающие нервные импульсы идут в центральную нервную систему.

3. Нервный центр — участок центральной нервной системы, где аfferентные импульсы подвергаются обработке — суммированию, трансформации, усилению или торможению, а также переключению на соответствующий эfferентный нейрон.

4. Эfferентные (центробежные) нервные волокна, по которым нервные импульсы передаются в органы-исполнители к мышечным, пигментным или секреторным клеткам.

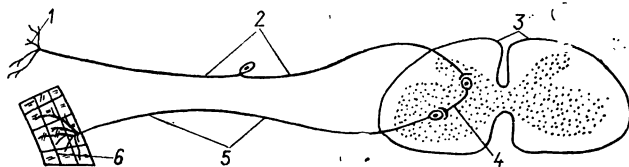


Рис. 15. Рефлекторная дуга:

1 — кожный рецептор; 2 — аfferентное волокно; 3 — спинной мозг; 4 — вставочный нейрон; 5 — эfferентное волокно; 6 — мышца

К рефлекторной дуге также относятся аfferентные нервные пути, передающие в центральную нервную систему информацию от рецепторов функционирующих органов о характере деятельности, что позволяет регулировать на основе механизма обратной связи осуществление рефлекторной деятельности.

## § 11. ЭЛЕМЕНТЫ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ

Поведение рыб развивается в ходе онтогенеза, постепенно усложняясь и становясь все более разнообразным. Самой простой двигательной реакцией является кинез, т. е. увеличение двигательной активности в ответ на неблагоприятные или раздражающие воздействия. Кинезы наблюдаются уже на поздних стадиях эмбрионального развития. Движение эмбриона внутри яичевой оболочки учащается в ответ на понижение содержания кислорода, что способствует улучшению газообмена, а также более быстрому разрыву оболочки и выклеву. Вызвать резкие движения эмбриона в икринке можно воздействием раздражающих веществ, например уксуса, спирта. Кинез способствует перемещению личинок из мест с плохими условиями обитания в лучшие условия, где подвижность личинок уменьшается. Кинез не имеет направленности, но приводит к перемещению в лучшие места. Характер кинеза носит так называемая паническая оборонительная реакция таких мелких стайных рыб, как верховки, атерины, песчанки. Их быстрое беспорядочное движение мешает нападающему хищнику сосредоточить погоню за отдельной жертвой.

Более сложной формой поведения является таксис, т. е. направленное перемещение. Таксис может быть отрицательным (избегание) и положительным (привлечение). Личинки лососей имеют отрицательный фототаксис — днем они прячутся в гравии, что спасает их от хищников. Положительный фототаксис личинок карповых рыб помогает им избегать замороз вблизи дна. Отношение к условиям среды и направление таксисов могут меняться с возрастом, в результате метаморфоза, в ходе сезона и по многим другим причинам. Пестрятки семги — типичные донные одиночные оседлые рыбы. Они тяготеют к дну, камням и другому субстрату, охраняют занятую территорию от особей своего вида, имеют некоторую светобоязнь, стремятся при преследовании плыть против течения, при испуге затаиваются, легко меняют окраску под цвет окружающего грунта. После смолтификации — серебрения и подготовки к скату в море — они собираются в стаи, теряют взаимную агрессивность, при преследовании быстро уплывают за пределы видимости, держатся у поверхности и в толще воды и при испуге скатываются вниз по течению. Подобные изменения в поведении наблюдались на японской рыбе аю (рис. 15). Половое и родительское поведение появляется у рыб по достижении половой зрелости и при инъекции некоторых гормонов, например пролактина.

В формировании различных компонентов поведенческих реакций имеют значение как генетические факторы, так и различные влияния внешней среды. Таким образом, нельзя противопоставлять врожденные и индивидуально приобретенные формы поведения. Имеет значение лишь относительная роль врожденного и приобретенного в формировании данного поведенческого акта. Врожденное и приобретенное в поведении переплетаются сложнейшим образом. Обучаться рыбы начинают еще до выклева.

Кора головного мозга, имеющая большое значение в выработке условных рефлексов у высших животных, у рыб отсутствует. Однако рыбы обладают способностью вырабатывать условные рефлексы. Эти работы были начаты в лаборатории И. П. Павлова его сотрудником Ю. П. Фроловым. Исследования проводились на треске. Решено было выработать условный рефлекс на звук. В воду аквариума, где находилась треска, был опущен в запаянной коробке телефон (условным раздражителем являлся звук). Включали телефон, через 2—3 с включали индукционный ток (безусловный раздражитель), на что рыба реагировала движениями тела. Через некоторое количество подкреплений током рыба, не дожидаясь действия электрического тока, реагировала на звук телефона сначала слабыми, а затем и более сильными движениями, как бы предупреждая действие электрического тока. Ввиду того что рыба могла воспринимать звуки органом боковой линии, а не с помощью слуховых рецепторов, в дальнейшем телефон подвешивали над аквариумом. Результат был тот же. Этими опытами была доказана, во-первых, возможность образования условных рефлексов у рыб, во-вторых, наличие слуха.

Условные рефлексы у рыб имеют некоторые особенности, связанные с отсутствием коры головного мозга, и вырабатываются они у рыб с трудом. Они

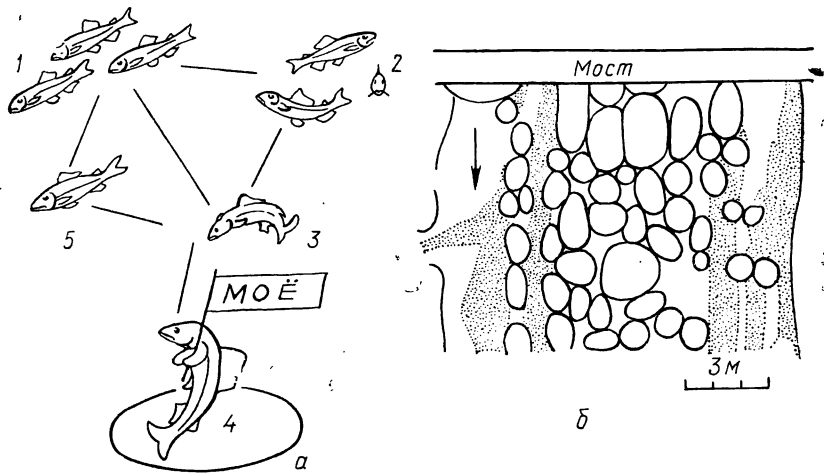


Рис. 16. Типы поведения аю (а) и вид с моста (б) на расположение охраняемых участков:

1 — движущаяся стая; 2 — кормящаяся стая; 3 — кормящаяся одиночка; 4 — владелец участка; 5 — движущаяся одиночка

отличаются нестойкостью, трудностью выработки дифференцировок. У рыб отсутствует высокоразвитая дифференцировочная способность к многочисленным агентам внешней среды. Они различают ограниченное количество раздражителей, которые характеризуют основные, но простые свойства среды обитания.

У миног, ганоидных и поперечноротых рыб условные рефлексы отличаются нестойкостью в течение одного опыта, они быстро ослабевают и угасают на другой день. У костистых рыб условные рефлексы вырабатываются быстрее, регулярно проявляются как в течение опыта, так и на следующие дни.

В. Л. Бианки и А. М. Винницкий (1965) вырабатывали у рыб дифференцировку на величину освещенного круга, на различные фигуры (квадрат и треугольник, квадрат и прямоугольник), различные буквы (К и Б).

Большое практическое значение может иметь выработка оборонительных условных рефлексов на хищника у молоди, выпускаемой рыбоводными заводами в естественные водоемы. Молодь, выращенная на заводе, легко становится добычей хищников, так как не имеет ни индивидуального, ни зрелищного опыта общения с врагами.

В условиях рыбоводных предприятий рыбы быстро привыкают к определенному времени кормления, виду корма, способу раздачи корма. Они демонстрируют довольно точное чувство времени и временную память. Это тоже не что иное, как выработка условных рефлексов.

В демонстрационном аквариуме «Абурацубо» (Япония) посетителей развлекают показом несложной дрессировки рыб: «Вперед за знаменем»; «Спасайся кто может!»; «Плавание сквозь обруч»; «Рыбья консерватория»; «Рыбья арифметика» и др. Нередко наблюдается самодрессировка рыб. Если у пруда или бассейна поместить кормушку, роняющую порцию корма в ответ на нажатие рычага, дерганье за бусинку и другие устройства, рыбы осваивают это устройство в течение нескольких суток. Личинок рыб можно успешно обучать охоте за кормовыми беспозвоночными. Если первые попытки бывают положительны на 10%, то через несколько суток уже на 70—80%. Курьезную самодрессировку можно наблюдать на Конаковском рыбоводном заводе. Там крупные карпы-производители просят корм у обслужива-

ющего персонала и случайных посетителей, выставив из воды разинутые уса-  
тые рты.

Используя условные рефлексы, исследуют различные стороны биологии  
рыб: спектральную чувствительность глаза, способность различать силуэты,  
силу и частотные характеристики звука, пороги вкусовой чувствительности,  
роль различных отделов нервной системы, действие наркотиков и токсиан-  
тов.

В естественной среде поведение рыб зависит от их образа жизни. Стай-  
ные рыбы обладают способностью к согласованным маневрам. Появление  
хищника или кормовых организмов у одного края стаи заставляет соответ-  
ствующим образом реагировать всю стаю, включая особей, которые не могли  
видеть раздражитель. В данном случае они демонстрируют подражание. Од-  
ной из разновидностей подражания является движение за лидером — особью,  
в поведении которой не видно элементов колебаний. Часто в качестве лидеров  
выступают особи, имеющие индивидуальный опыт в данной ситуации. Напри-  
мер, карпы легче обучаются брать корм на лету, если к ним посажена фо-  
рель. Дикие карпы в аквариуме быстрее начинают брать корм, если они по-  
сажены к «ученым». Иногда лидером может служить ненормальная особь,  
например рыба с разрушенным передним мозгом и отличающаяся особо  
«прямолнейным поведением».

Стайные пелагические рыбы, как правило, эквипотенциальны, т. е. равно-  
значны. Донные рыбы чаще бывают оседлыми, охраняют территорию, обеспе-  
чивающую им пропитание, убежище, нерестилище. При групповом обитании  
рыб может возникать «социальная иерархическая организация» с доминирую-  
щими и подчиненными рыбами. Например, в аквариуме с самцами мозамбик-  
ских тилапий главным является самый темный по окраске, следующий в ие-  
рархии — светлее, а подчиненные самцы по окраске не отличаются от самок  
и в нересте не участвуют. У некоторых видов морских окуней подчиненные  
самцы могут превращаться в самок, доминирующие самки могут маскулини-  
зироваться — превращаться в самцов под действием собственной гормональ-  
ной системы.

Половое поведение рыб может достигать значительной сложности, вклю-  
чая элементы «демонстрации красоты», «ухаживания», «соперничества». Ряд  
рыб строят «гнезда» — роют грунт, очищают камни и травинки, сооружают  
пенистые шапки, даже склеивают своей слюной настоящие сооружения из  
водорослей. Сложное нерестовое и родительское поведение характерно для  
рыб с невысокой индивидуальной плодовитостью. Некоторые рыбы заботятся  
об икре, личинках и даже мальках — поднимают упавших, носят их во рту.  
Молодь некоторых видов пасется вблизи родителей, прячется у них в ротовой  
и жаберной полостях. Мальки некоторых рыб живут под парусом или между  
щупальцами жгучих медуз.

Пластичность поведения рыб велика. Они могут существовать в услови-  
ях, имеющих мало общего с их естественным обитанием.

## Глава IV. ОРГАНЫ ЧУВСТВ И РЕЦЕПЦИЯ

Жизнь рыбы становится возможной благодаря наличию  
адекватных реакций ее организма на изменения, происходящие  
во внешней среде и в самом организме. Получение информации  
о физических и химических характеристиках среды называется  
рецепцией. Структуры организма, воспринимающие эту инфор-  
мацию, называются рецепторами, т. е. приемниками. Рыба реа-  
гирует на световое излучение и внешний вид объектов матери-  
ального мира, т. е. обладает зрением; реагирует на температуру  
окружающей среды, т. е. обладает терморекцепцией; на ее пове-  
дение влияют многие растворенные в воде вещества, т. е. она

обладает химической рецепцией — вкусом и обонянием; воспринимает упругие колебания среды — слышит. Рыба способна к проприорецепции — анализу своей позы и положения тела, кроме того, она способна реагировать на ускорения, вызываемые смещением тела. Легко обнаруживается тактильная рецепция рыб — реакция на прикосновения, удар, давление. На рыб оказывает влияние электрический ток, а также имеются указания, что в некоторых условиях она может реагировать на магнитное поле. На радиоактивное излучение сублетальной интенсивности рыбы, как и другие живые существа, не реагируют.

## § 12. ОРГАНЫ ЗРЕНИЯ

Главным органом зрения рыбы является глаз, хотя имеются и некоторые другие светочувствительные структуры, имеющие различную степень развития у разных видов. У миног в области хвоста имеются светочувствительные клетки. К восприятию света способна железа внутренней секреции — эпифиз. Развитие зрения зависит от той роли, которую оно играет в жизни данного вида рыб. У пещерных рыб, миксиц, личинок миног глаза недоразвиты. У этих рыб хорошо развиты другие органы чувств — вкуса, осязания, орган боковой линии. У рыб, живущих в условиях хорошей освещенности (щука, окунь), глаза развиты хорошо, у придонных видов (вьюн, сом) они развиты хуже. Некоторые темнотлюбивые виды (лещ, ерш, густера) имеют хорошо развитые глаза. Рыбы, живущие на больших глубинах, куда еще проникают лучи света, имеют огромные глаза, улавливающие слабый свет, идущий сверху, и свечение, исходящее от живых организмов. У глубоководных рыб могут быть большие глаза, но часто они недоразвиты.

В зависимости от расположения глаз различают рыб с монокулярным зрением — поля зрения двух глаз не перекрещиваются — и рыб с бикулярным зрением — поля зрения двух глаз перекрещиваются. У большинства рыб глаза двигаются согласованно. У камбалы, морских игл и некоторых других рыб глаза могут двигаться независимо друг от друга.

Своеобразное строение глаз имеет четырехглазка, живущая в лагунах у берегов Центральной и Южной Америки. Она плавает в поверхностных водах таким образом, что половина ее головы находится на воздухе, а вторая половина — в воде. Соответственно и глаза разделены горизонтальной эпителиальной перегородкой на две части — верхнюю и нижнюю. Верхние части глаз имеют плоский хрусталик, как у наземных животных, нижние — округлый, как у водных животных.

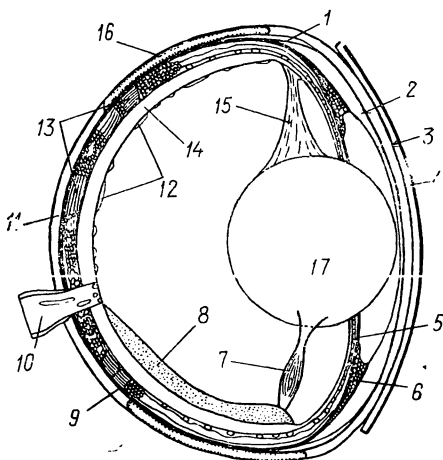
Строение глаза рыб в общих чертах напоминает строение глаза других позвоночных, в то же время глаза рыб имеют некоторые особенности, связанные с жизнью в водной среде. У рыб нет век, глаза их постоянно открыты. Лишь у некоторых акул имеется прозрачная мигательная перепонка, закрывающая

глаз с внутреннего угла. У кефали и некоторых сельдей имеется жировое веко, частично закрывающее глаз. У рыб отсутствуют слезные железы, так как в отличие от наземных животных им нет необходимости смачивать глазное яблоко.

Строение глаза рыбы изображено на рис. 17. Снаружи располагается склера, или белковая оболочка, которая впереди переходит в прозрачную роговицу. Склера состоит из плотной хрящевой ткани. Роговица представлена многослойным плоским эпителием, она прозрачна, только в краевой ее зоне имеются кровеносные сосуды. За склерой расположена серебристая оболочка, состоящая из нескольких слоев плоских клеток, содержащих кристаллы гуанина. Далее находится сосудистая оболочка, содержащая сосуды и пигментные клетки. В передней части глаза она переходит в радужную оболочку, в центре которой имеется отверстие — зрачок. Через зрачок световые лучи проникают внутрь глаза. Зрачок может расширяться и сужаться благодаря работе особых мышц, таким образом регулируется поступление в глаз света. Реакция зрачка на свет хорошо выражена у акул и угрей. К пигментному слою примыкает сетчатка. Отростки пигментных клеток могут укрывать светочувствительные клетки, так называемые палочки и колбочки. Палочки оценивают степень освещенности, силу света, колбочки осуществляют цветовосприятие. Палочки функционируют при дневном свете и в сумерках, колбочки — только при сильном дневном освещении. Пигментный слой уменьшает рассеяние света. За слоем светочувствительных клеток следует слой биполярных нервных клеток, а за ними идет слой ганглиозных клеток, аксоны последних дают начало зрительным нервам.

Рис. 17. Строение глаза рыбы:

1 — эпигоризонтальное лимфатическое пространство, 2 — автохтонный слой; 3 — склеродный слой; 4 — дермальный слой (2, 3 и 4 составляют роговицу); 5 — серебристый слой радужины; 6 — кольцевая связка; 7 — мышца; 8 — серповидный отросток; 9 — серебристый слой сосудистой оболочки; 10 — зрительный нерв; 11 — белковая оболочка (склера); 12 — сосуды стекловидного тела; 13 — хлоридная (сосудистая) оболочка; 14 — сетчатка; 15 — полвека; 16 — хрящевая склера; 17 — хрусталик



Там, где оптическая ось глаза пересекает сетчатку, расположено желтое пятно. Желтый цвет этой области зависит от присутствия каротиноидов. В центре желтого пятна расположено небольшое углубление — центральная ямка. На эту область сетчатки проецируются те объекты, которые находятся

перез глазами и наиболее отчетливо видны. У дневных рыб здесь располагаются только колбочки. По периферии центральной ямки располагаются палочки, которые обуславливают периферическое зрение. Предметы, равно как и цвета, проецирующиеся на эту область сетчатки, видны неотчетливо.

Палочки и колбочки состоят из внутреннего и наружного сегментов (члеников). Наружный сегмент содержит несколько сотен тончайших дисков, он соединен с внутренним сегментом с помощью ножки. Внутренний сегмент содержит характерные для клетки органеллы. Митохондрии образуют компактную массу — эллипсоид, который прилегает к наружному сегменту. Эллипсоид соединяется тонкими нитями протоплазмы (сократительный элемент — миоид) с ядром. Палочки имеют длинные цилиндрические наружные сегменты, у колбочек наружные сегменты

короткие, каплеобразные. Наружные сегменты зрительных клеток являются их рецепторным аппаратом (рис. 18).

У костистых рыб имеются колбочки трех видов: одиночные с коротким или длинным миоидом и близнецовые колбочки, для которых характерно тесное прилегание внутренних сегментов. У рыб, амфибий и птиц в колбочках между внутренними и наружными сегментами расположена масляная капля, которая избирательно поглощает свет. Сетчатка позвоночных инвертирована (т. е. как бы вывернута таким образом, что к наружным сегментам фоторецепторов свет доходит в последнюю очередь). В эпифизе также имеется сетчатка с фоторецепторными клетками, но она не инвертирована.

У светолюбивых рыб (окунь, форель, щука) светочувствительные элементы многочисленны с небольшим преобладанием палочек над колбочками. У этих рыб каждая

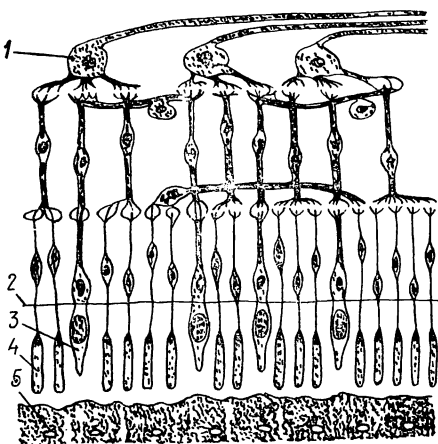


Рис. 18. Строение сетчатки глаза:

1 — ганглиозные клетки; 2 — наружная пограничная мембрана; 3 — колбочки; 4 — палочки; 5 — пигментный эпителий

фоторецепторная клетка контактирует с одной биполярной клеткой, а четыре биполярные клетки — с одной ганглиозной, что обеспечивает высокую остроту зрения при сравнительно низкой световой чувствительности. У рыб, избегающих яркого света (лещ, ерш, угорь, налим), в сетчатке в значительной степени преобладают палочки. У них с каждой биполярной клеткой связано до десяти и более фоторецепторных, а соответственно на одну ганглиозную клетку приходится десятки и даже сотни фоторецепторных клеток. Это приводит к уменьшению остроты зрения, но к увеличению световой чувствительности. У некоторых видов морских глубоководных рыб колбочки вообще отсутствуют.

Доказано, что палочки пресноводных рыб содержат пурпурный зрительный пигмент — порфиросин (максимум поглощения света приходится на 520—540 нм); палочки морских рыб — родопсин (максимум поглощения света 500 нм) и смесь родопсина с порфиросином (максимум поглощения света 500—540 нм); колбочки рыб содержат фиолетовый пигмент йодопсин (максимум поглощения света 562 нм) и голубой пигмент цианопсин (620 нм). Если рыбы из морской воды перемещаются в пресную, то родопсин у них меняется на порфиросин.

Между палочками и колбочками имеются реципрокные отношения, т. е. когда функционируют палочки, колбочки заторможены, и наоборот.

У морских рыб светочувствительность сдвинута в коротковолновую часть

спектра, у пресноводных — в длинноволновую. В сумерки рыбы воспринимают коротковолновую часть спектра, днем — длинноволновую. Виды, живущие в поверхностных слоях (жерчок, морской налим), воспринимают более широкий спектр лучей света (400—750 нм), чем донные рыбы (скаты), воспринимающие более узкий спектр света (410—640 нм). В воде с увеличением глубины усиливается поглощение красных и ультрафиолетовых лучей, на глубине преобладают синие лучи, соответственно суживается воспринимаемый спектр света.

Позади зрачка располагается хрусталик. Показатель преломления его у рыб равен 1,649—1,653. Показатели преломления роговицы и стекловидного тела приблизительно такие же, как у воды, поэтому у рыб основную преломляющую функцию выполняет хрусталик.

**А к к о м о д а ц и я** — способность четкого видения предметов, находящихся на разных расстояниях от глаза; у млекопитающих осуществляется за счет изменения кривизны хрусталика, у рыб имеется галлеров орган (специальные мышцы), за счет которого изменяется положение хрусталика по отношению к сетчатке. Стекловидное тело расположено позади хрусталика и способствует сохранению формы глаза. При ранениях оно вытекает, глазные оболочки спадаются и глаз перестает видеть.

При попадании света на сетчатку в ней происходят фотохимические, химические, электрические и ретиномоторные процессы. К фотохимическим процессам относится распад родопсина, порфиросина и йодопсина. Скорость распада родопсина и порфиросина выше, чем йодопсина. Колбочки возбуждаются при действии длинноволновой части спектра, а палочки — коротковолновой. Палочки примерно в 1000 раз более чувствительны к действию света, чем колбочки. При интенсивном освещении преобладают процессы распада зрительных пигментов, в темноте — восстановительные процессы. Йодопсин восстанавливается быстрее родопсина и порфиросина. Распад и восстановление зрительных пигментов происходят в течение нескольких секунд. В сетчатке происходят электрические явления и процессы обмена веществ — гликолиз, распад и восстановление АТФ. Электрические явления заключаются в том, что при воздействии света в сетчатке возникают электрические потенциалы. Ретиномоторные явления наблюдаются в сетчатке таких пойкилотермных животных, как рыбы и амфибии. На свету колбочки приближаются к наружной мембране, а палочки закрываются пигментными клетками, в темноте палочки подтягиваются к наружной мембране, а наружные сегменты колбочек прикрываются пигментными клетками. Движение фоторецепторных клеток происходит за счет расслабления и сокращения миоида, в пигментных клетках пигмент перемещается по отросткам (рис. 19).

Рецепторы сетчатки генерируют импульсы при существенном изменении их освещенности. При попадании на них света они дают импульс «на включение», при сильном уменьшении освещенности — «на выключение». Если освещенность не изменя-

ется, то информация с сетчатки в мозг не поступает, и зрительные образы становятся невидимыми. Неподвижные предметы становятся видимыми потому, что движение глаз, как бы ощущает изображение, особенно контуры предметов. Изображение на сетчатке перевернутое и уменьшенное. Движение воспринимается рыбами в результате так называемого киноскопи-

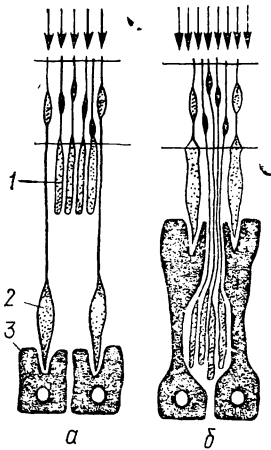


Рис. 19. Схема ретиномоторной реакции:

*а* — слабое освещение, пигментный эпителий сматся, светочувствительные элементы подтянуты ближе к свету; *б* — сильное освещение, светочувствительные сегменты палочек упрятаны в пигментный слой; 1 — палочки; 2 — колбочки; 3 — пигментный эпителий

ческого эффекта — последовательного перемещения зрительных образов с одних чувствительных элементов на другие. В результате наличия рефрактерного периода (временной потери чувствительности после рабочего цикла) разрешающая способность ограничена. Критическая частота мельканий — вспышек света или движущихся в поле зрения полос — различается у разных видов рыб. Критическая частота мельканий у верховки 14 Гц, у атерины 67 Гц, а у человека 18—24 Гц.

Пространственное зрение (рис. 20), т. е. свойство восприятия предметов в пространстве, обеспечивается аккомодацией и остротой зрения. Последняя зависит от разрешающей способности преломляющих сред и сетчатки. Аккомодация глаза у рыб происходит за счет сокращений галлерова органа. При расслаблении галлерова органа глаз становится близоруким (миотропичным). Аккомодация лучше выражена у хищных рыб, чем у мирных. В спокойном состоянии глаза рыб гипермиотропичны, т. е. выражена установка «на бесконечность». Острота зрения определяется наименьшим углом между двумя точками, при котором они воспринимаются раздельно.

Доказано, что многие костистые рыбы обладают цветным зрением. Скаты цвета не различают, т. е. являются ахроматами. У рыб, как и у человека, имеется три вида колбочек, воспринимающих три разных цвета. Одни колбочки реагируют на насыщенный красный цвет, другие на насыщенный зеленый, третьи — на насыщенный сине-фиолетовый цвет. В зависимости

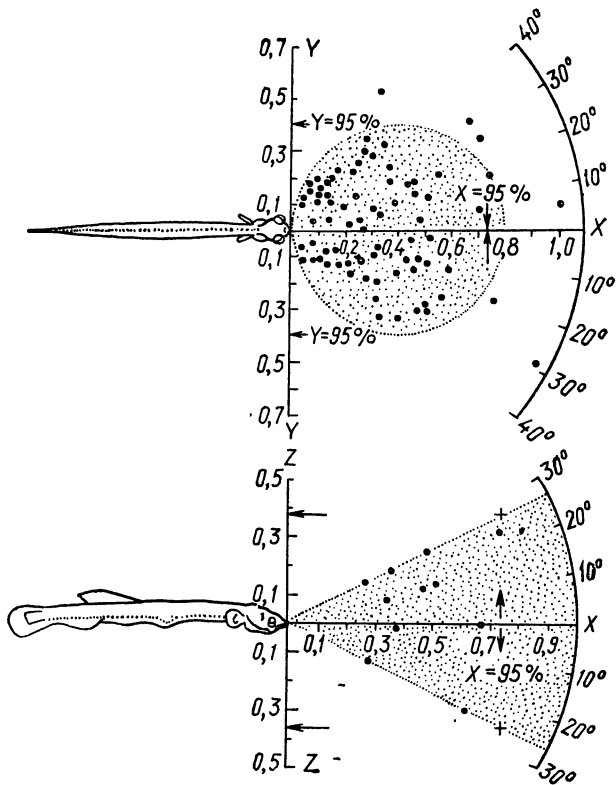


Рис. 20. Сектор охоты личинки анчоуса — пространственный масштаб ( $X$ ,  $Y$ ,  $Z$  — в длинах тела личинки)

от количества и степени возбуждения колбочек воспринимаются различные оттенки цветов. Зрительные нервы содержат три группы афферентных нервных волокон, каждая из которых проводит раздражение от одного вида колбочек.

### § 13. МЕХАНОРЕЦЕПЦИЯ

Все клетки в той или иной мере чувствительны к механической деформации. Сокращение сердечной мышцы и гладких мышечных волокон усиливается при растяжении. Нервные волокна можно раздражать механическим путем, например дуновением. Деформация клеток меняет ионную проницаемость клеточных мембран. На этом явлении основана работа механорецепторов — клеток и систем, реагирующих на механическое воздействие — сжатие, растяжение, смещение. Простейшими механорецепторами являются свободные нервные окончания, лежащие либо между эпителиальными клетками, либо под ними. Кроме того, существует много специальных органов — лукович, дисков,

телец, спиралей, воспринимающих и передающих в нервные центры сигналы о механических воздействиях на ткань. У рыб большое количество тактильных рецепторов находится в коже и плавниках. Механорецепторы находятся у рыб в сухожилиях, что позволяет рыбе регистрировать направление струй воды, касание предметов, анализировать свою позу. Характерных для высших позвоночных веретен, расположенных в мышцах, у рыб нет. При низком подпороговом воздействии электрический потенциал чувствительной клетки несколько повышается, но наступающие импульсные разряды появляются при превышении пороговой степени воздействия. Некоторые механорецепторы дают только один разряд в начале приложения раздражителя, другие дают пульсирующие разряды в течение всего периода механической деформации. Усиление воздействия, например, давления, растяжения учащает эти разряды. Упругие периодические колебания среды — звуки и вибрации — воспринимаются разными органами рыб (табл. 4).

Таблица 4. Упругие колебания и их восприятие рыбами

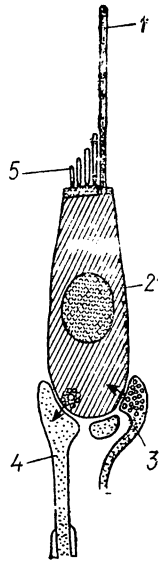
Явление	Частоты, Гц	Воспринимающие структуры
Вибрация	0,1—16	Тактильные рецепторы кожи
Звук низкой частоты	16—100 100—1000	Боковая линия, плавательный пузырь Внутреннее ухо (лабиринт)
Звук высокой частоты	1000—15000	Внутреннее ухо при наличии веберова аппарата
Ультразвук	Выше 15000	Не ощущаются при низкой интенсивности. При высокой интенсивности действуют как болевые раздражители

Инфразвуки или вибрации — колебания с частотой до 16 Гц — не воспринимаются рыбами во взвешенном состоянии без контакта с другими предметами и грунтом. Механические раздражения, возникающие в результате гидродинамических процессов, воспринимаются органами боковой линии. Звуковые колебания воспринимаются лабиринтовым аппаратом внутреннего уха. Низкочастотные звуковые колебания воспринимаются рецепторами плавательного пузыря и боковой линии.

Основу органов боковой линии представляют специализированные волосковые клетки — нейромасты (рис. 21), располагающиеся на основной мембране. С помощью электронного микроскопа показано, что каждый нейромаст имеет различные виды волосков: один крупный — киноцилий и пучок из 40—50 мелких — стереоцилий. Волоски погружены в желеобразную среду — купулу. Несколько нейромастов объединяются и образуют чувствительный бугорок. Кроме того, имеются опорные эпителиальные клетки. Наиболее просто органы боковой линии

рис. 21. Строение волосковой клетки с афферентной и эфферентной иннервацией:

1 — киноцилий; 2 — волосковая клетка; 3 — эфферентный (гормональный) нерв; 4 — афферентный (чувствительный) нерв; 5 — стереоцилий



устроены у круглоротых и некоторых костистых рыб (колюшка), у которых они представлены продольными рядами чувствительных клеток, расположенных на поверхности тела, — поверхностные органы. У акул и химер нейромасты расположены на дне желобка, проходящего по бокам тела, у ганноидов и большинства костистых рыб эти клетки располагаются на дне канала, сообщающегося с поверхностью тела небольшими тонкими ходами. Это каналные органы. У многих рыб органы боковой линии располагаются не только по бокам тела, но и в области головы, на жаберных крышках и нижней челюсти. Степень развития боковой линии у разных видов рыб различна. У верховки и корюшки она распространяется на небольшое расстояние позади головы, у других рыб она хорошо развита на всем протяжении туловища.

Раздражителями для чувствительных клеток боковой линии являются токи воды, вибрация и перепады давления, при этом происходит движение жидкости в каналах, приводящее к смещению волосков чувствительных клеток. Это воспринимается латеральными нервами туловища и головы. С помощью органов боковой линии рыба ориентируется в потоке воды, воспринимает движущиеся предметы, различает низкочастотные колебания.

**Лабиринт**, или внутреннее ухо, — парный орган, расположенный в хрящевой или костной капсуле височной части черепа. Лабиринт заполнен жидкостью — эндолимфой. У рыб он представлен тремя перепончатыми полукружными каналами и тремя отолитовыми органами — утрикулусом, саккулусом и лагеной (рис. 22). Строение и расположение полукружных каналов и других частей лабиринта у разных видов рыб различно.

Лабиринт делится на две части: верхнюю, к которой относятся полукружные каналы и утрикулус, и нижнюю часть — саккулус и лагена. Полукружные каналы расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Каждый полукружный канал впадает в утрикулус двумя концами, один из которых расширяется в ампулу. Здесь имеются возвышения, называемые слуховыми пятнами, или макулами, где расположены скопления чувствительных волосковых клеток. Тончайшие волоски этих клеток соединены студнеобразным веществом, образуя купулу. К волосковым клеткам подходят окончания VIII пары черепно-мозговых нервов. В утрикулусе костистых рыб находится один крупный отолит. Отолиты располагаются также в

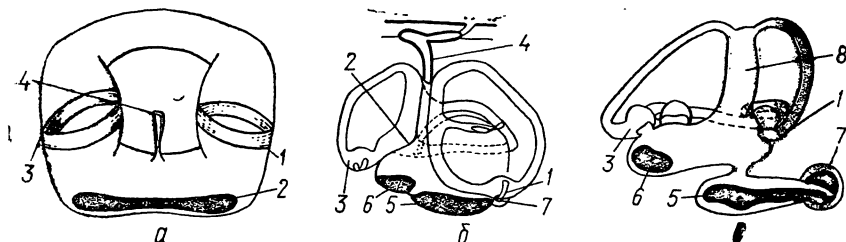


Рис. 22. Внутреннее ухо или лабиринт рыб:

*а* — миксины; *б* — акулы; *в* — костистые рыбы; 1 — задняя криста; 2 — криста горизонтального канала; 3 — передняя криста; 4 — эндолимфатический проток; 5 — макула саккулюса; 6 — макула утрикулюса; 7 — макула лагены; 8 — общая ножка полукружных каналов

лагене и саккулюсе. Отолит саккулюса используется для определения возраста рыб. Саккулюс хрящевых рыб сообщается с внешней средой посредством перепончатого выроста, у костистых рыб подобный вырост саккулюса заканчивается слепо.

У костистых рыб утрикулюс является основным рецептором положения тела. Отолиты с помощью студенистой массы соединены с волосками чувствительного эпителия. При положении головы теменем вверх отолиты давят на волоски, при положении головы теменем вниз висят на волосках, при боковых положениях головы отмечается разная степень натяжения волосков. С помощью отолитов рыба принимает правильное положение головы (теменем вверх), а следовательно, и туловища (спиной вверх). Для сохранения правильного положения тела также имеет значение информация, поступающая от зрительных анализаторов.

Фриш установил, что при удалении верхней части лабиринта (утрикулюса и полукружных каналов) у голянов нарушается равновесие, рыбы ложатся на бок, брюшко или на спину на дне аквариума. При плавании они также принимают разное положение тела. Зрячие рыбы быстро восстанавливают правильное положение, а слепые равновесие восстановить не могут. Таким образом, полукружные каналы имеют большое значение в поддержании равновесия, кроме того, с помощью этих каналов происходит восприятие изменения скорости движения или вращения. В начале движения или при его ускорении эндолимфа несколько отстает от движения головы и волоски чувствительных клеток отклоняются в сторону, противоположную движению. При этом раздражаются окончания вестибулярного нерва. При остановке или замедлении движения эндолимфа полукружных каналов по инерции продолжает двигаться и отклоняет волоски чувствительных клеток по ходу движения.

Изучение функционального значения различных отделов лабиринта для восприятия звуковых колебаний проводилось с помощью исследования поведения рыб на основе выработки условных рефлексов, а также с помощью электрофизиологических методов. В 1910 г. Пипер обнаружил появление токов действия при раздражении нижней части лабиринта — саккулюса свежесобранной рыбы и отсутствие таковых при раздражении утрикулюса и полукружных каналов. Позднее Фролов экспериментально подтвердил восприятие звуковых колебаний рыбами, проводя эксперименты на треске, применяя условно-рефлекторную методику.

Фриш вырабатывал условные рефлексы на свист у карликовых сомиков. Штеттер у сомов, голянов и голецов вырабатывал условные рефлексы на определенные звуки, подкрепляя их дачей мясных крошек, а также вызывал торможение пищевой реакции на другие звуки, ударяя рыбу стеклянной палочкой. Работами Динкграфа и Фриша было подтверждено, что слуховая функция зависит от нижней части лабиринта — саккулюса и лагены.

Лабиринт связан с плавательным пузырем цепью веберовских косточек (карповые, обыкновенные сомы, харациновые, гимнотовые), и рыбы способны воспринимать высокие звуковые тона (рис. 23, 24). С помощью плавательного пузыря происходит трансформация звуков высокой частоты в низкочастотные колебания (смещения), которые воспринимаются рецепторными клетками. У некоторых рыб, не имеющих плавательного пузыря, эту функцию выполняют воздушные полости, связанные с внутренним ухом.

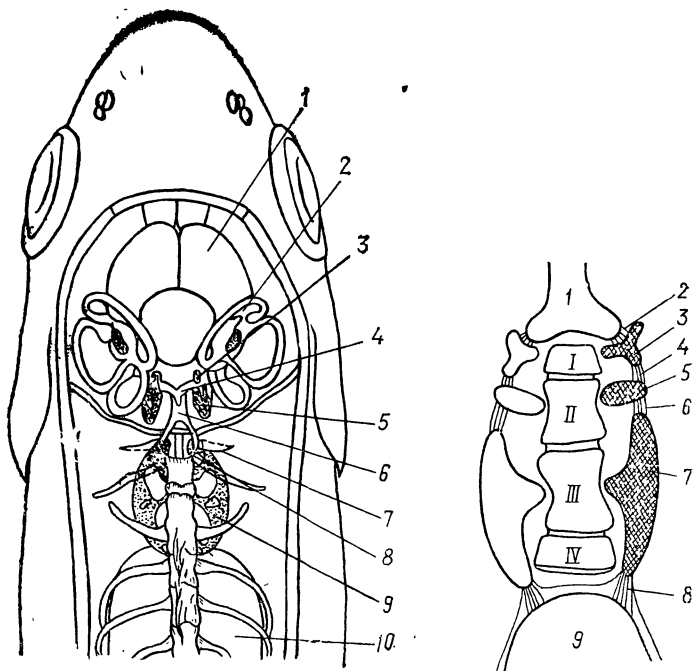


Рис. 23. Расположение лабиринта, веберова аппарата и плавательного пузыря у карпа:

1 — мозг; 2 — утрикулюс; 3 — саккулюс; 4 — объединительный канал; 5 — лагена; 6 — перилимфатический проток; 7 — стapes; 8 — инкус; 9 — малеус; 10 — плавательный пузырь.

Рис. 24. Схематическое изображение веберова аппарата:

1—IV — номера позвонков; 1 — перилимфатический проток; 2, 4, 6, 8 — связки; 3 — стapes; 5 — инкус; 7 — малеус; 9 — плавательный пузырь.

Слуховой анализатор человека воспринимает колебания с частотой от 16 до 20 000 Гц. Звуки с частотой ниже 16 Гц относятся к инфразвукам, а выше 20 000 Гц — к ультразвукам. Наилучшее восприятие звуковых колебаний наблюдается в интервале от 1000 до 4000 Гц. Спектр звуковых частот, воспринимаемых рыбами, по сравнению с человеком значительно сокращен. Так, например, карась воспринимает звуки в диапазоне 43—2750 Гц, карликовый сомик — 60—1600 Гц, акула *S. canicula* — 100—2500 Гц. Рецепторы боковой

линии воспринимают звуки на близком расстоянии, с помощью внутреннего уха происходит анализ звуков, доносящихся с большого расстояния.

Рыбы могут определить и направление источника звука, но точно локализовать его не могут. Правильную локализацию источника звука они могут определить только на небольшом расстоянии с помощью боковой линии. Рыбы могут выделять нужные звуковые сигналы из шумов. Особенно хорошо они различают однотонные звуки, которые подаются ритмично.

Центр, регулирующий работу акустико-латеральной системы, расположен в продолговатом мозге, он объединяет работу ядер VII, VIII и X пар нервов.

#### § 14. ХЕМОРЕЦЕПЦИЯ

Восприятие животными химических веществ с помощью рецепторов — одна из форм реакции организмов на воздействие внешней среды. У водных животных специализированные рецепторы контактируют с веществами, находящимися в растворенном состоянии, поэтому характерное для наземных животных четкое разделение на рецепторы обоняния, воспринимающие летучие вещества, и рецепторы вкуса, воспринимающие вещества, находящиеся в твердом и жидком состоянии, у водных животных не проявляется. Однако морфологически и функционально органы обоняния у рыб достаточно хорошо обособлены. Что касается прочих органов хеморецепции, то до сих пор нет единого мнения об их специализации. Ряд исследователей, основываясь на отсутствии специфичности в функционировании, локализации и связи с нервными центрами, объединяют вкус и общее химическое чувство понятием «химический анализатор», или «необонятельная хеморецепция».

Рецепторы обоняния у рыб, как и у прочих позвоночных, парные и расположены в передней части головы. Лишь у круглоротых они непарные. Обонятельные рецепторы находятся в слепом углублении — ноздре, дно которой выстлано обонятельным эпителием, располагающимся на поверхности складок. Складки, расходясь радиально от центра, образуют обонятельную розетку.

У разных рыб обонятельные клетки расположены на складках по-разному: сплошным слоем, разреженно, на гребнях или в углублении. Ток воды, несущий молекулы пахучих веществ, попадает к рецептору через переднее отверстие, часто отделенное от выходного заднего лишь складкой кожи. Однако у некоторых рыб входное и выходное отверстия заметно разделены и далеко отстоят друг от друга. Передние (входные) отверстия у ряда рыб (угорь, налим) находятся близко к концу рыла и снабжены кожными трубочками. Считается, что этот признак свидетельствует о значительной роли обоняния в поисках пищевых объектов. Движение воды в обонятельной ямке может создаваться либо движением ресничек на поверхности выстилки, либо сокращением и расслаблением стенок специальных полостей — ампул, либо в результате движения самой рыбы.

Рецепторные обонятельные клетки, имеющие биполярную форму, относятся к категории первичных рецепторов, т. е. сами генерируют импульсы, содержащие информацию о раздражителе, и передают их по отросткам к нервным центрам. Периферический отросток обонятельных клеток направляется к поверхности рецепторного слоя и заканчивается расширением — булавой, на апикальном конце которой имеется пучок волосков, или микроворсинок. Волоски пронизывают слой слизи на поверхности эпителия и способны к движениям. Обонятельные клетки окружены опорными клетками, которые содержат овальное ядро и многочисленные гранулы разного размера. Здесь же расположены базальные клетки, не содержащие секреторных гранул. Центральные отростки рецепторных клеток, не имеющие миелиновой оболочки, пройдя базальную мембрану эпителия, образуют пучки до нескольких сотен волокон, окруженные мезаксоном шванновской клетки, причем тело одной клетки может охватывать много пучков. Пучки сливаются в стволики, образующие обонятельный нерв, соединяющийся с обонятельной луковицей.

Строение обонятельной выстилки у всех позвоночных сходно (рис. 25), что свидетельствует о сходстве механизма обонятельной рецепции. Однако сам этот механизм еще не вполне ясен. Существует ряд гипотез на этот счет. Одна из них связывает возможности распознавания запахов, т. е. молекул пахучих веществ, с избирательной специфичностью индивидуальных рецепторов к запахам. Такова стереохимическая гипотеза Эймура, согласно которой имеется семь типов активных мест на обонятельных клетках, которые соответствуют семи основным запахам, а молекулы веществ, обладающих сходными запахами, имеют одинаковую форму активных частей, которые подходят к активным точкам рецептора, как ключ к замку. Другие гипотезы связывают возможность различения запахов с различиями в распределении веществ, адсорбируемых слизью обонятельной выстилки, по ее поверхности. Ряд исследователей полагают, что распознавание запахов обеспечивают два механизма, дополняя друг друга. Ведущая роль в обонятельной рецепции принадлежит, видимо, волоскам и булаве обонятельной клетки, которые обеспечивают специфическое взаимодействие молекул одорантов с мембраной клетки и перевод эффекта взаимодействия в форму электрического потенциала.

Как уже было сказано, аксоны обонятельных рецепторных клеток образуют обонятельный нерв, входящий в обонятельную луковицу, являющуюся первичным центром обонятельного рецептора. Обонятельная луковица относится, как считает А. А. Заварзин, к экранным структурам. Для нее характер-

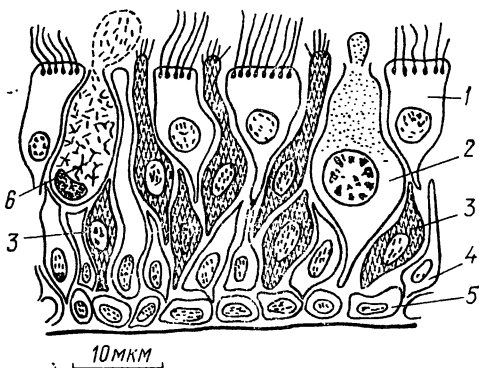


Рис. 25 Строение обонятельной выстилки:

1 — ресничная клетка; 2 — грушевидная секреторная клетка; 3 — обонятельные луковички; 4 — опорные клетки; 5 — базальные клетки; 6 — бокаловидная секреторная клетка

но расположение элементов в виде последовательных слоев, причем нервные элементы связаны между собой не только в пределах слоя, но и между слоями. Таких слоев выделяют обычно три: слой обонятельных клубочков с межклубочковыми клетками; слой вторичных нейронов с митральными и кисточковыми клетками; гранулярный слой. Информацию в высшие обонятельные центры у рыб передают вторичные нейроны и клетки гранулярного слоя. Наружная часть обонятельной луковицы состоит из волокон обонятельного нерва, контакт которых с дендритами вторичных нейронов происходит в обонятельных клубочках, где наблюдается ветвление тех и других окончаний. В одном обонятельном клубочке сходятся несколько сотен волокон обонятельного нерва. Слои обонятельной луковицы обычно расположены concentрически, но у некоторых видов рыб (щука) они лежат последовательно в rostro-каудальном направлении. Обонятельные луковицы рыб анатомически хорошо обособлены и бывают двух типов: сидячие, прилегающие к переднему мозгу; стебельчатые, расположенные сразу за рецепторами (очень короткие обонятельные нервы). В последнем случае, например у тресковых, обонятельные луковицы связаны с передним мозгом длинными обонятельными трактами, которые представлены у рыб медиальным и латеральным пучками, оканчивающимися в ядрах переднего мозга.

Обоняние как способ получения информации об окружающем мире имеет для рыб весьма существенное значение. По степени развития обоняния рыб, как и других животных, обычно делят на макросматиков и микросматиков. Однако это деление в настоящее время в большей степени связывается с различной широтой спектра воспринимаемых запахов. У макросматиков органы обоняния способны воспринимать большое количество различных запахов, т. е. обоняние используется ими в более разнообразных ситуациях. Микросматиков воспринимают обычно небольшое количество запахов — в основном особей своего вида и половых партнеров. Типичным представителем макросматиков является обыкновенный угорь, микросматиков — щука, трехглазая колюшка.

Чувствительность рыб к запахам очень велика. Для восприятия запаха иногда, видимо, достаточно попадания на обонятельный рецептор нескольких молекул вещества.

Обоняние может играть руководящую роль в поисках пищи, особенно у ночных и сумеречных хищников, таких, как угорь. С помощью обоняния рыбы могут воспринимать партнеров по стае, находить особей другого пола в период размножения. Например, голяки могут различать среди особей своего вида партнера. Рыбы одного вида способны воспринимать химические соединения, выделяемые кожей других рыб при раниении. Эти «вещества тревоги» также воспринимаются органами обоняния и играют роль сигнала опасности для других особей в стае.

Изучение миграций проходных лососей показало, что на этапе входа в нерестовые реки они отыскивают именно ту реку, где вывелись из икры, ориентируясь по запаху воды, запечатленному в памяти на этапе ската молоди (рис. 26). Источником запаха, видимо, являются виды рыб, постоянно обитающие в реке. Эта способность была использована для направления мигрирующих производителей в определенный участок — молодь

кижуча выдерживалась в растворе морфолина с концентрацией  $1 \cdot 10^{-5}$  М, а затем, после их возвращения в период нереста в родную реку, привлекалась тем же раствором к определенному месту в водоеме.

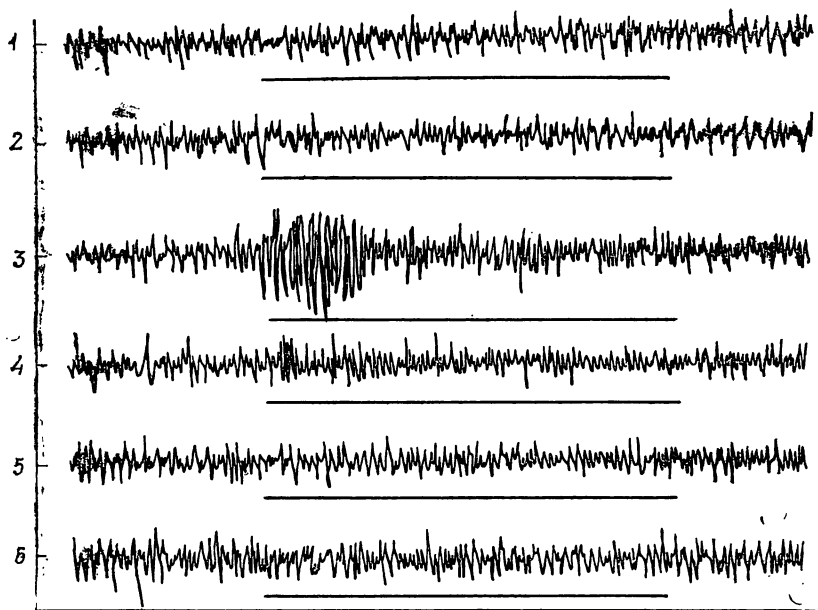


Рис. 26. Биотоки обонятельного мозга лосося при орошении обонятельных ямок:

1, 2 — дистиллированной водой; 3 — водой из родной реки; 4, 5, 6 — водой из чужих озер. Масштаб отметки — 50 мВ и 1 с

Необонятельная хеморецепция у рыб осуществляется вкусовыми почками и свободными окончаниями блуждающего, тройничного и некоторых спинномозговых нервов. Структура вкусовых почек сходна у всех классов позвоночных. У рыб они обычно имеют овальную форму и состоят из 30—50 вытянутых клеток, апикальные концы которых образуют канал. К основанию клеток подходят окончания нерва. Это типичные вторичные рецепторы. Они располагаются в ротовой полости, на губах, жабрах, в глотке, на коже головы и туловища, на усиках и плавниках (рис. 27). Их количество варьирует от 50 до сотен тысяч и зависит, как и их расположение, в большей мере от экологии, нежели от вида. Размеры, количество и распределение вкусовых почек характеризует степень развития вкусовой рецепции конкретного вида рыб.

Вкусовые почки передней части рта и кожи иннервируются волокнами возвратной ветви лицевого нерва, а слизистой рта и жабр — волокнами языкоглоточного и блуждающего нервов. В иннервации вкусовых рецепторов участвуют также тройничный и спинальные нервы.

Химические соединения воспринимаются также нервными окончаниями и сенсорными аппаратами в виде цилиндров, каналов, веретен, кустиков. Установлено, что передняя часть боковой линии и ампулы Лоренцини хрящевых рыб являются рецепторами, воспринимающими изменения солености воды. Центры вкусовой и общей химической чувствительности находятся в продол-

говатом мозге, в вагусной доле или в обособленной доле лицевого нерва (у карповых и сирурид). Эти центры имеют связи с ядрами таламуса и гипоталамуса, а также среднего мозга.

