

44160

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
ГИДРОСФЕРЫ
И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

БИОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ
РЫБОВОДСТВА
АКТУАЛЬНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ
ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ
ФИЗИОЛОГИИ
И БИОХИМИИ
РЫБ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Институт эволюционной морфологии и экологии
животных им. А. Н. Северцова

МИНИСТЕРСТВО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА СССР

Ихтиологическая комиссия

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ ГИДРОСФЕРЫ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

Редколлегия:

академик В. Е. СОКОЛОВ — председатель

кандидат экономических наук С. А. СТУДЕНЕЦКИЙ —
зам. председателя

доктор биологических наук Л. С. БЕРДИЧЕВСКИЙ —
зам. председателя

кандидат технических наук П. Я. ВОЛЬСКИЙ — учевый сек-
ретарь

член-корреспондент АН СССР
А. П. АНДРИЯШЕВ

доктор биологических наук
И. А. БАРАННИКОВА

доктор географических наук
Н. В. БУТОРИН

доктор биологических наук
М. Е. ВИНОГРАДОВ

член-корреспондент АН СССР
Г. В. ВОРОПАЕВ

член-корреспондент АН СССР
А. В. ЖИРМУНСКИЙ

доктор экономических наук
П. М. ЗАГЛУБОЦКИЙ

член-корреспондент АН УССР
В. Е. ЗАЙКА

кандидат экономических наук
В. В. ИВЧЕНКО

доктор биологических наук
Б. Г. ИОГАНЗЕН

доктор биологических наук
Б. Н. КАЗАНСКИЙ

доктор биологических наук
С. В. КОНОВАЛОВ

доктор экономических наук
М. Я. ЛЕМЕШЕВ

доктор биологических наук
П. А. МОИСЕЕВ

доктор биологических наук
Д. С. ПАВЛОВ

доктор биологических наук
Н. В. ПАРИН

доктор биологических наук
Т. С. РАСС

член-корреспондент АН СССР
О. А. СКАРЛАТО

доктор биологических наук
С. Г. СОИН

академик
Н. П. ФЕДОРЕНКО

доктор биологических наук
М. И. ШАТУНОВСКИЙ

доктор биологических наук
А. В. ЯБЛОКОВ

кандидат биологических наук
Е. А. ЯБЛОНСКАЯ

БИОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ
РЫБОВОДСТВА
АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ
ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ
И БИОХИМИИ РЫБ

Ответственный редактор тома
доктор биологических наук
М. И. ШАТУНОВСКИЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1984

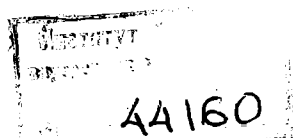
УДК 597 : 612

639.37
597.11

Биологические основы рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб.
М.: Наука, 1984 г.

В сборнике приведены результаты эколого-физиологических и эколого-биохимических исследований, связанных с разработкой биологических основ рыбоводства. Статьи сборника основаны на новейшем литературном и экспериментальном материале.

Для физиологов, экологов, биохимиков, рыбоводов и других специалистов рыбного хозяйства.



В $\frac{2001050100-044}{042(02)-84}$ 253-84-I

© Издательство «Наука», 1984 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящее время осуществляется переход от неограниченного промысла к ведению рационального рыбного хозяйства, закладываются основы управления продуктивностью и воспроизводством естественных популяций, развивается пресноводное и морское рыбоводство. Перед наукой и практикой поставлены большие и ответственные задачи.

Решение этих неотложных задач, связанных с увеличением рыбопродуктивности внутренних водоемов, с развитием тепловодного и промышленного рыбоводства, с повышением эффективности пастбищного рыбоводства в условиях современного комплексного антропогенного воздействия невозможно без фундаментальных научных исследований. Важнейшее место среди них занимают экологическая физиология и биохимия рыб.

В последние годы в отечественной экологической физиологии и биохимии значительно расширились исследования в области физиологии онтогенеза, экологической эндокринологии, физиологии и биохимии питания и пищеварения, осмотической и ионной регуляции, популяционной физиологии. Усилилось внимание к вопросам биоэнергетики рыб. По ряду направлений — исследованиям в области выявления физиологических и биохимических механизмов адаптаций рыб к факторам водной среды, экологической эндокринологии, физиологии и биохимии онтогенеза — наша наука занимает одно из ведущих мест в мире.

Разработки в области экологической физиологии и биохимии рыб широко используются в практике рыбного хозяйства: при организации искусственного воспроизводства осетровых, при рационализации биотехники выращивания молоди рыб для целей пастбищного и товарного рыбоводства, при создании эффективных кормов и разработке режимов кормления выращиваемых рыб, при обоснованиях акклиматизации и культивирования высокопродуктивных видов рыб.

В настоящем сборнике представлены обзорные статьи, отражающие состояние теоретических и практических разработок во многих перечисленных областях, и перспективы дальнейших исследований.

Доктор биологических наук М. И. Шатуновский

ОСНОВНЫЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ

Л. П. РЫЖКОВ

Разработка общей теории продуктивности биологических систем в условиях усиливающегося воздействия хозяйственной деятельности человека на окружающую среду требует решения многих научных проблем. В частности, для выявления закономерностей продуктивности сообществ или отдельных популяций рыб и разработки рекомендаций по дальнейшему развитию рыбного хозяйства необходимо знать морфофизиологические особенности индивидуального развития водных организмов в постоянно изменяющихся условиях внешней среды. Познавание таких закономерностей целесообразно осуществлять для раннего онтогенеза пресноводных рыб, в основном определяющего численность их популяций.

Учитывая важность таких исследований, работы по изучению морфофизиологических особенностей в раннем онтогенезе рыб получили широкое развитие. Основное внимание уделяется исследованию закономерностей осуществления процессов морфогенеза, роста и обмена веществ на ранних этапах развития рыб как в естественных, так и в искусственных условиях. В изучении морфофизиологических особенностей рыб можно выделить два основных направления: эколого-морфологическое и эколого-физиологическое.

В последнее время интенсивно развивается третье направление—эколого-биохимическое с применением методов молекулярного анализа.

В результате эколого-морфологического направления путем применения методов морфологического анализа развития пищеварительной системы и органов движения, а также экологического анализа особенностей размножения, развития и поведения различных систематических групп ихтиофауны В. В. Васнецовым [1946, 1948, 1953] разработана теория этапности развития рыб, а С. Г. Крыжановским [1948, 1956] — теория экологических групп. Эти теории рассматривают онтогенез организмов как последовательный ряд качественно различных интервалов развития [Еремеева, Смирнов, 1965], осуществляющегося в единстве со средой и являющегося результатом этого единства [Соин, 1968].

В названных и более поздних исследованиях [Рыжков, 1976; Смирнов, 1979; и др.] с большой достоверностью было установлено, что достаточно конкретным интервалом развития является этап, на протяжении которого происходят рост и постепенные качественные изменения, создающие необходимые предпосылки для перехода на новые этапы в весьма короткие промежутки времени, скачкообразно. На примере лососевых рыб автором настоящей статьи [Рыжков, 1976] было доказано существование периодичности изменений скорости дифференцировки организмов. В частности, установлено, что усиление «темпа и увеличение числа дифференцировок обычно наблюдается во время перехода от одного этапа развития к другому — «переходная» стадия [Сытина, Тимофеев, 1973], а их ослабление — на протяжении каждого этапа. Большинство последующих исследований периодичность изменений скорости морфогенеза в онтогенезе различных систематических групп рыб достаточно убедительно подтверждена [Павлов, 1978, 1979; Смирнов, 1979; Столярова, 1979; Чаплыгин, 1979; Шатуновский, 1978; Яндовская и др., 1979; и др.]. Следует отметить, что большинство исследователей за конкретный интервал развития принимают этап, который, с одной стороны, может быть подразделен на ряд стадий, а с другой — объединен в более крупные категории — периоды. Очевидно, правильно придерживаться предложения С. Г. Крыжановского [1956] и весь онтогенез подразделять на четыре периода — эмбриональный, личиночный, мальковый и половозрелый, характеризующиеся определенными морфологическими, экологическими и физиологическими особенностями: эмбриональный период — зародыш находится в оболочке яйца; личиночный период — личинка с эндогенным, смешанным и чисто внешним питанием до появления центральных пластинок чешуи; мальковый период — с начала образования первых склеритов на чешуе до наступления половозрелости; половозрелый период — с момента наступления половозрелости до завершения жизненного цикла. Каждый период подразделяется на ряд этапов с определенными морфофизиологическими и биохимическими особенностями.

У разных видов рыб количество этапов в зависимости от их биологии может быть различным. Так, в личиночный период развития автором настоящей статьи у лосося было выделено семь этапов, а у севанской форели восемь, что обусловлено биологическими особенностями указанных видов. Каждый этап в свою очередь подразделяется на стадии, представляющие конкретную характеристику определенного морфологического и физиологического состояния организма. Исходя из этого переходную стадию можно рассматривать как завершающую каждый этап и обеспечивающую в результате сложных морфофизиологических преобразований переход на новые этапы развития. В процессе онтогенеза темп и число дифференциаций во время переходной стадии сокращаются, а продолжительность морфофизиологических этапов увеличивается.

На основании результатов эколого-физиологических и биохимических исследований было установлено, что большинству видов рыб

в процессе онтогенеза свойственны периодические изменения физиологических и биохимических процессов [Олифан, 1940, 1945а, б, 1965; Вернидуб, 1949; Привольнев, 1949, 1957; Трифонова, 1949; Ральникова, 1954, 1957; Чугу, 1958; Монроу, 1965; Радзинская, 1968; Fessler, Wagner, 1969; и др.]. Частично эти материалы послужили основой для разработки «теории критических периодов» [Трифопова, 1949]. Периоды высокой чувствительности организмов, замедленного роста и усиленного газообмена были названы «критическими». Отсутствие четкой связи между морфологическими и физиологическими преобразованиями потребовало дальнейших уточнений ее положений. Если в конце 40-х годов А. Н. Трифонова [1949] считала возможным существование весьма продолжительных по времени «критических» периодов, то впоследствии было отмечено, что критические периоды находятся на гранях, отделяющих друг от друга морфологически различные стадии развития.

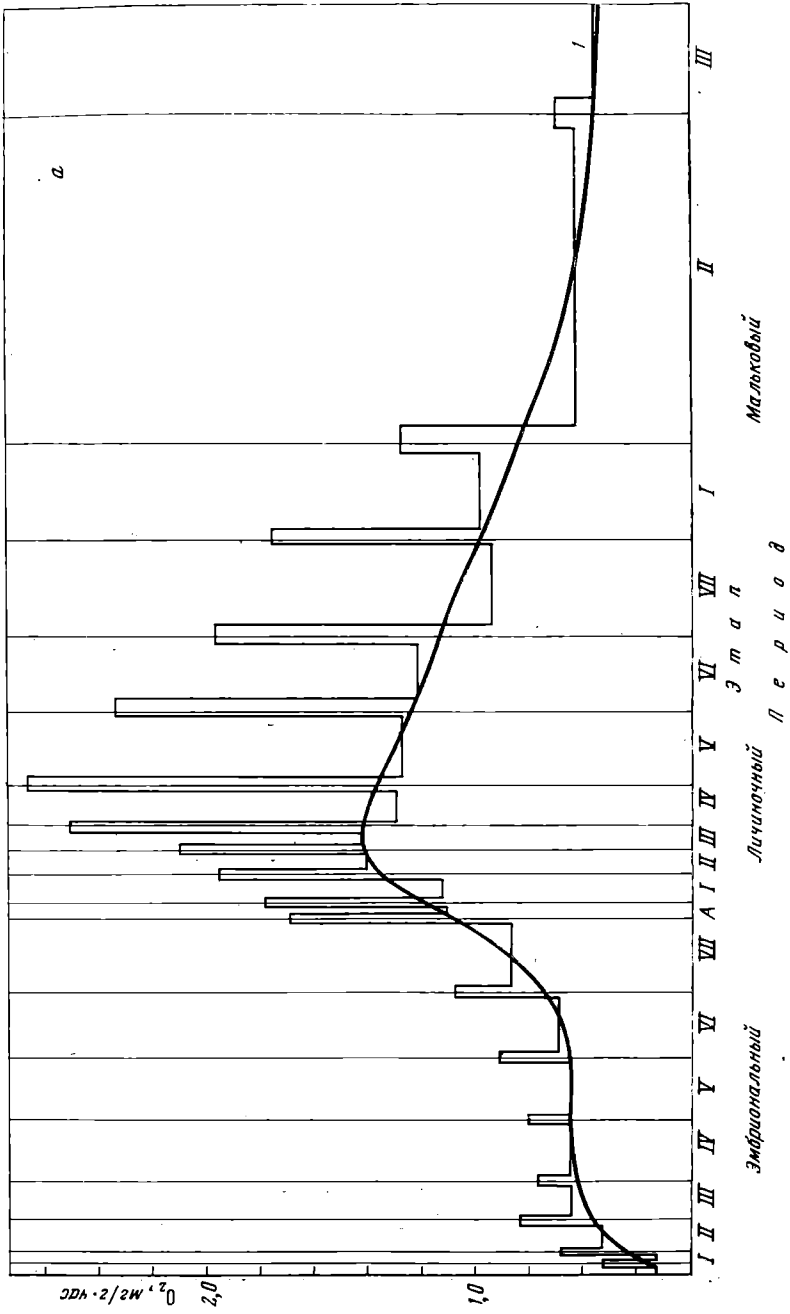
Дальнейшее изучение изменений интенсивности газообмена в раннем онтогенезе лососевых, сиговых и карповых рыб [Рыжков, 1968, 1976] и анализ полученных ранее материалов [Gardner et al., 1922; Keys, 1930; Raffy, 1931; Олифан, 1939, 1940, 1945а, б; Привольнев, 1939, 1940; Трифонова, 1949; Чепракова, 1954; Шаронов, 1957, 1962; Кузнецова, 1958; Петрова, 1958; Лукина, 1973; Продан, 1974; и др.] позволили автору настоящей работы установить существование закономерных периодических изменений интенсивности потребления кислорода (газообмена), тесно связанных с морфологическими преобразованиями организмов.

Общая схема таких изменений приведена на рис. 1, а. Для составления схемы использованы фактические материалы по потреблению кислорода, продолжительности этапов и переходных стадий различных возрастных групп лососевых, сиговых и карповых рыб. Из предложенной схемы следует, что сущность закономерных периодических изменений интенсивности потребления кислорода в раннем онтогенезе пресноводных рыб заключается в значительном возрастании его величин во время переходных стадий и их уменьшении на протяжении всех этапов развития. Каждому этапу развития свойственны конкретные пределы и средние уровни газообмена. Характерной особенностью также является возрастание интенсивности потребления кислорода от момента оплодотворения икры до начала шитания личинок с последующим ее замедлением при дальнейшем развитии молоди рыб. В это время зависимость потребления кислорода от веса тела может быть выражена уравнением параболы [Винберг, 1956]. Параметры этого уравнения рассчитаны для некоторых

→

РИС. 1. Изменение интенсивности потребления кислорода и скорости роста в раннем онтогенезе пресноводных рыб и их взаимосвязь с этапностью развития

а — интенсивность потребления кислорода; б — скорость роста; в — взаимосвязь интенсивности потребления кислорода и скорости роста с этапностью развития рыб. 1 — интенсивность потребления кислорода, мг/г·ч; 2 — среднесуточный прирост сухого веса, %; 3 — среднесуточный прирост сырого веса, %



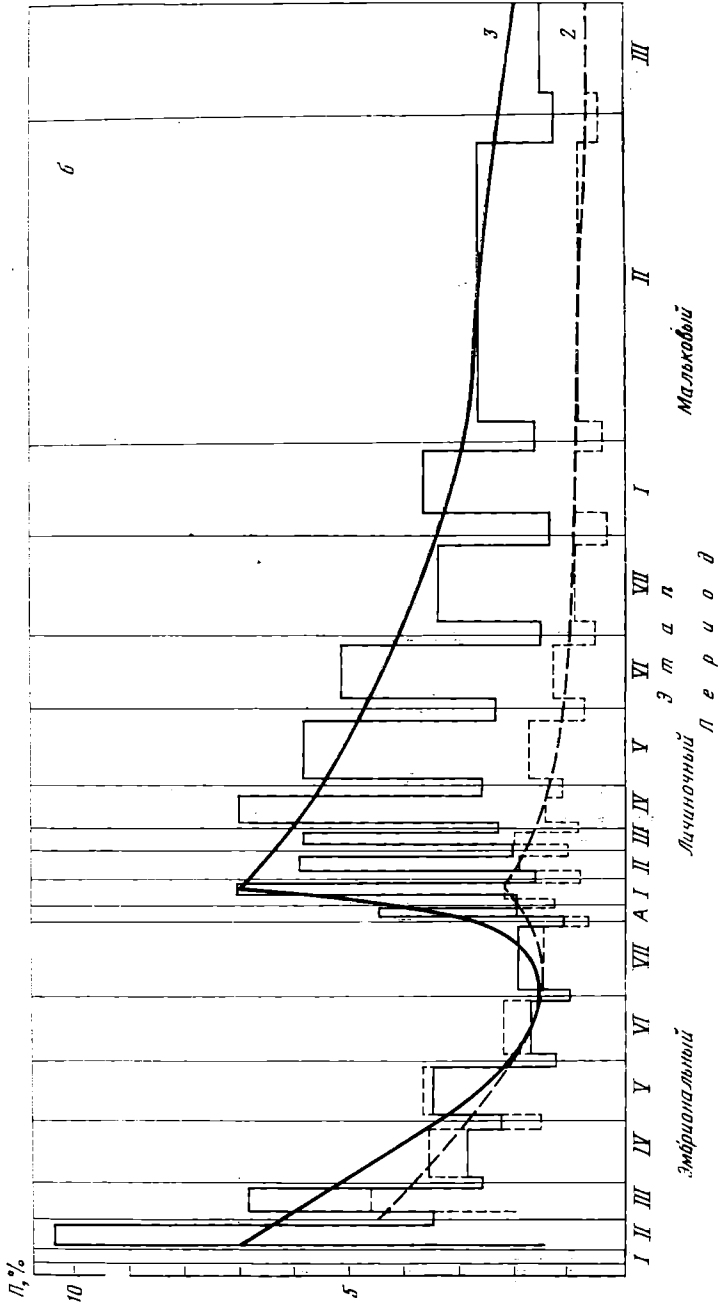


Рис. 1 (продолжение)

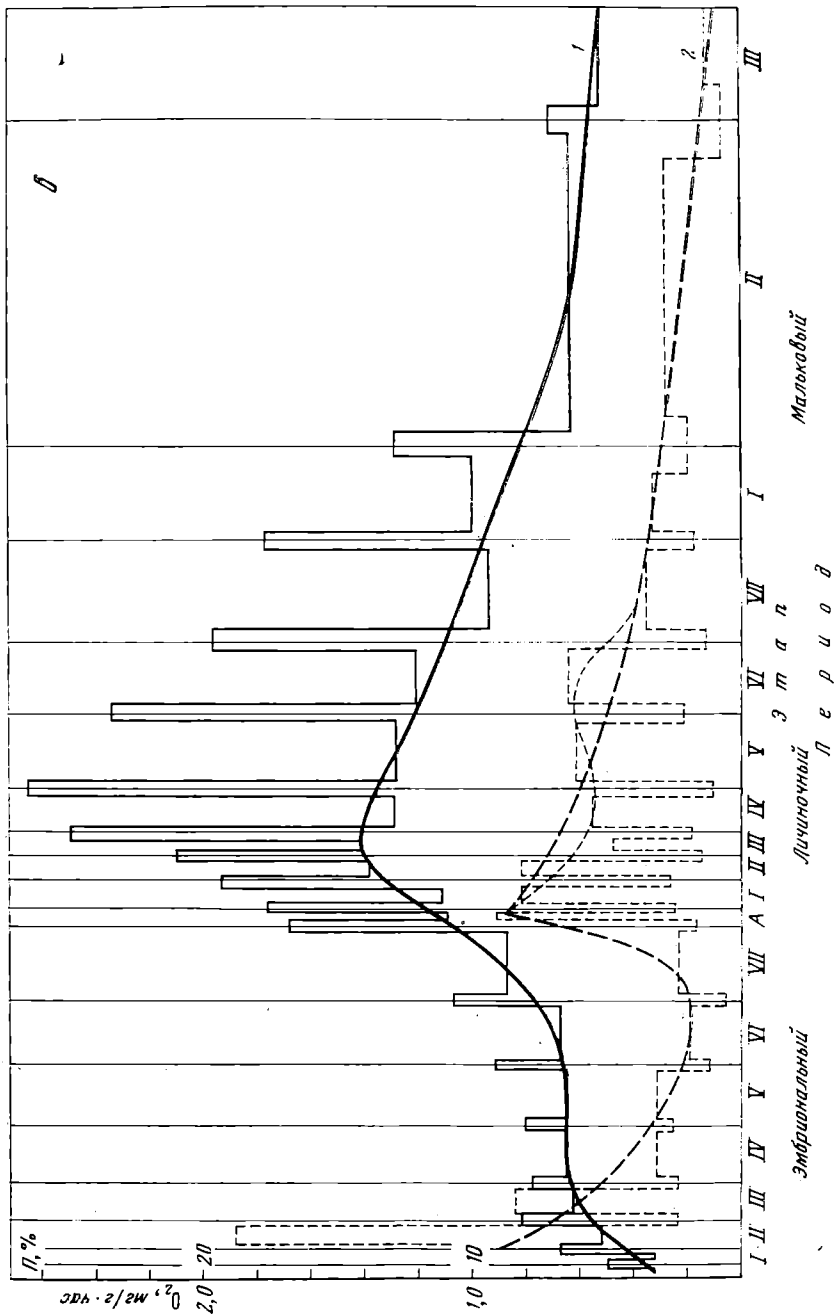


Рис. 1. (окончание)

видов лососевых, сиговых и карповых рыб [Рыжков, 1968, 1976]. Закономерная периодичность изменения линейного и весового роста рыб определяется их достаточно четким возрастанием в начале каждого этапа развития и последующим замедлением на протяжении этапов с минимумом на переходной стадии. Несмотря на некоторое замедление скорости роста организмов на протяжении этапов, каждому этапу развития свойственны конкретные пределы изменения и средние величины скорости, обусловленные морфофизиологическими особенностями организмов в данное время развития. Кроме того, большинству исследованных видов лососевых рыб [Рыжков, 1976] на протяжении эмбрионального периода развития свойственно снижение средней скорости роста от этапа к этапу. Затем при выклеве личинок этот показатель несколько возрастает, а при последующем развитии хорошо прослеживается тенденция к его постепенному уменьшению. В общем виде схема закономерных изменений скорости линейного и весового роста рыб приведена на рис. 1, б.

На основании обобщения материалов по морфологическим и физиологическим изменениям исследованных показателей и их сопоставления между собой разработана общая схема их взаимосвязанных изменений в процессе развития (рис. 1, в). Эта схема позволяет рассчитать параметры уравнений, выражающие количественную зависимость между скоростями линейного и весового роста, между интенсивностью газообмена и весом рыб, а также между некоторыми другими показателями. Схема позволяет также качественно охарактеризовать состояние и конкретные изменения в количественных соотношениях исследованных процессов на каждом конкретном этапе развития организмов.

Каждый качественно новый этап развития начинается со значительного увеличения скорости роста, которая затем несколько замедляется. В начале этапа интенсивность газообмена относительно стабилизируется на уровне, характерном для каждого этапа. Ее величина в 1,5—3,0 раза ниже, чем во время переходной стадии. Темп дифференцировок на протяжении этапа незначителен. К концу этапа как скорость роста, так и интенсивность газообмена достигают минимальных величин; темп дифференцировок может несколько возрастать. Организм подготовлен для перехода на новый этап развития. Путем морфофизиологических и биохимических преобразований во время переходной стадии происходят качественные изменения в организме и он переходит в качественно новый этап. Переходная стадия начинается с резкого увеличения интенсивности потребления кислорода, обеспечивающего необходимые энергетические возможности для морфологических и других преобразований. При достижении максимального уровня дыхания интенсивно возрастает темп дифференцировок. В это время линейный и весовой рост организма достигают своего минимума. Все энергетические возможности организма направлены на быстрое осуществление переходной стадии, во время которой его взаимодействие с окружающей средой недостаточно устойчиво. К концу переходной стадии интенсивность газообмена и темп дифференциации замедляются и к началу этапа

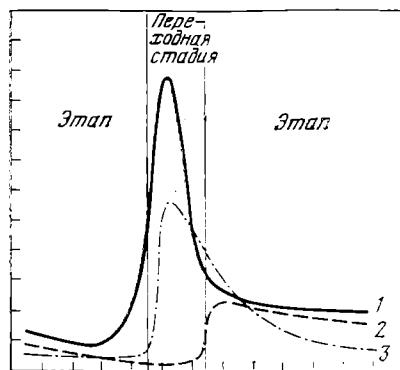
РИС. 2. Изменение скорости роста и интенсивности газообмена при переходе на новые этапы развития

1 — интенсивность газообмена; 2 — скорость роста; 3 — темп дифференциации (условная схема)

относительно стабилизируются, а скорость роста организма возрастает. Изменения, происходящие на протяжении этапа развития и во время переходной стадии, показаны на рис. 2.

Как было показано ранее [Рыжков, 1976], регулирование процессов осуществления и взаимодействия темпа дифференцировок, интенсивности газообмена и скорости роста дуалистично. С одной стороны, регулирующую роль выполняют адаптационные возможности в каждый конкретный момент развития, а с другой — физиолого-биохимические изменения в клетках самого организма. В частности, это можно представить следующим образом: в результате количественных изменений массы тела и мелких качественных преобразований на протяжении всего этапа развития достигается такое состояние, когда морфологические особенности и существующие адаптационные возможности не обеспечивают дальнейшего совершенствования организма; возникает необходимость изменения его состояния, которое бы обеспечило новый, более высокий уровень адаптаций и клеточных реакций организма. Возникшее противоречие — необходимость перестройки и отсутствие имеющихся в организме возможностей — осуществляется во время переходной стадии в очень короткий промежуток времени путем интенсивных преобразований ведущих систем организма. Предложенная схема позволяет объяснить выявленные ранее изменения во взаимодействии скорости роста и интенсивности потребления кислорода [Вершидуб, 1941, 1949; Привольнев, 1947, 1949; Трифонова, 1949; Чепракова, 1954; Шамардина, 1954, 1957; Петрова, 1958; и др.].

Дальнейшее изучение выявленной закономерности периодичности осуществления процессов дифференциации организма, скорости роста и интенсивности газообмена может иметь теоретический и практический интерес для исследования продуктивности биологических систем и рационального использования их продукции при условии организации исследований на новом энергетическом уровне. В частности, накопленные фактические материалы, предложенные схемы и уравнения для описания количественных зависимостей процессов, протекающих в организмах [Ивлев, 1939, 1954; Вилберг, 1956, 1972; Bertalanfy, 1964; Зотин, 1973, 1974; Рыжков, 1976; и др.], требуют дальнейшего обобщения, так как не решают конкретных вопросов закономерных изменений взаимодействия пластического и функционального обмена на определенных этапах развития организмов. Они выявляют особенности и направленность изменения ор-



гашизма в конкретные моменты онтогенеза, а также определяют основные компоненты экосистем, наиболее экономично использующие кормовые ресурсы водоемов.

Пластический (P) и функциональный (R) обмен в настоящее время известны как основные элементы энергетического баланса организмов; их взаимосвязь может быть выражена следующим уравнением:

$$C = P + R + E,$$

где C — энергия потребленной пищи, дж; P — энергия пластического обмена, дж; R — энергия функционального обмена, дж; E — энергия экскрементов, дж.

В общем виде сумма энергии пластического и функционального обмена характеризует количество ассимилированной энергии пищи (A , дж).

Отношение абсолютного количества энергии пластического обмена к абсолютному количеству ассимилированной энергии пищи свидетельствует о степени ее использования на рост (без учета генеративного обмена) и выражается коэффициентом P/A . Аналогичное отношение между абсолютными показателями функционального обмена и ассимилированной энергией пищи выражается коэффициентом R/A и свидетельствует об относительной величине использования ассимилированной энергии на осуществление жизненных функций. Об использовании энергии на генеративный обмен можно судить по коэффициенту G/A . Если не учитывать энергетические потребности на образование отторгаемой при жизни слизи, величины которых незначительны, то сумма показателей названных коэффициентов должна равняться 100, т. е.

$$P/A + R/A + G/A = 100.$$

Если требуется определить относительное количество энергии, расходуемое на названные стороны обмена в % от общей величины трансформированной энергии пищи, то это можно осуществить по величинам коэффициентов P/C , R/C и G/C . Кроме того, об эффективности использования трансформированной энергии пищи на рост можно судить по величине коэффициента C/P .

В качестве материала для исследования закономерностей взаимодействия процессов пластического и функционального обмена в раннем онтогенезе пресноводных рыб были использованы результаты собственных опубликованных [Рыжков, 1968, 1976], неопубликованных экспериментальных работ и литературные данные Ф. И. Безлер [1939], П. А. Коржуева [1941], В. И. Олифан [1945а, б], М. Ф. Вернидуб, М. И. Гузевой [1950], Д. Н. Логвинович [1960] и других исследователей.

Абсолютные показатели пластического и функционального обмена определялись расчетным методом на основании литературных данных или результатов собственных исследований. Для этого было принято, что энергоемкость 1 г сухого вещества тела рыбы равняется 20,5 тыс. дж, а 1 г сырого вещества 4,1 тыс. дж или соответст-

вешно 5 и 1 тыс. кал [Винберг, 1956]. Зная прирост сухой или сырой массы тела за определенный промежуток времени, нетрудно этот прирост выразить в энергетических единицах и тем самым определить абсолютные показатели пластического обмена. Величину генеративного обмена не рассчитывали, так как все исследования были выполнены только с эмбрионами, личинками и мальками рыб. Известно, что в это время использование энергии на генеративный обмен близко к нулю. Следовательно, в этой работе приведены материалы по интенсивности пластического обмена на основании данных абсолютного прироста массы тела молоди рыб. Однако для определения достоверности полученных таким способом результатов показатели энергоемкости сухой и сырой массы тела молоди рыб для лососевых видов были рассчитаны по биохимическому составу [Рыжков, 1976]. Оба метода расчета дали весьма близкие результаты.

Для определения интенсивности функционального обмена использовали данные по скорости потребления кислорода в миллиграммах, величину которой умножали на оксикалорийный коэффициент 3,36 для выражения этого показателя в калориях и — на 13,8 для выражения в джоулях. При выражении интенсивности потребления кислорода в других единицах измерения соответственно применяли другие величины коэффициентов. Энергию ассимилированной пищи определяли по сумме абсолютных показателей пластического и функционального обмена: $A = P + R$.

Относительные показатели использования трансформированной энергии пищи на пластический и функциональный обмен рассчитывали по величинам указанных выше коэффициентов.

Рассмотрим изменение абсолютных показателей пластического и функционального обмена в раннем онтогенезе пресноводных рыб. Очевидно, такое рассмотрение целесообразно начать с медленно развивающихся лососевых видов рыб. В табл. 1—3 приведены абсолютные показатели использования трансформированной энергии пищи на пластический и функциональный обмен эмбрионов, личинок и мальков пресноводного лосося из р. Хиитола (бассейн Ладожского озера). Из приведенных в таблицах средних показателей использования трансформированной энергии пищи на основные процессы обмена веществ следует, что их средние величины имеют общую тенденцию к увеличению в процессе развития организмов. Если не учитывать первый этап эмбрионального периода, то к моменту выклева личинок (VII этап) величина пластического обмена у лосося возрастает в 5,8 раза. Эта тенденция более сильно выражена при использовании энергии на функциональный обмен; величина которого за период эмбриогенеза возрастает в 32 раза (от 0,03 до 0,96 дж/сутки). В личиночный и мальковый периоды развития пресноводного лосося тенденция к увеличению исследуемых показателей обмена выражена также достаточно четко (табл. 1—3).

Аналогичное увеличение абсолютных показателей использования трансформированной энергии пищи на пластический и функциональный обмен отмечено при развитии эмбрионов, личинок и мальков осеннерестующих гегаркуни и зимнего бахтака (рис. 3, а, б)

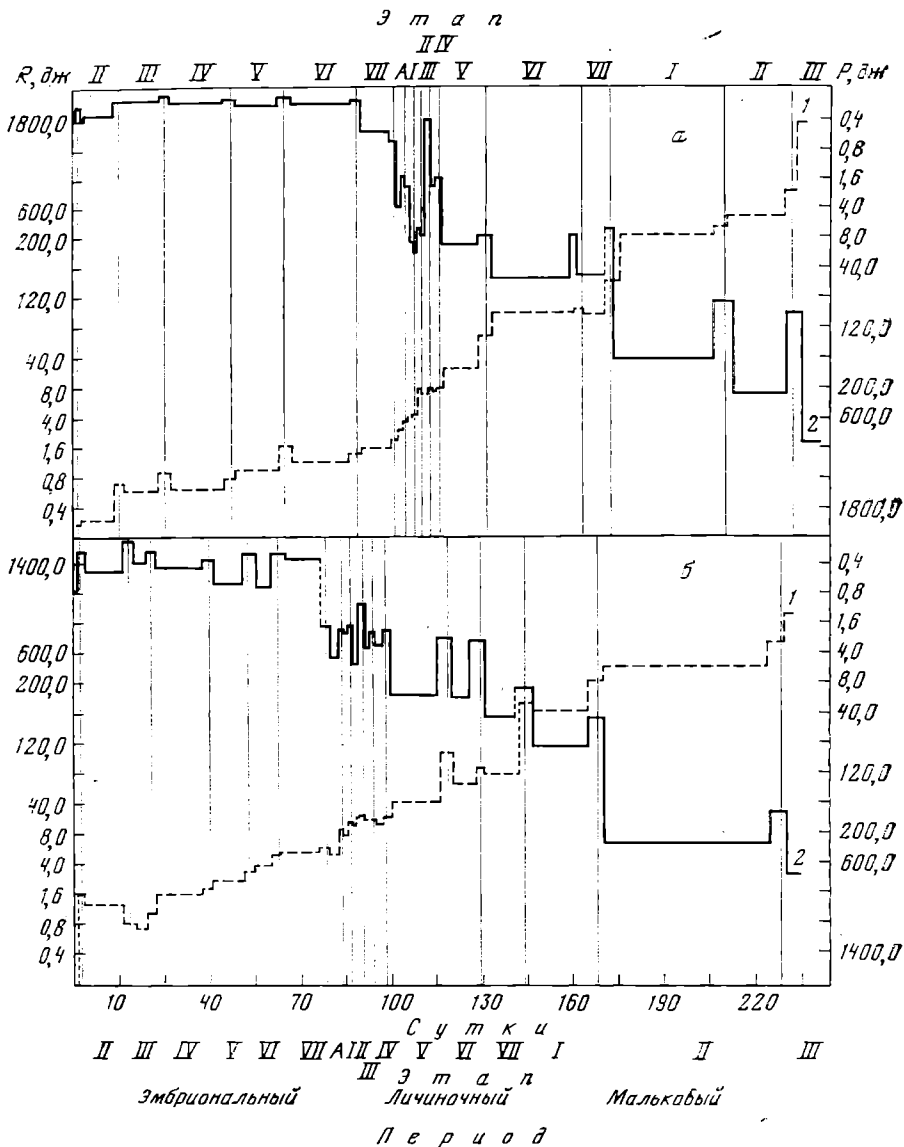


РИС. 3. Изменения интенсивности пластического и функционального обмена в раннем онтогенезе осеннерестующих рыб
 а — зимний бахтак; б — гегаркуни. 1 — функциональный обмен; 2 — пластический обмен
 и весеннерестующих летнего бахтака и радужной форели (рис. 4, а, б).

При анализе литературных источников также установлено четкое увеличение абсолютных показателей пластического и функционального обмена в процессе развития молоди рыб. Например, за 2 ме-

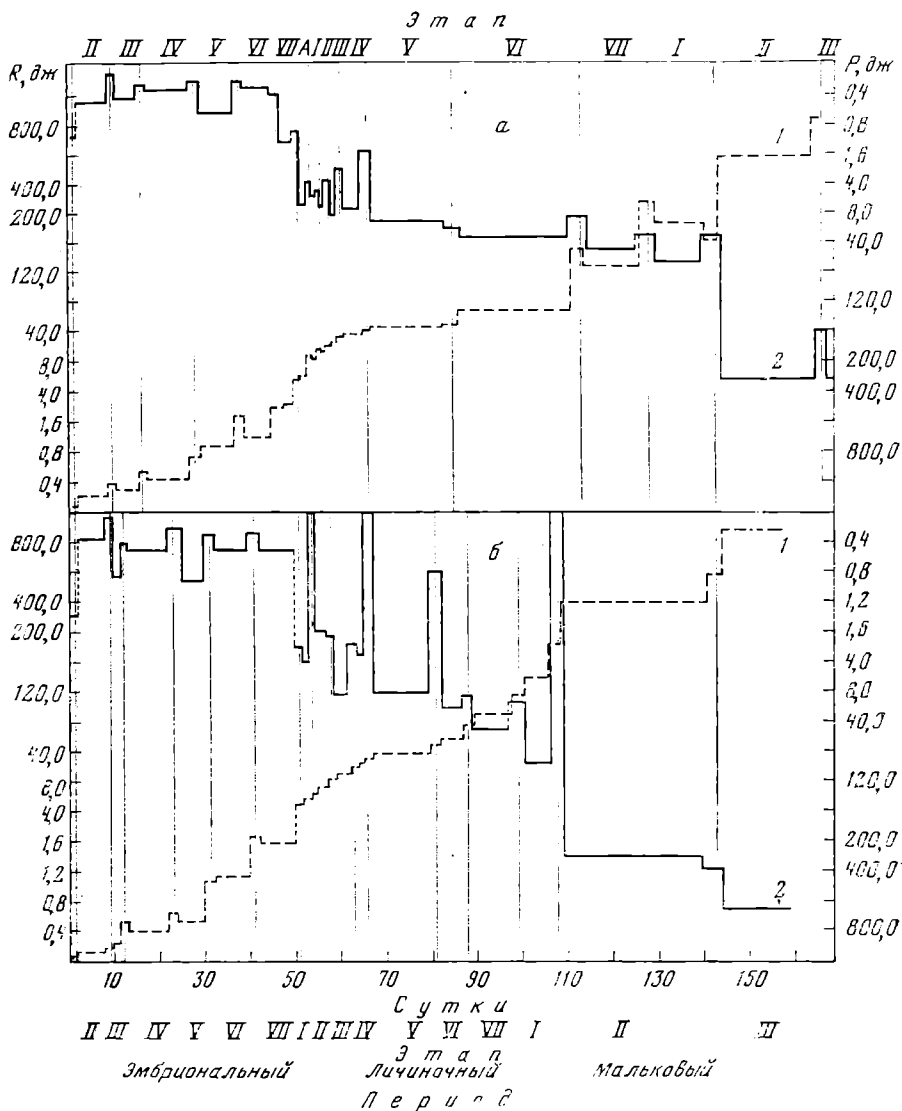


РИС. 4. Изменение интенсивности пластического и функционального обмена в раннем онтогенезе весеннерестующих рыб
 а — летний бахтак; б — радужная форель. 1 — функциональный обмен; 2 — пластический обмен

сяца развития молоди плотвы [Вернидуб, Гузева, 1950] величина пластического обмена у нее возросла в 6 раз, а функционального — в 15 раз. За 30 дней развития молоди леща [Рыжков, 1958] оба исследуемых показателя увеличились в 5 раз. У мальков севрюги [Олифан, 1945а, б] за 49 дней развития абсолютные показатели

44160

ТАБЛИЦА 1. Использование трансформированной энергии пищи на пластический и функциональный обмен эмбрионов пресноводного лосося

Этап и переходная стадия (ПС)	P, Дж/сутки	R, Дж/сутки	Этап и переходная стадия (ПС)	P, Дж/сутки	R, Дж/сутки
I	0,78	0,03	ПС	0,00	0,16
ПС	0,04	0,20	V	0,29	0,14
II	0,12	0,04	ПС	0,08	0,45
ПС	0,08	0,07	VI	0,41	0,44
III	0,33	0,05	ПС	0,08	0,60
ПС	0,17	0,09	VII	0,70	0,96
IV	0,21	0,08	—	—	—

ТАБЛИЦА 2. Использование трансформированной энергии пищи на пластический и функциональный обмен личинок пресноводного лосося

Этап и переходная стадия (ПС)	P, Дж/сутки	R, Дж/сутки	Этап и переходная стадия (ПС)	P, Дж/сутки	R, Дж/сутки
ПС	1,84	8,20	IV	13,28	30,13
I	18,33	11,48	ПС	8,45	41,82
ПС	9,84	12,26	V	15,42	57,15
II	20,62	18,03	ПС	6,44	80,36
ПС	1,23	18,48	VI	106,31	147,03
III	1,58	17,06	ПС	61,50	178,76
ПС	0,57	17,22	VII	77,57	130,95

ТАБЛИЦА 3. Использование трансформированной энергии пищи на пластический и функциональный обмен мальков пресноводного лосося

Этап и переходная стадия (ПС)	P, Дж/сутки	R, Дж/сутки	Этап и переходная стадия (ПС)	P, Дж/сутки	R, Дж/сутки
ПС	34,03	128,74	II	195,69	304,60
I	85,03	114,35	ПС	123,41	585,07
ПС	123,00	243,54	III	658,13	1066,24

пластического обмена увеличились в 16,7 раза и функционального обмена — в 31,5 раза. У мальков осетра [Коржуев, 1941] за 25 дней развития исследуемые показатели возросли соответственно в 14,8 и 8,5 раза; у другой группы молоди осетров они возросли в 120 и 7 раз, а у севрюги в 6,8 и 10,0 раз.

Таким образом, из анализа приведенных материалов следует что увеличение абсолютных показателей пластического и функционального обмена в процессе раннего онтогенеза пресноводных видов рыб является закономерностью их развития. Это явление, очевидно, обусловлено общим увеличением массы тела рыб, требующим в процессе развития повышения потребностей энергетических ресурсов

как для построения тела организмов, так и для осуществления основных процессов жизнедеятельности.

При сопоставлении полученных результатов (см. рис. 3, а, б и 4, а, б) с приведенными выше литературными материалами можно с достаточной степенью достоверности утверждать, что для большинства пресноводных видов рыб более значительное увеличение скорости функционального обмена по сравнению с пластическим обменом является закономерностью. Из доступных материалов противоположное явление наблюдалось лишь у молоди осетра [Коржуев, 1941], что требует дополнительной проверки.

При более детальном анализе имеющихся материалов видно, что закономерное увеличение абсолютных величин пластического и функционального обмена в процессе развития молоди пресноводных рыб происходит не равномерно, а прерывисто путем периодических подъемов и спадов. Как видно из табл. 1—3 и рис. 1—4, резкие и часто весьма значительные увеличения абсолютных величин функционального обмена происходят во время усиленной дифференциации организмов при переходе от одного этапа развития к другому. Так, в эмбриональный период пресноводного лосося значительно усиленная интенсивность функционального обмена наблюдалась при переходе на новые этапы развития в возрасте около одних суток (в 6,7 раза), на 17-е (в 1,8 раза), на 29—30-е (в 1,8 раза), на 52—53-и (в 2 раза), на 87—88-е (в 3,2 раза) и на 129—133-и сутки развития (в 1,4 раза). У личинок и мальков пресноводного лосося аналогичные изменения также отмечены во время переходной стадии в возрасте первых суток, 4—5, 10, 15, 25—26, 40—42, 56—58, 60—62, 86—88 и т. д. суток развития. В частности, при переходе на первый личиночный этап развития интенсивность функционального обмена в среднем увеличилась в 8,5 раза, на II этап — в 1,1 раза, на III — в 1,07 раза, на IV — в 1,4 раза и т. д. Сходные изменения автор наблюдал у всех рас севанской форели (см. рис. 3, 4, а) и у различных групп радужной форели (см. рис. 4, б). У молоди леща [Рыжков, 1958] значительное возрастание показателей функционального обмена также отмечено во время переходных стадий в возрасте 7, 12, 15, 17—18, 20—21, 26—28 и 30 суток, когда наблюдается значительная интенсификация процессов морфогенеза.

Подтверждается также существование периодических изменений абсолютных показателей функционального обмена в раннем онтогенезе некоторых пресноводных рыб и при обработке и анализе литературных данных различных исследователей. Значительное усиление функционального обмена (по потреблению кислорода) отмечала на 9-й день развития золотой рыбки Ю. И. Чепракова [1954]. Это явление автор объяснила переходом организма от одного этапа развития к другому. Периодические изменения исследуемых показателей отмечали З. И. Петрова [1958] для карпа в возрасте 3, 6, 8, 11 и 23 суток, Д. Н. Логвинович [1960] для рыбка перед переходом на этапы смешанного и внешнего питания, А. И. Мещерякова, Ж. А. Черняев [1963] для байкальского омуля на «стадии» гастрюляции, в начале пульсации сердца, образовании форменных элемен-

тов крови; периодичность изменения исследуемого показателя была установлена также для молоди судака [Кузнецова, 1958], сельди [Holliday, et al., 1964], североохотской кеты [Лукина, 1973] и т. д.

Анализируя приведенные в табл. 1—3 и на рис. 3 и 4 фактические материалы, можно отметить периодические изменения использования трансформированной энергии пищи на пластический обмен. В большинстве случаев максимальные показатели пластического обмена наблюдаются после снижения величин функционального обмена, т. е. в начале каждого этапа развития. На протяжении каждого этапа уровень пластического обмена относительно стабилизируется с общей тенденцией к снижению в конце этапа. Минимальные величины пластического обмена обычно наблюдаются во время усиленного морфогенеза при интенсивном функциональном обмене, который осуществляется на протяжении переходной стадии.

Для большей ясности выявленных закономерных изменений пластического обмена в раннем онтогенезе рыб рассмотрим колебания его величин у личинок лосося. В возрасте 12—15 суток величина пластического обмена у личинок лосося была 1,68 дж/сутки. К этому времени функциональный обмен достиг максимума (осуществлялся переход на новый этап развития) и равнялся 17,2 дж/сутки. В возрасте 15—18 суток, после перехода на качественно новый этап развития, интенсивность пластического обмена увеличилась до 15,4 дж/сутки, а в возрасте 18—21 суток — даже до 17,7 дж/сутки с последующим снижением на протяжении этапа до 8,4 дж/сутки. Средний уровень функционального обмена на протяжении этого этапа равнялся 13,3 дж/сутки. При переходе на следующий этап развития величина пластического обмена вновь уменьшилась до 8 дж/сутки (параллельно возросло использование энергии на функциональный обмен до 42 дж/сутки). На новом этапе отмечено увеличение пластического обмена до 15,5 дж/сутки. Не менее показательное изменение величины пластического обмена при переходе молоди лосося на первый мальковый этап развития. Во время переходной стадии средняя величина пластического обмена у молоди лосося равняется 34,0 дж/сутки, а в начале этапа развития возрастает до 85,0 дж/сутки. При минимальной величине пластического обмена интенсивность функционального обмена равняется 128,7 дж/сутки, затем она снижается и в среднем составляет 114,3 дж/сутки. Можно еще приводить примеры периодичности изменений пластического обмена. Однако изложенные факты и результаты табл. (1—3 и рис. 3 и 4) достаточно убедительно свидетельствуют о периодичности в изменении величин как пластического, так и функционального обмена.

Анализируя приведенные результаты собственных экспериментов и литературные данные, можно допустить, что изменения величины функционального и пластического обмена тесно взаимосвязаны между собой и связаны с интенсивностью процессов морфогенеза. Известно, что наиболее интенсивно морфологические преобразования осуществляются во время перехода от одного этапа развития к другому — во время переходной стадии. Рассмотрим, каким образом осуществляются изменения и взаимосвязь процессов пластиче-

ского и функционального обмена на протяжении этой стадии. Как следует из анализа приведенных материалов (см. рис. 3 и 4), при переходе на новый этап развития осуществляется резкое и чаще всего значительное увеличение использования трансформированной энергии пищи на функциональный обмен, обеспечивающий необходимой энергией морфологические преобразования. Об этом свидетельствует нарастание темпа дифференцировок и морфологических изменений.

Биологическая целесообразность увеличения энергетических расходов на функциональный обмен заключается в необходимости быстрого осуществления перехода организма в качественно новое состояние и тем самым устранения возникшего к концу предыдущего этапа некоторого неравновесия между организмом и средой. После перехода на новый этап развития интенсивность функционального обмена снижается, величина пластического обмена увеличивается, т. е. происходит перераспределение общей энергии пищи на различные процессы обмена веществ, имеющие в каждый конкретный момент наиболее важное значение для развития и роста организмов. Иногда отмечается одновременное увеличение абсолютных показателей функционального и пластического обмена в начале нового этапа развития.

Одновременное увеличение пластического и функционального обмена в начале новых этапов развития может быть связано со значительными осложнениями структуры организмов и весьма существенными изменениями их биологии. Например, в начале пятого личиночного этапа развития пресноводного лосося абсолютные показатели пластического и функционального обмена увеличились, но в различной степени. Расход энергии на пластический обмен возрос в 3,7 раза, на функциональный — в 1,2 раза по сравнению с переходной стадией. Пятый этап развития личинок лосося — начало смешанного питания. В это время возрастают затраты энергии на поиск пищи, ее захват, переваривание и т. д., т. е. возникает существенная потребность в дальнейшем усилении функционального обмена.

На протяжении каждого отдельного этапа развития пластический обмен обычно превалирует над функциональным, величина которого чаще всего к концу этапа понижается. Это может быть связано с исчерпыванием возможностей как морфологических, так и функциональных конкретного этапа развития организма. Возникает необходимость новых морфофизиологических и биохимических преобразований для перехода на новый этап развития.

Более наглядное представление о скорости и взаимосвязи процессов пластического и функционального обмена может быть получено при исследовании изменения величин коэффициентов P/A и R/A в раннем онтогенезе рыб (табл. 4—6).

Рассматривая изменения коэффициентов P/A и R/A в раннем онтогенезе лососевых рыб, можно отметить периодичность колебаний их величин с общей тенденцией к уменьшению показателя P/A и к увеличению R/A . Периодичность изменения P/A проявляется в более высоких значениях на протяжении этапов развития

ТАБЛИЦА 4. Изменение интенсивности использования трансформированной энергии пищи на рост и осуществление жизненных функций у эмбрионов лососевых рыб

Этап и переходная стадия (ПС)	Пресноводный лосось		Зимний бахтак		Гегаркуни		Летний бахтак		Радужная форель	
	P/A	R/A	P/A	R/A	P/A	R/A	P/A	R/A	P/A	R/A
I	96,3	3,7	94,3	5,7	95,2	4,8	95,6	4,4	96,6	3,4
ПС	16,7	83,3	51,0	49,0	7,1	92,9	—	—	—	—
II	75,0	25,0	61,5	39,5	25,3	74,7	67,7	32,3	76,3	23,7
ПС	53,3	46,7	13,9	86,1	4,2	95,8	23,4	76,6	29,8	70,2
III	86,8	13,2	18,5	81,5	24,8	75,2	74,4	25,6	78,8	21,2
ПС	65,4	34,6	4,4	95,6	14,5	85,5	35,0	65,0	46,0	54,0
IV	72,4	27,6	23,0	77,0	19,2	80,8	44,3	55,7	56,0	44,0
ПС	0	100,0	4,7	95,3	16,3	84,7	23,6	76,4	27,0	73,0
V	67,4	32,6	23,8	76,2	20,4	79,6	40,9	59,1	61,3	38,7
ПС	15,1	84,9	4,7	95,3	6,8	93,2	11,5	88,5	22,5	77,5
VI	48,3	51,7	15,8	84,2	15,4	84,6	16,1	83,9	30,9	69,1
ПС	11,8	88,2	11,7	88,3	5,1	94,9	13,5	86,5	10,9	89,1
VII	42,2	57,8	25,7	74,3	5,5	95,5	33,1	66,9	21,8	78,2
Среднее	50,1	49,9	26,4	73,6	15,6	84,4	44,5	55,5	43,4	56,0

(особенно в начале этапов) [Рыжков, 1976] и минимальных величинах во время переходных стадий. Так, средние значения P/A на протяжении этапов развития эмбрионов пресноводного лосося равнялись 69,8 (колебания 42,2—96,3), а во время переходных стадий лишь 27,0. Соответственно эти значения для эмбрионов зимнего

ТАБЛИЦА 5. Изменение интенсивности использования трансформированной энергии пищи на рост и осуществление жизненных функций у личинок лососевых рыб

Этап и переходная стадия (ПС)	Пресноводный лосось		Зимний бахтак		Гегаркуни		Летний бахтак		Радужная форель	
	P/A	R/A	P/A	R/A	P/A	R/A	P/A	R/A	P/A	R/A
ПС	18,3	81,7	31,1	68,9	18,6	81,4	15,4	84,6	40,8	59,2
A	—	—	69,0	31,0	41,5	58,5	54,9	45,1	—	—
ПС	18,3	81,7	32,4	67,6	22,4	77,4	37,9	62,1	40,8	56,7
I	61,5	38,5	38,1	61,9	24,8	75,2	41,4	58,6	43,3	56,7
ПС	44,5	55,5	68,8	31,2	17,3	82,7	33,2	66,8	0	100,0
II	53,4	46,6	73,2	26,8	26,7	73,3	37,8	62,2	37,5	62,5
ПС	6,2	93,8	47,0	53,0	5,0	95,0	21,9	78,1	36,0	64,0
III	8,2	91,8	49,4	50,6	16,9	83,1	36,0	64,0	46,7	53,3
ПС	3,2	96,8	4,7	95,3	10,4	89,6	13,9	86,1	15,5	84,5
IV	33,1	66,9	25,3	74,7	15,6	84,4	29,1	70,9	20,7	79,3
ПС	16,8	83,2	15,2	84,8	7,3	92,7	6,4	93,6	0	100,0
V	21,2	78,8	37,9	62,1	23,0	77,0	31,8	68,2	26,9	73,1
ПС	7,4	92,6	18,2	81,8	2,0	98,0	25,0	75,0	2,0	98,0
VI	41,9	58,1	36,6	63,4	24,4	75,6	35,6	64,4	37,6	62,4
ПС	25,6	74,4	4,8	95,2	2,8	97,2	9,3	90,7	25,3	74,7
VII	37,2	62,8	23,4	76,6	31,3	69,7	29,5	70,5	33,1	66,9
Среднее	27,0	73,0	32,2	67,8	26,5	73,5	32,2	67,8	33,4	66,6

ТАБЛИЦА 6. Изменение интенсивности использования трансформированной энергии пищи на рост и осуществление жизненных функций у мальков лососевых рыб

Этап и переходная стадия (ПС)	Пресноводный лосось		Зимний бахтак		Гегаркуни		Летний бахтак		Радужная форель	
	P/A	R/A	P/A	R/A	P/A	R/A	P/A	R/A	P/A	R/A
ПС	20,9	79,1	4,2	95,8	4,3	95,7	10,6	89,4	20,4	79,6
I	40,6	59,4	39,3	60,7	33,0	67,0	26,4	73,6	41,3	58,7
ПС	33,6	66,4	14,4	85,6	13,3	86,7	11,0	89,0	0	100,0
II	39,6	60,4	33,3	66,7	32,2	67,8	31,8	68,2	40,8	59,2
ПС	17,4	82,6	12,0	88,0	14,7	85,3	16,2	83,8	36,9	63,1
III	42,5	57,5	33,4	66,6	35,1	64,9	27,8	72,2	38,0	62,0
Среднее	32,4	67,6	33,5	66,5	33,1	66,9	31,3	68,7	40,0	60,0

бахтака равнялись 37,5 и 15,1, для гегаркуни 29,4 и 9,0, летнего бахтака 53,2 и 21,4 и для радужной форели 60,3 и 27,2. Аналогичная зависимость величин P/A наблюдается для личинок и мальков всех исследованных видов рыб (см. табл. 5, 6). В качестве примера приведем значения P/A для личинок лосося, которые на протяжении этапов равнялись 36,6, а во время переходных стадий 19,4.

Периодичность изменения R/A , наоборот, проявляется в резком увеличении его значений во время переходных стадий и снижении на протяжении этапов развития (см. табл. 4—6). В качестве примера приведем его средние величины для личинок пресноводного лосося, которые на протяжении этапа равнялись 63,4, а во время переходной стадии 80,6. Соответственно для личинок зимнего бахтака эти показатели равнялись 55,9 и 72,2 гегаркуни 74,5 и 89,5, летнего бахтака 63,0 и 80,9 и для радужной форели 64,9 и 83,1.

О периодичности изменения величин коэффициентов P/A и R/A , характеризующих использование трансформированной энергии пищи на пластический и функциональный обмен, свидетельствуют также материалы, приведенные на рис. 5. У молоди осетра (см. рис. 5, а, б) в возрасте 7—9 суток величина коэффициента P/A равняется 0, т. е. рост рыб практически прекратился. Вся энергия пищи используется на функциональный обмен. Этот момент, как следует из материалов П. А. Коржуева [1941], характеризуется подготовкой личинок к переходу на внешнее питание. Затем до 13-х суток использование энергии на рост увеличивается ($P/A = 15,5—56,4$). В возрасте 13 суток наблюдается новое замедление пластического обмена с последующим его усилением после 15-дневного возраста и т. д. Величина коэффициента R/A изменяется в противоположном направлении. По данным В. И. Олифан [1945], у севрюги увеличение коэффициента R/A наблюдается на протяжении этапов развития (см. рис. 1, в). Аналогичные явления изменения величин коэффициентов отмечены у леща [Рыжков, 1968], плотвы [Вернидуб, Гузева, 1950], личинок верховки [Безлер, 1939] и других видов рыб (см. рис. 1, г, д, е).

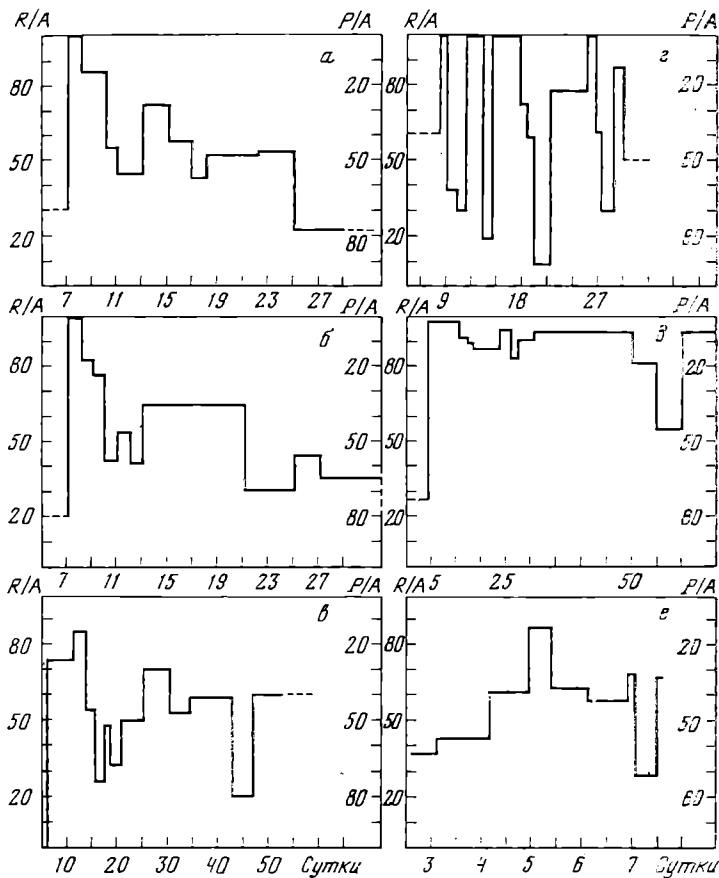


Рис. 5. Изменения показателей коэффициентов P/A и R/A в раннем онтогенезе пресноводных рыб
 а — осетр [Коржуев, 1941]; б — осетр [Коржуев, 1941]; в — севрюга [Олифан, 1965];
 г — лещ [Рыжков, 1968]; д — плотва [Вериндуб, Гузева, 1950]; е — верховка [Безлер, 1939]

О тенденции к увеличению значений коэффициентов R/A и уменьшению P/A в раннем онтогенезе пресноводных видов рыб можно судить по результатам исследований, приведенным в табл. 4—6 и на рис. 1. Для убедительности можно привести показатели коэффициентов для некоторых исследованных видов рыб. В частности, за 7 суток развития личинок верховки [Безлер, 1939] величина P/A уменьшилась с 50,1 до 40,7; за 30 суток развития личинок леща этот показатель сократился с 44,6 до 33,5, за 450 суток развития лосося — с 96,0 до 40,7 и т. д. Эти данные весьма убедительно свидетельствуют о четко выраженной закономерности последовательного уменьшения значений P/A и увеличения R/A в процессе раннего онтогенеза пресноводных рыб.

Обобщая изложенные материалы, представляется возможность сделать следующие выводы:

значения исследованных показателей (темп дифференциации, скорость роста, интенсивность потребления кислорода, пластический и функциональный обмен, коэффициенты P/A и R/A) прерывисто и в определенной закономерной последовательности изменяются на протяжении раннего онтогенеза пресноводных рыб;

прерывистость их изменения обуславливается, с одной стороны, резким увеличением темпа дифференцировок, потребления кислорода, интенсивности функционального обмена и величины коэффициента R/A и, с другой стороны, уменьшением величин скорости роста, пластического обмена и коэффициентов P/A во время перехода от одного этапа развития к другому с последующим уменьшением первых и увеличением вторых на протяжении каждого этапа развития;

закономерная последовательность изменения исследованных показателей обуславливается усилением потребления кислорода и увеличением функционального обмена (а также коэффициента R/A) в начале переходной стадии, создающим энергетические предпосылки для бурного усиления темпа дифференцировок, затем снижением всех названных показателей и последующим увеличением пластического обмена и скорости роста (а также коэффициента P/A);

абсолютные показатели скорости роста, интенсивности потребления кислорода, функционального и пластического обмена и величина коэффициента R/A в процессе развития пресноводных рыб возрастают, а темп дифференциации и коэффициент P/A уменьшаются.

ЛИТЕРАТУРА

- Безлер Ф. И. О дыхании личинок верховки. — ДАН СССР, 1939, т. 23, № 1, с. 102—106.
- Васнецов В. В. Дивергенция и адаптация в онтогенезе. — Зоол. журн., 1946, т. 25, вып. 3, с. 185—200.
- Васнецов В. В. Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 253 с.
- Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб. — В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 207—217.
- Вернидуб М. Ф. Критические периоды в эмбриональном развитии палуп (Salvelinus fontinalis) и их физиологическая характеристика. — ДАН СССР, 1941, т. 32, № 4, с. 537—539.
- Вернидуб М. Ф. Критические периоды в развитии яиц и личинок рыб и их практическое значение. — Вестн. ЛГУ, 1949, № 4, с. 69—98.
- Вернидуб М. Ф., Гузова М. И. О морфологических этапах в развитии личинок рыб. — ДАН СССР, 1950, т. 71, вып. 3, с. 585—588.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1956. 251 с.
- Винберг Г. Г. Исследования биологического баланса энергии и биологической продуктивности озер в Советском Союзе. — Экология, 1972, № 4, с. 5—18.
- Ермеева Е. Ф., Смирнов А. И. Теория этапности развития и ее значение в рыбоводстве. — В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965, с. 129—138.

- Зотин А. П.* Феноменологическая теория развития организмов. — Онтогенез, 1973, т. 4, № 1, с. 3—10.
- Зотин А. П.* Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения. М.: Наука, 1974. 183 с.
- Ивлев В. С.* Баланс энергии у годовиков карпа. — Зоол. журн., 1939, т. 18, с. 303—318.
- Ивлев В. С.* Зависимость интенсивности обмена у рыб от веса их тела. — Физиол. журн. СССР, 1954, т. 40, № 6, с. 717—721.
- Коржуев П. А.* Потребление кислорода икрой и мальками осетра (*Acipenser Güldenstadii*) и севрюги (*Acipenser stellatus*). — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1941, № 2, с. 291—302.
- Крыжановский С. Г.* Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб. — Тр. Ин-та морфологии животных, 1941, вып. 1, с. 5—236.
- Крыжановский С. Г.* Экологические группы рыб и закономерности их развития. — Изв. ТИПРО, 1948, т. 27, с. 3—114.
- Крыжановский С. Г.* Материалы по развитию сельдевых рыб. — Тр. Ин-та морфологии животных, 1956, вып. 17, с. 254.
- Кузнецова И. И.* Элементы газообмена у леща, сазана и судака на ранних этапах развития. — Тр. совещ. Ихтиол. комис. АН СССР, 1958, вып. 8, с. 346—358.
- Логовинович Д. П.* Потребление кислорода рыбом на ранних этапах развития. — Тр. АзНИРХ, 1960, вып. 3, с. 102—107.
- Лукина О. В.* Об интенсивности дыхания североохотской кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.). — Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 3(80), с. 508—513.
- Мещерякова А. И., Черняев Ж. А.* Потребление кислорода икрой байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) в процессе эмбрионального развития. — Вопр. ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 4(29), с. 668—674.
- Олифан В. И.* Экспериментальные эколого-физиологические наблюдения над икрой и личинками севрюги, леща и волжской сельди. — Зоол. журн., 1939, т. 18, № 3, с. 470—471.
- Олифан В. И.* Экспериментальные физиологические наблюдения при выращивании молоди севрюги. — Рыб. хоз-во, 1940, № 12, с. 12—13.
- Олифан В. И.* Периодичность развития и критические стадии в раннем постэмбриональном развитии севрюги. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1945а, № 1, с. 56—78.
- Олифан В. И.* Периодичность и критические стадии в развитии личинок байкальского омуля. — ДАН СССР, 1945б, т. 46, № 6, с. 273—276.
- Олифан В. И.* Закономерности возрастных изменений в физиологии личинок и мальков рыб и их значение для рыбоводства. — В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965, с. 155—165.
- Павлов Д. А.* Сравнительные особенности развития атлантических и тихоокеанских благородных лососей. — В кн.: Вопросы раннего онтогенеза рыб. Киев: Наук. думка, 1978, с. 54—56.
- Павлов Д. А.* Сравнительный анализ эколого-морфологических особенностей развития лососей рода *Salmo*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 22 с.
- Петрова Э. И.* Дыхание карпа на онтогенезе. — Тр. совещ. Ихтиол. комис. АН СССР, 1958, вып. 8, с. 332—338.
- Привольнев Т. И.* Дыхание икры весеннерестующих рыб и его значение в разработке методики рыборазведения. — Изв. ВНИОРХ, 1939, т. 21, с. 143—156.
- Привольнев Т. И.* Влияние повышенного парциального давления кислорода на дыхание эмбрионов рыб. — Изв. ВНИОРХ, 1940, т. 23, с. 197—206.
- Привольнев Т. И.* Изменение дыхания в онтогенезе рыб при различном парциальном давлении кислорода. — Изв. ВНИОРХ, 1947, т. 25, вып. 1, с. 57—111.
- Привольнев Т. И.* Критические периоды при постэмбриональном развитии рыб. — Изв. ВНИОРХ, 1949, т. 29, с. 118—142.
- Привольнев Т. И.* Периоды различной чувствительности в развитии рыб. — В кн.: Тез. докл. II совещ. эмбриологов. Л.: Наука, 1957, с. 16—62.
- Продаи С. Е.* Изменение потребления кислорода в процессе зародышевого раз-

- вития белого амура. — В кн.: Материалы Конф. по итогам науч.-исслед. работ за 1972 г. Молд. рыбохоз. опыт. станции. Кишинев: Тизмул, 1974, с. 71—75.
- Радзюнская Л. И.* Локализация и количество пероксидазы в эмбриональном развитии нельского лосося *Salmo salar*. — *Вопр. ихтиологии*, 1968, т. 8, вып. 2(49), с. 380—382.
- Ральникова Е. С.* Критические периоды развития и реактивные группы белковых тел. — *ДАН СССР*, 1954, т. 95, № 14, с. 536—538.
- Ральникова Е. С.* Сульфгидрильные группы и реактивность эмбрионов рыб. — В кн.: Тез. докл. II совещ. эмбриологов. Л.: Наука, 1957, с. 46—47.
- Рыжков Л. П.* Эколого-физиологические особенности дыхательного обмена леща. — *Учен. зап. Петрозавод. ун-та. Биол. науки*, 1958, т. 8, вып. 3, с. 81—89.
- Рыжков Л. П.* Закономерности изменения интенсивности газообмена в эмбриональный и ранний постэмбриональный периоды развития рыб. — *Тр. Карел. отд-ния ГОСНИОРХ*, 1968, т. 4, вып. 3, с. 159—173.
- Рыжков Л. П.* Морфофизиологические закономерности и трансформация вещества и энергии в раннем оптогенезе пресноводных лососевых рыб. Петрозаводск: Карелия, 1976. 287 с.
- Смирнов Ю. А.* Пресноводный лосось: (Экология, воспроизводство, использование). Л.: Наука, 1979. 155 с.
- Соин С. Г.* Приспособительные особенности развития рыб. М.: Изд-во МГУ, 1968. 89 с.
- Столярова С. А.* Особенности развития и рост личинок карпа при разной обеспеченности пищей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1979. 24 с.
- Сытина Л. А., Тимофеев О. Б.* Периодизация развития осетровых (сем. Acipenseridae) и проблема изменчивости организмов. — *Вопр. ихтиологии*, 1973, т. 13, вып. 2(79), с. 275—289.
- Трифопова А. П.* Критические периоды эмбрионального развития. — *Успехи соврем. биологии*, 1949, т. 28, вып. 4(8), с. 154—166.
- Чепракова Ю. И.* Потребление кислорода икрой *Carassius auratus gibello* (Bloch) на ранних этапах развития. — *ДАН СССР*, 1954, т. 98, № 5, с. 877—880.
- Шамардина И. П.* Изменение интенсивности дыхания рыб в течение их развития. — *ДАН СССР*, 1954, т. 98, № 4, с. 689—692.
- Шамардина И. П.* Этапы развития щуки. — *Тр. Ин-та морфологии животных*, 1957, вып. 16, с. 239—298.
- Шаронов И. В.* Воспроизводство запасов промысловых рыб озера Севан. — *Изв. АН АрмССР. Биол. науки*, 1957, т. 10, № 10, с. 135—144.
- Шаронов И. В.* Искусственное воспроизводство запасов севанских форелей. — *Тр. Севан. гидробиол. станции*, 1962, т. 16, с. 125—167.
- Шатуновский М. И.* Экологические закономерности обмена веществ морских рыб: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ИЭМЭЖ им. А. Н. Северцова, 1978. 56 с.
- Яндовская И. И., Казаков Р. В., Лейзерович Х. А.* Инструкция по разведению атлантического лосося. Л.: ГОСНИОРХ, 1979. 96 с.
- Bertalanffy L.* Basic concepts in quantitative biology of metabolism. — *Helgoländ. Meeresuntersuch.*, 1964, Bd. 9, № 1—4, S. 5—37.
- Chyry J.* Über den Einfluss der Befruchtung mit Spermagemeinschaft auf die Menge von freien Aminosäuren und Ribonukleinsäure während der embryonalen Entwicklung der Regenbogenforelle. — *Sb. VSZ Lesn. fak. Bure. Rada. B: Spysy fak. vet. Rocnik*, 1958, sv. 4, N 283, s. 424—432.
- Fessler J. L., Wagner H. H.* Some morphological and biochemical changes in steelhead trout during the parr-smolt transformation. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1969, vol. 28, N 11, p. 2823—2841.
- Gardner J. A., King G., Powers E. B.* The respiratory exchange in fresh water fish III Goldfish. — *Biochem. J.*, 1922, vol. 16, N 4, p. 35—48.
- Holliday G. T., Blaxter J. H., S., Lasker R.* Oxygen uptake of developing eggs and larvae of the herring. — *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1964, vol. 44, N 3, p. 711—723.
- Monroy A.* Chemistry and physiology of fertilization. N. Y., 1965. 231 p.
- Raffy M. A.* Influence des fortes teneurs en oxygene sur la respiration de divers poissons. — *C. r. Soc. biol.*, 1931, vol. 106, p. 901—909.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВОЗРАСТНОЙ И СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ У РЫБ

М. И. ШАТУПОВСКИЙ

Можно выделить два основных направления в разработке теории управления и расширенного воспроизводства биологических ресурсов. Первое — организация охраны жизненных циклов естественных популяций, сохранение структуры и поддержание устойчивости функционирования отдельных биологических сообществ; при этом наряду с охраной естественного воспроизводства некоторые популяции могут поддерживаться искусственным воспроизводством.

Второе направление — организация контроля над жизненным циклом популяций, целиком базирующаяся на искусственном воспроизводстве и управлении всеми этапами онтогенеза, численностью и продуктивностью содержащихся в искусственных условиях группировок организмов.

Важная роль в организации управления биологическими ресурсами, в том числе ресурсами водоемов, принадлежит экологической физиологии.

Разработка методов управления онтогенезом основывается на исследовании физиологии роста и развития, на изучении возрастных изменений обмена веществ.

Популяционные параметры — смертность, темп воспроизводства, продуктивность — определяются закономерностями обменного порядка [Ивлев, 1965].

В связи с этим в последние десятилетия в СССР и за рубежом на многих видах гидробионтов, и в первую очередь на массовых промысловых видах рыб, развернулись комплексные эколого-физиологические исследования. Они в основном сосредоточены на изучении сезонных физиологических ритмов и возрастных изменений обмена веществ.

Исследования в области экологической онтофизиологии (возрастной физиологии) рыб имеют 50-летнюю историю. Они начались в связи с широким развитием искусственного воспроизводства лососевых рыб и проводились в основном на ранних стадиях развития радужной форели [Hayes, 1930a, 1930b; McCay et al., 1936? и др.]. Эти работы продолжались и впоследствии также главным образом на лососевых рыбах [Hollet, Hayes, 1946; Smith, 1952; Suyama, 1958; Ando, 1962; Hayes et al., 1973; и др.].

Гораздо меньше аналогичных исследований выполнено на карповых и осетровых рыбах [Igarashi et al., 1960; Карзинкин и др., 1970; Кривобок, Тарковская, 1970; Сторожук, 1970; и др.]. В последние 20 лет в связи с развитием морского рыбоводства начались физиолого-биохимические исследования ранних периодов онтогенеза сельдевых, тресковых, камбаловых и кефалевых рыб [Blaxter,

1960; Шатуновский, 1970а; Ehrlich, 1975; Laurence, 1974; Аронович, Шатуновский 1975; Лапин, Мацук, 1979; и др.]. В результате этих работ в основном по биохимии ранних стадий онтогенеза рыб были выявлены изменения в содержании отдельных органических и минеральных веществ, во фракционном составе белков и липидов, была установлена очередность трат отдельных запасных соединений.

Проведенный обзор этих материалов [Шатуновский, 1980] показал существование общих закономерностей обмена веществ для видов с разным эмбриональным развитием. В частности, оказались сходными очередность и темпы расходования углеводов, белков и жиров. У лососевых, осетровых и камбаловых содержание углеводов от оплодотворенной икры до вылупления снижалось в 3—5 раз, содержание белка — на 20—40%, содержание жира — на 10—20%. Различия в скорости обмена углеводов, белков и жиров подтвердили работы с мечеными атомами [Карзинкин и др., 1970]. В ходе эмбриогенеза значительно меняется аминокислотный состав белков и фракционный и жирнокислотный состав липидов. В частности, резко меняется соотношение между двумя группами аминокислот: аланин + пролин + серин и глицин + метионин + лизин [Suzuma, 1958, 1966], 1958, 1966], увеличивается содержание фосфолипидов [Дергалева, Шатуновский, 1977], а также высоконенасыщенных жирных кислот [Шатуновский, 1970а; Hayes et al., 1973; и др.].

При исследовании динамики физиолого-биохимических показателей в раннем эмбриогенезе рыб обращают на себя внимание резкие перестройки обмена веществ, происходящие непосредственно перед вылуплением и в период вылупления, а также при переходе личинок на активное питание. Процесс вылупления требует дополнительных затрат энергии. К этому времени ускоряется расходование углеводов, усиливается резорбция запасных белков [Ando, 1965], повышается содержание наиболее реактоспособных, высоконенасыщенных жирных кислот, особенно докозагексаеновой, содержащей шесть двойных связей. К моменту вылупления у рыб резко увеличивается активность некоторых ферментов, в частности холинэстеразы и разных фосфатаз. Перед вылуплением и сразу после него возрастает интенсивность потребления кислорода [Рыжков, 1976].

Еще более резкие физиологические и биохимические изменения происходят при переходе личинок на внешнее питание. В это время резко повышается расход углеводов, несмотря, по-видимому, на их интенсивный синтез (об этом можно судить по скачкообразно возрастающей интенсивности включения в углеводы радиоактивной метки), возрастают расходы белка и жира, а также увеличивается интенсивность потребления кислорода, усиливается синтез высоконенасыщенных жирных кислот.

В общем, считая от оплодотворения до перехода на внешнее питание, лососевая икра и эмбрион теряют до 60% жира и до 40% белка, осетровые на ранних стадиях развития — до 40% жира и до 60% белка [Кривобок, Сторожук, 1970; Шатуновский, 1978а].

После перехода личинок на внешнее питание их дальнейшее развитие и рост происходят за счет пищи. В это время значительно расширяются диапазоны устойчивости рыб к факторам среды (температуре, солености и др.), окончательно формируются структуры, обеспечивающие осуществление важнейших функций организма: дыхания, пищеварения, выделения. Меняется направленность обмена веществ, начинается накопление белка и липидов в организме, снижается относительное содержание воды, возрастает калорийность.

Исследования физиологии и биохимии ранней молодежи рыб, стимулировавшиеся развитием пресноводного и морского рыбоводства, внесли значительный вклад в разработку биологических основ управления ранними периодами онтогенеза рыб в искусственных условиях. Были определены зоны газовой, температурной и солевой устойчивости эмбрионов, личинок и мальков [Гулидов, 1977; Резниченко, 1964; и др.], выявлены энергетические потребности молодежи и продолжительность периода обратимого голодания [Ehrlich, 1974; Аронович, Шатуновский, 1975; Рыжков, 1976; и др.].