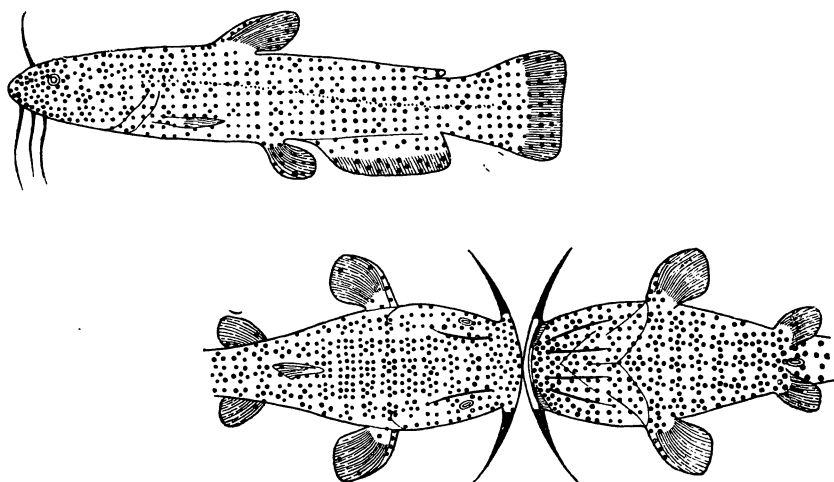


Рис. 27. Расположение вкусовых почек на теле сома показано точками. Каждая точка означает 100 вкусовых почек

Механизм вкусовой рецепции в общих чертах выяснен. Четыре основных вкусовых ощущения — сладкое, горькое, кислое и соленое — воспринимаются благодаря взаимодействию молекул вкусовых веществ с четырьмя типами белков. Комбинации этих типов и создают конкретные вкусовые ощущения. У большинства рыб вкус играет роль контактной рецепции, поскольку пороги вкусовой чувствительности сравнительно высоки. Но у некоторых рыб вкус может приобретать функции дистантного рецептора. Так, пресноводный сомик с помощью вкусовых рецепторов способен локализовать пищу на расстоянии около 30 длин тела. При отключении вкусовых рецепторов эта способность исчезает. С помощью общей химической чувствительности рыбы способны улавливать изменения солёности до 0,3%, концентрации отдельных солей, изменения концентрации растворов органических кислот (лимонная) до 0,0025 М (0,3 г/л), изменения рН порядка 0,05—0,07, концентрации углекислоты до 0,6 г/л.

Велика сигнальная роль различных органических соединений, выделяемых рыбами в окружающую среду. Некоторые из них являются специфическими раздражителями, определяющими многие формы поведения рыб: пищевое, межвидовое, стайное, репродуктивное. К таким веществам относятся аминокислоты, амины — прежде всего алифатические, пептиды, органические кислоты и др. Часто их состав весьма сложен, а действуют они в столь малых концентрациях, что возникают трудности с определением их химической природы. Они могут восприниматься как обонятельной системой, так и вкусовыми и общехимическими рецепторами. Расшифровка состава этих натуральных химических раздражителей, обеспечивающих рыбам

Т а б л и ц а 5. Вещества, привлекающие рыб к пище и наживке

Вид корма, наживки	Привлекающий агзэг	Вид рыбы
Черви, печень, слюна, рыбе мясо	Неясен	Сомик, форель, желто-брюшка
Планктон, мясо моллюсков	Аминокислоты, молочная кислота, креатин, аммиак, глутаминовая кислота	Атерина
Печень, планктон, рыбий жир, растительное масло	Неясен	Нерка
Окисленные жиры	Летучая фракция альдегидов ( $R-COOCH_3$ ) с длиной углеродной цепи 8—9	Гольян
Живые лососи	Биогенные амины	Паразитическая многоклеточная
Водоросли	Вещества, растворимые в 70%-ном спирте	Распительноядный сиганус
Моллюски	Глицин, аланин	Угорь
Рыбе жир, дафнии, рыбный жир, батат, молочные продукты	Неясен	Карп
Куколка тутового шелкопряда	Флюоресцин	Карп

Т а б л и ц а 6. Величина концентрации некоторых веществ, воспринимаемая рыбами

Вещество	Концентрация	Рыба	Примечания
Сахароза	0,24 г/л	Форель	В 10 раз чувствительнее человека
Сахароза	7,5 мг/л	Пескарь	В 100 раз чувствительнее человека
Хлористый натрий	2 мг/л	То же	Различает
Ион меди	0,1 мкг/л	Мигрирующий лосось	Избегает
Ион меди	100 мкг/л	Черный окунь	Повышенная частота дыхания
Ион меди	10 мкг/л	Карась	Различает
Ион меди	50 мкг/л	То же	Привлекает
Сок креветки	Разведение 1 : 1 000 000	Лосось	То же
Сок планктона	Разведение 1 : 25 000	То же	»
Эвгенол (полученное вещество эвкалиптового масла)		Карп	Избегает
Ион цинка	5—7 мкг/л	Форель	То же
Молар молекулярный	1 мкг/л	То же	Слабо избегает
Молар молекулярный	10 мкг/л	»	Заметно избегает
Молар молекулярный	1000 мкг/л	»	Сильно избегает

детальную и многообразную информацию об окружающей среде, может дать в руки исследователей и практиков эффективное средство управления поведением рыб в самых разнообразных ситуациях.

Растворимые вещества могут быть аттрактантами (привлекающими) и репеллентами (отпугивающими), и их можно использовать при искусственном разведении рыбы, например вещества, содержащиеся в пище и привлекающие к ней рыбу. Некоторые результаты исследований таких веществ приведены в табл. 5.

Чувствительность рыб к различным веществам неодинакова. Некоторые вещества рыбы могут различать в концентрациях менее 0,1 мкг/л, а другие они совсем не воспринимают (табл. 6).

## § 15. ЭЛЕКТРОРЕЦЕПЦИЯ

Рыбы обитают в среде, хорошо проводящей электричество, поэтому электрорецепция играет в их жизни важную роль. Чувствительностью к электричеству обладают в той или иной мере все рыбы, однако она различна в зависимости от развития рецепторов. Рыбы, не имеющие специальных чувствительных образований, по-видимому, способны ощущать ток свободными нервными окончаниями, а также по воздействию на другие органы чувств, в частности на органы боковой линии. Такие рыбы ощущают импульсы тока с напряжением в десятые и сотые доли вольта на 1 см: карп — 0,06—0,1 В/см; форель — 0,02—0,08 В/см; карась — 0,008—0,015 В/см. Рыбы, имеющие электрорецепторы, обладают высокой чувствительностью к электрическим полям — от десятых долей милливольта до сотых долей микровольта: минога — 0,1 мкВ/см; химера — 0,2 мкВ/см; морские акулы и скаты — до 0,01 мкВ/см.

Электрорецепторы (рис. 28) происходят от органов боковой линии, они располагаются на голове, спине, брюшной части тела, но отсутствуют в области расположения электрических органов. У акул и скатов роль электрорецепторов играют ампулы Лоренцини, у мормирид — бугорчатые органы, у сомов — ямкообразные органы. Органы Лоренцини представляют собой длинные, иногда по несколько сантиметров, трубки, открывающиеся наружу порами. В слепом конце трубки имеется расширение — ампула, в которой находятся чувствительные клетки, погруженные в желеобразную массу. Бугорчатые органы имеют вид возвышений на коже, они состоят из чувствительных и опорных клеток. Ампулярные органы работают, как гальванометры, реагируя на изменение силы тока, а бугорчатые — как осциллографы, воспринимая изменение напряжения внешнего электрического поля.

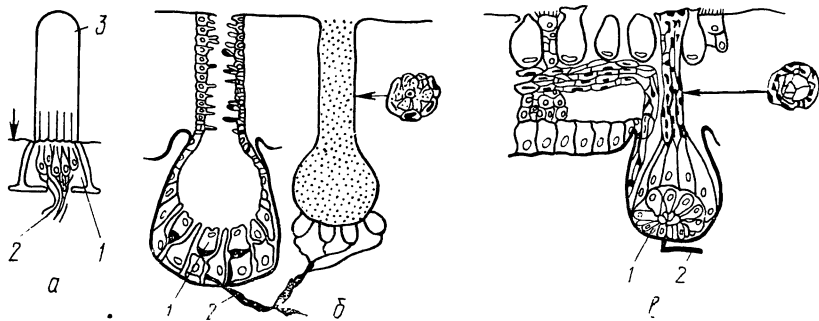


Рис. 28. Кожные электрорецепторы рыб:

*a* — обычные рецепторы боковой линии; *б* — ампулярные рецепторы; *в* — горбовые органы; 1 — рецепторные клетки; 2 — нерв; 3 — купула

Рыбы с чувствительными рецепторами (акулы, мормыриды) способны реагировать на электробиологические явления, например биотоки дыхательных мышц кормовых организмов, закопавшихся в грунт. Кроме того, существует реальная возможность использования магнитно-гидродинамических эффектов, возникающих при движении рыб в магнитном поле земли. Ощутимые для чувствительных рецепторов электрические токи возникают при скорости плавания рыб около 1 м/с.

При действии на рыб постоянного тока отмечаются следующие реакции: ориентировочная реакция — вздрагивание при включении и выключении (0,03—0,3 В/см); оборонительная реакция — беспокойство, попытки уйти из зоны действия тока при увеличении напряжения до 0,1—1,5 В/см; анодная реакция — рыба поворачивается вдоль силовых линий и плывет в сторону анода (0,3—2,5 В/см); потеря равновесия, подожности, электронаркоз при дальнейшем повышении напряжения. В морской воде электрический ток действует сильнее, чем в пресной. Сильные токи убивают рыбу.

В поле переменного тока наблюдаются примерно те же две первые фазы действия, что и в поле постоянного тока, при дальнейшем повышении напряженности появляется осциллотаксис — рыба располагается поперек силовых линий. При дальнейшем увеличении напряженности развивается электронаркоз. Последствия действия переменного тока длятся дольше, чем последствия после действия постоянного тока. Действие импульсного тока зависит от амплитуды, частоты, формы и продолжительности импульсов. Обычно действие импульсного тока на рыб исследуется с применением генераторов прямоугольных импульсов, однако годятся синусоидальные, пилообразные и другие импульсы с достаточно крутым фронтом. Обычно регистрируется видимая реакция вздрагивания, но при анализе кардиограммы или при выработке условных рефлексов удается об-

наружить на порядок более низкие пороги, чем при определении видимой реакции. Видимая реакция мальков карпа наблюдается при 2 В. При воздействии фенола возбудимость повышается и порог понижается до 1 В, при воздействии солевых растворов возбудимость понижается и порог возрастает до 3,5—4 В. Оптимальная длительность импульсов для стимулирования реакции вздрагивания находится вблизи 5 мс, максимальная сила мышечной реакции достигается в случае контактного приложения электродов, при достижении силы тока 4—6 В. Приблизительно после 100 стимулов сила реакции уменьшается вдвое в результате привыкания и электроутомления. После 300—600 импульсов рыба перестает реагировать на электрическую стимуляцию и становится неподвижной. Такое электроутомление наступает быстрее у больных и истощенных рыб, что можно использовать для оценки общего состояния организма рыбы. Импульсный ток затрудняет плавание. При частотах, в 1,5—2 раза превышающих максимальные частоты плавательных движений, наступает тетанус (50 Гц). Судорожные напряжения мышц при высокой частоте стимуляции продолжают до тех пор, пока не произойдет электроутомление нервно-мышечной системы и рыба не станет неподвижной (300—600 импульсов, длительность 5—10 с при частоте 50 Гц). Такая неподвижность рыб используется при ее ловле, например, электросачками «Баклан» и электротралами. В этих устройствах используются электроимпульсы высокой частоты.

## § 16. ТЕРМОРЕЦЕПЦИЯ

Терморцепторы, по-видимому, рассеяны по всей поверхности тела рыбы. Реагировать на изменения температуры могут многие чувствительные элементы, в том числе ампулы Лоренцини. Рыбы обладают хорошо развитой способностью определять разность температур. Пороги чувствительности разных видов рыб колеблются между десятками и сотыми долями градуса. Наиболее чуткими к изменениям температуры являются некоторые донные морские рыбы. Например, морские собачки, подкаменщики, бельдюги, мерланги и бычки реагируют на повышение температуры воды на 0,03°C. Разницу в 0,05°C улавливают некоторые морские и пресноводные рыбы — сайда, дорш, пинагор, камбала, зеленушка, карась, колюшка. Радужная форель и ушастый окунь могут реагировать на различие температуры в 0,1°C. Гольян и сомик реагируют только на повышение или понижение температуры на 1°C.

Отношение рыб к температуре характеризуется их термопреферендумом — предпочитаемой температурой, которая, естественно, зависит от привычной температуры. Конечный термопреферендум трески 9°C, радужной форели 16—21°C, тропической тилапии 28—29°C. Термопреферендум некоторых карповых

рыб различен зимой и летом. Лещ, синец, плотва и другие обитатели наших рек летом стремятся к температуре 27°C, а зимой — к температуре 2—3°C, при которой лучше проходит зимовка.

## Глава V. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

Обмен веществ — это необходимое условие жизни всех существ, в том числе и рыб. Все функции организма направлены в конечном счете на его осуществление и регуляцию. Обмен веществ — это сложный комплекс различных явлений, в результате которых в теле увеличивается или уменьшается общее количество вещества, одни молекулы и атомы замещаются другими, одни химические соединения превращаются в другие. Поступление вещества в тело называется ассимиляцией, а выход вещества из организма — диссимилиацией.

Рыба ассимилирует, т. е. поглощает, усваивает пищу, воду, кислород, ионы растворенных веществ. Ассимиляция происходит активно в результате питания, питья, дыхания, активного сорбирования и пассивно — в результате проникновения растворенных в воде веществ через покровы тела. Противоположные процессы, заключающиеся в потере телом вещества, называются диссимилиацией. Диссимилиация (т. е. потеря, выведение из тела) веществ также происходит как в результате активных процессов — экскреции продуктов обмена, лишней солей, воды, так и пассивно, в результате выделения слизи, слущивания эпителиальных клеток, диффузии молекул и ионов сквозь покровы. В результате ассимиляции и диссимилиации происходит обновление состава тела, осуществляется обмен веществ между организмом и средой. При разных соотношениях ассимиляции и диссимилиации происходят рост или истощение, а в некоторых случаях наблюдается сохранение постоянства количества вещества в организме. Однако и в случае такого квазистационарного состояния живой организм осуществляет ассимиляцию и диссимилиацию, просто интенсивность этих противоположно направленных процессов уравновешена.

Химические превращения веществ, происходящие в самом организме, называются метаболизмом. Метаболизм является результатом двух противоположно направленных процессов: катаболизма (распада, деградаци) и анаболизма (синтеза, созидания). Конечные продукты катаболизма обычно выводятся из организма, т. е. диссимилируют. Катаболизм органических веществ, как правило, сопровождается их окислением с использованием энергии для нужд организма. Ассимилируемые вещества могут служить материалом как для анаболических, так и для катаболических процессов, а могут выводиться из организма как ненужные. И ассимиляция, и диссимилиация являются непременным условием жизни.

## § 17. ДИССИМИЛЯЦИЯ ВЕЩЕСТВА И ПРОИЗВОДСТВО ЭНЕРГИИ

Уменьшение количества вещества в теле рыбы складывается из неизбежных естественных потерь и активного, целенаправленного выведения во внешнюю среду продуктов катаболизма (распада) и ненужных химических соединений и элементов.

Потери молекул и ионов связаны с диффузией через внешний тканевый барьер организма — покровный эпителий. Покровы рыб, особенно эпителий жабр и ротовой полости, в большей или меньшей степени проницаемы для низкомолекулярных веществ. Из тела рыбы в воду постоянно диффундируют молекулы воды, углекислого газа, ионы электролитов. Активно выводятся из тела вещества в составе выделений секреторных клеток жабр, испражнений кишечника, мочи. В формировании мочи также имеют место диффузионные процессы сквозь эпителиальные барьеры, только эти барьеры находятся в глубине тела, в почках. С мочой выделяются вода, катионы минеральных веществ, анионы минеральных и органических веществ, продукты катаболизма азотистых соединений, чужеродные вещества, попавшие в организм, так называемые ксенобиотики. Ряд обработанных веществ и ксенобиотиков выводится из внутренней среды организма с желчью в просвет кишечника, а затем извергается за внешние пределы организма в составе фекалий. Некоторое количество вещества теряется в виде секрета кожных и кишечных слизевых желез, а также при слущивании отмирающих клеток эпителия. Значительное количество вещества выводится рыбами из организма в виде половых продуктов — икры, молока, а у живородящих видов — в виде потомства.

Огромную важность для организма имеют катаболические процессы, в результате которых освобождается энергия, необходимая для жизнедеятельности. Энергия производится в специальных клеточных структурах — митохондриях — в результате ферментативных экзотермических реакций. Энергия этих реакций расходуется на синтез нуклеиновых кислот, белков, жирных кислот, гликогена, на превращение одних органических веществ в другие, более богатые потенциальной энергией. Кроме того, энергия требуется для осуществления физических процессов. Например, приблизительно треть энергии, которая тратится организмом в состоянии покоя, расходуется на поддержание необходимой разницы ионного состава между клетками и межклеточной жидкостью. Энергия требуется также для механического движения протоплазмы и вакуолей в клетках, перемещения клеток, сокращения мышечных волокон, передачи нервных импульсов и т. д. Интенсивность энергетического катаболизма тем выше, чем интенсивнее происходит специфическая деятельность организма — движение, синтез, секреция и т. д.

Сытая рыба тратит больше вещества и энергии, чем голодная, а плывущая — больше, чем неподвижная. Основным источником энергии в организме является окисление белков, жиров и углеводов. Биологическое окисление отличается от горения тем, что оно происходит более медленно, а также тем, что значительная часть выделяемой энергии не превращается в тепло, а накапливается в виде макроэнергических (богатых энергией) химических связей АТФ (аденозинтрифосфата) — универсального источника энергии для всех эндотермических (требующих затрат энергии) процессов, происходящих в организме (рис. 29).

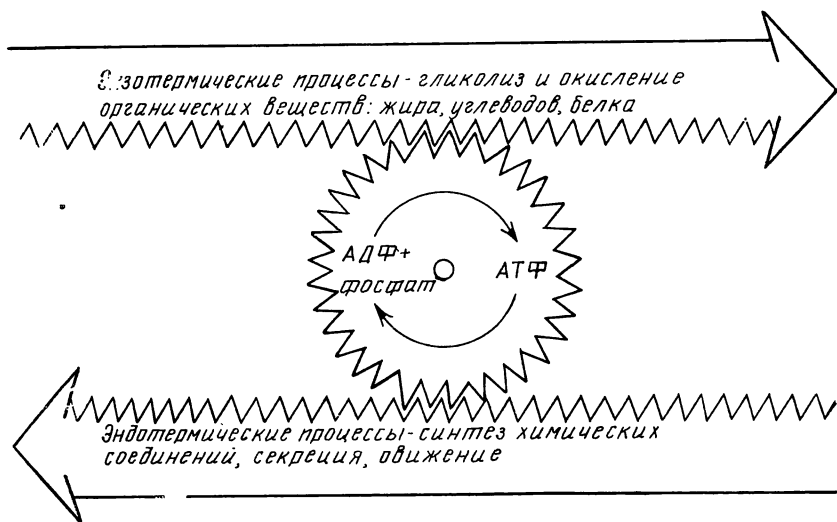


Рис. 29. Роль аденозинтрифосфата (АТФ) и его фосфорного метаболизма в сопряжении экзотермических и эндотермических процессов в организме

Приблизительно половина энергии биологического окисления жиров, белков и углеводов используется для синтеза АТФ. Использование энергии АТФ также имеет некоторый коэффициент полезного действия. Поэтому общий коэффициент использования энергии расходуемых в качестве «горючего» органических веществ при биосинтетических процессах колеблется между 30 и 40%, а при мускульном движении не превышает 25%. Остальные 60—75% энергии биологического окисления рассеиваются в виде тепла. Теплопроводность воды очень велика. Поэтому большинство рыб имеет практически ту же температуру тела, что и окружающая вода. Исключение составляют крупные энергичные рыбы — тунцы и некоторые акулы. Температура в мускулатуре тунца на несколько градусов выше, чем температура окружающей среды. Кроме того, эти рыбы крупные, и поэтому их удельная поверхность соприкосновения с водой мала, они имеют еще специальный теплообменный аппа-

рат в составе кровеносной системы. Эта противоточная система кровеносных сосудов отводит тепло в глубь тела. Теплопродукция рыб пропорциональна энергетическому катаболизму, и в частности дыханию. Измерение теплопродукции рыб возможно при использовании точных термометров и теплоизоляции опытного аквариума. Рыбы могут выделять до 100 ккал/кг тепла в сутки, т. е. рыба могла бы за сутки нагреть свое тело до температуры кипения.

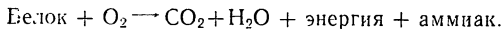
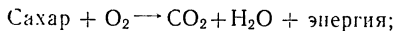
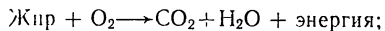
### § 18. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ЭКВИВАЛЕНТЫ ВЕЩЕСТВ

Жиры, белки и углеводы, как поступающие в организм с пищей, так и составляющие организм, прежде чем стать субстратами биологического окисления, расщепляются специфическими ферментами до ограниченного числа относительно простых веществ. Главным «горючим» организма являются: уксусная (в форме ацетилкоэнзима А),  $\alpha$ -кетоглутаровая, щавелевоуксусная кислоты. Некоторое количество энергии (до  $1/3$ ) теряется для использования в окислении при расщеплении сложных веществ (табл. 7).

Таблица 7. Превращение органических веществ в ходе энергетического катаболизма

Вещества	Биохимические процессы	Конечные продукты
Пищевые и запасные вещества: углеводы, жиры, белки	Переваривание и ферментативный гидролиз: полисахариды до глюкозы, жиры до жирных кислот, белки до аминокислот	Превращение глюкозы, жирных кислот и аминокислот в ацетат, $\alpha$ -кетоглутарат и оксалоацетат. Окисление $\alpha$ -кетоглутарата, ацетата и оксалоацетата до $\text{CO}_2$ и $\text{H}_2\text{O}$
Энергетические процессы	Потеря $1/100$ — $1/1000$ потенциальной энергии	Потеря до $1/3$ потенциальной энергии. Освобождение остальных $2/3$ энергии веществ

Хотя все разнообразие питательных веществ в общем метаболическом «котле» организма сводится в результате цепи химических превращений к нескольким легкоокисляемым субстратам, суммарные экзотермические реакции окисления жиров, белков и углеводов (сахаров) остаются в силе:



Энергетическая («топливная») ценность этих веществ неодинакова. Исходя из суммарных формул соотношения элементов в молекулах:

Сахара —  $(C_6H_{12}O_6)n$ ;  
Жиры —  $(C_6H_{10}O)n$ ;  
Белки —  $(C_6H_{12}O_2N_2)n$ ,

на каждый способный к окислению атом (углерод и водород) в сахарах уже приходится приблизительно  $1/3$  атома кислорода, в белках —  $1/10$ , а в жирах —  $1/16$  атома кислорода. Кроме углекислоты и воды при окислении белка в организме рыбы в качестве конечного продукта образуется аммиак — вещество, способное к дальнейшему окислению. Общая биологическая калорийность сахара и белка при аэробном окислении оказывается гораздо ниже, чем калорийность жира (ккал/г):

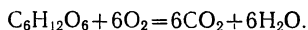
Сахар — 4,1  
Белок — 5,2  
Жир — 9,4

При анаэробном катаболизме углеводов до молочной кислоты в условиях кислородного дефицита производится приблизительно в 20 раз меньше энергии — 0,19 ккал на 1 г глюкозы. Поэтому при одинаковых тратах энергии траты вещества могут различаться в зависимости от того, что служило субстратом биологического окисления.

Катаболические траты могут быть выражены в весовых единицах белка, жира и углеводов, а также в калорийном выражении этих трат — обычно в ккал/(кг·сут). Чаще всего интенсивность катаболизма органики, так называемая величина энергетического обмена, определяется количеством потребляемого рыбой кислорода. Энергетический эквивалент потребленного кислорода составляет в среднем для различных субстратов окисления 3,5 кал/мг при нормальном атмосферном давлении (5 кал/мл  $O_2$ ).

#### § 19. ДЫХАТЕЛЬНЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ

Для того чтобы определить, какое вещество в основном служит источником субстратов окисления при дыхании, нужно проводить довольно сложные исследования, поскольку такими источниками могут служить три класса веществ — жиры, белки и углеводы. При полном окислении углеводов на каждую затраченную молекулу кислорода приходится выделение одной молекулы углекислоты:



Молярные отношения выделенной углекислоты и потребленного кислорода выражаются в виде так называемого дыхательного коэффициента ДК:

$$DK = CO_2/O_2.$$

Дыхательный коэффициент при окислении сахаров должен равняться 1, при окислении жиров — 0,7, а при окислении белков — 0,8.

Количество окисленного белка определяется по выделению азота. В расчетах принимается обычно, что белка окисляется в 6,25 раза больше, чем выделяется метаболического азота. Исходя из балансовых формул, при окислении белка должно выделяться приблизительно в 4 раза меньше аммиака, чем потребляется кислорода. Для оценки доли белка в общем энергетическом катаболизме используют так называемый аммиачный коэффициент  $AK$ :

$$AK = NH_3/O_2.$$

При окислении белка аммиачный коэффициент должен быть близок к 0,25. Поскольку субстратами дыхания служат не только азотистые вещества, то аммиачный коэффициент при жизнедеятельности рыбы, как правило, бывает меньше 0,25, обычно 0,05—0,10.

#### § 20. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ТРАТ

Величина энергетических трат зависит от ряда причин внутреннего характера и от многих факторов внешней среды. Скорость обмена веществ зависит от размеров тела, подвижности, степени нервного возбуждения, накормленности. На интенсивность обмена веществ сильное влияние оказывают температура, кислород, соленость воды, сезон, освещенность и динамика изменения светового дня. Влияние различных факторов на траты энергии обычно устанавливается на фоне величины так называемого стандартного обмена, т. е. в отсутствие питания, движения и нервного возбуждения. Обеспечить условия полной неподвижности при определении обмена веществ у рыб удается далеко не всегда. Как правило, получить данные о тратах энергии у рыбы удается при некотором (обычном) уровне двигательной активности. Измеренная величина называется обычным, или рутинным, обменом. Рутинный обмен выше стандартного в 1,2—1,5 раза.

Траты энергии и вещества во время эмбрионального периода тоже не могут быть классифицированы как стандартный или основной обмен, так как эмбрион постоянно и интенсивно питается за счет запасов желтка. За время эмбрионального периода расходуется некоторое количество вещества, составляющего яйцо. В крупных яйцах лососевых и осетровых рыб до выклева расходуется несколько процентов начальной массы вещества. У мелких яиц сельди, карповых, окуневых этот расход более заметен и достигает 25% сухой массы. От оплодотворения до перехода на внешнее питание тратится приблизительно половина

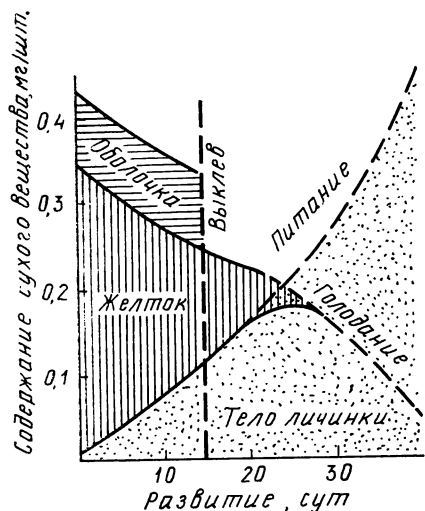


Рис. 30. Баланс сухого вещества в течение эмбрионального и личиночно-го периодов развития сельди

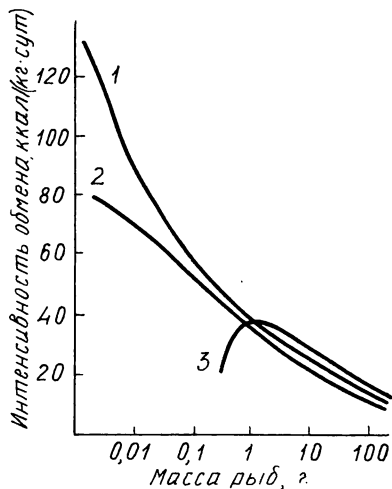


Рис. 31. Величина рутинного (обычного) обмена рыб в зависимости от массы тела:

1 — по формуле Г. Г. Винберга; 2 — фактические данные по карпу; 3 — фактические данные по форели

вещества яйца, а остальное превращается в тело эмбриона (рис. 30).

Интенсивность обменных процессов зависит от величины организма. Самая высокая скорость энерготрат, потребления кислорода, расходования органических и минеральных веществ наблюдается у рыб на ранних стадиях развития. Величина рутинного обмена личинок карпа достигает 80 ккал/кг в сутки, что эквивалентно 17% всего вещества, составляющего тело. Очевидно, что личинки не в состоянии долго оставаться без корма. Максимальная величина рутинного обмена у радужной форели наблюдается при массе тела около 1 г (рис. 31). При больших и меньших размерах тела уровень обмена у форели ниже. Следует заметить, что такой максимум обнаружен у многих животных — земноводных, млекопитающих. У человека максимальная интенсивность энерготрат наблюдается при массе тела порядка 10 кг. При массе тела рыб больше 1 г величина рутинного обмена монотонно понижается. Эту зависимость Г. Г. Винберг предложил выражать в виде степенной функции массы тела. Для большинства обычных рыб умеренного климатического пояса (карповых, окуневых, лососевых, осетровых) при 20°C эта зависимость может быть выражена формулой

$$Q = 34 W^{-0.2},$$

где  $W$  — масса тела рыбы, г;  $Q$  — величина рутинного обмена, ккал/(кг·сут).

Из этой формулы следует, что при 20°C рыбы с массой тела 1 г при обычной активности в отсутствие питания тратят в сутки 34 тыс. калорий энергии на 1 кг массы. Интенсивность обмена веществ рыб, обитающих в других климатических зонах, в иных температурных условиях, может иметь сходную величину в результате адаптационных процессов на биохимическом уровне (рис. 32). Однако общая тенденция такова, что в привычных условиях обитания тепловодные рыбы тратят больше энергии, чем холодноводные.

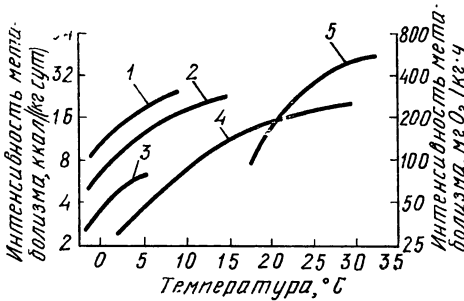


Рис. 32. Интенсивность обмена веществ (стандартный обмен) у рыб — обитателей различных климатических зон (масса рыб 50—100 г):

1 — антарктические рыбы; 2 — полярные тресковые; 3 — полярные бычки и бельдюги; 4 — рыбы умеренного климата; 5 — тропические рыбы

Для каждого вида рыб имеется своя температурная зона обитания. Карп живет при температуре от 0 до 36° С, форель 0—27° С. С повышением температуры до некоторого предела энерготраты увеличиваются. Температурная зависимость для се\*

годетков карпа выражается следующим рядом чисел (за единицу принят обмен при 20° С):

Температура, °C	Величина энерготрат
0	0,17
5	0,27
10	0,42
15	0,67
20	1,00
25	1,26
30	1,42

Температура является мощным фактором, влияющим на интенсивность жизнедеятельности рыб. Рыбы — водные животные, температура тела подавляющего большинства рыб соответствует температуре окружающей среды. Зависимость интенсивности трат от температуры имеет вид S-образной кривой (см. рис. 59). Для разных видов рыб эти кривые различны в зависимости от теплолюбивости. Одни виды обитают в приполярных водоемах, и даже 10°С — для них слишком высокая температура, при этом обменные процессы подвергаются угнетению. Другие рыбы живут в тропиках, где обычной температурой является 25—35°С. Температурное угнетение обмена веществ тропических рыб находится в области выше 40°С. Главные объекты нашего рыбоводства — радужная форель и карп — различаются точкой температурного угнетения. Форель — объект холодно-

водного рыбного хозяйства. При температуре выше 20°C она начинает плохо себя чувствовать и интенсивность обмена у нее понижается. Обменные процессы карпа продолжают расти до 30°C.

Активное плавание вызывает увеличение расхода энергии и вещества. Влияние скорости плавания на расход энергии выражается квадратической зависимостью. Приблизительную энергетическую «стоимость» плавания рыб можно выразить формулой [ккал/(кг·ч)]:

$$Q_{\text{плав}} = 10v^2/L,$$

где  $v$  — скорость плавания, см/с;  $L$  — длина рыбы, см.

В спокойном состоянии рыбы тратят энергии 0,2—1 ккал/(кг·ч), а при крейсерской (стайерской) скорости плавания расход энергии возрастает до 2—7 ккал/(кг·ч) (табл. 8). При бросках расчетные траты энергии возрастают в ряде случаев в десятки раз (табл. 9) и могут достигать величин, эквивалентных 250 ккал/(кг·ч). Естественно, что такие расходы энергии могут происходить только в течение нескольких секунд.

Таблица 8. Возрастание трат энергии у рыб при повышении двигательной активности по сравнению с покоем

Рыба	Экологическая ситуация	Траты энергии, ккал/(кг·ч)	
		в покое	при движении
Плосси	Нерестовая миграция	0,20	0,02—2,0
Осетровые	» »	0,24	0,025—1,0
Угорь	» »	0,20	0,04—0,26
Сельди	Миграция	0,25	До 2,4
Судак	Активная охота	0,30	0,12
Ставрида	» »	0,80	0,13—0,5
Тунец	Дальняя миграция	—	0,50
Тунец	Активность	—	5,0
Атерина	Питающаяся стая	—	7,0

Таблица 9. Траты энергии у рыб при максимальных скоростях

Рыба	Длина тела, см	Скорость, см/с	Траты, ккал/(кг·ч)
Карп	25	197	14
Вьюн	15	150	16
Хамса	12	80	25
Фсрель	30	750	80
Ставрида	12	300	250

Суммарное выражение прироста трат вещества (усиление распада тканевых веществ и метаболизирование части вещества пищевого происхождения) во время усвоения пищи называется специфическим динамическим действием пищи (СДД). Это

действие внешне выражается в усилении потребления кислорода и увеличении выделения продуктов обмена. Потребление кислорода, выделение углекислоты и аммиака начинают увеличиваться почти сразу после приема пищи и через несколько часов достигают максимума, а затем постепенно снова понижаются до уровня рутинного обмена. Максимальная интенсивность дыхания после приема пищи может в несколько раз превышать обычный уровень. Если рыба питается постоянно и постоянно происходит усвоение питательных веществ, то уровень ее обмена повышен по сравнению с «голодным уровнем». Г. Г. Винберг предложил при расчете баланса вещества и энергии у рыбы в естественном водоеме считать, что средняя интенсивность трат вещества и энергии при обычной интенсивности питания вдвое превышает интенсивность обменных процессов, измеренную в лаборатории при соблюдении ряда условий, стандартизирующих его измерение, — пустой желудок, спокойное поведение, минимальное наличие внешних раздражителей. Разумеется, в реальных условиях специфическое динамическое действие питания на обмен веществ может иметь различную силу в зависимости от интенсивности питания.

Питание увеличивает интенсивность катаболических реакций организма рыбы. Среднесуточная интенсивность потребления кислорода и выделения продуктов обмена возрастает пропорционально величине суточного рациона. Это увеличение интенсивности трат вещества и энергии в результате обменных процессов составляет 15—20% общей энергии суточного рациона, или до  $\frac{1}{3}$  энергии усвояемой части рациона.

Опыты с использованием радиоактивного углерода показали, что скорость обмена накопленных в теле веществ возрастает в результате СДД довольно слабо — не более чем в 1,2 раза. Основная часть прироста выделяемых продуктов метаболизма зависит от пищи, находящейся в данный момент в кишечнике. Их энергия тратится на превращение веществ пищи в вещества тела.

Состав расходуемых веществ зависит от химического состава тела рыбы. У рыбы высокой упитанности в отсутствие внешнего питания энергетические траты на 60—70% покрываются за счет жира и на 30—40% — за счет белка. По мере истощения запасов жира, например во время зимовки или вынужденного голодания, увеличиваются траты белка и уменьшаются траты жира (рис. 33). На происхождение субстратов биологического окисления при питании большое влияние, очевидно, оказывает состав корма. Однако особенностями рыб по сравнению с другими животными являются требование высокого содержания белка в усвояемой части корма и особая важность аминокислот как субстрата окисления.

Если птиц и жвачных животных можно кормить пищей, содержащей 12% белка, то форели и карпу требуются корма, в усвояемой части которых содержится 30—40% белка.

Углеводы составляют не более 1% массы тела рыб. В соответствии с этим невелико среднее значение их доли в покрытии энергетических трат основного обмена. Однако роль углеводов в производстве энергии может вре-

менами сильно возрастать. Если рыба накормлена пищей, богатой хорошо усвояемыми углеводами, то во время их усвоения будет происходить нагрузка внутренней среды сахарами и доля их в энергетическом катаболизме повысится. Углеводы, а именно глюкоза, могут служить промежуточным продуктом при производстве энергии из других химических соединений — различных аминокислот и жирных кислот. Синтез глюкозы из других веществ (глюконеогенез) происходит в организме постоянно. Особенно ценным свойством глюкозы является ее хорошая растворимость в жидкостях тела. Она хорошо разносится кровью по всему организму, легко проникает через клеточные мембраны к местам использования. В организме рыбы глюкоза довольно легко превращается в гликоген, хотя у рыб связывание глюкозы идет гораздо медленнее, чем у млекопитающих. Гликоген запасается не только в специализированном депо — печени, но и прямо в тех тканях, где непосредственно используется глюкоза, — в мышцах, почках, ооцитах, мозгу. Гликоген легко подвергается ферментативному гидролизу, быстро снабжая клетки тела большим количеством одинаковых, легко используемых молекул глюкозы, которые используются до того, как начнется более инертный процесс мобилизации жировых веществ. Существует даже такое образное выражение — «Жиры сгорают в пламени углеводов».

Короткие неожиданные всплески мышечной активности осуществляются за счет глюкозы, которая способна давать энергию за счет анаэробного (бескислородного) распада до молочной кислоты, хотя при этом тратится в 20 раз больше вещества, чем при окислении. Роль глюкозы особенно велика при работе белой туловищной мускулатуры, а также при перенесении временного недостатка кислорода. Роль углеводов на разных этапах эмбриогенеза демонстрируется величиной дыхательного коэффициента. Например, в течение шести суток развития икры фундулюса наблюдаются следующие величины дыхательного коэффициента: 0,90; 0,78; 0,77; 0,76; 0,72; 0,72. Можно понять, что только в первые сутки развития углеводы играют значительную роль в катаболических реакциях. Позже основное значение приобретают жиры. В ходе эмбрионального развития лососевых дыхательный коэффициент близок к 0,8, т. е. роль углеводов в обеспечении энергетических затрат невелика, но при временном недостатке кислорода и при энергичных движениях эмбриона перед выклевом роль углеводов может повышаться.

## § 21. DISSIMILYACIYA NEORGANICHESKIX VESHCHESTV I KSENOBIOTIKOV

Многие процессы, ведущие к уменьшению количества вещества в организме, могут не иметь прямого отношения к энергетике. Прежде всего следует назвать потерю ионов электролитов через жаберную поверхность (см. рис. 69). Диффузия электролитов из тела рыбы в соленой воде происходит еще интенсивнее, чем в пресной воде, но она компенсируется диффузией в тело, поэтому диссимиляцию ионов удается исследовать прежде всего методами изотопного анализа. Скорость выведения (или естественные потери) вещества из тела характеризуется пока-

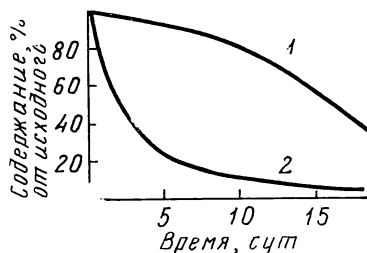


Рис. 33. Величина расхода белка по мере истощения жировых запасов при голодании мальков карпа массой 1 г при 30°C: 1 — белок; 2 — жир

зателем «время полувыведения», т. е. время, за которое тело потеряет (или выведет) из себя половину веществ (табл. 10). скорость потерь зависит от многих причин. Очень долго сохраняются в теле вещества, прочно связанные в костях, например стронций, кальций, фосфор, магний. Однако те же вещества, входящие в состав мягких тканей, обмениваются довольно быстро. Довольно долго сохраняются в теле рыб токсиканты, растворимые в жире, — нефтяные алканы, хлорированные бифенилы, ДДТ (период полувыведения 10—30 сут). Быстро выводятся из организма рыб водорастворимые токсиканты, такие, как хлорфеникол.

Таблица 10. Характеристика скорости выведения некоторых веществ из организма

Вещество	Рыба	Масса, г	Температура, °С	Время полувыведения, сут
Магний	Карп	1—10	20	60
Фосфор	»	1—10	20	30
Железо	»	1—10	20	15
Йод	Карась	150	20	15
Ртуть	Гуппи	2	25	7
Натрий	Щука	20	20	3
Хлорированные бифенилы (с.-х. ядохимикаты)	Карась	20	20	10
Хлорфеникол (лекарство)	Лосось	100	20	2—4
Танит (инсектицид)	Карп	50	20	1
Препарат гонадотропина	Карась	200	20	0,3
Вода	Карп	5	20	0,01

Длительное сохранение в костях некоторых красителей и антибиотиков (тетрациклин) позволяет использовать их для мечения рыб. Скорость выведения вещества из тела зависит также от температуры и размеров тела рыб. У мелких рыб обмен происходит быстрее. Это можно видеть на примере фосфора. Скорость его обмена подчиняется обычной зависимости от массы тела. При увеличении массы тела в 10 раз скорость обмена замедляется в 1,5—2 раза.

## § 22. МЕТАБОЛИТЫ РЫБ

Метаболитами называются вещества, которые образуются в организме в результате химических превращений (метаболизма) и выводятся во внешнюю среду как ненужные. Основным по массе метаболитом органических веществ является, разумеется, двуокись углерода (CO<sub>2</sub>), которая вместе с водой (окисью водорода) является продуктом биологического окисления. Однако не все органические вещества окисляются до конечных продуктов горения.

Значительную часть пищевых жиров и жировых веществ тела составляет холестерин. Сложный гетероциклический углеродный скелет этого вещества, по-видимому недоступен литическим ферментам рыб. Большая часть холесте-

рина выделяется с желчью, а также в составе выделения слизевых клеток. При кормлении рыб кормами, содержащими мало жиров, количество жироподобных веществ, выделяемых в просвет кишечника, может быть очень заметным при химическом анализе желчи. Большая часть этих веществ представляет собой экскретируемый холестерин и его производные.

С желчью в виде желчных пигментов выделяется у рыб большая часть продуктов распада гематина — функциональной части гемоглобина. Желчные (билининовые) пигменты придают желчи коричневатый и зеленоватый цвет. С желчью может выделяться некоторое количество обезвреживаемых в печени ксенобиотиков — чуждых организму веществ, например ядохимикатов, применяемых в сельском хозяйстве, и других сложных химических соединений, попадающих в организм из загрязненной воды и с кормом. Изменение структуры ксенобиотиков проводится по пути такого изменения их молекул, чтобы улучшить их растворимость в воде и уменьшить растворимость в жирах. У лососевых и тресковых рыб обнаружено образование глюкуроновых производных ксенобиотиков в гомогенатах печени. В печени и желчи карпа, миксины и акулковых обнаружены продукты сульфирования стероидов. Это, по-видимому, является способом инактивации и выделения из организма стероидных гормонов. В организме форели происходит гидроксילирование бифенилов, что, по-видимому, уменьшает их токсичность и облегчает растворимость в воде. В печени сельди, окуня и лососевых обнаружено гидроксילирование анилина, расщепление нитробензойной кислоты и деалкилирование амидопирина. У акулы краситель феноловый красный выводится в виде бромфенолового синего после реакции бромирования.

В связи с растущим загрязнением окружающей среды возможности очищения рыб от накопленных ксенобиотиков исследуются во многих лабораториях. Установлено, что у рыб ксенобиотики легко накапливаются, но и быстро выводятся. Каналами выведения ксенобиотиков из организма кроме желчи являются почки и жабры. Через почки выделяется значительная часть фосфата, органических кислот, сульфата и других естественных метаболитов рыб.

Особенно большое внимание уделяется изучению азотистых метаболитов — продуктов распада аминокислот, нуклеиновых кислот и некоторых других азотсодержащих компонентов тела рыб. Костистые рыбы считаются среди других животных ярко выраженными аммонотеликами, т. е. главным продуктом обмена азотистых веществ у них является аммиак. До 20% азота экскретируется также в виде мочевины. Среди продуктов обмена у рыб найдено небольшое количество мочево́й кислоты и креатинина. У морских костистых рыб доля мочевины в экскреции азота может быть значительно выше, чем у пресноводных рыб. Особенно много мочевины выделяет эвргаллийная рыбка пернофтальмус. В морской воде нормальной солености она выделяет половину азота в виде мочевины, а при уменьшении солености в 2,5 раза доля мочевины снижается до 10%. Количество мочевины, выделяемое этой рыбкой, возрастает при ее «экскурсиях» на сушу для охоты за насекомыми. Это связано с тем, что мочевина менее токсична, чем аммиак, и без вреда может накапливаться в организме до более высоких концентраций в то время, когда выделение азотистых метаболитов через жабры затруднительно. Аммонотеликами являются также миноги и миксины. Некоторое количество мочевины выделяется и аммонотеликами в результате распада мочево́й кислоты — продукта деградации пуринов, которые в свою очередь являются продуктами разрушения нуклеиновых кислот, коферментов и других важных и широко распространенных соединений. Аммиак является основным конечным продуктом распада белка и во время эмбрионального развития костистых рыб. Среди азотистых метаболитов икры лососевых и осетровых рыб обнаружены также мочевина и креатинин, кроме того, теряется некоторое количество аминокислот. Основным продуктом обмена азотистых соединений у эмбрионов хрящевых рыб является мочевина. Это установлено на примере живородящих акул и яйцекладущих скатов. У некоторых морских костистых рыб значительная доля азота выделяется из организма в виде окиси триметиламина.

Например, у морского черта в виде этого соединения выделяется до 50% азота. Значительная часть эндогенного азота у двоякодышащих рыб экскретируется в виде мочевины во время летнего пересыхания водоемов и впадения этих рыб в спячку. Типичными уреотеликами, т. е. животными, выделяющими продукты обмена белка в виде мочевины, являются акулы, скаты и химеры. Кроме того, значительное место в их экскреции занимает окись триметил-аминна.

При недостатке кислорода в организме рыбы накапливаются большие количества аланина и сукцината.

## § 23. АНАБОЛИЗМ

Анаболизмом называется совокупность процессов, в результате которых из простых веществ образуются более сложные и богатые потенциальной энергией. Анаболические реакции ведут к накоплению в организме нуклеиновых кислот, белков, жиров, углеводов и к росту клеток, тканей и всего тела. Анаболические процессы происходят в организме постоянно, причем не только в условиях питания, но даже при полном голодании. Из продуктов распада одних соединений синтезируются другие химические соединения. Например, у идущих на нерест лососей, несмотря на общее истощение организма, происходит накопление вещества в гонадах, осуществляются брачные изменения скелета, кожи. В некоторых случаях, например во время личиночного периода, можно наблюдать увеличение длины и даже объема организма при уменьшении общего количества плотных веществ. Тем не менее типичным и наиболее важным примером анаболических процессов является рост рыб в условиях обильного и полноценного питания. В умеренном климатическом поясе с ярко выраженной сезонной динамикой температуры интенсивный рост происходит в летнее время, а зимой, в связи с ослаблением или прекращением питания, рост прекращается и наблюдается истощение рыб (рис. 34).

Ткани растут за счет увеличения числа клеток (гиперплазия) и за счет увеличения величины клеток (гипертрофия). При росте рыб преобладают гиперплазические процессы. Рост числа мышечных клеток обеспечивает 70—90% прироста мышечной ткани. Размер клеток печени в ходе онтогенеза увеличивается всего в 1,3 раза. Рост мозга почти исключительно происходит за счет гиперплазии, что отличает рыб от высших животных. Максимальная относительная величина суточного прироста может быть вычислена по следующим формулам:

для карпа

$$\Delta W/W = (0,067\sqrt[3]{W} - 1)^3 - 1;$$

для форели

$$\Delta W/W = (0,040\sqrt[3]{W} - 1)^3 - 1.$$

где  $W$  — масса рыбы, г;  $\Delta W$  — суточный прирост, г.

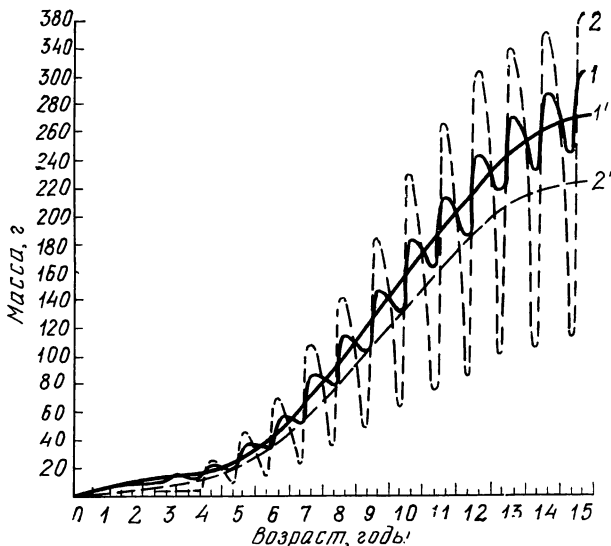


Рис. 34. Сезонные колебания белкового роста и накопления жира у ставриды в течение 15 лет жизни:

1 — белковый рост по годам; 1' — среднее течение процесса белкового роста; 2 — накопление жира; 2' — среднее течение процесса накопления жира

Например, 0,1 — суточный прирост на одну десятую (10%). Из этой формулы следует, что относительная скорость роста уменьшается по мере увеличения массы рыбы. При выведении данной формулы был использован постулат закона поверхности, гласящий, что метаболические процессы могут протекать в организме тем интенсивнее, чем больше внешней поверхности приходится на единицу массы. Оснащенность массы поверхностью при сохранении геометрического подобия изменяется обратно пропорционально корню кубическому от величины массы тела. Хотя этот закон проявляется, как правило, только приблизительно, обратная связь скорости роста с массой тела наблюдается почти всегда (табл. 11).

Таблица 11. Зависимость суточного прироста от массы рыбы

Масса тела рыбы, г	Максимальный прирост, % в сутки	
	Карп	Форель
1	21,0	12,0
10	9,6	5,7
100	4,4	2,6
1000	2,0	1,2

Потенциальная способность рыб к росту редко реализуется в полной мере. Например, известно, что карпа можно вырастить до товарной массы 350 г в течение одного лета, однако поддержание максимальной скорости роста требует слишком больших усилий и затрат для обеспечения условий обитания и питания. Поэтому в рыбоводных хозяйствах приняты нормы прироста приблизительно вдвое, а для форели втрое ниже максимальных.

#### § 24. ПУТИ АССИМИЛЯЦИИ ВЕЩЕСТВА

Основным источником поступления вещества в организм рыбы является питание. Предшественниками жиров, белков, углеводов, нуклеиновых кислот, витаминов и других органических веществ тела рыбы являются кормовые организмы, а в условиях рыбоводства — искусственные корма. Питание рыб будет подробно рассмотрено в следующей главе. Что же касается минеральных элементов, то значительная часть, а иногда и весь объем потребности может удовлетворяться за счет растворенных в воде веществ. Жабры рыб имеют способность извлекать из воды не только растворенный в ней кислород, но еще и целый ряд ионов. Особенно велика роль биосорбции в снабжении организма рыбы кальцием, магнием, натрием — элементами, содержание которых в воде бывает довольно высоким. При содержании в воде 30 мг/л кальция и 20 мг/л магния потребность карпа удовлетворяется полностью. Рыба может сорбировать из воды растворенные неорганические фосфаты, но в незагрязненных природных водах содержание фосфора обычно незначительно. Сорбируются из воды и такие биогенные микроэлементы, как железо, медь, марганец, цинк. При слишком высоком содержании микроэлементов в воде они накапливаются в организме в избыточных концентрациях и вызывают отравление. Ухудшение роста и общего состояния рыб наблюдается при концентрации цинка в области 0,2—2 мг/л, меди — 1—100 мкг/л.