Следует отметить, что наряду с постоянным ростом количества физиолого-биохимических исследований на икре, эмбрионах и личинках наблюдается слабый рост количества исследований на сеголетках и годовиках (кроме, может быть, заводской молодежи лососевых рыб и молодежи карпа). Можно выделить многолетние экспериментальные работы по экологии питания и физиологии пищеварения сеголетков осетровых, карповых и окуневых рыб [Карзинкин, 1952; Ивлев, 1955; и др.], довольно значительную серию работ по молодежи семги и радужной форели [Остроумова, 1976; Elliott, 1976a, б].

Если физиологические и биохимические исследования ранних периодов онтогенеза рыб (эмбрионального, личиночного, ювенильного) стимулировались запросами развивающегося искусственного разведения (разработкой методов оптимизации инкубации икры, необходимостью повысить выживаемость и жизнестойкость молодежи разводимых видов рыб), то второе основное направление возрастных эколого-физиологических исследований тесно связано с проблемой динамики численности и продуктивности популяций.

Поскольку одним из важных вопросов динамики популяций является определение пополнения, то исторически сложилось так, что эколого-физиологические исследования взрослых рыб начались с анализа обменных механизмов, обеспечивающих достижение половой зрелости.

В настоящее время выполнено значительное количество исследований, в которых рассмотрены химические изменения в организме рыб при достижении половой зрелости. В частности, отмечены изменения во фракционном и аминокислотном составе саркоплазматических белков, а также белков крови и печени, связанные с участием этих органов и тканей в процессах генеративного обмена; отмечены изменения в липидном, углеводном и минеральном обмене, в содержании нуклеиновых кислот и гормонов.

Нами [Шатуновский, 1980] период достижения половой зрелости был выделен как отдельный период онтогенеза на основании тех

больших изменений, которые происходят в обмене веществ и в образе жизни рыб в это время.

Период достижения половой зрелости связан с быстрым развитием и ростом половых клеток. Гонады самок и самцов быстро увеличиваются в размерах. Генеративный обмен требует расхода значительной части ресурсов организма и оказывает тормозящее действие на процессы соматического роста. Если в течение предыдущего, ювенильного периода онтогенеза обменные процессы в организме обеспечивали оптимальные условия для линейного и весового роста рыб, то в период достижения половой зрелости развивается новая форма обмена — генеративный обмен (часто его рассматривают как особенную форму пластического обмена). В это время в организме в первую очередь обеспечиваются оптимальные метаболические условия для созревания гамет и эффективного процесса индивидуального воспроизводства.

У многих рыб формирование пополнения нерестового стада усложняется одновременным созреванием особей одной генерации. В силу значительной изменчивости скорости роста и развития в пределах генераций рыб наблюдается значительно выраженная дифференциация особей не только по абсолютному содержанию белка, жира и других органических, а также минеральных компонентов, но и по соотношению этих веществ. Сдвиги в соотношении пластических и энергетических (белка и жира) веществ в значительной степени предопределяют отделение созревающих особей от остальной части генерации [Никольский, 1974; Шатуновский, 1980].

Поэтому, естественно, для выяснения физиологических и биохимических сдвигов, определяющих начало достижения половой зрелости, исследователи сравнили две группы особей одного возраста: одну, состоящую из созревающих рыб, другую — из несозревающих. Серия таких работ выполнена советскими исследователями под руководством Г. В. Никольского [Белянина, Макарова, 1965; Шатуновский, Белянина, 1967; Шатуновский и др., 1972; Сторожук, 1975; и др.]. Эти работы показали, что достигающие половой зрелости особи крупнее и жирнее несозревающих рыб из той же генерации (см. таблицу). Кроме двух видов тресковых были сравнены созревающие и несозревающие особи в поколениях речной камбалы, салаки и корюшки. Был рассчитан энергетический эквивалент белка, жира и суммы органических веществ в теле этих рыб (самок и самцов). Оказалось, что созревающие самки отличаются от одновозрастных несозревающих самок не только большим эквивалентом органических веществ, но и соотношением энергетического эквивалента белка и жира. Соответственно это соотношение для созревающих и несозревающих самок балтийской речной камбалы было 0,93 и 1,66, для салаки 0,97 и 1,22.

Таким образом, если завершение ювенильного периода у рыб связано с увеличением массы организма и с накоплением важных для последующего развития генеративных тканей соединений, то в течение периода достижения половой зрелости происходит транспорт этих веществ из мышц, печени и кровяного русла в гонады. Кроме

Морфофизиологические и биохимические показатели у созревающих и несозревающих рыб

Показатель	Самцы						Самцы					
	1970 г.		1971 г.		1972 г.		1970 г.		1971 г.		1972 г.	
	созревающие	несревшие	созревающие	несревшие	созревающие	несревшие	созревающие	несревшие	созревающие	несревшие	созревающие	несревшие
Длина тела, см	38,9	34,1	37,5	33,1	38,5	33,8	36,2	34,9	33,3	32,4	36,2	35,0
Масса тела без внутренностей, г	666	428	684	472	627	439	442	379	400	375	540	470
Относительная масса печени, % к массе тела	8,0	5,7	7,1	6,4	9,2	7,6	6,9	5,6	6,1	5,8	7,9	4,8
Содержание жира, % печень	53	50	45	31	55	53	—	—	59	41	58	56
Содержание гликогена, % мышцы	—	—	1,1	1,2	1,1	1,2	—	—	0,9	1,2	1,1	1,2
Содержание гликогена, % печень	0,40	0,85	0,70	0,60	—	—	—	—	1,0	2,9	—	—

Трехлетние особи балтийской трески [Шагуновский и др., 1972]

Показатель	Самцы				Самцы			
	созревающие		несозревающие		созревающие		несозревающие	
	t_d	p	t_d	p	t_d	p	t_d	p
Длина, см	62,4±1,1	53,5±1,1	5,7	0,001	60,3±2,4	52,4±0,6	3,2	0,01
Масса, г	2240±99	1300±92	6,5	0,001	2040±230	1250±48	3,4	0,01
Относительная масса печени, в % к массе тела	10,9±0,5	7,0±0,3	6,7	0,001	10,9±0,4	6,9±0,3	8,0	0,001
Удельное содержание липидов, г/кг массы тела	82,5±3,9	50,8±2,8	6,6	0,001	85,2±3,5	47,9±2,4	8,0	0,01

Пятилетние самки и самцы сайды [Сторожук, 1975]

Длина, см	62,4±1,1	53,5±1,1	5,7	0,001	60,3±2,4	52,4±0,6	3,2	0,01
Масса, г	2240±99	1300±92	6,5	0,001	2040±230	1250±48	3,4	0,01
Относительная масса печени, в % к массе тела	10,9±0,5	7,0±0,3	6,7	0,001	10,9±0,4	6,9±0,3	8,0	0,001
Удельное содержание липидов, г/кг массы тела	82,5±3,9	50,8±2,8	6,6	0,001	85,2±3,5	47,9±2,4	8,0	0,01

этого, развитие новой формы обмена — генеративного обмена — сопровождается началом синтеза специфических соединений (например, фосфопротеидов в печени), необходимых для развития гамет.

Третье направление возрастной экологической физиологии, в последние годы особо привлекающее внимание экологов-«продукционистов», — изучение и количественная оценка меняющихся в онтогенезе соотношений между разными формами обмена главным образом между весовым приростом (пластическим обменом) и энергетическим обменом. Или при более узком подходе — определение коэффициентов использования потребленной или ассимилированной пищи на рост — коэффициенты K_1 и K_2 для отдельных возрастных групп. В этом направлении на пресноводных и морских рыбах проведена большая серия чисто экспериментальных работ и комбинированных исследований, сочетающих опытное или расчетное определение величины энергетического обмена и оценку ежегодных весовых приростов особей отдельных возрастных групп.

Такие исследования выполнены на тилапии, радужной форели, сардине, сельди, треске, разных видах камбал и на некоторых других видах [Hatanaka et al., 1956; Lasker, 1970; Миронова, 1972; Elliott, 1976a, b; и др.].

Во многих работах прирост генеративных тканей отделен от соматического прироста; траты на рост, развитие гонад и энергетический обмен рассматриваются отдельно.

Исследования в этой области показали, что в онтогенезе рыб происходят закономерные изменения обмена веществ: постоянно снижается эффективность соматического роста, увеличиваются масштабы энергетического обмена, которые обеспечиваются усиленным отложением запасных энергетических веществ (жира и гликогена); сначала увеличивается, а затем стабилизируется уровень генеративного обмена.

Соотношения отдельных форм обмена различны у рыб, ведущих разный образ жизни. Если в течение первых месяцев жизни между молодой планктофагов, бентофагов и хищников, питающихся зоопланктоном, не наблюдается существенных различий в соотношении пластического и энергетического обмена, то по мере дальнейшего роста и развития различия в соотношении роста и энергетического обмена усугубляются. У мелких планктофагов (снетка, сардины, кильки, атерины и др.) эффективность роста в онтогенезе снижается наиболее значительно, параллельно растут траты на энергетический обмен [Lasker, 1970; Кловач, 1980; и др.]. По нашим подсчетам, у рыб с повышенной двигательной активностью (стайные пелагические рыбы, преимущественно планктофаги) удельные (в расчете на единицу массы тела за год) траты энергии в 3—4 раза больше, чем у менее подвижных донных и придонных рыб, главным образом хищников и бентофагов.

Данные об эффективности использования особями различных возрастных групп пищи на рост вместе с данными об их численности позволяют рассчитать выедание данной популяцией кормовых ресурсов водоема. Эти же материалы позволяют оптимизировать про-

цессе выращивания ценных видов рыб в условиях аквакультуры.

Кроме перечисленных интенсивно разрабатываемых направлений возрастной экологической физиологии (исследований ранних стадий возрастной экологической физиологии, исследований ранних стадий онтогенеза, процессов достижения половой зрелости и возрастной динамики обменных процессов, закономерностей трансформации вещества и энергии), можно выделить еще два направления: исследования физиолого-биохимических факторов выживания рыб и возрастных изменений количественных и качественных показателей воспроизводительной системы.

Смертность рыб от прямого воздействия абиотических факторов или от вызванных ими нарушений обмена веществ, от воздействия биотических факторов (хищников, болезней, паразитов) во многом определяется физиологическим состоянием особей, меняющимся как по сезонам, так и в онтогенезе.

В этой области выполнена большая серия полевых и экспериментальных работ [Никольский, 1974; Мау, 1974; Шатуновский, 1980]. В ряде исследований была показана правомочность выявления и применения физиолого-биохимических индикаторов смертности рыб. В частности, таким индикатором для ранних стадий развития может быть так называемая точка необратимого голодания, устанавливаемая по потере из организма определенного количества органических веществ [Ehrlich, 1974; Аронович, Шатуновский, 1975; Love, 1970] или определенные сдвиги в липидном обмене [Шатуновский, 1978a]. Для взрослых рыб индикатором естественной смертности может быть наступление состояния необратимого истощения, возникающее после зимовки и нереста [Love, 1970; Борисов, Шатуновский, 1973; Борисов, 1974; и др.].

В связи с развитием воспроизводства не только ценных проходных рыб, но полупроходных и морских в последние 20 лет были предприняты исследования связей возраста и физиологического состояния производителей с жизнестойкостью и физиолого-биохимическими показателями потомства. Эти работы проводились в Тимирязевской сельскохозяйственной академии под руководством Ф. Г. Мартышева, в Московском университете и Институте морфологии животных под руководством Г. В. Никольского, в Киевском институте гидробиологии под руководством В. И. Владимирова, затем В. П. Жукинского [Мартышев, 1961; Никольский, 1965; Владимиров, 1974; Жукинский, Гон, 1974]. В большинстве случаев оптимальное для выживания соотношение белка и жира наблюдается в потомстве, полученном от производителей среднего возраста. Наименьшие размеры икры и содержание в ней жира наблюдаются у наиболее молодых самок нерестового стада. У старых самок размеры икры меньше, в ней снижено содержание белка, хотя жирность и калорийность икры может быть высокой.

Комплекс этих исследований позволил оценить значение отдельных возрастных групп естественных популяций в воспроизводстве и сформулировать теоретические основы подбора производителей для искусственного воспроизводства.

В целом исследования в области возрастной физиологии и биохимии рыб дали ценные материалы для понимания становления и реализации индивидуальных адаптаций, обеспечивающих выживание особи, ее рост, развитие, воспроизводство. В ранние периоды онтогенеза действие индивидуальных гомеостатических механизмов направлено на выживание особи, на создание условий для ее участия в воспроизводстве популяции. Начиная с периода достижения половой зрелости обмен веществ меняется; в первую очередь в организме обеспечиваются оптимальные условия для роста и развития гамет.

Развитие новой формы обмена — генеративного обмена — меняет общую направленность обмена веществ в организме; с этого времени резко снижается эффективность использования пищи на рост, растет относительная величина затрат на поддержание жизнедеятельности организма; при этом масштабы генеративного синтеза сначала увеличиваются, затем стабилизируются, а в сумме затрат на поддержание жизнедеятельности компонента, связанная с обеспечением генеративного синтеза, постоянно возрастает, так как в онтогенезе снижается эффективность всех синтетических процессов в организме. В результате при каждом последующем нересте увеличиваются траты вещества и энергии на обеспечение генеративного обмена; постепенно нарушения соотношений отдельных форм обмена делаются необратимыми и приводят к нарушению механизмов поддержания индивидуального гомеостаза.

Экологическое значение возрастных изменений в обмене веществ рыб состоит в обеспечении выживания особи до наступления репродуктивного возраста и ее участия в процессе воспроизводства.

Следует отметить, что возрастные физиологические изменения в организме представляют собой основу для поддержания и совершенствования до определенных этапов онтогенеза механизмов индивидуального гомеостаза. Так, постоянное увеличение не только абсолютного, но и относительного содержания жира в организме, происходящее на фоне снижения эффективности белкового роста, так же как и увеличение кислородной емкости крови, представляет собой энергетический фундамент для повышения двигательной активности рыб с возрастом; при этом растет скорость и дальность плавания рыб, а также повышается эффективность добычи пищи. Кроме этого, с увеличением жирности тканей связана возрастающая в онтогенезе рыб устойчивость к низким температурам. Можно привести еще примеры, показывающие, что в основе меняющихся в онтогенезе взаимоотношений особи со средой лежат закономерные возрастные изменения в ее обмене веществ.

Хотя обычно исследования сезонных физиологических ритмов животных выделяются в отдельную область экологической физиологии, они неразрывно связаны с онтогенетическими исследованиями.

Суточные и сезонные изменения физиологических и биохимических процессов составляют неотъемлемую часть процесса индивидуального развития.

Эти ритмы сформировались под непосредственным воздействием циклических изменений абиотических и биотических факторов.

Интеграция сезонных физиологических ритмов формирует годовой биологический цикл популяции.

В онтогенезе каждый последующий циклический процесс возникает на фоне отмеченных выше необратимых возрастных изменений обмена веществ.

При анализе возрастных изменений сезонных ритмов отдельных физиологических процессов исследователи отметили общие для всех классов позвоночных тенденции: в частности, большую длительность периодов роста у молодых животных, меньшую четкость у них сезонных физиологических ритмов [Слоним, 1971; Мина, Клевезаль, 1976; и др.].

Если в отношении периодичности роста у разных возрастных групп рыб накоплены достаточно большие материалы, то о возрастных модификациях сезонных ритмов других обменных процессов известно мало.

Анализ результатов исследований последних лет [Кривобок, Токарева, 1972; Сторожук, 1975; Шатуновский и др., 1972] показывает, что с возрастом у рыб амплитуда сезонных колебаний величин исследованных морфофизиологических и биохимических признаков (относительной массы печени и мышечной ткани, содержания белка, жира и гликогена и др.) возрастает. В онтогенезе увеличивается продолжительность периода расхода и последующего восстановления после нереста и зимовки содержания основных органических веществ, сокращается продолжительность периода прироста белка, жира и массы генеративных тканей.

Ритмы отдельных физиологических процессов не совпадают у самок и самцов. У самцов исследованных видов тресковых рыб — трески, сайды, пикши [Шатуновский и др., 1972; Шевченко и др., 1974; Сторожук, 1975] — период белкового роста в течение годового цикла менее продолжителен, чем у самок; созревание гонад у них меньше влияет на другие физиологические процессы в организме. Однако энергетические затраты самцов в процессе нереста намного выше, чем у самок. В это время у самцов чрезвычайно быстро расходуются запасные энергетические вещества [Шатуновский, 1980].

На примере рыб, принадлежащих к разным экологическим группам, можно продемонстрировать общие и отличительные особенности сезонной динамики абсолютного и относительного содержания белка, жира, гликогена и воды в разных органах и тканях.

Относительное (процентное) содержание белка в мышцах сельдевых, тресковых и камбаловых рыб в течение года меняется незначительно. Оно снижается в преднерестовый и нерестовый периоды у половозрелых рыб и после зимовки — у неполовозрелых особей. По нашим данным, абсолютное содержание белка в течение зимовки и нереста у планктофагов (у мелких сельдевых рыб) снижается на 10—20%, у хищных рыб и бентофагов (трески и камбалы) — на 20—40%. Было отмечено, что по мере сокращения периода роста у рыб от низких к высоким широтам одновременно снижается и годовая амплитуда колебаний в абсолютном содержании белка.

В годовом цикле изменения содержания белка в организме у бо-

реальных рыб с весенним нерестом был выделен ряд фаз, в изменении содержания белка (в его синтезе в течение периода нагула и в его расходовании в периоды зимовки и нереста).

В начале нагульного периода прирост белка замедлен; в это время происходит главным образом восстановление израсходованных в течение зимовки и нереста белков крови, саркоплазматических и мышечных белков. После завершения периода восстановления наблюдается быстрый прирост белка в зоне оптимальных температур. Осенью прирост белка в организме бореальных рыб замедляется, пока дальнейшее снижение температур совсем его не прекращает. Наступает период стабилизации содержания белка в организме. Во время зимовки белок расходуется медленно, его содержание начинает быстро падать весной, когда активизируется генеративный обмен и рыбы вступают в преднерестовый период.

У видов с осенним нерестом сезонные колебания в содержании белка выражены в меньшей степени, развитие гонад у них происходит параллельно с белковым ростом и в основном за счет экзогенных источников — белка пищи. Кроме этого, значительные количества жира, накапливаемые в организме этих рыб перед нерестом, обеспечивают поддержание их жизнедеятельности в зимний период [Шатуновский, 1973].

Сезонные изменения в содержании жира у рыб отличаются от сезонных изменений в содержании белка. Амплитуда сезонных колебаний содержания жира в их организме во много раз больше, чем содержания белка.

В течение годового цикла меняется не только количественное содержание белка и липидов, но и их качественный состав, причем изменения качественного состава белков менее значительны, чем жира, и касаются главным образом фракционного состава саркоплазматических белков и белков крови и аминокислотного состава белков развивающихся гонад. Качественный состав мышечных белков постоянен [Love, 1970]. Качественный состав жира в течение годового цикла претерпевает значительные изменения [Шатуновский, 1970a; Askman, 1973; Лапин, 1974; Kondo, 1976; и др.].

У тресковых рыб в печени, у сельдевых в мышцах и в полости тела, у камбаловых в мюсоптах глубокой мускулатуры в первой половине нагульного периода интенсивно накапливаются почти не переработанные жиры кормовых организмов, главным образом триацилглицерины. Так, в печени тресковых рыб доля триацилглицеринов составляет в конце периода нагула 70—90% от суммы липидных фракций [Шатуновский, 1970a; Нечаев и др.; 1975]. Во вторую половину вегетационного сезона более интенсивно накапливаются фосфолипиды и эфиры стероидов [Лапин, Шатуновский, 1981].

В течение зимовки и нереста у всех исследованных рыб на нужды энергетического обмена расходуются главным образом триацилглицерины. Структурные липиды как источники энергии используются только в периоды максимального истощения организма, однако они активно участвуют в генеративном обмене [Шатуновский, 1980].

Так же, как в раннем онтогенезе, в периоды резкого увеличения

двигательной активности рыб, у взрослых особей во время миграции и в процессе нереста в организме заметно увеличивается содержание неэстерифицированных жирных кислот и эфиров стериннов, в состав которых входят высоконасыщенные жирные кислоты вместе с углеводами, являющиеся непосредственными донаторами энергии [Dole, 1956; Морозова, 1968; Шатуновский, 1970a].

Специфику углеводного обмена у рыб и сезонные изменения содержания углеводов определяет легкая мобилизуемость углеводных резервов, их быстрая восстанавливаемость, способность освобождать большое количество энергии в кратчайшие промежутки времени. Кроме этого, часть углеводов у рыб участвует в процессах анаэробного гликолиза.

В мышцах и печени тресковых отмечено соответственно два максимума и два минимума в содержании гликогена: первый — в конце нагульного периода, когда гликоген накапливается в печени параллельно с жиром и затем в течение зимовки расходуется, и второй — перед нерестом в результате глюконеогенеза из продуктов распада белково-липидных комплексов мышц [Love, 1970; Шатуновский и др.: 1972]. У самок глюконеогенез выражен в большей степени, чем у самцов.

Проведенные исследования сезонных изменений водно-минерального обмена у трески, сайды и других видов рыб показали его тесную связь с белковым и жировым обменом, с сезонностью питания, роста и созревания гонад [Ипатов, 1973; Борисов, Шатуновский, 1973; Борисов, 1974; и др.]. Индикатором сезонных изменений физиологического состояния рыб является сезонная динамика относительной массы и химического состава печени [Кривобок, Токарева, 1972; Масленникова, 1978].

На основании анализа образа жизни морских рыб (тресковых, камбаловых, сельдевых и др.) их годовой биологический цикл был разделен на периоды, характеризующиеся определенной направленностью обмена веществ, спецификой связи популяции со средой, определенной амплитудой изменчивости физиолого-биохимических показателей. Для видов с весенним и летним нерестом выделены: преднерестовый, нерестовый, посленерестовый, нагульный и зимовальный периоды. У осенненерестящихся рыб наблюдается другая последовательность периодов: за нерестовым периодом следует зимовальный, включающий зимовальную миграцию, затем нагульный; преднерестовый период у них сокращен.

У рыб умеренных и высоких широт отмечено большое разнообразие в продолжительности и в качественных характеристиках отдельных периодов годового цикла, определяющееся спецификой образа жизни отдельных популяций. Подготовка к переходу в каждый последующий период годового цикла начинается в недрах предыдущего; в переходные моменты перенастраиваются регулирующие системы, в организме рыб накапливаются значительные энергетические ресурсы. В результате действия компенсаторных биохимических, физиологических и поведенческих реакций снижается естественная смертность.

У популяций рыб северных морей одним из наиболее «узких» мест годового цикла является посленерестовый период; у большинства отнерестившихся рыб в это время отмечаются признаки сильного истощения: оводнены органы и ткани, израсходованы жиры и часть структурных белков, понижена проницаемость мембран, сопротивляемость организма к воздействию низких температур, к инвазиям и инфекциям. Степень истощения самцов всех исследованных видов рыб больше, чем самок. В этот период многие виды рыб мигрируют от мест нереста в районы нагула.

В нагульный период происходит восстановление израсходованных в течение зимовки и нереста ресурсов энергетических и пластических веществ; затем происходит белковый рост и накопление жира. У видов с зимним и ранневесенним нерестом (сайды, наваги, полярной камбалы, пикши) после нереста в первую очередь накапливается жир; по мере повышения температуры воды восстанавливаются израсходованные мышечные белки. В нагульный период у бореальных видов с весенним нерестом процессы белкового роста, жиронакопления и созревания гонад разобщены. В период активного белкового роста в зоне оптимальных температур, обеспечиваемого энергией диссимиляции жира, интенсивный прирост жира невозможен; лишь в конце нагульного периода, когда низкие температуры приостанавливают белковый рост, накопление жира начинает преобладать над приростом белка; происходят важные сдвиги в состоянии гонад: в ооцитах начинается отложение желтка, в семенниках — образование сперматогоний.

После завершения белкового роста и накопления жира в организме при снижении возможности усвоения и трансформации питательных веществ в условиях низких температур начинается зимовальный период. У многих видов рыб ему предшествует зимовальная миграция. Основная особенность обмена бореальных рыб в течение зимовки — резкое снижение интенсивности общего обмена и двигательной активности, минимизация энергетических затрат, приостановка процессов генеративного обмена. Арктические виды (навага, сайка) зимой питаются, накапливают жир, у них завершается созревание гонад. В континентальных, замерзающих морях рыбы бореального происхождения (треска, сельдь, речная камбала) концентрируются в более теплых участках; в океанических районах, где температуры в зимний период более высокие, они, наоборот, сосредоточиваются в местах с более низкими температурами. Чем выше температура воды в период зимовки, тем быстрее расходуются жировые резервы, тем в больших масштабах в энергетический обмен вовлекаются белки. По нашим подсчетам, за зимовку наибольшее количество белка (до 30%) теряют южнобореальные виды, зимующие при сравнительно высоких температурах (до 11°); арктические и субарктические виды, зимующие при низких температурах (до -1°С), теряют наименьшее количество белка (до 10—15%).

Преднерестовый период характеризуется активизацией процессов генеративного обмена, усилением деятельности желез внутренней секреции, повышением двигательной активности. В этот период

резко усиливается расход запасных соединений, в энергетический обмен вовлекается белок. У рыб, питающихся перед нерестом, частично восстанавливающиеся энергетические ресурсы обеспечивают процессы созревания гонад и сам процесс нереста.

Все предшествующие периоды годового цикла с их системами физиологических и биохимических адаптаций, направленных на увеличение ресурсов пластических и энергетических веществ в организме (нагульный период), на экономные траты энергии (период зимовки), на обеспечение выживания особи и создание оптимальных условий для роста и развития гамет — в определенном смысле являются подготовкой к важнейшему периоду годового цикла — нерестовому. В этот период все биохимические, физиологические и поведенческие ресурсы организма мобилизуются для осуществления эффективного процесса воспроизводства: в энергетический обмен вовлекаются не только запасные, но и структурные фракции жиров, возрастает концентрация неэстерифицированных жирных кислот, используются ресурсы гликогена, накопленные в предыдущий период в результате глюконеогенеза [Шатуновский и др., 1975]. В этот период особенно заметными становятся различия в химическом составе органов и тканей самок и самцов: в течение самого процесса нереста самцы тратят огромное количество энергии, сразу же после окончания периода нереста их организм истощен в большей степени, чем у самок. С этим обстоятельством связана широко известная значительная посленерестовая смертность у самцов многих видов рыб.

У видов и популяций с осенним нерестом (кумжа, нототениевые рыбы, осенняя балтийская сельдь) динамика содержания отдельных веществ в течение годового цикла иная. Весьма кратковременный преднерестовый период и нерест проходят у них вскоре после завершения периода нагула; гонады формируются за счет веществ пищи. В результате перед нерестом в организме этих рыб накапливаются значительные ресурсы белка, жира и гликогена. Сразу после нереста у этих рыб начинается зимовка, во время которой расходуются вещества, накопленные за нагульный период.

Жирность органов и тканей у осенненерестящихся видов, как правило, выше, чем у систематически близких к ним весненерестящихся рыб [Шатуновский, 1970]. У этих рыб в меньшей степени в энергетический обмен вовлекаются белки, в меньшей степени выражен глюконеогенез.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в онтогенезе рыб происходят закономерные изменения обмена веществ, определяющие в известной степени возрастные изменения во взаимоотношениях особей со средой. Возрастают относительное содержание запасных энергетических веществ, калорийность организма, а следовательно двигательная активность рыб, и расширяются области обитания рыб; повышается устойчивость рыбы к неблагоприятным факторам среды. До определенного воз-

раста происходит совершенствование механизмов индивидуального гомеостаза. Постепенно в ходе онтогенеза у рыб начинает возникать дисбаланс между отдельными формами обмена, вызванный несоответствием снижающейся интенсивности синтеза соматических белков, с одной стороны, и возрастающими тратами энергии на поддержание жизнедеятельности организма и на процесс воспроизводства — с другой. Вначале эти явления обратимы, потом парастают необратимые изменения, приводящие к нарушению механизмов гомеостаза и гибели особи.

Важными и постоянно модифицирующимися в онтогенезе периодами жизненного цикла особи являются внутригодовые изменения ее обмена веществ и физиологического состояния.

Интеграция сезонных физиологических ритмов отдельных особей формирует годовой биологический цикл популяции. Анализ изменчивости сезонных физиологических ритмов представляет собой одно из направлений популяционной физиологии. Сложная картина интеграции индивидуальных физиологических процессов — одно из проявлений гомеостаза популяций: она поддерживает устойчивость популяций в колеблющихся условиях среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Аронович Т. М., Шатуновский М. И.* Эколого-морфологические и биохимические особенности тресковых рыб (наваги, сайки и трески) Белого моря в раннем онтогенезе. М.: ОНТИ ВНИРО, 1975. 26 с.
- Белянина Т. П., Макарова И. П.* Некоторые закономерности распределения жира в организме рыб в связи с созреванием гонад. — В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965, с. 42—46.
- Борисов В. М.* Изучение естественной смертности рыб и некоторые методы ее оценки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 27 с.
- Борисов В. М., Шатуновский М. И.* О возможности применения показателя влажности для оценки естественной смертности баренцовоморской трески. — Тр. ВНИРО, 1973, т. 93, с. 311—321.
- Владимиров В. И.* Вариабельность размеров рыб на ранних этапах жизни и выживаемость. — В кн.: Разнокачественность раннего онтогенеза рыб. Киев: Наук. думка, 1974, с. 227—254.
- Дергалева Ж. Т., Шатуновский М. И.* Данные о липидном обмене личинок и молоди полосатого окуня *Morone saxatilis* (Mitchill). — Волнр. ихтиологии, 1977, т. 17, № 5, с. 947—949.
- Гулидов М. В.* Влияние газового режима среды на эмбриогенез животных. — В кн.: Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука, 1977, с. 174—209.
- Жукинский В. П., Гош Р. И.* Жизнеспособность эмбрионов в зависимости от интенсивности энергетического обмена в овулировавшей икре и сперме тарани и леща разного возраста. — В кн.: Разнокачественность раннего онтогенеза. Киев: Наук. думка, 1974, с. 7—64.
- Ивлев В. С.* Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 251 с.
- Ивлев В. С.* Метод вычисления количества пищи, потребляемой растущей рыбой. — В кн.: Биология внутренних водоемов Прибалтики. Петрозаводск, 1965, с. 132—137.
- Ипатов В. В.* Динамика ряда физиолого-биохимических показателей крови балтийской трески в связи с ее биологией и распределением: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, 1973. 26 с.

- Карзинкин Г. С.* Основы биологической продуктивности водоемов. М.: Пищепромиздат, 1952. 341 с.
- Карзинкин Г. С., Вельтишева И. Ф., Богоявленская М. П.* К изучению интенсивности включения C^{14} в органические вещества икры и молоди осетра (*Acipenser guldenstadti*, Brandt).— *Вопр. ихтиологии*, 1970, т. 10, № 1, с. 103—108.
- Клобач И. В.* Энергетический обмен и пищевые потребности атерины в Азовском и Каспийском морях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 23 с.
- Кривобок М. Н., Сторожук А. Я.* Влияние размера и возраста самок волжского осетра на вес и химический состав зрелых икринок.— *Вопр. ихтиологии*, 1970, т. 10, № 6, с. 1012—1017.
- Кривобок М. Н., Тарковская О. И.* Некоторые особенности обмена веществ у осетра и севрюги на ранних стадиях развития.— *Вопр. ихтиологии*, 1970, т. 10, № 3, с. 469—474.
- Кривобок М. Н., Токарева Г. И.* Динамика веса тела и отдельных органов балтийской трески при созревании половых органов.— *Тр. ВНИРО*, 1972, т. 85, с. 46—55.
- Лапин В. И.* Некоторые закономерности динамики энергетических ресурсов у разных популяций речной камбалы (*Platichthys flesus* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 22 с.
- Лапин В. И., Мацук В. Е.* Утилизация желтка и изменение биохимического состава икры паваги в процессе эмбрионального развития.— *Вопр. ихтиологии*, 1979, т. 19, № 2, с. 341—346.
- Лапин В. И., Шатуновский М. И.* Особенности состава, физиологическое и экологическое значение липидов рыб.— *Успехи соврем. биологии*, 1981, т. 92, вып. 3, с. 380—394.
- Мартышев Ф. Г.* Рост и развитие потомства карпов от производителей разного возраста.— *Докл. ТСХА*, 1961, вып. 69, с. 159—165.
- Масленникова Н. В.* Участие печени некоторых видов морских рыб в метаболических процессах.— *Тр. ВНИРО*, 1978, т. 120, с. 20—20.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А.* Рост животных. М.: Наука, 1976. 286 с.
- Миронова Н. В.* Энергетический баланс *Tilapia mossambica* Peters (Pisces, Cichlidae).— В кн.: Энергетические аспекты роста и обмена водных животных: Материалы симпозиума. Киев: Наук. думка, 1972, с. 152—153.
- Морозова Л. П.* Влияние мышечной нагрузки на некоторые элементы углеводно-фосфорного обмена в тканях черноморской ставриды.— В кн.: 3-я Всесоюз. конф. по бионике. М.: Наука, 1968, с. 26.
- Нечаев А. П., Еремина Т. В., Радостина Т. А.* и др. Исследование сезонной динамики фракционного состава липидов органов и тканей североморской сайды.— *Тр. ВНИРО*, 1975, т. 96, с. 121—126.
- Никольский Г. В.* Теория динамики стада рыб. М.: Наука, 1965. 365 с.
- Никольский Г. В.* Теория динамики стада рыб. 2-е изд. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 393 с.
- Остроумова И. И.* О морфо-физиологических особенностях пищеварительной системы радужной форели в связи с использованием сухих гранулированных кормов.— *Изв. ГосНИОРХ*, 1976, т. 72, с. 5—26.
- Резниченко П. И.* Закономерности развития механизмов дыхания в онтогенезе костистых рыб.— В кн.: Проблемы современной эмбриологии. М.: Изд-во МГУ, 1964, с. 243—250.
- Рыжков Л. П.* Морфофизиологические закономерности и трансформация вещества и энергии в раннем онтогенезе пресноводных лососевых рыб. Петрозаводск: Карелия, 1976, с. 3—287.
- Слоим А. Д.* Экологическая физиология животных. М.: Высш. школа, 1971, с. 3—445.
- Сторожук А. Я.* Особенности азотистого обмена икры, личинок и ранней молоди каспийского осетра (*Acipenser guldenstadti* Brandt).— *Тр. молодых ученых ВНИРО*, 1970, вып. 14, с. 82—87.
- Сторожук А. Я.* Динамика физиолого-биохимического состояния сайды (*Pollachius virens* L.) Северного моря и течение жизненного и годичного циклов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975, с. 3—27.

- Шатуновский М. И.* Особенности качественного состава жиров икры, молоди и нерестовых самок весенней и осенней салаки Рижского залива Балтийского моря. — *Вопр. ихтиологии*, 1970а, т. 10, № 6, с. 1026—1034.
- Шатуновский М. И.* Изменения жирности органов и тканей беломорской речной камбалы в онтогенезе и по годам. — В кн.: *Биология Белого моря*. М.: Изд-во МГУ, 1970б, т. 3.
- Шатуновский М. И.* Роль исследований обмена веществ в решении некоторых вопросов динамики численности рыб. — В кн.: *I Всесоюз. конф. по экол. физиологии рыб*: Тез. докл. М., 1973, с. 14—16.
- Шатуновский М. И.* Задачи физиологии и биохимии рыб в связи с организацией рационального промысла и искусственного воспроизводства. — *Тр. ВНИРО*, 1978а, т. 120, с. 7—12.
- Шатуновский М. И.* Годовые балансы вещества и энергии у отдельных возрастных групп трески, пикши, салаки и камбалы. — *Тр. ВНИРО*, 1978б, т. 120, с. 13—19.
- Шатуновский М. И.* Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 288 с.
- Шатуновский М. И., Белянина Т. Н.* Созревание и плодовитость рыб в пределах поколений в связи с их физиологической неоднородностью. — В кн.: *Обмен веществ и биохимия рыб*. М.: Наука, 1967, с. 38—44.
- Шатуновский М. И., Богоявленская Ж. П., Вельтищева И. Ф.* и др. Динамика физиолого-биохимического состояния промысловых рыб северо-восточной Атлантики в течение жизненного и годичного циклов: Отчет ОНТИ. М.: ВНИРО, 1972, с. 3—67.
- Шатуновский М. И., Богоявленская Ж. П., Вельтищева И. Ф., Масленникова Н. В.* Исследования генеративного обмена балтийской трески. — *Тр. ВНИРО*, 1975, т. 96, с. 57—62.
- Шевченко В. В., Полонский А. С., Шатуновский М. И.* Биопродукционные особенности популяции пикши Северного моря. М.: ВНИРО, 1974, с. 80.
- Шульман Г. Е.* Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1972. 366 с.
- Ackman R. G.* Marine lipids and fatty acids in human nutrition. — In: *Techn. conf. on fishery products* FAO. Tokyo, 1973, vol. 3, p. 1—42.
- Ando K.* Change in fatty acids composition of acetone soluble lipids during development of rainbow trout eggs. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1962, vol. 28, p. 340—343.
- Ando K.* Ultracentrifugal analysis of yolk proteins in rainbow trout and their changes during development. — *Canad. J. Biochem.*, 1965, vol. 43, p. 373—379.
- Blaxter J. H. S.* The effect of extreme of temperature on herring larvae. — *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1960, vol. 39, N 3, p. 605—608.
- Dole V. D.* A relation between non-esterified fatty acids in plasma and the metabolism of glucose. — *J. Clin. Invest.*, 1956, vol. 35, N 2, p. 150—155.
- Elliott J. M.* Body composition of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to temperature and ration size. — *J. Anim. Ecol.*, 1976a, vol. 45, p. 273—289.
- Elliott J. M.* The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body, weight, water temperature and ration size. — *J. Anim. Ecol.*, 1976b, vol. 45, N 3, p. 923—948.
- Ehrlich K. F.* Chemical changes during growth and starvation of larvae *Pleurocetes platessa*. — *Mar. Biol.*, 1974, vol. 24, N 1, p. 39—48.
- Ehrlich K. F.* A preliminary study of the chemical composition of sea-caught-larvae herring and plaice. — *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1975, vol. 51, N 1, p. 25—28.
- Hatanaka M., Kosaka M., Sato G.* Growth and food consumption in plaice *Limanda yokohamae*. — *Tohoku J. Agr. Res.*, 1956, vol. 7, N 2, p. 151—162.
- Hayes F. R.* The metabolism of developing salmon eggs. I. The significance of hatching and the role of water in development. — *Biochem. J.*, 1930a, vol. 24, p. 723—734.
- Hayes F. R.* The metabolism of developing salmon eggs. II. Chemical changes during development. — *Biochem. J.*, 1930b, vol. 24, p. 735—745.