Организм сам не способен регулировать поступление растворенных веществ, так как он может через уменьшение аппетита приостанавливать питание. В случае сильной загрязненности воды рыба покидает такие места. Система биосорбции устроена так, что равновесие между содержанием веществ в воде и в организме достигается при некотором более высоком содержании их в теле по сравнению с содержанием в воде. Это соотношение называется коэффициентом накопления (*КН*):

$$КН = \frac{\text{Содержание вещества в теле}}{\text{Содержание вещества в воде}}$$

В организме накапливаются не только биогенные элементы, но и такие вещества, как ртуть, кадмий, радиоактивные изотопы, ядохимикаты, используемые в сельском хозяйстве. Некото-

Таблица 12. Коэффициенты накопления некоторых веществ в теле рыбы

Элемент	Вещество	Коэффициент накопления				
		общий	в мышцах	в печени	в кишечнике	в коже
Железо	Ион	10—60	0,4—1,4	13—120	160—1000	4—9
Кальций	»	1,4—16	0,6	1	1,6—6	20—60
Фосфор	Фосфат-ион	30	—	—	—	—
Стронций	Ион	10	—	—	—	—
Ртуть	»	250—1500	1—20	290—640	1000—15000	150—350
Углерод	CO <sub>2</sub>	3—8	0,6—0,9	10	40	15—20
Углерод	ДДТ	40—160	4	450—950	470—1200	120—330
	Хлорамфеникол	1000	—	—	—	—
	Бензакридин	106	—	—	—	—

рые вещества избирательно накапливаются в отдельных тканях. Это выражается в частных коэффициентах накопления, например для мышц, печени, кожи, костей и др. (табл. 12). При  $KH$  в области 1 можно говорить о безразличии организма к веществу, при  $KH$  меньше 1 можно предполагать дискриминацию вещества данной тканью, при  $KH$  больше 1 можно говорить о прочном связывании вещества структурами организма.

## § 25. ПИЩЕВЫЕ ПОТРЕБНОСТИ

Пищевые потребности складываются из вещества, необходимого для возмещения катаболических трат, и вещества, необходимого для обеспечения прироста. Состав расходуемых веществ отличается от состава прироста. Соотношение прироста и трат тоже может быть различно — чем быстрее рыба растет, тем более высоки требования к составу корма. Уже по этой причине невозможно безоговорочно определить пищевые потребности даже одного вида. Однако все пособия по кормлению и составлению искусственных кормов приводят рекомендации по содержанию белка в корме, соотношению аминокислот в белке, содержанию некоторых жирных кислот в кормовом жире, по составу витаминного премикса. Эти рекомендации обычно проверены на практике и гарантируют хорошие производственные свойства корма. Тем не менее некоторые отступления от этих рекомендаций не всегда ухудшают свойства кормов, так как рыбы могут приспосабливаться к кормам. Например, форель может расти на гранулированных кормах из ингредиентов растительного происхождения. Однако вне зависимости от происхождения сырья корма должны содержать целый ряд органических и неорганических веществ, форма поступления которых зависит от требований рыб в соответствии с особенностями пищеварения.

Если какого-либо вещества рыбе не хватает, то оно становится лимитирующим фактором питания, фактором, ограничивающим рост рыбы. Недостаток в пище одного или группы веществ через некоторое время ведет к потере аппетита, а это первый признак авитаминоза, недостатка незаменимой аминокислоты или другого незаменимого вещества. Лимитировать рост может недостаток какого-либо химического элемента (фосфора, кальция, магния, меди, железа, цинка, марганца) или какого-либо несинтезируемого в организме и поэтому незаменимого химического соединения (аминокислоты, жирной кислоты, витамина). Недостаток незаменимых веществ вызывает специфические нарушения.

Довольно хорошо изучены симптомы авитаминозов у лососевых рыб. Авитаминозы у карпа встречаются реже, так как карп даже в условиях экспериментального кормления кормами, не содержащими витаминов, разнообразит свой рацион, поедая детрит, бактериальную и водорослевую пленку — вещества, богатые разнообразными витаминами. Симптомы авитаминозов внешне выражаются не только потерей аппетита, но и задержкой роста, изменением окраски тела, появлением водянки, пучеглазия, кровоизлияний в кожу и внутренние органы, крошения плавников, судорожных движений. При недостатке витаминов и некоторых незаменимых аминокислот и минеральных солей наблюдается искривление позвоночника. Большинству объектов рыбоводства требуются корма, богатые протеином. Наиболее высокие приросты форели и карпа в промышленных хозяйствах обеспечиваются кормами с содержанием белка порядка 40%.

Оптимальный аминокислотный состав белков корма для рыб примерно такой же, как для млекопитающих и домашних птиц. Однако потребность в аргинине у рыб более высокая. Незаменимыми для рыб являются те же десять аминокислот, что и для наземных животных (табл. 13).

Таблица 13. Потребность молоди лососевых и карповых рыб в незаменимых аминокислотах

Аминокислота	Потребность, % от пищевого белка		Аминокислота	Потребность, % от пищевого белка	
	лососей	карпа		лососей	карпа
Аргинин	6,0	4,3	Треонин	2,2	3,9
Лизин	5,0	5,7	Метионин	1,5	2,1
Лейцин	3,9	3,3	Триптофан	0,5	0,8
Изолейцин	2,2	2,5	Фенилаланин	2,6	3,3
Валлин	3,2	3,6	Гистидин	1,8	2,1

Остальные десять встречающихся в организме аминокислот и такие входящие в состав тела азотистые соединения, как нуклеотиды, креатин, геминные группировки, синтезируются в организме. Особых требований к их наличию в корме у рыб нет. Однако корм должен содержать азотистые вещества для их синтеза, кроме незаменимых аминокислот. Таким сырьем для синтеза служат обычные (заменяемые) аминокислоты пищевого протеина. Они составляют приблизительно половину суммы аминокислот пищевых белков. Введение аммонийных солей и мочевины в корм рыбам, как это практикуется при выращивании жвачных животных, не имеет смысла, так как бактериальный синтез в пищеварительном тракте рыб происходит только в небольшом объеме. Температура в кишечнике рыб низка, время пребывания пищи в кишечнике довольно короткое и использование неаминокислотных форм азота для синтеза бактериальной массы, по-видимому, не оказывает существенного влияния на общий баланс белка в организме рыбы. Однако бактериальный синтез, возможно, имеет некоторое значение для обеспечения организма рыбы веществами, необходимыми в очень малых количествах, — витаминами, незаменимыми аминокислотами.

Требования к безазотистым органическим веществам корма, составляющим большую часть небелковой части корма, связаны прежде всего с особенностями пищеварительной системы рыбы. В пище хищных и мирных животноводных рыб они должны быть представлены жирами и легкоусвояемыми углеводами, такими, как простые сахара и их низшие полимеры. Всеядные и растительноядные рыбы могут усваивать корма, содержащие 50% и даже несколько более крахмала.

Потребность различных рыб в незаменимых жирных кислотах несколько различается. Карп продолжает расти, хотя и более медленно, на кормах, вообще не содержащих жира. Это, по-видимому, связано с его способностью поедать детрит, содержащий живую бактериальную массу. Рост карпа существенно улучшается, если в корме содержится 1% линолевой и линоленовой жирных кислот. Потребности радужной форели наилучшим образом удовлетворяются при содержании в корме 0,5% высших ненасыщенных жирных кислот, несколько меньший эффект линоленовой, еще меньший линолевой кислоты. Проходным лососям требуется по 1% линоленовой и линолевой кислоты, которые могут быть заменены 0,5—1% высших ненасыщенных жирных кислот. Угорь лучше всего растет при содержании в корме по 0,5% линолевой и линоленовой кислот. Потребности молоди морских рыб (морского карася, желтохвоста, камбалы) удовлетворяются при наличии в корме высших ненасыщенных кислот. Попытка заменить их высоким содержанием линоленовой кислоты (4%) вызвала жировое перерождение печени.

Рыбам требуются те же витамины, что и другим животным. Однако некоторые рыбы, например карп, способны синтезировать витамин С. Кроме того, по некоторым сведениям, рыбы не нуждаются в витамине К.

Необходимость включения в корм солей минеральных биогенных элементов зависит от минерального состава воды и минерального состава ингредиентов корма. Обычно в искусственный корм для рыб полезно вводить фосфор в виде усвояемых, растворимых солей калия и натрия и других соединений — фосфатидов, полифосфатов, глицерофосфатов. Гидроксиапатит, содержащийся в костях рыб, или совсем не усваивается или усваивается плохо. Хорошие результаты получены при введении в корм минеральной добавки в виде прокаленных ракушек или костей — этот материал содержит весь комплекс необходимых минеральных элементов. Существует много рецептов минеральных добавок к искусственным кормам, гарантирующих обеспечение потребностей рыб, например смесь солей, приведенная ниже.

Смесь минеральных солей для корма карпа

Соли	Доза на 1 кг корма	Соли	Доза на 1 кг корма
Фосфат натрия	40 г	Марганец хлористый	4 мг
Железо-лимоннокислос	0,5 г	Кобальт хлористый	1 мг
Медь сернокислая	12 мг	Молибдат аммония	1 мг
Цинк сернокислый	118 мг	Йодат калия	3 мг

## § 26. БАЛАНС ВЕЩЕСТВА ПРИ ПИТАНИИ РЫБ

В результате постоянного поступления и расхода веществ содержание их в организме меняется. Это явление называют балансом. Баланс может быть положительным, когда поступление веществ больше расхода, и отрицательным, когда расход больше поступления. Возможен случай, когда поступление и расход равны и количество вещества в организме не меняется, т. е. возникает равновесие. В жизни рыб это случается редко, так как большинству рыб несвойственна, в отличие от наземных животных, некоторая дефинитивная (конечная) масса. Рыбы, как правило, растут всю жизнь. При проведении экспериментов с разной интенсивностью кормления рыб всегда получается характерный результат (рис. 35). При низкой интенсивности кормления рыба худеет, при высокой растет, причем прирост никогда не бывает связан с интенсивностью кормления прямой зависимостью. Это происходит потому, что с ростом интенсивности кормления заметно ухудшаются поедание и усвоение корма. По мере усиления питания несколько ускоряется процесс катаболического распада тканей тела. Однако в общем балансе вещества эта статья расходов занимает очень скромное место, достигая в относительном выражении  $1/5$  величины рутинного обмена, если питание имеет очень высокую интенсивность (рис. 36). При питании значительно повышается

расход энергии и увеличивается количество метаболитов за счет окисления части усвоенной пищи. Приблизительно 30% энергии и вещества усвоенной пищи теряется организмом в ходе ее усвоения, т. е. в то время, когда пища всасывается в пищеварительном тракте и питательные вещества осуществляют «нагрузку» крови, лимфы и межтканевой жидкости. Во время всасывания во внутренней среде организма повышается содержание глюкозы («сахарная нагрузка»), аминокислот, жировых веществ, что вызывает и увеличение скорости обмена веществ, и использование части пищевых веществ на их собственную перестройку в соответствии с требованиями организма — низкомолекулярные растворимые вещества вновь превращаются в биополимеры и другие менее подвижные соединения. Глюкоза откладывается в виде гликогена, аминокислоты в виде белков, жирные кислоты становятся составной частью жировых веществ — глицеридов, фосфолипидов, эфиров холестерина.

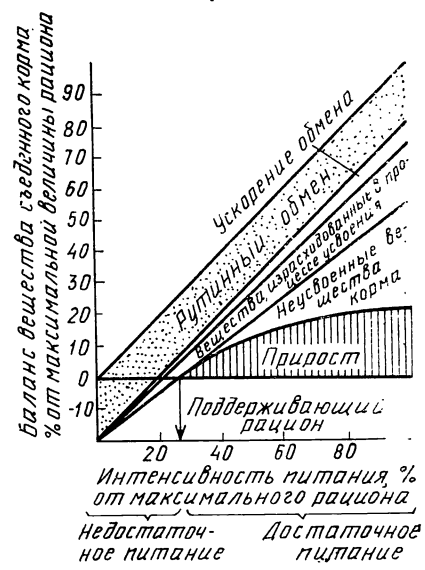


Рис. 35. Баланс вещества в теле рыбы в зависимости от интенсивности питания

В процессе усвоения происходит огромное количество химических превращений, изучение которых входит в компетенцию биохимии. Одни аминокислоты превращаются в другие, сами аминокислоты дезаминируются и переаминируются, длина углеродных цепей жирных кислот увеличивается и уменьшается, происходят их сатурация и десатурация, из сахаров и жирных кислот синтезируются аминокислоты и другие сложные соединения. На все это тратятся энергия и, естественно, часть усвоенного вещества пищи.

Прирост количества вещества в теле происходит в результате превышения поступления вещества над тратами:

$$\Delta W = R_y - Q,$$

где  $\Delta W$  — прирост;  $R_y$  — усвоенный рацион;  $Q$  — всевозможные траты вещества.

Траты вещества складываются из рутинных или обычных трат и специфического динамического действия питания:

$$Q = Q_0 + СДД,$$

где  $Q_0$  — обычные траты вещества и энергии у рыбы в отсутствие пищи в кишечнике;  $СДД$  — траты вещества и энергии, обусловленные питанием.

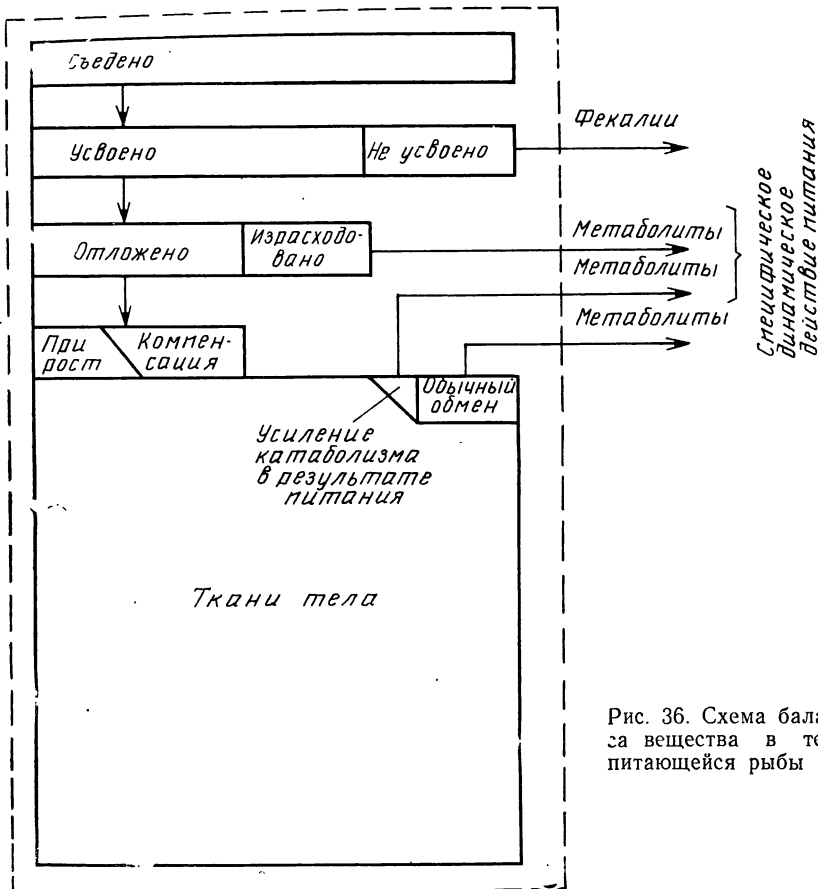


Рис. 36. Схема баланса вещества в теле питающейся рыбы

Поскольку *СДД* приблизительно составляет 0,3 от энергии и вещества усвоенного рациона, то:

$$\Delta W = R_y - Q_o - 0,3R_y;$$

$$\Delta W = 0,7R_y - Q_o.$$

### § 27. ПОКАЗАТЕЛИ ЭФФЕКТИВНОСТИ ПИТАНИЯ

Эффективность использования съеденной пищи на рост оценивается при помощи нескольких показателей. В рыбоводстве принят так называемый кормовой коэффициент (*КК*), представляющий собой отношение массы съеденного корма к массе прироста рыбы:

$$КК = R/\Delta W.$$

Этот показатель неудобен для физиологической оценки эффективности питания прежде всего потому, что сравнению могут подвергаться вещества различной влажности и калорийно-

сти. В наиболее удачных экспериментах  $КК$  может достигать 0,5, т. е. прирост тела рыбы может превышать массу съеденного корма вдвое. Наблюдаемый парадокс объясняется очень просто. Корм даваемый рыбе, сухой, т. е. содержит 10% воды, а прирост тела содержит приблизительно 80% воды. При сравнении сухого вещества корма и тела  $КК$  принимает значение 4, т. е. на прирост используется всего 25% сухого вещества корма. Причем следует подчеркнуть, что кормовой коэффициент меньше 1 бывает в очень редких случаях. Обычно хорошие сухие корма обеспечивают кормовой коэффициент 1,5—3 и только 5—10% их сухого вещества используется на прирост тела рыбы. Кормовые коэффициенты естественных кормов колеблются от 10 для животных пищевых организмов (рыба, личинки насекомых, ракообразные) до 200—300 при питании жесткой растительностью.

В физиологических расчетах приняты введенные В. С. Ивлевым коэффициенты использования пищи на рост, представляющие собой отношения калорийности пищи и прироста. Коэффициент использования пищи первого порядка ( $K_1$ ) представляет собой отношение калорийности прироста к калорийности съеденной пищи. Коэффициент второго порядка ( $K_2$ ) — это отношение калорийности прироста к калорийности усвоенной пищи. Отношение этих коэффициентов представляет собой усвоенные органической части корма:

$$K_1 = \Delta W/R; K_2 = \Delta W/R_y; K_2/K_1 = R_y/R = K_y.$$

Если коэффициенты первого порядка очень сильно отличаются у рыб, питающихся различными по усвояемости кормами (рыба, беспозвоночные, водоросли, детрит), то коэффициенты второго порядка ближе по величине и находятся обычно у всех рыб в пределах 3—10%, редко достигая 30—40%.

Исключительно высокие показатели использования вещества на рост наблюдаются при использовании желтка эмбрионом и личинкой рыбы. Большая часть исследований показывает, что эффективность использования желтка на рост достигает 60—70%. Желток яйца является, как и молоко, по выражению академика И. П. Павлова «пищей, изготовленной самой природой». Его состав приспособлен к потребностям организма и отлажен в результате длительной эволюции специально для эмбрионально-личиночных стадий развития рыб. Надо полагать, что искусственные корма для личинок рыб должны по составу быть похожими на желток икры.

## § 28. ДЕПОНИРОВАНИЕ ВЕЩЕСТВА

Развивающаяся икринка представляет собой эмбрион, заключенный в оболочку вместе с опрощенным запасом хорошей пищи в виде желтка. В желточном мешке содержится полноценный белок оовителин, богатый фосфором белок фосфитин и много других белков. Состав жира икры также имеет

превосходные характеристики — половина его представлена ацилглицеридами — формой хранения жирных кислот — основного «топлива» организма, треть жиров представлена фосфолипидами, содержащими кроме жирных кислот легкоусвояемую форму фосфата. Остальная часть жира представлена почти целиком холестерином и его эфирами. Икринка содержит приблизительно в 1000 раз больше ДНК, чем диплоидное ядро. Это значит, что в желтке содержатся полуфабрикаты для синтеза ядер образующихся клеток эмбриона. В икринке содержится значительный запас гликогена. В икре некоторых видов рыб содержатся полуфабрикаты гема — функциональной части гемоглобина, значительное количество каротиноидных пигментов для создания покровительственной окраски личинки после выклева. В икре содержится также запас витаминов и минеральных элементов. Организм самки отдает икре питательные вещества часто в ущерб себе.

В отличие от эмбриона в организме взрослой рыбы специального запасного белка нет. Во время вынужденных голодовок и зимовок рыба использует функциональные белки. Наибольший запас белков находится в туловищной мускулатуре, составляющей приблизительно половину массы тела рыбы. Расходятся также белки крови и межклеточной жидкости, составляющие в общей сложности 10—20% объема тела рыбы. Тратится при голодании также белок паренхимы печени, почек, кишечника и других мягких тканей. В результате после длительной голодовки, например зимовки, в теле у рыб увеличивается доля головы, костей, кожи и уменьшается доля мускулатуры и внутренних органов.

Места накопления жира у рыб различны. У тресковых рыб и макрурозов весь запас жира сосредоточен в печени. Мясо этих рыб тощее и содержит приблизительно 1% жирных веществ. Многие промысловые виды и объекты рыбоводства накапливают жир в брюшной полости (карповые, окуневые, осетровые, лососевые). Большая часть рыб накапливает резервный жир в мускулатуре, под кожей, в области оснований плавников и вокруг костей. Общее содержание жира в теле рыб может достигать 30%. Это особенно характерно для видов, совершающих длительные анадромные миграции, — семга, белорыбца, осетровые.

Углеводы накапливаются в виде внутриклеточных включений гликогена в печени и мышцах. В печени карпа содержание гликогена может достигать перед зимовкой 15% сырой массы ткани, правда, сама печень у этой рыбы невелика, как правило, не более 4% массы тела. Поэтому запас гликогена печени может достигать 0,6% массы тела — приблизительно столько же, сколько во всей мускулатуре.

Высокая жирность может быть не только показателем подготовки к голоданию или продуцированию большого количества половых продуктов, но и результатом обильного, несбалансированного питания. Такое явление широко известно в рыбоводстве при использовании кормов, бедных белком. По-видимому, высокое содержание жира в клетках тела может способствовать увеличению его доли в энергетических тратах организма (рис. 37) и тем способствовать лучшему приспособлению рыбы к неполноценным кормам.

Печень рыб является также местом депонирования ряда витаминов — прежде всего жирорастворимых А, D, E. Печень трески и акул издавна является источником получения рыбьего жира. В печени больше, чем в других тканях, таких витаминов, как B<sub>2</sub>, B<sub>6</sub>, C, пантотеновой кислоты, никотинамида. У некоторых рыб в частности бычков, терпугов, пинагоров, в печени накапливаются каротиноидные пигменты, которые при подготовке к нересту используются для создания брачной окраски кожи, а также переходят в икру. У лососевых

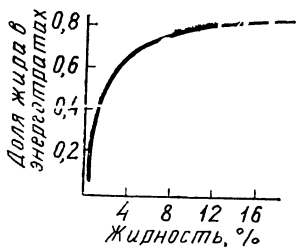


Рис. 37. Доля жира в энерготратах зимующего карпа в зависимости от его жирности

рыб каротиноидные пигменты накапливаются в мускулатуре, откуда они мобилизуются в кожу и икру. В печени рыб депонируются такие микроэлементы, как железо, марганец, медь, цинк. Там же накапливается ряд вредных для организма тяжелых металлов.

## § 29. ГОЛОДАНИЕ

При недостаточном питании или его отсутствии баланс вещества отрицательный и происходит истощение организма. Многие рыбы хорошо приспособлены к голоданию. Особенно это касается крупных рыб, ведущих мало-подвижный образ жизни. Молодь, а особенно личинки, гибнут при голодании гораздо быстрее, чем взрослые особи.

Рыба	Время выживания при голодании, сут	Рыба	Время выживания при голодании, сут
Угорь	1585	Сельдь	129
Протоптерус	1260	Личинки трески	5
Амия	600	Личинки наваги	6
Треска	195	Личинки сайки	8
Молодь карпа	180		

При истощении у рыбы происходят специфические изменения в организме. Изменяются пропорции тела, что выражается прежде всего в уменьшении предложенного Фультоном коэффициента упитанности ( $K_{\phi}$ ):

$$K_{\phi} = 100W/L^{-3}.$$

Коэффициент упитанности карпа в норме колеблется от 2,5 до 3,5. При сильном истощении эта величина может уменьшиться до 1,5, и происходит это потому, что костный скелет рыбы при истощении мало изменяется, а мягкие ткани уменьшаются в объеме. Общая масса карпа в состоянии крайнего истощения уменьшается вдвое. Относительная масса головы у истощенного карпа может увеличиваться от 20 до 45% массы всего тела. Масса тела угря может уменьшаться в четыре раза, лососи теряют при нерестовой миграции 50—60% белка и 90% жира. Интенсивность обменных процессов при голодании уменьшается как в результате понижения двигательной активности, так и в результате других приспособительных и вынужденных явлений — уменьшения активности некоторых тканевых ферментов, общего понижения интенсивности жизненных процессов. Обмен может снижаться в 2 и даже 3 раза.

При голодании потеря органических веществ у рыбы опережает потерю сырой массы, так как вода замещает в клетках и межклеточном пространстве часть сухого вещества. Темплман и Эндриус обнаружили живую, но сильно истощенную камбалу, в теле которой содержание воды достигло почти 97%. Во время нерестовой миграции содержание воды в теле чавычи повышается от 63 до 80%. Содержание воды в теле сильно истощенных карпов составляет почти 88%. Сильно понижается при истощении содержание жира в теле рыбы и в депонирующих тканях. Особенно заметно понижение содержания жира в мышцах жирных рыб, таких, как карп, у которого при истощении содержание жира может понижаться в 10 раз и более — от 10 до 1% и ниже.

При истощении уменьшается содержание жира в мускулатуре тощих рыб. Так, во время нерестового периода трески жирность ее мышц понижается от 1,05 до 0,9%. Основное падение жирности наблюдается в печени трески, которая уменьшается в размерах и одновременно становится менее жирной. Содержание белка в теле рыбы при истощении уменьшается с 17—18 до 13—14%, хотя имеются примеры и более сильного понижения. Во время голодания, особенно в первое время, наблюдаются истощение запасов гликогена и понижение содержания сахара в крови, хотя эти показатели со временем стабилизируются на более низком уровне. Заметно понижается содержание в теле водорастворимых витаминов и некоторых микроэлементов, хотя общее содержание золы в теле всегда увеличивается за счет увеличения доли

костей и кожи. Общий аминокислотный состав тела при сильном истощении заметно изменяется из-за увеличения доли коллагена костей и кожи. В коллагене содержится много глицина, аланина, глютаминовой кислоты и других малощелочных аминокислот.

Истощение сопровождается изменением состава крови — понижаются число кровяных клеток, содержание белка в крови, соотношение альбуминов и глобулинов.

## Глава VI. ПИТАНИЕ И ПИЩЕВАРЕНИЕ

Процесс питания состоит из захвата пищи, ее заглатывания, переваривания и усвоения. Кроме того, в пищеварительном тракте происходит формирование фекалий и выведение их из организма во внешнюю среду. Этот раздел физиологии изучает также функции пищеварительных желез и ферментов. Поступление веществ через жабры и другие поверхности тела рассматривается в главах, посвященных обмену веществ, осморегуляции и дыханию.

### § 30. ЗАХВАТ И ПОЕДАНИЕ ПИЩИ

Захватывание пищи у большинства рыб происходит благодаря засасыванию ее в ротовую полость. Засасывающий эффект возникает в результате быстрого расширения рото-глоточной полости и возникающего при этом перепада давления, за счет которого пища втягивается в рот. Объем ротовой полости при этом увеличивается в несколько раз, например, у речного окуня в 6 раз, а у рыбы-клоуна — в 12—14 раз. Акт засасывания происходит очень быстро — у окуня за 40 мс (тысячные доли секунды), у рыбы-клоуна за 4—10 мс. Таким способом питаются как хищники (щука, окунь, судак, жерех), так и мирные рыбы, захватывающие мелких беспозвоночных и неживой корм (кард, карась, плотва).

Одним из способов захвата пищи является фильтрация. Рыба с широко открытым ртом плавает сквозь скопление пищевых частиц или организмов, которые оседают на густых и длинных жаберных тычинках, играющих роль сети. Особые движения ротовой полости сгоняют пищевые частицы в глотку (китовая акула, хамса, некоторые ставриды, толстолобики). У белого толстолобика, питающегося сестоном (водоросли, бактериопланктон, детрит), жаберные тычинки особенно длинные и часты. Более того они срослись друг с другом и в некоторых местах образуют настоящую сеть. Пищевые частицы сползают с этой сети вместе со слизистой лентой, движущейся в глотку в результате дыхательных и глотательных движений.

Некоторые рыбы, такие, как лобан, белый амур, карп, способны отрывать питательные частицы, схватив их губами. Имеются рыбы с довольно мощными челюстями, например коралловые рыбы-попугаи, которые способны откусывать побеги кораллов. Многие рыбы способны откусывать куски от добычи, например некоторые акулы и облавливающие острыми зубами харациновые рыбы — пираньи. Жевать пищу, т. е. измельчать ее до проглатывания, способны карповые рыбы, у которых имеются глоточные зубы. В акте жевания участвуют как жевательные мышцы, так и мышцы грудного пояса. Карп способен перемалывать глоточными губами даже совершенно сухое жесткое зерно. Зубы, расположенные на нижнеглоточных костях, разрывают пищевые частицы, растирая их на жерновке, прикрепленном к верхнеглоточному отростку. Карп способен не только разжевать зерно, но и выплюнуть шелуху. Зубы и жерновки не только измельчают пищу, но и отжимают лишнюю влагу. Особое значение глоточный аппарат имеет в питании растительноядных рыб, питающихся жесткой растительностью. Водоросли и трава перетираются в волокнистую массу, которая становится более доступной пищеварительным ферментам.

## § 31. ИНТЕНСИВНОСТЬ ПИТАНИЯ РЫБЫ

Интенсивность питания рыбы определяется наличием пищи и ее аппетитом.

**Суточный рацион.** Во время раннего, личиночного периода жизни суточный рацион рыб бывает самым большим. По мере роста максимальная величина суточного рациона постепенно уменьшается (рис. 38).

Огромное количество пищи поедают растительноядные рыбы, так как их пища обладает низкой питательностью и содержит много неусвояемых веществ, прежде всего растительной клетчатки. Например, при питании цветковым растением гидриллой при температуре воды 22° С белый амур потребляет приблизительно в 10 раз больше пищи, чем карп, питающийся зоопланктоном и зообентосом.

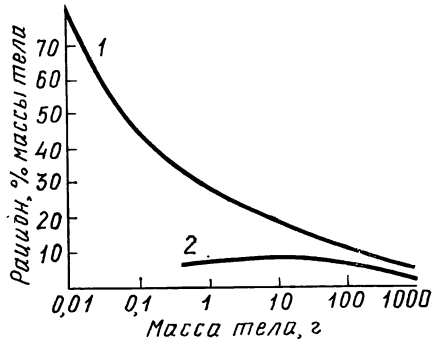


Рис. 38. Величина рационов карпа:  
1 — питание живым кормом; 2 — кормление полноценным сухим комбикормом

Масса тела, г	Суточный рацион, % массы тела	Масса тела, г	Суточный рацион, % массы тела
100	160	750	35
150	108	1000	32

Количество поедаемой пищи изменяется у рыб в зависимости от вида пищи, а также от температуры.

Количество рдеста, поедаемое белым амуром массой от 170 до 400 г в бассейне при разных температурах

Температура воды, °С	Суточный рацион, % массы тела
13	5
18	24
24	23
29	24
29 (разреженная посадка)	58

Растительноядные рыбы имеются не только среди пресноводных, но и среди морских рыб. Большая часть из них — обитатели прибрежных зарослей теплых морей. Величина их суточного рациона также очень велика по сравнению с животнойядны-

ми рыбами. Рацион рыб среднего размера может достигать 50% массы тела. Рыбы, питающиеся фитопланктоном, также едят очень много. Толстолобики обычно потребляют количество пищи, равное 10—20% массы тела.

Максимальный рацион хищных рыб в среднем за длительный промежуток времени несколько больше, чем у мирных животноводных рыб, но питание хищников носит нерегулярный характер. Заметные различия по средней величине суточного рациона имеются между сходными по размеру и обитающими в сходных температурных условиях рыбами, отличающимися общей метаболической активностью. Например, средний суточный рацион судака больше, чем у ерша, а у ставриды больше, чем у корюшны.

Приспособление арктических и особенно антарктических рыб к обитанию при низких температурах кроме адаптивного увеличения интенсивности обмена веществ обуславливает весьма высокий суточный рацион. Например, нототения средней величины при 1,2—1,4°C съедает ежесуточно количество пищи, составляющее несколько процентов массы ее тела.

Суточная норма кормления рыб в рыбоводных хозяйствах меньше максимального суточного рациона, так как при приближении к максимальному

рациону ухудшается усвоение корма и понижаются экономические показатели кормления. Рис. 39 дает представление о рационах кормления карпа и форели при кормлении их высокопродуктивными сухими гранулированными кормами. Можно видеть, что рацион уменьшается по мере роста карпа от 10 г и выше, а форели — от 0,2 г и выше. Меньшие нормы кормления для более мелких рыб связаны с тем, что они должны потреблять значительное количество естественного корма или их корма должны быть особенно полноценными по своему составу, это так называемые стартовые корма.

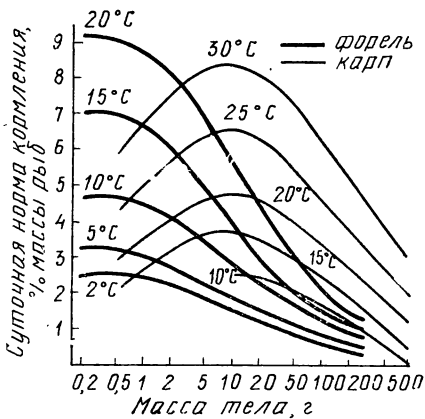


Рис. 39. Рекомендуемые величины рационов при кормлении карпа и форели полнценными гранулированными кормами в зависимости от массы рыбы и температуры воды

Аппетит рыб в некоторых температурных границах увеличивается. Карп потребляет значительное количество корма, начиная с температуры около 8°C, форель с 2°C. Рыбы умеренного климата, не говоря уже о рыбах полярных водоемов, проявляют некоторую пищевую активность в течение всей зимы, что делает возможным подледный крючковый лов. При содер-

жании сеголетков карпа зимой при температуре 7—8°C на артезианской воде они растут при подкормке, хотя и медленно, за зиму они могут вырасти вдвое. При очень высокой температуре аппетит рыб начинает уменьшаться. Для карпа такая температура выше 35°C, для форели около 25°C. Аппетит рыб понижается также при низком содержании кислорода и других неблагоприятных показателях окружающей среды. Большинство видов прекращает питаться также в период нереста и ухода за потомством.

**Величина разового приема пищи, насыщающее количество.**

Количество пищи, которое рыба может съесть за один прием, сильно различается у разных видов, что связано со строением желудка. Некоторые глубоководные хищники могут проглотить жертву по размеру больше себя. Вместимость желудка у некоторых хищников-засадчиков (бычков, скорпен) достигает 50% массы тела. Однако это феномены даже среди хищников. Насыщающее количество пищи таких хищных рыб, как ставриды, лососи, шуки, колеблется между 5 и 25% массы тела (табл. 14). Так называемые мирные рыбы (каarp, карась, линь, лещ, плотва) поедают за один раз гораздо меньше пищи.

Т а б л и ц а 14. Насыщающее количество корма для разных рыб

Вид	Масса, г	Температура, °С	Корм	Насыщение, % массы тела
Скумбрия	120	20	Рыба	19
Ставрида	120	20	»	11
Морской карась	120	20	»	13
Гирелла	120	20	»	9
Морской угорь	120	20	»	9
Радужная форель	120	9—12	»	10,7
Радужная форель	180	16	Сухой корм	5,2
Карп	5	20	То же	1,2
Карп	10	20	»	1,0
Карп	15	20	»	0,8
Карп	20	20	»	0,7
Карп	50	20	»	0,6
Карп	100	20	»	0,5

Величина разового приема пищи меняется с возрастом. Насыщающее количество сухого корма по мере роста карпа от 5 до 100 г понижается более чем вдвое — от 1,2 до 0,5%. Следует отметить, что влажного корма (фарш, естественная пища) рыба может съесть, по крайней мере, вдвое больше, чем сухого гранулированного корма (см. табл. 14). Это связано с тем, что обводненный и сухой корм при равном объеме имеет разную массу. Насыщающее количество у хищных рыб может быть больше, чем суточный рацион. Форель может так сильно набивать желудок сухим гранулированным кормом, что при попыт-

ках съесть еще, гранулы выпадают у нее изо рта. Обjevшаяся форель может отказываться от пищи более суток. Насыщающее количество пищи мирных рыб, не имеющих желудка, гораздо меньше суточного рациона. Например, после 20—40 мин пищевой активности карпы теряют аппетит, который снова появляется у них через некоторое время, зависящее от интенсивности пищеварительных процессов. У молоди карпа наибольшая поедаемость корма наступает после 15—18 ч голодания. Число кормлений в сутки можно вычислить, разделив суточную дозу кормления на насыщающее количество корма. Например, если суточный рацион составляет 3%, а насыщающее количество 0,5% массы тела, то корм следует давать 6 раз в сутки.

Питание личинок имеет особенности, связанные с недоразвитием пищеварительного тракта. При питании у личинки весь пищеварительный тракт, вплоть до прямой кишки, наполняется пищей. Изучение процесса питания личинок морского карася длиной 3,6—7 мм показало, что после дачи корма натошак при температуре 21—25°C пища, состоящая из коловраток, доходит до ректального отдела кишечника за 10 мин, время насыщения колеблется в пределах от 10 до 35 мин, время от начала питания до дефекации удлиняется с ростом от 15 до 40 мин (табл. 15). Питание возобновляется через 1—2 ч после освобождения кишечника.

Таблица 15. Характеристика питания личинок морского карася

Возраст, сут	Длина, мм	Время насыщения, мин	Начало дефекации, мин
8	3,6—3,9	15—25	15
11	3,8—5,2	10—20	15
13	4,8—5,4	20—35	25
18	7,0	25—35	40

Процесс питания личинок рыб, имеющих желудок и не имеющих его, весьма сходен. Разовая вместимость пищеварительного тракта личинок не превышает 10% массы их тела. Индекс наполнения кишечника редко превышает 4—5%, а высокая интенсивность питания оказывается возможной благодаря быстрому прохождению пищи сквозь пищеварительный тракт.

### § 32. ВРЕМЯ ПРЕБЫВАНИЯ ПИЩИ В ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОМ ТРАКТЕ

Согласно терминологии, введенной Г. Клустом, различают время прохождения пищи по пищеварительному тракту — от момента принятия пищи до появления первых фекалий и время пребывания пищи в кишечнике — до полного освобождения кишечника от остатков съеденной порции корма.

Непереваренные остатки одной порции пищи, принятой в течение короткого промежутка времени, выводятся из кишечника довольно долго. Это значит, что не весь корм находится в пищеварительном тракте одинаковое время. Пропускная способность кишечника несравнимо меньше чем пропускная способность глотательного аппарата. Передняя накопительная часть пищеварительного тракта постепенно пропускает в дистальную, более узкую, часть небольшие порции первично обработанной и разжиженной пищи — химуса. Чем больше проглочено пищи, тем больше времени проходит между выходом первых фекалий и выходом последних порций. Быстрее всего опорожняется кишечник личинок. Опорожнение кишечника мелких личинок морских тепловодных рыб происходит за 1—3 ч. Разумеется, у личинок холодноводных рыб, например у форели, пищеварительный тракт опорожняется гораздо медленнее — приблизительно за двое суток (табл. 16).

Таблица 16. Время опорожнения кишечника у личинок рыб

Вид рыбы	Температура, °С	Длина тела, мм	Корм	Время опорожнения, ч
Морской карась	21—25	4—7	Коловратки	1—2
Присоска	22	4—6	Науплии ракообразных	1,2—1,5
Присоска	22	4—6	Личинки моллюсков	2,5—3
Карп	25	13—17	Сухой корм	3—6
Радужная форель	8	25	» »	45—50

По мере роста рыб длительность пребывания корма в кишечнике, как правило, увеличивается. Так, у мальков форели массой 2,5 г кишечник опорожняется при 8°С не через 45—50 ч, как у личинок, а в среднем за 60 ч, а у форели массой 150 г при этой же температуре для полного опорожнения требуется 150—200 ч. Однако бывают и исключения. Так, у личинок белого амура массой 10 мг, питающихся зоопланктоном, опорожнение кишечника при 28—30°С происходит за 6—7 ч, а по достижении массы 60 мг и переходе на растительный корм время опорожнения укорачивается до 4—5 ч. Время прохождения пищи по кишечнику укорачивается и при повышении температуры (табл. 17).

Можно видеть, что при повышении температуры на 10°С время переваривания пищи сокращается более чем вдвое. Эта зависимость характерна для большинства физиологических процессов в диапазоне обычных для данного вида рыб температур. Из табл. 17 также следует, что скорость опорожнения пищеварительного тракта у растительных рыб (белого и пе-

Таблица 17. Время опорожнения пищеварительного тракта у карповых рыб, ч

Температура, °С	Вид рыбы			
	каarp	сомик	пестрый толстолобик	белый толстолобик
12	60	90	—	—
17	35	35	16	—
20	30	28	13	—
24	24	20	10	3,5
28	—	—	7	—
30	—	—	5,5	—

строغو толстолобиков) выше, чем у животнойдных карповых рыб (сомика и карпа). Растительнойдные рыбы приспособлены пропускать сквозь кишечник огромное количество пищи, из которой они получают только легкоусвояемые вещества. Однако фито-детритофаги, обитающие в водоемах Индии (катля, мригаля, рохита), задерживают пищу при высокой температуре в своем очень длинном кишечнике до 50 ч, что связано с низкой питательностью корма, который они потребляют.

Длительность извержения непереваренных остатков одной порции пищи зависит от величины этой порции. Меченые остатки одной порции корма, съеденной в течение получаса, выводятся в течение времени, которое может колебаться от 1 до 30 ч в зависимости от величины порции. Темп опорожнения имеет характерную динамику (рис. 40). По данным Шаде и Кауша, первые непереваренные остатки извергаются у молоди карпа при 25°С через 6 ч, а через 12 ч наблюдается выведение половины метки, введенной в корм. Большая часть непереваренных остатков извергается через 16—18 ч, но последние остатки могут находиться в кишечнике еще полсуток. Вышесказанное относится к случаю высокой интенсивности питания. Если корма съедено немного, то дефекация может заканчиваться значительно раньше.

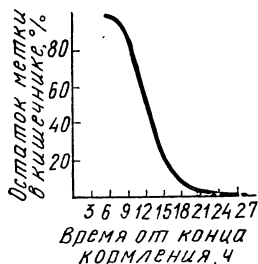


Рис. 40. Темп опорожнения пищеварительного тракта карпа с массой тела 11 г при 25°С

Скорость опорожнения в значительной мере зависит от состава пищи и состояния здоровья рыбы. Плохо перевариваемые вещества, например хлопчатая вата и полиэтилен, могут закупоривать кишечник рыбы. Корм, содержащий 50% крахмала, вызывает у форели расстройство пищеварения, сопровождающееся катастрофическим падением усвояемости корма и сокращением времени пребывания пищи в пищеварительном тракте.

Пищеварительный тракт представляет собой как бы трубку, идущую вдоль тела рыбы, по которой движется пища, постепенно перевариваясь и отдавая питательные вещества организму. Сюда изливают свои соки пищеварительные железы. Пищеварительный тракт представляет собой как бы часть внешней среды, заключенную в тело и отделенную от остальной среды двумя шлюзами — передним (глоточным) и задним (анальным).

Пищеварительная система рыб начинается рото-глоточной областью, которая переходит в короткий пищевод. Ширина пищевода зависит от способа питания рыб. У хищных рыб пищевод широкий. Например, через пищевод малька форели массой 10—12 г можно протолкнуть предмет диаметром с карандаш. У карпа пищевод относительно узкий. Между кишечником и пищеводом у карпа имеется сфинктер — кольцевое мускульное утолщение. Самое узкое место находится между глоточными зубами и жерновком. Малькам массой 10—15 г можно ввести трубочку диаметром 1,5—2 мм, молоди массой 50—100 г — 3—3,5 мм, а крупным карпам массой 500—700 г — 8—10 мм. Пищевод без какой-либо особой границы переходит в желудок (или, у безжелудочных рыб, в кишечник). Желудок отделяется от кишечника сфинктером. Кишечник заканчивается анальным отверстием. Кроме пищеварительного тракта к пищеварительной системе имеют непосредственное отношение пищеварительные железы — поджелудочная, или панкреас, и печень.

Функции пищеварительной системы заключаются в следующем: накопление проглоченной пищи для дальнейшего переваривания и усвоения (желудок или передний отдел кишечника); прееваривание пищи, т. е. превращение ее в раствор или тонкую взвесь питательных веществ для дальнейшего усвоения (желудок и кишечник); усвоение переваренной пищи и формирование фекалий (кишечник). Экскреция неусвоенных остатков пищи (задний отдел кишечника).

**Желудок и его аналоги.** Накопление съеденной пищи происходит в желудке, который весьма эластичен и растяжим. Желудок может быть продольного типа с входом и выходом на противоположных сторонах (щука) или U образного типа с входом и выходом, направленными вперед (окунь) (рис. 41).

Передняя часть желудка часто называется кардиальной, а задняя — пилорической, или привратниковой. При наполнении желудка происходит его растяжение в дистальном направлении. У рыб семейства карповых (карп, карась, плотва и т. д.), губановых (черноморская зеленушка), морских собачек и некоторых других желудок отсутствует. У таких рыб роль накопителя играет передний отдел кишечника, который может растягиваться, хотя и не так сильно, как желудок. В переднем отделе кишечника карпа имеется 7—8 продольных складок, спо-

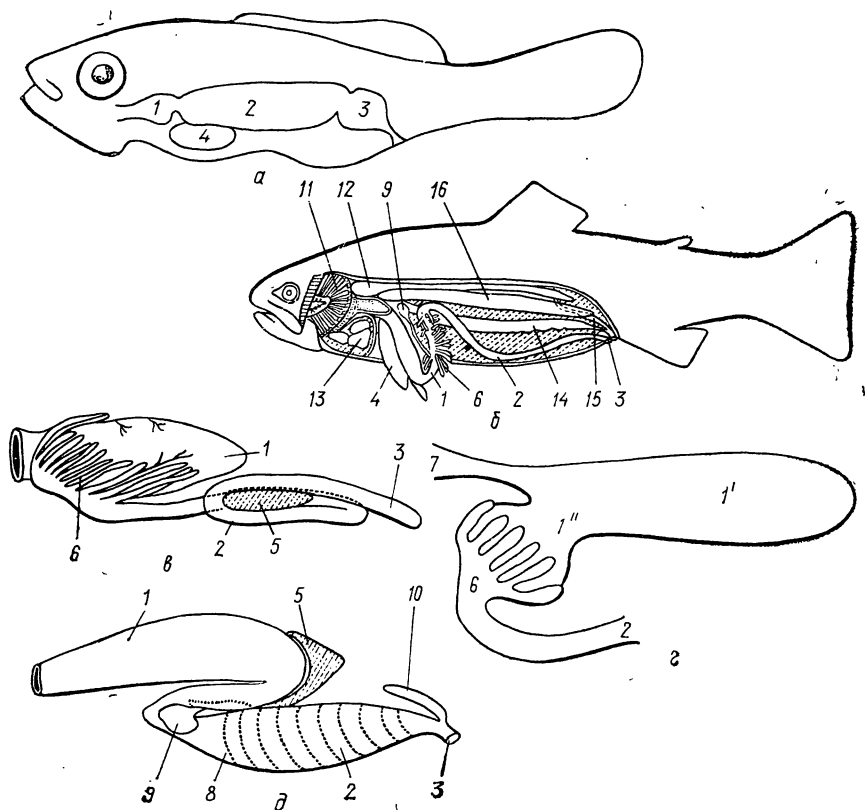


Рис. 41. Пищеварительная система рыб, имеющих желудок:

*а* — личинки морского караса; *б* — радужная форель; *в* — морской судак; *г* — кефаль; *д* — акула; 1 — желудок; 1' — растяжимая часть желудка; 1'' — мускулистый желудок; 2 — кишечник; 3 — прямая кишка; 4 — печень; 5 — селезенка; 6 — билорические придатки; 7 — пищевод; 8 — спиральная складка; 9 — желчный пузырь; 10 — ректальная (солевая) железа; 11 — жабры; 12 — почки; 13 — сердце; 14 — гонады; 15 — мочевой пузырь; 16 — плавательный пузырь

собствующих его растяжению. Передний отдел кишечника карпа способен растягиваться в 9—12 раз.

У некоторых рыб, питающихся растительностью и детритом, желудок мускулистый и похожий на зоб (кефаль, аю). В нем происходит механическая обработка съеденной пищи — ее перетирание.

Опорожнение желудка происходит под действием мышечных сокращений его стенок. Разжиженная часть пищи проталкивается через сфинктер привратника в кишечник. Сокращения желудка носят периодический характер и происходят несколько раз в течение часа (см. рис. 1). Скорость опорожнения желудка зависит от скорости разжижения пищи, которая в свою очередь зависит от целого ряда причин. Скорость опорожнения слабо связана с размерами рыбы (рис. 42), но на нее сильно

влияет количество пищи, находящееся в желудке. Если в желудке рыбы при 20—25°C находится пищи около 20% массы тела, то полное опорожнение происходит через 20 ч, а если масса пищи составляет всего 5%, то за 7—10 ч. На скорость опорожнения оказывает большое влияние температура. У форели (см. рис. 42) при температуре 9—11°C полное опорожнение желудка происходит за 90—120 ч. Время пребывания пищи в желудке составляет приблизительно  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$  времени ее пребывания в пищеварительном тракте. При температуре 20—25°C в желудке рыбы за один час перерабатывается 6—9 г естественной животной пищи на 1 кг живой массы, при 10°C перерабатывается приблизительно в 10 раз меньше пищи.

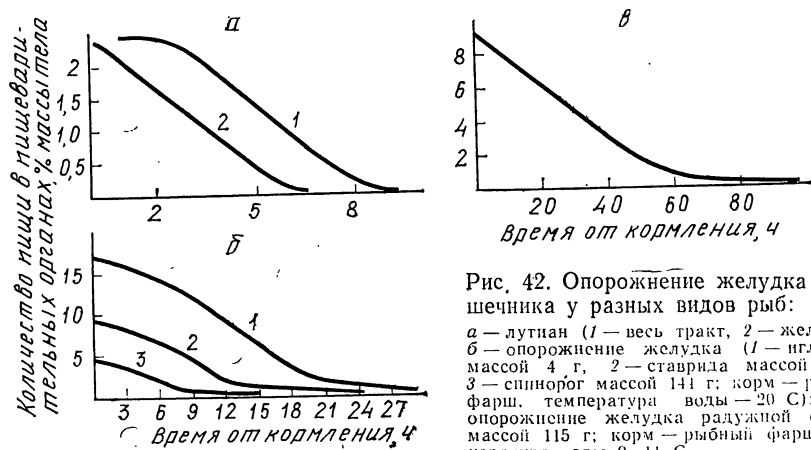


Рис. 42. Опорожнение желудка и кишечника у разных видов рыб:

а — луган (1 — весь тракт, 2 — желудок); б — опорожнение желудка (1 — ингобрюх массой 4 г, 2 — ставрида массой 70 г, 3 — синнорог массой 14 г; корм — рыбный фарш, температура воды — 20 С); в — опорожнение желудка радужной форели массой 115 г; корм — рыбный фарш, температура воды 9—11 С.

Снаружи желудок одет серозной оболочкой, а изнутри — слизистой, между которыми расположен мышечный слой. Слизистая желудка выстлана однослойным цилиндрическим эпителием и снабжена многоклеточными трубчатыми железами, секретирующими обильный желудочный сок, под действием которого происходит превращение пищи в жидкую кашицу — химус. Когда желудок не содержит пищи, в нем наблюдается скудное выделение жидкого слизистого секрета, обляляющего слабой ферментативной активностью и малым содержанием кислоты. Реакция среды в желудке голодной рыбы может быть близка к нейтральной. Прием пищи вызывает активацию работы желудка. Усиливается выделение желудочного сока, увеличивается секреция соляной кислоты, что вызывает понижение рН до 2—3. Возрастает ферментативная, прежде всего протеолитическая, активность желудочного сока. У некоторых рыб усиление секреции наблюдается еще до приема пищи, например у сома при виде жертвы. Однако наиболее сильное соковыделение наблюдается после проглатывания пищи.

Пища растягивает стенки пищеварительной системы. Это воспринимается механорецепторами и вызывает раздражение пищевого центра в продолговатом мозге. Живые ткани проглоченных организмов выделяют ряд веществ, в частности гистамин, вызывающий возбуждение секреторной и двигательной активности желудка. Управление деятельностью желудка осуществляется как нервными стимулами, так и гормональными воздействиями. Перерезка блуждающего нерва ведет к расстройству деятельности желудка. Следует подчеркнуть, что деятельность нижележащих отделов пищеварительного тракта рыбы — кишечника, желчного пузыря, панкреаса — находится под контролем гормонов.

Пища поступает в желудки рыб в самых различных формах. У животной рыб в желудок попадают еще живые жертвы — беспозвоночные, рыбы, а иногда даже земноводные и млекопитающие покрытые кожей, чешуей, хитиновым панцирем. Белки их тканей еще имеют нативную структуру, обладают антигенными свойствами, ядерные и плазменные нуклеиновые кислоты обладают видовой специфичностью и биологической активностью, жиры входят в состав жировой ткани и клеточных мембран. Чтобы превратить такой материал в вещество, поддающееся транспортировке по кишечнику и доступное действию множества растворенных в пищеварительном соке и фиксированных на поверхности кишечника ферментов, его необходимо мацерировать, т. е. лишить структуры, разжижить, переварить. Это достигается действием ферментов, разрушающих покровные, осевые и соединительные структуры — кожу, кутикулу, связки, мускулы, крупные мышечные массы. Главную роль в желудке играют кислые протеазы, т. е. ферменты, расщепляющие белки в кислой среде, прежде всего пепсин. Большую роль в желудочном пищеварении играет соляная кислота, действующая как мацерирующий, растворяющий и денатурирующий агент. Исключительно высока концентрация соляной кислоты в желудочном соке акул, проглатывающих большие компактные массы животной пищи. Ее концентрация достигает у них 1,5%.