- Hayes L. W., Tinsley I. J., Lowry R. R.* Utilization of fatty acids by the developing steelhead sac-fry, *Salmo gairdneri*.— *Comp. Biochem. and Physiol. B*, 1973, vol. 45, N 3, p. 695—707.
- Hollet A., Hayes F. R.* Protein and fat of the salmon egg as sources of energy for the developing embryo.— *Canad. J. Res.*, 1946, vol. 24, N 3, p. 39—50.
- Igarashi H., Zama K., Katada M.* Egg lipids of a carp, *Cyprinus carpio*. I. Fatty oil from carp egg.— *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1960, vol. 26, p. 326—329.
- Kondo H.* Studies on the lipids of herring. 3. The lipids of the Rumoi herring.— *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1976, vol. 27, N 1, p. 37—49.
- Lasker R.* Utilization of zooplankton energy by a pacific sardine population in the Californian current.— *Symp. Food Chain Stud.*, 1970, Pt 4, p. 2265—284.
- Laurence G. C.* Laboratory growth and metabolism of the winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* from hatching through metamorphosis at three temperatures.— *Mar. Biol.*, 1974, vol. 32, p. 223—229.
- Love R. M.* The chemical biology of fishes. L.; N. Y.: Acad. press, 1970. 547 p.
- McCay C. M., Tunison A. V., Crowell M., Paul H.* The calcium and phosphorus content of the body of the brook trout in relation to age, growth and food.— *J. Biol. Chem.*, 1936, vol. 114, p. 259—263.
- May R. C.* Larvae mortality in marine fishes and the critical period concept.— In: *The early life history of fish: Proc. Intern. Symp.*, Oban, May 17—23, 1973/Ed. J. H. S. Blaxter. Berlin: Spring-Verl., 1974. p. 3—19.
- Smith S.* Studies in the development of the rainbow trout (*Salmo irideus*). II. The metabolism of carbohydrates and fats.— *J. Exp. Biol.*, 1952, vol. 29, p. 659—666.
- Suyama M.* Changes in the amino acid composition of protein during the development of rainbow trout eggs.— *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1958, vol. 13, p. 789—792.
- Suyama M.* Changes in amino acid composition of proteins during development of puffer eggs.— *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1966, vol. 32, p. 533—535.

УДК 597—15 : 539.16

БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ИСКУССТВЕННЫХ РАДИОНУКЛИДОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ РЫБ

И. А. ШЕХАНОВА

Эволюция жизни на нашей планете проходит на пестром и изменчивом фоне внешних условий. Несмотря на неоднородность факторов внешней среды, гомеостаз организмов обеспечивает их выживаемость. Однако для этого необходимо, чтобы интенсивность физиологических процессов при экстремальных ситуациях не опускалась ниже некоторого минимального уровня. Очевидно, для каждого фактора среды, действию которых подвергаются особи, имеются определенные предельные значения, соответствующие границам толерантности наиболее чувствительных стадий онтогенеза. Если интенсивность воздействия фактора приближается к границам толерантности или выходит за ее пределы, фактор становится лимитирующим [Одум, 1975].

Природный фон ионизирующей радиации, создаваемый космическим излучением и естественными радиоактивными веществами, как важный экологический фактор получил признание в середине

30-х годов. В настоящее время общепризнано, что ионизирующая радиация — постоянный спутник всех процессов, протекающих с момента возникновения жизни на Земле и происходящих в современный период. Интенсивность ионизирующей радиации в каждом данном регионе в последние тысячелетия практически не менялась, таким образом можно предположить, что у современных видов животных и растений адаптация к этому фактору ограничена сравнительно узкими пределами.

Научно-технический прогресс, развитие атомной промышленности и широкое использование ядерной энергии в различных областях человеческой деятельности с середины текущего столетия обусловили появление в биосфере искусственных радионуклидов — новых, антропогенных источников ионизирующего излучения. В отличие от естественной радиации уровень содержания искусственных радионуклидов в отдельных участках биосферы существенно меняется, а следовательно и интенсивность облучения живых организмов за счет этого источника также не остается постоянной. Ионизирующая радиация, достигнув определенной интенсивности, выходящей за пределы установившейся в процессе эволюции толерантности, может стать лимитирующим фактором и оказать неблагоприятное влияние на наиболее радиочувствительные организмы. В связи с этим выяснение закономерностей взаимоотношений организмов с изменяющимися в современный период в результате антропогенного влияния факторами внешней среды относится к одной из наиболее актуальных проблем современной биологии.

В многообразии различных и подчас разнородных исследований, связанных с наличием в водной среде искусственных радионуклидов и биологической ролью ионизирующей радиации в жизни рыб, можно выделить несколько направлений, разработка которых представляет несомненный интерес с общепромышленной и рыбохозяйственной точек зрения. Первое — изучение закономерностей обмена искусственных радионуклидов у рыб на разных стадиях онтогенеза. Второе — изучение закономерностей формирования дозовой нагрузки на отдельные органы и ткани при обитании рыб в среде, загрязненной искусственными радионуклидами. Третье — изучение биологического эффекта действия на рыб повышенных по сравнению с природными уровнями ионизирующей радиации, возникающими от инкорпорированных и внешних источников. Четвертое — экологические аспекты охраны водоемов от радиоактивного загрязнения при мирном использовании ядерной энергии.

Естественно, эти направления тесно взаимосвязаны, так как закономерности накопления, распределения по органам и тканям и выделения радионуклидов у рыб обуславливают интенсивность и продолжительность внутреннего облучения. Существенная часть дозовой нагрузки у рыб формируется за счет энергии распада радионуклидов, содержащихся в различных компонентах водоема. Это определяет необходимость развития второго из перечисленных направлений. Анализ реакций, происходящих в организме рыб под действием повышенных по сравнению с природными дозами облучения на раз-

ных стадиях онтогенеза, позволяет выявить наиболее радиочувствительные стадии и системы. Определение уровня содержания в среде искусственных радионуклидов, при которых формируется доза облучения, способная вызвать нарушения в экосистеме водоемов, начиная от незначительных изменений в биологическом состоянии рыб и кончая повышением смертности, снижением темпа роста и сокращением запаса ценных промысловых видов, дает возможность обосновать требования к содержанию искусственных радионуклидов в воде открытых и замкнутых водоемов. Последнее несомненно будет способствовать обеспечению необходимых условий для сохранения и улучшения рыбных ресурсов.

При решении перечисленных задач могут быть использованы два пути: наблюдение за рыбами в аквариальных условиях при длительном обитании их в растворах радионуклидов разной концентрации и обследование популяций рыб из экспериментальных водоемов, искусственно загрязненных радионуклидами. Сочетание этих методов дает довольно объективное представление о процессах, протекающих в организме рыб под действием ионизирующей радиации антропогенного происхождения.

ОБМЕН ИСКУССТВЕННЫХ РАДИОНУКЛИДОВ У РЫБ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА

Большинство присутствующих в биосфере искусственных радионуклидов — изотопы стабильных макро- и микроэлементов, которые составляют структурную основу живых организмов или входят в состав биологически активных соединений, принимающих участие во всех процессах жизнедеятельности. Поэтому закономерности обмена искусственных радионуклидов, особенно тех, которые являются изотопами или аналогами биогенных элементов, следует исследовать в связи с общими закономерностями обмена, протекающими в организме, специфичными для различных видов рыб и разных стадий онтогенеза.

В процессе жизнедеятельности рыбы, как и другие живые организмы, используют многие химические элементы, которые входят в состав биологически активных соединений или являются структурной основой органов и тканей. Химический элементарный состав организма изменяется под влиянием геохимических условий среды, суточных и сезонных ритмов и других экологических условий [Ковальский, 1974]. Существенное значение при этом имеет физиологическое состояние организма. В течение эволюции организмы отобрали тот комплекс элементов, который создает структурную и динамическую основу жизни. На каждой стадии онтогенеза рыбам для поддержания гомеостаза и отправления всех функций необходимо определенное количество минеральных и органических веществ.

Специфическая среда обитания — вода, содержащая растворенные элементы, — обуславливает возможность удовлетворять потребность рыб в минеральных веществах при их усвоении с кормом в процессе питания и пищеварения, а также непосредственно из воды [Ше-

ханова, 1956]. Особенно интенсивное усвоение из воды наблюдается в том случае, когда в рационе недостает необходимых компонентов, в окружающей же среде они присутствуют. Оба эти процесса — питание и пищеварение, с одной стороны, и взаимодействие с элементами окружающей среды, с другой — не исключают, а лишь дополняют друг друга. Количественная характеристика процесса концентрирования растворенных веществ определяется качеством потребляемой пищи и физиологической потребностью функционирующего организма в определенных элементах. Одновременно с питательными веществами рыбы усваивают и искусственные радионуклиды — изотопы или аналоги биогенных макро- и микроэлементов.

С радиоэкологической точки зрения наибольший интерес представляет исследование процессов накопления, распределения и выделения рыбами стронция-89, стронция-90, цезия-137, церия-144 цинка-65, иттрия-90, иттрия-91, фосфора-32, углерода-14, трития марганца-54, железа-55, железа-59, кобальта-60, рутения-103, рутения-106, изотопов йода, плутония и других радионуклидов, попадающих в биосферу при производстве ядерной энергии [Александрин, Шеханова, 1974; Гусев, 1975]. Часть из них — радиоактивные изотопы биогенных элементов (тритий, углерод-14, фосфор-32, марганец-54, железо-55, железо-59, цинк-65, кобальт-60, изотопы йода), другая часть — аналоги биогенных элементов (стронций-89, стронций-90, цезий-137). Такие элементы, как иттрий, рутений, церий, плутоний в организме животных в обычных условиях не содержатся и биологическая роль их неясна [Войнар, 1960].

В созревшей, готовой к оплодотворению яйцеклетке присутствуют практически все необходимые для развития зародыша вещества. Однако в момент оплодотворения и образования перивителлинового пространства одновременно с водой под наружную оболочку икринки проникают некоторые стабильные элементы и искусственные радионуклиды. Подчиняясь закономерностям минерального обмена, усвоение искусственных радионуклидов у морских и пресноводных рыб начинается непосредственно после попадания оплодотворенного яйца во внешнюю среду. В ходе эмбриогенеза наблюдается постепенное накопление в икринках углерода, кальция, фосфора и других биогенных элементов. Так, со стадии бластулы до момента вылупления содержание фосфора в расчете на сухую массу возрастает более чем вдвое (с 0,82 до 1,7%), кальция — в 1,5 раза (с 0,4 до 0,64%).

Поступившие из внешней среды биогены и их радиоактивные изотопы не просто накапливаются, но и усваиваются развивающимся зародышем в процессе обмена. Так, 38—47% фосфора-32 включается в кислоторастворимую фракцию, 42—48% в состав нуклеиновых кислот, 6—10% в белки, 2,5—3,5% в липоидные соединения [Зесенко, 1970]. Об усвоении рыбами в период эмбриогенеза биогенных элементов и их радиоактивных изотопов свидетельствует и их распределение по компонентам икринки (табл. 1).

В период эмбрионального развития активное накопление и усвоение растворенных биогенов и их аналогов начинается с физико-хими-

ТАБЛИЦА 1. Коэффициенты накопления (K_n) искусственных радионуклидов и их распределение (в %) в развивающемся ийце

Радионуклид	Целое ийцо, K_n	Оболочка	Перин-телин-вай жид-кость	Желток	Эмбрион	Радионуклид	Целое ийцо, K_n	Оболочка	Перин-телин-вай жид-кость	Желток	Эмбрион
Углерод-14	3,3	15	15	50	20	Стронций-89	10,0	7	* 8	75	10
Фосфор-32	30,0	35	28	27	10	Стронций-90	10,0	7	8	75	10
Кальций-45	5,0	5	5	80	10	Иттрий-91	50,0	85	5	5	5
						Плутоний-239	10,0	80	0	20	0

ческой сорбции их на наружной оболочке икринки, свободной диффузии через оболочку и ионообмена, поэтому коэффициенты накопления, характеризующие степень концентрирования радионуклидов, зависят от абиотических факторов: степени минерализации воды, рН среды, физико-химических и химических форм нахождения радионуклида в среде, концентрации стабильных элементов и некоторых других.

Изменение интенсивности накопления радионуклидов биогенных элементов и их аналогов на разных стадиях эмбриогенеза обусловлено физиологическими механизмами этого процесса, потребностью в них развивающегося организма.

Основным механизмом накопления рыбами на эмбриональных стадиях развития иттрия-90, иттрия-91, рутения-106, церия-144, плутония-239 является физико-химическая сорбция на наружной оболочке икринки, что обусловлено состоянием этих радионуклидов в водной среде. Около 5% иттрия, рутения и церия находится в ней в виде коллоидов, остальная часть — в виде твердых частиц [Злобин, 1965]. Оболочка икры труднопроницаема для крупных коллоидных частиц, поэтому существенная часть этих радионуклидов локализуется на ней (см. табл. 1). Характерно, что коэффициенты накопления в икре рыб этой группы элементов значительно выше, чем радионуклидов биогенов. В то же время в момент вылупления зародыши, выходя из оболочки, практически полностью освобождаются от иттрия, рутения, церия [Иванов, 1965; Кошелева, 1971] и на 80% от плутония [Патин и др., 1971].

Обмен искусственных радионуклидов на последующих стадиях онтогенеза тождествен накоплению, распределению и выделению минеральных биогенных макро- и микроэлементов аналогов радионуклидов. На основании собственных и литературных данных установлена четко выраженная зависимость интенсивности накопления радионуклидов от размера и возраста рыб. Наиболее высокой скоростью течения этого процесса характеризуются рыбы на ранних стадиях постэмбрионального развития в период активного органогенеза и формирования систем. В последующие периоды интенсивность накопления радионуклидов несколько снижается. У взрослых особей искусственные радионуклиды концентрируются с интенсив-

постью, обратно пропорциональной размеру и возрасту, что хорошо согласуется с известными сведениями о снижении у старших возрастных групп интенсивности процессов метаболизма.

После перехода на активное питание форма нахождения радионуклида в среде не оказывает решающего влияния на процессы усвоения, так как помимо сорбции через поверхностные ткани поступление радионуклидов в организм осуществляется по пищевой цепи. Преимущественный путь поступления искусственных радионуклидов в организм мальков и взрослых особей определяет форма нахождения их в кормовых организмах. Элементы, которые содержатся в кормовых организмах в легко перевариваемом состоянии, усваиваются в основном по пищевой цепи. Недостаток элементов в рационе или их трудная доступность из-за плохой перевариваемости пищи восполняется усвоением радионуклидов из воды.

Роль интенсивности обмена веществ в накоплении искусственных радионуклидов подтверждается данными, которые свидетельствуют о том, что у пелагических рыб аккумуляция радионуклидов осуществляется быстрее, чем у донных, ведущих менее подвижный образ жизни. Наблюдаются сезонные изменения в концентрировании искусственных радионуклидов, связанные с биологическими циклами. Половые различия в накоплении рыбами искусственных радионуклидов отражают уровень общего обмена и разницу в содержании минеральных веществ в отдельных органах и тканях самцов и самок. Биохимическая и физиологическая изменчивость в одновозрастном потомстве, полученном от одной самки, проявляются в неравномерном накоплении искусственных радионуклидов отдельными особями. Количество накопленных в организме радионуклидов до определенного предела — функция времени обитания рыб в радиоактивно загрязненной среде.

Степень накопления искусственных радионуклидов у мальков и взрослых особей, как и у эмбрионов, зависит от ряда абиотических факторов. При прочих равных условиях количество накапливаемых рыбами радионуклидов прямо пропорционально их концентрации в окружающей среде.

В результате действия совокупности биотических и абиотических факторов в организме рыб на всех стадиях онтогенеза накапливается количество радионуклидов, в ряде случаев значительно превышающее их концентрацию в водоеме. Так, коэффициент накопления стронция-90 в костной ткани морских рыб достигает 200, пресноводных 2500. В мышцах пресноводных рыб K_n цезия-137 достигает 9500, железа-59—2000, K_n цинка-65 в мягких тканях морских рыб составляет 3000 [Гусев, 1975; Марей, 1976].

Распределение искусственных радионуклидов в организме рыб на всех стадиях онтогенеза повторяет таковое стабильных элементов. Характер распределения обусловлен только ролью элемента в управлении жизненно важных функций и не зависит от биотических и абиотических факторов.

Выделение искусственных радионуклидов происходит в две фазы, различные по скорости течения: около 20% стронция-89 и стронция-90

выводится из организма рыб спустя 15—30 суток после поступления, остальная часть включается в необменную фракцию и задерживается в ней на длительный срок. Аналогичная картина отмечена для фосфора-32, кальция-45 и иттрия-90. Наблюдается определенная зависимость интенсивности выделения радионуклидов от физиологического состояния рыбы, а также от ряда абиотических факторов таких, как температура окружающей среды, содержание растворенного кислорода. Так, у рыб, находившихся в хороших кислородных условиях, на первой фазе выделилось около 22% усвоенного фосфора-32; при концентрации кислорода 2—3 мг/л этот показатель возрос за тот же период до 37,3%. Установлена прямая зависимость скорости выделения искусственных радионуклидов из организма рыб от уровня общего обмена.

Влияние биотических и абиотических факторов на накопление, усвоение и выделение искусственных радионуклидов у рыб отражает изменения в интенсивности течения биохимических реакций и физиологических процессов и свидетельствует о взаимосвязи механизмов, регулирующих минеральный и общий обмен веществ у рыб.

ОБЛУЧЕНИЕ РЫБ ПРИ ОБИТАНИИ В СРЕДЕ, СОДЕРЖАЩЕЙ ИСКУССТВЕННЫЕ РАДИОНУКЛИДЫ

Биологический эффект действия искусственных радионуклидов на рыб обусловлен дополнительной к природной дозой облучения, которая формируется при контакте с источником ионизирующей радиации антропогенного происхождения. В одних и тех же условиях интенсивность внутреннего и внешнего облучения рыб, различающихся по экологии и находящихся на разных стадиях онтогенеза, существенно меняется.

Количество инкорпорированных радионуклидов, их энергия излучения, время, в течение которого радионуклиды задерживаются в организме рыб, определяют мощность и суммарную дозу в н у т р е н н е г о о б л у ч е н и я. Материалы, полученные при изучении закономерностей обмена искусственных радионуклидов, были взяты за основу при расчете этих величин. При одной и той же концентрации радионуклидов мощность дозы внутреннего облучения зародышей морских (бычок-кругляк) и пресноводных (форель) рыб различна из-за специфики их накопления и энергии излучения (табл. 2). При наличии в среде даже отдельного радионуклида интенсивность облучения разновозрастных зародышей из одного помета может существенно различаться в результате разницы в уровне обмена у них. Аналогичный факт отмечен у мальков и взрослых особей. Следовательно, мощность дозы внутреннего облучения колеблется в определенных пределах индивидуальной неоднородности и пропорциональна интенсивности накопления радионуклида. Суммарная доза внутреннего облучения зародышей от искусственных радионуклидов обусловлена длительностью эмбриогенеза (табл. 3).

На последующих стадиях онтогенеза мощность поглощенной тканевой дозы внутреннего облучения зависит от характера распреде-

ТАБЛИЦА 2. Динамика мощности дозы внутреннего облучения зародышей рыб, мрад/сутки (концентрация растворов $1 \cdot 10^{-6}$ Ки/л)

Стадия эмбриогенеза	Углерод-14		Кальций-45		Стронций-90		Фосфор-32
	бычок	форель	бычок	форель	бычок	форель	
Гастрულიция	0,2	0,2	4,6	4,6	23	70	200
Формирование головного и туловищного отделов	2	2	10	20	23	460	1000
Эритроцитарное кровообращение	6	10	10	20	100	460	1000
Перед вылуплением	6	30	14	20	1000	460	1000

ления радионуклида по органам и тканям. При обитании рыб в среде с концентрацией стронция-90 $1 \cdot 10^{-6}$ Ки/л и средней минерализацией в мягких тканях она не превышает 0,1 рад/сутки, в покровных костях достигает 10—15 рад/сутки. У половозрелых особей мощность дозы внутреннего облучения семенников примерно в 20 раз выше, чем яичников, из-за большого накопления первыми стронция-90. В растворе стронция-90 концентрацией $1 \cdot 10^{-10}$ Ки/л мощность дозы внутреннего облучения на порядок меньше интенсивности воздействия естественных источников ионизирующего излучения, которая для рыб составляет $(1-6) \cdot 10^{-4}$ рад/сутки.

Рыбы, накопившие стронций-90, подвергаются внутреннему облучению практически всю жизнь, так как интенсивность его выделения невелика, а период полураспада 28 лет. Облучение за счет инкорпорированного фосфора-32 прекращается через 4 месяца в результате его распада.

Внешнее облучение рыб происходит от радионуклидов, находящихся в толще воды, накопленных водорослями, сорбированных в донных отложениях. Кроме того, в качестве источника внешнего облучения зародышей мы рассматриваем радионуклиды, адсорбированные на наружной оболочке икринки. У мальков и взрослых

ТАБЛИЦА 3. Суммарная доза облучения зародышей от инкорпорированных стронция-90 и иттрия-90 (концентрация раствора $1 \cdot 10^{-6}$ Ки/л)

Рыба	Длительность эмбриогенеза, сут-ки	Суммарная доза, рад	Рыба	Длительность эмбриогенеза, сут-ки	Суммарная доза, рад
Морской карась	1,5	0,3	Окунь	12	4,0
Белый амур	1,6	0,05	Плотва	12	4,0
Ставрида	1,8	0,4	Щука	15	5,0
Вьюн	4	0,5	Бычок-кругляк	15	25,0
Карп	4	0,5	Форель	35	60,0
Сабля-рыба	6	3,0	Горбуша	70	120,0

рыб источником внешнего облучения радиочувствительных внутренних органов служат радионуклиды, накопленные в костной ткани. Существенный вклад в дозу внешнего облучения гонад дает проходящий по кишечному тракту пищевой комок, состоящий из организмов, которые характеризуются высокой способностью накапливать искусственные радионуклиды.

При наличии в среде стронция-90 внутренние органы мальков и взрослых рыб подвергаются в основном облучению за счет энергии распада его дочернего продукта иттрия-90, который содержится в скелетных образованиях и пищевом комке. Роль первых в формировании общей дозы облучения внутренних органов иллюстрируют данные, приведенные в табл. 4.

ТАБЛИЦА 4. Расчетная доза облучения почек карпа в эксперименте

Концентрация раствора, Ки/л	Источник облучения	Экспозиция, сутки				
		15	30	90	180	270
Мощность дозы, рад/сутки						
$5 \cdot 10^{-8}$	I	$1,6 \cdot 10^{-3}$	$2,8 \cdot 10^{-3}$	$4,6 \cdot 10^{-2}$	$0,9 \cdot 10^{-2}$	$0,6 \cdot 10^{-2}$
	I+II	$3,3 \cdot 10^{-3}$	$0,8 \cdot 10^{-2}$	$8,9 \cdot 10^{-2}$	$6,9 \cdot 10^{-2}$	$7,1 \cdot 10^{-2}$
$1 \cdot 10^{-6}$	I	$1,6 \cdot 10^{-2}$	$5,7 \cdot 10^{-2}$	0,1	0,1	0,15
	I+II	0,27	0,66	1,5	2,9	2,4
Суммарная доза, рад						
$5 \cdot 10^{-8}$	I	0,01	0,05	2,1	0,3	14,5
	I+III	0,02	0,12	4,2	20,3	34,0
$1 \cdot 10^{-6}$	I	0,12	0,2	5	20	35
	I+III	1,9	8,2	70	275	532

Пр и м е ч а н и е. Источник облучения: I — инкорпорированный стронций-90 и иттрий-90; II — 0,5 мощности дозы от иттрия-90, накопленного в скелете; III — 0,5 дозы от иттрия-90, накопленного в скелете.

Ведущим фактором, влияющим на мощность дозы внешнего облучения рыб на всех стадиях онтогенеза, является биотоп, в котором рыба обитает. Пелагические рыбы подвергаются воздействию растворенных радионуклидов. При высоких коэффициентах их накопления в организме внешнее облучение составляет незначительную часть общей дозовой нагрузки. Основная часть радионуклидов содержится в донных отложениях. Наиболее интенсивно они адсорбируются мелкодисперсными частицами ила, коэффициенты накопления на которых достигают: стронция — 2600; цинка, церия, иттрия — 5000; кобальта, марганца — 10 000; цезия — 12 000; хрома, марганца, меди — 40 000; ртути — 500 000; железа — 1 000 000 [Катков, 1980]. Плотность загрязнения 2-миллиметрового слоя грунта в 2,5 раза выше загрязненности слоя толщиной 1 см. При волнении частицы ила поднимаются над грунтом и находятся во взвешенном

состоянии в толще воды, определенная доля взвеси оседает на водные растения. Помимо этого сами водоросли обладают высокой степенью аккумуляции ряда радионуклидов. Коэффициенты накопления стронция-90 и цезия-137, например, у водных растений изменяются от $1 \cdot 10^2$ до $3 \cdot 10^4$ в зависимости от вида водорослей и типа водоема [Душаускене-Дуж, 1971; Куликов и др., 1971]. Доза, формируемая за счет излучений, идущих от растений и донных отложений, составляет в ряде случаев до 99,5% от общей величины поглощенной рыбами дозы [Питкянен, Зайцев, 1974].

С помощью термолюминесцентных дозиметров нами установлено, что в водоеме, загрязненном стронцием-90 и цезием-137 концентрацией $1,6 \cdot 10^{-7}$ и $3,9 \cdot 10^{-9}$ Ки/л соответственно, мощность внешнего излучения у дна близка к 1 рад/сутки, у поверхности воды она не превышает 0,05 рад/сутки [Шеханова и др., 1978б]. Следовательно, рыбы, ведущие придонный образ жизни, подвергаются от внешних источников в 20 раз более интенсивному облучению, чем пелагические.

Величина поглощенной от внутренних и внешних источников суммарной дозы определяется длительностью обитания мальков и взрослых рыб в радиоактивно загрязненных акваториях, скоростью распада и интенсивностью выделения накопленных радионуклидов из организма рыб после их перехода в чистую среду. Интегральная поглощенная доза облучения зародышей зависит от продолжительности эмбриогенеза.

ДЕЙСТВИЕ ИСКУССТВЕННЫХ РАДИОНУКЛИДОВ НА РЫБ

Начиная с 40-х годов специалисты, работающие в области водной радиоэкологии, уделяют особое внимание действию на рыб искусственных радионуклидов в связи с проблемой радиоактивного загрязнения водной среды. К началу наших работ, посвященных выявлению влияния искусственных радионуклидов на биологические показатели рыб (1965—1967 гг.), в литературе накопилось свыше 250 публикаций, в которых отражались реакция рыб, находящихся на разных стадиях онтогенеза, на острое и хроническое облучение от внешних и инкорпорированных источников ионизирующей радиации. В последующие 10 лет число работ, посвященных этому вопросу, возросло примерно в 5—6 раз. Позднее были сделаны попытки систематизировать имеющиеся данные [Головинская, Романов, 1958; Романов, Головинская, 1960; Поликарпов, 1964; Гусев, 1965; Ильсско, 1969, 1974; Шеханова, 1971; Цыцугина и др., 1973; Эгами, 1973; Перцов, 1978; Effects of ionizing radiation, 1976].

Однако, несмотря на большое количество исследований и обобщений, до настоящего времени не сложилось единого мнения об уровнях облучения, оказывающих регистрируемое современными методами повреждающее действие на структуру или функцию отдельных систем, на жизнестойкость организма. Требованиям радиационной безопасности рыб при хроническом облучении от содержащихся в среде и в их организме искусственных радионуклидов не дано твердых обос-

нований. Между тем эти требования следует учитывать при планировании развития атомно-энергетической промышленности и способов удаления радиоактивных отходов. Все сказанное выше побудило нас всесторонне, с учетом большого числа параметров и на основе разработанных нами единых методик в хронических экспериментах и природных водоемах исследовать реакцию рыб на повышенные по сравнению с природными дозы ионизирующей радиации.

Результаты анализа полученных нами данных в совокупности с имеющимися литературными сведениями позволили сделать заключение, что на всех стадиях онтогенеза длительное облучение рыб дозой $5 \cdot 10^{-4}$ — $5 \cdot 10^{-3}$ рад/сутки не приводит к появлению обнаруживаемых современными методами изменений в структуре и функциях отдельных систем и всего организма в целом. В таком режиме рыбы облучаются при наличии в среде стронция-90 концентрацией до $5 \cdot 10^{-10}$ Ки/л.

При оценке эффекта действия на рыб более высоких концентраций радионуклидов установлен порог действия ионизирующей радиации по показателям выживаемости, интенсивности обмена, способности к воспроизводству, плодовитости, иммунологической реактивности. Характерно, что физиологические показатели имеют заметно более узкие пределы радиорезистентности по сравнению с таким интегральным показателем, как выживаемость. Вследствие этого нарушение воспроизводительной способности происходит в значительно более ранние сроки, чем гибель рыб.

Изменения в физиологическом состоянии зародышей вьюна и форели, о котором судили по изменению интенсивности потребления кислорода, проявились при развитии в растворе стронция-90 концентрацией $1 \cdot 10^{-4}$ Ки/л. Суммарная поглощенная доза в соответствии с длительностью эмбриогенеза в этом случае составила 4 и 40 рад. Методом функциональных нагрузок были выявлены скрытые дефекты у облученных эмбрионов вьюна [Покровская, 1977]. Повышенная температура и механическое воздействие в сочетании с облучением дозой 0,15 рад/сутки существенно увеличили выход аномальных и, следовательно, нежизнестойких личинок. Отсюда можно заключить, что для рыб в период эмбриогенеза мощность поглощенной дозы 0,15 рад/сутки является пороговой. Она формируется при инкубации икры в растворе стронция-90 концентрацией $1 \cdot 10^{-6}$ Ки/л.

У мальков и взрослых особей неблагоприятное действие радиации отмечается при более низких концентрациях радионуклидов. Содержание мальков в растворе стронция-90 концентрацией $(1-3) \times 10^{-8}$ Ки/л обусловило возникновение неблагоприятных сдвигов в различных органах и системах. После облучения почек в дозе около 4 рад при мощности дозы 0,05—0,1 рад/сутки на 16—20% уменьшилось количество лейкоцитов в периферической крови [Шлейфер, 1976]. Увеличение дозы до 5—10 рад вызвало подавление фагоцитарной активности лейкоцитов и как следствие этого снижение жизнестойкости рыб при заражении вирулентной культурой бактерий. При той же дозе облучения почек наблюдали угнетение функции антителообразования. Доза в 20 рад способствовала изменению

бактериостатических свойств сыворотки крови. Изменения количества лейкоцитов и иммунологических показателей носили фазовый характер.

Известно, что тяжесть нарушений при воздействии ионизирующей радиации определяется величиной поглощенной дозы в облучаемом органе, а время проявления изменений — функция мощности дозы. В соответствии с этим в растворе стронция-90 концентрацией $(1-3) \cdot 10^{-6}$ Ки/л первое снижение числа лейкоцитов в периферической крови произошло через 15 суток после начала опыта, т. е. на 75 суток раньше, чем в варианте 10^{-8} Ки/л. В более ранние сроки наблюдались сдвиги в показателях фагоцитарной активности, в функции антителообразования, бактериостатических свойствах сыворотки крови. Глубина нарушений возрастала с увеличением поглощенной дозы.

Влияние ионизирующей радиации на воспроизводительную систему млекопитающих и рыб аналогично, у тех и у других наиболее радиопоражаемы сперматогонии, затем радиочувствительность убывает в ряду: сперматоциты, сперматиды, сперматозонды [Раф, 1962; Leonard, 1965]. Изменения, происходящие под действием хронического облучения в структуре половых клеток и функциональном состоянии половых желез сравнимых групп животных, сходны, но эффективные дозы у теплокровных примерно в 2 раза ниже, чем у рыб.

Гонады рыб в растворе стронция-90 концентрацией $(1-3) \times 10^{-8}$ Ки/л облучались дозой 0,5—0,8 рад/сутки. В этих условиях облучения происходили структурные изменения в сперматогониях и сперматоцитах; были обнаружены клетки с пикнотическим распадом ядер, гигантские клетки, которые в норме в семенниках не встречались [Воронина, 1973]. Биохимических изменений в яичниках не было, в противоположность этому в семенниках после облучения в течение 90 суток дозой около 20 рад при возрастающей мощности дозы от 0,1 до 0,7 рад/сутки существенно снизилось количество гликогена и резко возросло содержание жира. В мышцах и печени подопытных рыб повысилось содержание гидроперекисей. Возможно, перечисленные нарушения привели к тому, что эффективность репродуктивного периода теляшки в конечном итоге оказалась ниже контрольной на 20%.

В растворе стронция-90 концентрацией $(1-3) \cdot 10^{-6}$ Ки/л угнетение сперматогенеза после облучения семенников дозой 550—600 рад при мощности дозы 5—7 рад/сутки завершилось их полной стерильностью. Самки потеряли способность к воспроизводству после облучения яичников дозой 1000—1200 рад. Повреждающее действие ионизирующей радиации на процесс сперматогенеза проявлялось не только в период закладки и дифференцировки половых желез, но и у половозрелых самцов, семенники которых были полностью развиты и нормально функционировали. В этом случае регистрируемые нарушения возникали при облучении семенников дозой около 150 рад при мощности дозы 0,2—10 рад/сутки. В результате длительного облучения яичников в той же дозе снижается число ооцитов, что приводит к уменьшению абсолютной и относительной плодовитости.

Изменения в функциональном состоянии гонад облученных рыб в известной степени могут происходить в результате дезинтеграции эндокринной системы. Гонадотропные гормоны, выделяемые в определенные периоды гипофизом, стимулируют овуляцию ооцитов у самок и появление брачного наряда у самцов. У рыб, гипофиз которых длительное время облучался дозой 0,7 рад/сутки, при дозе 150 рад нарушается процесс овуляции, что может быть следствием угнетения гонадотропной функции гипофиза. Кроме того, облученные ооциты менее чувствительны к восприятию гормонов, чем интактные, для их нормального функционирования требуется повышенная доза гормона, недостаток последнего задерживает овуляцию.

Гибель животных — интегральный показатель действия понижающей радиации на организм. В наших экспериментах во всех вариантах опытов в первый период экспозиции выживаемость рыб практически не отличалась от контроля. После облучения дозой 550—600 рад при среднетканевой мощности дозы 3 рад/сутки в растворе стронция-90 концентрацией $(1-3) \cdot 10^{-6}$ Ки/л выживаемость тилляпии снизилась на 55—60%. В варианте с концентрацией стронция-90 $(1-3) \cdot 10^{-8}$ Ки/л по истечении 180—200 дней гибель от неучтенных факторов регистрировали чаще, чем в контроле, на 10—15% увеличилась смертность облученных рыб при паразитарных и инфекционных заболеваниях [Шеханова и др., 1978а]. Увеличение смертности при хроническом облучении низкой мощностью дозы, по-видимому, можно объяснить суммированием скрытого подпорогового эффекта и истощением компенсаторных возможностей организма.

Результаты экспериментальных исследований по ряду тестов подтвердились наблюдениями за рыбами в природных водоемах. Были проанализированы биологические показатели популяций сибирской плотвы и серебряного карася, которые длительное время жили в водоемах, экспериментально загрязненных искусственными радионуклидами.

В обследованных популяциях течение эмбриогенеза, темп роста рыб в первый и последующие годы жизни не отличались от таковых у рыб, обитающих в обычных условиях. Процессы закладки, формирования половых желез, дифференцировки пола у облучаемых особей сибирской плотвы внешне протекали нормально; не было обнаружено нарушений и в структуре половых клеток на разных стадиях гаметогенеза. Основная часть нерестовых популяций сибирской плотвы и серебряного карася была представлена особями пяти-, шести- и семилетнего возраста, что характерно для исследованных видов. Соотношение полов в нерестовом стаде колебалось по годам, но всегда на перестилщах самок было на 10—15% больше, чем самцов.

Биологический эффект хронического облучения популяции сибирской плотвы проявился в смещении сроков нереста в сторону более высоких температур, в слабой выраженности, а в отдельные годы в полном отсутствии брачного наряда у самцов. Причиной этого могло быть угнетение гонадотропной функции гипофиза в результате длительного облучения дозой 0,5—1,0 рад/сутки. В популяции

сибирской плотвы отмечено снижение относительной и абсолютной индивидуальной плодовитости как следствие воздействия на гонады облучения той же мощностью дозы. У серебряного карася изменение плодовитости не было обнаружено, это дает основание заключить, что мощность дозы, которой облучались яичники этого вида рыб, ниже пороговой.

В обследованных экспериментальных водоемах обнаружено повышенное число особей, имеющих различные аномалии. Несмотря на отсутствие на экспериментальных водоемах промысла, в популяциях сибирской плотвы и серебряного карася особи старше 8 лет были представлены единичными экземплярами. Следовательно, хроническое облучение привело к сокращению длительности жизни исследованных видов рыб. Подобная реакция рыб на облучение дозой 0,3—0,5 рад/сутки отмечена другими авторами для других видов рыб [Henderson et al., 1956; Krumholz, 1956].

Видимо, при длительном обитании рыб в условиях повышенного уровня ионизирующей радиации происходит отбор, в результате которого остаются наиболее радиорезистентные особи, дающие соответствующее потомство. Однако численность и предельный возраст рыб в популяции при хроническом облучении дозой начиная от 0,3 рад/сутки снижаются, следовательно, такие условия для представителей ихтиофауны должны расцениваться как неблагоприятные.

На фоне изменений, происходящих в популяциях рыб под влиянием комплекса абиотических факторов, пресса хищников, промысловой смертности, оценить результат хронического воздействия низких доз ионизирующей радиации в природных условиях очень сложно. Это воздействие может проявляться в незначительных изменениях физиологических параметров, снижении иммунологической реактивности и устойчивости к паразитарным и инфекционным заболеваниям, ускорении процесса старения, уменьшении плодовитости и нарушении процесса нереста. Хроническое облучение очень малой мощностью дозы вызывает отдаленные генетические и соматические эффекты, однако закономерности этих изменений весьма сложны и в природных условиях пока еще недостаточно полно исследованы.

Можно предположить следующую последовательность событий в акваториях, мощность дозы облучения рыб в которых выше пороговой, но недостаточно велика, чтобы вызвать явные легко обнаруживаемые изменения в ихтиоценозе. Под действием ионизирующей радиации снижается иммунологическая реактивность, рыбы становятся более чувствительными к заражению и быстрее погибают при эпизоотиях и паразитарных заболеваниях; у зародышей смертность повышается при изменении температуры и при механическом травмировании. В обычных условиях в разреженной популяции плодовитость увеличивается и таким образом компенсируется повышенная смертность. В анализируемом случае этому препятствует нарушение воспроизводительной функции под действием непрекращающегося облучения. Конечным результатом может быть снижение чис-

ленности, а в экстремальных условиях вымирание наиболее радиочувствительных видов.

При однократном облучении рыб в результате репарационных процессов через определенное время нарушенные функции постепенно восстанавливаются. При наличии в среде долгоживущих искусственных радионуклидов даже после ухода рыб из загрязненной акватории их органы и ткани продолжают облучаться за счет инкорпорированных источников. В этом случае процессы репарации протекают на фоне постоянно идущих процессов повреждения, и исход зависит от того, какой из них преобладает.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НОРМИРОВАНИЯ СОДЕРЖАНИЯ ИСКУССТВЕННЫХ РАДИОНУКЛИДОВ В ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОДОЕМАХ

Запрещение ядерных испытаний в результате Московского договора 1963 г. вызвало снижение интенсивности глобальных выпадений, но не прекратило поступления искусственных радионуклидов в биосферу. Бурное развитие ядерной энергетики, расширение сфер ее применения в народном хозяйстве влекут за собой пропорциональное увеличение количества радиоактивных отходов, повышают вероятность возникновения случайных аварийных ситуаций, в результате которых могут образовываться локальные очаги загрязнения суши и акваторий высокими концентрациями искусственных радионуклидов. Если вероятность возникновения аварийных ситуаций носит элемент случайности, то образование гигантского количества радиоактивных отходов — закономерный результат мирного использования ядерной энергии. Основную массу отходов составляют радиоактивные растворы различного состава. Любые методы их переработки должны завершаться контролируемым в течение длительного времени хранением тех или иных концентратов и необходимостью выделения специальных районов для создания хранилищ, что значительно удорожает производство ядерной энергии. Поэтому практикуется систематический сброс радиоактивных отходов в океаны, моря, замкнутые пресные водоемы [Нелепо, 1970; Патин, 1970; Громов, Спицын, 1975].