Роль соляной кислоты многообразна. Она способствует декальцинированию чешуи, костей, панцирей, ракушек. В кислой среде погибают многие гнилостные и болезнетворные микроорганизмы. В желудках морских растительноядных рыб, таких, как сиганус, соляная кислота способствует разбуханию и ослизнению оболочек растительных клеток. Здесь следует отметить, что среди хищников имеются и безжелудочные рыбы, такие, как жерех, голавль, кутум и многие другие карповые. Пищеварение этих рыб изучено слабо, но можно утверждать, что они обходятся без соляной кислоты и кислых протеаз.

Кормление рыб сухим кормом не ухудшает характеристик пищеварения. Сухие гранулы хорошо впитывают желудочный сок и легко мацерируются (перевариваются). В желудке фор-

ли и в переднем отделе кишечника карпа влажность проглоченного сухого корма весьма быстро повышается до 70—80% за счет пищеварительных соков. Переваривание корма происходит в сильно обводненной среде. В желудках хищных рыб наблюдается довольно высокая активность коллагеназ — ферментов, разрушающих коллаген — белок кожи, костей и связок. Рыбы-жертвы, вынутые из желудка акулы, через некоторое время после заглатывания выглядят так, как будто с них сняли кожу. Наличие коллагеназной активности желудка у форели позволяет вводить в искусственные корма отходы кожевенной промышленности, например мездру.

Кроме протеолитических ферментов в желудке рыб обнаружены липолитические и амилалитические ферменты. Не обнаружено в желудочном соке рыб ферментов, разрушающих оболочки растительных клеток, поэтому усвоение пищи растительноядными рыбами зависит от измельчения ее глоточными зубами или от ее ослизнения под действием соляной кислоты. Не исключено, что небольшое количество растительной клетчатки в пищеварительном тракте рыб распадается под действием бактериальной флоры.

В желудках многих рыб, например угря, радужной форели, судака, ставриды, желтохвоста, обнаружена хитиназа — фермент, расщепляющий хитин — полисахарид покровных тканей беспозвоночных. Однако активность этого фермента не достаточна для полного усвоения экзоскелета насекомых, ракообразных, оболочек яиц, артемии и др. В желудке рыб обнаружена высокая активность лизоцима — фермента, разрушающего полисахаридные оболочки многих микроорганизмов.

**Кишечник.** Степень развития кишечника зависит от состава пищи, которой питается рыба. Развитие кишечника выражается прежде всего в его длине относительно длины тела рыбы (табл. 18). У таких хищных рыб, как судак, щука, окунь кишечник очень короткий — меньше одной длины тела. У всеядных, например у карпа, он длиннее и достигает у взрослых особей трех длин тела. Еще длиннее кишечник у растительноядных рыб амурского комплекса. Особенно длинен кишечник у так называемых «больших индийских карпов» — растительноядных рыб мригали, катли и рохиты. У взрослой мригали он достигает длины, в 15 раз превышающей длину тела. Вместе с увеличением длины кишечника уменьшается его просвет. Кишечник растительноядных рыб, питающихся фитопланктоном, очень тонкий. Пища в таком кишечнике растягивается в тончайший жгут, что облегчает ее усвоение.

Увеличение длины кишечника требует более сложного и компактного размещения его в брюшной полости. Это хорошо видно на примере рыб, имеющих общее происхождение, — язь, карп, амур, толстолобик, мригали (рис. 43). У всех этих рыб, не имеющих желудка, пищеварительный тракт доходит до заднего

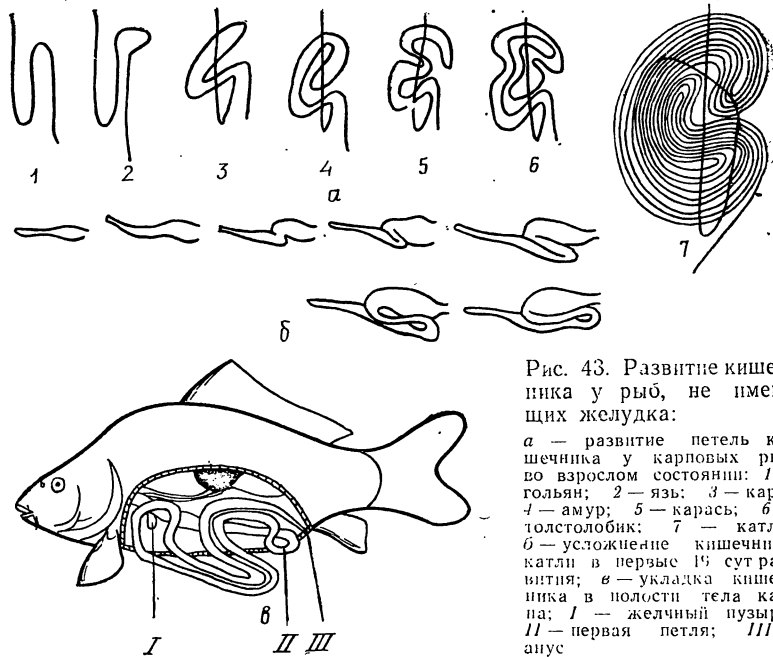


Рис. 43. Развитие кишечника у рыб, не имеющих желудка:

*a* — развитие петель кишечника у карповых рыб во взрослом состоянии: 1 — гольян; 2 — язь; 3 — карп; 4 — амур; 5 — карась; 6 — толстолобик; 7 — катля; *b* — усложнение кишечника катли в первые 14 сут развития; *в* — укладка кишечника в полости тела карпа; I — желчный пузырь; II — первая петля; III — анус

конца брюшной полости, а затем в виде сложенной вдвое трубки укладывается за счет удлинения и утончения. Кишечник карповых рыб однообразен по всей длине, кроме переднего растяжимого отдела, выполняющего функции желудка.

У акул, химер и осетровых кишечник короткий, но сложно устроенный. Он представляет собой трубу с толстыми стенками, внутри которой расположена складка в виде спирали — это так называемый «спиральный клапан», увеличивающий поверхность кишечника. Спиральная складка имеется у некоторых лососевых, сигов и вальков. Число витков может достигать 40. Часть кишечника, расположенную сразу же за желудком, называют двенадцатиперстной кишкой. У безжелудочных летучих рыб кишечник короткий. В задней его части имеется складка, замедляющая дефекацию

У рыб, имеющих хорошо развитый желудок и короткий кишечник, всасывающая поверхность пищеварительного тракта увеличивается за счет пилорических придатков — это слепые выросты кишечника, отходящие от него в непосредственной близости от желудка. Их число может быть различно — от 2—3 у речного окуня до 400 у некоторых лососей. У радужной форели пилорические придатки составляют  $\frac{2}{3}$  всей поверхности кишечника. Функция пилорических придатков еще не до конца ясна. Их входные отверстия узки, и пищевые частицы в них, как правило, не поступают, однако их выстилка состоит из та-

Таблица 18

Вид рыбы	Длина или масса	Отношение длины кишечника к длине тела	Вид рыбы	Длина или масса	Отношение длины кишечника к длине тела
Северюга	100 см	0,5	Карп	6 см	2,0
Судак	50 см	0,6—0,7	Карп	30 см	2,5—3,0
Угорь	50 см	0,5—0,8	Белый амур	7 кг	3,8
Радужная форель	5—12 см	0,8—1,0	Белый толстолобик	5 кг	8,5
Карп	8 мм	0,5	Мригаля	60 см	15,0
Карп	1,5—2,5 см	1,0			

ких же клеток, что и выстилка остального кишечника. Это заставляет предполагать, что в них происходят процессы ферментативного гидролиза растворенных пищевых веществ и всасывание.

В кишечной стенке можно различить три слоя: слизистую оболочку, мышечный слой и серозную оболочку. Подслизистая у рыб, в частности у карповых и лососевых, нередко отсутствует. Слизистая выстилка кишечника представлена специализированными эпителиальными клетками — энтероцитами и слизистыми бокаловидными клетками. Одноклеточные слизевые железы кишечника продуцируют слизь, состоящую из муцина, и, возможно, некоторое количество пищеварительных ферментов.

Одной из функций эпителиальных клеток кишечника, называемых также энтероцитами, энтероцитами и каемчатыми клетками, является выработка кишечных ферментов. Строение энтероцитов характерно для клеток, совмещающих секреторные и сорбционные функции. Очень похожими клетками выстланы, в частности, почечные каналцы, стенки желчного пузыря. Характерной чертой энтероцитов является ворсинчатая поверхность, обращенная в просвет кишечника (рис. 44). Ворсинки очень многочисленны (до 3000 на каждой клетке) и расположены очень плотно, что создает впечатление исчерченности поверхности энтероцитов. Размеры ворсинок приблизительно  $10 \times 1$  мкм. Они формируют пористость поверхности кишечника и в несколько десятков раз увеличивают поверхность клетки. Поверхность самих ворсинок также имеет покрытие, состоящее из многочисленных, извитых, гидратированных мукоидных нитей, образующих слизистый перичеллюлярный слой — гликокаликс, который играет важную роль в пищеварении. Толщина этого слизистого слоя может достигать 500 мкм. На слизистых путях гликокаликса сорбированы молекулы ферментов, участвующих в кишечном пристеночном пищеварении. Эти ферменты имеют как энтероцитарное, так и панкреатическое происхождение.

Ферментативные процессы в кишечнике, ведущие к расщеплению сложных химических соединений до более простых, лег-

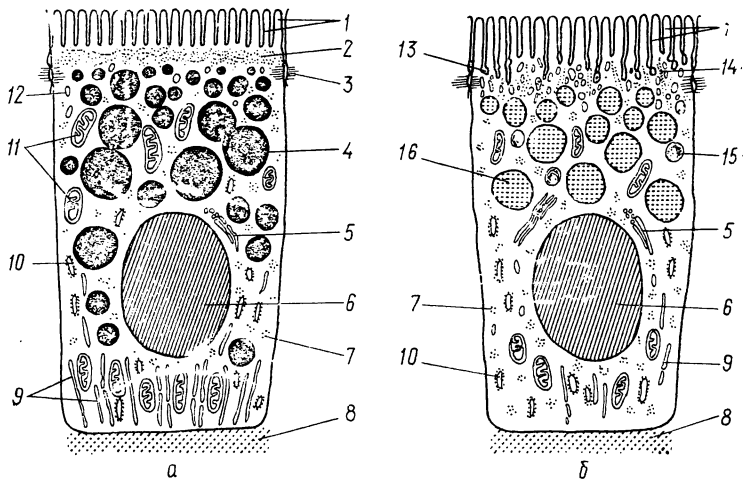


Рис. 44 Строение энтероцитов карася:

*а* — из средней части кишечника; *б* — из задней части кишечника; 1 — микроворсинки щеточной каймы; 2 — поверхностная ретикулярная (сетчатая) субганция; 3 — десмосомы; 4 — капли усвоенного жира; 5 — гладкий ретикулум; 6 — ядро; 7 — рибосомы; 8 — базальная мембрана; 9 — базальный пластинчатый аппарат; 10 — шероховатый ретикулум; 11 — митохондрии; 12 — гладкий ретикулум; 13 — инвагинация мембраны и захват питательных веществ; 14 — микросомы; 15 — лизосомы; 16 — пиноцитические пузырьки с усвоенными пищевыми веществами

коусваиваемых (пищеварение), происходят под действием кишечных соков и ферментов, сорбированных на поверхности кишечника. Кишечный сок пропитывает пищу, находящуюся в пищеварительном тракте, и обеспечивает контакт частиц пищи с растворенными в кишечном соке ферментами. Этот процесс называется полостным пищеварением. Он ведет к образованию растворимых веществ, способных к диффузии в слизистое покрытие кишечного эпителия, где происходит столкновение молекул сорбированных ферментов с молекулами пищевых белков и их фрагментами, а также с фрагментами молекул полисахаридов и другими сложными веществами. Молекулы питательных веществ, расщепляясь под действием ферментов, диффундируют к поверхности энтероцитов, а затем подвергаются активному вовлечению в их цитоплазму или проникают в эпителий пассивно, в силу диффузии.

Эти процессы происходят вблизи кишечной стенки и поэтому носят название пристеночного, или мембранного, пищеварения. Они впервые были изучены и описаны А. М. Уголевым в 1963 г. и с тех пор интенсивно исследуются на различных животных, включая и рыб. Обнаружено, что на поверхности мембраны щеточной каймы энтероцитов происходит сопряжение процессов расщепления и переноса продуктов расщепления сквозь клеточную мембрану. Активный транспорт молекул аминокис-

лот, сахаров, ионов и других веществ происходит с затратой энергии АТФ. Предполагается, что переносчиками являются белки с молекулярной массой порядка 40 000 Дальтон. Переносчики весьма специфичны, например переносчик глюкозы не переносит фруктозы, имеются переносчики для различных аминокислот, натрия, кальция и других веществ. Роль щеточной каймы, как полагают, состоит еще и в том, что в просветы между ворсинками (0,01—0,02 мкм) легко проникают большие органические молекулы, но не могут проникать более крупные клетки бактерий (рис. 45). Это защищает в некоторой степени продукты ферментативного гидролиза от поглощения бактериями.

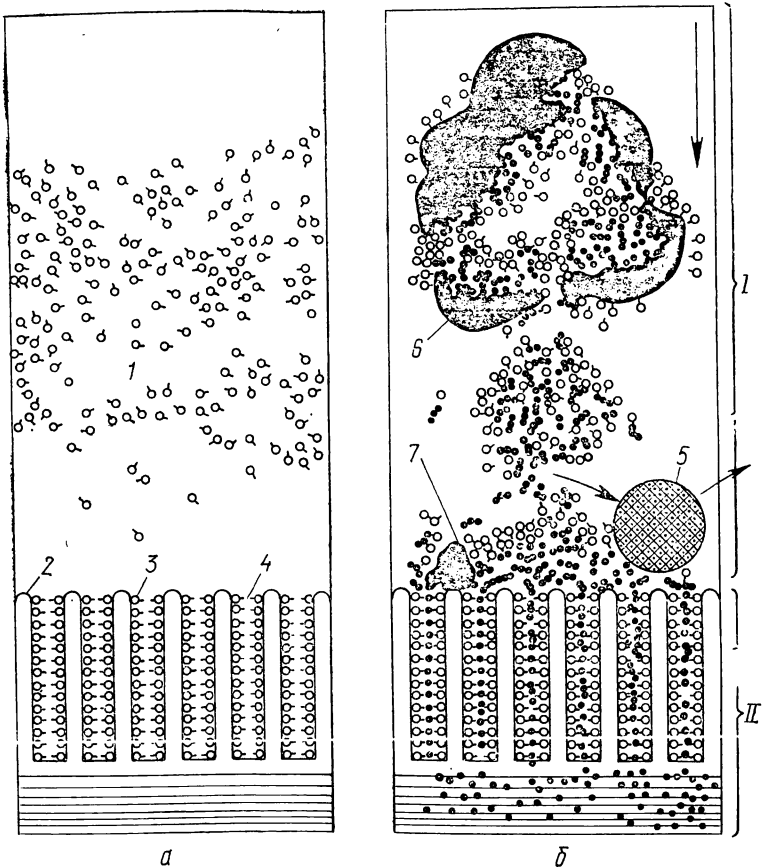


Рис. 45. Работа ферментов в кишечнике и их распределение:

*a* — пустой кишечник; *б* — кишечник с пищей; *I* — область полостного пищеварения; *II* — область мембранного пищеварения; *1* — хаотическое расположение молекул ферментов в полости кишечника; *2* — микроворсинки; *3* — ферменты на поверхности ворсинок; *4* — поры щеточной каймы; *5* — микробы, не проникающие в поры щеточной каймы; *6, 7* — пищевые вещества на различных стадиях пищеварительного процесса

Пристеночные пищеварительно-транспортные явления происходят в кишечнике и гилорических придатках. Соотношение активностей ферментов в полости кишечника ( $P$ ) и адсорбированных на мембранах энтероцитов ( $M$ ) различно не только у разных рыб, но и меняется по сезонам, а также зависит от степени накормленности. Как правило, отношение  $M/P$  выше у хищных рыб. Согласно исследованиям В. В. Кузьминой у налима, щуки, судака, окуня показатель  $M/P$  круглый год выше 1, а у мирных и всеядных рыб летом эта величина ниже 1. Из этого можно заключить, что пристеночные процессы играют более важную роль в пищеварении у хищных рыб.

Ферменты, адсорбированные на нитях гликокаликса, приобретают ряд ценных свойств — они активны в более широких пределах рН, при более низких температурах, дольше сохраняют активность. Продвижение химуса по кишечнику происходит благодаря работе мышц кишечной стенки. В ней имеется слой продольных и поперечных кольцевых мышечных волокон. Наблюдаются маятниковые движения кишечника, т. е. периодические удлинения и сокращения отдельных участков, а также перистальтические движения, т. е. сужения просвета кишечника. Эти движения проталкивают и перемещивают химус, способствуют полостному и пристеночному пищеварению и всасыванию питательных веществ. Скорость прохождения пищевых частиц по кишечнику может достигать 1 см/мин. Хорошо заметны перистальтические движения в ректальном отделе у прозрачных личинок под микроскопом. Интенсивность перистальтики зависит от корма — плохой по качеству корм вызывает изгибающую перистальтику, при наличии хорошо усваиваемых кормов перистальтика бывает менее интенсивной. При обильном питании скорость прохождения пищи по кишечнику выше, чем при слабой накормленности.

#### § 34. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ ФЕРМЕНТЫ И ЖЕЛЕЗЫ

**Пищеварительные ферменты.** Они носят названия по тем веществам на которые действуют. Протеины (белки) разлагаются протеазами, углеводные (углеводы) — карбогидразами, нуклеиновые кислоты — нуклеазами, липиды (жиры) — липазами. В пищеварительном тракте рыбы имеется не менее двух десятков различных литических ферментов.

**Протеазы** пищеварительного тракта рыб делятся на кислые желудочные, нейтральные и щелочные кишечные. У животных известно несколько кислых протеаз: пепсин, парапепсин, гастриксин и химозин (ренин). Полагают, что кислой протеазой рыб является пепсин. Он синтезируется вместе с соляной кислотой клетками трубчатых желез желудка и секретировается в полость желудка в виде неактивного «зимогена» — пепсиногена, имеющего молекулярную массу порядка 40 000. Пепсиноген устойчив в нейтральной и слабокислой средах, но под действием соляной кислоты от него отщепляется фрагмент с молекулярной массой порядка 8000, и он становится активным ферментом, способным превращать в пепсин остальные молекулы пепсиногена и выполнять свои пищеварительные функции.

Пепсин в кислой среде (рН 2—6) обладает протеазным, пептидазным, транспептидазным и эстеразным действием. Он относится к эндопептидазам и гидролизует главным образом связи ароматических (тирозин, фенилаланин, триптофан) и дикарбоновых (глутаминовая, аспарагиновая) аминокислот. Он гидролизует белки до крупных фрагментов — альбумоз и пеп-

тонов. При его действии образуется также некоторое количество свободных аминокислот. При попадании кислого желудочного химуса в кишечник он нейтрализуется содержащими соду кишечными соками, секретами поджелудочной железы и пепсин теряет активность. При кишечном пищеварении пепсин, по-видимому, подвергается деградации и усвоению вместе с другими пищевыми белками.

Кишечные протеазы также выделяются в виде неактивных зимогенов. Трипсин, химо tripsин, карбоксипептидазы выделяются в просвет кишечника из панкреатической (поджелудочной) железы в виде трипсиногена, химо tripsиногена, прокарибоксипептидаз. Существование протеаз в клетках пищеварительных желез в форме зимогенов предохраняет белковые структуры клеток от их разрушительного действия.

Активатором трипсиногена является фермент энтерокиназа, вырабатываемый клетками кишечника. Активный трипсин в свою очередь активирует зимогены многих других ферментов — собственный зимоген, проферменты протеаз, эластазы, фосфолипазы. Трипсин и химо tripsин обнаруживают максимум активности в нейтральной и слабощелочной средах (рН 7—9). Они, как и желудочный пепсин, являются эндопептидазами — расщепляют внутренние связи в белковых молекулах, подготавливая их к дальнейшему разрушению. У форели и других рыб, имеющих желудок, есть все три эндопептидазы, а у карпа и других рыб, не имеющих желудка, есть кишечные эндопептидазы.

Кроме эндопептидаз поджелудочная железа секретирует экзопептидазы — это гидролазы. Гидролазы расщепляют пептиды на более простые фрагменты с присоединением воды. Среди них различают карбоксипептидазы и аминопептидазы, способные отщеплять концевые аминокислоты, действуя с карбоксильного или с аминного конца молекулы. Кишечные пептидазы активны при рН 7—9. Олигопептиды расщепляются трипептидазами и дипептидазами, локализованными уже у самой поверхности микроворсинок. Все эти тонкости изучены у теплокровных животных, но предполагается, что подобные механизмы должны существовать и у рыб.

Протеазами являются также ферменты, расщепляющие соединительнотканые белки. Коллагеназа расщепляет коллаген кожи, чешуи, плавников, костей. Эластаза расщепляет эластин связок. Фрагменты белковых молекул, попадающие в энтероциты путем пиноцитоза, расщепляются внутриклеточными протеазами — катепсинами.

Карбогидразы, или глюкозидазы, расщепляют сложные сахара. Полисахариды (гликоген, крахмал, декстрин, инулин) расщепляются полиазами, или полисахаразами. Олигосахариды (трисахариды, дисахариды) расщепляются олигазами, или оли-

госахаридазами. Структурные полисахариды растений (целлюлоза, лигнин, пентозан, маннан и др.) ферментами рыб не расщепляются, хотя в небольшой степени могут гидролизываться ферментами кишечной флоры.

Амилазы ( $\alpha$ -амилаза и  $\beta$ -амилаза), действующие на пространственные изомеры сахаров, гидролизуют крахмал и гликоген до дисахарида мальтозы. Глюкоамилаза расщепляет полисахариды до глюкозы.  $\gamma$ -Амилаза отщепляет глюкозу от полисахаридов и олигосахаридов. Наиболее хорошо исследованной и, по-видимому, наиболее распространенной у рыб является  $\alpha$ -амилаза, хотя обнаружены и другие полиазы.

Карбогидразы обладают наибольшей активностью и нейтральной и слабокислой среде (рН 6—7,5). Они обнаружены во всех отделах пищеварительного тракта. Довольно высока амилазная активность в желудке теляпии, обнаруживается она также в желудках других окуневых рыб. Амилаза активна как в полости кишечника, так и в гликокаликсе. Образующийся в результате гидролиза крахмала дисахарид мальтоза разлагается ферментом мальтазой на две молекулы глюкозы. Дисахарид сахароза, состоящий из фруктозы и глюкозы, также разлагается мальтазой. Специфический фермент сахараза обнаружен у рыб в очень малых количествах. Определяемая аналитическим путем активность  $\alpha$ -амилазы значительно выше активности олигаз. У карпа она выше в 10—25 раз, однако следует полагать, что эти активности сбалансированы оптимальным образом. Карбогидразам родственны по функциям ферменты, расщепляющие полимеры аминсахаров. Хитиназа расщепляет полимер аминсахара хитин, муказы расщепляют муцин слизевых желез, лизоцим расщепляет полимеры бактериальных оболочек. Хитиназа обнаружена у многих видов рыб, но у всех ее активность ограничена. Остатки хитиновых покровов насекомых и ракообразных обнаруживаются не только в кишечниках, но и в фекалиях рыб. Ни у карпа, ни у форели в пищеварительном тракте не растворяются оболочки яиц артемии, эфиппиумы дафний, челюсти и тергиты личинок хирономид. По-видимому, хитиназа способствует расчленению покровов насекомых, а не использованию хитина как питательного вещества.

Нуклеазы деполимеризуют нуклеиновые кислоты у многих рыбами организмов. Они подвергаются деградации при помощи фосфатаз-нуклеотидаз. Фосфат отщепляется от многих соединений при посредстве неспецифических и специфических фосфатаз, о спектре которых у рыб известно мало. Определено известно о наличии в кишечниках рыб неспецифических щелочных и кислых фосфатаз. Щелочные фосфатазы (оптимум действия при рН 8,5—9) дефосфорилируют фосфолипиды — холинфосфаты, этаноламинфосфаты, глицерофосфаты — и участвуют в дефосфорилировании фосфопротеинов. В кислой среде эти реакции катализируются (рН 4,5—5) кислыми фосфатазами.

Липазы катализируют гидролитическое отщепление жирных кислот от нейтральных липидов (глицеридов) и полярных липидов (фосфолипидов, эфиров стероидов и др.). Эфиры холестерина расщепляет специфический фермент холестеринэстераза. Ферменты, расщепляющие эфиры низших, растворимых в воде жирных кислот, называют эстеразами.

Пищеварительные ферменты имеют ярко выраженный рН-оптимум действия. Оптимальные значения рН могут несколько смещаться в зависимости от субстрата, подвергаемого расщеплению. Например, оптимум действия пепсина несколько изменяется в зависимости от того, что служит субстратом — гемоглобин, нуклеопротеид, альбумин или казеин. Оптимальные значения рН могут несколько изменяться в зависимости от того, находится ли фермент в растворе или сорбирован на поверхности кишечника. Изучение препаратов ферментов в пробирке часто не дает полного представления о его свойствах в пищеварительном тракте.

Различия в методических подходах к изучению ферментов обуславливают различия в данных, получаемых об их свойствах. Например, нередко говорят о температурном оптимуме работы фермента. При этом для разных ферментов одного и того же организма называют разные оптимальные температуры. Следует помнить, что при изучении температурной зависимости действия фермента данные получаются совершенно различными в зависимости от длительности проведения реакции. Чем короче экспозиция, тем при более высоких температурах обнаруживается температурный оптимум действия фермента.

Оптимум работы пищеварительных протеаз при экспозиции в течение часа находится в области 60°C; если экспозиция увеличивается до 3 ч, то оптимум смещается к 50°C; при 10-часовой экспозиции оптимум находится уже при 35°C; при 50-часовой — ниже 30°C. Это происходит потому, что сам фермент теряет активность во время испытания, причем тем быстрее, чем выше температура. При низкой температуре фермент разумеется, менее активен, но время жизни его молекул более длительное и общее количество продуктов реакции, которое может быть получено при низких температурах, больше, чем при высоких температурах. Температурный оптимум в точном смысле этого слова существует не для действия фермента, а для пищеварительного процесса организма, адаптированного к некоторым температурным условиям обитания. Приспособление организма заключается в изменении скорости синтеза и выделения ферментов и в модулировании температурной устойчивости молекул ферментов.

**Пищеварительные железы.** Главным поставщиком кишечных ферментов является поджелудочная железа, или панкреас. Среди рыбообразных наблюдается значительное разнообразие ее строения. У примитивных круглоротых экзокринные (пищеварительные) клетки панкреаса расположены прямо в кишечном эпителии, у некоторых миксин имеется также экзокринная панкреатическая ткань в печени, а также между печенью и кишечником. У пластинчатожаберных панкреас представляет собой отдельный компактный орган, его экзокринная железистая ткань имеет отдельный проток в кишечник. Так же устроена экзокринная панкреатическая ткань у некоторых костистых

рыб, например угря. У большинства костистых рыб экзокринная ткань поджелудочной железы имеет тенденцию к децентрализации. Часть ее находится в печени, а часть — между печенью и кишечником, в петлях кишечника. Каждая долька поджелудочной железы имеет собственные выводные пути.

Большую роль в пищеварении играют печень и ее секрет — желчь. Желчь вырабатывается клетками печени и по дренажной системе желчных протоков поступает в желчный пузырь. В пузыре желчь сгущается до содержания сухого вещества приблизительно 13%, более половины которого составляют желчные кислоты. Зеленоватый или коричневатый цвет желчи обусловлен присутствием желчных пигментов, представляющих собой продукты деградации гематина. Желчь содержит значительное количество минеральных катионов и анионов — кальция, магния, сульфата, карбоната. В ней содержатся слизистые мукоиды и полярные липоиды, играющие роль смазки для пищевых частиц. В желчи обнаруживается амилазная, липазная и протеазная активность.

Среди веществ желчи основную роль играют поверхностно-активные вещества — желчные кислоты. Они же обуславливают хорошо всем известную горечь желчи. Понижать поверхностное натяжение на границе водной среды и жировых капель способны также желчные пигменты. Поверхностно-активные вещества способствуют распаду жировых капель и стабилизации жировой эмульсии, что увеличивает поверхность пищевого жира, доступную липолитическим ферментам. Кроме того, сверхтонкая эмульсия жира может усваиваться без окончательного гидролиза. Желчные кислоты могут соединяться с высшими жирными кислотами, делая их растворимыми в воде, что улучшает их усвоение. Желчные кислоты, всосавшиеся вместе с жиром, снова попадают в печень и используются повторно.

Желчный пузырь представляет собой как бы боковой карман главного желчного протока. Когда желчный проток перекрыт путем сужения просвета ниже желчного пузыря, желчь накапливается в пузыре, гладкая мускулатура которого в это время расслаблена и сам он растянут. Такое состояние пузыря наблюдается в отсутствие пищеварения. У зимующей молоди карпа желчный пузырь раздут и достигает размеров ягоды смородины. Специфические гормональные воздействия, связанные с питанием и пищеварением, заставляют расслабляться сфинктер желчного протока и напрягаться стенки пузыря. В результате этого желчь попадает в просвет кишечника. Устье желчного протока в кишечнике рыбы определяется по желто-коричневому пятну на отмытой слизистой.

**Адаптация пищеварительных ферментов к условиям обитания рыб.** В соответствии с различиями в спектре питания ферментные системы разных рыб имеют существенные различия. Например, амилолитическая активность кишечника карпа более

чем в 10 раз выше, чем у щуки. Биологическая целесообразность этих различий понятна — в рационе хищника полисахариды играют третьестепенное значение, составляя не более 2—5% по сравнению с карпом и другими рыбами, не гнушающимися растительного корма, где крахмала может содержаться до 70% количества всех усвояемых веществ.

Наших пресноводных рыб можно расположить по возрастной амилолитической активности в следующей последовательности: щука, налим, окунь, лещ, плотва, язь, карась, карп. Различна у рыб и активность других ферментов. Например, хищные рыбы с желудком имеют кислые протеазы и высокую коллагеназную активность. Активность кишечных щелочных протеаз у всеядных и хищных рыб различается менее существенно. Всеядные и растительноядные рыбы нуждаются в белке не меньше, чем хищные.

Более того, организм приспособляется полнее извлекать из пищи дефицитные вещества и игнорировать вещества, находящиеся в избытке.

На корм, в котором содержится слишком много крахмала, форель реагирует понижением секреции амилаз в просвет кишечника, понижением интенсивности усвоения крахмала и даже изгнанием пищевых масс посредством выделения воды в просвет кишечника и ускорения перистальтики. При уменьшении количества крахмала в пище плотвы амилазная активность кишечника у нее увеличивается. При кормлении карпа кормом, содержащим ингредиенты, богатые крахмалом, повышается амилолитическая активность панкреатической ткани, но этого не наблюдается в слизистой и химусе, что, возможно, связано с понижением секреции.

Адаптация к температуре среды обитания прослеживается как на видовом, так и на индивидуальном уровне. Пищеварительная активность некоторых полярных рыб, таких, как нототения, весьма высока, что позволяет этим рыбам при температурах, близких к 0°C, расти довольно высокими темпами. Ферментативная активность при понижении температуры повышается. Адаптация происходит как путем усиления синтеза ферментов, так и путем повышения их удельной активности. Процесс адаптации, однако, имеет свои ограничения. Известно, что молодь камчатского лосося-нерки зимой в озере при температуре 4°C не прекращает питания зоопланктоном, но усвоение пищи идет очень плохо. Поэтому, несмотря на высокие индексы наполнения желудка, молодь за зиму заметно истощается. В то же время в океане при столь же низких температурах лососи интенсивно усваивают пищу и быстро растут. В этом выражается еще недостаточно изученный процесс адаптации к новым условиям обитания.

Обычно процесс ферментативной адаптации у рыб длится 10—15 сут.

## § 35. УСВОЕНИЕ ПИЩИ

Естественная животная пища переваривается и усваивается рыбами вполне удовлетворительно. Г. Г. Винберг предложил считать, что естественная пища усваивается рыбами на 80%. При отсутствии крайнего переедания белки, жиры и углеводы съеденной пищи (рыб, насекомых, ракообразных, червей и моллюсков) усваиваются, как правило, даже лучше. Их усвояемость часто превышает 90%. Усваиваются даже белки чешуи и костей рыб. Значительно менее доступны пищеварительным ферментам водоросли, жесткая растительность, детрит, бактериальная масса. Только часть бактериальных клеток теряет целостность, и их содержимое становится доступным ферментам. Часть водорослей после пребывания в кишечнике молодых растительных рыб остается жизнеспособной.

Много проблем возникает в связи с усвоением сухих комбинированных кормов. Белки и жиры сухих кормов усваиваются хорошо, если агрегатное состояние корма позволяет пищеварительным сокам проникать в пищевые частицы. При изготовлении кормов сухие ингредиенты подвергаются помолу, а затем влажному или сухому прессованию. Спрессованные после помола частицы разъединяются в пищеварительном тракте довольно легко, но проникновение соков в частицы зависит от их свойств и тонины помола. Более тонкий помол способствует увеличению поверхности контакта частиц с молекулами ферментов. Сырьем для приготовления кормов для рыб служат различные отходы пищевого производства, подвергнутые сушке для большей сохранности. Это — жмыхи и шроты, зерновые отходы, мука из рыбных отходов и отходов бойни. Некоторые вещества спекаются при тепловой обработке в плотную, плохо набухающую массу. Так бывает с кровяной мукой, дрожжевой и бактериальной массой.

Тепловая обработка в ряде случаев изменяет доступность отдельных ценных элементов питания, например аминокислоты лизина. При сушке естественного сырья, являющегося сложной смесью различных веществ, к свободной аминокислоте лизина, входящего в белок, могут присоединяться молекулы сахаров и некоторых других веществ. Это затрудняет гидролитическое освобождение лизина. Усвоение лизина может уменьшиться вдвое. Такое явление сильно ухудшает питательность корма, так как в растительных ингредиентах кормов лизин и без того является дефицитным элементом.

Доступность крахмала действию пищеварительных ферментов также зависит от его обработки. Структурными элементами крахмала являются амилоза и амилопектин. Амилоза легко и без остатка расщепляется на мономеры. В молекуле пектина имеется труднодоступная сердцевина, доля которой может достигать 40%. Усвоение крахмала существенно улучшается пос-

ле растворения, варки, желатинизации (обработка в автоклаве при 120°C).

Усвояемость рыбами пищевых жиров, как правило, хорошая. При ферментной обработке (мацерации) пищевых организмов в желудке или переднем отделе кишечника жировые вещества подвергаются действию липаз, еще будучи диспергированы в клеточных структурах жертв. При приготовлении сухих кормов обычно используют жидкие жиры и масла, которые смешивают с сухими ингредиентами корма. Они бывают сильно диспергированы. Хуже доступны липазам твердые жиры, содержащие соединения пальмитиновой и стеариновой жирных кислот.

Даже подвергнутая ферментной обработке пища является только объектом усвоения. Усвоить вещество, сделать его своим, это значит ввести его в состав клеток и внутренней среды организма. Существует несколько путей усвоения веществ в пищеварительном тракте: фагоцитоз; пиноцитоз; активное всасывание низкомолекулярных веществ; пассивное всасывание веществ по градиенту концентрации.

**Фагоцитоз** — захват клетками кишечного эпителия оформленных нерастворенных частиц, возможно, имеет некоторое значение в усвоении рыбами питательных веществ. Фагоцитарная способность приписывается поверхности энтероцитов между ворсинками щеточной каймы. Поэтому фагоцитируемые частицы должны быть очень мелкими, по-видимому, не более микрона. Экспериментальные данные показывают, что энтероциты захватывают не все частицы. Введение в кишечник карпа угольной пыли, меченой радиоактивным антраценом, показало, что эта пыль сорбируется кишечником, но через сутки после помещения рыбы в чистую воду кишечник полностью очищается. Однако частицы типографской краски усваиваются задним отделом кишечника и обнаруживаются в почках карпа. Эти данные дают основание полагать, что некоторое количество пищевых веществ может поступать во внутреннюю среду организма в нерастворенном виде.

**Пиноцитоз** — захват энтероцитами капелек жидкости — играет заметную роль в усвоении. У рыб не обнаружено в кишечнике специфических пиноцитирующих участков, которые имеются у высших животных. По-видимому, все энтероциты способны к инвагинации и захвату жидкого содержимого кишечника. Вместе с жидкостью, естественно, захватываются все растворенные и эмульгированные вещества. В энтероцитах обнаружены неразрушенные до конца молекулы белков, меченные флюоресцентным красителем. Пиноцитируются мельчайшие капельки жировых веществ. Состав таких капелек может быть весьма сложным и отражать жировой состав пищи. Значительная часть жира усваивается путем пиноцитоза в виде эмульсии взаиморастворенных липидов и липоидов, три-, ди- и моноглицеридов, фосфолипидов, стеринов и их эфиров. При пиноцитозе

все растворимые вещества — соли, сахара, аминокислоты, витамины — должны усваиваться в том отношении, в каком они находятся в химусе. Состав пиноцитических пузырьков переднего отдела кишечника представлен в основном жировыми веществами, а в задних отделах кишечника в основном белками.

Отделить активное всасывание низкомолекулярных веществ от их пассивного проникновения весьма сложно. Однако в экспериментальных условиях активный транспорт аминокислот, сахаров и других веществ доказан с полной очевидностью. Для этого, в частности, используется так называемый метод «вывернутых мешочков». Для этого отрезок кишечника выворачивается всасывающей поверхностью наружу и помещается в исследуемый раствор. Внутри вывернутого мешочка, завязанного с одного конца, помещается раствор исследуемого вещества известной концентрации. При наличии активного транспорта концентрация раствора в вывернутом мешочке повышается. Активный транспорт аминокислот может преодолевать градиент более 100 мг%.

Наличие специфических транспортных систем, их сравнительная мощность могут обуславливать различную скорость всасывания близких по строению веществ. Так, по данным Е. Эрман, у рыб, как и у теплокровных животных

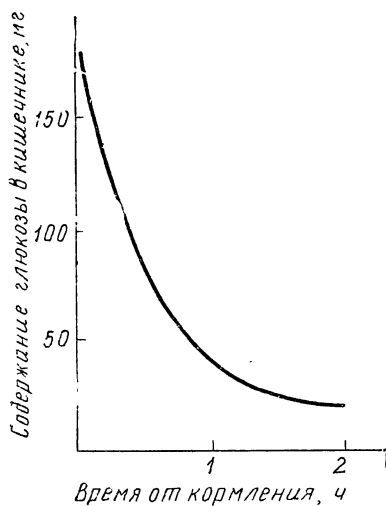


Рис. 46. Темп всасывания глюкозы в кишечнике карпа

гексозы всасываются быстрее, чем пентозы. Однако различия в скорости всасывания низкомолекулярных веществ не являются заметной причиной различий в их усвоении. Все они усваиваются достаточно быстро. Лимитируют усвоение, как правило, процессы мацерации и расщепления.

Исследовать скорость усвоения пищевых веществ у живых организмов можно с помощью фистульной методики Б. В. Краюхина или путем введения в пищеварительный тракт растворов и кашниц питательных веществ с последующим промыванием кишечника и анализом содержимого. С помощью этих методов установлено, что растворенные аминокислоты и глюкоза всасываются очень быстро. На рис. 46 можно видеть, что введенная в кишечник карпа глюкоза через 2 ч всасывается почти полностью. Приблизительно так же быстро всасываются свободные аминокислоты.

Несколько медленнее всасываются соли.

Скорость всасывания, как и скорость других видов усвоения, может быть охарактеризована временем, которое требуется для усвоения в кишечнике половины вещества. Чем короче это время, тем лучше усвоение вещества.

В табл. 19 приведены данные, показывающие, что растворенная глюкоза усваивается (всасывается) приблизительно втрое быстрее, чем раствор крахмала, для усвоения которого требуется еще гидролиз. Взвесь набухшего, но нерастворенного крахмала усваивается еще медленнее. Приблизительно так же быстро, как глюкоза, всасываются растворенные аминокислоты. Несколько медленнее усваиваются минеральные соли. Еще

Таблица 19. Скорость усвоения некоторых веществ в кишечнике годовиков карпа при температуре 20° С

Вещество	Форма	Время усвоения половинны вещества, ч
Глюкоза	Раствор 5—30%-ный	1,1
Аминокислоты	Насыщенный раствор	0,9—1,6.
Медь (сульфат)	Раствор в 3%-ном желатине	2,3
Марганец (хлорид)	То же	2,2
Цинк (сульфат)	»	2,0
Кобальт (хлорид)	»	2,1
Желатин	5%-ный водный раствор	2,4
Крахмал	30%-ный водный раствор	3,2
Крахмал	30%-ная водная взвесь	4,6
Фосфат кальция	Водный раствор	4,1
Железо (гидроокись)	Взвесь в 3%-ном желатине	4,0
Железо (глицерофосфат)	То же	4,0
Жир яичного желтка	Цельный желток	6,0
Рибофлавин	Раствор в 3%-ном желатине	6,0
Витамин А	Эмульсия масляного концентрата в агаре	12,0

медленнее, но со скоростью, вполне достаточной для полного усвоения, подвергаются резорбции некоторые нерастворимые соединения железа. Довольно медленно усваиваются жировые вещества. Полученные исследователями данные указывают, что растворимые соли фосфора усваиваются гораздо лучше, чем его нерастворимые соединения, например фосфат кальция, апатит кости.

В кишечнике усваиваются не только питательные, но и вредные для организма вещества, содержащиеся в пище, — соли свинца, ртути, кадмия, ядохимикаты, используемые в сельском хозяйстве, ядовитые и дурнопахнущие вещества кормовых ингредиентов. При выращивании товарной рыбы следует иметь в виду, что все эти вещества могут аккумулироваться в рыбе.

Пищевые вещества, находящиеся в кишечнике в растворенном или тонкодиспергированном состоянии, усваиваются с достаточной скоростью.

Однако иногда при питании естественными или искусственными кормами усвояемость химических соединений может быть неполной из-за агрегатного состояния вещества в корме или из-за большой нагрузки на кишечник. Усвоение одного и того же корма ухудшается по мере увеличения интенсивности питания (табл. 20).

Усвояемость питательных веществ корма имеет обычно удовлетворительные показатели при низкой или средней интенсивности питания. При избыточном питании наступает ухудше-

**Таблица 20. Усвоение растительного корма голстолобиком в зависимости от наполнения кишечника**

Наполнение кишечника, % массы тела	Усвоение сухого вещества, %	Усвоение органических веществ, %
2,5	50	55
4,5	20	40
9	20	35
13	2—3	5—6

ние усвоения. Существенное ухудшение усвоения сухого корма при кормлении радужной форели при 10°C наблюдается у 50-граммовой форели по достижении суточного рациона 1,5% массы тела, а для 4-граммовой форели — по достижении 2,5%. При невысокой интенсивности питания могут хорошо усваиваться даже обычно плохо усвояемые вещества. При низких рационах плохо усвояемые вещества долго находятся в кишечнике и усваиваются более полно.

По данным М. А. Щербины, белок большинства ингредиентов искусственных кормов усваивается карпом при обычных величинах рационов на 70—90%, крахмал — на 16—83%. Средняя усвояемость крахмала комбикормов примерно 50%. Усвоение питательных веществ зерен, проглоченных карпом целиком, очень невысоко — всего 15—30%. Зерна проса пшеницы и других злаков выходят из кишечника карпа целыми, хотя и несколько размягченными и набухшими. Однако карп редко проглатывает зерна целиком, обычно он их хорошо перетирает глоточными зубами.

В конечных участках кишечника рыбы завершаются процессы расщепления и всасывания питательных веществ. Здесь происходит всасывание воды и пищевой химус превращается в экскременты, представляющие собой остатки непереваренной пищи, бактериальную массу и эндогенные вещества. Обезвоживание фекалий у рыб происходит в меньшей степени, чем у теплокровных животных. Влажность экскрементов обычно не менее 90%. Экскременты обволакиваются большим количеством слизи и удаляются из организма в виде нитей или комочков в результате перистальтических движений кишечника.

## Глава VII. ДЫХАНИЕ И ДРУГИЕ АСПЕКТЫ ГАЗООБМЕНА

Вода тяжелее воздуха почти в 800 раз, в 60 раз более вязкая, диффузия кислорода в ней происходит в 10 000 раз медленнее, кислорода в ней содержится в 30 раз меньше, чем в воздухе (табл. 21). Это значит, что для обеспечения организма необходимым количеством кислорода требуется прокачивать через органы дыхания воды в 30 раз больше по объему и в 20 000 раз больше по массе, чем воздуха. При этом сопротив-

Т а б л и ц а 21. Сравнение воды и воздуха как сред дыхания при 20° С

Параметр	Воздух	Вода	Вода/воздух
Плотность, г/см <sup>3</sup>	0,00129	1	780
Вязкость, Па·с	0,000018	0,0011	61
Коэффициент диффузии O <sub>2</sub> , см <sup>2</sup> /с	0,22	0,000021	10 000
Содержание O <sub>2</sub> , мг/л	290	9,2	1/30

ление воды и воздуха дыхательным движениям просто несонизмеримы. Из этого следует, что устройство жабр у рыб должно быть принципиально отличным от легких животных, дышащих воздухом.

### § 36. СТРОЕНИЕ И РАБОТА ЖАБР

Жабры — это компактная сильно васкуляризованная (богатая кровеносными сосудами) поверхность, хорошо омываемая водой.

У круглоротых жабры имеют вид мешочков, в которых расположены дыхательные складки. Эти жаберные мешочки открываются одним отверстием в глотку, а другим — наружу. У миксин жаберные мешки открываются внутренним концом в глотку, а наружным — в общий жаберный канал, который открывается на наружной поверхности тела одним отверстием с каждой стороны. У миксин имеется носоглоточное сообщение. Таким образом, когда миксины присасываются к добыче, вода поступает в глотку через непарную ноздрю и выходит через жаберные отверстия наружу. У миног с каждой стороны имеется семь жаберных мешочков, которые открываются наружу семью отверстиями. С внутренней стороны жаберные мешочки открываются в проходящий под пищеводом непарный жаберный канал, который сзади оканчивается слепо, а спереди соединяется с глоткой. На внутренней поверхности жаберных мешочков располагаются жаберные лепестки. Когда минога присасывается к жертве, то она втягивает воду через наружные жаберные отверстия и затем тем же путем выталкивает ее назад.

У селяхий жаберный аппарат поддерживается хрящевыми жаберными дугами. У акул жаберные щели в количестве от 5 до 7 располагаются по бокам тела, у скатов — с брюшной стороны. Впереди жаберных щелей располагается брызгальце, которое является рудиментом жаберной щели. В брызгальце располагается нефункционирующая ложножабра, или псевдобранхия, которая снабжается не венозной, как другие жабры, а артериальной кровью. У некоторых акул и скатов в жаберную полость через брызгальце поступает вода. В брызгальце имеется клапан, препятствующий обратному току воды.

Жаберный аппарат достигает совершенства у костистых рыб. У них имеется жаберная крышка, предохраняющая жабры, и на каждой стороне тела располагаются четыре хорошо развитые жаберные дуги и пятая редуцированная псевдобранхия. На жаберной дуге на стороне, обращенной в ротовую полость, располагаются жаберные тычинки, которые задерживают частички пищи и отношения к дыханию не имеют. Со стороны, обращенной в жаберную полость, находятся жаберные лепестки, несущие дыхательную поверхность. У основания жаберные лепестки сливаются друг с другом, а свободные концы их расходятся. Жаберные лепестки двух соседних жаберных дуг

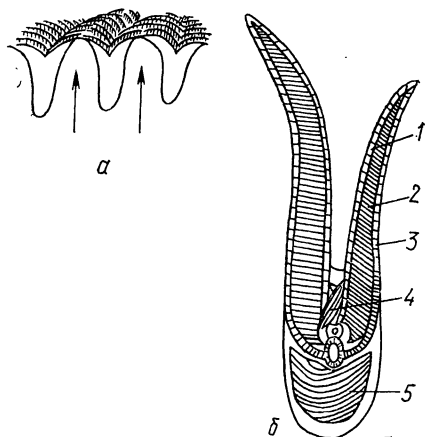


Рис. 47. Схема строения жаберного аппарата:

а — жаберная решетка; б — разрез жаберной дуги: 1 — приносящий сосуд; 2 — опорная ткань; 3 — выносящий сосуд; 4 — лепестковая мышца; 5 — жаберная дуга

плотно прилегают друг к другу, образуя жаберную решетку, через которую прокачивается вода (рис. 47). Основу жаберного лепестка составляет его костный или хрящевой скелет, который удерживает их в точном и постоянном отношении друг к другу и к другим лепесткам. Поперек жаберного лепестка расположены складки, называемые вторичными пластинками, или жаберными лепесточками, высотой 150—200 мкм и толщиной 10—15 мкм. Именно вторичные пластинки представляют собой функциональную дыхательную поверхность. Они покрыты густой сетью кровеносных капилляров. Жаберные лепестки выполняют опорную

функцию и непосредственного участия в газообмене не принимают. Жаберные лепесточки очень малы, а их число очень велико — на протяжении 1 мм у щуки их 15, у камбалы 28, а у окуня 36 — и выстланы они дыхательным эпителием, толщина которого особенно мала у активных быстрходных рыб. Дыхательный эпителий вместе со стенками капилляров составляет тканевый барьер между водой и кровью (табл. 22).

К каждой жаберной дуге от брюшной аорты подходит приносящая жаберная артерия, от нее отходят лепестковые артерии, идущие по внешнему краю жаберных лепестков. От лепестковых артерий к каждому лепесточку отходят две артериолы. Одна идет по свободному краю лепесточка, другая — по его основанию. Эти артериолы образуют капиллярную сеть, где происходит газообмен (рис. 48). Диаметр капилляров приблизительно равен эритроциту. Оба сосуда, окаймляющие вторичную

Таблица 22. Толщина тканевого барьера в жабрах рыб, мкм

Вид рыбы	Толщина дыхательного эпителия		
	минимальная	максимальная	средняя
Колючая акула	5,0	17,9	11,3
Скат	2,9	10,1	6,0
Радужная форель	5,0	6,0	5,6
Камбала	0,7	8,0	2,5
Ставрида	0,3	3,1	2,2
Скумбрия	0,6	3,6	1,2
Тунец	0,2	1,9	0,6

жаберную пластинку, сливаются в один и впадают в окаймляющую жаберный лепесток выносящую артериолу.

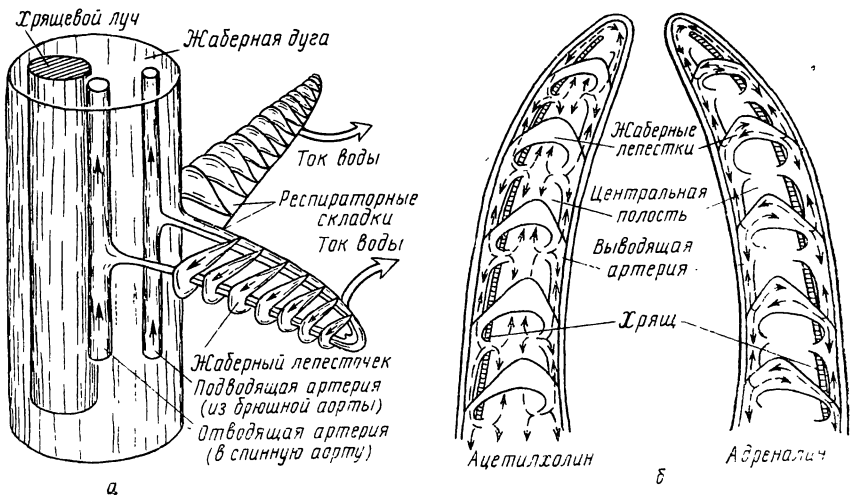


Рис. 48. Организация газообмена в жабрах:

а — встречные потоки крови и воды в жабрах; б — действие адреналина (увеличение кровотока) и ацетилхолина (уменьшение кровотока) на жаберные лепесточки

Дыхательный эпителий располагается на тонкой и упругой соединительнотканной базальной мембране. В лепестках имеются клетки трех видов: респираторные, участвующие в газообмене; опорные выполняющие опорную функцию; слизистые, вырабатывающие слизь, с которой отторгаются различные инородные тела и паразиты. В жаберных лепестках имеются сократительные элементы, позволяющие раздвигать и смыкать жаберные лепестки. Кроме того, способностью к регуляции обладают капилляры жаберных лепесточков. При нервном или гуморальном воздействии они могут расширяться или сужаться, регулируя кровоток.

Общая площадь дыхательной поверхности жабр зависит от вида рыб (табл. 23). Оснащенность рыб жаберной поверхностью принято характеризовать площадью жаберной поверхности, отнесенной к 1 г массы тела. Например, активные пелагические рыбы имеют огромную дыхательную поверхность, сравнимую с поверхностью легких человека, — десятки квадратных сантиметров на каждый грамм тела. Оснащенность дыхательной поверхностью малоподвижных рыб в десятки раз меньше и может достигать 1—2 см<sup>2</sup>/г. Кроме того, легко понять, что оснащенность дыхательной поверхностью уменьшается по мере роста рыбы почти так же, как понижается интенсивность обмена веществ, т. е. пропорционально массе тела в степени от —0,25 до —0,1 (см. рис. 59, а). У рыб, плавающих быстро, вода через ротовое отверстие поступает в ротовую полость, а затем омывает жабры и выходит через жаберные щели наружу. В этом случае жабры омываются пассивно. Такой механизм омывания жабр водой называется напорной вентиляцией. Он характерен для тунцов, макрелей, некоторых акул.

Т а б л и ц а 23. Площадь жаберной поверхности у некоторых видов рыб, см<sup>2</sup>/г

Виды рыбы	Масса тела, г			
	1	10	100	1000
Тунец	52	35	26	18
Сельдь	—	—	18	—
Кефаль	—	—	10	—
Корифена	—	—	7	—
Форель	—	—	2,2	—
Плотва	3,9	2,7	1,9	1,2
Скорпена	—	1,9	1,2	0,8
Угорь	2	1,3	0,9	0,6

Рыбы-прилипалы и некоторые обитатели быстрых горных рек используют набегающий ток воды. Это не означает, что активные пловцы не способны к принудительной вентиляции жабр. При небольших скоростях плавания эти рыбы прогоняют воду через жабры при помощи дыхательных движений, которые прекращаются, когда устанавливается достаточный напор воды через рот. Сопротивление жаберной сети у рыб массой в несколько сот граммов составляет 0,5—0,7 Па. Для преодоления такого сопротивления, по расчетам Робертса (1975), необходима минимальная скорость 0,5—0,6 м/с.

Большинство рыб обычно использует активный механизм, называемый жаберным насосом. Он состоит из ротовой полости и жаберной полости — пространства между жабрами и жаберной крышкой. Каждая из этих полостей может функционировать по отдельности. Можно даже говорить о нагнетательном

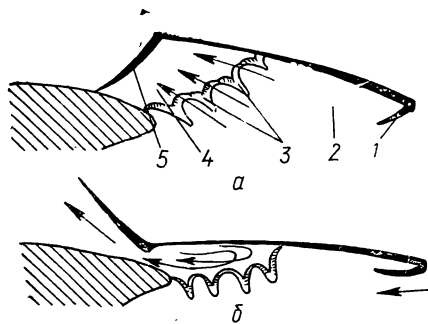


Рис. 49. Схема жаберного дыхания: а — вдох; б — выдох; 1 — ротовое отверстие; 2 — ротовая полость; 3 — жаберная дуга; 4 — жаберная полость; 5 — жаберная мембрана

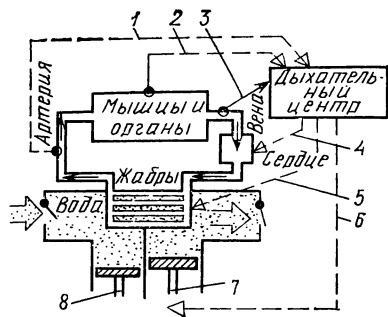


Рис. 50. Схема регуляции дыхания: 1 — рецепторы парциального давления кислорода в артериях; 2 — механорецепторы мышц; 3 — рецепторы в венах; 4, 5, 6 — регуляторные сигналы к сердцу, жаберному насосу и жаберным сосудам; 7 — жаберный насос; 8 — ротовой насос

ротовом насосе и всасывающем оперкулярном насосе (рис. 49, 50).

Дыхательный цикл начинается с расширения ротовой полости с одновременным открыванием рта. Вода наполняет ротовую полость через рот — жаберные лепестки работают в данном случае как мягкий клапан, смыкаясь и почти не пропуская воду из жаберной полости в ротовую. Затем раздвигаются жаберные крышки, увеличивая объем жаберной полости, и вода устремляется в зону пониженного давления, проходя через жабры. Затем закрывается рот и сжимается ротовая полость, а одновременно с этим сдвигаются жаберные крышки, выгоняя воду через жаберные щели во внешнюю среду. Давление в ротовой полости почти всегда больше, чем в жаберной. Вода почти всегда течет в одном направлении через рот сквозь жабры к жаберным щелям. В работе этого насоса принимают участие три клапана: ротовой, жаберный клапан и края жаберной крышки — брахиостегальный клапан.

Дыхательный цикл построен на согласованной работе двух насосов. В зависимости от особенностей строения рото-жаберного аппарата между видами рыб могут быть различия в относительной роли различных частей цикла. У ставрилы основную роль играет ротовой, нагнетательный насос, у камбалы, пикши и других донных и придонных рыб главное значение имеет оперкулярный (жаберно-крышечный) всасывающий насос. При расширении жаберной полости замыкается хорошо развитый у этих рыб брахиостегальный клапан и взмученный ил не попадает на жаберные лепестки. Частота жаберных движений зависит от температуры (рис. 51).

Рыба прокачивает сквозь жабры за сутки не менее 1 м<sup>3</sup> воды на 1 кг массы. На эту работу расходуется благодаря

вершенству жаберного насоса не так уж много энергии — всего несколько процентов от общего обмена рыбы. Кровоток в капиллярах дыхательного эпителия направлен навстречу потоку воды, протекающему сквозь жабры. Благодаря этому кровь, проходя по капилляру, постоянно контактирует с водой, кото-

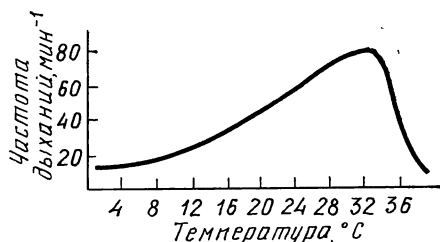


Рис. 51. Зависимость частоты дыханий угря от температуры

рая менее обеднена кислородом. Кислород диффундирует в кровь из воды благодаря разнице концентраций — градиенту. Если парциальное давление кислорода в воде окажется меньше чем в крови, то кислород будет поступать из организма в окружающую среду. Такие курьезные явления могут иметь место при помещении рыбы в воду заморного водоема.

В нормальных условиях рыба весьма эффективно извлекает кислород из воды.

Эффективность извлечения кислорода из воды рыбами

Вид рыбы	Эффективность, %
Карп	75
Камбала	68
Форель	46
Тунец	30—50

Рыбы извлекают из воды 30—75% растворенного кислорода, а человек из воздуха — всего 25%. В этом сказывается приспособленность рыб к воде как среде обитания, более плотной, вязкой и менее богатой кислородом, чем воздух. Менее эффективная работа жаберного аппарата потребовала бы более интенсивной работы жаберных насосов.

Можно заметить, что рыбы, живущие порой в стесненных кислородных условиях, извлекают кислород из воды более эффективно. Кислород извлекается из воды тем эффективнее, чем дольше его контакт с жабрами, чем ниже парциальное давление кислорода в венозной крови и чем выше сродство гемоглобина с кислородом.

### § 37. КОЖА И ВОЗДУШНОЕ ДЫХАНИЕ РЫБ

**Кожа и ее роль в дыхании рыб.** Рыба соприкасается с окружающей средой как жабрами, так и кожей и естественно предположить, что слизистая поверхность кожи рыб играет значительную роль в дыхании. Однако специальные определения ро-

ли кожи в дыхании целого ряда рыб показали, что доля кожного дыхания у взрослых рыб колеблется между 3,2 и 24% (табл. 24). Наибольшую роль кожа играет в дыхании угря и карпа. Следует отметить, что наличие и развитие чешуи практически не влияет на долю кожного дыхания. Расчеты показывают, что при обычных условиях кожное дыхание ненамного превышает потребление кислорода самой кожей, так что роль кожного дыхания в общем балансе кислорода в теле рыбы невелика.

Т а б л и ц а 24. Доля кожного дыхания у разных видов рыб

Вид рыбы	Масса, г	Температура, °С	Доля кожного дыхания, % от общего
Угорь	100—600	13—16	21
Сомик	200	20	19
Карп	20—400	8—11	11—24
Карась	28	20	17
Осетр	90—210	18—22	13
Корюшка	33—48	12—16	10,8
Стерлядь	50—800	19—23	9,1
Плотва	40—240	17	8,7
Северюга	5000—7000	15—25	8,0
Налим	100—300	10—12	6,0
Окунь	70—370	14—18	5,7
Шип	80—100	15—23	4,7
Сиг	175—200	12—13	3,2

Ограниченная роль кожи в газообмене рыб также следует из морфологических соотношений. Площадь кожи приближается к площади поверхности жабр только у малоподвижных донных видов, таких, как угорь. Обычно площадь поверхности кожи в 3—6 раз меньше поверхности жабр, а у активных пелагических видов, таких, как тунцы, макрели, сельди, дыхательная поверхность жабр превышает поверхность тела в 10—12 раз. Васкуляризация, т. е. оснащённость кровеносными сосудами кожи, также в несколько раз меньше. Кроме того, и это самое важное, толщина тканевого барьера между водой и кровью в жабрах очень мала (тунцы — 0,1—1 мкм, камбалы — 2—5 мкм, форель — 5—6 мкм) и в десятки раз меньше, чем у кожи. Диффузия кислорода через кожу затрудняется также наличием плотной чешуи и слизевого слоя.

Все вышеперечисленное не относится к ранним стадиям развития рыб. Газообмен эмбриона осуществляется через всю его поверхность. Удельная поверхность эмбриона довольно высока — более 100 см<sup>2</sup>/г, что связано с его малыми размерами и распластанностью тканей на поверхности желтка. На поздних стадиях эмбриогенеза желточный мешок сильно васкуляризирован и играет роль органа дыхания (рис. 52). Также полагают, что кожа играет большую роль в дыхании антарктических белокровок.

Несмотря на незначительную роль кожного дыхания, в некоторых случаях оно может обеспечивать жизнедеятельность рыб вне воды, так как на воздухе жабры слипаются и их роль в дыхании значительно уменьшается. Это позволяет перевозить товарную рыбу, такую, как карп, линь, карась, сом, щука без воды. Если понизить уровень газообмена у рыб, уменьшив температуру воздуха до 0—10°C, и периодически увлажнять ее поверхность, то она может оставаться живой в течение нескольких часов.

**Воздушное дыхание рыб.** Обитание в водоемах с постоянно или периодически низким содержанием кислорода в воде выработало у многих видов

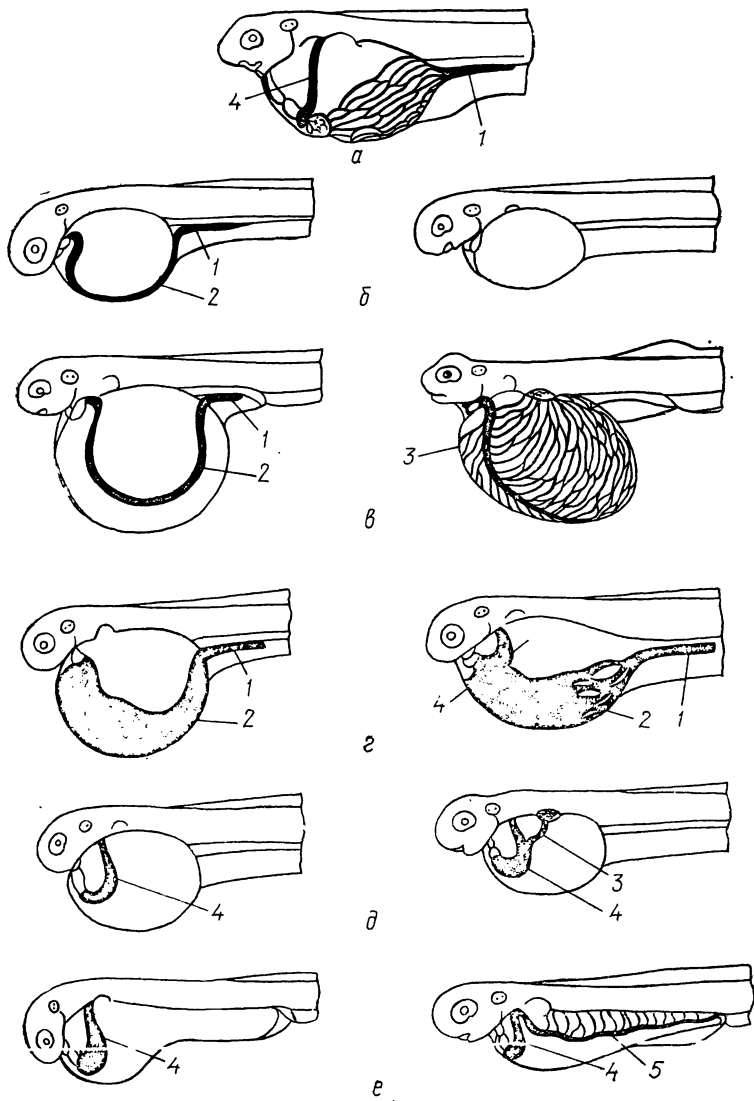


Рис. 52. Сосудистая система желточного кровообращения у различных рыб: а — осетровые; б — сельдевые; в — лососевые; г — щуковые; д — харациновые; е — карповые; 1 — подкишечная вена; 2 — подкишечная желточная вена; 3 — печеночная желточная вена; 4 — желточный кювьеров проток; 5 — подкишечная боковая вена

рыб способность использовать для дыхания кислород воздуха. Большинство воздушнодышащих видов рыб обитает в теплых краях, но и в умеренном климате имеется несколько таких видов.

Простейший способ использования воздуха состоит в захватывании ртом пузырьков воздуха, аэрации этими пузырьками воды в ротовой полости и пропускании обогащенной кислородом воды через жабры. Это наблюдается при недостатке кислорода в воде.

Механизм омывания жабр водой, обогащенной кислородом воздуха, привел в ходе эволюции к следующим приспособлениям: 1) воздушному дыханию за счет жабр, не спадающих на воздухе; 2) дыханию за счет слизистой оболочки полости рта; 3) кишечному и желудочному дыханию; 4) использованию наджаберного и лабиринтного органов; 5) дыханию с помощью плавательного пузыря. У двоякдышащих рыб из плавательного пузыря сформировались примитивные легкие. Чем сильнее у рыбы развито воздушное дыхание, тем более уменьшается жаберное. У воздушнодышащих рыб лепесточки далеко отстоят друг от друга. Поэтому они не спадают на воздухе. Многие воздушнодышащие рыбы не могут обходиться водным дыханием даже при высоком содержании в воде кислорода. Так, у окуня-ползуна дыхательная поверхность жабр составляет около 1,44 см<sup>2</sup>/г (Дюваль, 1951) при толщине респиаторного эпителия 20 мкм. Газообмен через такие жабры недостаточен. Жабры, приспособленные к извлечению кислорода из воздуха, имеются у некоторых тропических рыб (многопер, змееголов, электрический угорь, арапаима и др.). У некоторых бычков газообмен наряду с жабрами может происходить в ротовой полости, поверхность которой сильно васкуляризована. Воздух захватывается ртом, кислород диффундирует в капилляры жабр и ротовой полости, остатки удаляются через рот.

Кишечное дыхание характеризуется тем, что рыбы заглатывают пузырьки воздуха и прогоняют их по кишечнику. Такой вид дыхания свойствен вьюновым и южноамериканским сомам. У панцирного сома имеется слепой вырост желудка, в котором развивается сеть капилляров, где происходит газообмен.

В связи с развитием кишечного дыхания длина кишечника увеличивается. Так, у броняка длина кишечника в 22—23 раз больше длины тела. Пищеварение происходит в переднем отделе кишечника, стенка среднего и заднего отделов изменяется. Здесь исчезают пищеварительные железы, развиваются в большом количестве капилляры и цилиндрические респиаторные эпителиальные клетки. Экскретуемые вещества обволакиваются слизью и быстро удаляются. Воздух выпускается через анальное отверстие, но у некоторых рыб — через ротовую полость.

Наджаберный орган имеется у рисового угря, арапаимы, змееголова, у некоторых других рыб. Этот орган образован выпячиванием глотки. Его покрывает слизистая оболочка с хорошо выраженной сетью капилляров. Рыба набирает в ротовую полость воздух и пропускает его в наджаберный орган, где и происходит газообмен.

У некоторых рыб, живущих в тропиках, развивается лабиринтовый орган, образованный в результате выпячивания жаберной полости. В полости этого органа располагаются костные пластинки, образующие своеобразный лабиринт, покрытый слизистой оболочкой с многочисленными капиллярами. Кровь поступает от четвертой приносящей жаберной артерии.

Лабиринтовый орган имеется у анабаса, гурами, макроподов, трихогастера, поликантуса, бойцовых рыбок и др. Эти рыбы постоянно используют для дыхания лабиринтовый орган даже в хорошо аэрируемой воде. Если аквариум, где помещаются макроподы, накрыть сеткой, не давая возможности рыбам подниматься наверх, то через несколько часов наступает их гибель от удушья.

Окунь-ползун может выползать на сушу, находится вне воды во влажном воздухе в течение нескольких дней. При высыхании лабиринта рыба погибает. У анабаса лабиринт расположен над четвертой жаберной дугой и имеет собственную мускулатуру.

## § 38. ДЫХАТЕЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ КРОВИ

Окружающая рыбу вода является донатором кислорода, акцептором является живая ткань, а кровь — переносчиком. У некоторых рыб, например антарктических белокровок, живущих в области постоянно низких температур и высокого содержания кислорода, кровь не содержит эритроцитов и гемоглобина. Поэтому кислородная емкость их крови приблизительно такая же, как у солоноватой воды. Экспериментальные данные показывают, что если рыбе заменить всю кровь физиологическим раствором, насыщенным кислородом, то она продолжает существовать. Связанный с гемоглобином кислород начинает обогащать плазму и передаваться тканям. Когда его содержание в плазме уменьшается, усиливается обмен веществ, повышается температура и мышечная активность.

Наличие эритроцитов и гемоглобина увеличивает кислородную емкость крови во много раз. Ниже приведены данные содержания растворенного кислорода в воде, плазме и крови некоторых видов рыб, мг/л:

Вода	6—10
Плазма	6—10
Кровь	
ската	65
карпа	150
сомика	175
лосося	180
скумбрии	200

1 г гемоглобина связывает 1,9 мг кислорода. Весь гемоглобин содержится в эритроцитах, число которых также варьирует у разных видов от 0 до 4 млн. на 1 мм<sup>3</sup> крови. Оснащенность рыб гемоглобином колеблется в зависимости от экологической приуроченности видов и особенностей систематических групп:

Вид рыбы	Количество гемоглобина, г на 1 кг массы тела
Акула	0,3
Налим	0,5
Форель	0,61
Угорь	0—3,6
Карповые	1,5—3,5

Содержание в крови красных кровяных клеток — эритроцитов — может характеризоваться долей объема крови, занимаемого кровяными клетками, так как эритроциты составляют 99,9% всех клеток крови. Эта характеристика крови получила название гематокрит. Гематокрит определяется путем отделения клеток крови от плазмы при помощи центрифугирования в градуированных трубочках. В крови карпа содержится 20—

40% эритроцитов (гематокрит 20—40). У активных пловцов, таких, как сельдь, скумбрия, ставрида, гематокрит еще выше — до 60. Содержание гемоглобина в крови рыб колеблется в широких пределах — от 1,5 до 15 мг в 100 мл. Количество гемоглобина может меняться в ходе онтогенеза. Например, у стекловидных личинок угря гемоглобина нет совсем, а у взрослых особей его много.

Концентрация гемоглобина тесно связана с растворенным в воде кислородом. Важной характеристикой гемоглобина является концентрация, при которой гемоглобин «заряжен» на 50% ( $P_{50}$ ). При такой концентрации потребление кислорода рыбой из воды невозможно и рыбы обычно погибают. Из этого правила есть несколько исключений — караси, ротан, некоторые азовские бычки, но особые свойства этих рыб определенно связаны не с характеристикой их гемоглобина, а с какими-то другими механизмами устойчивости к недостатку кислорода (рис. 53).

Рыбы, способные жить при низких концентрациях кислорода в воде, имеют гемоглобин, «заряжающийся» при более низких показателях насыщения воды кислородом (каarp), чем гемоглобин рыб, существующих в более аэрированных водах (форель, осетр). Гемоглобин характеризует точка «зарядки», равная 50%, которая обычно бывает в венозной крови, и «зарядки», близкой к 100% — идеал насыщения артериальной крови (табл. 25).

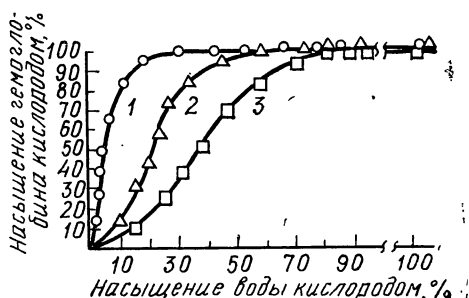


Рис. 53. Кривые насыщения гемоглобина кислородом при 15°C:  
1 — карп; 2 — радужная форель; 3 — русский осетр

Таблица 25. Характеристика «зарядки» гемоглобина крови некоторых рыб кислородом, растворенным в воде, %

Вид рыбы	$P_{50}$	$P_{100}$	Вид рыбы	$P_{50}$	$P_{100}$
Сомик	1	—	Форель	13	35
амейурус	—	—	Скумбрия	25	—
Карп	3	20	Осетр	26	50
Угорь	8	—			

Насыщенность гемоглобина кислородом меняется у одной и той же особи в зависимости от условий обитания, а в частности от температуры. При низких температурах кровь кислоро-

нируется гораздо легче, чем при высоких температурах. Важную роль в отдаче кислорода гемоглобином тканям играет так называемый эффект Рута — зависимость зарядки гемоглобина от содержания углекислоты в крови (рис. 54). При высоком парциальном давлении углекислоты гемоглобин хуже связывает кислород и очень легко его отдает. Вместе со свойством гемоглобина разряжаться в условиях пониженного насыщения воды кислородом эффект Рута позволяет гемоглобину осуществлять его функцию переносчика кислорода. В глубине тела ткани потребляют кислород из плазмы и межтканевой жидкости и выделяют эквивалентное количество углекислоты. В этих условиях сродство гемоглобина с кислородом уменьшается и он отдает больше половины связанного кислорода. В жабрах углекислота диффундирует во внешнюю среду, парциальное давление кислорода возрастает, что способствует полной зарядке гемоглобина кислородом.

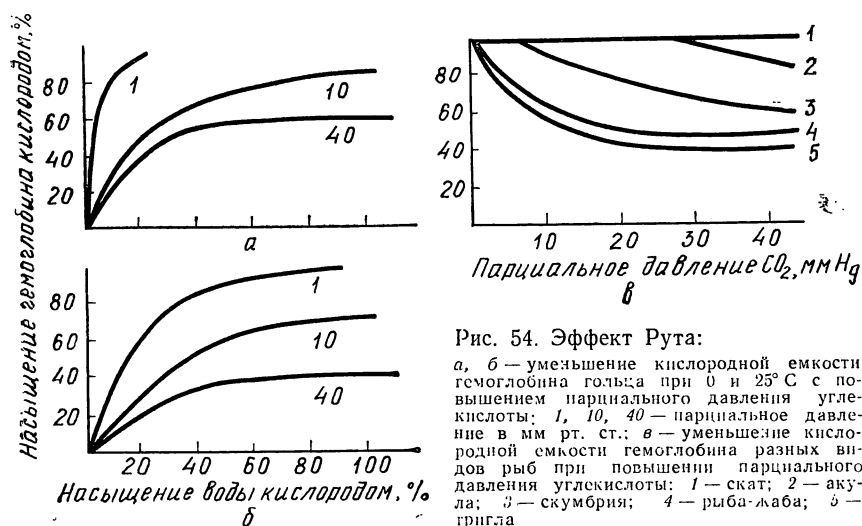


Рис. 54. Эффект Рута:

а, б — уменьшение кислородной емкости гемоглобина гольца при 0 и 25° С с повышением парциального давления углекислоты; 1, 10, 40 — парциальное давление в мм рт. ст.; в — уменьшение кислородной емкости гемоглобина разных видов рыб при повышении парциального давления углекислоты: 1 — скат; 2 — акула; 3 — скумбрия; 4 — рыба-лаба; 5 — трингла

Эритроциты и содержащийся в них гемоглобин играют важную роль в переносе углекислоты. В эритроцитах содержится фермент карбоангидраза, превращающий углекислый газ в угольную кислоту и бикарбонатный ион. Эта реакция увеличивает емкость крови по углекислоте и позволяет в то же время сохранять рН плазмы в физиологических пределах. В жабрах карбоангидраза ускоряет обратное превращение карбонатов в легко диффундирующий углекислый газ. Некоторое количество карбоната связывается самой белковой молекулой гемоглобина.

Растворимость углекислоты даже в дистиллированной воде выше, чем растворимость кислорода. Еще выше емкость воды по углекислоте при наличии солей, создающих буферность. Со-

держанье углекислоты в плазме крови рыб ниже, чем в плазме животных, дышащих воздухом, благодаря большей вентиляции крови в проточных жабрах, чем в непроточных легких.

Содержание углекислоты  $\text{CO}_2$   
в пресной и морской воде и в  
плазме крови некоторых рыб,  
мг/л

Вода

пресная	14
морская	100

Плазма крови

триглы	130
ската	150—200
форели	380—450
кара	600—700

Еще одним важным свойством гемоглобина является так называемый эффект Бора — уменьшение насыщенности гемоглобина кислородом при подкислении среды (рис. 55). Этот эффект имеет отношение к разрядке гемоглобина в глубоких тканях во время интенсивной мышечной работы, когда выделение больших количеств молочной кислоты подкисляет плазму крови. Эффект Бора, несомненно, играет известную роль в газовой железе, наполняющей газами плавательный пузырь рыб.

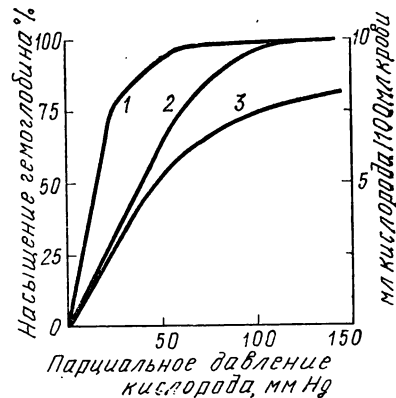


Рис. 55. Эффект Бора — понижение кислородной емкости гемоглобина при подкислении среды:

1 — pH 7.5; 2 — pH 7; 3 — pH 6

### § 39. РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ

**Устойчивость рыб к дефициту кислорода.** Устойчивость к дефициту кислорода характеризуется двумя показателями — пороговым уровнем и критическим уровнем содержания в воде растворенного кислорода (табл. 26). Пороговое содержание является границей выживания. При концентрации кислорода ниже пороговой прекращается его потребление и наступает гибель. Ниже критической концентрации кислорода наблюдается угнетение жизнедеятельности, происходящее от недостатка кислорода для осуществления в полном объеме аэробных процес-

сов. Ниже критического уровня потребление кислорода рыбами уменьшается, а ниже порогового уровня совершенно прекращается. При гипоксических условиях в организме накапливаются недоокисленные продукты обмена, прежде всего продукт анаэробного гликолиза — молочная кислота.

Таблица 26. Пороговые и критические величины насыщения воды кислородом для разных видов рыб при 15° С, %

Вид рыбы	Пороговая концентрация O <sub>2</sub>	Критическая концентрация O <sub>2</sub>
Сельдь	19	—
Осетровые	14,2—16	36—45,5
Лососевые	15,4—20	26,2—32
Морские тресковые	14—15	19—30
Ставрида	15,2	22
Ерш	10	18,6
Карп	6,3	15,3
Белый толстолобик	6,2	10
Язь	4,2	10,6
Карась серебряный	3,3	8
Ротан	1,1	16

Караси, ротаны и некоторые другие рыбы — анаэробии также не могут постоянно жить при полном отсутствии кислорода в воде. Анаэробиз этих рыб может продолжаться лишь некоторое время. По всей вероятности, сначала используется кислород, содержащийся в плавательном пузыре, потом гликоген печени и мышц. Чем ниже температура, тем дольше караси могут прожить в совершенно не содержащей кислорода воде — до нескольких суток. Рыбы при этом не впадают в анабиоз, хотя и становятся очень малоподвижными. Если постучать по сосуду, где находится такая анаэроботическая рыба, то она поворачивает глаза и очень медленно отплывает, еле шевеля плавниками. Анаэробиз широко распространен среди беспозвоночных, прежде всего у двустворчатых моллюсков приливной зоны морей. Эти животные живут, сомкнув створки во

Таблица 27. Зависимость критических концентраций кислорода от температуры для некоторых видов рыб, % насыщения

Вид рыбы	Температура, °С					
	5	10	15	20	25	28
Северюга	25,2	33,2	36	48	57,9	—
Форель	20,5	26	32	36,7	40	—
Ерш	15,5	16	18,6	21,5	28	34,5
Карп	10,7	12	15,3	18,6	24	28
Толстолобик	6,7	8	10	10	18,6	27

время отлива, за счет накопленного в теле гликогена. Анаэробизм у рыб исследован недостаточно.

Как пороговые, так и критические концентрации кислорода являются довольно условными величинами. Они достаточно показательны, если определяются в стандартных условиях при определенной температуре у адаптированной некормленной рыбы, по возможности, избавленной от внешних раздражителей. Пороговые и критические концентрации кислорода увеличиваются с ростом температуры (табл. 27), (рис. 56).

При критической концентрации кислорода рыба хотя и не гибнет, но растет плохо. Для нормального роста различных видов рыб требуются более высокие концентрации кислорода:

Осетровые	Свыше 60% насыщения
Лососевые	Свыше 50% насыщения
Карп	Свыше 43% насыщения

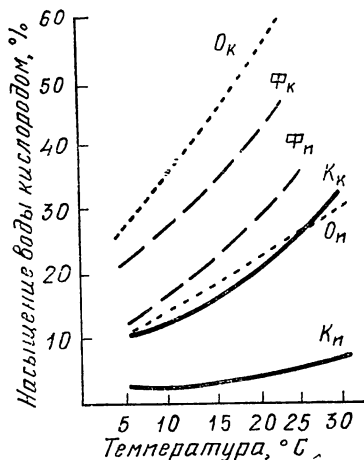


Рис. 56. Значения критических и пороговых уровней насыщения воды кислородом для разных рыб при различных температурах:

$K_p$  и  $K_k$  — пороговая и критическая концентрации кислорода для карпа;  $\Phi_p$  и  $\Phi_k$  — для форели;  $O_p$  и  $O_k$  — для осетра

**Регулирование потребления кислорода.** Доступность кислорода является фактором, ограничивающим интенсивность его потребления. Если рыбу заставлять двигаться с такой интенсивностью, которую допускает содержание кислорода, и уменьшать интенсивность движения по мере понижения содержания кислорода в респирометре, то можно обнаружить зависимость максимальной для данного вида скорости потребления кислорода от его содержания в воде (рис. 57). Эта ограничивающая линия находится на графике тем дальше в левую сторону, в область низких концентраций кислорода, чем выше способность рыбы извлекать кислород из воды. Можно видеть, что тилapia обладает способностью к высокой интенсивности работы даже при 35%-ном насыщении воды кислородом. Голец в этих условиях способен к работе умеренной интенсивности. Златоглазка занимает промежуточное положение.

Приводимые на рис. 57 данные показывают, что голец способен поддерживать постоянную интенсивность газообмена в

режиме стандартного обмена при концентрациях кислорода от 35 до 100% насыщения. Интенсивность потребления кислорода не повышается и при дальнейшем увеличении концентрации кислорода путем насыщения воды чистым кислородом. Чем больше кислорода в воде, тем реже дыхательные движения рыб. Рыбы, по-видимому, имеют рецепторы, непосредственно реагирующие на понижение содержания кислорода в плазме крови. Предполагают, что эти рецепторы расположены в передней части спинной аорты или в продолговатом мозге. При повышении содержания кислорода в плазме дыхательные движения становятся реже, а сердечная деятельность ослабляется.

Кроме изменения частоты дыхательных движений и ударного объема сердца влияние дыхательного центра выражается в изменении кровотока в жаберных лепесточках. Адреналиновое воздействие расширяет капилляры и увеличивает эффективность газообмена. Воздействие ацетилхолина уменьшает кровоток и газообмен (см. рис. 49). Усиление обмена веществ, например, с ростом температуры повышает частоту дыхательных движений до некоторого предела (см. рис. 52).

Некоторой способностью к регуляции газообмена обладает даже икра рыб на ранних стадиях развития, у которой при недостатке кислорода усиливается плазматическая моторика (рис. 58). У взрослых рыб с повышением температуры растет

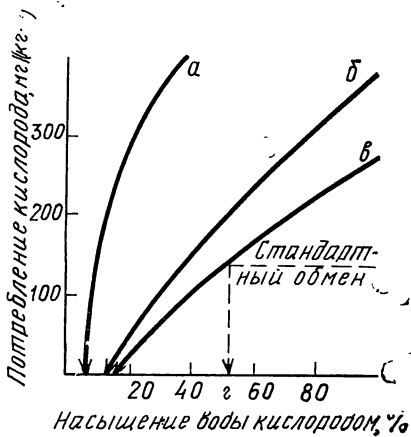


Рис. 57. Формирование пороговых и критических величин концентрации кислорода для рыб:

а б, в — пороговые концентрации кислорода для тиляпии, золотозлазки и гольца, при которых рыбы перестают потреблять кислород; г — критическая концентрация кислорода для гольца — точка, лежащая под пересечением линии уровня стандартного обмена с линией, ограничивающей максимальное потребление кислорода при каждой его концентрации

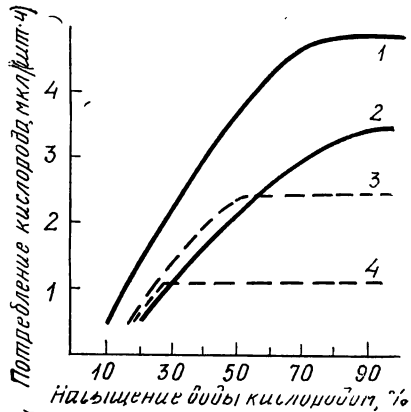


Рис. 58. Зависимость потребления кислорода икрой и личинками рыб от насыщения воды кислородом:

1 — личинки лосося; 2 — икра лосося; 3 — икра щуки на ранних стадиях развития; 4 — икра щуки на поздних стадиях развития

частота жаберных движений, что вместе с усилением кровотока обеспечивает ускорение газообмена (рис. 59).

Самое высокое потребление кислорода наблюдается у рыб во время интенсивного плавания. Особенно велико потребление кислорода при плавании у рыб, приспособленных к дальним миграциям. Хорошо исследованы в этом отношении лососи, но, несомненно, некоторые пелагические мигранты, такие, как тунец, способны потреблять еще больше кислорода. Максимальные уровни потребления кислорода лососями массой тела от 1 г до 3 кг находятся в пределах 700—900 мг/(кг·ч). По некото-

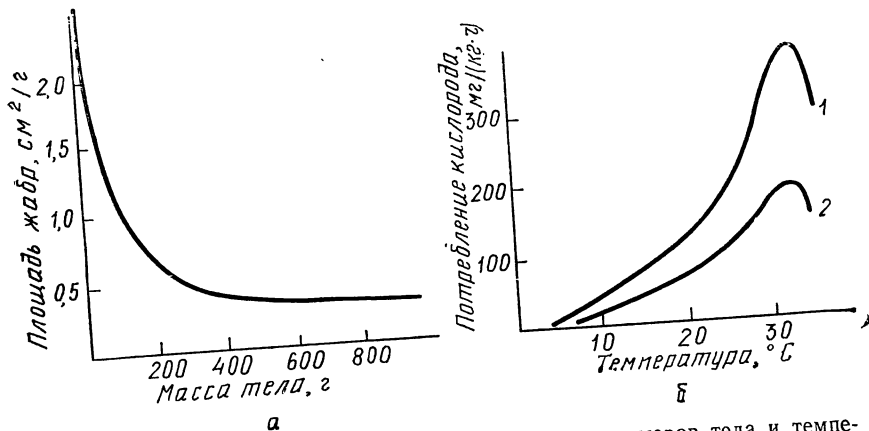


Рис. 59. Зависимость интенсивности дыхания угря от размеров тела и температуры:

а — удельная поверхность жабр; б — температурные зависимости дыхания, полученные зимой (2) и летом (1)

рым сведениям эмбрионы и личинки рыб (без желтка) потребляют кислород до 1000 мг/(кг·ч). Это значит, что максимальные кислородные потребности тканей рыб являются близкими величинами. Обычное же потребление кислорода рыбами, которое принимается в расчет при рыбоводных мероприятиях, различно в зависимости от условий. Сеголетки карпа во время зимовки потребляют кислорода 10—20 мг/(кг·ч), молодь карпа в летнее время потребляет 200—400 мг/(кг·ч).

#### § 40. ГИДРОСТАТИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ ПЛАВАТЕЛЬНОГО ПУЗЫРЯ

Особым аспектом газообмена у рыб является гидростатическая функция плавательного пузыря. Этот орган выравнивает удельные массы тела рыбы и окружающей воды. Удельная масса пресной воды близка к 1, океанической воды — 1,02. Удельная масса тканей рыб обычно близка к 1,05, т. е. больше, чем у воды, и рыба без плавательного пузыря тонет в воде. Пузырь отсутствует у акул и некоторых постоянно движущихся пелагических рыб, например черноморской скумбрии, а также у ряда донных рыб. Акула повышает свою плавучесть за счет большого количества жировых веществ

(удельная масса жира 0,9) в печени. Однако пелагические акулы и скумбрия, прекратив движение, сразу тонут. Высокая удельная масса тканей рыб объясняется наличием тяжелых веществ: белки — 1,2, холестерин — 1,2, сахара — 1,6,  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  — 3,1,  $\text{NaCl}$  — 2,2,  $\text{KCl}$  — 2,0. Газовое содержимое пузыря имеет плавучесть порядка 1 г/см<sup>3</sup>.

Плавательный пузырь является производным кишечника. У круглоротых и сляхкий плавательного пузыря нет. Отсутствует он и у глубоководных рыб, а также у некоторых донных рыб.

Рыб, имеющих плавательный пузырь, делят на открытопузырных и закрытопузырных. У открытопузырных (осетровые, карповые, лососевые) плавательный пузырь сообщается с пищеводом воздушным протоком. У закрытопузырных (колошка, морской конек, кефаль, окунь, треска) сообщение с кишечником отсутствует, на личиночной стадии у них имеется воздушный проток, позднее, после заполнения атмосферным воздухом, он зарастает.

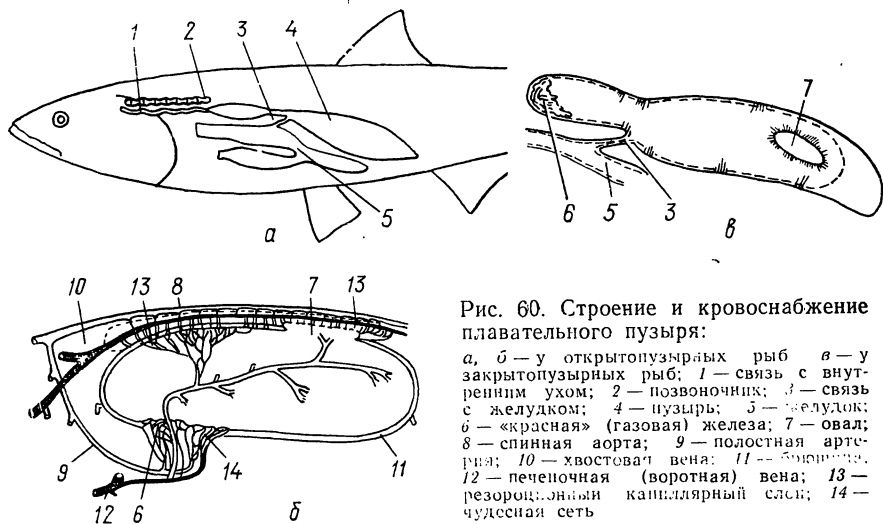


Рис. 60. Строение и кровоснабжение плавательного пузыря:

*a, б* — у открытопузырных рыб; *a* — у закрытопузырных рыб; 1 — связь с внутренним ухом; 2 — позвоночник; 3 — связь с желудком; 4 — пузырь; 5 — желудок; 6 — «красная» (газовая) железа; 7 — овал; 8 — спинная аорта; 9 — полостная артерия; 10 — хвостовая вена; 11 — бошница; 12 — печеночная (воротная) вена; 13 — резорбционный капиллярный слой; 14 — чудесная сеть

Форма плавательного пузыря различна (рис. 60). Чаще всего — это мешок серебристого цвета, расположенный между позвоночником и кишечником. У лососевых он имеет вид продольной трубки. У карповых, морских окуней и многих других рыб пузырь имеет два отдела. Изнутри плавательный пузырь покрыт однослойным плоским эпителием (карповые, тресковые и др.) или многослойным плоским эпителием (осетровые). За эпителием идет слой рыхлой соединительной ткани, а за ним — слой плотной соединительной ткани. У карповых и тресковых этот слой состоит из пучков коллагеновых фибрилл, у щучковых и окуневых — из плотной неоформленной соединительной ткани, у осетровых — из упругих игольчатых волокон. В стенке пузыря располагаются гладкие мышечные волокна. С вентральной стороны плавательный пузырь прикрыт брюшиной. Большая часть плавательного пузыря имеет очень низкую проницаемость для газов, что усугубляется наличием гуаниновых (блестящих) кристаллов и бляшек.

Часть поверхности плавательного пузыря имеет более высокую проницаемость для газов. Обычно это задняя часть пузыря. Пузырь нередко разделен на две части. Передняя часть в этом случае секреторная, задняя реабсорбционная. Многие рыбы имеют способность уменьшать площадь реабсорбционной, проницаемой, части пузыря посредством растяжения или мышечного сокращения овала (см. рис. 60). Овал представляет собой своеобразное

углубление внутренней стенки пузыря. Это углубление ведет к среднему соединительнотканному слою, богатому сосудами. Овал окружен кольцевой гладкой мышцей — сфинктером. Если эта мышца сокращена, овал закрыт, резорбция газов не происходит. Если сокращается радиальная мышца, прикрепляющаяся к овалу, то он открывается, сосуды начинают соприкасаться с внутренней поверхностью пузыря и происходит всасывание газов (реабсорбция) — пузырь опорожняется.

Давление газа в пузыре изменяется в зависимости от глубины погружения рыбы. На поверхности — атмосферное давление; на глубине 1 м — 0,1 атм (избыточное); 10 м — 1 атм; 100 м — 10 атм; 200 м — 20 атм. Поэтому на глубине газовая железа должна продуцировать пересыщение крови газами. В чудесной сети — сосудистом сплетении пузыря, на основе противотока и эффекта Рута происходит пересыщение плазмы газами. Гемоглобин под действием молочной кислоты отдает много кислорода, кроме того, высокие концентрации лактата высаливают из крови в полость пузыря кислород, азот и углекислый газ.

Процесс наполнения пузыря газами и его опорожнение регулируются вегетативной нервной системой. Раздражение парасимпатического (блуждающего) нерва вызывает наполнение пузыря, а раздражение симпатического нерва — его опорожнение. При увеличении удельного веса рыбы (при прикреплении груза к телу рыбы или при пункции плавательного пузыря) происходит поступление газов в пузырь; при уменьшении удельного веса (в результате подвешивания к рыбе поплавок) происходит резорбция газов.

У закрытопузырных рыб в первые дни жизни имеется незакрытый воздушный ход, через который личинки набирают воздух на 2—3-й день после вылупления. Если им не дать набрать воздух, то через некоторое время рыбы падают на дно, так как они не могут плавать и погибают.

Наполнение пузыря газами у взрослых закрытопузырных рыб происходит при посредстве газовой железы, а у открытопузырных — путем заглатывания воздуха (радужная форель, дунайский лосось) или путем заглатывания атмосферного воздуха и работы газовой железы (гольян, линь, карп, щука). Открытопузырные рыбы могут наполнять и опорожнять пузырь довольно быстро. У закрытопузырных это происходит медленно. Если поместить рыбу в условия повышенного давления (на глубину), то пузырь ее будет сдавлен и она утратит способность плавать. Это обнаруживается по ее двигательной активности, направленной на всплытие. Сравнение давления приведет к нормализации поведения.

Используя этот способ, можно доказать, что кефаль, колюшка, треска, окунь и другие закрытопузырные рыбы способны «накачать» пузырь газами до 1 атм за 20—30 ч. Газовая железа у зеленушки и гуппи не способна к такой работе. Даже близкие в систематическом отношении рыбы имеют различную мощность газовой железы. Радужная форель и другие лососи не способны секретировать газ. Если их лишить связи с «водным зеркалом», то происходит расстройство их нормального дыхательного поведения. Они утомляются и ложатся на дно. Озерный налим, глубоководные сиги в отличие от форели способны регулировать давление в пузыре.

Если закрытопузырную рыбу поднять с большой глубины, то давление на пузырь уменьшается и он

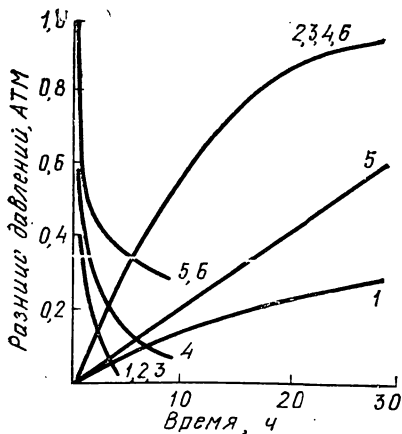


Рис. 61. Динамика изменения давления закрытопузырными рыбами:

1 — зеленушка; 2 — кефаль; 3 — окунь; 4 — гуппи; 5 — треска; 6 — колюшка

раздувается. При критических перепадах давления, например при подъеме рыбы на поверхность с глубины несколько десятков метров, пузырь, раздуваясь, разрывает внутренности, выталкивает их через рот. Уменьшение давления в пузыре при помощи овала требует определенного времени. Кефаль может уменьшить давление в пузыре на 1 атм за 3 ч, колюшка — за 4 ч, окунь — за 7—9 ч. Треска и гуппи за 7—9 ч могут понизить давление на 0,7 атм (рис. 61). В результате таких секреторно-резорбтивных способностей колюшка может в течение суток перемещаться в пределах глубин, отличающихся давлением в 1,6 раза, кефаль — в 3 раза, окунь — в 1,4 раза. Следует помнить, что кратность изменения давления разная на различных глубинах. Двукратное изменение давления имеет место между горизонтами 10—30—70—150 м.

#### § 41. РАСТВОРЕННЫЕ ГАЗЫ И ГАЗОПУЗЫРЬКОВАЯ БОЛЕЗНЬ

Перенасыщение воды газами может привести к вредным последствиям. При перенасыщении газы не сразу выделяются из воды, а только через некоторое время. За это время рыба, живущая в воде, также становится перенасыщенной газами. Выделение пузырьков происходит в тканях рыбы. Пузырьки рвут кожу и плавники, выдавливают глаза, закупоривают кровеносные сосуды.

Перенасыщение воды кислородом редко вызывает пузырьковую болезнь, так как кислород потребляется тканями. Для возникновения пузырьков кислорода в теле рыб необходимо не менее чем 200% -ное пересыщение воды кислородом. Более того, даже при 350% -ном пересыщении воды кислородом образование пузырьков в теле рыбы наблюдается редко. Число таких случаев увеличивается при 450—500% -ном пересыщении воды кислородом, но и в этом случае смертность наблюдается редко. Пересыщение воды кислородом наблюдается в водоемах при сильном освещении и мощном развитии зеленых водорослей.

Серьезные последствия наблюдаются при пересыщении воды газообразным азотом. В этом случае поражение личинок лососевых наблюдается уже при 103—104% -ном пересыщении воды азотом.

При 105—113% -ном пересыщении поражаются сеголетки и годовики, при 118% -ном и выше наблюдаются поражения взрослых особей.

Есть данные, свидетельствующие о возникновении газопузырьковой болезни форели при концентрациях в воде углекислого газа 138 мг/л.

Пересыщение воды газами возникает при нагревании насыщенной воздухом холодной воды, при подсосах в насосных системах, при заглублении водо-воздушных струй водопадов и водосливов плотин. В рыбоводных хозяйствах с этим явлением борются, используя различные способы увеличения контакта воды с воздухом: аэрация, разбрызгивание, обработка ультразвуком, пропускание воды через колонки с волокнистым наполнением.

## Глава VIII. КРОВЬ И КРОВООБРАЩЕНИЕ

Кровью называется жидкая подвижная ткань, циркулирующая в кровеносных сосудах. Ее межклеточная жидкость — плазма — сообщается с другими межклеточными и межтканевыми жидкостями организма, но отделена от них стенками кровеносных сосудов. Плазма крови представляет собой только часть жидкости организма (табл. 28). Стенки сосудов хорошо проницаемы для воды и низкомолекулярных соединений, таких, как глюкоза, аммиак, аминокислоты, кислород, углекислота, но гораздо хуже проницаемы для крупных молекул, например белков. Объем крови можно определить, введя в кровяное русло известное количество красителя «синий Эванса», а потом определив его концентрацию в пробе крови. Этот краситель связывается с белками крови. Общее количество межклеточной жидкости определяется путем введения в организм полифруктозы — инулина, для которого непроницаемы клеточные стенки. Инулин, а также сахара равномерно распределяются в межклеточной жидкости и плазме.

Таблица 28. Количество жидкости в организме рыбы, %

Вид рыбы	Общее количество	Внутриклеточная	Внеклеточная	Объем крови
Минога	76	52	24	8,5
Амня	71	58	13	6,8
Карп (2+)	71	56	15	3,0
Карп (0+)	80	—	25	—
Луциан	71	57	14	2,2
Окунь	—	—	—	1,6
Скат	—	—	—	2,6—3,7

Количество крови у разных рыб различно: у костистых рыб оно колеблется от 0,9 до 3,7%, у активных пелагических рыб — от 1,4 до 2,4%, у малоподвижных донных рыб — от 0,9 до 1,9% от массы тела.

Кровь в организме выполняет следующие функции: питательную (трофическую) — при движении крови происходит перенос питательных веществ от органов пищеварения к тканям; дыхательную — с кровью переносятся газы — кислород к тканям и углекислота к органам дыхания; выделительную — кровь выносит из тканей и переносит к органам выделения конечные продукты обмена веществ; регуляторную — с помощью крови от желез внутренней секреции к органам и тканям доставляются гормоны и другие биологически активные вещества; защитную — в крови содержатся различные противомикробные и антитоксические вещества (лизоцим, пропердин, комплемент, интерферон). В ответ на поступление в организм возбудителей различных заболеваний в крови образуются антитела. Фаго-

цитарной способностью обладают лейкоциты, поглощающие и разрушающие микроорганизмы и инородные тела.

Распределение крови по органам не соответствует их относительной массе. Мало крови в белой мускулатуре, кишечнике, много в жабрах, сердце, темной мускулатуре (табл. 29).

Таблица 29. Распределение крови в теле форели, %

Ткань или орган	Относительная масса	Доля всей крови	Содержание крови в данной ткани или органе
Белая мускулатура	66	16	0,7
Темная мускулатура	1	6	18
Кровеносная система, почки	3	60	60
Сердце	0,2	2	30
Жабры	3,9	7,5	57
Кишечник и желудок	5,1	2,3	1,4
Печень	1,4	4	14,1
Селезенка	0,3	1,4	14,1
Остальные ткани	19,1	0,9	—

Вся имеющаяся в организме кровь делится на две части: циркулирующую кровь, протекающую по сосудам и выполняющую различные функции, и депонированную кровь, исключенную из кругооборота. Эта кровь находится в капиллярах печени и селезенки. Она поступает в общий кровоток при мышечной работе, повышении температуры тела, при стрессовых состояниях, кровопотерях, недостатке кислорода в воде.

#### § 42. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА И СЕРДЦЕ

Центральным органом кровообращения у рыб является сердце. Сосуды, идущие к сердцу, называются венами, а сосуды, идущие от сердца, — артериями (рис. 62). Самая крупная артерия называется аортой. У рыб имеется брюшная аорта, несущая кровь от сердца к жабрам, и спинная аорта, несущая кровь от жабр к остальным органам тела. Сердце рыбы представляет собой состоящий из нескольких камер перистальтический насос, который всасывает венозную кровь и нагнетает ее в артериальную систему. Переходом между сердцем и артериальной системой является артериальный конус у хрящевых или артериальная луковица у костистых рыб. Переходом между венозной системой и сердцем является венозный синус. Артериальный конус, или луковица аорты, переходит в артериальный ствол, являющийся начальной частью брюшной аорты. Затем кровь идет в жабры по парным приносящим жаберным артериям. В жабрах они распадаются на более мелкие сосуды и затем на капилляры, которые, собираясь, образуют выносящие жаберные артерии. У костистых рыб в каждой жаберной дуге

имеется одна приносящая и одна выносящая жаберная артерия, у хрящевых и двоякодышащих — одна приносящая и две выносящие. Выносящие жаберные артерии, сливаясь образуют два корня аорты. Последние, соединяясь спереди и сзади, формируют головной круг, от которого спереди отходят артерии, питающие голову, — сонные артерии, а сзади — спинная аорта. Мышцу сердца питает собственный сосуд, являющийся ответвлением выносящих сосудов.