В последние годы осуществляется широкая программа строительства атомных электростанций (АЭС) на побережье морей и океанов, обсуждаются различные аспекты строительства плавучих АЭС на специальных платформах в прибрежных водах около крупных городов [Гусев, 1975]. Планируется увеличить ежегодное производство ядерной энергии до $2 \cdot 10^{12}$ Вт (эл), а количество действующих АЭС до 5000 против 187, функционировавших в 1976 г. [Производство ядерной энергии, 1977]. Это создает предпосылки локального загрязнения отдельных акваторий искусственными радионуклидами. Однако вследствие крупномасштабной циркуляции и целостной биологической структуры Мирового океана региональные аномалии в какой-либо одной его части могут отразиться на радиа-

ционной обстановке смежных регионов и всей системы в целом. Именно поэтому любые формы загрязнения поверхностных вод стали одной из наиболее острых проблем международного характера и требуют жесткой регламентации.

Глубокие исследования проводятся в области санитарной охраны поверхностных вод от радиоактивного загрязнения. Санитарные нормативы, регламентирующие содержание радионуклидов в водоемах, необходимы как исходные данные при проектировании устройств, предназначенных для обезвреживания и удаления сточных вод, содержащих радиоактивные вещества [Марей, 1976]. Гигиенические требования к радиологической обстановке на побережье морей сводятся к тому, чтобы неограниченное использование населением продуктов морского промысла, использование мест купания и пляжей, а также воздействие загрязнения морской среды на население в процессе профессиональной деятельности не сопровождалось облучением отдельных групп населения выше парциальных допустимых доз, выделяемых на данный источник ионизирующего облучения [Гусев, 1975].

Возможность образования локальных очагов с повышенным содержанием искусственных радионуклидов преимущественно в прибрежной части морей и других водоемов, т. е. акваториях, характеризующихся наибольшей продуктивностью, обуславливает необходимость экологической оценки норм содержания искусственных радионуклидов в этих регионах. Она диктуется стремлением сохранить рыбные ресурсы и создать наиболее благоприятные условия для их воспроизводства.

Доза внешнего облучения рыб за счет природных источников понижающей радиации определяется интенсивностью космического излучения и гамма-излучением естественных радионуклидов, содержащихся в воде и грунте. В существенной мере этот показатель зависит от экологии рыб. В поверхностном слое воды пелагические рыбы облучаются за счет космической радиации с интенсивностью порядка 100 мкР/сутки [Дорман, Мирошниченко, 1968]. Батипелагическая икра и рыбы, защищенные толщей воды, превышающей 100 м, практически оказываются вне сферы воздействия космической радиации, но подвергаются гамма-облучению от растворенных в воде естественных радионуклидов с интенсивностью, приближающейся к 2—4 мкР/сутки [Зайцева, 1975; Woodhead, 1973]. Демерсальная икра и рыбы, ведущие придонный образ жизни, основную дозу внешнего облучения получают от радионуклидов, которые содержатся в донных отложениях. В крайних вариантах эта величина может достигать 1000 мкР/сутки [Folsom, Beasley, 1973], но в большинстве случаев колеблется в пределах 100—250 мкР/сутки [Перцов, 1973]. Средняя мощность дозы внешнего облучения морских и пресноводных рыб от естественных источников ионизирующей радиации близка и составляет $2 \cdot 10^{-5}$ — $(2-4) \cdot 10^{-4}$ рад/сутки.

Внутреннее облучение рыб осуществляется только за счет энергии распада содержащихся в организме естественных радионуклидов. На всех стадиях онтогенеза, независимо от экологии, от инкор-

порированных источников рыбы облучаются с интенсивностью $(1-1,3) \cdot 10^{-4}$ рад/сутки.

В целом, с учетом вклада внешних и внутренних источников, было принято, что природная мощность дозы морских и пресноводных рыб на всех стадиях онтогенеза в настоящее время колеблется в пределах $(1-6) \cdot 10^{-4}$ рад/сутки.

При аналитической оценке мощности дозы внутреннего облучения океанических, морских и пресноводных рыб от источников ионизирующей радиации антропогенного происхождения были использованы литературные сведения, характеризующие среднее содержание искусственных радионуклидов в мышцах, костях и во всем организме [Volchok et al., 1971; Woodhead, 1973]. В современный период инкорпорированные в организме рыб радионуклиды облучают внутренние органы морских и пресноводных рыб дозой $4 \cdot 10^{-6} - 6 \cdot 10^{-4}$ рад/сутки; существенных различий между рыбами, обитающими в открытом океане и в замкнутых водоемах, не наблюдалось.

Внешнее облучение от радионуклидов, находящихся в растворенном состоянии в толще воды, в настоящее время в подавляющей части водоемов незначительное — $1 \cdot 10^{-7} - (3-6) \cdot 10^{-6}$ рад/сутки [Effects of ionizing radiation..., 1976]. В отличие от этого существенную роль во внешнем облучении играют радионуклиды, адсорбированные в донных отложениях. Концентрация ряда радионуклидов в грунте в 500—1000 раз выше, чем в воде [Буянов, Антоненко, 1975; Chipman, Thommeret, 1970; Tasovac et al., 1974; Osterberg, 1975], максимальное их количество сосредоточено в слое грунта на глубине до 10 см [Александрян, Чернова, 1977; Patel et al., 1975]. В результате этого внешнее облучение донных рыб в 100 раз более интенсивно, чем пелагических, и достигает $1 \cdot 10^{-4}$ рад/сутки. Особенно заметна эта разница в прибрежной части морей и в пресноводных слабопроточных водоемах, которые подвергаются воздействию сброса радиоактивных отходов.

Сравнение доз облучения рыб от природных и антропогенных источников показало, что в современный период мощность дозы облучения океанических и морских пелагических рыб за счет искусственных радионуклидов в 100 раз меньше природных. Для донных рыб эта разница снижается до 10 раз, в реках доза облучения рыб от естественных и искусственных источников близка по величине. В озерах, особенно при наличии в них цезия-137, доза облучения рыб от искусственных источников в 5—10 раз выше, чем от природных.

В то же время в водоемах, в которые поступают радиоактивные отходы, мощность дозы облучения рыб за счет искусственных источников существенно превышает уровень природного облучения. Так, в северной части Ирландского моря в результате систематического сброса радиоактивных отходов с заводов Уиндскейла мощность дозы у дна достигает 1,0 рад/сутки. В устье р. Колумбия рыбы, ведущие придонный образ жизни, облучаются дозой около 0,1 рад/сутки [Effects of ionizing radiation..., 1976].

Большой объем фактического материала, который характеризует

отклик отдельных систем и всего организма рыб в целом на воздействие ионизирующей радиации в широком диапазоне доз, позволяет предположить отсутствие влияния существующих концентраций искусственных радионуклидов на океанических и морских рыб. Создаваемые антропогенными источниками дозы облучения в настоящее время в 10—100 раз ниже природного фона ионизирующей радиации. Такие уровни стали неотъемлемым элементом среды обитания и по праву могут расцениваться как экологически толерантные. Это же предположение может быть распространено на пресноводных рыб, мощность дозы облучения которых от источников радиации антропогенного происхождения близка к фоновому.

В акваториях, загрязненных радиоактивными отходами, согласно полученным данным, могут иметь место определенные изменения в биологическом состоянии рыб. Численность половозрелой части популяции может быть снижена в результате повышения смертности эмбрионов, нарушения иммуногенеза, снижения плодовитости, преждевременного старения и гибели. Невозможность современными методами выявить в природных условиях начальные этапы этих изменений не должны служить аргументом для доказательства их отсутствия.

Как известно, кумулятивное накопление радиоактивных отходов, образующихся при мирном использовании ядерной энергии, в ближайшем будущем по расчетам значительно превысит поступившее в биосферу в результате ядерных испытаний количество стронция-90 [Алексахин, 1975, 1976]. Содержащиеся в отходах радионуклиды сосредоточены в ограниченных участках внешней среды, что обуславливает возможность проникновения их в эти участки и включения в цепи биологической миграции.

К настоящему времени в нашей стране разработаны санитарно-гигиенические допустимые пределы радиоактивного загрязнения водной среды с учетом сложных закономерностей поступления радионуклидов по пищевой цепи: вода — гидробионты — человек.

Среди искусственных радионуклидов, образующихся при реакции деления ядер урана и плутония, особое место занимает стронций-90. Физико-химические свойства определяют исключительно высокую подвижность этого радионуклида в экологических цепях, концентрирование в отдельных важных звеньях экосистем, длительное нахождение в окружающей среде. Попав в биосферу, стронций-90 исчезает из неё только в результате распада.

Экологическая оценка допустимой концентрации стронция-90 в поверхностных водоемах — первая попытка с биологических, рыбохозяйственных позиций подойти к решению проблемы защиты водной среды от радиоактивного загрязнения. Следуя традиционной схеме, применяемой при обосновании предельно допустимой концентрации токсических веществ в поверхностных водоемах, мы проанализировали литературные сведения о реакции гидробионтов различного систематического положения на присутствие в среде стронция-90 и сопоставили с нашими данными для рыб. Было установлено, что по степени чувствительности к длительному облучению при на-

личии в среде стронция-90 гидробионты располагаются в ряд: рыбы, ракообразные, моллюски, водоросли, бактерии. Наиболее высокой радиочувствительностью характеризуются рыбы. При обитании в среде с концентрацией стронция-90 до $5 \cdot 10^{-10}$ Ки/л от источников внутреннего облучения почки и гонады рыб получают дозу до 2 рад/год; от внешних источников, включая данные отложения, величина доз составляет до 3 рад/год. Суммарная мощность дозы облучения критических — наиболее радиочувствительных органов — при концентрации стронция-90 до $5 \cdot 10^{-10}$ Ки/л приближается к 5 рад/год. Облучение в таком режиме в течение времени, сопоставимом с длительностью эмбриогенеза, и временем, необходимым для развития кроветворной системы, для закладки, дифференциации и созревания половых желез, не приводит к отрицательным изменениям в их структуре и функциях. Исходя из этого, принятая гигиенистами концентрация стронция-90 $2 \cdot 10^{-10}$ Ки/л была оценена как допустимая и для водоемов, имеющих рыбохозяйственное значение.

Для длительного исследования биологического действия каждого радионуклида на представителей разных видов морских и пресноводных рыб требуется очень много времени. Поэтому на данном этапе можно принять мощность дозы облучения критических органов рыб — почек и гонад — 0,01 рад/сутки в качестве экологически толерантной и ориентироваться на нее при установлении в поверхностных водоемах допустимых концентраций других радионуклидов, сходных по физическим параметрам со стронцием-90. Приняв это положение, последующие исследования могут быть ограничены установлением закономерностей формирования дозовой нагрузки у рыб от того или иного радионуклида, что значительно сократит объем и время исследований.

Предварительная оценка возможных лучевых нагрузок на рыб при верхних пределах определенных гигиенистами концентраций показала необходимость их уточнений с учетом интересов рыбохозяйственной отрасли, так как дозы, которые формируются в таких условиях в водоеме, превышают установленный с экологических позиций лимит [Шеханова, Панарин, 1977]. Это прежде всего относится к тем радионуклидам, которые обладают повышенной способностью накапливаться в донных отложениях.

ВЫВОДЫ

1. В результате действия совокупности биотических и абиотических факторов в организме рыб количество радионуклидов в ряде случаев значительно превышает их концентрацию в окружающей среде.

2. На всех стадиях онтогенеза распределение искусственных радионуклидов повторяет таковое стабильных минеральных элементов и не зависит от биотических и абиотических факторов.

3. В отличие от распределения интенсивность накопления и выделенности искусственных радионуклидов, как любой другой физиологический процесс, находится в зависимости от ряда биотических

и абиотических факторов. Выделение радионуклидов на всех стадиях онтогенеза протекает значительно медленнее, чем их накопление и усвоение.

4. Мощность дозы внутреннего облучения рыб на всех стадиях жизненного цикла обусловлена количеством накопленных в отдельных органах и тканях радионуклидов, их энергией распада. Мощность дозы внешнего облучения находится в тесной зависимости от физической характеристики радионуклидов, характера их распределения по компонентам водоема, от экологии рыб.

5. Интенсивность облучения всех экологических групп рыб в аквариумах и естественных водоемах при одной и той же концентрации радионуклидов существенно меняется во времени в зависимости от комплекса биотических и абиотических факторов.

6. Физиологические показатели имеют заметно более узкие пределы радиорезистентности по сравнению с таким интегральным показателем, как выживаемость. Радиопоражаемость систем рыб снижается в ряду: кровяная — воспроизводительная — эндокринная — дыхательная. Радиочувствительность половых клеток значительно выше радиочувствительности всего организма, вследствие этого снижение эффективности воспроизводства наступает раньше гибели отдельных особей.

7. Отсутствие принципиальных различий в характере влияния облучения на млекопитающих и на разные виды костистых рыб позволяет предположить, что механизм действия ионизирующей радиации — общий для позвоночных, независимо от их систематического положения.

8. При установлении допустимых концентраций искусственных радионуклидов в поверхностных водоемах целесообразно ориентироваться на мощность поглощенной дозы облучения почек и гонад 10 мрад/сутки как на исходную величину, которая обеспечивает нормальный иммуногенез, выживаемость и воспроизводство рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова О. М., Чернова И. С.* Миграция основных осколочных радионуклидов в экосистеме Азовского моря. — В кн.: Радиоэкология животных. М.: Наука, 1977, с. 32—33.
- Александров Р. М.* Радиоэкология и значение «физикализации» экологии. — В кн.: Методологические аспекты исследования биосферы. М.: Наука, 1975, с. 123—129.
- Александров Р. М.* Актуальные вопросы современной радиоэкологии в свете изучения проблемы миграции радионуклидов и действия радиации на природные биогеоценозы. — В кн.: Проблемы радиоэкологии и биологического действия малых доз ионизирующей радиации. Сыктывкар, 1976, с. 57—69.
- Александров Р. М., Шеханова И. А.* Итоги и задачи исследований действия ионизирующих излучений на рыб. — Вопр. ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 5(88), с. 929—931.
- Буянов И. И., Антоненко Т. М.* Концентрация цезия-137 в гидробионтах, воде и грунтах водоемов с различным минеральным составом воды. — Вопр. ихтиологии, 1975, т. 15, вып. 1(90), с. 176—179.
- Войнар А. И.* Биологическая роль микроэлементов в организме животных и человека. М.: Высш. школа, 1960. 544 с.

- Ворокина Э. А.* Рост и плодовитость тилапии в условиях хронического облучения радиостроителем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1973. 27 с.
- Головинская К. А., Ромашов Д. Д.* Действие ионизирующей радиации на развитие и размножение рыб.— *Вопр. ихтиологии*, 1958, вып. 11, с. 16—38.
- Громов В. В., Спицын В. И.* Искусственные радионуклиды в морской среде. М.: Атомиздат, 1975. 224 с.
- Гусев Д. И.* Зависимость биологического эффекта от дозы внешнего облучения и концентрации радиоактивных веществ в воде.— В кн.: *Вопросы радиационно-гигиенического обследования моря*. М.: Атомиздат, 1965, с. 142—156.
- Гусев Д. И.* Гигиенические критерии к оценке загрязнения радионуклидами прибрежных морских вод.— In: *Impacts nuclear releases into the aquatic environment*. Vienna: IAEA, 1975, p. 363—373.
- Дорман Л. И., Мирошникенко Л. И.* Солнечные космические лучи. М.: Наука, 1968. 468 с.
- Душауэскене-Дуж Р. Ф.* Коэффициенты накопления стронция-90 и свинца-210 в пресноводных гидробионтах.— В кн.: *Проблемы радиоэкологии водных организмов*. Свердловск: Урал. науч. центр АН СССР, 1971, с. 112—114.
- Зайцева И. Г.* Особенности эмбриогенеза некоторых промысловых видов рыб под действием ионизирующего облучения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1975. 30 с.
- Зесенко А. Я.* Применение предельных коэффициентов накопления.— В кн.: *Морская радиоэкология*. Киев: Наук. думка, 1970, с. 92—121.
- Злобин В. С.* Радиохимический состав и физическое состояние радиоактивных веществ, загрязняющих море.— В кн.: *Вопросы радиационно-гигиенического обследования моря*. М.: Атомиздат, 1965, с. 49—74.
- Иванов В. И.* Накопление осколочных радионуклидов икрой черноморских рыб.— *Радиобиология*, 1965, т. 5, вып. 2, с. 296—300.
- Пьяненко А. И.* Радиоэкология пресноводных рыб.— *Вопр. ихтиологии*, 1969, т. 9, вып. 2(55), с. 324—337.
- Пьяненко А. И.* Концентрирование животными радиоизотопов и их влияние на популяцию. М.: Наука, 1974. 168 с.
- Катков А. Е.* Разработка оценочных критериев гигиенического нормирования радиоактивного загрязнения дна водоемов.— В кн.: *Проблемы и задачи радиоэкологии животных*. М.: Наука, 1980, с. 43—68.
- Ковалевский В. В.* Геохимическая экология. М.: Наука, 1974. 299 с.
- Кошелева В. В.* О накоплении радиоактивных изотопов развивающейся икрой рыб.— *Тр. ПИНРО*, 1971, вып. 29, с. 8—15.
- Куликов Н. В., Любимова С. А., Флейшман Д. Г.* Изучение накопления цезия-137 пресноводными растениями.— В кн.: *Методы радиоэкологических исследований*. М.: Атомиздат, 1971, с. 94—100.
- Марей А. И.* Санитарная охрана водоемов от загрязнений радиоактивными веществами. М.: Атомиздат, 1976. 222 с.
- Нелено Б. А.* Ядерная гидрофизика. М.: Атомиздат, 1970. 224 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Патин С. А.* Радиоактивные загрязнения морской среды. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1970. 43 с.
- Патин С. А., Печуренков В. Л., Шеханова И. А.* Кинетика и механизм аккумуляции плутония икрой выюна.— *Радиобиология*, 1971, т. 11, вып. 5, с. 742—746.
- Перцов Л. А.* Ионизирующие излучения биосферы. М.: Атомиздат, 1973. 286 с.
- Перцов Л. А.* Биологические аспекты радиоактивного загрязнения моря. М.: Атомиздат, 1978. 160 с.
- Питкянен Г. Б., Зайцев Ю. А.* Особенности радиационных условий развития икры пресноводных рыб, относящихся к различным экологическим группам.— *Экология*, 1974, № 6, с. 73—75.
- Покровская Г. Л.* Влияние стронция-90 — иттрия-90 и некоторых функциональных веществ пагрузок на развивающуюся икру выюна.— В кн.: *Радиоэкология животных*. М.: Наука, 1977, с. 87—88.
- Поликарпов Г. Г.* Радиоэкология морских организмов. М.: Атомиздат, 1964. 295 с.

- Производство ядерной энергии: Докл. Науч. ком. ООН по действию атомной радиации, 1977, А/АС, 82/R, 343. 107 с.
- Раф Р.* Действие излучения на половые клетки, развивающийся плод и клеточную дифференциацию. — В кн.: Механизмы радиобиологического эффекта. М.: Атомиздат, 1962, с. 2.
- Ромашов Д. Д., Головинская К. А.* Радиационная биология и генетика рыб. — В кн.: Итоги науки. Биол. науки, 1960, № 3, с. 324—343.
- Цыцугина В. Г., Рисик П. С., Лазоренко Г. Е.* Искусственные и естественные радионуклиды в жизни гидробионтов. Киев: Наук. думка, 1973. 152 с.
- Шеханова И. А.* О возможности усвоения рыбами неорганического фосфора из воды. — ДАН СССР, 1956, т. 106, № 1, с. 161—164.
- Шеханова И. А.* О влиянии на биологическое состояние рыб радиоактивных элементов, растворенных в воде. М.: ОНТИ ВНИРО, 1971. 27 с.
- Шеханова И. А., Папарин А. П.* Аналитическая оценка возможных рабочих пределов концентраций искусственных радионуклидов в морской воде: Экспресс-информ. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1977, вып. 12, с. 8—16.
- Шеханова И. А., Орлов Э. В., Шлейфер Г. С.* Проблема радиоактивного загрязнения водной среды и его влияния на рыб. — В кн.: Проблемы водоемов-охладителей атомных электростанций. Свердловск, 1978а, с. 27—39. (Тр. Ин-та экологии растений и животных: Вып. 11).
- Шеханова И. А., Пешков С. П., Мунтян С. П., Ермолин В. Я.* Биологическая характеристика хронически облучаемой популяции сибирской плотвы. — Тр. ВНИРО, 1978б, т. 134, с. 105—121.
- Шлейфер Г. С.* Влияние понизирующей радиации на иммуно-физиологическое состояние рыб. М.: ВНИРО, 1976. 16 с. (Рукопись деп. в ЦНИИТЭИРХ, 7.IV 1976 г., № 60).
- Эгами Н.* Радиоактивность и рыбы. Токио, 1973. 338 с. На яп. яз.
- Chirpman W., Thommeret J.* Manganese content and the occurrence of fallout ^{54}Mn in some marine benthos of the Mediterranean. — Bull. Inst. océanogr., 1970, vol. 69, N 1402, p. 1—15.
- Effects of ionizing radiation on aquatic organisms and ecosystems. Vienna: IAEA, 1976. 131 p. (Techn. Rep. Ser. N 172).
- Folsom T. R., Beasley T. M.* Contributions from the alpha emitter, polonium-210, to the natural radiation environment of the marine organisms. — In: Radioactive contamination of the marine environment. Vienna: IAEA, 1973, p. 625—632.
- Henderson C., Robeck G., Palange R.* Effects low level radioactivity in the Columbia River. — Publ. Health. Repts, 1956, vol. 71, N 1, p. 6—14.
- Krumholz L. A.* Observations on the fish population of a lake contaminated by radioactive wastes. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1956, vol. 110, art. 4, p. 283—365.
- Leonard A.* Differential radiosensitivity of germ cells of the male mouse. — Canad. J. Genet. Cytol., 1965, vol. 8, p. 400—405.
- Osterberg C. L.* Radiological impacts of releases from nuclear facilities into aquatic environments — USA views. — In: Impacts of nuclear releases into the aquatic environment. Vienna: IAEA, 1975, p. 25—33.
- Patel B., Mulay C. D., Ganguly A. K.* Radioecology of Bombay harbour tidal estuary. — Isthuarine and Coast. Mar. Sci., 1975, vol. 3, N 1, p. 13—42.
- Tasovac T., Radosavljević R., Zarić M.* Environmental characteristics of the Danube River System and the problems of radiological safety standards. — In: Population Dose Evaluation and standart Man and Environment. Vienna: IAEA, 1974, p. 427—431.
- Volehok H. L., Bowen V. T., Folsom T. R.* et al. Oceanic distributions of radionuclides from nuclear explosions. — In: Radioactivity in the marine environment. Nat. Acad. Sci. US, Washington, 1971, p. 42—89.
- Woodhead D. S.* Levels of radioactivity in the environment and the dose commitment to marine organisms. — In: Radioactive contamination of the marine environment. Vienna: IAEA, 1973, p. 499—523.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА НЕКОТОРЫЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ИКРЫ ПИНАГОРА (CYCLOPTERUS LUMPUS L.) В ПЕРИОД ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

И. Д. КУФТИНА, П. И. ЗАЙЦЕВА, Г. Г. ПОВИКОВ

Впечатляющее проявление последовательности и скоординированности в реализации наследственной программы, выражающееся в превращении одной единственной клетки в высокоорганизованную систему структурно и функционально дифференцированных и в то же время взаимосвязанных органов и тканей организма в процессе индивидуального развития — одна из глобальных проблем биологии, прогресс в решении которой несомненно связан с дальнейшим развитием и синтезом представлений классической эмбриологии и идеями молекулярной биологии и генетики.

Однако уже и сейчас мы можем говорить об определенных достижениях в этой области. В настоящее время достаточно подробно исследованы механизмы накопления, хранения, а также некоторые принципиальные пути реализации генетической информации в процессе формирования половых клеток и на ранних этапах эмбрионального развития. Показано, что основу «молекулярно-биологических событий» развития составляют «обычные явления» — репликация, транскрипция и трансляция. «Однако в развивающихся системах эти процессы в ряде случаев принимают необычную форму, что и позволяет осуществляться особым явлениям, встречающимся только в ооцитах или дифференцирующихся клетках» [Шейфах, Тимофеева, 1977].

В частности, было показано, что накопление белковой массы зародыша в развивающейся икринке рыб — сложный процесс, обусловленный множеством факторов.

После оплодотворения скорость синтеза белка не изменяется. Однако на этапе дробления отмечено некоторое повышение интенсивности синтетических процессов (синтезируются, по-видимому, в основном ядерные белки) [Шейфах и др., 1968; Шейфах, Тимофеева, 1977]. Синтез происходит на запасаемых еще в процессе оогенеза матрицах. У вьюна резкое возрастание белкового синтеза отмечено на стадии «поздней бластулы» и достигает максимальных значений в конце обрастания желтка клеточным материалом.

В ходе экспериментов было выяснено, что, во-первых, ядерный контроль синтеза белка в клетке начинается на стадии средней бластулы [Шейфах и др., 1968]; во-вторых, синтез белка в раннем эмбриогенезе происходит только в клетках бластодермы [Буракова, Костомарова, 1975].

Результаты этих исследований позволили установить общую картину внутренних механизмов икринки, запускающих синтез белка в зародыше. Особенности белкового роста на последующих этапах развития не исследовались.

В то же время выявленные многообразные механизмы регуляции в процессе развертывания генетической информации на ранних этапах эмбрионального развития пойкилотермных животных [Шейфал, Тимофеева, 1977, 1978] позволяют представить масштабы возможной изменчивости и механизмы проявления общих закономерностей развития, характерных для определенного вида или группы видов.

Для пойкилотермных животных сильными факторами регуляции процессов развития являются абиотические факторы и в первую очередь температура. Воздействие температурного фактора выражается не только в изменении скорости и продолжительности эмбрионально-личиночного развития, но и в изменении некоторых морфофизиологических особенностей развивающихся зародышей.

Любой вид рыб может жить и нормально развиваться лишь в определенном диапазоне температур. Этот диапазон или зона для нормального развития рыб различны не только для разных видов рыб, но и для отдельных экологических форм, обитающих в различных климатических условиях ареала. При смещении к верхнему или нижнему пределу диапазона температур, нормальных для развития данного вида рыб, закономерно возникают те или иные морфологические признаки и формируются так называемые «тепловые» и «холодовые» формы [Медников, 1977]. Последнее может рассматриваться как начальный этап становления морфоэкологической разнокачественности, которая наблюдается у взрослых особей в пределах ареала.

Устойчивость к неблагоприятным температурным воздействиям (термоллабильность) у разных видов неодинакова, а у одного и того же вида изменяется по мере развития и роста. Термоллабильность увеличивается по мере дифференцировки — от начала дробления до конца гаструляции [Детлаф, Детлаф, 1960; Вовк, 1974; Медников, 1977].

Температурные условия оказывают существенное влияние на рост, точнее, на размеры и вес эмбрионов.

Обычно сравнивают размеры зародышей тотчас после вылупления, иногда прослеживают рост предличинки, личинки и мальков при различных температурах выдерживания. Наиболее редкими являются работы, посвященные, в частности, определению размеров эмбрионов и величины желточного мешка в процессе развития под оболочкой.

Для североюги, некоторых лососей, сига и щуки показано, что длина тела зародышей при вылуплении уменьшается с повышением температуры инкубации. В то же время имеются сведения, что при более высокой температуре зародыши выюна и камбалы вылупляются более крупными. Кроме того, отмечено, что в момент вылупления зародыши лососевых, камбаловых и тресковых имеют максимальную длину или вес при некоторых промежуточных температурах инкубации.

Подробный анализ приведенных зависимостей дан С. П. Мушняком, П. П. Резниченко [1978]. Авторы пришли к выводу, что составить представление об общей закономерности в отношении влияния температуры на размеры зародышей рыб при вылуплении довольно трудно. Это связано с тем обстоятельством, что при одних и тех же условиях инкубации вылупление часто растянуто и происходит при различной степени сформированности эмбрионов.

У тихоокеанской сардины линейные размеры эмбрионов максимальны вблизи нижней границы температурного диапазона, в пределах которого идет развитие нормальных личинок [Lasker, 1964]. Предполагается, что у судака при температуре ниже 10°C линейные размеры зародышей могут зависеть от степени патологических изменений, которая, в свою очередь, обусловлена температурой.

Не меньшее влияние температурные условия оказывают на формирование размеров предличинок и мальков. У предличинок белого амура в течение первых 2—3 дней после выклева линейный рост при различных температурах выдерживания различается незначительно. В дальнейшем, с переходом на внешнее питание, наблюдается резкое расхождение в размерах: при более низкой температуре линейные размеры личинок белого амура при переходе с одного этапа на другой выше, чем при высокой, т. е. высокая температура относительно сильнее сказывается на дифференцировке, чем на росте личинок [Вовк, 1974].

В целом, несмотря на разнообразие и подчас противоречивость литературных данных, многие отечественные авторы склонны к мнению, что размеры эмбрионов и личинок рыб уменьшаются с повышением температуры.

Формирование эмбрионов тех или иных размеров связано с перераспределением веществ в системе желток — зародыш. Пути использования желтка на рост при одной температуре развития изучены у некоторых видов, в частности у медаки. А. Монрой и др. [Monroy et al., 1961] применили для этой цели метод меченых аминокислот. Радиоактивность определяли для ТХУ-нерастворимых фракций эмбриона и желтка и для ТХУ-растворимых фракций желтка («пул») и эмбриона. На равных стадиях 90% метки присутствовало в желтке, около 8% — в «пуле» и 2% — в эмбрионе. Очень слабая радиоактивность обнаруживалась в ТХУ-растворимой фракции эмбриона. В течение гаструляции практически никакого перераспределения метки не происходило. На этом основании сделано заключение, что на ранних стадиях у медаки желток не вносит вклада в синтез эмбриональных белков.

Первое уменьшение метки в желтке совпадало с увеличением радиоактивности в эмбрионе, а также с предполагаемым увеличением радиоактивности «пула». Далее, радиоактивность «пула» более высока, чем эмбриона, медленно уменьшалась по мере увеличения радиоактивности последнего. Авторы предполагали, что продукты распада желтка утилизируются через «пул».

Вторая фаза быстрого распада желтка начиналась между стадиями 28 и 29 (полное развитие кровеносной системы), совпадая с повыше-

нием скорости накопления метки в эмбрионе. По-видимому, и в этой фазе продукты распада желтка использовались через «пул».

Радиоактивность ТХУ-растворимой фракции эмбриона оставалась очень низкой в течение всего развития, никогда не превышая 5% общей радиоактивности.

С. П. Мулянг, П. Н. Резниченко [1978] попытались оценить количественные взаимоотношения желтка и эмбриона у судака при разных температурах в пределах обычных температур на перестиглищах путем сопоставления размеров желточного мешка. Соотношение размеров зародышей и желтка при различных температурах инкубации авторы рассматривают в связи с энергетическими потребностями эмбрионов в процессе развития.

Для понимания количественной стороны взаимоотношений между желтком и эмбрионом необходимо знать динамику химического состава развивающейся икры.

Однако точных количественных данных о соотношении запасных веществ желтка, использовавшихся на рост и энергетический обмен при разных температурах инкубации, очень мало. В опытах по инкубации икры от одной пары производителей пинагора, семги и балтийского лосося в диапазоне нормальных для развития каждого вида температур были получены данные о характере роста белковой массы эмбриона и резорбции белковой части желтка. В частности, для пинагора были испытаны температуры 8 и 12°C. Выяснилось, что с энергетических позиций развитие при пониженной температуре более экономно [Куфтина, Новиков, 1980].

В этих работах показано, что:

- 1) нарастание белковой массы зародыша в процессе эмбрионального развития описывается кривой, близкой к экспоненциальной;
- 2) процесс резорбции белковой части желтка в икре пинагора от оплодотворения до вылупления происходит с одинаковой скоростью и имеет вид прямолинейной зависимости;
- 3) содержание белка в оболочке несколько снижается на стадиях, предшествующих вылуплению зародышей из оболочек;
- 4) общее содержание белка в целой икринке уменьшается на ранних этапах эмбриогенеза, а затем остается на постоянном уровне.

В природных условиях развитие многих видов рыб, в том числе и пинагора, происходит при разных температурных режимах. Так, в Белом море нерест пинагора начинается практически сразу же после расплавления льда в конце мая — начале июля (в отдельные годы до конца июля). Нерест порционный. Каждая самка выметывает 2—3 порции икры с интервалом в 5—10 дней (в зависимости от условий обитания). Таким образом, развитие икры рыб, вступающих в нерест в разное время, а также разных порций икры от одной самки происходит при значительно различающейся температуре воды. По нашим данным диапазон температур, в котором происходит эмбриональное развитие пинагора, колеблется от 5—6 до 10—12°C (иногда, возможно, и выше).

В этой связи представляло интерес выяснить влияние температурного фактора на динамику белкового роста собственно зародыша, расходования запасных веществ желтка и на изменение метаболических процессов в развивающейся икринке.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты проводили на Беломорской биологической станции МГУ летом 1976, 1977 и 1979 гг. на икре, полученной от каждой пары производителей отдельно. Икру оплодотворяли «сухим» способом. После затвердевания оболочек кладку склеенных между собой и уложенных в один слой икринок осторожно делили на две части и помещали в холодильники ЗИЛ.

Холодильники ЗИЛ были специально переоборудованы для инкубации икры в лотках из органического стекла с замкнутой системой водоснабжения. Температурный режим в холодильниках поддерживали с точностью $0,2-0,5^{\circ}\text{C}$. Икра в лотках находилась в подвешенном состоянии и постоянно аэрировалась при помощи микрокомпрессора. Смену воды в холодильниках проводили каждые 5—7 дней, в зависимости от температуры инкубации икры. Икру от одной самки инкубировали при 6 и 10°C , другой — при 8 и 12°C .

Разделение икринок на фракции (зародыш, желток, оболочка) от стадии образования бластодиска до полного замыкания желточной пробки проводили методом освобождения икринок от оболочек (путем прокалывания оболочки) и центрифугирования содержимого икринок в растворе Гольдфретера.

Количественное содержание белка в зародыше, желтке, оболочке и целой икринке определяли биуретовым методом [Бэйли, 1965].

Пробы в «холодных» (6 и 8°C) и в «теплых» (10 и 12°C) вариантах брали в период эмбриогенеза на следующих стадиях морфофункционального состояния зародыша: неоплодотворенная икра (как исходная точка содержания белка в неразделившейся цитоплазме ооцита); дробление (64—128 бластомеров); средняя бластула; ранняя гаструла; стадия зародышевого кольца; стадия зародышевого щитка; начало органогенеза, закладка глазных пузырей; замыкание желточной пробки; сразу после замыкания желточной пробки, образование хрусталиков, слуховых и обонятельных капсул; пульсация сердца; начало формирования кровеносной системы желточного мешка; эритроциты розового цвета; красные эритроциты; начало передвижения брюшных плавников по желточному мешку; брюшные плавники прошли $1/4-1/3$ пути по желточному мешку; брюшные плавники на середине желточного мешка; жаберно-челюстной аппарат активно функционирует; формирование брюшной присоски; перед вылуплением.

При определении этапности и стадий развития пользовались описанием эмбрионального развития пинагора, выполненным С. Г. Соиным и А. Е. Микулиным [1974].

Было установлено, что при температуре инкубации икры 6°C период эмбрионального развития пинагора от момента оплодотворе-

при 8°C — 34 суток, при 10° — 29 суток, при 12°C — 22 суток.

При разнoй продолжительности эмбрионального периода в зависимости от температуры возникало затруднение при сравнении количественного содержания белка в икришках и ее фракциях разных температурных серий.

Поэтому данные о динамике содержания белка, полученные при разных температурах инкубации икры, сравнивали по каждому этапу эмбрионального развития отдельно. При этом продолжительность эмбрионального периода в четырех исследованных температурных сериях принимали за 100%, а время наступления каждой стадии или любого другого момента развития от оплодотворения выражалось в процентах от продолжительности эмбрионального периода.

Таким образом, на всех рисунках по оси абсцисс отложено время взятия пробы в процентах от длительности периода эмбрионального развития. Вертикальными линиями отмечены границы этапов.

Процентная шкала по оси абсцисс необходима для того, чтобы точнее определить в системе координат точки, характеризующие сходное морфофункциональное состояние эмбрионов, развивающихся при разных температурных режимах.

Количественное содержание белка в целой икришке, в зародыше, желтке и оболочке рассчитывали как на 100 мг сырого веса целой икришки, так и на 100 мкг (зародышей, желтков и оболочек соответственно). В обоих случаях были получены сходные результаты и одинаковые тенденции изменения кривых содержания белка. Поэтому в работе приводятся лишь данные, рассчитанные на 100 мг сырого веса икришки. Такой расчет, по нашему мнению, исключает влияние фактора разноразмерности и разновесности икры при сравнении содержания белка у икры, взятой от разных производителей.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты исследования показали, что белковый рост зародышей во всех температурных сериях в процессе эмбрионального развития сходен.

Кривые белкового роста зародышей «холодного» и «теплого» температурных вариантов делятся на две разные части (рис. 1, 2). Первая часть кривых — от оплодотворения до начала VI этапа, когда начинается формирование кровеносной системы желточного мешка, характеризуется тем, что скорость белкового роста зародышей индифферентна во всех исследованных температурных сериях весьма незначительна (см. рис. 1, 2).

Вторая часть кривых — с момента начала формирования кровеносной системы желточного мешка (VI этап) до вылулиения зародышей из оболочек — характеризуется неуклонным возрастанием скорости белкового роста (см. рис. 1, 2).