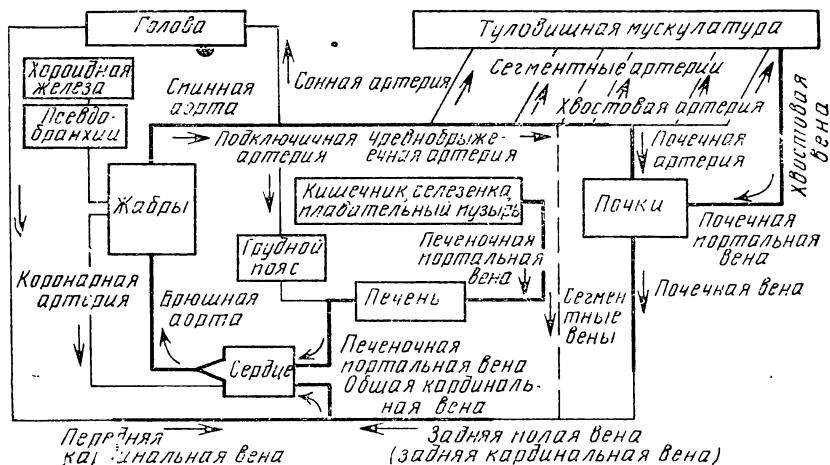


Рис. 62. Схема кровеносной системы костистой рыбы

Спинная аорта проходит под позвоночником и дает веточки к различным органам и к мускулатуре туловища и плавников: подключичную, питающую грудные плавники; брыжеечную — к желудку и кишечнику, печени, почкам, половым органам; подвздошную — к брюшным плавникам. В хвостовой части спинная аорта переходит в хвостовую артерию. В дальнейшем артерии разветвляются до капилляров, которые, проходя через соответствующие органы, собираются в вены.

Парные передние кардинальные вены собирают кровь от головы, задние кардинальные вены собирают венозную кровь от туловища. Вены (рис. 63), отходящие от желудочно-кишечного тракта, плавательного пузыря, селезенки, образуют воротную вену печени, которая в печени распадается на венозные капилляры; из последних формируются печеночные вены. Брюшные вены собирают кровь от брюшной стенки. Передние и задние кардинальные, брюшные, печеночные вены впадают в кювьеровы протоки, последние несут кровь в венозный синус, который сообщается с предсердием. У черноморской собачки венозного синуса нет, кювьеровы протоки впадают прямо в предсердие.

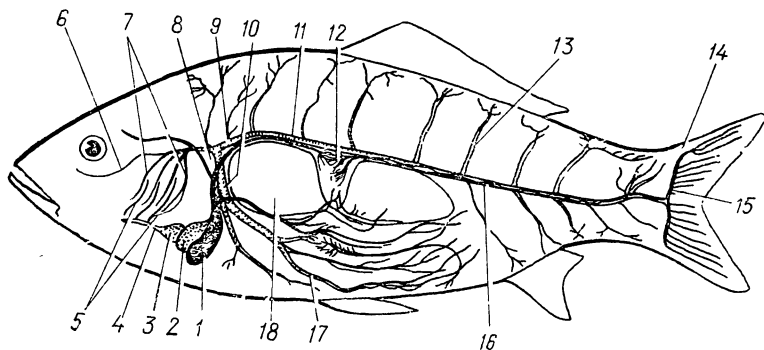


Рис. 63. Кровеносная система карпа:

1 — венозный синус; 2 — предсердие; 3 — желудочек; 4 — брюшная аорта; 5 — приносящие жаберные артерии; 6 — мандибулярная артерия; 7 — выносящие жаберные артерии; 8 — подключичная артерия; 9 — задняя кардинальная вена; 10 — чревная артерия; 11 — спинная аорта; 12 — печеночная воротная вена; 13 — сегментарная артерия; 14 — хвостовая артерия; 15 — вена хвостового плавника; 16 — хвостовая вена; 17 — кишечная артерия; 18 — плавательный пузырь

У рыб один круг кровообращения. Кровь проходит через две системы капилляров: жаберную, в которой происходит аэрация крови и очищение ее от метаболитов, и систему капилляров в снабжаемых кровью органах, где она осуществляет свои питательные, дыхательные, регуляторные функции.

Сердце у рыб имеет относительно небольшие размеры. Оно, как правило, меньше 1% массы тела: у карпа в среднем 0,11%, у пеламиды и тунцов 0,3%, однако имеются исключения — у летучей рыбы до 2,5%, у акул 0,6—2,2%. Несмотря на относительно малые размеры, сердце выполняет работу по продвижению крови через две, а местами и через три капиллярные сети. В этом сердце помогает ряд вспомогательных механизмов. У хрящевых рыб перикардиальная сумка жесткая, поэтому при сокращении сердца в полости перикарда образуется отрицательное давление, что способствует засасыванию крови в сердце из венозного синуса. На изменение давления в полости перикарда также влияет движение дыхательной мускулатуры. Продвижению крови по венам по направлению к сердцу способствует и сокращение мышц туловища. У рыб общее количество крови меньше, чем у млекопитающих, и, следовательно, тратится меньше усилий для ее продвижения. Кроме того, рыбы находятся в горизонтальном положении, поэтому кровь не должна подниматься на большую высоту.

Сердце рыб (рис. 64) состоит из четырех отделов: венозного синуса или пазухи, где собирается венозная кровь; предсердия; желудочка и луковицы аорты у костистых или артериального конуса у хрящевых, двоякодышащих и осетровых рыб. Артериальный конус акул является производным желудочка, стенка его снабжена поперечнополосатой мускулатурой,

Поэтому он способен к самостоятельным сокращениям. Луковица аорты костистых является расширением аорты, она не имеет поперечнополосатых волокон, поэтому этот отдел не обладает способностью к самостоятельным сокращениям. Стенка луковицы эластична, внутренняя ее поверхность имеет губчатое строение, благодаря чему смягчаются пульсовые удары и достигается равномерный ток крови. Стенка сердца состоит из трех слоев: внутреннего — эндокарда, среднего — миокарда и наружного — эпикарда.

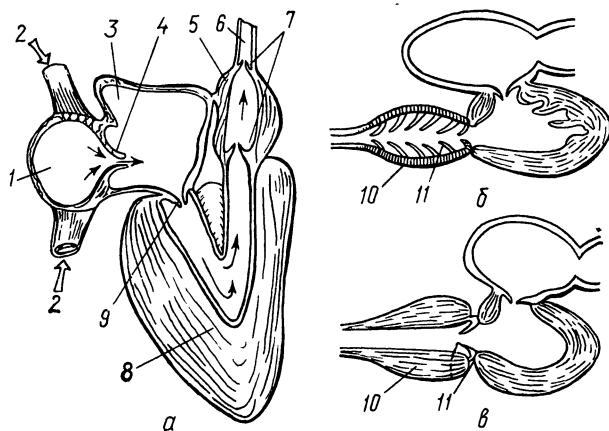


Рис. 64. Сердце рыбы:

*а* — треска; *б* — акула; *в* — форель; 1 — венозный синус; 2 — впадение юкверовых протоков; 3 — предсердие, или атриум; 4 — синусный канал; 5 — артериальный конус; 6 — аорта; 7 — полулунные каналы; 8 — желудочек, или вентрикул; 9 — атриоventрикулярный клапан; 10 — луковица аорты; 11 — клапаны луковицы аорты

Эндокард представлен соединительной тканью, которая содержит коллаген, эластические и гладкомышечные волокна. Здесь проходят сосуды и нервы. Изнутри он покрыт клетками эндотелия. Миокард представлен поперечнополосатыми мышечными клетками — миоцитами. С внутренней поверхности сердца мышечный слой образует своеобразные перекладки — трабекулы, покрытые эндокардом. Эпикард состоит из соединительной ткани, он плотно прилегает к миокарду.

Снаружи сердце покрыто соединительнотканной оболочкой — перикардом. У миног, хрящевых и двоякодышащих рыб перикард представлен упругой хрящевой тканью. Между перикардом и эпикардом образуется щель — полость перикарда, здесь содержится небольшое количество серозной жидкости, которая уменьшает трение во время работы сердца. У миксин, селяхий, химер и осетровых полость перикарда сообщается 1—2 каналами с полостью тела. Между отделами сердца имеются клапаны. У костистых рыб и поперечноротых между желудочком и луковицей два полулунных клапана, у рыбы-луны — 5,

у амии — 4, у многопера — 6, у хрящевых рыб может быть несколько рядов этих клапанов, у двоякодышащих рыб они отсутствуют. Клапаны направляют течение крови в одну сторону и предотвращают движение ее в другую.

Сердечной мышце присущи возбудимость, сократимость, проводимость и автоматизм. Возбудимость сердечной мышцы значительно ниже, чем скелетной. Мышцы сердца имеют большую абсолютную рефрактерную фазу, т. е. период невозбудимости после раздражения велик. Так, для сердца угря он составляет 0,15 с, тогда как для икроножной мышцы лягушки всего 0,0025 с. Сердечная мышца невозбудима в период сокращения (систола) и в ходе расслабления (диастола), поэтому сердце неспособно к тетаническим сокращениям. В ответ на раздражение сердечная мышца сокращается. Если раздражение подпороговое, сердце не отвечает сокращением, если раздражение выше некоторого порога, то ответная реакция будет максимальной. Это обусловлено тем, что мышечные клетки сердца соединены между собой вставочными дисками и работают согласованно.

Автоматизм сердца выражается в способности к ритмическим сокращениям при извлечении из организма. Это происходит благодаря наличию специальных центров автоматизма, представленных нервными клетками, расположенными в самом сердце. Эти центры также называют водителями ритма, или пейсмейкерами. По расположению центров автоматизма можно выделить три группы рыб. У угрей имеются синусный, в ушковом канале и атриовентрикулярный центры автоматизма. У хрящевых рыб автоматические центры расположены в венозном синусе, на атриовентрикулярной перегородке, и еще существует дополнительный центр в артериальном конусе. У всех костистых рыб, кроме угрей, автоматические центры расположены в ушковом канале и в атриовентрикулярной перегородке. Автоматизм сердца рыб имеет миогенное происхождение. Пейсмейкером сердца млекопитающих является синусный узел, у рыб он не имеет строгой локализации. У эмбрионов рыб сердце начинает сокращаться раньше, чем в него врастают нервные клетки. У эмбриона катрана сердцебиения начинаются при длине тела 5 мм, а нервные ганглии образуются при длине тела 13 мм.

Ушковый канал — это мостик ткани, проходящий от венозного синуса по стенке предсердия к желудочку. Он гомологичен пучку Гиса у высших животных. Гистологически он представляет собой мышечную ткань, выполняющую проводящую функцию. Автоматические узлы и ушковый канал относятся к проводящей системе сердца. Автоматизм присущ атипической (проводящей) мускулатуре сердца. Клетки проводящей системы могут генерировать импульсы. Это связано с тем, что в их мембране в период диастолы самопроизвольно понижается мембранный потенциал. При падении его до 20—30 мВ возникает распространяющееся возбуждение. Падение потенциала продолжается до отрицательных значений, затем потенциал быстро возрастает и возникает ток действия (90—100 мВ), который способен вызвать деполяризацию соседних участков ткани, генерирующих вследствие этого распространяющийся импульс.

Ритмичная работа сердца обеспечивает периодическое изгнание крови в артериальную систему. Сокращение (систола) и расслабление (диастола) сердца составляют сердечный цикл, включающий систолу предсердия, систолу желудочка и общую паузу. Сердечный цикл начинается с систолы предсердия, во время которой кровь переходит из предсердия в желудочек. Затем наступают диастола предсердия и систола желудочка, состоящая из нескольких фаз. Когда кровь переходит из предсердия в желудочек, давление в желудочке повышается, что приводит к закрытию атриовентрикулярных клапанов. Полу-

лунные клапаны при этом закрыты еще потому, что давление в желудочке все еще ниже, чем в аорте. Желудочек в это время представляет собой закрытую камеру. Мышца желудочка сокращается, тонус ее возрастает, а длина мышцы не меняется, так как кровь практически несжимаема. Такое сокращение, при котором растет тонус мышцы, а длина ее не меняется, называется изометрическим. Эта фаза называется фазой изометрического сокращения. При этом возрастает давление в полости желудочка, оно становится выше, чем в луковиче аорты (или артериальном конусе у хрящевых рыб), открываются полулунные клапаны, кровь устремляется в луковичу аорты (или артериальный конус) и далее в аорту. Затем происходит сокращение артериального конуса, последовательное открытие его клапанов и переход крови в аорту.

У костистых рыб луковича аорты не сокращается и кровь течет в результате разницы давления крови в луковиче и аорте. Вслед за тем начинается расслабление желудочка. Полулунные клапаны закрываются, так как давление крови в аорте выше, чем в желудочке. Стенка желудочка начинает расслабляться, тонус мышцы падает, длина ее не меняется — наступает фаза изометрического расслабления. Падает давление крови в желудочке. Открываются атриовентрикулярные клапаны, так как давление в предсердии стало выше, чем в желудочке, а во время диастолы предсердия из венозного синуса в предсердие поступала кровь — это фаза быстрого наполнения. Сердечный цикл заканчивается фазой медленного наполнения желудочка. Без вскрытия сердечный толчок можно наблюдать лишь у немногих рыб, у которых сердце расположено близко к поверхности, к ним относятся угри, скаты, а также эмбрионы рыб. Число сердцебиений можно подсчитать при вскрытии брюшной стенки, но при этом рыба травмируется, и могут быть получены неверные результаты. Лучшим методом является электрокардиография, при помощи которой не только можно узнать о частоте сердцебиений, но и получить представление о работе сердца в целом. Частота сердцебиений у рыб может быть равна числу дыхательных движений. Частота сердцебиения у рыб в покое зависит от температуры окружающей среды. При очень высокой температуре воды сердце начинает биться неритмично, а затем и вообще останавливается, при низкой температуре также наблюдается аритмия сердцебиений.

Работу сердца характеризуют частота сердцебиений и ударный объем — количество крови, выбрасываемой за систолу. Иногда определяют минутный объем сердца — количество крови, выбрасываемой сердцем за минуту. Для того чтобы определить минутный объем сердца, необходимо ударный объем умножить на частоту сердцебиений. Харт измерял объем крови в желудочках четырех видов рыб во время систолы и диастолы, разделяя отделы сердца лигатурами. Емкость сердца составила

от 4,48 до 11 г/кг массы тела. Подобные данные были получены другими авторами на акулах. У большинства хрящевых рыб минутный объем сердца составил приблизительно 23 мл/кг, у костистых — от 5 до 100 мл/кг, чаще всего — 15—30 мл/кг.

Кровь течет по сосудам благодаря разнице давлений в начальной и конечной частях кровеносной системы. Кровяное давление — это сила, с которой кровь давит на внутреннюю поверхность сосудов. Непрерывность кровотока обусловлена давлением упругих стенок сосудов на кровь. Артериальное давление изменяется соответственно систоле и диастоле сердца. Вслед за систолой желудочка артериальное давление будет наибольшим — это максимальное, или систолическое, давление. В период диастолы кровяное давление будет наименьшим — это диастолическое, или минимальное, давление. Разница между величинами систолического и диастолического давлений называется пульсовым давлением (рис. 65). Данные об артериальном давлении у различных рыб довольно разноречивы. Например, по одним данным у трески в брюшной аорте оно равно 30 мм рт. ст., у лосося — 82/50 мм рт. ст. По другим данным, у лосося в брюшной аорте давление равно 47/12 мм рт. ст. Артериальное давление у форели, скатов и некоторых других рыб находится в пределах 30—70 мм рт. ст. Такая разноречивость в полученных результатах, по-видимому, связана с размерами исследуемых рыб.

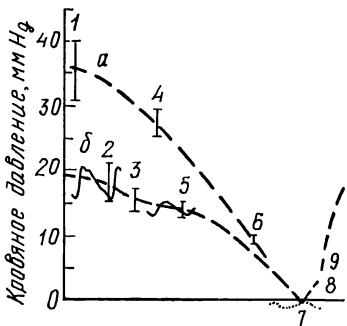


Рис. 65. Давление крови у рыб: а — форель; б — акула; 1 — брюшная аорта; 2 — понижающие жаберные артерии; 3 — выносящие жаберные артерии; 4 — спинная аорта; 5 — чревная артерия; 6 — подкишечная вена; 7 — венозный синус; 8 — предсердие; 9 — желудочек

Отмечено, что артериальное давление у хрящевых рыб ниже, чем у костистых. Давление в сосудистой системе миксин очень низко (20—30 мм рт. ст.) и поддерживается оно работой жаберных и добавочных сердец. Заметное падение давления крови на 15—50% происходит в жабрах благодаря большому сопротивлению току крови в жаберных капиллярах. В начале венозной системы давление крови значительно падает, так как кровь к этому времени прошла по сосудам тела и миновала две капиллярные сети (жаберную и системную), где сопротивление току крови особенно велико. Длина капилляра составляет 0,2—4 мм, диаметр — 7 мкм. Стенка капилляра состоит из одного слоя клеток эпителия. Здесь в капиллярной системе происходит обмен газов и питательных веществ между кровью и тканевой жидкостью. Стенка капилляра может сокращаться, и просвет капилляра запусеивается. Если ткань находится в покое,

представляет 0,2—4 мм, диаметр — 7 мкм. Стенка капилляра состоит из одного слоя клеток эпителия. Здесь в капиллярной системе происходит обмен газов и питательных веществ между кровью и тканевой жидкостью. Стенка капилляра может сокращаться, и просвет капилляра запусеивается. Если ткань находится в покое,

то большинство капилляров закрыто. Чем выше обмен ткани, тем большее количество капилляров открыто.

Кровообращение характеризуется не только давлением крови, но и скоростью кровотока, от которой зависит время кругооборота крови, т. е. время, в течение которого кровь выходит из сердца, проходит через жабры, сосуды тела и вновь возвращается в сердце. Общее время кругооборота у рыб составляет около 2 мин (у человека 26 с), через жабры у угря кровь проходит за 6—7 с (у человека по малому кругу — за 2—3 с). Тело рыбы способно нагнетать перфузат подобно насосу, если его вручную волнообразно изгибать, имитируя плавательные движения. Это происходит потому, что в заглазовой области отходящие от спинной аорты артерии имеют клапаны, так же как и сосуды, впадающие в хвостовую вену. Кроме того, сама хвостовая вена упакована в гемальный канал позвоночника и мускулы, сдавливая все вены, кроме хвостовой, гонят кровь к сердцу.

Деятельность кровеносной системы имеет нервную и гормональную регуляцию, которая может иметь различную степень развития. У миксин сердце вообще не имеет нервной регуляции, не отвечает на стимуляцию блуждающего нерва и нечувствительно к ацетилхолину. Сердце миног иннервируется блуждающим нервом, при раздражении последнего или при воздействии ацетилхолином происходит ускорение сердцебиения. Есть предположение, что парасимпатическая нервная система зародилась как система, возбуждающая деятельность сердца. Установлено, что сердце рыб имеет только парасимпатическую иннервацию (блуждающий нерв). Существует предположение, что блуждающий нерв в зависимости от силы раздражения может оказывать на сердце как тормозящее, так и возбуждающее действие. Слабое раздражение вагуса возбуждает, а сильное тормозит деятельность сердца.

Кардио-кардиальные рефлексy, возникающие при раздражении венозного синуса и предсердия, выражаются у рыб в небольшом увеличении частоты сердцебиений при увеличении венозного притока к сердцу. В данном случае наблюдается прямой эффект от раздражения волокон пейсмекера (водителя ритма). По-видимому, рефлексогенная зона «входа» сердца рыб имеет ограниченное значение для регуляции работы сердца по сравнению с рефлексогенной зоной «выхода» сердца.

Важную роль в регуляции сердечной деятельности играет рефлексогенная зона жабр. Жабры являются органом, в первую очередь и постоянно получающим кровь от сердца. Выключение жаберных рецепторов, высокая ваготомия (перерезка блуждающего нерва) и перерезка IX пары нервов ведут к прекращению кровообращения, остановке дыхания и гибели животного. Раздражение перерезанных жаберных нервов способствует восстановлению кровообращения. Центральная нервная система рыб получает информацию о деятельности сердца не от рецепторов самого сердца, как это происходит у высших животных, а от барорецепторов жаберных сосудов, которые регулярно посылают в мозг информацию о систоле сердца.

Таким образом, у рыб наибольшее значение получает барорефлекторный механизм регуляции работы сердца. Это закономерно, так как у рыб имеется один круг кровообращения с двумя последовательно расположенными капиллярными сетями. При слабом раздражении активизируется относительно небольшое количество барорецепторов. Слабое давление в сосуде сигнализирует о недостаточном поступлении крови в брюшную аорту. Приспособительным ответом на это являются учащение сердечной деятельности и переброска крови из венозной части в артериальную. Высокое давление крови в сосудах, т. е. переполнение ею жаберных сосудов, вызывает торможение работы сердца и временное прекращение поступления в них крови. Повышение давления в жаберных сосудах влияет на движение жаберных крышек (дыхание). При этом могут происходить учащение и замедление, увеличение и уменьшение амплитуды дыхательных движений.

Кроме нервной регуляции работы сердца имеется еще и гуморальная регуляция. Различные вещества, поступающие в кровь, а затем с кровью в сердце, могут по-разному влиять на его работу. Адреналин — гормон, вырабатываемый мозговым веществом надпочечников, действует на сердце возбуждающе — он усиливает и учащает сердечные сокращения. При усиленной мышечной работе и при стрессовых состояниях количество адреналина, выделяемое надпочечниками, увеличивается, резко усиливается работа сердца и животное в состоянии совершить непосильную для него в обычном состоянии работу. Ионы кальция усиливают и учащают сокращения сердца, а ионы калия замедляют и ослабляют их.

#### § 43. ЛИМФАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Тканевая жидкость постоянно пополняется за счет фильтрации жидкой части крови сквозь стенки капилляров. Часть этой жидкости снова попадает в русло кровеносной системы через стенки капилляров в результате понижения давления в венах. Однако значительная часть этой жидкости отводится в русло кровеносной системы по особой системе сосудов — лимфатическим сосудам. Лимфа бесцветна, так как в ней нет эритроцитов. Солевой состав ее сходен с составом плазмы. В отличие от плазмы в лимфе гораздо меньше белка, так как поры капилляров плохо пропускают высокомолекулярные соединения. Лимфа вливается в кровь в области передних кардинальных вен, куда подходят грудные лимфатические протоки, главный лимфатический ствол головы и боковые стволы, тянущиеся вдоль боковой линии. У некоторых рыб обнаружены особые пульсирующие образования — лимфатические сердца. Хвостовое лимфатическое сердце угря даже имеет двойную иннервацию. Лимфатическая система имеет не только дренажную, но и транспортную функцию. Часть веществ, усвоенных в кишечнике, минуя воротную систему печени, транспортируется лимфой прямо к местам депонирования, например к жировикам брыжейки.

#### § 44. КЛЕТКИ КРОВИ

Кровь — это жидкая ткань. Ее клетки не соединены друг с другом. Подавляющая часть клеток крови — это красные кровяные шарики, или эритроциты. Если кровь находится в спокойном состоянии, эритроциты оседают на дно сосуда. Скорость

оседания эритроцитов (СОЭ) имеет диагностическое значение. В норме у рыб СОЭ равно 2—10 мм/ч. У самцов СОЭ несколько меньше, чем у самок. Повышение СОЭ указывает на наличие воспалительного процесса в организме. Скорость оседания зависит от того, с какой скоростью эритроциты агглютинируют (склеиваются) друг с другом, от различий в величине электрических зарядов эритроцитов и белков плазмы, от различий удельных весов эритроцитов и плазмы. Для определения общего объема кровяных клеток (гематокрита) кровь подвергается центрифугированию. Объем осевших клеток (гематокрит) различается у разных видов рыб (табл. 30). Считается, что низкий уровень гематокрита говорит о неудовлетворительном состоянии рыбы.

Таблица 30. Содержание клеточных элементов (гематокрит) и гемоглобина в крови некоторых видов рыб, %

Вид рыбы	Показатель гематокрита	Содержание гемоглобина
Змеёголов	до 70	—
Сельдь-элевайф	до 66	—
Тунцы	50—60	15—18
Радужная форель	36—46	8—11
Карп	20—40	3—10
Белокровка	0	0

Среди клеток крови рыб различают три основных типа — эритроциты, лейкоциты и тромбоциты (рис. 66). У подавляющего числа видов рыб количество эритроцитов в тысячи раз превышает общее количество других клеточных элементов крови.

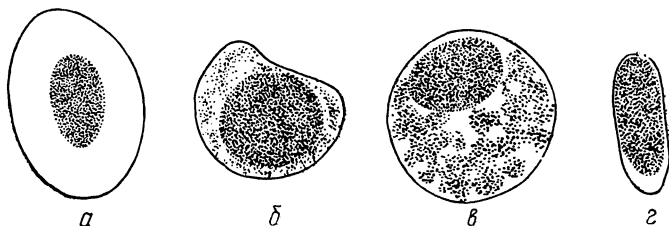


Рис. 66. Клетки крови рыб:

*а* — эритроциты; *б* — лимфоциты; *в* — базофилы; *г* — тромбоциты

После центрифугирования крови или отстаивания она расслаивается: верхний ее слой — прозрачная межклеточная жидкость — плазма; нижняя часть — осадок, состоит в основном из эритроцитов. Лейкоциты и тромбоциты лежат на поверхности осадка в виде тонкой белесой пленки.

Состав клеток крови и его изменения при воздействии различных факторов и при заболеваниях достаточно хорошо изуче-

ны у человека и у некоторых сельскохозяйственных животных. Морфология крови рыб изучена значительно хуже, это особенно касается белых клеток крови. Затруднения в изучении крови рыб вызывает то обстоятельство, что у разных рыб в связи с приспособлением к различным условиям среды имеются сильно выраженные различия в морфологии клеток крови, а также и тот факт, что в периферической крови у рыб в отличие от высших позвоночных содержится много молодых форм клеток. Возможно, все клетки белой и красной крови, за исключением некоторых форм моноцитов, происходят от единого родоначальника — гемоцитобласта.

**Эритроциты.** Происходя от гемоцитобластов, эритроциты при созревании проходят следующие стадии: эритробласт; пронормобласт; нормобласт базофильный; нормобласт полихроматофильный; нормобласт оксифильный; зрелый эритроцит. У взрослых рыб форма эритроцитов эллиптическая, у молодежи — округлая. Эритроциты рыб содержат ядра, имеющие овальную форму. Располагается ядро в центре клетки. Цитоплазма зрелых эритроцитов гомогенна. Благодаря наличию ядер эритроциты рыб обладают более высоким уровнем собственного обмена, чем эритроциты млекопитающих, время их жизни в норме весьма длительно — может превышать год. Размеры эритроцитов рыб в основном больше, чем у высших позвоночных. У хрящевых рыб эритроциты крупнее, чем у костистых (табл. 31).

Таблица 31. Размеры эритроцитов и их число у разных видов рыб

Вид рыбы	Размеры эритроцитов, мкм	Число эритроцитов, млн /мм <sup>3</sup>
Скат	27×20	0,23
Форель радужная	14×8	1,92
Стерлядь	13,6×10	1,41
Карп	12×8,8	1,06—1,52
Ставрида	9,8×7,6	5,90

Количество эритроцитов в 1 мкл крови колеблется у различных видов. У пресноводных рыб количество эритроцитов меньше, чем у морских. Например, у пелагиды количество эритроцитов может достигать 4 млн./мкл. У основных промысловых пресноводных рыб количество эритроцитов в среднем равно 1—2 млн./мкл. У рыб отмечаются значительные колебания количества эритроцитов и концентрации гемоглобина в зависимости от систематического положения, возраста, пола, подвижности, состояния организма, экологии вида, сезона, физико-химических факторов среды и др. Во время эмбрионального и личиночного периодов жизни эритроцитов в крови очень мало. У карпов, например, имеется два пика в содержании эритроцитов:

первый связан с интенсивным ростом; второй — с наступлением половой зрелости.

У многих видов рыб количество эритроцитов у самцов выше, чем у самок. Это связано с повышенным обменом веществ у самцов. В период половой активности и нереста количество эритроцитов уменьшается, а затем снова увеличивается. Количество эритроцитов меняется в зависимости от времени суток, сезона года. Обычно эритроцитов больше в утренние часы, когда рыба питается, и меньше — в дневное время. Во время зимовки количество эритроцитов уменьшается (в связи с голоданием), но есть сообщения о зимнем увеличении числа эритроцитов.

При пониженном содержании кислорода в воде количество эритроцитов увеличивается за счет выхода их из «депо». Увеличение солености воды и различные ее загрязнения ведут к увеличению количества эритроцитов. У карася наблюдалось увеличение эритроцитов с 1 до 2 млн. под влиянием загрязнения воды медью и аммиаком. При слабой концентрации в воде токсичных веществ количество эритроцитов в крови не изменяется. При высокой и средней концентрации токсических веществ происходит истощение рыбы и содержание эритроцитов и гемоглобина сначала увеличивается, а затем уменьшается. Такая реакция крови на различные загрязняющие вещества объясняется тем, что сначала развивается адаптация к воздействию токсиканта, затем защитные силы организма истощаются и рыба гибнет. При поражении рыб паразитами количество эритроцитов обычно уменьшается.

Имеется группа антарктических рыб, в крови которых эритроцитов очень мало или даже совершенно не имеется. Нет эритроцитов в крови личинок угрей и некоторых сельдевых.

**Лейкоциты.** Это белые кровяные тельца, основная их функция фагоцитарная. Количество лейкоцитов у рыб колеблется от десятков до сотен тысяч в 1 мкл. Количество их у рыб колеблется в больших пределах и зависит от возраста, пола, стадии половой зрелости, упитанности, заболеваний, сезона года, температуры среды. Количество лейкоцитов может резко меняться в пределах одного вида, даже у одной рыбы в разные периоды жизни.

Вид рыбы	Содержание лейкоцитов, тыс. шт./мм <sup>3</sup>	Вид рыбы	Содержание лейкоцитов, тыс. шт./мм <sup>3</sup>
Судак	21—31	Линь	52
Лещ	24—77	Карп 0+	49—81
Радужная форель	25	Карп 1+	81—159
Окунь	40	Карп 2+	31—122

В сосудистом русле наряду со зрелыми клетками содержатся и молодые формы лейкоцитов. Лейкоциты различаются по величине, форме и строению ядер, по количеству цитоплазмы и наличию зернистости в ней, по способности окрашиваться кислыми и основными красителями.

Наиболее соответствует современным взглядам классификация форменных элементов крови рыб Н. Т. Ивановой, основанная на окрашиваемости ядер и цитоплазмы с учетом цитогенеза клеток. Согласно этой классификации выделены агранулоциты (лимфоциты и моноциты) и гранулоциты (нейтрофилы, псевдобазофилы и псевдоэозинофилы). Все клетки происходят из гемоцитобласта: лимфоциты — через стадии лимфобласта и пролимфоцита; моноциты — через стадии монобласта и промоноцита; сегментоядерные гранулоциты — через стадии миелобласта, промиелоцита, миелоцита, метамиелоцита, палочкоядерных клеток. Миелоидные клетки различаются между собой по структуре и форме ядра. У миелоцитов оно округлое, рыхлое красно-фиолетового цвета, занимает около трети клетки, у метамиелоцитов ядро более плотное, эксцентрично расположенное, слегка вытянутое или округлое. Палочкоядерные клетки имеют продолговатое ядро, сегментоядерные — расщепленное обычно на две доли.

Преобладающими клетками белой крови рыб являются лимфоциты, которые составляют до 95% всех лейкоцитов. Лимфоциты — это клетки небольших размеров, имеющие крупные темно-фиолетового цвета (при окраске азур-эозином) ядра и небольшой ободок светло-голубой цитоплазмы, выступающей в виде псевдоподий.

Наиболее крупными клетками являются моноциты (12—20 мкм), обладающие большими овальными, бобовидными ядрами и дымчатой голубоватой цитоплазмой, в которой находятся вакуоли и азурофильная зернистость.

Гранулоциты рыб по морфологии и качественному составу имеют существенные различия. Наиболее часто среди зернистых клеток встречаются нейтрофилы (9—12 мкм), в цитоплазме которых содержатся мелкие, почти бесцветные зерна. Строение ядра нейтрофилов различно. Например, у таких рыб, как рыбец, шемая, сом, серебряный карась, различающихся по эколого-биологическим особенностям, нейтрофилы имеют расщепленные многолопастные ядра. У донской сельди, сазана, леща, линя нейтрофилы имеют слаборасщепленные и нерасщепленные округлые ядра.

Эозинофилы представлены клетками с плотным овальным или круглым ядром. Цитоплазма заполнена крупными, плотнолежащими гранулами слабо-розового цвета. У псевдоэозинофилов в цитоплазме видны мелкие игольчатые и округлые гранулы малинового цвета. Цитоплазма базофилов содержит крупные равных размеров гранулы красно-фиолетового цвета, цитоплазма псевдобазофилов содержит разнородную интенсивную красно-фиолетовую почти черную зернистость. В крови таких рыб, как судак, ерш, камбалы, бычки, содержатся только незернистые формы лейкоцитов.

Изменения лейкоцитарной формулы рыб наблюдаются при различных изменениях внутренней и внешней среды. Так, у судака, леща и куринолососа во время нереста количество лимфоцитов снижается и возрастает количество моноцитов и полиморфноядерных клеток. У самок севрюг в посленерестовый период, при переходе рыб на усиленное питание, отмечается повышение количества эозинофилов. У рыб при воздействии различных факторов наблюдается увеличение количества гранулоцитов, например при усилении питания, повышении температуры, двигательной активности, раздражении электрическим током, токсинами растительного, животного (паразиты) и промышленного происхождения и др.

**Тромбоциты.** Это клетки, участвующие в свертывании крови. У рыб они отличаются большим непостоянством форм, размеров и количества. Они могут располагаться одиночно и скоплениями. Форма этих клеток может быть округлой и веретенообразной.

Форменные элементы крови постоянно разрушаются, и на смену им в кроветворной ткани возникают другие клетки. У рыб костного мозга нет, и в кроветворении участвуют различные органы: жаберный аппарат, слизистая кишечника, сердце, эндотелий сосудов, эндокард. Но наиболее активно кроветворение происходит в лимфоидных органах, почках, селезенке. Лимфоидный орган представлен ретикулярной тканью, расположенной в виде парного образования под крышей черепа у хрящевых рыб. У костистых рыб также отмечено наличие таких органов, прилегающих к затылочной части черепа и заполняющих углубления между позвонками, но крышей черепа эти образования не защищены.

#### § 45. БЕЛКИ ПЛАЗМЫ КРОВИ

Главными белками крови являются фибриноген, альбумины и глобулины. Фибриноген участвует в свертывании крови. При удалении его из плазмы в виде нерастворимого фибрина остается сыворотка крови. Основные белки сыворотки крови — альбумины и глобулины — играют важную роль в поддержании коллоидно-осмотического давления крови, регулирующего содержание воды в плазме. Они придают вязкость плазме, имеющую значение для сохранения артериального давления. Белки крови могут служить источником аминокислот для синтеза белков других тканей, особенно в период голодания и созревания половых продуктов у рыб. С их помощью переносятся к тканям такие вещества, как липиды, некоторые гормоны, катионы и анионы. Фракция глобулинов богата антителами, которые обуславливают иммунитет. Гемоглобин эритроцитов и белки плазмы служат буферными веществами, поддерживающими кислотно-щелочное равновесие. Соотношение альбуминов (во-

дорастворимых белков) и глобулинов (белков, растворимых в солевых растворах) в крови рыб (А/Г) ниже, чем у млекопитающих: у карпа 0,16—0,3; у угря 0,3; у акул 0,4; у форели 0,6—0,9.

Общее содержание белка в плазме крови рыб колеблется в широких пределах (0,5—10,4%). Нормой для карпа и форели при выращивании являются показатели, близкие к 3%. При голодании, например, во время зимовки, а также при заболеваниях содержание белка понижается. Показатели ниже 2,5% считаются неблагоприятными. Очень высокое содержание белка в плазме крови наблюдается при подготовке к нересту. У производителей лососей во время нерестового хода содержание белка в плазме может превышать 10%. В это время идет усиленный транспорт вещества в гонады. Во время нереста наступает истощение организма и уровень белка падает ниже 3%.

В крови содержится множество ферментов — фосфатазы, дегидрогеназы, трансминазы, что указывает на прохождение в плазме крови многих реакций обмена углеводов, жиров, азотистых веществ.

Свертывание крови является биологически важной защитной функцией белков крови. Механизм свертывания крови объясняет ферментативная теория А. Шмидта. В основе свертывания крови лежат три взаимосвязанные фазы: образование тромбопластина; образование тромбина; образование фибрина.

Тромбопластин (тромбокиназа) обладает ферментативным действием. При разрушении тромбоцитов образуется плазменный тромбопластин, а при разрушении тканей образуется тканевый тромбопластин, у рыб он содержится также в кожной слизи. Он действует на протромбин (белок, содержащийся в плазме крови), который переходит в активную форму — тромбин. Эта реакция идет в присутствии солей кальция.

Тромбин действует на фибриноген, который переходит из растворимой формы в нерастворимую — фибрин.

Фибрин выпадает в виде сгустка тонких нитей, в котором запутаны форменные элементы и немного плазмы крови. Этот тромб закупоривает сосуд. Через несколько часов после ранения сгусток уплотняется, нити фибрина укорачиваются и сближают края раны.

У рыб кровь свертывается очень быстро, особенно в летнее время, в течение нескольких секунд. Быстрота свертывания крови у рыб имеет важное значение.

Помимо свертывающей системы в крови содержится система ферментов, препятствующих свертыванию крови. Противосвертывающая система включает гепарин и гепариноподобные вещества, которые синтезируются печенью, а также фибринолизин и его активаторы. Гепарин и гепариноподобные вещества являются антикоагулянтами. Они препятствуют действию тромбина на фибриноген и благодаря этому тормозят образование фибрина. Фибринолизин способствует распаду части фибриногена плазмы и фибрина в сгустках крови. Противосвертывающая и свертывающая системы находятся в определенном равновесии.

Активная реакция крови обусловлена концентрацией в ней водородных ( $H^+$ ) и гидроксильных ( $OH^-$ ) ионов. Кровь рыб в норме имеет слабо-щелочную реакцию (7,5—7,6). Изменение рН крови значительно меньше, чем изменение рН во внешней среде. Устойчивость активной реакции крови объясняется буферными свойствами эритроцитов и плазмы. Буферные свойства характерны для растворов, содержащих слабую, т. е. мало-диссоциирующую.

кислоту и ее соль, образованную сильным основанием. Если в эту среду прибавить кислоту или щелочь, то не происходит большого сдвига рН.

В крови содержится несколько буферных систем. Бикарбонатная буферная система составляет 7—9% буферной способности крови. Кислоты, образующиеся в результате обменных процессов, нейтрализуются катионами бикарбонатов. При этом образуется угольная кислота, которая распадается на воду и углекислый газ, последний выделяется через жабры. Если в кровь поступают щелочи, то углекислый газ связывается в бикарбонат. Таким образом, не происходит резких колебаний рН. Фосфатная буферная система имеет меньшее значение. Важнейшую роль играет белковая система, которая связывает более  $\frac{3}{4}$  углекислоты. Белки, являясь амфолитами, могут выступать как катионы, или как анионы (отщепляя водородные или гидроксильные ионы), или как недиссоциированные молекулы. Важное значение имеет гемоглобин, связывающий большое количество катионов. Так как в крови имеется определенное и довольно постоянное отношение между кислыми и щелочными эквивалентами, говорят о кислотно-щелочном равновесии крови.

Щелочной резерв крови (резервная щелочность) представлена щелочными солями. У рыб щелочной резерв равен 5—25 см<sup>3</sup> СО<sub>2</sub> на 100 см<sup>3</sup> крови. Это меньше, чем у человека.

В крови обитателей полярных водоемов содержатся специфические гликопротеиды, играющие роль антифризов — веществ, препятствующих замерзанию крови. Морская вода в результате высокой солености замерзает не при 0°C, а при более низких температурах — около минус 2,3°C. Кровь морских костистых рыб, имеющая температуру замерзания 0,7—0,9°C, должна при такой температуре превратиться в лед. Однако в зимнее время в крови нототенисовых, тресковых и других холодноводных рыб образуются антифризы, позволяющие им существовать в таких необычных условиях при отрицательной температуре тела.

#### § 46. НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСМОТИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ ВЕЩЕСТВА

Осмотическое давление раствора пропорционально числу находящихся в нем молекул и ионов. Несмотря на большое весовое количество белка в крови, он не может создать необходимого осмотического давления. Основную роль здесь играют вещества с низкой молекулярной массой. У костистых рыб осмотическую концентрацию порядка 300 мО · см/л создают в основном ионы натрия и хлора (табл. 32). У акулосых рыб приблизительно половину высокого осмотического давления (порядка 1000 мО см/л) создает присутствие высоких концентраций мочевины и окиси триметиламина (ТМАО). Кроме того, в крови содержится некоторое количество аминокислот и азотистых метаболитов, находящихся в пути к местам переработки и экскреции. Некоторую непостоянную осмотическую нагрузку имеют глюкоза крови и продукты ее анаэробной и аэробной деградации — лактат (молочная кислота) и пируват (пировиноградная кислота). Содержание сахара и лактата повышается при недостатке кислорода, например при манипуляциях с рыбой, вынутой из воды (табл. 33).

Сильное повышение содержания лактата в крови наблюдается при длительном содержании рыбы в тесной емкости перед взятием крови. Если рыбу анестезировать, то повышения содержания лактата не наблюдается. Нормой является повыше-

Таблица 32. Концентрация осмотически активных веществ в плазме разных видов рыб, мМ/л

Вид рыбы	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Mg	Ca <sup>+</sup>	NI <sub>2</sub> <sup>+</sup>	Cl <sup>-</sup>	II <sub>2</sub> CO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	CO <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub> <sup>3+</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2+</sup>	Моче-вина	Сумма веществ
Карп	130	2,9	1,2	2,1	—	125	10	10	0,4	—	—	231
Сиг	141	3,8	1,7	0,7	0,33	117	11	11	1,8	2,3	0,4	292
Чавыча (пресная вода)	161	0,3	1,2	2,7	—	114	4,1	(4)	4,0	0,5	10,3	300
Чавыча (морская вода)	160	1,3	1,0	2,3	—	137	4,7	(5)	4,7	0,3	7,5	320
Зеленуха (морская вода)	180	5,0	1,5	3,0	—	147	10	(10)	1,3	0,5	0,1	359
Акула (морская вода)	279	7	3	3	—	256	15	(15)	1,0	4	405*	930
Морская вода	564	12	64	12	—	659	1,4	0,0	0,0	34	0,0	1000

\* В том числе 85 мМ/л ТМАО.

Таблица 33. Содержание сахара и лактата в крови карпа

Условия содержания рыбы	Сахар	Лактат	Условия содержания рыбы	Сахар	Лактат
Норма	30—37	4—7	Беспокойство	20—30	150
Голодание	17—25	4—12	Зимовка	57—230	—
Недостаток O <sub>2</sub>	103—108	90	После кормления	110 ± 20	—

ное содержание глюкозы в крови карпов во время зимовки. При длительном голодании количество сахара в крови понижается, в течение нескольких часов после кормления наблюдается повышение концентрации сахара.

#### § 47. ИММУНИТЕТ

Иммунитетом называется устойчивость организма к действию болезнетворных микробов и вирусов. Иммунитет осуществляется посредством фагоцитоза (клеточного поглощения) и лизиса (разрушения) чужеродных элементов, а также посредством гуморальной деятельности — синтеза особых белков — иммуноглобулинов, способствующих нейтрализации болезнетворных начал. Различается врожденный и приобретенный иммунитет. Факторы врожденного иммунитета не обладают видовой специфичностью и присутствуют в крови и тканях постоянно. Приобретенные факторы иммунитета образуются в организме в ответ на проникновение в тело чужеродных белков и веществ полисахаридной природы.

В крови организма имеются вещества, обуславливающие защиту от чужеродных клеток без предварительной сенсibilиза-

ции. Это факторы врожденного иммунитета — лизоцим, пропердин и комплемент. Количество этих веществ в крови определяется их титром — максимальным разбавлением крови, при котором их губительное действие на бактерии еще обнаруживается.

Лизоцим — это фермент, действующий на покровные структуры клеток. Кроме крови он локализуется в пищеварительных органах рыб. Его активность связывают с общей активностью хитиназы. Лизоцим крови, по-видимому, разрушает уже фагоцитированные частицы. Количество этого фермента в крови различно. Среди осетровых лизоцим не обнаружен у белуги, но найден у 60% осетров и 100% севрюг. При наличии лизоцима у осетровых его титр оказывается довольно низким (1:20). Еще ниже титр лизоцима у мирных карповых рыб (от 1:6 до 1:12), причем он обнаружен у 30—40% карпов и карасей. У хищных пресноводных рыб (судак, окунь, щука, сом) он обнаруживается у всех рыб. Весьма высок его титр у судака (от 1:320 до 1:1280), у окуня и щуки он ниже (от 1:20 до 1:80), еще ниже у сома (от 1:10 до 1:40). Активность лизоцима достигает максимума осенью.

Частота обнаружения в сыворотке крови рыб пропердина различна. Довольно редко он определяется у хищных окуневых (судак, окунь — 8—16%), чаще у карповых, осетровых и тресковых рыб 20—50%. Количество проперлина определяется в пределах 1—4 ед./мл, что сопоставимо с его содержанием у человека.

Комплементом — дополнительным компонентом фагоцитоза — является система белков, которая способствует таким реакциям, как лизис, хемотаксис фагоцитов, агглютинация бактериальных клеток, фагоцитоз. Комплемент необходим для лизиса грамположительных бактерий и эритроцитов. Он разрушает участки клеточных мембран. Активное действие комплемента наблюдается, когда его титр достигает 1:64. Комплемент одних видов рыб способен действовать в крови близких видов. Например, комплемент форели действует с фагоцитами лосося. Активность комплемента у рыб максимальна осенью и минимальна зимой. Содержание комплемента падает в посленерестовый период, особенно у самок. Резкие колебания содержания комплемента могут наблюдаться при смене среды обитания, например при возвращении осетровых из моря в реку активность может резко возрастать.

Фагоцитоз осуществляется как белыми кровяными клетками — прежде всего моноцитами, так и клетками ретикулоэндотелиальной системы в почках, селезенке, тимусе, печени, лимфоидном органе, стенках кишечника. Лейкоциты свободно плавают в крови, но могут выходить из кровяного русла в межклеточную среду тканей. Фагоцитирующие клетки ретикулоэндотелиальной системы могут быть как неподвижными, фиксиро-

ванными, так и подвижными, активно движущимися к очагу заражения. Чужеродные частицы, не имеющие некоторого биохимического «пароля», активно захватываются фагоцитами, вытягивающими к ним щупальца (псевдоподии), или прилипают к их поверхности, а затем втягиваются внутрь фагоцитов. Нейтрофилы до своей гибели поглощают 5—25 бактерий, моноциты — до 100 бактерий.

Бактерии также могут быть более или менее устойчивыми к воздействию фагоцитов. Одни погибают и растворяются, другие продолжают размножаться внутри фагоцитов, образуя особые устойчивые формы. Исход борьбы определяется устойчивостью (вирулентностью) микроорганизмов, с одной стороны, и мощностью и подготовленностью фагоцитов — с другой. При встрече лимфоцитов с инородными клетками они начинают превращаться в функционально активные фагоциты — макрофаги, например моноциты. Лимфоциты, к которым прилипли бактерии, увеличиваются в несколько десятков раз в основном за счет роста протоплазмы. Часть фагоцитов размножается в передней части почек, в селезенке, печени, образуя скопление клеток, «помнящих» признаки инфекций и вырабатывающих против них антитела — специфические высокомолекулярные химические соединения.

Вырабатываемый иммунитет весьма специфичен благодаря синтезу специальных антител, вызывающих агглютинацию (склеивание) и лизис (растворение) только клеток определенного вида. Антигены обычно имеют белковую природу. Фагоциты, содержащие в себе бактерии, накапливаются в иммунокомпетентных и кроветворных органах. Там они синтезируют антитела, которые распространяются по телу током крови. Лимфатических узлов у рыб в отличие от других позвоночных нет. Например, у миксин очаги кроветворения находятся в специфической ткани кишечника — аналог селезенки. Кроме того, в области хорды имеются очаги генерации лимфоидных клеток. Кроветворные клетки у миксин имеются в передней почке (пронефросе). У миног кроветворение происходит в спиральной складке кишечника (аналог селезенки) и в жаберной зоне. У акул кроветворный лимфоидный орган находится в черепе и в селезенке. У осетровых селезенка как орган кроветворения хорошо развита, имеет красную и белую пульпу. Кроме того, кроветворные очаги у них имеются и в области сердца. У костистых рыб в качестве кроветворных органов работают селезенка и передняя часть почек — пронефрос. Антитела, вызывающие склеивание эритроцитов или бактерий, называются агглютинами. Специфические антитела, находящиеся на поверхности эритроцитов, обуславливают наличие групп крови. Проблема переливания крови у рыб может возникнуть только в специальных экспериментах, однако группы крови рыб могут служить для распознавания различных локальных стад рыб одного вида.

Антитела образуются при введении в организм как чужеродных клеток, так и чужеродного белка. Заметный титр антител появляется через несколько суток после иммунизации. Титр растет и через 2—6 недель достигает максимума, а затем постепенно понижается. Первая иммунизация обычно вызывает слабое и недолгое повышение титра антител. Повторная иммунизация вызывает более сильный и более длительный иммунитет (рис. 67). Большое количество антигена вызывает более сильное антителообразование. Иммунный ответ рыб на введение антигенов ускоряется с повышением температуры. Ослабленный организм хуже вырабатывает антитела — дольше и в меньшем количестве (рис. 68).

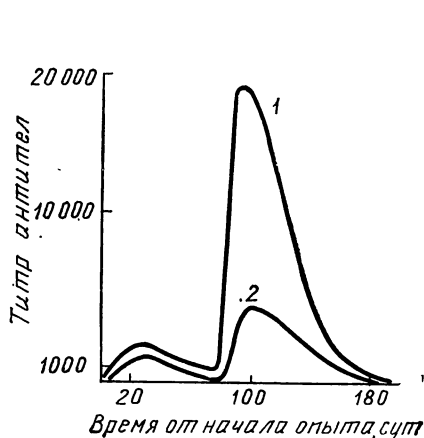


Рис. 67. Динамика титра антител при повторной иммунизации панцирной щуки бычьим альбумином в дозах 0,05 (1), 50 (2) мг/мл

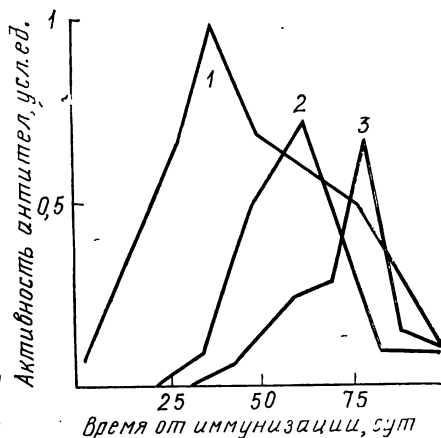


Рис. 68. Различия в образовании антител у мальков карпа при бактериальном заражении:

1 — контроль; 2, 3 — ослабление образования антител различными дозами радиации

В лабораторных условиях можно создавать сыворотки против опасных заболеваний рыб, например, таких, как вибриоз лососевых. Инъекция такой сыворотки излечивает рыбу. Однако инъецировать всех рыб внутримышечно в хозяйстве трудно, поэтому там более приемлем метод купания рыб в растворах сывороток и скармливания антигенных препаратов или инъецирования вынутой из воды рыбы струйками сыворотки под высоким давлением.

## Глава IX. ОСМОРЕГУЛЯЦИЯ И ВЫДЕЛЕНИЕ

Принципиальное отличие рыб от наземных животных — постоянный контакт их внутренней водной среды с внешней водной средой. Это делает особенно значимыми в жизни рыб яв-

ления диффузии растворенных в воде веществ и самой воды сквозь тканевые барьеры. С одной стороны, это облегчает рыбам выведение из организма азотистых метаболитов, с другой стороны, заставляет организм рыбы постоянно поддерживать осмотический и солевой гомеостаз. Ни у одного вида рыб химический состав крови не соответствует составу растворенных веществ в окружающей их воде. Поэтому почти всегда существует градиент диффузии, по крайней мере, для некоторых веществ. Кроме того, рыба обладает огромной, легкопроницаемой жаберной поверхностью, и неорганические соли, хотя и медленнее, чем вода или кислород, могут проходить сквозь жаберный эпителий.

Условия внешней среды, в которых обитают рыбы, очень разнообразны. Например, некоторые виды тилапий выдерживают соленость до 70‰. В то же время диапазон осмотических концентраций организма рыб значительно уже. Осмотическое давление крови пресноводных рыб эквивалентно воде соленостью 6—7‰, у морских костистых рыб — 7—8‰, у акул — до 36‰. Разные виды рыб обладают различной устойчивостью к изменениям солености. Некоторые рыбы, например фундулюс, тилапия, колюшка, форель Кларка, несколько раз в год могут перемещаться из пресной воды в морскую, другие рыбы с трудом переносят малейшие изменения солености. Рыбы из рода морских чертей погибают при нарушении осморегуляции даже в среде с привычной соленостью.

Кожа рыб, как правило, труднопроницаема для воды и солей. Кожа угрей пропускает всего 15 мл воды на 1 кг массы тела в час. Значительно более проницаема кожа миноги. У нее 1 см<sup>2</sup> кожи пропускает 1 см<sup>3</sup> воды в течение 91 сут, у угря этот процесс должен длиться пять лет. Основной приток осмотической воды происходит в жабрах. Уменьшение дыхательной поверхности жабр и кровотока через жабры — один из путей осморегуляции. Если организм рыбы, стремясь ликвидировать кислородную недостаточность, увеличивает дыхательную поверхность и кровоток через жаберные лепесточки, осмотический градиент в жабрах также увеличивается, и это требует усиления осморегуляторной работы организма. Если мальков лосося для взвешивания вынимают из воды более чем на 1 мин, то за несколько часов, во время которых они в пресной воде оправляются от временного удушья, масса их увеличивается на 15%. Это происходит за счет воды, проникающей в их тело из окружающей среды. Обводнение тканей происходит у карповых рыб во время перевозки в живорыбных вагонах и автомобилях. Особенно велико обводнение в случае удушья.

Многие пресноводные рыбы переносят значительное осолонение воды. В солоноватых водах Балтийского, Каспийского и Азовского морей водятся типичные пресноводные рыбы, размножение которых происходит только в пресной воде, — сазан,

судак, лещ. Для целой категории рыб смена среды обитания является нормой и даже необходимостью. Это проходные рыбы — осетровые, лососевые, угри и др. Многие морские рыбы способны переносить значительное опреснение. При адаптации рыб к изменяющемуся осмотическому давлению среды большое значение имеют гормоны. Одни из них выборочно меняют кровоток в органах, другие меняют проницаемость клеточных оболочек, третьи меняют направление транспорта ионов в клетках и тканях. Обводнению, т. е. задержанию воды в организме, способствует гормон роста. Задержке в организме натрия способствует гипофизарный гормон пролактин. На водосолевой обмен оказывает влияние гормоны нейрогипофиза: антидиуретический гормон — уменьшающий мочеотделение; гормоны из класса вазотоцинов — вызывающие сужение сосудов; гормоны урофиза. Из-за различий осмотических концентраций между кровью и водой возникает гидростатическое давление главным образом в жабрах и ротовой полости.

Осмотические процессы различно протекают у морских и пресноводных рыб (рис. 69). Пресноводные костистые рыбы находятся в среде, гипотоничной по отношению к жидкостям их организма, естественные процессы направлены на обводне-

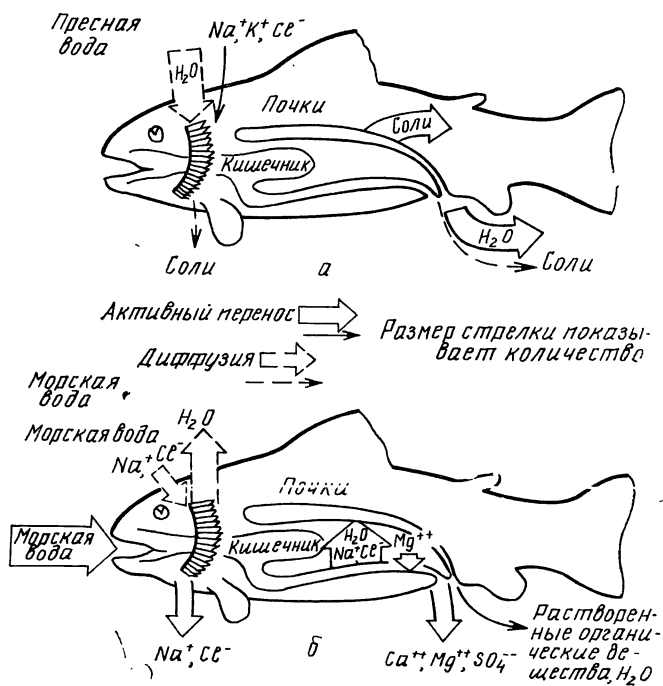


Рис. 69. Схема обмена воды и солей у рыб:  
 а — пресноводные; б — морские

ние организма и его обессоливание. Поэтому работа органов осморегуляции этих рыб направлена на удержание в организме солей и удаление из него избытка воды. Важная роль в этих процессах принадлежит почкам. Почки пресноводных рыб хорошо развиты и выделяют много мочи. Ее количество в сутки составляет приблизительно 100—400 мл на 1 кг массы. Вместе с водой через почки выделяется некоторое количество электролитов, несмотря на то что в процессе прохождения мочи через почечные каналцы значительная часть их реабсорбируется, в особенности ионы  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ . Через почки выделяется основное количество двухвалентных ионов. В результате этого моча гипертонична по отношению к среде и гипотонична по отношению к крови. Из данных табл. 34 видно, что осмолярность мочи пресноводных рыб по сравнению с ультрафильтратом плазмы падает в 14 раз, мочи выделяется почти столько же, сколько жидкости поступает в почки. Очень похожая картина имеет место у эвригалинных костистых рыб в пресной воде.

Т а б л и ц а 34. Характеристика работы почек различных видов рыб

Группа рыб	Ультрафильтрат плазмы (первичная моча)		Моча	
	мл/(кг·ч)	МО см/л	мл/(кг·ч)	МО см/л
Морские акулловые	3,5	1000	1	800
Морские костистые с гломерулярными почками	0,5	450	0,3	410
Морские костистые с агломерулярными почками	0,4	450	0,4	400
Эвригалинные костистые в море	1,5	320	0,2	300
Эвригалинные костистые в пресной воде	4	270	3	50
Пресноводные костистые	4	280	3	20

Совершенно иная задача у осморегуляторной системы морских костистых рыб. Их тело постоянно обезвоживается в результате диффузии воды во внешнюю среду через жаберную поверхность. Для компенсации потерь воды им приходится пить морскую воду. С выпиваемой водой в организм поступает большой избыток натрия, хлора, магния, кальция, калия, сульфата. Возникает задача выведения из организма этих веществ. Почки морских костистых рыб выделяют в основном ионы двухвалентных катионов (магния, кальция) и анионов (сульфата, фосфата). Выведение воды из организма не требуется, наоборот, необходимо ее сохранение. Поэтому в организме морских костистых рыб образуется мало первичной мочи и еще меньше вторичной (см. табл. 34). Костистые рыбы, живущие в море, постоянно или временно выделяют в 10 раз меньше мочи, чем пресноводные костистые рыбы, — всего 5—10 мл/кг в сутки. Моча морских костистых рыб представляет собой в 2—3 раза ме-

нее концентрированный раствор солей, чем морская вода. Как ни странно, основные осмотики их внутренней среды — натрий и хлор — выводятся во внешнюю среду хлоридсекретирующими клетками жабр.

В совершенно особом положении находятся морские акулловые рыбы. Благодаря высокой концентрации в крови осмотически активных азотистых веществ — мочевины и триметиламинооксида — осмотическое давление их внутренней среды приблизительно такое же, как в морской воде, а нередко и выше. Поэтому им не приходится пить воду. В этом отношении они подобны пресноводным рыбам. Акулы выделяют мочи больше, чем морские рыбы, но меньше, чем пресноводные, — приблизительно 24 мл/кг в сутки. При этом их моча имеет довольно высокую осмотическую концентрацию (см. табл. 34), поскольку акулам приходится выводить из организма соли, диффундирующие через жаберную поверхность в их кровь. Следует подчеркнуть, что, хотя общая осмолярность плазмы акул выше, чем морской воды, концентрация солей в крови вдвое ниже, чем в морской воде. У акул кроме почек и жабр в осморегуляции принимает участие специфический орган — ректальная железа, выделяющая во внешнюю среду значительное количество натрия и хлора.

У миног в регуляции ионного состава внутренней среды принимает участие печень, через которую с желчью выделяется значительное количество экскретируемых двухвалентных ионов. Почки миног выводят огромное количество воды — до 2 л/кг в сутки.

Очень показательную серию экспериментов с невской миногой провел в 1982 г. Ю. В. Каневский. Он помещал миногу в стеклянную трубку так, что голова ее находилась в одном сосуде, а задняя часть в другом. В таком состоянии минога может оставаться живой неделями, что позволяет исследовать потребление воды, ионов, выделение мочи. Следует подчеркнуть, что опыты проводились с миногой, идущей на нерест, пищеварительный тракт у которой атрофирован, и воды она не пьет. Опытным было показано, что минога потребляет натрий из воды хлоридными клетками жабр и в ее организм через жабра проникает очень много воды.

Наиболее примитивным существом среди рыбообразных является миксина. Она приспособлена к обитанию в море таким образом, что осмотическое давление ее внутренней среды приблизительно такое же, как в морской воде, благодаря очень высокому содержанию солей. Почки ее принимают участие в регуляции содержания в плазме отдельных ионов. Наличие хлоридных клеток в жабрах миксин не обнаружено. Некоторое количество катионов миксины выделяют через слизевые железы кожи.

## § 48. СТРОЕНИЕ И РАБОТА ПОЧЕК

Работа почек как осморегуляторного органа заключается в следующем. Плазма крови, или целомическая (полостная) жидкость, нагнетается в почечные каналцы. Жидкость, поступающая в каналцы, называется первичной мочой или, если она отфильтровывается из кровеносных сосудов, — ультрафильтратом, поскольку ей приходится фильтроваться через поры очень малого размера. Из первичной мочи клетки эпителия каналцев извлекают нужные организму вещества, секретируют в нее ряд ненужных веществ и формируют мочу окончательного состава, или вторичную мочу. Моча собирается в парные мочеточники, которые, сливаясь, образуют уретру, выводящую мочу во внешнюю среду. Мочевой пузырь рыб негомологичен таковому высших позвоночных, а представляет собой расширение уретры.

У некоторых рыб, например у тюльки, мочевого пузыря вообще нет и моча вытекает по мере ее образования.

Поступление первичной мочи в почечные каналцы может происходить тремя способами. Наиболее примитивным устройством является нефростом — эпителиальная воронка, открытая в полость тела. Полостная жидкость загоняется через нее в почечные каналцы движением ресничек эпителиальных клеток. Функционирующие нефростомы имеются у эмбрионов, личинок и мальков рыб, а также у взрослых акул, некоторых осетровых и костистых рыб. Полостная жидкость у них является ультрафильтратом крови, в ней мало форменных элементов и высокомолекулярных веществ, однако нефростомы не могут создавать большого напора жидкости. Более эффективным, но более сложно устроенным фильтрующим элементом является мальпигиево тело, состоящее из боуменовой капсулы и гломерулы — клубочка кровеносных сосудов.

Боуменова капсула — это расширенная начальная часть почечного каналца, которая охватывает со всех сторон гломерулу. Из капилляров гломерулы во внутреннее пространство боуменовой капсулы идет фильтрация жидкой части крови с растворенными в ней веществами. Фильтрация происходит под действием кровяного давления. У некоторых морских рыб фильтрующие элементы почечных каналцев отсутствуют и моча образуется эпителиальными клетками в результате секреции самого почечного каналца например у рыбы-иглы, морского черта и некоторых других рыб.

Почечные каналцы представляют собой трубочки, образованные кубическим эпителием. Они могут иметь несколько функциональных, морфологически различных отделов. Сразу за боуменовой капсулой следует шейка, способная сужаться и расширяться, что способствует усилению или ослаблению фильтрации. Клетки шейки бывают снабжены ресничками, создающими дополнительный подпор жидкости в каналце. Шейка может иметь разветвление — одна ветвь начинается мальпигиевым телом, а другая — нефростомом. В каналце различают проксимальный (начальный), промежуточный и дистальный (конечный) отделы. Эпителициты каналцев снабжены на поверхности, обращенной в просвет каналца, щеточной каймой, как и кишечные клетки, что является признаком происходящих на их поверхности активных сорбционных и секреторных процессов.

Почки представляют собой массивные парные паренхиматозные органы со множеством одинаковых функциональных элементов — нефронов и кровеносных сосудов. Обилие крови в почках придает им характерный темно-красный цвет. Почки располагаются в полости тела под позвоночником по обе стороны спинной аорты (рис. 70). Они снабжаются специальной почечной артерией или ветвями сегментарных артериол. У гломерул — это сосуды, которые формируют приносящие артериолы, питают гломерулярные капилляры и сливаются в выносящие артериолы, они же затем образуют сеть синусов и перитубулярных капилляров (рис. 71). Обычно передняя часть почек содержит

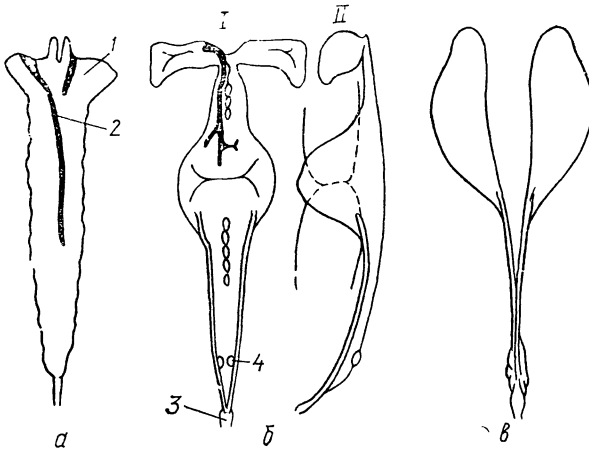


Рис. 70. Внешний вид почек рыб:

*а* — сельдь-колосир; *б* — карась: *I* — вид с брюшной стороны; *II* — вид сбоку; *в* — рыба-клоун; *1* — головная почка; *2* — задняя полая вена; *3* — мочеточки; *4* — тельца Станнуса

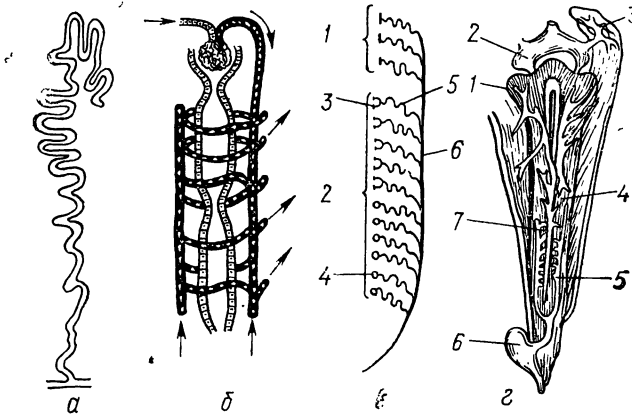


Рис. 71. Строение почек рыб:

*а* — бесклубочковый каналец агломерулярной почки; *б* — схема кровоснабжения гломерулярного нефрона; *в* — схема строения почки: *1* — головная почка; *2* — туловищная почка; *3* — нефростом; *4* — боуэновы капсулы; *5* — почечные канальцы; *6* — выводной проток; *г* — строение почки форелл: *1* — головная почка; *2* — передняя полая вена; *3* — подключичная вена; *4* — туловищная почка; *5* — мочеточки; *6* — мочевого пузыря; *7* — выносящие почечные вены

элементы пронефроса, не участвует в осморегуляции, а имеет отношение к кроветворению и иммунитету.

Внутреннее строение почек также весьма разнообразно в соответствии с различиями функций и своеобразием филогенетического развития. У миксин во взрослом состоянии имеется отдельно расположенный пронефрос. Его функция неясна, так как, хотя там и имеются фильтрующие элементы и канальцы, они не имеют прямого выхода к мочеточникам. Функционирующий мезонефрос, или туловищная почка, содержит 30—35 пар очень крупных

мальпигиевых телец. Боуеновы капсулы соединены с мочеточниками короткими шейками. Сорбционно-секретирующими свойствами обладают эпителициты самих мочеточников, которые имеют щеточную кайму и лизосомы в своей протоплазме. Скорость клубочковой фильтрации у миоксины небольшая — 4—10 мл/кг в сутки, несмотря на большую фильтрующую площадь. Это происходит по причине слабого кровяного давления — 3—9 мм рт. ст.

Почки миног имеют мало общего с почками миоксины и во многом подобны таковым пресноводных костистых рыб. Нефрон взрослой миноги состоит из мальпигиева тельца, снабженной ресничками шейки, проксимального сегмента, клетки которого обладают щеточной каймой, и извитого сегмента, не обладающего щеточной каймой. У ряда видов, включая ручьевую миногу, все гломерулы слиты в единое огромное сосудистое сплетение — гломус — длиной в несколько сантиметров и диаметром 0,25 мм. К гломусу примыкают капсулы нефронов. У миноги почки являются в основном органом, выводящим лишнюю воду. В мочу у миног идет не более 1% эндогенного аммиака. Большая часть азотистых метаболитов выделяется через жабры.

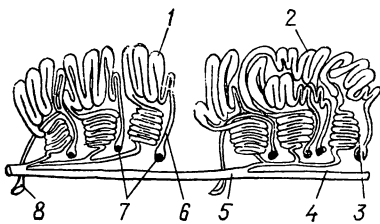


Рис. 72. Строение нефрона колючей акулы:

1 — первый проксимальный сегмент почечного канальца; 2 — второй проксимальный сегмент почечного канальца; 3 — дистальный сегмент; 4 — собирающий канал; 5 — мочеточник; 6 — шейка гломерулы; 7 — гломерула; 8 — нефростом

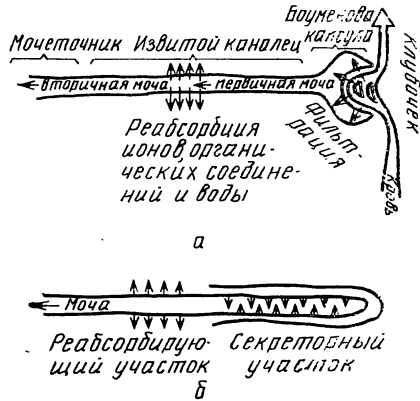


Рис. 73. Схема работы нефронов: а — гломерулярная почка; б — гломерулярная почка

Почки пластинчатожаберных представляют собой ремнеобразные тела, расположенные по бокам аорты в задней части тела. Передняя часть почек акул превращается у самок в придаток семенника, у самок не функционирует. Нефроны у акул длинные, кроме мальпигиевых телец они могут иметь нефростомы (рис. 72). Шейка нефрона длинная с ресничками, эпителий проксимального сегмента канальца снабжен щеточной каймой, богат митохондриями и лизосомами, дистальный сегмент толст, клетки его богаты митохондриями и лизосомами, но без щеточной каймы. Почки акул способны к образованию большого количества первичной мочи. При стрессе диурез (выделение мочи) может уменьшаться или даже совсем прекращаться в отличие от морских костистых рыб, у которых при стрессе диурез усиливается.

Регуляция интенсивности диуреза может происходить в результате изменения кровоснабжения гломерул и изменения просвета шейки под действием гормонов. В почечных канальцах реабсорбируется (всасывается) из просвета канальцев обратно в кровь 70—85% воды (рис. 73). Реабсорбция воды коррелирует с реабсорбцией мочевины. Мочевина реабсорбируется активно, а вода всасывается пассивно, по законам диффузии, в силу уменьшения общей концентрации осмотиков в первичной моче.

Регуляция реабсорбции натрия, калия, кальция и хлора происходит от-дельно. Натрий и хлор обычно реабсорбируются в эквивалентных количест-

вах. Секрция эпителием почечных канальцев ионов магния, сульфата и фосфата в 10 раз больше, чем их фильтрация из крови и полостной жидкости. Секретируется также креатинин — продукт деградации мышечного креатинфосфата. В канальцах реабсорбируется 90—95% мочевины и 96—98% окиси триметиламина, однако часть этих веществ все-таки выводится с мочой.

У различных систематических и экологических групп костистых рыб можно обнаружить все градации развития почек — от высшего совершенства до крайней вторичной деградации различных элементов.

У карпа и многих других пресноводных рыб почечные клубочки довольно слабо развиты, но их эпителиальный барьер, отделяющий кровь от боуменовоу полости, очень тонок и легкопроницаем для воды и небольших молекул и ионов (рис. 74). Шейка канальца тонка и узка. Проксимальный и дистальный сегменты имеют типичное строение: первый имеет щеточную кайму, у второго развитие каймы слабое, клетки обоих богаты митохондриями, т. е. способны к энергичным противогradientным секреторным и сорбционным

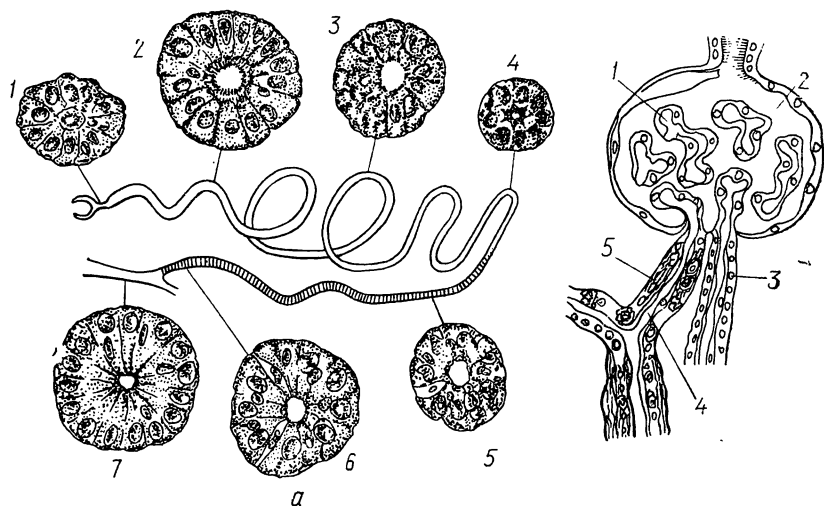


Рис. 74. Тонкое строение нефрона:

*а* — разрез почечного канальца карася; 1 — шейка; 2, 3 — 1-й и 2-й дистальные сегменты; 4 — переходный сегмент; 5, 6 — дистальный сегмент; 7 — собирательный канал; *б* — гломерула угря: 1 — капилляры гломерулы; 2 — боуменово пространство; 3 — приносящая артериола; 4 — выносящая артериола; 5 — кровяные клетки

процессам. Оба снабжены лизосомами для переваривания захваченных из просвета сосуда макромолекул. Промежуточный сегмент снабжен подвижными ресничками. Дистальный сегмент сложен из высоких столбчатых клеток и снабжен гладкой мускулатурой. В мочеточниках обнаруживается много бокаловидных слизевых клеток. Эти клетки у самок колюшки во время нерестового периода выделяют особое клейкое вещество, используемое рыбой при постройке гнезда.

#### § 49. ЖАБРЫ КАК ОРГАН ОСМОРЕГУЛЯЦИИ И ЭКСКРЕЦИИ

В жаберном эпителии миног, акул и костистых рыб имеются особые клетки, очень богатые митохондриями т. е. способные к энергоемким процессам. В 1932 г. Кейс и Вильмер предположили, что эти клетки могут иметь отношение к сорбции из окружающей среды и секрции в окружающую среду хлоридов.

В дальнейшем это было многократно подтверждено. Эти так называемые хлоридные клетки имеют специфическую, ямчатую структуру поверхности со свойствами ионообменника, их внутренняя структура состоит из специальной «лабиринтовой» субстанции со множеством каналов, способных к проведению белков-переносчиков. Изменение направления транспорта ионов у эвригалинных рыб происходит под действием гормонов гипофиза и урофиза.

У пресноводных рыб и у эвригалинных и проходных рыб в пресной воде хлоридные клетки извлекают натрий из пресной воды, в которой он всегда содержится хотя бы в следовых количествах. Через жабры рыб проходит в сутки порядка 1 м<sup>3</sup> воды, где содержится до 100 г хлоридов. В соленой воде хлоридные клетки выводят лишний натрий из организма. Перестройка работы клеток требует некоторого времени. Угри, адаптированные к пресной воде, начинают усиленно секретировать натрий через 1—2 ч после помещения их в соленую воду. При работе на полную мощность хлоридные клетки угря способны вывести за час 1/3 натрия, содержащегося в организме.

Разные виды отличаются различной адаптационной способностью. У карпа, карася, морского окуня, тунца эта способность ограничена — они довольно стеногалинны. У лососевых эта способность развивается в онтогенезе, они становятся способными перейти в морскую воду по достижении так называемой покатной стадии. Эта стадия характеризуется посеребрением покрова и исчезновением придонной пятнистой окраски. Мальки горбуши способны адаптироваться к морской воде вскоре после рассасывания желточного мешка при массе тела в несколько сот миллиграммов. Мальки кеты способны к скату по достижении массы в несколько граммов. Молодь семги становится способной к переходу в морскую воду по достижении массы в 20 г и более. Другие лососевые (чавыча, кижуч, сима, нерка) занимают промежуточное положение.

Жабры являются основным органом экскреции из организма аммиака, но не мочевины. Например, у бычка-рогатки во время прохождения крови через жабры содержание аммиака уменьшается втрое, а содержание мочевины заметно не изменяется. Поэтому жабры являются главным местом экскретирования продуктов катаболизма белка у аммонотелических рыб (главным метаболитом белка у которых является аммиак): миног, миксин, пресноводных и морских костистых рыб. Экскретирующие в основном мочевины и окись триметиламина акулы, скаты, химеры и кистеперые используют для этого в основном почечную систему. Через жабры экскретируется большое количество растворимых в воде продуктов обезвреживания ксенобиотиков. Это связано с тем, что вся кровь постоянно проходит через жаберные капилляры, имеющие огромную площадь соприкосновения с окружающей средой.

## § 50. РЕКТАЛЬНАЯ ЖЕЛЕЗА АКУЛОВЫХ РЫБ

В заднем отделе кишечника акулы имеется специфический орган, функцией которого является экскреция лишних хлоридов. Он развивается как выпячивание задней кишки и располагается в полости тела над кишечником. Это так называемая ректальная железа. Она обильно снабжается кровеносными сосудами и имеет в своем составе много богатых митохондриями и микротрубочками клеток, подобных жаберным клеткам Кейса-Вильмера. Выделения ректальной железы акул содержат вдвое больше натрия и хлора, чем кровь, и почти совсем не содержат мочевины.

Ректальная железа, таким образом, является специализированным органом экскреции хлоридов. Нечто подобное — «древовидный орган» имеется у морских сомов.

## § 51. РОЛЬ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА В ОСМОРЕГУЛЯЦИИ

Пищеварительный тракт играет заметную роль в балансе воды и солей у рыб. Особенно большое значение кишечник имеет для морских костистых и миног. Они, как известно, пьют морскую воду для компенсации осмотических потерь влаги. Большинство морских рыб выпивает от 80 до 360 мл морской воды на 1 кг массы тела в сутки. Потребление некоторых рыб превышает их собственную массу (тиляпия, некоторые виды бленниид). При этом 60—80% этой воды всасывается в кишечнике. Вместе с водой всасываются почти полностью одновалентные ионы (натрий, калий, хлор) выпитой морской воды. В кишечнике остаются в свободном состоянии ионы магния и сульфата, а также нерастворимые карбонаты кальция и магния, которые задерживаются мукоидной выстилкой кишечной стенки. Через пищеварительный тракт морских и пресноводных рыб экскретируется значительное количество соединений кальция, магния и фосфора пищевого и эндогенного происхождения.

Усвоение воды в кишечнике морской рыбы происходит быстрее, чем у пресноводной рыбы, несмотря на то что у морской рыбы это всасывание происходит против осмотического градиента, создаваемого разностью концентраций между проглоченной морской водой и кровью. Это доказывает, что кишечное всасывание воды у морских рыб есть процесс активный, требующий затрат энергии.

Пресноводные рыбы теряют некоторое количество воды в процессе пищеварения, так как химус и экскременты, как правило, содержат больше влаги, чем пища, особенно сухие гранулированные корма.

## § 52. ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЙ ЭЛЕКТРОЛИТНЫЙ ГОМЕОСТАЗ

Плазма крови составляет только небольшую часть межклеточной и межтканевой жидкости организма рыбы, количество которой колеблется между 10 и 25% массы рыбы. Остальную часть тела (75—90%) составляют клетки. Электролитный состав клеток отличается от электролитного состава межклеточной жидкости. Более того, именно различия в электролитном составе внутриклеточной жидкости и межклеточной среды являются предпосылкой работы многих жизненно важных систем организма. Более высокая концентрация ионов натрия в межклеточной жидкости и более высокая концентрация калия в клетках обеспечивают электрический заряд клеточной мембраны, что делает ее способной к управлению посредством нервных и гормональных стимулов (табл. 35).

Таблица 35. Ионные концентрации в клетке и в интерстициальной жидкости мышечной ткани угря, кмоль/л

Структура мышечной ткани	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Cl <sup>-</sup>
Клетка	20	129	60
Плазма	140	2,3	100

Волна возбуждения, бегущая по аксону нервной клетки, есть не что иное, как местное изменение проницаемости внешней мембраны (оболочки), в результате которого ионы натрия устремляются внутрь клетки, а ионы калия выходят наружу по градиенту концентрации данного вещества — от большей концентрации к меньшей. Градиент концентраций очень велик, поэтому нервная клетка способна возбуждаться без компенсации сотни тысяч раз подряд, но затем могли бы наступить сравнимые концентрации и потеря функций. Однако в клеточных мембранах имеются специфические биохимические механизмы, называемые натриевыми насосами. Эти биохимические системы, используя энергию АТФ, перекачивают ионы натрия из клетки во внеклеточную жидкость в обмен на ионы калия. Натриевые насосы имеются во всех клетках вне зависимости от их специфической функции — нервных, мышечных, кишечных, эритроцитах и т. д. Приблизительно треть энергетических расходов организма в спокойном состоянии обусловлена поддержанием ионного гомеостаза клеток по отношению к межклеточной жидкости. Это больше, чем требуется пресноводной и морской рыбе для поддержания солевого гомеостаза на организменном уровне.

Ионные насосы и прочие мембранные устройства, перекачивающие вещества против градиента концентраций (от меньшей концентрации к большей), широко распространены в организме. Именно эти механизмы и обеспечивают борьбу организма с энтропией — уничтожением различий между организмом и средой, т. е. борьбу за жизнь со смертью. Насосы работают в хлоридных клетках жабр рыб, в почечных канальцах, в солевой ректальной железе акулы, в энтероцитах кишечника. Эти насосы качают глюкозу, аминокислоты, ионы натрия, калия, кальция, протоны и прочие субстанции. Такие насосы имеются не только в мембранах клеток но и мембранах клеточных органелл. Исследование мембранных насосов — одна из бурно развивающихся областей современной биологии.

Деятельность осморегуляторных механизмов у рыб находится под контролем гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы, аденогипофиза, урогипофиза, интерренальной ткани (гомолога коры надпочечников позвоночных), щитовидной железы, а также секреторной деятельности телец Станиуса. Изменение концентрации солей среды в период миграций рыб приводит к изменению функциональной активности эндокринных механизмов, что в свою очередь вызывает перестройку осморегуляторных систем.

Перестройку осморегуляторной системы можно стимулировать повышением осмотичности внутренней среды организма. Самое поразительное, что обязательно вводить в кровь неорганические хлориды. Организм откликается на введение больших доз органических осмотически активных веществ, например углеводов. По-видимому, внутренние рецепторы организма реагируют именно на изменение осмотического давления.

## Глава X. ЖЕЛЕЗЫ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

Если нервная система регулирует процессы, протекающие в организме, посредством кратковременных точно адресованных сигналов, то гуморальная система служит для длительной и генерализованной регуляции. Железы внутренней секреции (рис. 75) синтезируют гормоны (биологически активные вещества) и секретируют их в кровяное русло и другие биологические жидкости, где одни циркулируют вплоть до выведения из организма; другие доходят до своих мишеней, например пигментных клеток, гладких мышечных волокон, железистых тканей.

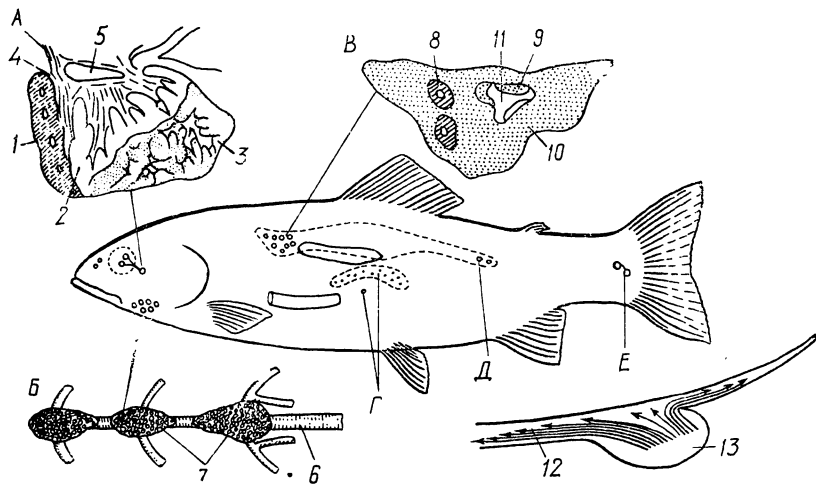


Рис. 75. Эндокринные железы лосося:

*A* — гипофиз; *B* — тиреоид; *B* — интерренальная ткань; *Г* — островковая ткань; *Д* — тельца Станнуса; *Е* — урофиз; *1* — передняя доля аденогипофиза; *2* — средняя часть аденогипофиза; *3* — мезоаденогипофиз; *4* — нейрогипофиз; *5* — полость гипофиза; *6* — брюшная аорта; *7* — гроздь фолликулов тиреоиды; *8* — интерренальная ткань; *9* — хромоаффинная ткань; *10* — лимфоидная ткань почки; *11* — вена; *12* — спинной мозг; *13* — урофиз

Природа гормонов различна, чаще всего это или пептиды, или белки, или липоиды на основе стероидного каркаса. Строго говоря, секреторную информацию поставляют все без исключения клетки организма. Во внутреннюю среду поступает часть медиаторов нервных синапсов. Углекислота, выделяемая всеми клетками в процессе жизнедеятельности, стимулирует деятель-

ность дыхательного центра мозга. Влияние на деятельность организма оказывают концентрации в крови сахара, молочной кислоты, аминокислот и других веществ. Исключительно важна роль гуморальной системы в адаптации рыб к изменениям внешней среды.

Сезонные циклы роста, размножения, миграций связаны с воздействием температуры, освещенности, динамики длины светового дня как непосредственно на железы внутренней секреции, так и через нервногуморальную иерархию. Например, весеннее увеличение освещенности и постепенное увеличение светового дня непосредственно влияют на активность светочувствительной шишковидной железы (эпифиза), которая приводит в действие целую цепь секреторных механизмов, в результате чего повышается общая активность рыб, начинаются преднерстовые изменения в строении половых желез, появляются специфические изменения поведения.

Обезвоживание организма или повышение осмотического давления внутренней среды при переходе проходных рыб из пресной воды в соленую приводит к существенной перестройке ряда осморегуляторных систем организма через приведение в действие нескольких желез внутренней секреции.

#### § 53. ЭНДОКРИННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Большую роль в организме рыбы играют нейросекреторные отделы промежуточного мозга — эпифиз, гипофиз и гипоталамус.

Эпифиз, или пинеальный орган, состоит из заполненных коллоидом клеток — пинеоцитов, пронизанных множеством сосудистых и нервных стволов. Эпифиз у миног представляет собой рудиментарный теменной глаз, в котором имеются фоторецепторные клетки, сетчатка и линза. Подобное же строение имеет у миног парапинеальный орган. У селяхий и костистых рыб эпифиз обычно хорошо развит, в нем найдены клетки, напоминающие клетки сетчатки. У некоторых рыб эпифиз реагирует на свет и участвует в регуляции окраски. Для эпифиза костистых рыб характерна незаконченность трансформации из чувствительного и фоточувствительного органа в эндокринную железу. Функции эпифиза связываются с осуществлением циркадных (суточных) ритмов деятельности организма. Кроме того, он определенно имеет отношение к сезонной перестройке обмена веществ. Сигналом к такой перестройке являются весеннее увеличение и осеннее уменьшение длины светового дня.

Искусственное изменение годовой светодинамики может повлиять на половой цикл — ускорить или оттянуть созревание. При пинеалэктомии нарушаются процессы синхронизации светодинамики и созревания гонад. Обнаружено влияние эпифиза на рост, а также на состояние пигментных клеток. В эпифизе

Обнаружены гормоны серотонин, мелатонин и адреногломерулотропин. Это низкомолекулярные, легко проникающие сквозь мембраны вещества, производные аминокислоты триптофана. Серотонин вызывает сужение мелких артериол, что ведет к повышению кровяного давления. Он же, кроме того, служит медиатором в некоторых синапсах. Возможно, поэтому он усиливает моторику кишечника. Адреногломерулотропин вызывает секрецию кортикоидов, например альдостерона, вызывающего почечную секрецию. Мелатонин, по-видимому, является главным посредником, через который эпифиз оказывает влияние на рост организма. Он тормозит развитие половых желез, а также вызывает контракцию меланофоров и побледнение кожи.

Гипофиз и гипоталамус рассматривают как единую диэнцефало-гипофизарную систему промежуточного мозга. Клетки гипоталамуса секретируют антидиуретический гормон, уменьшающий выделение мочи, и окситоцин, влияющий у рыб на водосолевой обмен. Кроме того, в гипоталамусе секретируются так называемые релизинг-факторы, оказывающие влияние на гормонообразующие клетки лежащего непосредственно под ним гипофиза. Гипоталамус, таким образом, является инициатором гормональной деятельности. Релизинг-факторы по химической природе являются низкомолекулярными пептидами. Некоторые из них удалось синтезировать. Одно из этих веществ является мощным стимулятором овуляции. В дозе всего 10 мкг оно вызывает выведение в кровяное русло гипофизарных гонадотропинов.

Гипофиз на основании его морфологии (рис. 76) и гистологии делит на два отдела: нейрогипофиз, являющийся производным промежуточного мозга (он развивается как выпячивание дна III желудочка), и аденогипофиз, имеющий эктодермальное происхождение. Аденогипофиз синтезирует и выделяет в кровь следующие основные гормоны: гормон роста, или соматотропный гормон (СТГ), тиреотропный гормон (ТТГ), адренкортикотропный гормон (АКТГ), фолликулостимулирующий гормон (ФСГ), лютеинизирующий гормон (ЛГ), пролактин, или лютеотропный гормон (ЛТГ), меланоцитостимулирующий гормон (МСГ).

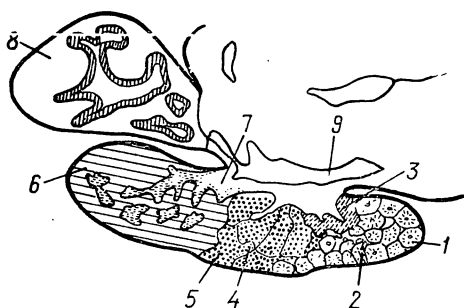


Рис. 76. Гипофиз угря в разрезе (передняя часть — справа):

1 — проларвитарные фолликулы, среди них — клетки, вырабатывающие тиреотропный гормон (2); 3 — клетки, вырабатывающие адренкортикотропин; 4 — клетки, обладающие у молодых гонадотропной активностью; 5 — участки с соматотропной активностью; 6 — интормидальная (промежуточная) часть; 7 — нейрогипофиз; 8 — сосудистый мешок, 9 — 3-й мозговой желудочек

Гормон роста (СТГ) стимулирует рост молодых животных, ускоряет синтез белка, способствует задержке в организме азота, солей и воды, росту костей, уменьшению количества жиров. Удаление гипофиза у акул и костистых рыб вызывает задержку их роста. Введение рыбам или млекопитающим СТГ вызывает ускорение их роста. Тиреотропный гормон стимулирует работу щитовидной железы. АКТГ стимулирует работу интереналовой железы, усиливая выработку глюкокортикоидов. При удалении гипофиза у костистых рыб происходит атрофия интереналовой ткани и понижение уровня кортикостероидов в крови. Если после удаления гипофиза вводить рыбе АКТГ млекопитающих или экстракт гипофиза этого же вида рыб, то работа интереналовой железы восстанавливается. Гипоталамус регулирует деятельность интереналовых желез с помощью фактора, высвобождающего АКТГ. При стрессе образование АКТГ регулируется нервным путем через гипоталамус и гуморальным путем — в результате воздействия адреналина на гипоталамус и гипофиз.

К гонадотропным гормонам относятся: фолликулостимулирующий (ФСГ), стимулирующий рост фолликулов самок и сперматогенез у самцов; лютеинизирующий гормон (ЛГ), стимулирующий у самок секрецию яичниками эстрогена и прогестерона, а у самцов — секрецию семенниками андрогенов; пролактин, или лютеотропный гормон (ЛТГ), который усиливает пигментацию покровов, вызывает задержку ионов натрия в организме. Гонадотропные гормоны не имеют половой специфичности, они активизируют работу семенников и яичников.

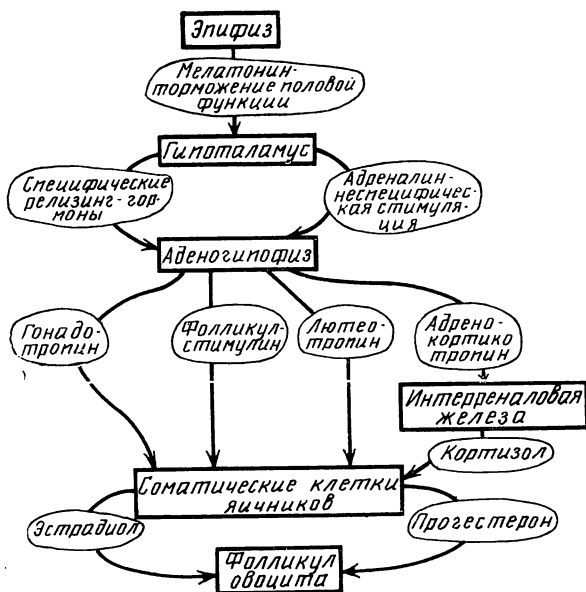


Рис. 77. Схема гормональной цепи овуляции рыб

Профессором Н. Л. Гербильским и его учениками разработан метод гипофизарных инъекций, основанный на способности рыб с половыми продуктами, находящимися на последних этапах созревания, переходить в нерестовое (текущее) состояние не только в результате естественного завершения процессов созревания, но и под влиянием искусственно введенного в организм гонадотропного гормона гипофиза. Этот гормон представляет собой белок с молекулярной массой 100—300 тыс. Он обладает некоторой специфичностью. Так, гипофиз карпа годится для стимулирования созревания многих видов рыб — судака, лосося и др. Но для самого карпа подходит только гипофиз некоторых карповых рыб, например леща. Для инъекции используют солевые или водные вытяжки из свежего гипофиза. Для хранения гипофизы обезжиривают в ацетоне и просушивают на воздухе. В процессе созревания половых продуктов участвует в той или иной мере целый ряд эндокринных желез (рис. 77). Гипофизарный гормон служит одним из этапов этой эндокринной иерархии. Как уже было сказано, созревание может быть вызвано также соответствующим релизером. Овуляцию иногда удается вызывать гормонами более низких звеньев цепи, например прогестероном. Однако в этом случае, как правило, получаются половые продукты низкого качества.

Меланоцитостимулирующий гормон (МСГ) способствует экспансии хроматофоров, что приводит к потемнению тела рыбы.

Нейрогипофиз рыб состоит из ножки, отходящей от вентральной части гипофиза, и дистального расширения — нейрогипофизарной доли. В ножке проходят аксоны нейросекреторных клеток, расположенных в гипоталамусе. В нейрогипофизарной доле расположены особые клетки — питуциты, которые выполняют опорную и трофическую функции (см. рис. 68). Нейрогипофиз не является истинной железой внутренней секреции, так как здесь не секретируются, а лишь накапливаются гормоны, которые вырабатываются в супраоптическом и паравентрикулярном отделах мозга. Это низкомолекулярные пептиды. Антидиуретический гормон способствует удержанию воды в организме. Вазопрессин суживает кровеносные сосуды, а окситоцин является сосудорасширяющим агентом.

#### § 54. ЩИТОВИДНАЯ И УЛЬТИМОБРАНХИАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

**Щитовидная железа.** Она филогенетически развивается из эндостия первичнохордовых животных. У круглоротых фолликулы разбросаны в соединительной ткани вдоль жаберных артерий и брюшной аорты, не образуя компактного органа. У хрящевых рыб щитовидная железа представлена компактным органом, расположенным между ветвями нижней челюсти впереди брюшной аорты. У костистых рыб фолликулы железы разбросаны в соединительной ткани в области глотки, брюшной аорты, жаберных артерий (рис. 78), иногда даже в кишечнике, селезенке, головной почке (у карпа), мозге и в других органах. У двоякодышащих рыб щитовидная железа представлена компактным органом. Щитовидная железа состоит из многочисленных фолликулов, представляющих полости, выстлан-

ные кубическим эпителием и заполненные вязким коллоидом. В состав коллоида входят йод и белок с большой молекулярной массой — тиреоглобулин. В зависимости от работы железы высота фолликулярного эпителия меняется: при повышении функциональной активности он становится цилиндрическим, в покое уплощается. В фолликулах происходит образование гормонов —

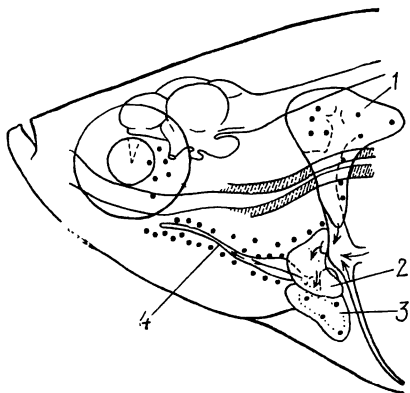


Рис. 78. Размещение фолликулов тиреоида (черные точки) у фундулуса:

1 — глаз; 2 — сердце; 3 — желудок; 4 — брюшная аорта

дйодтирони́на ( $T_2$ ), трийодтирони́на ( $T_3$ ) и тетраидтирони́на, или тироксина ( $T_4$ ). Эти гормоны поступают в кровь, где они обычно бывают связаны с альфа-глобулинами. Щитовидная железа выделяет в основном тироксин и в меньшем количестве трийодтиронин.

В отношении влияния гормонов щитовидной железы на интенсивность обмена рыб получены противоречивые данные. Так, в опытах на золотых рыбках введение тирозина не вызывало изменения дыхания. Увеличение активности щитовидной железы наблюдается в период

нереста у сигов и других осеннерестующих рыб. Считают, что это является своеобразным приспособлением, обеспечивающим в холодное время года высокий уровень обменных процессов, необходимый для осуществления нереста. Большое влияние гормоны щитовидной железы оказывают на рост и формирование организма рыб, а также на метаморфоз. Так, вводя тироксин малькам севрюги, можно наблюдать ускорение роста спинных жучек. При метаморфозе камбалы, когда рыба из двустороннесимметричной превращается в плоскую со смещенными на одну сторону глазами, было обнаружено усиление активности щитовидной железы. У рыб щитовидная железа регулирует содержание гликогена в печени, участвует в осморегуляции: при повышении солености воды активность щитовидной железы эвригалинных рыб возрастает.

Гормоны щитовидной железы влияют на другие эндокринные железы: они стимулируют работу надпочечников, влияют на половые железы и т. д. Работа щитовидной железы регулируется тиреотропным гормоном гипофиза (ТТГ). Выделение ТТГ находится под влиянием ТТГ-релизинг-фактора, образующегося в гипоталамусе.

Известны результаты экспериментов со скормливанием доз тани щитовидной железы, ее гормонов и их аналогов рыбам

в условиях интенсивных рыбоводных хозяйств. В ряде случаев зарегистрировано усиление роста рыб, разрастание кишечного эпителия. В данном случае гормоны щитовидной железы и некоторые их синтетические аналоги выступают в качестве анаболиков — веществ, стимулирующих накопление веществ в теле.

**Ультимобранхиальные железы.** Они находятся у рыб в септе между брюшной полостью и венозным синусом, как раз под пищеводом. Эти железы продуцируют гормон кальцитонин, который понижает содержание кальция в крови.

#### § 55. ОСТРОВКОВАЯ ТКАНЬ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

У круглоротых островковый аппарат (клетки Лангерганса) не представляет отдельного органа, а расположен в виде крапчатого (в начале передней кишки) и каудального (в области желчного протока) скопления клеток. У хрящевых рыб поджелудочная железа представляет компактный орган, в котором в виде островков расположены эндокринные элементы. У костистых рыб клетки Лангерганса разбросаны по всей поджелудочной железе, а также в области желчного пузыря, селезенки, тонкой кишки и пилорических стростков (рис. 79). У некоторых рыб (морской черт, скорпена) образуется небольших размеров орган, состоящий только из эндокринных элементов — бромановское тельце. Главные гормоны островковой железы — инсулин и глюкагон.

Инсулин оказывает большое влияние на углеводный обмен: способствует образованию в печени и мышцах гликогена из глюкозы, понижает содержание сахара в крови, способствует синтезу белков, облегчает образование жира из углеводов. Инсулин ускоряет окисление глюкозы в мышцах и в других органах и тканях. При введении инсулина у круглоротых и рыб снижается уровень глюкозы в крови. Это снижение происходит медленно и гипогликемия держится длительное время (несколько суток). Гипогликемия для рыб, по-видимому, не представляет большой опасности, так как в ткани мозга этих животных имеется запас гликогена, который расходуется при развитии гипогликемии, и поэтому нет необходимости в постоянном притоке к мозгу крови, содержащей глюкозу.

Глюкагон является антагонистом инсулина: он стимулирует распад гликогена в печени и выделение глюкозы в кровь. Впервые он обнаружен в островковой ткани морского черта, в последующем был выделен у скорпены, бычка, тунца, угря, золотой рыбки и др. У рыб выделено два глюкагона — один выделяется островковым аппаратом поджелудочной железы, другой — в желудочно-кишечном тракте.

Секреция инсулина и глюкагона регулируется в основном содержанием сахара в крови, при его увеличении (гипергли-

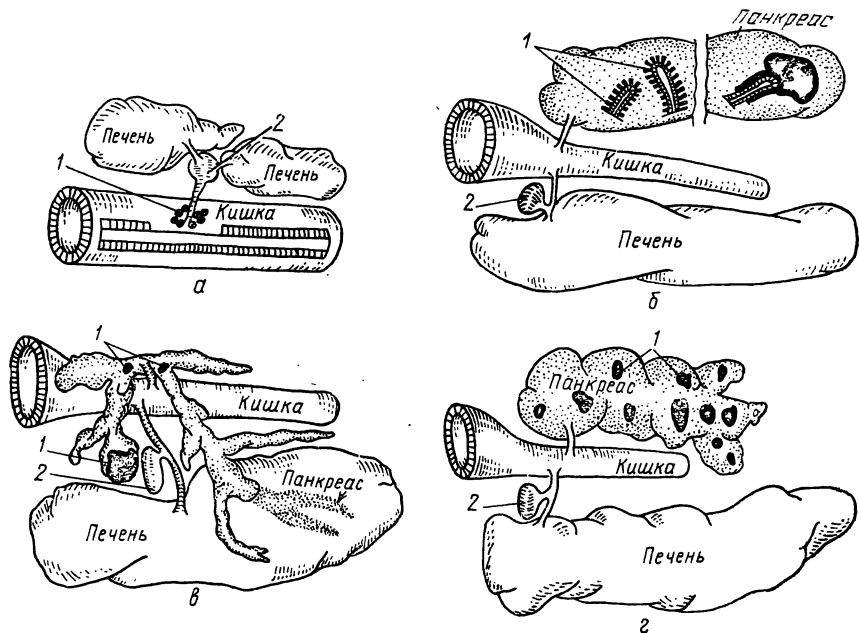


Рис. 79. Расположение печени, экзокринного панкреаса и островковой ткани у рыб:

а — окунь, фолликулы островковой ткани окружают проток желчного пузыря, клетки экзокринного панкреаса в стенке кишки; б — акула, отделенный от печени экзокринный панкреас содержит островковую ткань; в — карп, панкреас с включениями островковой ткани входит в состав печени; г — угорь, отделенный от печени, панкреас с островками эндокринной ткани; 1 — островковая ткань; 2 — желчный пузырь

кемия) происходит секреция инсулина, а при его уменьшении (гипогликемия) — секреция глюкагона. Под влиянием соматотропного гормона гипофиза секреция инсулина увеличивается.

## § 56. ХРОМАФФИНОВЫЕ И ИНТЕРРЕНАЛОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

**Хромаффиновые железы.** Хромаффиновая ткань происходит от клеток симпатической нервной системы. Она производит гормоны, являющиеся одновременно медиаторами нервных окончаний симпатических нервов. Хромаффиновые клетки круглотелых располагаются посегментно вблизи аорты, кардинальных вен, сегментарных сосудов, а также в сердечной мышце. У хрящевых рыб они располагаются метамерно, в виде парных тел в каждом сегменте, с двух сторон позвоночника вдоль аорты (от проксимального края сердца до проксимального края почек). У костистых рыб эта ткань располагается в области задних кардинальных вен. Часто наблюдается включение хромаффиновых клеток в интерреналовую ткань (см. рис. 75). Хромаффиновые клетки вырабатывают два гормона: адреналин и норадреналин (их объединяют под названием катехоламины).