В первой части кривых на самых ранних этапах эмбриогенеза, образования плазменного бугорка, дробления и бластуляции, при

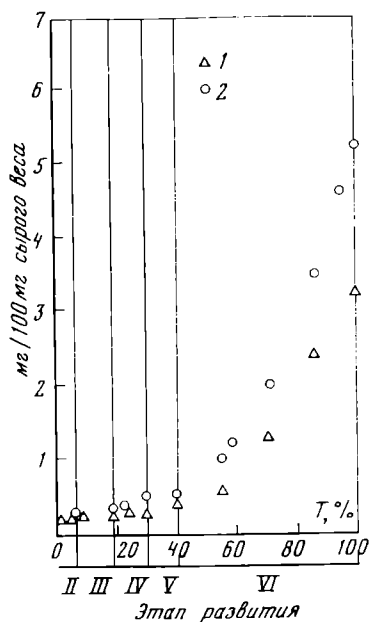
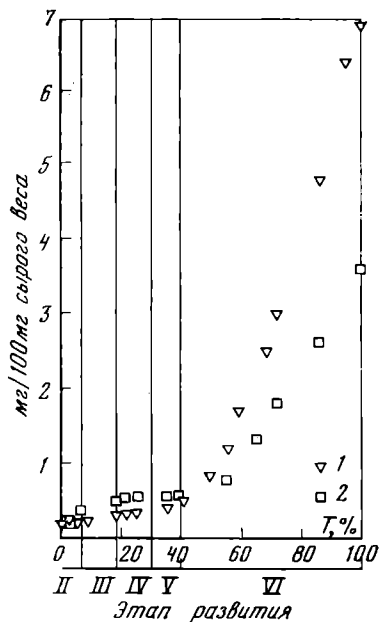


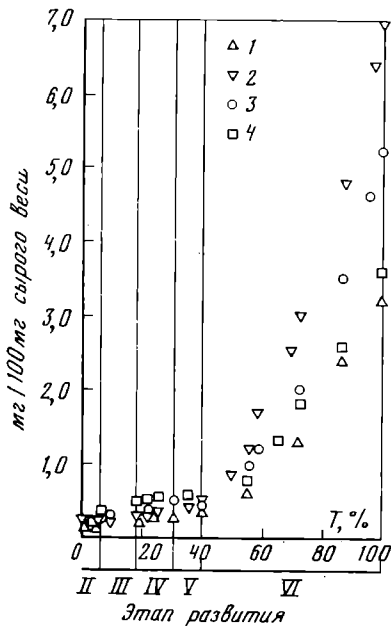
РИС. 1. Динамика содержания белка в зародыше пинагора
1 — 8°; 2 — 12°

РИС. 2. Динамика содержания белка в зародыше пинагора
1 — 6°; 2 — 10°

всех температурах инкубации икры количественное содержание белка в бластодерах практически не меняется или возрастает очень медленно. В ряде работ, выполненных на зародышах вьюна, культивируемых *in vitro*, было показано, что от стадии ранней бластулы и до стадии ранней гастрюлы интенсивность синтеза цитоплазматических белков находится на низком и относительно постоянном уровне, в то время как интенсивность синтеза ядерных белков увеличивается в 2,5 раза [Буракова, Костомарова, 1975; Кригсгабер и др., 1976].

Было также выяснено, что на стадиях средней — поздней бластулы в икринках вьюна протекают процессы, предшествующие активации синтеза белка в бластодерах, а именно: 2/3 рибосом желтка переходят в бластодерму [Айтхожин и др., 1964], происходит активация синтеза высокополимерной нерибосомной РНК и созревание транспортной РНК [Кафиани, Тимофеева, 1964; Тимофеева, Соловьева, 1973]. Кроме того, было показано, что у зародышей рыб синтез РНК собственным геномом зародыша, а следовательно, и осуществление генетического контроля над синтезом белка в бластодерах ядерным аппаратом самого зародыша, начинает осуществляться только со стадии средней бластулы [Нейфах и др., 1968].

Таким образом, заметная активация синтеза белка и возникнове-



Скорость белкового роста зародышей

Температура, °С	Прирост белка в зародыше в сутки (мг белка на 100 мг сырого веса)	Длительность эмбрионального развития, сутки
6	0,134	19,4
8	0,392	15,3
10	0,323	13,0
12	0,265	10,0

←
РИС. 3. Динамика содержания белка в зародыше пинагора
1 — 6°; 2 — 8°; 3 — 10°; 4 — 12°

ния в бластодермах вегетативно-анимального градиента синтеза белка — необходимых условий для прохождения первичной дифференцировки организма — возможна лишь начиная с этапа гаструляции [Кругсгабер и др., 1975].

Начиная с конца этапа гаструляции (III) и начала этапа органогенеза (IV) нами было отмечено постепенное нарастание белковой массы зародышей (однако в «теплых» сериях (при 10 и 12°C) накопление массы белка происходило значительно быстрее, чем в «холодных» сериях (при 6 и 8°C) и появление характерного для «теплых» серий подъема или изгиба кривой белкового роста (см. рис. 1, 2). Причем, чем выше температура инкубации икры в «теплых» сериях (в пределах диапазона нормальных для развития данного вида температур), тем выше подъем кривой (рис. 3). Увеличение белковой массы зародыша «теплой» серии, вероятно, объясняется тем, что с повышением температуры в пределах нормы увеличивается скорость белкового синтеза [Медников, 1977].

Далее, после резкого подъема наблюдалось постепенное снижение темпа накопления зародышем белка и выравнивание кривой (см. рис. 1, 2). Возможно, снижение скорости накопления белковой массы зародышей в «теплых» сериях может быть обусловлено ограниченным запасом энергетических и пластических веществ в клетках самого зародыша, который был захвачен перетекающей плазмой в момент образования бластодиска, с одной стороны, а также малой скоростью диффузионных процессов, посредством которых на ранних этапах эмбриогенеза происходит перераспределение запас-

ных веществ из желтка в зародыш через перибласт, необходимых для покрытия метаболических затрат растущего зародыша — с другой. Кроме того, в клетках зародыша может происходить накопление продуктов метаболизма, ингибирующих клеточное деление и рост эмбриона, выведение которых в отсутствие циркулирующих жидкостей затруднено. У разных видов рыб этот процесс может протекать по-разному. Учитывая объем икришки, площадь диффузионной поверхности и температуру развития, вероятно, можно оказывать влияние на соотношение скоростей всех этих процессов.

Подтверждением правомочности наших предположений может служить тот факт, что к моменту формирования кровеносной системы желточного мешка (VI этап) белковая масса зародышей, развивавшихся при разных температурах, оказывается одинаковой, т. е. масса запасных веществ в бластодиске, захваченная из желтка при формировании бластодиска, определяет возможные размеры зародыша к началу VI этапа. И хотя в нашем случае наблюдалось расхождение кривых белкового роста зародышей «теплого» и «холодного» вариантов от IV до VI этапа, исходная масса запасных веществ в бластодиске во всех сериях, вероятно, была приблизительно одинаковой.

Исходя из этого можно предположить, что, меняя температуру в момент образования бластодиска, мы можем в какой-то степени регулировать энергетический и пластический резерв в клетках зародыша для его развития и роста на первых этапах эмбриогенеза и, возможно, в какой-то степени влиять на размеры зародыша. С этим же могут быть связаны и большие размеры зародышей из более крупных по размеру икринок.

Во второй части кривой белкового роста в начале VI этапа (начало формирования кровеносной системы желточного мешка) наблюдается довольно резкий подъем кривых нарастания белковой массы зародышей во всех температурных сериях (см. рис. 1, 2). Это увеличение скорости белкового роста зародышей совпадает с началом активной циркуляции полостной жидкости и крови по желточному мешку. Как уже отмечалось, вероятно, происходит смена механизма передачи запасных веществ желточного мешка к клеткам зародыша, которая приводит к улучшению снабжения тканей и клеток зародыша энергетическим и пластическим материалом и обеспечивает вывод продуктов метаболизма из них.

Конечные размеры и белковая масса зародышей на стадии начала вылупления эмбрионов из оболочки тем меньше, чем выше температура эмбрионального развития. Многочисленные экспериментальные наблюдения показывают, что у пойкилотермных животных размеры тела коррелируют с температурой развития — чем выше температура развития, тем мельче животное, и наоборот. Объяснение этому явлению было дано Л. Берталанфи [1957; цит.: Мина, Клевезаль, 1976]: «Уменьшение периодов роста и размеров тела с повышением температуры объясняется тем, что скорость роста при этом возрастает несколько медленнее, чем скорость развития, и животные достигают определенной стадии зрелости (метаморфоза половой зрелости)

(а в нашем случае — вылупления) при меньших размерах и биомассе».

Для проверки этой тенденции нами была вычислена скорость белкового роста зародышей пинагора в сутки при разных температурах развития и скорость эмбрионального развития во второй части кривых. Оказалось, что максимальная скорость белкового роста зародышей наблюдалась при 8°C (см. таблицу).

Но учитывая, что при 8°C развивалась самая крупная икра и что разница между скоростями их роста при 8 и 10°C небольшая, можно полагать, что при этих двух температурах скорость белкового роста максимальна. При температурах развития 6 и 12°C происходит снижение скорости белкового роста зародышей в сутки, а конечные размеры зародышей и белковая масса на стадии начала вылупления значительно ниже, чем у зародышей, развивавшихся при 8 и 10°C. Получение зародышей пинагора меньших размеров и биомассы на стадии начала вылупления при температуре инкубации 12°C и может быть объяснено тем, что скорость белкового прироста зародышей при этой температуре ниже, а скорость эмбрионального развития выше, чем у зародышей, развивающихся при 8 и 10°C.

Что касается размеров и биомассы зародышей, инкубированных при 6°C, то в этом случае скорость белкового прироста зародышей настолько низка (она в 2 раза ниже скорости белкового прироста зародышей при 12°C) и накопление белковой массы зародышем происходит настолько медленно, что к моменту начала вылупления, несмотря на низкую скорость эмбрионального развития, эмбрионы имеют меньшие размеры и белковую массу, чем зародыши, развивавшиеся при других испытанных нами температурах. Кроме того, развивавшиеся при 6°C зародыши были очень слабы и приблизительно 50% зародышей, у которых не было обнаружено морфофизиологических отклонений, не могли самостоятельно вылузиться из оболочек. Период вылупления был сильно растянут.

Процесс синтеза белка и накопление биомассы зародышем непосредственно связаны с расходом запасных веществ желточного мешка: белков, липидов и углеводов. У икры многих видов рыб на ранних стадиях развития (до завершения гаструляции) углеводы (в основном гликоген и глюкоза) являются основными источниками энергии. Исследование ферментов углеводного обмена в раннем эмбриогенезе у рыб показало, что скорость гликолиза до стадии завершения гаструляции непрерывно увеличивается. Сопоставление скоростей дыхания и гликолиза в этот период обнаружило, что скорость дыхания пропорциональна скорости гликолиза. При завершении гаструляции эта корреляция нарушается: увеличение скорости дыхания опережает возрастание уровня гликолиза [Мильман, Юровицкий, 1973].

Снижение скорости гликолиза указывает на тот факт, что в процесс обмена включаются и другие запасные вещества желтка: белки и липиды. У икры разных видов рыб доля участия белков и липидов в пластическом и энергетическом обмене неодинакова. У лососей,

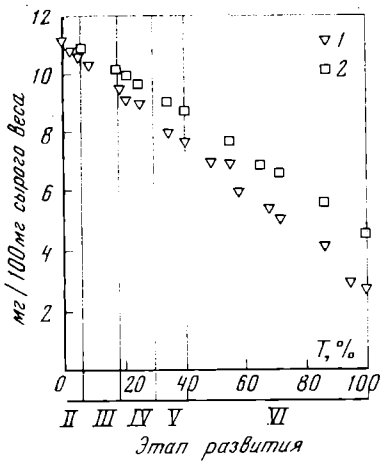


РИС. 4. Динамика содержания белка в желтке пинагора
1 — 8°; 2 — 12°

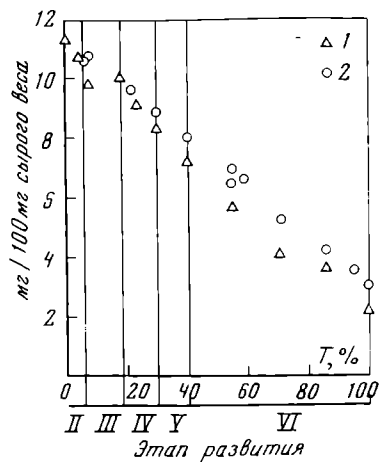


РИС. 5. Динамика содержания белка в желтке пинагора
1 — 6°; 2 — 10°

например, после завершения гаструляции и вплоть до вылупления основную энергетическую нагрузку несут липиды и углеводы и в очень небольшой степени — белки [Hollet, Hayes, 1946; Phillips et al., 1956; Hayes et al., 1973].

У других видов, наоборот, кроме липидов и углеводов очень большую роль как в энергетическом, так и в пластическом обмене играют белки [Blaxter, Holliday, 1963; Кривобок, Тарковская, 1970; Сторожук, 1970; Мороз, Лужин, 1973; Савельева, Федорова, 1973; Семенов и др., 1974].

У пинагора, например, за эмбриональный период количественное содержание липидов в желтке меняется весьма незначительно, в то время как на энергетические затраты расходуется около 15% общего содержания белка в икринке [Куфтина, Новиков, 1980].

По-видимому, процессы регуляции роста эмбриона и резорбции желтка обладают относительной самостоятельностью и являются в значительной степени независимыми процессами. Изменяя температурный режим инкубации икры, мы можем регулировать эффективность использования этого «пула» на рост белковой массы эмбриона и на энергетические потребности в развитии.

При более детальном рассмотрении кривых резорбции запасного белка в желтке можно обнаружить, что в «теплых» сериях (10 и 12°C) на поздних стадиях эмбрионального развития происходит некоторое отклонение от прямой пропорциональной зависимости в сторону увеличения скорости распада белка в желтке и загиб кривой (рис. 4—6).

Вероятно, увеличение скорости резорбции белковой части желтка связано с покрытием больших энергетических трат зародышами

«теплых» серий, возникающих в результате активных движений под оболочкой на стадиях перед вылуплением.

Общее содержание белка в целой икринке в период эмбриогенеза во всех температурных сериях инкубации икры уменьшалось. Уменьшение количественного содержания белка от оплодотворения до вылупления в икринке происходило неравномерно, и динамика уменьшения белка зависит, очевидно, от размера и исходного количества белка зрелого ооцита.

В настоящем эксперименте нами использовалась икра от двух самок пинагора. Неоплодотворенная икра от одной самки (назовем ее самкой I), которая после оплодотворения инкубировалась при 8 и 12°C, имела сырой вес одного ооцита 5,7 мг и содержала в себе 102,0 мг белка на 100 ооцитов. Неоплодотворенная икра от второй самки (назовем ее самкой II), которая после оплодотворения инкубировалась при 6 и 10°C, имела сырой вес одного ооцита 4,0 мг и содержала в себе 80,0 мг белка на 100 ооцитов.

Общее содержание белка в икре самки I при температуре развития 8 и 12°C меняется следующим образом: от оплодотворения до середины этапа органогенеза происходит постепенное уменьшение количества белка, далее резкий спад кривой в «холодной» серии до середины этапа пульсации сердца, в «теплой» серии этот спад кривой менее выражен. С начала VI этапа — формирования кровеносной системы желточного мешка и до вылупления — общее содержание белка в икринках обеих серий меняется весьма незначительно. Но кривая содержания белка «теплого» варианта проходит выше кривой «холодного» варианта (рис. 7), и икра «теплого» варианта на стадии перед вылуплением содержит большее количество белка, чем икра «холодного» варианта. Такое расположение кривых расхода белка было отмечено нами ранее при рассмотрении закономерностей резорбции белковой части желтка (см. рис. 4). По-видимому, потери белка икринкой за период эмбриогенеза непосредственно связаны с процессами резорбции белка в желтке. Резорбированный белок расходуется как для построения тела зародыша, так и на покрытие энергетических затрат на процессы развития в икринке и на взаимодействие развивающегося организма с внешней средой. Разница в содержании белка в начале эмбрионального развития и в конце его, вероятно, будет показателем затрат на энергетику развития при данной температуре инкубации икры.

В икре самки II, развивающейся при 6 и 10°C, изменения количественного содержания белка в период эмбриогенеза имеют следующую динамику: от оплодотворения и до конца этапа органогенеза происходит постепенное снижение уровня белка в икринке, затем до стадии появления красных эритроцитов в крови количество белка в икринке практически не меняется (рис. 8). Начиная со стадии появления эритроцитов в крови и вплоть до начала вылупления наблюдается резкое уменьшение количественного содержания белка в икринках «теплой» и «холодной» температурных серий (см. рис. 8), которое, вероятно, связано с интенсивным распадом белка в желтке и расходом определенной части его на энергообеспечение процессов

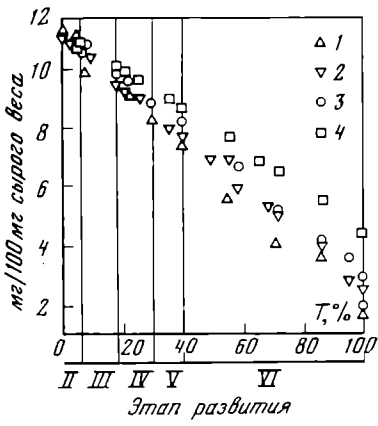


РИС. 6. Динамика содержания белка в желтке пинагора

1 — 6°; 2 — 8°; 3 — 10°; 4 — 12°

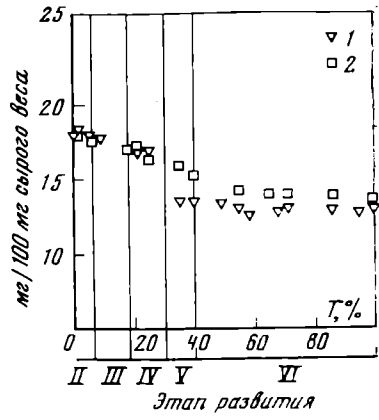


РИС. 7. Динамика содержания белка в целой шкре пинагора

1 — 8°; 2 — 12°

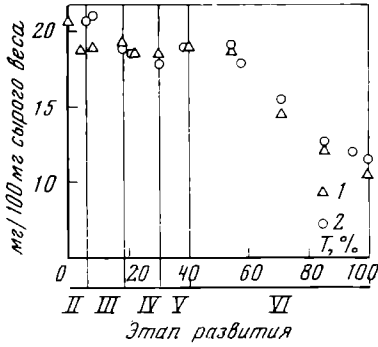


РИС. 8. Динамика содержания белка в целой шкре пинагора

1 — 6°; 2 — 10°

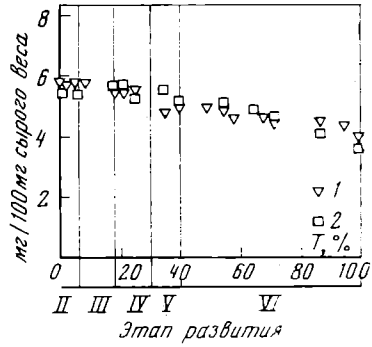


РИС. 9. Динамика содержания белка в оболочке шкры пинагора

1 — 8°; 2 — 12°

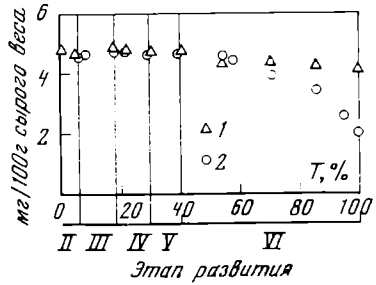


РИС. 10. Динамика содержания белка в оболочке шкры пинагора

1 — 6°; 2 — 10°

развития и активных движений эмбриона под оболочкой. Поскольку в икре самки исходное количество белка было меньшим, а расходы белка в желтке во второй половине эмбриогенеза значительными, то и разница между исходным и использованным белком в икринке во второй половине эмбрионального развития будет заметнее, чем в случае с икрой самки I, где исходное количество белка значительно больше, а затраты на развитие примерно такие же, как и у икры самки II.

Уменьшение общего содержания белка на ранних стадиях эмбриогенеза, включая IV этап органогенеза, подтверждает наше предположение об образовании «пула» в виде белковых молекул и аминокислот и т. д., которые могут участвовать как в процессах белкового синтеза, так и в других процессах, в частности в поддержании осмотического давления первичтелиновой жидкости, как это предполагается для икры трески [Лапин, 1978].

Аналогичные данные о содержании белка в целой икринке были получены и на икре других видов рыб: карповых [Семцов и др., 1974], тресковых [Лапин, 1978].

В период эмбриогенеза количественное содержание белка в оболочке икринки постепенно уменьшается. От оплодотворения и до стадии «появления красных эритроцитов в крови» количество белка в оболочке уменьшается весьма незначительно, при этом оболочки икринок «холодного» и «теплого» вариантов имеют приблизительно одинаковое количество белка (рис. 9). Начиная со стадии «начало передвижения брюшных плавников по желточному мешку» и вплоть до вытупления количество белка в икринках «теплого» варианта убывает быстрее, чем в оболочках икринок «холодного» варианта, и происходит расхождение кривых содержания белка (рис. 10).

Возможно, более быстрое «рассасывание» белка в оболочках икринок «теплого» варианта происходит за счет большей активности ферментов вытупления, расщепляющих белок и другие вещества и источающих оболочку при более высокой температуре развития.

Количественные изменения, связанные с перераспределением веществ в икринке, сопровождаются уменьшением объема желтка и увеличением размеров эмбриона. Таким образом, объем желтка в какой-то мере характеризует степень использования запасных питательных веществ. Можно предположить то же самое и в отношении объема тела эмбриона. По литературным данным динамика объема желтка в эмбриональном развитии *Sardinops caeruleus* и *Congipodus leucaraecilus* L. позволяет судить об эффективности использования питательных веществ, энергии прироста и т. п. [Lasker, 1962; Robertson, 1974]. В нашей работе мы применили морфометрию эмбриона и желточного мешка шипагора в качестве дополнительного метода исследования. При этом мы имели в виду сопоставить полученные данные с результатами биохимического определения содержания белка в желтке и в эмбрионе.

Длину и объем тела эмбриона и объем желточного мешка определяли для двух температурных вариантов — «холодного» (6°C) и «теплого» (10°C). Измерения проводили под бинокуляром с помощью

обкуляра-микрометра на живом материале. Измеряли следующие параметры: L — длина желтка, H — высота желтка, $h_{бл}$ — высота бластодиска, $l_{бл}$ — длина основания бластодиска, h — высота эмбриона, l — ширина эмбриона, $L_э$ — длина эмбриона.

Для всех параметров на каждой стадии развития проводили 8—10 измерений, затем вычисляли среднее значение в миллиметрах.

Объем желтка на стадии мелкоклеточной морулы вычисляли по формуле шарового сегмента [Игнатьева, 1979]

$$V_{ж1} = \frac{\pi}{6} H \left(H^2 + \frac{3}{4} l_{бл}^2 \right);$$

объем желточного мешка на последующих стадиях развития — по формуле вытянутого эллипсоида вращения [Robertson, 1974]

$$V_{ж2} = \frac{\pi}{6} LH^2;$$

объем бластодиска — по формуле

$$V_{бл} = \frac{\pi}{6} h_{бл} \left(h_{бл}^2 + \frac{3}{4} l_{бл}^2 \right);$$

объем тела эмбриона — по формуле

$$V_э = \frac{\pi}{3} lhL_э$$

такая формула, на наш взгляд, наиболее соответствует конфигурации тела эмбрионов пинагора.

На основании морфометрических данных рассчитывали содержание белка в желточном мешке на последовательных стадиях развития по формуле

$$V_1 = X_1 V_n,$$

где X_1 — содержание белка в единице объема желтка на стадии мелкоклеточной морулы; V_n — объем желточного мешка на данной стадии.

Количество белка, запасенного в тканях эмбриона, начиная со стадии появления красных эритроцитов, рассчитывали по формуле:

$$V_2 = X_2 V'_n,$$

где X_2 — содержание белка в единице объема эмбриона на стадии красных эритроцитов; V'_n — объем тела эмбриона на данной стадии.

По нашим данным, темпы линейного роста эмбрионов с возрастом замедлялись. «Холодный» вариант в отношении линейного роста отставал от «теплого». Различие становилось все более заметным с возрастом.

Максимальное увеличение линейных размеров при 6 и 10°C происходило за период от начала дробления до начала формирования кровеносной системы желточного мешка, точнее на IV и V этапах (органогенез и подвижное состояние зародыша). Как известно, на эта-

пе органогенеза происходит конвергентная миграция клеток к оси билатеральной симметрии будущего тела зародыша, построение каудального отдела, возникновение зародышевой полоски. Этот процесс сопровождается дифференцировкой клеток с образованием зачатков будущих органов. В дальнейшем увеличение линейных размеров сопровождается возрастанием массы тела — процессы дифференцировки сменяются процессами роста.

Что касается объема тела эмбрионов, к началу стадии красных эритроцитов (VI этап) последний (как в «теплом», так и в «холодном» варианте) практически не возрастал по сравнению с объемом бластодиска, несмотря на прирост белковой массы. По-видимому, в этот период происходит некоторое «уплотнение» зародышевого материала, связанное с увеличением адгезивных свойств клеточных мембран. На VI этапе развития, начиная со стадии красных эритроцитов, резкое увеличение объема тела эмбрионов при 6 и 10°C соответствовало быстрому росту белковой массы, установленному биохимическим методом, причем «холодный» вариант отставал от «теплого» (рис. 11).

Таким образом, результаты определения длины и объема тела эмбрионов согласуются с данными биохимического определения содержания белка: во всех трех случаях при 6°C инкубации были получены более низкие показатели. О влиянии температуры на размеры эмбрионов и личинок рыб мнения разных авторов весьма противоречивы. Пожалуй, наиболее распространено мнение о том, что размеры и вес эмбрионов уменьшаются с повышением температуры. Это противоречит полученным результатам, однако есть основания полагать, что 6°C — неблагоприятная температура для развития икры пинагора. В отношении скорости объемного роста следует заметить, что на протяжении стадии красных эритроцитов объем тела эмбрионов по сравнению с массой заключенного в нем белка увеличивался быстрее: при 10°C — в 4 раза, при 6°C — в 3 раза. На последующих стадиях эта тенденция при 10°C сохранялась. К сожалению, в «холодном» варианте проследить дальнейшее изменение объема эмбрионов не удалось.

Можно предполагать, что увеличение объема тела, опережающее рост белковой массы, в некоторой мере обусловлено оводнением тканей на поздних стадиях эмбриогенеза. Известно, что увеличение концентрации воды способствует интенсификации обмена, направленного на рост и развитие. В эмбриогенезе карпа оводнение тканей сопровождается снижением процентного содержания сухого вещества [Мороз, Лукин, 1976].

У предличинок в «теплой» серии линейные размеры и объем тела увеличивались вплоть до резорбции желточного мешка. У личинок 3-дневного возраста отмечено незначительное уменьшение линейных размеров и объема тела — видимо, результат резорбции тканей под действием голодания (рис. 11—13).

В «холодной» серии после затяжного выклева предличинки были крупнее, чем в «теплой» серии в день выклева. Однако это отражает, очевидно, лишь тот факт, что у большинства предличинок выклев происходил при большей степени сформированности.

Объем желтка у эмбрионов в «холодной» серии равномерно убывал от стадии бластодиска до стадии начала функционирования жаберно-челюстного аппарата. Поскольку содержание белка в желтке при этом также равномерно уменьшалось, можно говорить о том, что динамика объема желтка при 6°C инкубации в наших опытах отражала процесс использования запасных питательных веществ (см. рис. 12).

При 10°C инкубации характер корреляционной связи между объемом желтка и возрастом эмбрионов был более сложным и не соответствовал динамике запасного белка. Расположение эмпирических точек на графике напоминает картину, полученную Р. Ласкером [Lasker, 1962] для зародышей *Sardinops caerulea* G. при 14°C.

Сопоставление результатов измерений при двух температурах инкубации показывает, что эмбрионы в «теплой» серии имели больший объем желтка на протяжении всего эмбриогенеза, кроме стадии появления красных эритроцитов, когда исследуемый показатель был одинаковым в обеих сериях; различие было особенно значительным на этапе V (активное состояние эмбриона) (см. рис. 12).

В дальнейшем увеличение объема в несколько раз опережает накопление белка в тканях эмбриона. В этой связи определение содержания белка на последовательных стадиях развития через объем

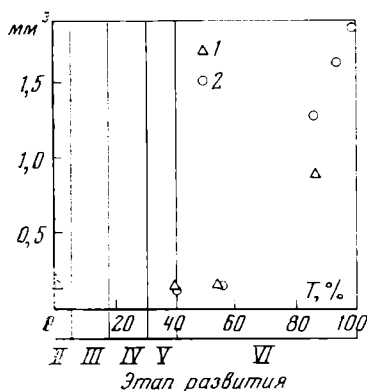
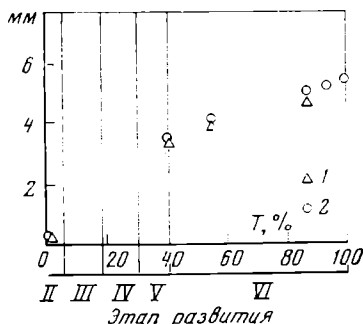
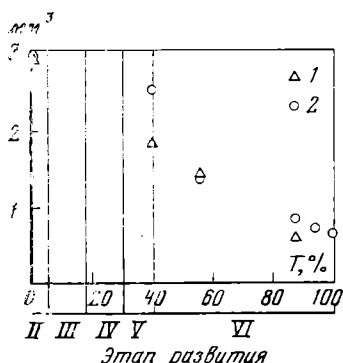


РИС. 11. Изменение объема зародышей шнагора
1 — 6°; 2 — 10°

Рис. 12. Изменение объема желтка у шнагора
1 — 6°; 2 — 10°

РИС. 13. Линейный рост зародышей шнагора
1 — 6°; 2 — 10°



тела и содержание белка на предыдущих стадиях дает завышенные результатов в 2—3 раза. Что касается объема желточного мешка, характер динамики данного показателя соответствовал таковому для запасного белка лишь при 6°C инкубации. Однако даже в этом случае расчет содержания белка по методу пропорции требует внесения поправки, поскольку по мере использования желтка происходило увеличение плотности последнего.

Таким образом, о динамике питательных веществ в эмбриогенезе пинагора трудно судить по исходной величине запаса и размерам желточного мешка на последовательных стадиях развития, основываясь лишь на данных объемных измерений.

ЛИТЕРАТУРА

- Айтхожин М. А., Белицина Н. В., Спири А. С.* Нуклеиновые кислоты на ранних стадиях развития зародышей рыб (вьюна). — Биохимия, 1964, т. 29, № 1, с. 169.
- Буракова Т. А., Костомарова А. А.* Радиоавтографическое исследование синтеза белка в бластомере вьюна. — Онтогенез, 1975, т. 6, № 3, с. 225.
- Бэйли Дж.* Методы биохимии белков. М.: Мир, 1965. 265 с.
- Вовк П. С.* Реакция эмбрионов и личинок белого амура на температурные воздействия. — В кн.: Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. Киев: Наук. думка, 1974, с. 191—227.
- Детлаф Т. А., Детлаф А. А.* О безразмерных характеристиках продолжительности развития в эмбриологии. — ДАН СССР, 1960, т. 134, № 2, с. 199—202.
- Игнатьева Г. М.* Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. М.: Наука, 1979, с. 3—152.
- Игнатьева Г. М., Ротт Н. П.* Временные соотношения между некоторыми процессами, осуществляющимися до начала гаструляции у костистых рыб. — ДАН СССР, 1970, т. 180, № 2, с. 484—487.
- Кафиани К. А., Тимофеева М. Я.* Синтез РНК ядер в раннем эмбриональном развитии. — ДАН СССР, 1964, т. 154, № 3, с. 721.
- Кривобок М. И., Тарковская О. П.* Некоторые особенности обмена веществ у осетра и севрюги на ранних стадиях развития. — Вопр. ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 3, с. 469—474.
- Кригсгабер М. Р., Костомарова А. А., Буракова Т. А.* Синтез белка у изолированных от желтка зародышей вьюна при культивировании *in vitro*. — Онтогенез, 1975, т. 6, № 5, с. 466.
- Кригсгабер М. Р., Шейфах А. А.* Синтез белка в бластомере зародыша вьюна. — ДАН СССР, 1968, т. 180, № 5, с. 1259.
- Кригсгабер М. Р., Шейфах А. А., Мадатова П. П.* Синтез рибосомных белков в раннем развитии вьюна. — Онтогенез, 1976, т. 7, № 1, с. 47.
- Куфтина Н. Д., Повиков Г. Г.* О некоторых закономерностях обменных процессов в эмбриогенезе рыб. — Биол. науки, 1980, (Рукопись деп. в ВИНЦТН).
- Лалин В. П.* Особенности водного обмена икры некоторых видов тресковых рыб. — В кн.: Вопросы раннего онтогенеза рыб. Киев: Наук. думка, 1978, с. 111.
- Медников Б. М.* Температура как фактор развития: Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука, 1977, с. 7—52.
- Мильтман Л. С., Юровицкий Ю. Г.* Механизмы энзиматической регуляции углеводного обмена в раннем эмбриогенезе. М.: Наука, 1973.
- Миша М. В., Клевезаль Г. А.* Рост животных. М.: Наука, 1976. 286 с.
- Мороз И. Е., Лузин Б. П.* Обмен веществ в процессе эмбрионального развития карпа. — В кн.: Тез. докл. Всесоюз. конф. по экол. физиологии рыб. М., 1973.
- Мороз И. Е., Лузин Б. П.* Динамика обмена вещества в процессе эмбриональ-

- ного и постэмбрионального развития карпа. — Вопр. ихтиологии, 1976, т. 16, вып. 6, с. 1061—1068.
- Мутян С. П., Резниченко П. П. Зависимость длины тела зародышей судака от температуры инкубации. — В кн.: Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М.: Наука, 1978, с. 124—135.
- Нейфах А. А., Кригсгабер М. Р., Ильин М. И. Синтез белка в раннем развитии выюна после радиационной инактивации ядер. — ДАН СССР, 1968, т. 181, № 1, с. 253.
- Нейфах А. А., Тимофеева М. Я. Молекулярная биология процессов развития. М.: Наука, 1977. 290 с.
- Нейфах А. А., Тимофеева М. Я. Проблемы регуляции в молекулярной биологии развития. М.: Наука, 1978. 306 с.
- Расс Т. С. О периодах жизни и закономерностях развития и роста рыб. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948, с. 3.
- Савельева Э. А., Федорова Л. С. Влияние гипофизарной стимуляции развития овоцитов на морфо-генетические и метаболические процессы зародышей судака *Lisiorogus lisiorogus*. — Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 6, с. 1024—1034.
- Семенов К. И., Коновалов Ю. Д., Несен Э. П., Бабицкая Л. Ф., Пагурный С. П. Обводнение яиц и содержание общего белка при эмбриогенезе разных потомств карпа на их жизнестойкость. — В кн.: Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. Киев: Наук. думка, 1974, с. 139.
- Соин С. Г. Изучение закономерностей развития морских рыб и их значение для разработки биологических основ маринкультуры. — Вопр. ихтиологии, 1977, т. 17, вып. 2, с. 275—284.
- Соин С. Г., Малотин В. В., Новиков Г. Г. и др. Эколого-морфологические и физиолого-биохимические особенности эмбрионально-личиночного развития некоторых промысловых рыб в условиях их искусственного разведения. — В кн.: Материалы VI сов.-яп. симпоз. по вопр. аквакультуры и повышения биопродуктивности Мирового океана. М.: Минрыбхоз СССР, 1978, с. 163—168.
- Соин С. Г., Микулин А. Е. Эколого-морфологические особенности развития пинагора. — В кн.: Биология Белого моря. М.: Изд-во МГУ, 1974, с. 162—176.
- Сторожук А. Я. Особенности азотистого обмена икры, личинок и ранней молодки каспийского осетра (*Acipenser guldenstadti* Berg.). — Тр. молодых ученых ВНИРО, вып. 4, с. 82—87.
- Татарко К. И. Влияние температуры на ранние этапы постэмбрионального развития прудового карпа. — Гидробиол. журн., 1966, № 1, с. 53—59.
- Тимофеева М. Я., Соловьева И. А. Transfer RNA synthesis in early embryogenesis. — FEBS Lett., 1973, vol. 33, p. 327—330.
- Waxler J. H. S., Holliday F. G. T. The behaviour and physiology of herring and other clupeids. — Adv. Mar. Biol., 1963, vol. 1, N 1, p. 261—393.
- Hayes L. W., Tinsley I. Y., Lowry R. R. Utilisation of fatty acids by the developing steelhead sac fry *Salmo gairdneri*. — Comp. Biochem. and Physiol., 1973, vol. 45, N 3, p. 695—707.
- Hollet A., Hayes F. R. Protein and fat of the salmon eggs as sources of energy for the developing embryo. — J. Res., 1946, vol. 24, N 3, p. 45—52.
- Lasker R. Efficiency and rate of yolk utilization by developing embryos and larvae of the Pacific sardina, *Sardina caerulea* (Girard). — J. Fish. Res. Board Canad., 1962, vol. 19, N 5, p. 867—875.
- Lasker R. An experimental study of the effect of temperature on the incubation time development and growth of Pacific sardina, embryos and larvae. — Copeia, 1964, N 2, p. 399—405.
- Monroy A., Ishida M., Nakano E. The pattern of transfer of the yolk material to the embryo during the development of the teleostean fish, *Oryzias latipes*. — Embryologia, 1967, vol. 6, p. 151—158.
- Phillips A. M., Brockway D. R., Balzer L. C. Chemical changes during development salmon eggs (*Salmo lario*). — Progr. Fish-Cult., 1956, vol. 18, p. 52—57.
- Robertson D. A. Developing energetics of the southern pigfish (Teleostei: Congiopodidae). — N. Z. J. Mar. and Freshwater Res., 1974, vol. 8, N 4, p. 611—620.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ

УДК 597.08.591.5.(26)

АДАПТИВНЫЕ РЕАКЦИИ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ НА ИЗМЕНЕНИЕ ГИДРОСТАТИЧЕСКОГО ДАВЛЕНИЯ

В. А. ПЕГЕЛЬ, Л. А. ЛИХАЧЕВА, В. В. ЛОПУХОВА

Способность организма приспосабливаться к постоянно меняющимся воздействиям среды является жизненно важной функцией животных и человека. Устранение или ограничение влияния различных факторов, действующих на организм, осуществляется определенными адаптационными механизмами, деятельность которых направлена на поддержание гомеостаза. Для раскрытия интимных механизмов адаптивных изменений функциональной активности тех или иных органов и систем необходимо изучение формирования в них наиболее целесообразных обменных процессов, а также использование разнообразных резервных морфофункциональных возможностей различными клетками и тканями.

В последнее время в экологической физиологии получили широкое распространение исследования физиологических реакций рыб на экстремальные воздействия среды [Строганов, 1979]. Рыбы, как и другие водные животные, находятся в полной зависимости от особенностей среды обитания и обладают комплексом физиологических, биохимических и морфологических приспособлений, позволяющих им адекватно реагировать на изменяющиеся параметры внешней среды. Многообразие и интенсивность последних благодаря воздействию человека на водные экосистемы значительно возросло, в связи с чем возникла необходимость знать реакции рыб на различные воздействия среды обитания, допустимые пределы этих воздействий, адаптивные возможности рыб переносить изменения многочисленных факторов среды, а также раскрыть те механизмы, которые способствуют повышению резистентности рыб по отношению к экстремальным факторам.

Колебания температуры и солености воды, повышенная концентрация вредных веществ, перепады атмосферного и гидростатического давления и другие факторы оказывают большое влияние на биохимические и физиологические процессы в организме рыб. В зависимости

от интенсивности действия факторов и степени слаженности регуляторных механизмов конечный результат таких реакций может varyться или полной нормализацией, или нарушением жизненно важных процессов. Поэтому вопрос о воздействии экстремальных факторов на водные организмы приобретает особую ценность не только в теоретическом плане, но и в связи с практическими потребностями.

При этом возникает необходимость определить для жизни особей и сохранения вида значение морфо-функциональных сдвигов, возникающих в организме рыб в ответ на изменившиеся условия жизни и влияющих на дальнейшее течение метаболических процессов.

Известно, что реакция рыб на действие экстремальных факторов тождественна таковой у млекопитающих и характеризуется уменьшением выделения тиреотропина, гонадотропина и соматотропина при одновременном усилении секреции кортикотропина, катехоламинов и кортикостероидов (особенно гидрокортизона). Такие гормональные реакции, а также повышение тонуса симпатической нервной системы как у млекопитающих, так и у рыб приводят к аналогичным физиологическим явлениям, а именно: к повышению потребления кислорода, гипергликемии, азотемии, атрофии лимфоидной ткани, глюконеогенезу, увеличению содержания промежуточных продуктов гликолиза в мышцах рыб, а также к повышению содержания в них лактата и снижению содержания РНК [Барапникова, 1977; Дюбин, 1979; Маляревская, 1978; Межини, 1978; Романенко и др., 1978; Плисецкая, 1979; Gronow, 1974].

Одним из важных экологических факторов, оказывающих прямое и неизбежное воздействие как на химические процессы в отдельных клетках и тканях, так и на весь организм водных животных в целом, является гидростатическое давление (ГД), значения которого изменяются от нулевого на водной поверхности до тысячи и более атмосфер на абиссальных глубинах.

Изучение влияния повышенного гидростатического давления на живой организм началось сравнительно давно. Однако большинство исследований было проведено в плане изучения особенностей метаболических перестроек у водолазов. Кроме того, изучались физиологические особенности ныряющих животных, имеющих специальные приспособления для их образа жизни—повышенное содержание гемоглобина в крови, более высокое его сродство к кислороду, больший коэффициент использования кислорода в легких и т. д.

В последнее время расширяются исследования взаимосвязи, поведения и изменения некоторых физиологических функций и структурных компонентов при разных величинах гидростатического давления как у глубоководных организмов [Locket, 1977; Oliver, 1979], так и у представителей мелководной фауны, которые в целях расширения ареала и более полного использования ими толщи воды для питания постоянно совершают вертикальные миграции. Размах вертикальных миграций, совершаемых рыбами, колеблется в широких пределах, достигая иногда десятков и сотен метров. Скорость изменения давления, которую испытывают при этом животные, также раз-

лична и меняется от сотых долей до нескольких десятков атмосфер в минуту.

Анализируя многочисленные экспериментальные данные, А. Макдональд [Macdonald, 1952] пришел к выводу, что наиболее чувствительны к изменениям гидростатического давления поверхностные и мелководные виды. Механизм непосредственного воздействия гидростатического давления на организм пока неясен. Такое воздействие проявляется в основном в диапазоне больших величин, хотя по некоторым данным, увеличение давления по сравнению с нормальным на 1—2 атм приводит к изменениям эмбрионального развития у леща [Белый, 1970]. В целом же для животных характерна повышенная устойчивость к гидростатическому давлению, а у большинства видов имеются специальные приспособления для регуляции объема плавательного пузыря, позволяющие им надежно перемещаться по вертикали в соответствии с законами газовой динамики [Цветков, 1969, 1974а, б]. В организме человека и млекопитающих также имеется множество морфологических и биохимических приспособлений, позволяющих им адекватно реагировать на действие повышенного гидростатического давления [Мартыненко, 1968].

Значительный интерес представляет вопрос о возможности адаптации рыб и других водных животных к экстремальным величинам гидростатического давления и его перепадам. Большинство исследователей склоняются к мысли, что живые организмы обладают определенными компенсационными механизмами, позволяющими им приспосабливаться к повышенному давлению воды. Так, Е. Н. Павловский [1959] считает, что адаптация целостного организма к повышенному давлению воды во многом зависит от адаптации его клеточного субстрата, что приводит в процессе эволюции к выработке определенных приспособительных реакций, благодаря которым обитатели гидросферы могут совершать значительные переходы из глубинной зоны к поверхности и обратно.

Приспособительные реакции могут формироваться в организме водных животных и при кратковременном действии гидростатического давления, обеспечивая тем самым повышение устойчивости организма к последующему действию данного фактора. Так, Н. В. Головина [1963] обнаружила, что действие допороговых и пороговыми величинами давления способствовало повышению устойчивости головастиков к давлению. Более того, резистентность организма к гидростатическому давлению повышается также и при выработке адаптивных реакций к экстремальным значениям температуры, солености и других факторов, поэтому увеличение толерантности к повышенному давлению воды рассматривается в настоящее время некоторыми авторами [Schlieper, 1963; Menzies, George, 1972] как общий признак адаптации.

Вместе с тем до сих пор остается неясным, происходит ли приспособление рыб к значительным изменениям давления по типу развития неспецифического общего адаптационного синдрома или это приспособление связано с какими-то специфическими функциональными и структурными перестройками в их органах и системах.

Поэтому перед нами стояла задача с помощью физиологических, биохимических и морфогистохимических методик изучить влияние на рыб гидростатического давления различных величин и экспозиций, а также выявить общие и специфические черты действия этого фактора. При этом был проведен анализ адаптивных возможностей некоторых органов и систем, принимающих активное участие в регуляции многих метаболических процессов и позволяющих рыбам приспособляться к действию данного фактора.

Объектом наших исследований служили преимущественно сибирские ельцы, на которых были выполнены основные работы. Для изучения газообмена, кроме сибирских ельцов, использовались пескари, караси, окуни, ерши и плотва. Комплексные исследования проводили в лабораторных условиях в зимний (декабрь-январь) и летний (июнь — август) периоды и в экспедиционных условиях на р. Оби в летние месяцы. Для экспериментов брали рыб одной весовой категории и одного возраста, выдержанных в садках 3—4 дня для освобождения желудочно-кишечного тракта от пищи, а затем в аквариуме для адаптации к условиям опыта. Опыты проводили в гидробарокамере емкостью 50 л, сконструированной в нашей лаборатории. Учитывая влияние температурного фактора на эффективность действия давления воды [Крисс, 1973], температуру воды поддерживали в разные сезоны в пределах 16—18°C. С помощью аэрации воды воздухом содержание в ней кислорода поддерживали в пределах 7—9 мг/л, что не оказывало существенного влияния на дыхание рыб [Привольнев, 1947].

Эксперименты ставили при различном давлении — от 1 до 20 атм с изменением экспозиций от 15 мин до 5 ч. Скорость подачи и снятия давления равнялась 1,5 атм/мин. Контролем служили рыбы, находящиеся в гидробарокамере соответствующее количество времени, но без давления.

Для оценки функционального состояния организма рыб при действии гидростатического давления в первую очередь определяли газообмен, отражающий общую интенсивность обмена, и высчитывали дыхательный коэффициент. Определение газообмена проводили методом замкнутых сосудов [Винберг, 1956]. Кроме того, определяли ряд показателей крови: содержание сахара по Хагедорну — Иенсену [Балаховский, Балаховский, 1953] и остаточного азота колориметрическим способом по Аселю [Котляров, 1959], количество гемоглобина гемометром Сали и оксигемоглобина кюветным оксигемометром [Реморов, 1962]. Одновременно подсчитывали число эритроцитов в счетной камере Горяева, среднюю концентрацию гемоглобина в одном эритроците и средний объем одного эритроцита. Показатели дыхания и сокращения сердца записывали на электрокардиограмму [Реморов, 1962].

Параллельно проводили морфогистохимические исследования щитовидной железы, интерренальной ткани, печени, почек, белых и красных мышечных волокон и сердечной мышцы у сибирских ельцов и сибирской стерляди. Для этого кусочки исследуемых органов фиксировали в жидкостях Карнуа, Буэна, Рего и Беккера с последую-

щей заливкой их в парафин. Срезы толщиной 5—6 мк окрашивали по Браше и Фельгену на нуклеиновые кислоты, по Альтману на митохондрии, шифф-иодной кислотой по Мак-Манус — Хочкисс — Шабадашу на гликоген, а также суданом черным Б на жиры и гематоксилинэозином [Кисели, 1962; Меркулов, 1969; Роскин, Левинсон, 1957].

На свежемороженых срезах проводили ферментный анализ — выявление активности сукцинатдегидрогеназы (СДГ) по Нахласу и Зелигману с применением нитро-СТ в качестве акцептора водорода [Пирс, 1962], цитохромоксидазы (ЦХО) нади-реакцией с обработкой контрольных срезов раствором азиды натрия [Берстон, 1965] и моноаминоксидазы (МАО) тетразолиевым методом по Гленнеру [Кюонский, 1976].

Проведенные исследования показали, что избыточное гидростатическое давление величиной в 1, 3, 5, 10 и 20 атм вызывает разнонаправленную реакцию со стороны многих из исследованных нами параметров функционального состояния организма рыб в разные сезоны года.

Зимой, когда все жизненные процессы у рыб ослабевают и компенсаторные возможности снижаются, давление воды значительно подавляет окислительные процессы в организме, а также другие функции, связанные с энергетическим обменом. В ответ на повышение давления воды в зимний период наблюдается не только количественное, но и качественное изменение газообмена. Окислительные процессы переключаются на анаэробный обмен. Доказательством этого служит снижение потребления кислорода рыбами в среднем на 20—25% и увеличение выделения углекислого газа по сравнению с исходным фоном на 45—70%. В результате имеет место резкое повышение величины дыхательного коэффициента до 1,7—1,9 (табл. 1). О подавлении интенсивности обменных процессов в организме рыб свидетельствует и уменьшение в крови остаточного азота на 10—17%, наиболее выраженное в первые 30—60 мин действия повышенного гидростатического давления (табл. 2).

Значительное повышение выделения углекислого газа в первые часы действия гидростатического давления в зимний период следует, видимо, рассматривать как реакцию, направленную на восстановление щелочно-кислотного равновесия в крови. Последнее нарушается в результате значительного накопления в ней молочной кислоты,

ТАБЛИЦА 1. Изменение газообмена (в мл/г на 1 г веса в час) при повышении гидростатического давления

Давление, атм/ч	Зима			Лето		
	O ₂	CO ₂	ДК	O ₂	CO ₂	ДК
Контроль	0,164	0,156	0,96	0,171	0,170	0,98
3	0,124	0,226	1,82	0,217	0,199	0,91
5	0,115	0,220	1,91	0,228	0,204	0,89

ТАБЛИЦА 2. Содержание сахара и остаточного азота (в мг %) в крови сибирских ельцов при повышении давления воды

Давление, атм./ч	Зима		Лето	
	сахар	остаточный азот	сахар	остаточный азот
Контроль	94,2±2,3	65,0±3,0	86,5±1,7	73,0±3,0
3	100,0±1,7	58,0±2,6	75,0±1,4	72,0±1,2
5	109,0±3,3	61,5±3,1	75,0±2,2	74,0±1,8

которая усиленно образуется в качестве конечного продукта анаэробного расщепления углеводов, особенно в депонирующих тканях. Об этом свидетельствует заметное снижение запасов гликогена в печени и мышечной ткани и подавление в них активности дыхательных ферментов — сукцинатдегидрогеназы и цитохромоксидазы. Одновременно отмечалось значительное повышение сахара в крови (табл. 2). В то же время в таких жизненно важных органах, как сердечная мышца, при кратковременном действии гидростатического давления заметных изменений в содержании гликогена не наблюдалось.

Увеличение в крови рыб углекислоты при прессорном действии снизило способность гемоглобина связывать кислород, что привело к уменьшению содержания оксигемоглобина в среднем на 21—22% (табл. 3) и парастанию, вследствие этого, аноксического состояния организма. Последнее обстоятельство вызывает приспособительные изменения: растет число эритроцитов и содержание гемоглобина в крови (см. табл. 3), повышается частота сердцебиений и дыхательных движений. Кроме того, морфологическое исследование почек, печени и мышечной ткани показало, что увеличение гидростатического давления до 3—5 атм приводило к расширению в этих органах просветов кровеносных сосудов и, следовательно, к увеличению доставки к ним кислорода.

Повышение гидростатического давления до 10—20 атм, особенно увеличение его экспозиций до 5 ч, нарушало кислородное обеспечение исследуемых органов, в связи с чем в них возникали некоторые морфологические изменения деструктивного характера. К таким изменениям в первую очередь относится появление в клетках

ТАБЛИЦА 3. Морфологическая характеристика крови сибирских ельцов при повышении гидростатического давления

Давление, атм./ч	Зима			Лето		
	Нв, г%	НвО, г%	эритроциты, млн/мм ³	Нв, г%	НвО, г%	эритроциты, млн/мм ³
Контроль	40,0	28,0	1.970	9,5	37,5	1,830
3	42,0	22,5	2.010	8,4	38,0	1,710
5	42,1	22,1	2.150	8,6	35,0	1,760

печеночного эпителия и в мышечных волокнах липидных компонентов, что, вероятно, происходит как за счет патологического распада липопротеидных комплексов, так и из-за снижения способности этих тканей утилизировать липиды в метаболических реакциях. В печени деструктивные процессы выражались в появлении клеток с шиклотическими ядрами и створоченной цитоплазмой и в гидратации периферической зоны многих паренхимных клеток (рис. 4). Последнее, видимо, явилось результатом повышения осмотической концентрации внутриклеточной жидкости за счет появления в ней веществ с низким молекулярным весом, образуемых в результате усиления процессов анаэробного дыхания. Подобные изменения возникали в первую очередь в клетках центральных отделов печеночных долек. В некоторых клетках наблюдалось расширение пространств Дессе.

Одновременно с подобного рода деструкциями после 3—5-часового воздействия на рыб повышенного давления воды несколько меняется направленность изменений исследуемых нами параметров. Так, в печени и в красных скелетных мышцах начинает накапливаться гликоген, а также увеличивается активность окислительных ферментов. Кроме того, в гепатоцитах наблюдается усиление шроннофилии ядрышек и, следовательно, синтеза РНК и белковых компонентов. Параллельно в крови отмечается снижение содержания сахара и повышение остаточного азота.

Функциональная деятельность щитовидной железы, которая у контрольных рыб в зимний период несколько снижена и не изменяется в первые часы после начала действия давления, в дальнейшем приобретает признаки активации. При этом наблюдается увеличение высоты тиреоидного эпителия и значительная вакуолизация коллоидного вещества.

Подобные изменения свидетельствуют об усилении разнообразных энергетических процессов в органах и тканях, о снижении интенсивности гликолиза и активации более эффективных окислительных реакций.

Таким образом, в зимнее время, несмотря на низкую активность всех жизненных процессов, у рыб при действии повышенного давления воды наблюдается постепенное включение разнообразных реакций, направленных на приспособление организма рыб к действию данного фактора. В первые часы действия гидростатического давления, когда снижается кислородное обеспечение внутренних органов и повышается в них активность гликолитических процессов со всеми вытекающими отсюда последствиями, основные приспособительные реакции развертываются в кровеносной системе и направлены на повышение кислородной емкости крови и на усиление доставки кислорода к внутренним органам. По мере увеличения длительности действия гидростатического давления организм мобилизует другие функциональные и структурные возможности. Они приводят к стабилизации пластических ресурсов, усиливают аэробные окислительные процессы и тем самым способствуют повышению устойчивости организма при действии на него исследуемого прессорного фактора выбранных нами величин и экспозиций.

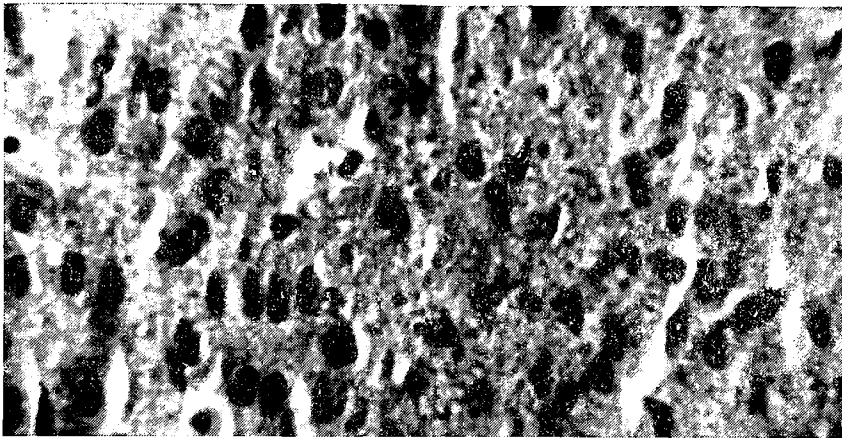


РИС. 1. Печень сибирских ельцов при действии гидростатического давления (10 атм \times 5 ч) в зимний период.
Гематоксилин-эозин. Ув. \times 400

В летний период, когда рыбы ведут активный образ жизни, гидростатическое давление на все время экспозиций (от 15 мин до 5 ч) вызывает повышение двигательной и дыхательной активности и усиление газообмена. Рост потребления кислорода составлял в среднем 20—25%, а выделение углекислого газа — 10—15%, в результате чего имело место некоторое снижение величины дыхательного коэффициента. Кривая динамики потребления кислорода и выделения углекислого газа имела наибольший подъем через 10—20 мин после повышения давления воды. Затем величины газообмена несколько снижались.

Двигательная активность рыб при повышении давления воды выражалась в основном в усилении работы плавников и была направлена на восстановление нейтральной плавучести. В результате этого в первые часы действия гидростатического давления наблюдалась гипертрофия мышечной ткани (главным образом красных мышечных волокон), значительное увеличение в ней митохондрий и повышение активности окислительных ферментов. Такие изменения, отмеченные также и в клетках печени, свидетельствуют об усилении аэробных процессов с первоначальным использованием в качестве энергетического субстрата углеводов источников, что приводило к снижению запасов гликогена в этих органах и уменьшению содержания сахара в крови в среднем на 15—18% (см. табл. 2).

РИС. 2. Сосудистая реакция в печени сибирских ельцов при кратковременном (а) и длительном (б) действии давления воды (5 атм) в летний период
Гематоксилин-эозин. Ув. \times 400

РИС. 3. Морфология печени сибирских ельцов при действии повышенного гидростатического давления (5 атм \times 2 ч) в летний период
Гематоксилин-эозин. Ув. \times 400

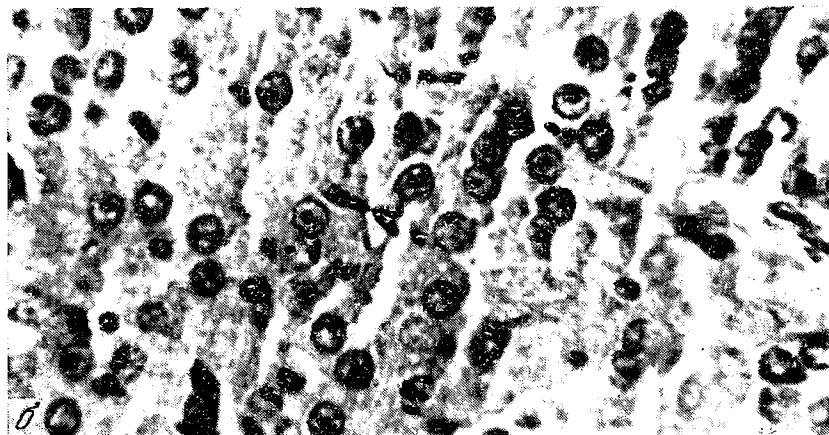
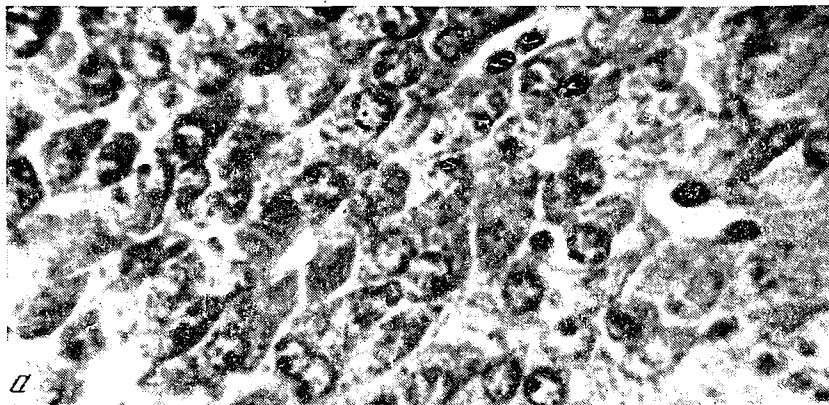


РИС. 2.

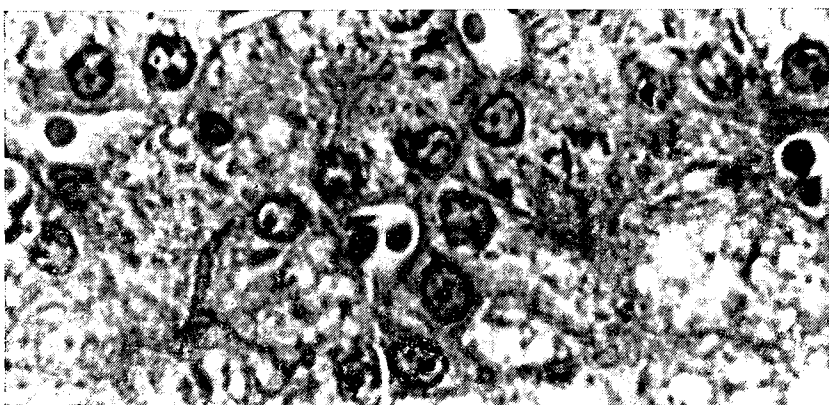


РИС. 3.

Усиление распада гликогена по всей вероятности происходит под действием катехоламинов, синтез которых обычно повышается в условиях стресса. Мы предполагаем, что и при прессорном стрессе у рыб происходит увеличение содержания катехоламинов, о чем может свидетельствовать и активация моноаминоксидазы в клетках печени, которая наблюдалась в наших опытах при кратковременном действии гидростатического давления.

При более длительном действии гидростатического давления (в течение 3—5 ч) происходило переключение аэробного дыхания на преимущественное использование другого высококалорийного энергетического вещества, а именно жира. В результате этого наблюдалось снижение содержания липидов и восстановление запасов гликогена в печени и мышечных волокнах. Содержание гликогена постепенно значительно увеличивалось и сохранялось таковым в течение нескольких часов и после снятия давления.

Усиление накопления гликогена, вероятно, происходило за счет процесса глюконеогенеза, активируемого кортикальными гормонами, образование которых в условиях повышенного гидростатического давления возрастало. Об этом свидетельствовала гипертрофия кортикальных клеток, увеличение размеров их ядер, усиление пировинофилли ядрышек, снижение липидных включений и аскорбиновой кислоты, а также увеличение мощности митохондриального аппарата.

Усиление процессов регенерации гликогена из неуглеводных источников и пирувата предполагает повышение активности ключевых ферментов метаболического пути глюконеогенеза. Мы таких исследований не проводили, но, согласно литературным данным [Хочачка, Сомеро, 1977], при действии гидростатического давления, особенно при его длительных экспозициях, повышается активность фруктозо-дифосфатазы, катализирующей реакцию образования фруктозо-6-фосфата. Кроме того, усиление активности этого фермента свидетельствовало и о накоплении в тканях высокоэнергетических макроэргов АДФ и АТФ и снижении концентрации АМФ, являющегося ингибитором для фруктозо-дифосфатазы.

Наряду с усилением газообмена активация окислительного пути ресинтеза АТФ обеспечивалась также повышенным кислородным обеспечением тканей и органов. Измерение параметров транспортной функции крови рыб, в частности определение гемоглобина, оксигемоглобина и числа эритроцитов, показало, что они изменяются только при кратковременном действии гидростатического давления. При этом наблюдалось увеличение кислородной емкости крови. При более длительном действии давления воды эти показатели транспортной функции крови снижались до исходного уровня.

В данной ситуации для поддержания окислительных процессов на высоком уровне в реакцию вступали те приспособительные механизмы, которые обеспечивали усиленное кровенаполнение внутренних органов и мышечных тканей. Так, незначительная гиперемия печени и мышц, возникшая в первые 15—30 мин действия давления воды (рис. 2, а), в дальнейшем носила прогрессирующий характер, в значительной мере выраженный в красных мышечных волокнах и в

периферических отделах печеночных долек. Гепатоциты при этом сильно уплощались и вытягивались вдоль балок (рис. 2, б).

О повышении энергетического и пластического потенциала печени, принимающей самое активное участие в обеспечении восстановительных процессов и развитии энергетической компенсации организма, свидетельствует также появление двуядерных гепатоцитов. Последние, как известно, характеризуются увеличением поверхностных ядерно-плазматических контактов, более высокой активностью некоторых ферментов (СДГ, ЦХО, диафоразы), а также повышенным содержанием тиоловых и дисульфидных реакционных групп, которые легко вступают в различные реакции и способствуют усилению разнообразных синтетических и репаративных процессов в этих клетках [Бродский, 1966; Райхлин с сотр., 1965; Murray, 1948].

Кроме того, наблюдалось укрупнение ядер и ядрышек с усилением пиронинофилии последних, увеличение содержания РНК в околоядерном пространстве, а также усиление базофилии цитоплазмы, что указывало на интенсификацию белкового синтеза в клетках печени при действии гидростатического давления (рис. 3). Подобная реакция была характерна не только для паренхимных элементов печени, но и для плазматических клеток, которые появлялись вдоль кровеносных сосудов и интенсивно красились пиронином. Учитывая, что основным продуктом синтеза плазмоцитов являются высокомолекулярные глобулины, можно предположить, что при действии гидростатического давления происходит изменение белкового состава крови в сторону повышенного поступления в кровяное русло глобулиновых функций.

Высокая функциональная активность щитовидной железы, наблюдаемая у контрольных рыб в летний период, не менялась при кратковременном действии небольших величин ГД, но несколько снижалась при его длительном действии. Гидростатическое давление 10—20 атм вызывало снижение функциональной деятельности щитовидной железы уже в первые минуты своего действия, и эта направленность не менялась при длительной экспозиции данного фактора. В большинстве фолликулярных образований отмечалось уплощение клеток тиреоидного эпителия и значительное уплотнение коллоидного вещества без признаков вакуолизации.

Таким образом, изменения гидростатического давления вызывают у рыб отчетливый метаболический эффект, характер и направленность которого в значительной степени зависели от величины давления, длительности его действия, а также от сезонности. Усиление газообмена с первых же минут действия повышенного давления воды в летние месяцы способствовало повышению интенсивности процессов энергообеспечения разнообразных метаболических реакций. Последующее снижение потребления кислорода до исходного уровня компенсируется повышенной гиперемией органов и перечисленными выше метаболическими реакциями и структурными перестройками, позволяющими рыбам при действии на них ГД поддерживать на высоком уровне протекание окислительных процессов и в то же время экономно расходовать пластические ресурсы.

Диаметрально противоположная реакция газообмена, наступающая практически с первых же минут действия повышенного ГД в зимние месяцы, и усиленное использование гликогена в печени и мышцах на фоне низкой активности в них окислительных ферментов указывало на интенсификацию гликолитических процессов. Это приводило не только к значительному расходу пластического материала (и в первую очередь гликогена) на ресинтез макроэргов, но и к возникновению ряда деструктивных сдвигов во внутренних органах в результате развития в них гипоксического состояния. На этом фоне мобилизация разнообразных приспособительных реакций постепенно приводила к некоторому повышению пластического и энергетического потенциала исследуемых нами тканей и органов.

В летний период ответная реакция рыб на повышение давления воды в основном имеет много общего с реакцией напряжения у наземных животных — наблюдается повышение потребления кислорода, усиление секреторной активности кортикальных клеток, активация окислительных процессов, белкового синтеза и глюконеогенеза. В результате этого создается основа для адекватного приспособления рыб к действию гидростатического давления. В то же время зимой даже небольшое повышение давления воды является для рыб стрессорным фактором. При этом в организме вначале разворачиваются реакции, сходные со стадией истощения, — снижается потребление кислорода, усиливаются гликолитические процессы, снижается активность окислительных ферментов, отмечается значительное истощение запасов гликогена в депонирующих органах.

Вполне вероятно, что такая разнонаправленная первоначальная ответная реакция рыб на действие повышенного гидростатического давления в разные сезоны во многом определяется уровнем функциональной активности желез внутренней секреции. Пониженная деятельность тиреоидного эпителия и кортикальных клеток в зимние месяцы снижала реактивность рыб и, следовательно, их устойчивость к действию ГД, что и приводило вначале к возникновению в их организме различных функциональных и структурных изменений деструктивного характера. И только через 2—3 ч после начала действия исследуемого фактора, когда у рыб возникали многочисленные функциональные, биохимические и морфологические признаки гипоксии, наблюдалось появление комплекса приспособительных реакций, позволяющих рыбам нормализовать и даже несколько повысить устойчивость и тем самым активно противостоять действию на них повышенного гидростатического давления.

ЛИТЕРАТУРА

- Балаховский С. Д., Балаховский И. С.* Методы химического анализа крови. М.: Медгиз, 1953.
- Баранникова И. А.* Нейрогормональный фактор в приспособлении рыб к различным экологическим условиям. — В кн.: Механизмы адаптации живых организмов к влиянию факторов среды. Л.: Наука, 1977, с. 11—12.
- Белый Н. Д.* Биология лебля на ранних стадиях развития в условиях глубоководья. — Вопр. ихтиологии, 1970, т. 10, № 6, с. 1047.

- Берстон М.* Гистохимия ферментов. М.: Мир, 1965.
- Бродский В. Я.* Трофика клетки. М.: Наука, 1966.
- Вилберг Г. Г.* Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во БГУ, 1956.
- Голосина И. В.* О возможности приспособления к высокому гидростатическому давлению у водных организмов в эксперименте. — В кн.: Сб. работ Ин-та цитологии АН СССР. М.: Наука, 1963, № 4, с. 106.
- Дюбин В. П.* Гистологическое и гистохимическое изучение интерренальной ткани молоди сибирского осетра в процессе адаптации рыб к гипотонической среде. — Цитология, 1979, т. 21, № 5, с. 536—539.
- Кисели Д.* Практическая микротехника и гистохимия. Будапешт, 1962.
- Коновский А. И.* Гистохимия. Киев: Вища школа, 1976.
- Котляров Н. И.* Биохимический практикум. Красноярск, 1959.
- Крисс А. Е.* Жизненные процессы и гидростатическое давление. М.: Наука, 1973.
- Малышевская А. Я.* Специфические и неспецифические изменения в организме рыб при действии на них различных токсикантов. — Гидробиол. журн., 1978, т. 14, № 2, с. 60—69.
- Мартыненко А. Г.* Влияние высокого гидростатического давления на организм. — В кн.: Актуальные вопросы подводного спорта. Киев, 1968, с. 76—79.
- Межнин Ф. И.* Интерренальная и супраренальная железы и тельца Станниуса гуппи *Lebistes reticulatus Peters* в условиях чрезвычайного напряжения. — Вопр. ихтиологии, 1978, т. 18, вып. 4, с. 697—718.
- Меркулов Г. А.* Курс патологистохимической техники. Л.: Медицина, 1969.
- Павловский Е. П.* О процессах адаптации организма к новым условиям существования в свободной и паразитарной жизни. — Журн. общ. биологии, 1959, т. 20, № 5, с. 329—343.
- Пирс Э.* Гистохимия теоретическая и прикладная. М.: Мир, 1962.
- Плисецкая Э. М.* Участие гормонов в адаптации обменных процессов у круглоротых и рыб к условиям жизни. — В кн.: Современные вопросы экологической физиологии рыб. М.: Наука, 1979, с. 82—88.
- Прибольнев Т. И.* Дыхание рыб как фактор, обуславливающий распределение их в водоеме. — Изв. ВНИОРХ, 1947, т. 25, вып. 2, с. 125—148.
- Райхлин Н. Г., Иванова С. Н., Бродский В. Я.* Гистохимическое исследование ферментов в диплоидных и полиплоидных клетках печени. — Бюл. эксп. биологии и медицины, 1965, т. 29, вып. 6, с. 110—113.
- Реморов В. А.* Получение электрокардиограммы в условиях хронического опыта. — В кн.: Руководство по методике исследования физиологии рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 33—34.
- Романенко В. Д., Крисальный В. А., Коцарь Н. И.* Механизмы регуляции клеточно-щелочного баланса у рыб при их адаптации к углекислотным воздействиям водной среды. — Гидробиол. журн., 1978, т. 14, № 5, с. 49—55.
- Роскин Г. И., Левинсон Л. Б.* Микроскопическая техника. М.: Наука, 1957.
- Строганов И. С.* Теоретические вопросы экологической физиологии рыб в связи с усилением токсичности водной среды. — В кн.: Современные вопросы экологической физиологии рыб. М.: Наука, 1979, с. 19—34.
- Цветков В. И.* Гидростатическое и атмосферное давление как фактор среды низших водных позвоночных. — В кн.: Зоология. М., 1969, с. 15—31.
- Цветков В. И.* Реакция рыб на изменение давления и особенности их гидростатики. — В кн.: Основные особенности поведения и ориентации рыб. М.: Наука, 1974а, с. 188—221.
- Цветков В. И.* Влияние перепадов гидростатического давления на пресноводных рыб и скат молоди через турбины гидроэлектростанций. — В кн.: Поведение рыб в связи с применением рыбопропускных и рыбозащитных сооружений. М.: Наука, 1974б, с. 344—356.
- Хочачка П., Сомеро Дж.* Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398 с.
- Gronow G.* Über die Anwendung des an Säugetieren erarbeiteten Begriffes Stress auf knochenfische. — Zool. Anz., 1974, Bd. 192, N 5, S. 316—333.

- Loeke N. A.* Adaptations to the deepsea environment.— In: Visual system in vertebrates. B., 1977, p. 67—192.
- Macdonald A. G., Gilchrist I., Teal G. M.* Some observations on the tolerance of oceanic plankton to high hydrostatic pressure.— J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1952, vol. 52, N 1, p. 213—223.
- Menzies R. J., George R. Y.* Temperature effects on behavior and survival of marine invertebrates exposed to variations in hydrostatic pressure.— Mar. Biol., 1972, vol. 13, N 2, p. 155—159.
- Murray R. G.* Histopathology of irradiation from external and internal sources Ed. W. Bloom. N. Y.: Acad. press, 1948, p. 234—347.
- Oliver P. G.* Adaptations of some deepsea suspension-feeding bivalves (*Limopsis* and *Batharca*).— Sarsia, 1979, vol. 64, N 1/2, p. 33—36.
- Schlieper C.* Biologische Wirkungen hoher Wasserdrucke.— In: Tiefsee physiologie veröff Just Meersforschungen Bremerhaven Experimental, 1963, S. 31—48.

УДК 597

ЛИЗОСОМЫ И ЛИЗОСОМАЛЬНЫЕ ФЕРМЕНТЫ РЫБ

В. С. СИДОРОВ

Со времени открытия лизосом бельгийским биохимиком Кристианом де Дювом в 1949 г. прошло немногим более 30 лет. За это время накоплен огромный материал о химическом строении этих наиболее просто организованных внутриклеточных органелл и их многообразных функциях в жизни как отдельных клеток, так и всего организма. Фундаментальное значение лизосом в процессах клеточного питания, эмбриогенеза, оогенеза, биосинтеза и регуляции уровня секреции некоторых биологически активных веществ, внеклеточного гидролиза биополимеров, начальной стадии иммуногенеза, а также их участие в разнообразных патологических состояниях организма привлекают к ним внимание биологов разных специальностей. Многие вопросы этой в значительной степени остающейся еще не разгаданной проблемы освещены в обзорных работах советских и зарубежных исследователей [Lysosomes, 1969, 1973, 1975; Покровский, Кристев, 1977; Штраус, 1971; Лизосомы, 1980]. Показано широкое распространение лизосом или кислых гидролаз, присутствие которых свидетельствует о наличии в клетках лизосом как в растительном, так и животном царстве (начиная от простейших позвоночных). Имеются незначительные сведения по лизосомам круглоротых и рыб [Покровский, Тутельян, 1976]. В несколько большем количестве встречаются в литературе данные о лизосомальных ферментах рыб.

Эколого-физиологическое значение лизосом определяется, с одной стороны, теми многочисленными функциями, которые они выполняют в клетке, а с другой — той ролью, которую эти функции играют при ответе организма на действие разнообразных факторов внешней среды. Напомним, что «лизосомы — это особый тип цитоплазматических образований, составляющих вакуольный аппарат

клетки и выполняющих наряду с клеточным пищеварением ряд других важнейших функций» [Покровский, Тутельян, 1976]. Лизосомы представляют собой микроскопические пузырьки, окруженные одинарной липопротеидной мембраной и содержащие в латентном состоянии в высокой концентрации разнообразные гидролитические ферменты, оптимум действия которых находится в кислой зоне рН (от 2,5 до 6,2). Эти ферменты способны катализировать гидролиз основных биополимеров живой материи — нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов и липидов. В настоящее время в лизосомах обнаружены и достаточно подробно изучены свойства около 70 лизосомальных гидролаз [Лизосомы, 1980].

Естественно, всегда нужно иметь в виду, что лизосомы — всего лишь часть клеток целого организма, и поэтому в каждом конкретном случае они лишь выполняют тот объем биохимической работы, который им предназначен в дифференцированной биологической системе, возникшей в результате длительной эволюции.

Например, одна из древнейших функций лизосом — внутриклеточное пищеварение — приобретает определенное значение для жизни организма при таких часто встречающихся экологических ситуациях, как длительное голодание, нехватка незаменимых в пищевом отношении веществ (при зимовке или плохом состоянии пищевой базы, миграции животных).

Как правило, вынужденный или эволюционно выработанный переход животного на эндогенное питание характеризуется активацией некоторых лизосомальных ферментов, участвующих в деградации белков (катепсины), полисахаридов (гликозидазы, арилсульфатазы), нуклеиновых кислот (РНКазы и ДНКазы), липидов (липазы, фосфолипазы).

Следует отметить, что голодание — явление более сложное, чем просто активация лизосомального аппарата и перестройка ферментных систем на более экономное использование энергетических и пластических ресурсов организма. Правильнее его рассматривать как состояние длительного стресса, сопровождающееся изменением и биохимического статуса организма, связанного с адаптивным увеличением биосинтеза гормонов надпочечников [Покровский, 1974]. Большое значение изучение лизосомальных ферментов в этом аспекте может иметь для оценки физиологического состояния рыб при их выращивании на рыбоводных предприятиях (заводах, в прудовых и садковых хозяйствах) при использовании искусственных кормов. Известно, что белковая недостаточность, аминокислотный дисбаланс или недостаточность незаменимых аминокислот (например, лизина) приводит к соответствующему увеличению активности катепсинов и арилсульфатаз А и В [Покровский, Тутельян, 1976].

Интересные данные были получены при изучении лизосом в процессах созревания ооцитов, оплодотворения, эмбрионального и постэмбрионального развития у различных животных. К сожалению, рыбы в этом отношении практически не были исследованы. В частности, для других животных была показана высокая активность многих лизосомальных ферментов в постакросомальной зоне головок

сперматозондов, семенной жидкости, кортикального слоя яйцеклетки.