У миног, акул и некоторых костистых рыб (каrp, сом, лннь) в отличие от млекопитающих преобладающим является норадреналин. Действие этих двух гормонов примерно одинаково, различия заключаются лишь в силе воздействия. Физиологическое действие катехоламинов совпадает с эффектом возбуждения симпатической нервной системы: увеличиваются возбудимость и сила сокращения сердца, суживаются сосуды внутренних органов, кожи и слизистых, повышается артериальное давление, увеличивается содержание сахара в крови. Адреналин вызывает расширение зрачков, концентрацию пигмента, расслабление мышц кишечника и мочевого пузыря, усиление работы сфинктеров, повышение свертываемости крови. При различных стрессовых влияниях, а также при резком падении концентрации сахара в крови происходит выделение адреналина, который способствует развитию компенсаторной реакции.

Функция хромаффиновых клеток регулируется симпатической нервной системой. У круглоротых и рыб катехоламины вызывают развитие гипергликемии. Эта реакция длится долго (несколько часов) у малоподвижных рыб; у высокоподвижных рыб (форели) гипергликемия продолжается несколько минут (подобно высшим животным).

**Интерреналовые железы.** Они названы так потому, что у рыб кортикальная ткань расположена в области про- и мезонефроса (ренум-почка). У хрящевых рыб эта ткань расположена в интерреналовой железе, которая находится между почками. У костистых рыб интерреналовые клетки расположены в головной почке вокруг кардинальных вен — передняя интерреналовая железа. В задней части почек также имеется одно или несколько парных телец — задняя интерреналовая железа (тельце Станюса).

Из интерреналовой ткани выделено до 50 различных веществ стероидной природы, но не все из них обладают биологической активностью, многие являются предшественниками при синтезе гормонов. Кортикальные гормоны делят на две группы: глюкокортикоиды — гормоны, оказывающие преимущественное влияние на обмен углеводов; минералокортикоиды — гормоны, влияющие на водосолевой обмен.

У круглоротых синтезируются кортизол и кортикостерон, у хрящевых рыб — гидрокортизон и кортикостерон, у костистых рыб — гидрокортизон, кортизон, кортикостерон и 11-дезоксикортизон. У активных пелагических форм содержание кортикостероидов выше, чем у малоподвижных рыб. Глюкокортикоиды оказывают разностороннее влияние на обмен веществ: стимулируют глюконеогенез; вызывают уменьшение количества гликогена в печени; увеличивают распад белков и выделение азота; оказывают влияние на обмен жиров; уменьшают ответную реакцию организма на различные стрессовые факторы; повреждают, аллергены; уменьшают воспалительную реакцию; участвуют в регуляции осмотического давления; вызывают распад лимфоидной ткани и торможение синтеза соединительной ткани, стимулируют секрецию. Наиболее активным глюкокортикоидом является гидрокортизон.

Функция коры надпочечников регулируется адrenокортикотропным гормоном (АКТГ) гипофиза, которой стимулирует выработку глюкокортикоидов. При возникновении стресса выделяется АКТГ, который в свою очередь стимулирует секрецию глюкокортикоидов. Стресс является одной из важных реакций всего организма, когда нужно мобилизовать все его системы. При резком изменении условий существования возникают нервное возбуждение и мобилизация защитных сил организма. Большую роль в развитии стрессовых явлений играет гармональная система, и одним из важных элементов мобилизации организма является интерреналовая ткань.

Стресс возникает при сильном ранении, смертельной опасности, наличии постоянного источника раздражения. В результате стресса становится возможным совершать длительную работу высокой интенсивности (бегство, дальняя миграция), избегать больших кровопотерь при ранении. Признаком стресса во всех случаях является повышение в крови гормонов интерреналовой ткани, прежде всего кортизола. Кортизол и нервные сигналы осуществляют целый ряд физиологических и биохимических процессов, результатом которых является улучшение снабжения тканей кислородом, легкоиспользуемыми субстратами окисления. Усиливается сердечная деятельность, учащается дыхание, повышается содержание в крови эритроцитов, гемоглобина, сахара, аминокислот.

Однако пребывание в стрессовом состоянии длительное время ведет к наступлению так называемой стадии истощения. Истощается запас гормонов в железах внутренней секреции, ухудшается состояние самих желез. В частности, понижается содержание в них витамина С. Организм теряет запасные вещества, плохо и неадекватно реагирует на условия внешней среды. В состоянии истощения рыба легко подвергается инфекциям и инвазиям, плохо переносит болезни, поэтому наблюдается высокая смертность.

## § 57. УРОФИЗ И ПОЛОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

**Урофиз или урогипофиз.** Он расположен в каудальном отделе спинного мозга костистых рыб, у хрящевых он отсутствует (см. рис. 75). В урофизе расположены нейросекреторные клетки Дальгрена, которые вырабатывают гормон, подобный окситоцину. Этот гормон участвует в осморегуляции. Кроме того, под влиянием гормона урофиза происходит сокращение мочевого пузыря рыб. Здесь также найдены вещества, вызывающие изменение артериального давления.

**Яичники.** Женские половые гормоны синтезируются в яичниках и представлены эстрогенами и прогестероном. Эстрогены у низших позвоночных выделяются в виде 17-эстрадиола или эстрона. В крови они находятся в соединении с белком. Наиболее активным является эстрадиол. Эстрогены могут вырабатываться и в семенниках (интерстициальными клетками), а также тканью надпочечников.

Эстрогены в небольших концентрациях стимулируют дифференцировку фолликулов, в больших дозах подавляют этот процесс, снижая секрецию ФСГ. Они стимулируют синтез белка, способствуют задержке в организме натрия, кальция, фосфатов, воды, стимулируют развитие вторичных женских половых признаков, способствуют появлению полового поведения. Прогестерон стимулирует выработку ФСГ и подавляет секрецию ЛГ.

**Семенники.** В семенниках вырабатываются гормоны андрогены, из которых наиболее активным является тестостерон. Вырабатываются андрогены интерстициальными клетками Лейди-га. От андрогенов в известной степени зависят особенности телосложения самцов, появление брачного наряда, развитие гоноподий у некоторых живородящих рыб, а также соответствующее поведение. Они ускоряют рост тканей и синтез белков, повышают интенсивность эритропоэза, усиливают кровоток в тканях. В низкой концентрации они усиливают сперматогенез, а в более высокой — тормозят. Андрогены могут также вырабатываться яичником и корой надпочечника. Введение андрогенов в корм рыб может ускорять их рост.

**Использование половых гормонов.** Использование половых гормонов позволяет менять пол рыб, т. е. превращать самцов в самок и наоборот. Такое превращение (инверсия пола) имеет определенный смысл при искусственном выращивании рыбы. Например, при разведении лососевых рыб выгоднее иметь больше самок и меньше самцов. При генетических работах с однополыми популяциями серебряного караса возникает необходимость полового обмена генетическим материалом между особями, а для этого требуется часть самок превратить в самцов. При товарном разведении тилапий выгоднее не иметь самок, так как они медленно растут и слишком часто мечут икру. Для инверсии пола используют половые гормоны и их аналоги. Вещества, вызывающие маскулинизацию (превращение в самцов), называют андрогенами, а вещества, вызывающие феминизацию (превращение в самок), называются эстрогенами. Наиболее успешные результаты получены при скармливании гормонов личинкам рыб. Почти полное превращение самок в самцов наблюдается при скармливании корма, содержащего метилтестостерон в количестве 50 мг/кг. Кормление в экспериментах с разными рыбами продолжалось 20—120 сут. Инверсия самцов в самок происходит при скармливании различных эстрогенов (этинилэстрадиола, эстрона, эстрадиола) в количестве 20—60 мг/кг с кормом в течение 20—140 сут.

## Глава XI. КОЖА РЫБ

Кожа расположена на границе между телом рыбы и внешней средой. Это обуславливает ее главную защитную функцию. Между внутренней средой организма и внешней средой почти всегда существует осмотический градиент — разность в содержании растворенных веществ. Кожа рыб слабопроницаема для воды и растворенных веществ. Она также является барьером для проникновения бактерий. Этому способствуют выделения кожи, обладающие бактерицидными свойствами. Кроме того, выделение слизи и десквамация (слишивание) эпителия ведет к постоянному обновлению поверхности кожи. Мелкий объект может задержаться на коже, только внедрившись в нее. Кожа имеет значительную механическую прочность и упругость. Верхние слои кожи легко разрушаются, но и легко восстанавливаются. Внутренний слой кожи нарушить труднее. Механическую прочность и защитные свойства кожи многих рыб увеличивают чешуйчатый покров, различного рода жучки, пластинки и колючки.

Кожа участвует в передаче сил, возникающих при работе туловищно-хвостовой мускулатуры. Мышечные волокна миомеров прикрепляются к внутренней поверхности кожи. Кожа создает необходимый внешний вид — защитную, сигнальную, брачную окраску. Кожа некоторых морских глубоководных рыб обладает свечением. В коже расположено большое количество термо- и электрорецепторов, тактильных рецепторов, вкусовых почек. Кожа рыб богато иннервирована, васкуляризована, снабжена железамп. Ее структура способна к эффективной регенерации. Масса кожи у хищных рыб обычно меньше, чем у мирных рыб. Значительную часть кожи рыб составляют прочные структурные белки, которые с трудом используются организмом. Поэтому при истощении рыбы относительная масса кожи увеличивается.

Кожа у рыб представлена двумя слоями: наружным — эпидермисом — и лежащим под ним соединительнотканым слоем — дермой (собственно кожа, кориум, кутис).

Эпидермис состоит из многослойного эпителия, происходящего из первого зародышевого листка — эктодермы. Основание эпидермиса составляет базальный слой, состоящий из одного ряда высоких призматических клеток, которые, размножаясь, дают начало клеткам вышележащих слоев. Молодые клетки как бы вытесняют более старые клетки: последние, постепенно уплощаясь, переходят в верхние слои. Ороговению подвергаются самые наружные слои, которые не погибают, так как они близко прилегают к живым клеткам (рис. 80). В период размножения у карпа, леща и некоторых других рыб на отдельных участках тела появляется усиленное ороговение эпидермиса (жемчужная сыпь). Чаще всего это явление наблюдается у самцов. После нереста эти высыпания исчезают.

Дерма располагается под эпидермисом и имеет мезодермальное происхождение. Она состоит из трех слоев: сосочкового

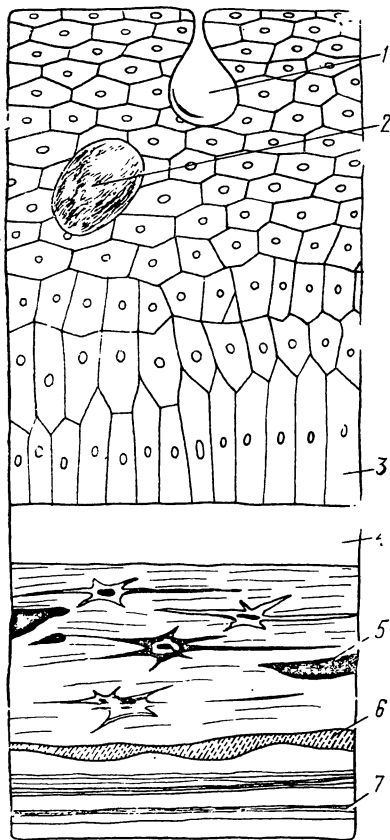


Рис. 80. Строение кожи плотвы:

1 — бокаловидная слизистая клетка; 2 — зернистая слизистая клетка; 3 — базальные клетки; 4 — пограничная мембрана; 5 — пигментные клетки; 6 — чешуйобразующие клетки; 7 — чешуй

или субэпидермального, представленного рыхлой соединительной тканью, содержащего коллагеновые и эластиновые волокна, гистиоциты и пигментные клетки, сетчатого слоя, представленного плотной соединительной тканью, коллагеновые и эластиновые волокна этого слоя переплетаются в разных направлениях; базального, представленного одним слоем высоких призматических клеток, которые митотически делятся и дают начало клеткам вышерасположенных слоев. В дерме располагаются кровеносные сосуды и нервы. Под дермой лежит подкожная клетчатка, состоящая из рыхлой соединительной и жировой ткани.

#### § 58. СЛИЗЬ

В эпидермисе имеются клетки, вырабатывающие слизь. В основании эпидермиса, прилегая к базальной пластинке, лежат крупные колбовидные клетки, содержащие зернистую массу. Слизь выделяется при разрушении этих клеток. В среднем слое эпидермиса расположены зернистые клетки, имеющие круглую и грушевидную форму. И наконец, более поверхностно расположены бокаловидные клетки. Рыбы с хорошо развитой чешуей обычно выделяют сравнительно мало слизи (лососевые, окуневые). Рыбы с плохо развитой чешуей (угорь, стерлядь, сомы, линь), а также круглоротые (миксины, миноги) выделяют много слизи. Слизь способствует уменьшению трения между водой и телом рыбы, действуя как смазка. При наличии в сточных водах солей тяжелых металлов (меди, цинка, свинца, хрома) происходит коагуляция слизи и на коже образуется своеобразный защитный слой, через который плохо проникают вещества, содержащиеся в воде. Слизь, выделяемая в воду, способствует флокуляции (склеиванию) частиц взвесей. В чистой воде муть, созданная, например, с помощью глины, может держаться долго, а при помещении в емкость рыб или их слизи частицы образуют хлопья и быстрее оседают на дно. Очевидно, рыбы, особенно оседлые донные, могут улучшать условия существования в непосредственной близости от себя.

Состав слизи довольно сложен. Это клеточное содержимое, включающее протоплазму и ядерный материал слизевых клеток. У пелагических видов слизь содержит больше нуклеопротеидов типа аргинингистонов, у донных видов больше гликопротеидов (сульфатированных и несulfатированных), мукополисахаридов. Слизь содержит также набухающие в воде жировые вещества — производные холестерина.

#### § 59. ЧЕШУЯ

Практически у всех рыб, кроме круглоротых, есть чешуя. У немногих из них (скаты, бычки, сомы) она редуцирована. Размеры чешуи различны: от микроскопически малой у угря до размера в несколько сантиметров в поперечнике у индийского уса-

ча. Хорошо развитую чешую имеют рыбы, живущие на твердых грунтах, плохо развита чешуя у рыб, обитающих на мягких грунтах. В чешуе содержится 41—55% органического вещества, из минеральных солей — фосфорнокислый кальций (38—46%), в небольших количествах — углекислый кальций, фосфорно-кислый магний, углекислый натрий, соли других элементов.

Каждая чешуйка состоит из верхнего костного и подлежащего волокнистого слоя. Волокнистый слой состоит из горизонтальных слоистых пластинок, образованных коллагеновыми волокнами, включенных в аморфный матрикс. В пластинках имеются также вертикальные коллагеновые волокна. Все вместе образует прочную и гибкую структуру. Под пластинками расположены фибробласты — клетки, вырабатывающие коллагеновые волокна. Кристаллы гидроксиапатита, составляющие минеральную основу костей и чешуи, вырабатываются специальными клетками — остеобластами.

У личинок рыб нет чешуи, она образуется в процессе развития. У одних рыб тело начинает обрастать чешуей, начиная с хвостового конца, у других — с головного. У белого толстолобика чешуя впервые появляется на передней части тела в возрасте 20—22 сут при длине тела 17 мм, а в возрасте 32—35 сут при средней длине 30 мм молодь полностью покрывается чешуей.

В построении и росте чешуи большое значение имеет фосфорный обмен. Интенсивность роста чешуи в момент анализа может быть оценена по активности ферментов фосфорного обмена, в частности по активности щелочной фосфатазы. Особенно высокая активность этого фермента наблюдается по растущему краю чешуи и в регенерирующей чешуе. Активность фосфатазы высока у молодых рыб и понижается у взрослых, она имеет сезонную динамику в соответствии с ростом рыбы.

## § 60. РЕГЕНЕРАЦИЯ ПОКРОВНЫХ СТРУКТУР

При различных механических воздействиях у рыбы прежде всего повреждается кожа — сдирается эпидермис, ранится и прорывается кутикс, выпадает чешуя. Пораненные участки кожи при благоприятных условиях восстанавливаются, регенерируют. Скорость регенерации, как и скорость роста, выше у молодых рыб по сравнению со взрослыми рыбами. При оптимальной температуре регенерация происходит быстрее, чем при пониженных температурах. Например, у молодых карпа массой 5—10 г при 30°C за две недели происходит полная регенерация кожи, чешуи и даже плавников, при 18°C за этот же период раны успевают только надежно затянуться, а при 10°C ранения могут продолжать кровоточить. В ходе заживления эпидермис нарастает на раневый участок, некоторые эпителиальные клетки мигрируют в область раны. Мигрирующие клетки обладают фагоцитарной активностью, поглощают бактерии. Рана затягивается, когда клетки поверхностного эпидермиса соединяют ее края, образуя подобие пробки, в которую со всех сторон врастает кутикс. Образование в области раны базальной пластинки эпидермиса обусловлено взаимодействием дермы (кутикса) и эпидермиса. В регенерирующей ткани встречается значительное количество лейкоцитов, внедряющихся в кожу из кровяного русла. Встречаются макрофаги, нейтрофилы, эозинофилы и другие лейкоциты. В регенерации чешуи наблюдается несколько стадий. Образуется

новый центр роста в виде диска, не разделенного на концентрические склериты. По внешнему краю чешуи образуются широкие склериты. Регенерирующая чешуя растет очень быстро, пока не догонит по размеру окружающую чешую. После этого чешуя продолжает расти в соответствии с ростом всех чешуй. Исследования показали, что у неполовозрелых рыб до 20% чешуи находится в процессе регенерации. После нереста доля регенерирующих чешуй возрастает до половины.

## § 61. ОКРАСКА РЫБ

Окраска рыб связана с наличием в коже пигментных клеток — хроматофоров. Выделяют четыре вида хроматофоров: меланофоры, содержащие черный и коричневый пигмент меланин; эритрофоры, содержащие красный пигмент; ксантофоры содержат пигмент от светло-желтого до темно-оранжевого цвета; гуанофоры или иридоциты, содержащие кристаллы гуанина. В одном и том же хроматофоре может быть два типа пигментов. Хроматофоры располагаются в коже в два слоя: в глубоком слое, лежащем под кутисом, и в поверхностном слое над кутисом. Пигменты ксантофоров и эритрофоров относятся к разряду жироподобных веществ, липоидов, поэтому такие клетки называются липофоры. Однако желтые и красные пигменты рыб могут иметь птериновую природу. В гуанофорах нет пигмента, в них содержится производное белка — гуанин, который имеет кристаллическую структуру. Благодаря гуанофорам рыбы приобретают характерный металлический блеск.

Окраска рыб зависит от различного сочетания пигментных клеток и от распределения пигмента в этих клетках. Зерна пигмента могут собираться в центре клетки (контракция пигмента), при этом рыба становится более светлой, или наоборот зерна пигмента могут распространяться по отросткам клетки (экспансия пигмента) — рыба темнеет. В хроматофоре имеется два типа цитоплазмы. Поверхностный слой — эктоплазма определяет форму клетки, этот слой закреплен твердыми скелетными образованиями — радиальными фибриллами. Внутренний слой — киноплазма — подвижен, в нем содержатся пигментные зерна с диаметром 0,5 мкм. При экспансии киноплазма распространяется по всей клетке. При контракции киноплазма вместе с пигментными гранулами собирается в одну каплю (рис. 81).

Изменение окраски за счет контракции или экспансии пигмента называется физиологическим, а изменение за счет увеличения или уменьшения количества меланофоров — морфологическим. Изменение окраски рыб происходит под влиянием абиотических и биотических факторов. К абиотическим можно отнести цвет фона, освещенность, глубину обитания, температуру окружающей среды, соленость и проточность воды, характер питания и др. Биотические факторы также разнообразны: окраска зависит от пола, возраста рыбы, стадии половой зрелости, от взаимоотношения рыб, гормональных воздействий, заболеваний рыб и др. Многие рыбы меняют окраску в зависимости от фона,

не только имитируя цвет грунта, но и воспроизводя рисунок дна. Наибольшее значение при этом имеют те раздражения, которые воспринимают глаза. Камбал помещали в аквариум, разделенный на две части таким образом, что голова рыбы была на светлом фоне, а тело — на темном, и наблюдали, что рыба приобретала ту окраску, которая соответствовала тому, что видели глаза.

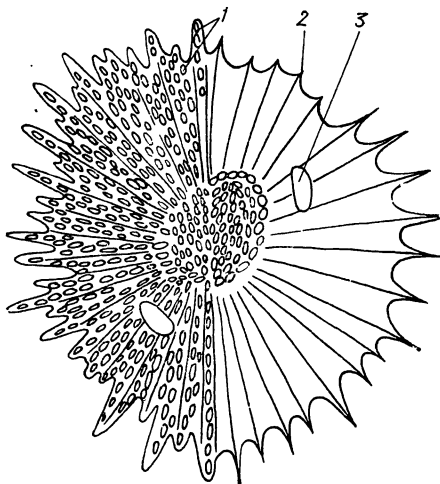
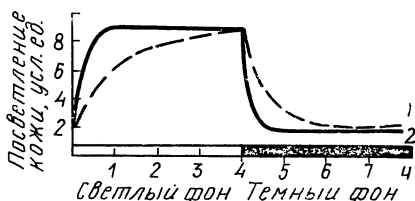


Рис. 81. Схематическое изображение меланофора карася:

(слева — экспансия, справа — контракция пигментных зерен); 1 — зерна; 2 — фибриллы; 3 — ядро

Рис. 82. Скорость изменения окраски камбалы (1) и трески (2)



Все рыбы могут менять интенсивность окраски, но изменять цвет окраски в зависимости от фона могут немногие из них. Рыбы семейства клоуновых, в основном обитающие среди коралловых рифов и водорослей тропических и субтропических морей, могут быстро менять окраску и способны сливаться с окружающим фоном. Саргассовый морской клоун имеет желто-зеленую окраску с темными и светлыми полосами неправильной формы. Благодаря этой окраске он почти невидим в саргассовых водорослях.

Для изучения изменения цвета у трески и камбалы в зависимости от цвета грунта рыб помещали в аквариумы со стенками и дном черного или белого цвета и хронометрировали изменение окраски. Степень потемнения или посветления определяли в баллах условной шкалы: 1 — черный цвет, 9 — светло-серый цвет; 2—8 промежуточные тона. При перемещении трески на светлый фон с черного она начинает очень быстро светлеть. В первые 15 мин она светлела на 4—5 баллов, а в следующие 15—30 мин еще на 1—2 балла. У большинства рыб процесс посветления заканчивался в течение 1—2 ч (рис. 82). При перемещении трески со светлого фона на черный процесс потемнения начинался через несколько секунд. За 5—10 мин потемнение происходило приблизительно на 4 балла. У некоторых рыб потемнение заканчивалось в течение 12—18 мин, у других затягивалось до 30—

60 мин. У одной и той же трески потемнение наступает быстрее, чем посветление. Это значит, что экспансия пигментных гранул происходит более активно, чем контракция.

У камбалы эти процессы проходят более медленно, чем у трески. Первые признаки посветления у камбалы отмечаются через 5—6 мин. Полное посветление от темно-бурого до светло-желтого цвета занимало от 2 до 6 ч. Потемнение камбалы начиналось с первой минуты помещения ее на темный фон и завершалось у разных особей от 1 до 6 ч. Живущие в пресной воде мальки семги (пестрятки) изменяют окраску под цвет грунта при 15—17°C в течение 4—10 с. Окраска дна и стенок аквариума может иметь различное значение для разных рыб. Для трески дно и стенки приблизительно равнозначны. Для камбалы и пестряток семги более важна окраска дна. Если камбалу поместить в аквариум с белыми стенками и с дном, раскрашенным в черные и белые квадраты, ее окраска начинает напоминать шахматную доску.

Эти и другие эксперименты показывают, что адаптация рыб к окраске внешней среды находится под действием центральных нервных механизмов, связанных со зрением. В продолговатом мозге рыб имеется центр, раздражение которого вызывает контракцию пигментных гранул и посветление тела. Пигментно-моторные нервные пути переходят из спинного мозга в симпатическую систему у карповых на уровне 12—18-го позвонков, у камбалы — между 5—6-м позвонком и идут в сторону головы и в сторону хвоста. Перерезка симпатической цепочки у голяна перед 12-м позвонком вызывает потемнение передней части тела; перерезка позади 18-го позвонка ведет к потемнению задней части тела.

Кроме нервной системы, вызывающей изменение окраски, на пигментные клетки действует ряд гормонов. Быстрые изменения окраски вызываются нервными стимулами, дальнейшие, длительные — гормонами. В частности, при инъекции 0,3—0,7 мл 0,01%-ного раствора адреналина в течение нескольких часов развивается общее побледнение кожи в результате контракции пигментных гранул. Холинергические агенты вызывают экспансию пигмента и потемнение тела. Дисперсию пигмента вызывают гистамин, адренкортикотропин гипофиза, макроэргические и циклические нуклеотиды. Адренкортикотропин вызывает экспансию меланофоров и одновременную контракцию иридоцитов.

Нормальным или спокойным состоянием пигментных клеток является дисперсия пигментных гранул.

Внешний вид и некоторые стороны жизни многих глубоководных рыб в значительной степени определяются светящимися органами. Эти образования могут находиться не только в коже, но и во внутренних органах, например в заднем отделе кишечника. В этом случае они просвечивают сквозь ткани. Обитающие в темноте рыбы светятся голубоватым, желтоватым или зеленова-

тым светом. Это свечение имеет химическую природу, в основе которой лежит ферментативная реакция окисления органического вещества, называемого люциферинном (светоносом). Люцифериновая люминесценция широко распространена в мире микроорганизмов. Во многих случаях культуры светящихся бактерий удалось выделить из светящихся органов рыб. Среди светящихся рыб имеются такие, как акулы, макрурусы, морские черти, миктофиды и др. Светящиеся органы могут быть представлены как железками, выделяющими светящуюся слизь, так и сложными устроенными органами с управляемым, направленным свечением. Такие органы могут иметь эфферентную иннервацию, отражатель, линзу и подвижную заслонку.

## Глава XII. ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА РЫБ

Функцией гонад рыб является продуцирование яиц (икринок) и сперматозоидов. Икринки и сперматозоиды образуются из первичных половых клеток, обособляющихся еще во время эмбрионального периода онтогенеза и имеющих размер 9—20 мкм. Длина зрелых сперматозоидов достигает 30—60 мкм, яйца же рыбообразных имеют самые различные размеры — от долей миллиметра до нескольких сантиметров (яйцекладущие скаты).

### § 62. ПОЛ У РЫБ

Рыбы не имеют единообразной системы первичных наследственных структур, ответственных за пол особи. У одних рыб пол определяется, как и у человека (XY), системой гетерохромосом. Такая система обнаружена у рыба—самки имеют в диплоидном наборе две одинаковые половые хромосомы (XX), а самцы — пару разных хромосом (XY). У других рыб, например у японского угря, наличие разных половых хромосом (WZ) характеризует самок, а пара одинаковых хромосом характеризует самцов (ZZ). У некоторых видов тот или иной пол обусловлен отсутствием половой хромосомы в диплоидном наборе. Например, самки фундулюса имеют пару половых хромосом (XX), а самцы их не имеют, эта система носит название XO. У лабиринтовой рыбки коллизии половую хромосому имеют только самцы. Чаще всего пол у рыб определяется полигенной структурой этого признака и ответственные за половую принадлежность генетические структуры рассеяны по нескольким хромосомам (каarp, лососи, осетровые). Часто система определения пола различна у близких видов, например у разных видов угрей и даже у разных популяций одного вида (пецилии).

Внешние признаки женского или мужского типа развития выражаются в первую очередь в развитии гонад — половых клеток и структурных тканей. При внешнем осмотре рыбы и ее внутрен-

них органов в раннем периоде определить пол рыбы, как правило, не представляется возможным и особи классифицируются как ювенильные. На самом деле, ранние стадии развития гонад довольно сложны и многообразны. Первичные половые клетки имеют способность развиваться как по мужскому, так и по женскому пути.

Некоторым рыбам свойствен ювенильный гермафродитизм — у них развиваются как мужские, так и женские клетки, одни из которых впоследствии отмирают. Широко распространены явления протоандрии и прототинии, когда на определенной стадии развития все половые клетки развиваются по мужскому или по женскому пути. Соотношение женских и мужских половых гормонов в организме рыбы обуславливает путь развития первичных половых клеток. И при женском, и при мужском типе развития они проходят сложную схему многократных делений и роста. Яйцеклетки растут в окружении системы питательных клеток, образующих вокруг них фолликулы. Питательные клетки находятся и среди растущих сперматозоидов. Интерстициальные клетки гонад кроме питательной и опорной функций имеют еще эндокринную функцию. Гонады нередко называют еще половыми железами, их секреты оказывают мощное влияние не только на половые клетки и фолликулы, но и на весь организм.

У рыб известно несколько типов функционального гермафродитизма. Особенно много примеров этого явления среди окунеобразных, светящихся анчоусов и карпозубых. Есть рыбы, которые в более раннем возрасте являются самками, а затем функционируют как самцы, а для некоторых видов характерна обратная картина. В соответствии с этим в гонадах рыб развиваются женские и мужские половые клетки, а особям свойственно поведение мужского или женского типа. Среди морских окуней имеются виды, у которых в гонадах одновременно развиваются и яйцеклетки, и сперматозоиды, а тип репродуктивного поведения может меняться в течение нескольких минут, вместе с тем меняется и характерная брачная окраска.

Особенности строения тела и окраски, характерные для репродуктивного периода, обычно служат надежным критерием при рассортировке зрелых рыб по половому признаку. У лососей признаком самцов является более яркое выражение брачных изменений в строении тела (горбатость), челюстей (крючковатость, зубатость), окраски кожи. Самцы вьюна легко различаются на ощупь по подкожным желвакам на боках тела в области хвостового стебля. У линя самцы и самки различаются развитием брюшных плавников. У самцов гольянов, плотвы и некоторых других карповых рыб на голове образуется специфическая жемчужная сыпь. Пол многих видов рыб определяют по форме мочевого отверстия. У живородящих пецилид половой диморфизм довольно рано проявляется в особом строении анального плавника самцов, который служит приспособлением для внут-

ренного оплодотворения. Такую же роль играют придатки брюшных плавников у акуловых.

Важным моментом принадлежности к тому или другому полу является тип репродуктивного и родительского поведения. В простейшем случае репродуктивное поведение сводится к образованию нерестовых скоплений и совместному вымету половых продуктов. Более сложное поведение выражается в преследовании самцами самок (каarp, щука). Еще более сложное поведение наблюдается в том случае, когда самцы подготавливают место для нереста и инкубации икры (гнездо) и приманивают самку. Во время репродуктивного периода в поведении самцов часто появляются или обостряются элементы агрессивности, охраны территории, черты демонстративного поведения, ухаживания.

После вымета икры у многих видов наблюдается та или иная форма заботы о потомстве: обмахивание развивающейся икры, ношение ее во рту, ухаживание за личинками и мальками. Все эти формы поведения являются результатом включения врожденных стереотипов поведения под действием гормональной системы, одним из звеньев которой являются сами гонады.

### § 63. ОВОГЕНЕЗ И СПЕРМАТОГЕНЕЗ

В процессе последних стадий развития в яйцеклетках накапливается желток и образуется оболочка, а у сперматозоидов образуется хвост, система движения и система внедрения в яйцеклетку. На стадиях дробления половых клеток гонады незначительны по величине, однако ко времени нереста и иктыки, и семенники увеличиваются в размерах (рис. 83). В это время накопление в них вещества становится существенным в общем балансе вещества и энергии в организме. Изменение относитель-

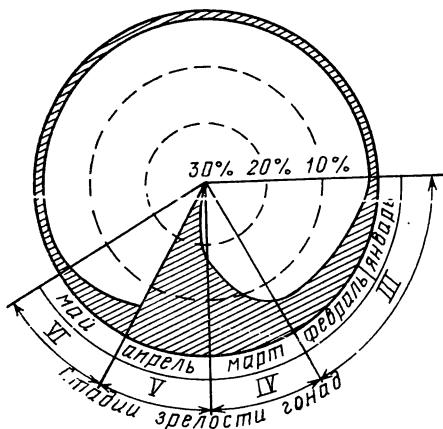


Рис. 83. Изменение относительной массы гонад у балтийской трески в течение года

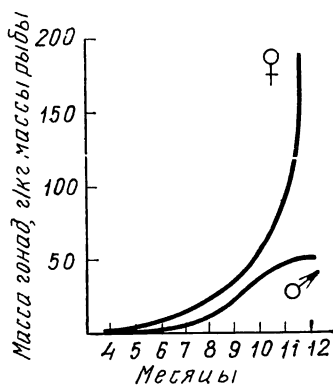


Рис. 84. Изменение массы гонад у радужной форели с апреля по декабрь

ного веса гонад у самцов и самок одного вида, как правило, происходит параллельно (рис. 84). Несовпадение максимумов коэффициентов зрелости может наблюдаться у живородящих рыб с внутренним оплодотворением, так как осеменение может иметь место еще до полного созревания гонад у самок. В этом случае сперматозоиды сохраняются в яичниках самок до сроков оплодотворения. Относительный вес зрелых гонад обычно больше у самок, чем у самцов. Однако у тресковых рыб семенники могут быть даже несколько больше, чем ястыки. Общая масса гонад у рыб различна. У некоторых видов масса гонад может достигать трети общей массы готовой к нересту рыбы (табл. 36). Обычно в расцвете репродуктивного возраста рыба производит в год количество половых продуктов, составляющих около 30% ее массы.

Т а б л и ц а 36. Масса зрелых гонад у некоторых рыб, %

Вид рыбы	Самки	Самцы
Белый толстолобик	10—15	0,4—0,5
Карп	10—25	2—9
Радужная форель	10—15	5—8
Морской окунь	15	0,6
Нототеня	20	1
Треска	До 30	До 30
Аю	25	10

У многократно нерестующих тропических рыб годовое количество икры может превосходить массу тела. Значительная часть половых клеток резорбируется и служит материалом для построения выживающих клеток. Часть клеток в незрелых гонадах образует фолликулы и питающие клетки овоцитов и сперматозоидов. Питательные вещества поступают в половые железы по пронизывающим их кровеносным сосудам.

Гонады рыб обычно имеют вытянутую форму и подвешены в полости тела на брыжейках. При овуляции яйцеклетки выпадают из фолликулов в полость ястыка или прямо в полость тела и выводятся во внешнюю среду. Прямо в полость тела из оболочки гонад икра и сперма выливаются у круглоротых. Затем через поры попадают в мочевой синус или в мочеиспускающий канал и выводятся наружу через клоаку или урогенительную папиллу. Гонодукт отсутствует у круглоротых. У осетровых и акул для выведения икры или яиц служат мюллеровы протоки, сформированные из мочевых протоков головной почки. Сперма из них выводится по почечным каналам, которые у акул превращаются в лейдигов орган (рис. 85).

У большинства костистых рыб каждый ястык имеет свой яйцевод, заканчивающийся гинетальной порой в клоаке. У лососевых в связи с большой величиной икринок ястыки при созрева-

нии разрываются и икра оказывается в полости тела, откуда она через воронку широкого яйцевода выводится во внешнюю среду. Семенники костистых рыб имеют собственные семяпроводы, открывающиеся в мочеточник. При спермиации зрелые спермии освобождаются из ткани семенника и выводятся во внешнюю среду через семяпроводы.

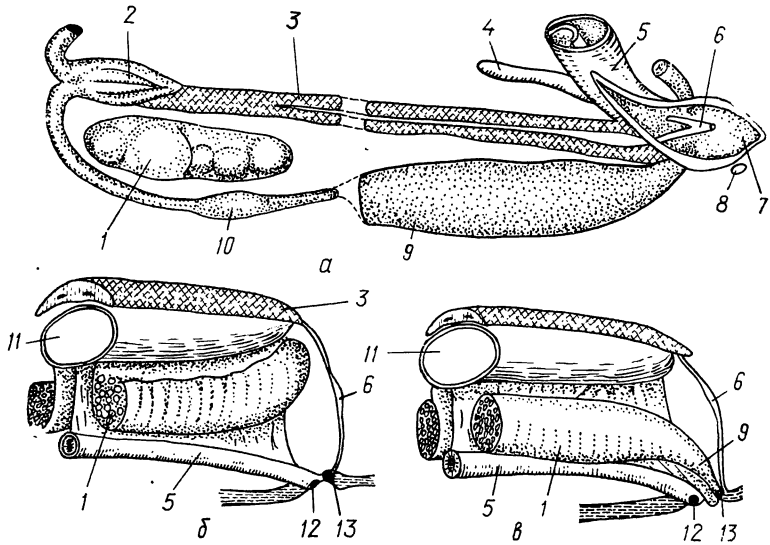


Рис. 85. Строение яичников рыб:

*a* — акула; *б* — лосось; *в* — сельдь; 1 — яичник; 2 — воронка яйцевода; 3 — почки; 4 — ректальная железа; 5 — кишка; 6 — мочегочник; 7 — клоака; 8 — абдоминальные поры; 9 — матка; 10 — скорлуповая железа; 11 — пузырь; 12 — анус; 13 — половое отверстие

Овуляция и спермиация — сложные процессы, имеющие гормональное управление. Эти процессы имеют важное значение при искусственном разведении рыб и поэтому интенсивно изучаются. Овуляция и спермиация характеризуются определенными цитологическими процессами. С позиции физиологии эти процессы представляют собой функциональный метаморфоз ткани под действием гормонов. Фолликулярная ткань распадается, выдавливая из себя овоциты и спермии, образуется овариальная и спермиальная жидкость. Овуляция происходит или сразу во всем ястыке, и тогда рыба способна к одноразовому нересту, или она захватывает только часть созревающих овоцитов, и тогда рыба способна к многократному порционному нересту. Спермиация происходит, как правило, в меньшем масштабе, зрелые спермии обнаруживаются в семенниках длительное время, и самцы обычно участвуют в нересте неоднократно.

Плодовитость самок рыб очень сильно различается в зависимости от величины икринок. Акуловые имеют очень невысокую

плодовитость, но большая часть их потомства остается живой в результате развития внутри материнского организма или внутри прочной яйцевой оболочки. Желток яиц скатов и акулковых похож по форме и составу на птичий, он окружен настоящим «белком». Яйца акулковых развиваются очень долго — иногда до двух лет. Мелкая икра плодовитых рыб гибнет массами. Плодовитость костистых рыб колеблется в широчайших пределах. У обладающих крупной икрой видов — лососей, нототений — на каждый грамм массы приходится по одной икринке, у живородящих на 1 г тела приходится по несколько десятков икринок, у карповых — по несколько сотен, а у некоторых морских рыб, обладающих очень мелкой икрой, на 1 г тела приходится тысячи икринок.

Количество спермы и содержание в ней спермиев различаются у разных рыб очень сильно. Общее количество спермы, выделяемой рыбой за репродуктивный период, может превышать массу ее семенников, так как самцы могут участвовать в нересте многократно, и в это время ткань семенников продолжает продуцировать сперму. У производителей радужной форели в течении 40 дней нерестового периода можно получить до 77 мл спермы (20 эякулятов), у щуки гораздо меньше — до 6 мл (8 эякулятов), у крупных производителей толстолобика можно получить за один раз до 25 мл спермы, у осетровых — до 1 л. Объем сперматозоидов в сперме (спермакрит) тоже весьма различен. У лососевых сперматозоиды составляют 25% спермы, у карпа — 45%, у морского карася 77%, у некоторых камбал — даже 97%. В семенниках спермии неподвижны. Их активация происходит при разбавлении секретом придатка семенника — эпидимимальной жидкостью. Для некоторых рыб необходимы особые условия активации. Например, спермии форели не активируются в кислой среде. Инактиваторами подвижности спермиев у некоторых видов являются ионы калия, которых много в спермальной жидкости.

#### § 64. ОПОЛОДОТВОРЕНИЕ

Способность к оплодотворению после попадания в воду сохраняется у икринок ограниченное время. Это время обычно длится не более 2—3 мин, а часто и того меньше. Спермии рыб не обладают таксом, т. е. способностью активно искать яйцеклетки, они находят их согласно статистическим закономерностям в результате своей многочисленности и подвижности. Двигательная активность спермиев в воде быстро возрастает до максимума (50—150 с), а затем постепенно понижается (рис. 86). За время движения спермий может самостоятельно продвигнуться всего на 20—100 собственных длин, т. е. не более 1 см. Проникновение спермия в яйцо происходит через микропиле — специальное воронкообразное отверстие во внешней оболочке.

Кроме микропиле во внешней оболочке костистых рыб имеется множество более мелких пор, пронизывающих ее насквозь. На разрезе эти поры создают впечатление исчерченности, поэтому оболочка икринки называется еще лучистой оболочкой. Сквозь поры лучистой оболочки легко проникают молекулы воды, но не проникают макромолекулы. Перивителлиновое пространство икринки образуется вне зависимости от оплодотворения. Вода проникает под оболочку и вызывает набухание кортикальных (корковых) альвеол, особых пузырьков, наполненных коллоидом. Альвеолы лопаются, коллоид, набухая, увеличивается в объеме и растягивает податливую в это время лучистую оболочку. Под ней образуется перивителлиновое пространство, защищающее зародыш от механических повреждений. Образование перивителлинового пространства препятствует проникновению спермия и оплодотворению.

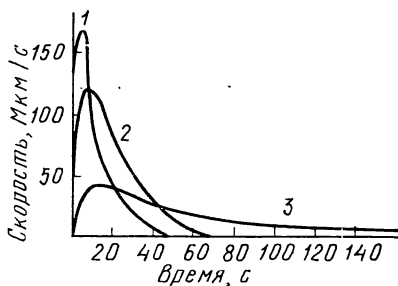


Рис. 86. Динамика подвижности спермиев рыб:

1 — осман; 2 — форель; 3 — чсбак

Сохранение икры и спермы рыб вне организма возможно в течение нескольких часов в сухой посуде и в помещении с низкой положительной температурой (табл. 37). Более длительное сохранение спермы, например, для проведения скрещивания рыб, нерестящихся в разные календарные сроки, возможно при замораживании в специальной среде до температуры жидкого азота. Имеется опыт сохранения спермы даже в течение года.

Таблица 37. Сохранение спермы рыб

Вид рыбы	Охлаждение, °С	Длительность хранения при охлаждении, ч	Глубокое замораживание	
			Длительность хранения, сут	% оплодотворения
Сельдь	—	—	180	85
Треска	—	—	1,5	89
Кижуч	8—10	8	7	79
Радужная форель	8—10	8	7	78
Семга	3—4	36—38	365	85
Карп	0—5	21—48	19	70
Кефаль	5	75	38	16

Зрелая овулировавшая икра может некоторое время сохранять способность к оплодотворению, если ее сохранять прямо в теле выловленной рыбы или в овариальной жидкости. Икра фо-

релей и лососей может при нулевой температуре сохраняться несколько суток, икра сиговых и карповых — несколько часов.

Многие акулы, скаты и некоторые костистые рыбы приспособились к внутреннему оплодотворению. Внутриутробное развитие может иметь различную степень совершенства. У сома трахихористеса сразу после внутреннего оплодотворения происходит вымет оплодотворенных икринок. Внутреннее оплодотворение у морских окуней из рода себастодес также не имеет своей целью внутриутробное развитие. Сперма этих окуней сохраняется в полости тела до созревания яйцеклеток. По-видимому, внутреннее оплодотворение способствует в данном случае полноте оплодотворения икринок. Вслед за оплодотворением довольно быстро следует вымет икры во внешнюю среду, где происходит развитие.

У морской бельдюги наблюдается настоящее живорождение. Желток у эмбрионов бельдюги очень маленький, и питательная среда для развития эмбрионов — эмбриотроф — формируется в полости гонад из погибших икринок и эмбрионов. У циматогастера из семейства эмбиотоксид внутриутробное развитие длится столь долго, что самцы рождаются половозрелыми. Эмбриотроф образуется из остатков спермы, отмирающих овоцитов и эмбрионов. Всасывание питательных веществ происходит через поверхность желточного мешка, а дыхание осуществляется через сильно развитые лучи плавников. Довольно хорошо развит процесс внутриутробного развития у живородящих рыб — пецилий, гуппи, молинезии и др. Эмбрионы этих рыб снабжены внешней кровеносной сетью для осуществления дыхания, а окружающие эмбрион фолликулы образуют питающую псевдоплаценту. Особенно высокого совершенства достигает внутриутробное развитие у акул. Эмбрионы акуловых рыб рождаются вполне сформированными, их длина может достигать 20 см и даже больше у крупных видов. Развитие происходит в специальных матках, снабженных питающими образованиями наподобие плаценты млекопитающих.

## СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранникова И. А. Функциональные основы миграций рыб.— М.: Наука, 1975.— 210 с.
- Биоэнергетика и рост рыб: Пер. с англ. Под ред. У. Хоара, Д. Рендолла, Дж. Бретта.— М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1983.— 407 с.
- Ведемейер Г. А., Мейер Ф. П., Смит Л. Стресс и болезни рыб: перевод с английского/под ред. О. Н. Бауера и А. А. Яржомбека, пер. Н. В. Берковская.— М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982.— 150 с.
- Гуртовой Н. Н., Матвеев Б. С., Дзержинский Р. Я. Практическая зоотомия позвоночных (низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы).— М.: Высшая школа, 1976.— 275 с.
- Зотин А. И. Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых.— М.: Изд-во АН СССР, 1961.— 285 с.
- Иванова Н. Т. Атлас крови рыб.— М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983.— 200 с.
- Карамян А. И. Эволюция конечного мозга позвоночных.— Л.: Наука, 1976.— 175 с.
- Кляшторин Л. Б. Водное дыхание и кислородные потребности рыб.— М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982.— 250 с.
- Наточин Ю. В. Физиология почки: формулы и расчеты.— Л.: Наука, 1974.— 75 с.
- Павлов Д. С. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды.— М.: Наука, 1970.— 175 с.
- Сбишкин Ю. Н. Возрастные особенности зрения рыб в связи с особенностями поведения.— М.: Наука, 1982.— 150 с.
- Сорвачев К. Ф. Биохимия и физиология питания рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982.— 260 с.
- Турдаков А. Ф. Воспроизводительная система самцов рыб.— Фрунзе: Илим, 1972.— 280 с.
- Чинарина А. Д. Сигнальное значение и регуляция приспособительной окраски у рыб.— Л.: Наука, 1978.— 110 с.
- Шатуновский М. И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб.— М.: Наука, 1980.— 180 с.
- Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб.— М.: Пищепромиздат, 1972.— 285 с.
- Щербина М. А. Переваримость и эффективность использования питательных веществ искусственных кормов у карпа.— М.: Пищевая промышленность, 1973.— 175 с.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение . . . . .	3
<b>Глава I. Движение . . . . .</b>	<b>10</b>
§ 1. Мускулатура рыб . . . . .	11
§ 2. Строение и работа поперечно-полосатой мускулатуры . . . . .	15
§ 3. Звуки, издаваемые рыбами . . . . .	18
<b>Глава II. Электрические явления . . . . .</b>	<b>19</b>
§ 4. Природа биотоков и биопотенциалов . . . . .	20
§ 5. Строение электрических органов . . . . .	25
<b>Глава III. Нервная система . . . . .</b>	<b>26</b>
§ 6. Строение и функции нерва . . . . .	26
§ 7. Строение периферической нервной системы . . . . .	29
§ 8. Спинной мозг . . . . .	34
§ 9. Головной мозг . . . . .	37
§ 10. Принципы рефлекторной теории . . . . .	45
§ 11. Элементы поведения рыб . . . . .	47
<b>Глава IV. Органы чувств и рецепция . . . . .</b>	<b>49</b>
§ 12. Органы зрения . . . . .	50
§ 13. Механорецепция . . . . .	55
§ 14. Хеморецепция . . . . .	60
§ 15. Электрорецепция . . . . .	66
§ 16. Терморецепция . . . . .	68
<b>Глава V. Обмен веществ . . . . .</b>	<b>69</b>
§ 17. Диссимиляция вещества и производство энергии . . . . .	70
§ 18. Энергетические эквиваленты веществ . . . . .	72
§ 19. Дыхательный коэффициент . . . . .	73
§ 20. Факторы, влияющие на интенсивность энергетических трат . . . . .	74
§ 21. Диссимиляция неорганических веществ и ксенобиотиков . . . . .	79
§ 22. Метаболиты рыб . . . . .	80
§ 23. Анаболизм . . . . .	82
§ 24. Пути ассимиляции вещества . . . . .	84
§ 25. Пищевые потребности . . . . .	85
§ 26. Баланс вещества при питании рыб . . . . .	88
§ 27. Показатели эффективности питания . . . . .	90
§ 28. Депонирование вещества . . . . .	91
§ 29. Голодание . . . . .	93
<b>Глава VI. Питание и пищеварение . . . . .</b>	<b>94</b>
§ 30. Захват и поедание пищи . . . . .	94
§ 31. Интенсивность питания рыбы . . . . .	95
§ 32. Время пребывания пищи в пищеварительном тракте . . . . .	98
§ 33. Строение пищеварительной системы . . . . .	101

§ 34. Пищеварительные ферменты и железы . . . . .	110
§ 35. Усвоение пищи . . . . .	116
<b>Глава VII. Дыхание и другие аспекты газообмена . . . . .</b>	<b>120</b>
§ 36. Строение и работа жабр . . . . .	121
§ 37. Кожа и воздушное дыхание рыб . . . . .	126
§ 38. Дыхательные функции крови . . . . .	130
§ 39. Регуляция дыхания . . . . .	133
§ 40. Гидростатическая функция плавательного пузыря . . . . .	137
§ 41. Растворенные газы и газопузырьковая болезнь . . . . .	140
<b>Глава VIII. Кровь и кровообращение . . . . .</b>	<b>141</b>
§ 42. Кровеносная система и сердце . . . . .	142
§ 43. Лимфатическая система . . . . .	150
§ 44. Клетки крови . . . . .	150
§ 45. Белки плазмы крови . . . . .	155
§ 46. Низкомолекулярные осмотически активные вещества . . . . .	157
§ 47. Иммуниет . . . . .	158
<b>Глава IX. Осморегуляция и выделение . . . . .</b>	<b>161</b>
§ 48. Строение и работа почек . . . . .	165
§ 49. Жабры как орган осморегуляции и экскреции . . . . .	169
§ 50. Ректальная железа акулорых рыб . . . . .	171
§ 51. Роль пищеварительного тракта в осморегуляции . . . . .	171
§ 52. Внутриклеточный электролитный гомеостаз . . . . .	172
<b>Глава X. Железы внутренней секреции . . . . .</b>	<b>173</b>
§ 53. Эндокринные железы головного мозга . . . . .	174
§ 54. Щитовидная и ultimобранхиальные железы . . . . .	177
§ 55. Островковая ткань поджелудочной железы . . . . .	179
§ 56. Хромаффиновые и интерреналовые железы . . . . .	180
§ 57. Урофиз и половые железы . . . . .	182
<b>Глава XI. Кожа рыб . . . . .</b>	<b>183</b>
§ 58. Слизь . . . . .	185
§ 59. Чешуя . . . . .	185
§ 60. Регенерация покровных структур . . . . .	186
§ 61. Окраска рыб . . . . .	187
<b>Глава XII. Воспроизводительная система рыб . . . . .</b>	<b>190</b>
§ 62. Пол у рыб . . . . .	190
§ 63. Овогенез и сперматогенез . . . . .	192
§ 64. Оплодотворение . . . . .	195
Список рекомендуемой литературы . . . . .	198

**ВИКТОРИЯ АЛЕКСАНДРОВНА АМИНЕВА,  
АЛЕКСАНДР АЛЕКСАНДРОВИЧ ЯРЖОМБЕК**

## **ФИЗИОЛОГИЯ РЫБ**

Редактор С. Б. Макарова  
Художественный редактор В. В. Зеркаленкова  
Технический редактор Т. С. Пронченкова  
Корректоры Т. Н. Бобрикова, В. Д. Четверикова

ИБ № 290

Сдано в набор 27.02.84. Подписано в печать 07.05.84. **Т-09922**  
Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Бумага типографская № 2. Литературная  
гарнитура. Высокая печать. Объем 12,5 п. л. Усл. п. л. **12,5.**  
Усл. кр. отт. 12,75. Уч.-изд. л. 14,91. Тираж 4400 экз. Заказ **1208.**  
Цена 50 коп.

Издательство «Легкая и пищевая промышленность»,  
113035, 1-й Кадашевский пер., д. 12

Опытно-полиграфическое предприятие ЦНИИТЭИлегрпрома,  
Москва, ул. Вавилова, 69

Московская типография № 8 ВГО «Союзучетиздат»  
при Государственном комитете СССР  
по делам издательств, полиграфии и книжной торговли,  
107078, Москва, Каланчевский туп., д. 3/5