Отмечается существенное участие лизосом в процессах регрессии некоторых эмбриональных органов (первичная почка и др.) инволюции тканей при метаморфозе у насекомых и амфибий. Заметно меняется активность ферментов лизосом, количественное соотношение отдельных популяций лизосом и пределах клетки (в сторону увеличения вторичных лизосом и остаточных тел), стабильности лизосомальных мембран (в сторону ее снижения) с возрастом животных и особенно старением. Большинство авторов приходит к выводу о том, что эти изменения отражают процессы приспособления организма в ходе онтогенеза к меняющимся условиям его существования (характера питания и др.) на фоне качественной перестройки различных субклеточных структур [Покровский, 1974; Покровский, Тютельян, 1976]. Большую роль играют лизосомальные ферменты в деградации желтка яиц, что хорошо показано на примере беспозвоночных [Lysosomes, 1973].

Огромную роль играют лизосомы в биосинтезе некоторых секретруемых веществ, например гормонов, превращая путем гидролиза неактивную проформу в активную, или в регуляции уровня секрета путем внутрилизосомального переваривания его избытка. В частности, это подтверждается наличием лизосом в эндокринных органах прямым их участием в регуляции уровня адепогипофизарных гормонов, инсулина, тироксина и трийодтиронина. Такая возможность показана и на рыбах.

Защитная функция лизосом состоит в их участии в переваривании микроорганизмов и вирусов, захваченных полиморфными лейкоцитами и разнообразными мононуклеарными клетками ретикулоэндотелиальной системы (куперовские клетки печени, макрофаги и др.), а также в освобождении гидролаз, в том числе и лизоцима, в ответ на появление в крови бактериальных токсинов.

Следует отметить специфический набор гидролаз в лизосомах этих клеток и их более высокую активность по сравнению с лизосомами клеток других органов.

Возможность широкой вариабельности устойчивости у рыб к различным заболеваниям, связанной с активностью лизосом, требует более детального изучения этой особенности лизосомального аппарата в различных экологических и рыбохозяйственных аспектах. Вновь следует отметить практическое отсутствие исследований по рыбам в этой области.

Однако защитная роль лизосом определяется не только участием лизосомальных гидролаз (внутри лизосомальных вакуолей или вне их) в переваривании бактерий и вирусов. Еще большее значение они имеют в предварительной гидролитической модификации бактериальных антигенов, что во много раз усиливает способность организма вырабатывать на них антитела.

Лизосомы играют особую роль в таких общепатологических процессах, как воспаление, некроз, гипоксия, голодание, дефицит пищевых веществ, причем участие лизосом в этих случаях практически сводится к функции лизирования отмирающих фрагментов

клетки. В то же время при довольно многочисленных видах патологии может происходить нарушение структуры самих лизосом, вызывающее появление тех или иных отрицательных последствий для организма, или в результате первичной генной мутации может наступить дефицит определенного лизосомального фермента, приводящий к так называемым болезням накопления или лизосомальным болезням.

БЕЛКОВЫЙ И ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ МЕМБРАН ЛИЗОСОМ РЫБ

Одним из замечательных свойств лизосом является их способность «узнавать» ауто- и гетерофагоцитозные пузырьки, содержащие субстрат, который должен быть подвержен перевариванию или модификации. В значительной степени, видимо, это обеспечивается гликобелками, входящими в состав лизосомальных мембран. Стабильность лизосомальных мембран также, по-видимому, определенным образом зависит от белкового состава лизосомальных мембран. Это обуславливает необходимость изучения белков мембран лизосом, состав которых складывается из белков, выполняющих структурные функции, различных мембраносвязанных лизосомальных ферментов и их субъединиц, а также рецепторных белков.

В настоящее время в связи с появлением соответствующей техники такие работы стали возможны, хотя они и требуют достаточно высокой технической вооруженности (ультрацентрифуг, хроматографической и электрофоретической аппаратуры, соответствующих реактивов). Именно этим, по-видимому, объясняется очень небольшое количество опубликованных статей по белкам мембран лизосом любых животных. Что касается рыб, то соответствующие исследования были проведены впервые только в нашей лаборатории [Богдан и др., 1980; Смирнов, Богдан, 1980]. Как видно из хроматограмм, белки лизосомальных мембран из печени четырех видов рыб, относящихся к двум семействам (лососевым и щуковым), делились на сефадексе G-200 на фракции, четко отличающиеся друг от друга по молекулярным массам (табл. 1). Особенно резкие различия по этим показателям

ТАБЛИЦА 1. Молекулярные массы (в дальтонах) белковых фракций, разделенных методом гель-хроматографии на сефадексе G-200, солиоблизированных додецилсульфатом натрия мембран лизосом из печени некоторых рыб

Вид	Номер фракции		
	II	III	IV
Налия	50 730	22 840	6 960 (11 500)
Форель	43 650	14 960	6 500 (15 900)
Сиг	55 590	33 880	15 140
Щука	81 280	48 420	26 610

Примечание. Для фракции I для всех видов животных — 130 000 и выше.

ТАБЛИЦА 2. Относительное содержание белка во фракции (в % к общему количеству белка)

Вид	Номер фракций			Вид	Номер фракций		
	I	II—III	IV		I	II—III	IV
Палия	16,7	67,7	15,6	Сиг	16,6	57,4	26,4
Форель	11,3	58,3	30,4	Щука	11,4	71,7	16,9

ТАБЛИЦА 3. Молекулярные массы (в дальтонах) мембран первичных лизосом из печени некоторых рыб

Палия	Форель	Пелядь	Щука	Палия	Форель	Пелядь	Щука
184 000	—	—	—	94 000	95 000	—	—
178 000	178 000	—	—	87 000	—	89 000	88 000
—	174 000	174 000	174 000	—	—	79 000	—
170 000	—	—	—	76 000	74 000	—	—
—	166 000	162 000	164 000	71 000	—	—	69 000
155 000	155 000	155 000	155 000	64 000	63 000	63 000	63 000
145 000	148 000	147 000	148 000	53 000	—	55 000	—
129 000	129 000	129 000	126 000	—	49 000	47 000	50 000
120 000	—	120 000	—	38 000	39 000	—	40 000
—	112 000	115 000	115 000	31 000	31 000	—	34 000
106 000	105 000	102 000	107 000	22 000	23 000	29 000	25 000
—	—	—	99 000	16 000	16 000	—	15 000
—	—	—	—	—	11 000	—	9 000

наблюдали между рыбами, относящимися к разным семействам, т. е. щукой, с одной стороны, и палией, радужной форелью и сигом — с другой.

Еще сильнее по молекулярным массам разделенных белковых фракций отличались рыбы от теплокровных животных, у которых относительное содержание фракций II—III с молекулярными массами 2500—8000 в 2 раза меньше, а фракции IV — 8000—27000 в 2 раза выше, чем у рыб (табл. 2 и 3). Следует отметить, что у рыб первые три фракции содержали в среднем около 74% от общего белка лизосомальных мембран, причем основная масса белков сосредоточивалась во II—III фракциях. Вероятнее всего, исходя из достаточно высоких молекулярных масс первых трех фракций (I—III), в них содержались различные мембраносвязанные гидролазы и другие рецепторные белки, служащие для распознавания ауто- и гетерофагосом, содержащих субстрат для переваривания. Фракция же IV, объединяющая около 16—30% всех мембранных белков лизосом, представляла белки имеющие главным образом структурные функции. По крайней мере, это согласуется с данными Гранда и Познера [Смирнов, Богдан, 1980], установивших, что 15% всех белков лизосом полиморфно-ядерных лейкоцитов кролика приходится на структурный белок с молекулярной массой 22000 ± 1600 . Казалось, данные по

сравнению электрофореграммы смесей белков, входящих во вторичные лизосомы, выделенные нами методом дифференциального центрифугирования, подтверждают вывод о существовании видовой специфичности белковых спектров лизосом у рыб. Так, суммарные белки мембраны вторичных лизосом из печени радужной форели делились методом электрофореза в полиакриламидном геле в присутствии додецилсульфата натрия на 27, а из печени палси — на 23 фракции.

Однако различия наблюдались главным образом по минорным компонентам. Это обстоятельство, а также большая гетерогенность вторичных лизосом предопределяли возможность появления в лизосомальной фракции примесных белков, относящихся к мембранам других органелл. В определенной степени это подтвердилось анализом мембран первичных лизосом, выделенных нами из четырех видов рыб (см. табл. 3). Количество белков в этой фракции лизосом уменьшалось по сравнению со вторичными лизосомами весьма заметно (с 23—27 до 14—18). Некоторая вариабельность этого числа, возможно, связана с трудно учитываемыми методическими погрешностями. По-видимому, неслучайным является тот факт, что у большинства исследованных нами видов число белков в мембранах первичных лизосом равняется 17—18. Близкие значения по количеству белковых фракций, разделяемых с помощью метода электрофореза в полиакриламидном геле, были получены И. П. Ашмариним с сотрудниками [1975].

Так же, как и белки, липиды имеют важное значение для поддержания устойчивости лизосом и способности их слияния с фагоцитирующими (ауто- и гетерофагосомы, пиноцитозные пузырьки) вакуолями клетки. В настоящее время не вызывает сомнений, что различные органеллы клетки имеют разный липидный состав. По-видимому, определенные соотношения индивидуальных фосфолипидов, холестерина и гликолипидов, специфические для отдельных органелл, имеют важное значение для их нормального функционирования в клетке, хотя полной ясности, несмотря на значительное количество работ, появляющихся в этой области в последнее время, до сих пор нет [Бергельсон, 1975].

Следует отметить, что основное количество липидов в лизосомах расположено в мембране. Так, сообщается, что с мембранами «вторичных» лизосом связано до 80 % всех фосфолипидов и 90 % холестерина от их общего количества в целых органеллах, причем приблизительно на одну молекулу холестерина в лизосомальной мембране приходится две молекулы фосфолипида [Покровский, Тутельян, 1976]. Как и в других биологических мембранах, в лизосомах преобладает фосфатидилхолин (33—42 %). Отличительная черта липидного состава лизосомальных мембран — высокое содержание сфингомиелина (до 25—33 % от суммы фосфолипидов) и гликолипидов (до 12 % от всех липидов), что сближает их, с одной стороны, с мембранами аппарата Гольджи, а с другой — с плазматической мембраной [Henning, Heidric, 1974]. Все это отражает механизм образования лизосом, в котором, по-видимому, участвуют мембраны шероховатого

ТАБЛИЦА 4. Фосфолипидный состав лизосом и митохондрий из печени различных рыб (в % от суммы фосфолипидов)

Вид	Лизофосфатидилхолин	Сфингомиелин	Фосфатидилхолин	Фосфатидилэтаноламин	Неидентифицированный фосфолипид	Дифосфатидилглицерин
Лосось	0,0	9,9	54,5	28,2	2,0	5,2
	0,0	6,7	50,4	26,9	2,1	16,0
Сиг	1,6	10,0	55,8	25,6	4,7	2,3
	—	—	—	—	—	—
Пелядь	3,0	12,2	53,0	22,7	8,3	3,8
	—	—	—	—	—	—
Форель	1,6	12,9	57,6	22,8	3,4	1,7
	0,8	6,0	55,7	25,8	3,6	8,1
Лещ	0,2	14,2	54,8	24,8	2,1	3,9
	0,0	6,7	56,3	25,2	0,0	11,7
Окушь	0,1	15,1	55,7	23,4	0,1	5,6
	0,0	7,4	49,3	25,4	0,0	17,9
Налим	0,1	16,3	55,7	24,7	1,7	1,5
	0,0	3,7	60,1	23,9	0,0	9,3

Пр и м е ч а н и е. В числителе — данные по лизосомам, в знаменателе — по митохондриям.

и гладкого ретикулума и аппарат Гольджи, а при образовании пищеварительных вакуолей — и плазматическая мембрана [Покровский, Кривцев, 1977].

Высокое содержание холестерина и сфингомиелина обеспечивает высокую стабильность лизосомальным мембранам. Особое место в определении специфичности и каких-то еще до конца не понятых свойств имеет недавно обнаруженная только в лизосомальной мембране так называемая лизобисфосфатидная кислота, содержание которой достигает 13 % от всех фосфолипидов [Bernardus et al., 1976].

Мы сравнили фосфолипидные составы лизосом и митохондрий, выделенных из печени нескольких видов рыб (табл. 4). Видно, что применяемый нами метод выделения лизосом из печени рыб позволяет достаточно надежно отделить лизосомы от митохондрий, о чем свидетельствует более низкая концентрация маркерного для митохондрий фосфатидилглицерина (кардиолипина) в лизосомальной фракции (в 3—5 раз).

Из табл. 4 видно, что в целом для лизосом рыб характерны те же общие закономерности в составе фосфолипидов, которые были найдены для позвоночных животных, а именно: более высокое, чем в других мембранах (в частности, митохондриальной), содержание сфингомиелина. Увеличение доли сфингомиелина при соответствующем уменьшении доли фосфатидилхолина в мембранах лизосом наблюдается в ряду позвоночных животных, от рыб до млекопитающих

ТАБЛИЦА 5. Фосфолипидный состав лизосом из печени животных, относящихся к разным классам (в % к сумме фосфолипидов)

Класс	Фосфатидил- холлин	Сфинго- миелин	Фосфатидил- холлин	Фосфатидил- этаноламин	Неидентифицированный фосфолипид	Дифосфатидил- глицерин
Рыбы *	0,9	12,8	55,3	25,6	2,4	3,0
Амфибии (лягушки)	0,0	19,5	49,8	23,9	6,8	0,0
Птицы (чайка)	4,3	23,7	42,8	23,7	3,2	2,3
Млекопитающие **	4,3	21,1	47,3	22,2	3,4	1,3

* Среднее для шести видов (лосось, сиг, пелетид, форель, налим, окунь).

** Среднее для пяти видов (свинья, корова, крыса, песец, норка).

(табл. 5). При этом происходит и некоторое снижение относительного содержания фосфатидилхолина у теплокровных животных [Лизенко и др., 1981]. Вполне возможно, что наблюдаемые различия между липидным составом лизосом рыб и других более совершенных позвоночных животных (птиц и млекопитающих) в первую очередь связаны с различными температурными условиями, в которых находятся клетки этих животных.

Как известно, сфингомиелин усиливает прочность биологических мембран. Не случайно, по-видимому, наличие высокого содержания сфингомиелина в нервных тканях, для которых имеет особое значение прочность мембран. Показано, что увеличение содержания сфингомиелина в мозгу животных по мере усложнения его морфологии и функции в ходе филогенетического развития представляет собой прогрессивное приобретение нервной системы в процессе эволюции [Крепс, 1981]. В то же время более совершенным организмам, возможно, свойственно большее количество вторичных лизосом, что коррелирует по идее с более интенсивным обменом веществ (эндоцитоза) по сравнению с менее совершенными холоднокровными животными (рыбами). То, что вторичные лизосомы действительно характеризуются более высоким (чем первичные) содержанием сфингомиелина, в настоящее время доказано [Henning, Heidrick, 1974]. Очень четкая тенденция, отражающая эволюционный переход от холоднокровности к теплокровности, сказывается на жирнокислотных спектрах биомембран животных. В частности, наблюдается увеличение ненасыщенности общего пула жирных кислот [Крепс, 1981]. Эта закономерность характерна и для лизосом животных. У рыб, по сравнению с птицами и млекопитающими, в фосфатидилхолине лизосом преобладают такие ненасыщенные жирные кислоты, как C16 : 1, C20 : 1, C20 : 5, C22 : 6, в то время как относительная доля насыщенных жирных кислот — пальмитиновой (C16 : 0) и особенно стеариновой (C18 : 0) — выражена заметно слабее [Лизенко и др., 1981].

Следует отметить, что нарушение липидного состава лизосом (фосфолипидного и жирнокислотного) может серьезно сказаться на нор-

ТАБЛИЦА 6. Активность лизосомальных ферментов у разных видов рыб (на 1 г ткани в 1 мин при 37 °С)

Вид	Печень или целостный организм					
	КФаза *		ДНКфаза **		РНКаза *	
	свободная	общая	свободная	общая	свободная	общая
Лосось	2,31	3,01	0,99	1,98	0,99	1,36
Форель	2,20	3,14	0,90	1,26	1,00	1,25
Пелядь	2,28	2,47	0,99	1,15	0,52	0,56
Сиг	1,71	3,10	0,28	0,86	0,50	1,04
Хариус	0,87	1,95	0,26	1,24	0,85	0,92
Окунь	2,48	4,21	0,70	1,85	0,94	1,20
Плотва	1,98	3,37	0,63	1,33	0,82	1,75
Лещ	3,23	4,26	0,23	0,32	0,49	0,55
Налим	4,20	7,19	0,21	1,64	0,35	0,61

* В мм *n*-нитрофенола. ** В E₂₀₀.

мальном течении обмена веществ у рыб. Такая патология особенно часто возникает при выращивании молоди рыб на рыбоводных заводах (лососевые) или в садках (при зимовке карпа) при дисбалансированных по жирным кислотам рационах кормления. Это было нами показано для лососевых рыб на мембранных липидах [Болгова и др., 1977].

АКТИВНОСТЬ ЛИЗОСОМАЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ В ПЕЧЕНИ РЫБ, ЗАНИМАЮЩИХ РАЗЛИЧНОЕ МЕСТО В ЭВОЛЮЦИОННОЙ ИЕРАРХИИ

В табл. 6 приведены активности трех лизосомальных ферментов, определенных нами в печени девяти видов рыб, относящихся к пяти семействам. Видно, что от вида к виду значения активности этих ферментов сильно варьируют.

ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ ЛИЗОСОМАЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ В ПРОЦЕССЕ ООГЕНЕЗА, АНАДРОМНОЙ МИГРАЦИИ И ЭМБРИОГЕНЕЗА У ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

К настоящему времени хорошо известно, что практически у всех яйцекладущих животных, включая и рыб, последние фазы оогенеза характеризуются настолько интенсивным ростом ооцитов, что его нельзя объяснить притоком веществ, получаемых организмом непосредственно с пищей. Поэтому другим источником веществ, поступающих в яичники, могут быть только различные органы животного. Установлено, что быстрый рост ооцитов обусловлен цепью явлений, начальное звено которой — высокая эндокринная активность яичника. Повышенный уровень половых гормонов в крови вы-

зывает существенные изменения, начинающиеся на генном уровне, в обмене веществ различных органов, особенно печени, в результате чего происходит отток из многих органов пластического материала в печень, в которой начинается синтез различных веществ, входящих в состав желтка (например, оовителлинов). Частично такой биосинтез запасных веществ происходит непосредственно в фолликулярных клетках и ооцитах из поступающих в них с током крови метаболитов [Равен, 1964].

Несомненно, значительную роль в органах — поставщиках материала для растущих ооцитов играет лизосомальный аппарат, в котором осуществляется полный или частичный гидролиз белков, углеводов и липидов клетки для превращения их в более транспортабельную форму. Ясно, что и в самих яичниках идет аналогичная работа лизосомальных ферментов, направленная на частичную модификацию поступившего материала и связанная с собственным биосинтезом некоторых веществ.

Большинство авторов обнаруживают ту или иную активность лизосомальных ферментов в ооцитах и окружающих их тканях вплоть до стадии полного созревания яйцеклеток, причем она может варьировать в зависимости от таксономического положения рыбы [Shafri, Jafri, 1974]. Особенно высокую активность кислой фосфатазы — маркерного фермента лизосом — обнаруживают кортикальные гранулы в корковой зоне ооцитов рыб [Ionescu et al., 1979]. Другие исследователи не обнаруживают в зрелых ооцитах некоторых видов рыб активности кислой фосфатазы [Korfsmeier, 1980]. Возможно, это связано с присутствием в ядре сильных ингибиторов лизосомальных ферментов, мешающих их обнаружить. По крайней мере, ингибиторы лизосомальных РНКаз и ДНКаз были обнаружены украинскими биохимиками в желтке, ядерно-митохондриальной и микросомальной фракциях яйцеклеток вьюна [Олешко, Кусень, 1977]. Интересно отметить, что в желточных глобулах преовуляторных фолликулов выявлены многочисленные мелкие гранулы, содержащие кислую фосфатазу, что свидетельствует о наличии лизосом, участвующих в резорбции желтка [Gopal et al., 1975]. Не только яичники и ооциты, но семенники и сперма рыб содержат лизосомы и лизосомальные ферменты, что показано на примере чавычи, форели и карпа, в половых продуктах которых обнаружена активность кислых фосфатов и дезоксирибонуклеаз. Имеются сведения о присутствии лизосом и лизосомальных ферментов и в акросоме сперматозоидов [Bretton et al., 1974]. Прямое подтверждение большого значения лизосом в течение нерестовой миграции рыб были получены Г. Д. Бердышевым с соотрудниками, которые показали возрастание активности кислой фосфатазы в процессе движения горбуши к нерестилищам в печени, почках и селезенке, причем при этом наблюдались и половые различия [Бердышев и др., 1969].

В нашей лаборатории было показано, что общая активность лизосомальных ферментов практически во всех органах, кроме сердца и гонад, как правило, увеличивается в период с III по IV стадию зрелости у самок озёрного лосося, выдерживаемых в садках в те-

ТАБЛИЦА 7. Общая активность лизосомальных ферментов в органах озерного лосося (на 1 г ткани в 1 мин. при 37°C)

Органы	Стадия зрелости гонад	Кислая фосфатаза (в мкМ <i>p</i> -нитрофенола)	Кислая ДНКаза (в ΔE_{260})	Кислая ДНКаза (в ΔE_{260})
Печень	III	3,0±0,3	1,2±0,1	0,8±0,1
	V	3,0±0,2	2,8±0,6	2,0±0,5
	—	(0,0)	(+133)	(+150)
Селезенка	III	2,7±0,2	0,6±0,1	1,7±0,2
	V	4,3±0,1	2,5±0,5	2,3±0,1
	—	(+59)	(+317)	(+35)
Почки	III	4,2±0,4	2,9±0,3	1,7±0,1
	V	4,6±0,5	3,9±0,5	2,1±0,4
	—	(+10)	(+34)	(+24)
Мышцы красные	III	1,0±0,1	1,9±0,3	0,4±0,1
	V	1,2±0,1	2,2±0,3	1,1±0,1
	—	(+20)	(+16)	(+175)
Мышцы белые	III	0,6±0,1	1,0±0,1	0,4±0,1
	V	0,7±0,1	1,1±0,2	0,6±0,2
	—	(+17)	(+10)	(+50)
Гонады	III	1,0±0,3	0,9±0,1	0,5±0,1
	V	0,5±0,1	1,5±0,2	0,3±0,1
	—	(-50)	(+67)	(-40)

П р и м е ч а н и е. В скобках указано изменение активности фермента (ΔA), в %.

чение почти 3,5 месяцев в период преднерестового созревания без внешнего подкармливания (табл. 7). В тканях уменьшалось содержание липидов приблизительно на 35—40%, белков на 20—50%, причем наименьшие изменения в содержании белков наблюдались для красных мышц (на 25%) и сердца, и только в гонадах содержание белка оставалось на том же уровне (54—55 мг на 1 г ткани). Одновременно заметно увеличивалась свободная активность лизосомальных ферментов и соотношение свободной активности к общей (хотя и в меньшей степени), что свидетельствует об уменьшении прочности лизосомальных мембран или появлении в клетке каких-то веществ, лабильизирующих эти мембраны. Как известно, к таким веществам относятся кортикостероиды, появляющиеся при стрессовых реакциях в организме. Особый интерес представляет количественная асинхронность увеличения активности каждого лизосомального фермента за это период, что свидетельствует о регуляции их биосинтеза на генном уровне. Это соответствует современным представлениям о механизме действия половых и, может быть, других стероидных гормонов. Наблюдаемые нами изменения активности лизосомальных ферментов находились в пределах естественных колебаний, так как оплодотворяемость икры из выдержанных в садках самок лосося, ее выживаемость и выживаемость полученной из нее молоди находились

в нормальных пределах, что позволяет использовать полученные данные в рыбоводной практике для качественной оценки производителей, выдерживаемых в садках до созревания половых продуктов [Сидоров и др., 1980; Сидоров, Смирнов, 1981; Немова и др., 1980].

Приблизительно в это же время было выполнено исследование в лаборатории Хочачки, в котором показано аналогичное изменение содержания белков и активности лизосомальных протеаз в сердце, белых и красных мышцах у лососей в период нерестовой миграции. Так, содержание белков в белых мышцах уменьшалось на 70%, а активность катепсина D и карбоксипептидазы A возрастала на 600 и 200% соответственно. В красных мышцах и сердце существенных изменений этих компонентов не обнаружено [Mommensen et al., 1980].

Таким образом, не вызывает сомнений тот факт, что созревание гонад у лососей в период нерестовой миграции сопровождается активацией лизосомального аппарата в большинстве органов рыб, что свидетельствует об усилении метаболических процессов, направленных на утилизацию разнообразного структурного и запасного материала (белков, нуклеиновых кислот, липидов, углеводов) для генеративного новообразования, которое может сопровождаться сильным истощением организма, приводящего некоторые виды лососевых рыб к гибели.

Лизосомы играют значительную роль в подготовке яйцеклетки к оплодотворению и непосредственно в процессах, сопровождающих оплодотворение. Как уже говорилось, акросома сперматозоида содержит ферменты, характерные для лизосом. Они способствуют проникновению сперматозоида в яйцеклетку, вызывая в ней разрушение оболочки, «нарушая целостность кортикальных гранул, которые фактически представляют собой видоизмененные лизосомы» [Браше, 1961]. Все эти факторы индуцируют деление яйцеклетки. Изменения содержания лизосомальных ферментов в акросоме сперматозоида или кортикальном слое яйца приводит к нарушению процесса оплодотворения. По-видимому, именно с освобождением лизосомальных ферментов из кортикальных гранул и связано повышение протеолитической активности при оплодотворении.

Затем через некоторое время после оплодотворения активность протеаз падает, причем одновременно для каждого фермента. Не вызывает сомнений то, что увеличение активности протеаз сразу после оплодотворения связано с активацией предсуществующих молекул, а не их синтезом [Нейфах, Тимофеева, 1977]. Что касается механизма последующего уменьшения их активности, то они фактически неизвестны. Вполне возможно что какую-то роль при этом играют термостабильные эндогенные ингибиторы катепсинов пептидной природы, обнаруженные во многих тканях млекопитающих, птиц, амфибий, простейших и рыб, в частности у тунца [Zenney et al., 1979].

После оплодотворения постепенно увеличивается интенсивность кардинальной перестройки метаболизма не только зародыша, но и всей яйцеклетки, причем лизосомы активно участвуют в этих про-

цессах [Нейфах, Тимофеева, 1978]. Например, показано, что в течение первых 4 ч после оплодотворения активность кислой РНКазы у вьюна не меняется, затем постепенно увеличивается, особенно сильно в конце бластулы и в раннем органогенезе [Олешко, Кусень, 1977]. Обнаружена также (гистохимически) в эндодерме и синцитиальном слое клетки у эмбрионов и мальков высокая активность кислой фосфатазы, которая с возрастом менялась слабо [Manfredi et al., 1969].

Сотрудниками нашей лаборатории [Высоцкая, Крушнова, 1981] установлено, что на ранних стадиях эмбриогенеза сига (до стадии г-этака) активность кислой фосфатазы изменяется мало, несколько возрастая с началом кровообращения и уже заметно увеличиваясь перед выклевом (в 3 раза), превышая у личинок первоначальный уровень уже в 4—5 раз. Э. П. Недовесова [1979] показала, что оплодотворение икры и ее развитие у белого амура характеризуется значительным увеличением активности кислой РНКазы, приблизительно возрастая по сравнению с овулированной икрой на стадии шейрулы и гастрюлы в 2 раза и к стадии хвостовой почки в 5 раз, постепенно снижаясь к стадии выплупления (в 2 раза) и сравниваясь с исходной активностью к стадии смешанного питания. Однако в целом изменение активности лизосомальных ферментов у рыб в процессе эмбриогенеза исследованы крайне слабо. Особенно плохо в этом отношении изучены лизосомальные протеазы—катепсины, хотя для других животных была показана их активная роль не только при оплодотворении, о чем уже говорилось, но и в эмбриогенезе. В частности, было установлено, что протеолитическая активность меняется в ходе развития разных животных, в том числе и карпа [Браше, 1961; Нейфах, Тимофеева, 1977; Коновалов, Местечкина, 1975]. По-видимому, и протеазы участвуют в постепенной и специфической деградации белков желтка до аминокислот и более крупных полипептидных блоков, хотя этот внутриклеточный протеолитический процесс еще изучен недостаточно полно [Нейфах, Тимофеева, 1977; Lysosomes, 1973] и особенно у рыб, хотя можно думать, что он в значительной степени определяет глубину и интенсивность происходящих в яйцеклетке изменений. Именно поэтому нами совместно с Н. Н. Немовой была выполнена серия работ по изучению динамики некоторых катепсинов (лизосомальных протеаз) в процессе эмбриогенеза у разных рыб [Немова, Сидоров, 1980]. Было показано, что у сига уже на ранней стадии эмбриогенеза икры (стадия ранней и поздней бластулы) несколько меняется удельная активность лизосомальных катепсинов В и D (выраженная через изменение оптической плотности ферментативного субстрата за 1 ч инкубации на 1 г белка), причем особенно сильные различия наблюдались между неоплодотворенной икрой и ранними стадиями эмбриогенеза по катепсину D, активность которого сильно падала (табл. 8). Интересно отметить, что соотношение общей активности к свободной, свидетельствующая о прочности лизосомальных мембран для катепсина D, практически оставалось на одном уровне, а для катепсина В сильно уменьшалось по сравнению с неоплодотворенной икрой. Все это свидетельствует в пользу увеличения прочности связывания катепсина D с мембранами лизосом после опло-

ТАБЛИЦА 8. Удельная активность катепсинов в яйцах и зародышах сига

Стадия развития	Общий гомогенат		Ядра-желточные гранулы		Митохондрии		Лизосомы		Надядочная активность (свободная)	
	В	D	В	D	В	D	В	D	В	D
Зрелые яйца	0,4	0,2	2,2	1,4	1,2	8,6	1,3	8,3	0,2	0,2
Ранняя бластула	0,5	0,3	1,1	0,9	1,7	1,1	1,0	1,4	0,2	0,5
Средняя »	0,9	0,6	2,4	1,4	2,7	1,3	1,2	0,6	0,5	0,5
Поздняя »	0,9	0,5	2,7	1,5	2,5	1,4	1,6	1,0	0,7	0,5

Примечание. В — катепсин В, D — катепсин D.

творения. Далее нами было установлено, что характер изменения активности катепсина D и В на разных стадиях эмбриогенеза радужной форели и пресноводного лосося заметно отличаются друг от друга, что свидетельствует о разных функциях этих ферментов в процессе протеолиза запасного белка (табл. 9). Аналогичные данные были получены для лосося, сига и пеляди. По-видимому, катепсин В более активно работает на самых ранних стадиях эмбриогенеза, в то время как катепсин D — на более поздних, особенно в период резорбции желточного мешка у выклюнувшихся личинок, а также и в процессе самого выклева. При анализе различных специфических лизосомальных протеаз мы обнаруживаем приуроченность той или иной протеазы к каким-то определенным «критическим» моментам в морфогенезе зародыща. В чем состоит тонкий и конкретный биохимический смысл таких резких смен активности лизосомальных протеаз (да и не только их) в процессе эмбриогенеза — предстоит еще выяснить.

ТАБЛИЦА 9. Изменение активности катепсинов в раннем онтогенезе радужной форели

Стадия развития	Номер стадии по Веруше	Катепсин В (мг тирозина 1 икринка ч)	Катепсин D (мг азота 1 икринка ч)
Зрелая яйцеклетка	0	9,4	18,6
2 ч после оплодотворения	1—2	7,1	17,2
6 ч » »	1—2	5,2	1,6
Бластула	9	2,3	4,9
Гастрюляция	16—17	2,6	14,1
Органогенез	22	2,3	1,7
Органогенез	28	1,2	0,7
Перед выклевом	29	1,8	1,6
Выклюнувшиеся личинки	35	3,5	5,5
Резорбция желточного мешка	37	11,3	0,2

Известно, что под влиянием разнообразных веществ, входящих в промышленные стоки, в разных тканях рыб наблюдаются многочисленные язвы и некротические изменения. Совершенно ясно, что такие патологические изменения не могут проходить в тканях организма без участия лизосомального аппарата. Именно поэтому приблизительно лет восемь назад наша лаборатория стала изучать роль лизосом в патологических процессах, вызываемых промышленными токсикантами (прежде всего входящими в сточные воды целлюлозно-бумажных комбинатов). На примере пресноводных рыб, в острых и подострых экспериментах, аквариальных и садковых опытах была показана четкая реакция как изолированных лизосом, так и лизосомального аппарата целого организма на воздействие фенола, смоляных кислот и сложной смеси веществ, входящих в так называемый сульфатный щелок, сбрасываемый целлюлозно-бумажными предприятиями в водоемы. Нет возможности даже перечислить все те многочисленные частные результаты, которые были при этом получены и частично уже опубликованы [Шестакова и др., 1972; Сидоров, 1977; Сидоров и др., 1976; 1978; Сидоров, Лизенко, 1979; Высоцкая и др., 1978; Руоколайнен, Высоцкая, 1980]. Поэтому самые общие выводы из этой еще продолжающейся работы следующие:

Во-первых, следует отметить очень сложный характер реакции лизосомального аппарата на действие токсических веществ, зависящий от концентрации химической природы этих веществ, чувствительности организма и условий окружающей среды.

Во-вторых, сам механизм изменений, происходящих с лизосомами, при этом происходит на разных уровнях: а) на генном (это следует из изменения соотношения отдельных лизосомальных изоферментов в тканях); б) на молекулярном, при модификации лизосомальных ферментов в аппарате Гольджи, и непосредственном ингибирующем или активирующем воздействии токсиканта на молекулу лизосомального фермента; в) на мембранном — при лабильзации или стабилизации лизосомальной мембраны токсикантами; г) на гормональном как результат действия на лизосомальный аппарат гормонов, выделяемых в кровь при стрессовой реакции организма в ответ на действие токсических веществ.

В-третьих, изменения в «работе» лизосомального аппарата в клетках и тканях рыбы, подвергнутой влиянию токсических веществ, входящих в промышленные отходы, могут иметь в конечном итоге как положительный, так и отрицательный для организма в целом характер.

Особенно интересным представляется дальнейшее изучение лизосом в двух аспектах, важных для водной токсикологии, а именно: для диагностической оценки состояния рыбы, подвергнутой воздействию токсикантов, и для определения ПДК (предельно допустимых концентраций) для веществ, выбрасываемых в водоем промышленным предприятием.

Другое очень широкое направление для более полного понимания возможностей использования лизосом и лизосомальных ферментов для биохимического тестирования состоит в накоплении данных об изменении активности ферментов и других свойств лизосом в различных органах рыб при хроническом воздействии токсикантов.

Все сказанное в какой-то мере относится и к другим токсическим веществам, попадающим в водоемы, но не входящим в промышленные отходы.

В первую очередь это касается различных пестицидов (гербицидов, инсектицидов и др.), широко используемых в сельском хозяйстве. Касается это также и необычных веществ, попадающих в корм рыб в связи с неправильным хранением кормовых продуктов или изменениями в них, возникающими при технологической переработке исходного сырья. Особенно важными данные о лизосомах, учитывая их огромную роль в клеточном пищеварении и удалении из клеток ненужных веществ, представляются в связи с выращиванием молоди на рыбоводных заводах или с зимовкой в зимовальных прудах. Первые опыты, проведенные нами в этих направлениях, показали свою перспективность. Так, известные свойства ретардантов — веществ, задерживающих рост растений и широко применяемых в сельском хозяйстве против полегания злаковых культур, коррелируют с их способностью стабилизировать лизосомальную мембрану [Иванова, Краснов, 1980]. Интересно отметить, что эти результаты были получены на лизосомах рыб и млекопитающих, т. е. ретарданты, попадающие в пруды с обработанных полей, будут оказывать определенное физиологическое влияние на рыб, ухудшая внутриклеточное пищеварение, так как излишняя прочность (стабилизация) биомембран может приводить к негативным последствиям.

Различные условия содержания молоди лососевых на рыбоводных заводах (качество корма, выдерживание в солевых ваннах, нагрев и др.) также отражаются на лизосомальном аппарате, изменяя активность маркерного фермента лизосом — кислой фосфатазы [Высоцкая и др., 1980].

В целом на общем фоне значительного прогресса изучения лизосом у лабораторных животных и человека конкретные сведения о лизосомах рыб еще очень скудны. Однако те фрагментарные данные, которые получены к настоящему времени о лизосомах рыб, убедительно показывают необходимость дальнейшего расширения исследований в этой области, особенно применительно к разнообразным задачам, возникающим в экологической физиологии и биохимии рыб.

Для оценки роли лизосом в той или иной эколого-физиологической ситуации, по-видимому, окажется достаточным определение свободной и общей активности 2—3 лизосомальных ферментов, что не представляет технических затруднений и практически доступно любой лаборатории имеющей спектрофотометр (или фотоэлектроколориметр), центрифуги с охлаждением, термостат и небольшой набор не очень дефицитных реактивов. Быстрота и малая трудоемкость ферментативного анализа и крайне незначительное количество исходного материала (0,2—0,5 г) позволяет в течение короткого вре-

мени получить хороший статистический материал, что является одним из важнейших условий проведения эколого-физиологических и эколого-биохимических исследований. Все это, включая большое участие лизосом в различных физиолого-биохимических процессах в клетке и организме в целом, определяет несомненную перспективность методов анализа активности лизосомальных ферментов для эколога, ихтиолога и рыбовода, привлекающих для решения своих проблем биохимические средства.

ЛИТЕРАТУРА

- Ашмарин И. П., Гончаров В. П., Тойло Т. А.* Основные белки лизосом ткани мозга. Влияние различных катионных белков мозга на проницаемость мембран лизосом. — В кн.: Первая система. М.: Наука, 1975, вып. 15, с. 60—69.
- Бергельсон Л. Д.* Биологические мембраны. М.: Наука, 1975. 182 с.
- Бердышев Г. Д., Пареницкая А. И., Рассказов В. А.* Изменение активности кислой рибонуклеазы в течение нерестовой миграции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*. — В кн.: Ферменты в экологии животных. Л.: Наука, 1969, с. 71—76.
- Богдан В. В., Смирнов Л. П., Сидоров В. С.* Изучение белкового состава лизосомальных мембран печени рыб методом электрофореза в полиакриламидном геле. — В кн.: Биохимия пресноводных рыб Карелии. Петрозаводск: Кн. изд-во, 1980, с. 74—81.
- Болгова О. М., Сидоров В. С., Смирнов Ю. А., Сорвачев К. Ф.* Жирнокислотный состав полостного жира молоди лосося *Salmo salar* в естественных условиях и при заводском выращивании. — Вopr. ихтиологии, 1977, вып. 6(107), с. 1090—1096.
- Браше Ж.* Биохимическая эмбриология. М.: ИЛ, 1961. 326 с.
- Высоцкая Р. У., Крупнова М. Ю.* Активность лизосомальных ферментов в процессе эмбриогенеза сига. — В кн.: VI Всесоюз. совещ. эмбриологов. М.: Наука, 1981, с. 33.
- Высоцкая Р. У., Руоколайнен Т. Р., Крупнова М. Ю.* Кислые нуклеазы пресноводных рыб. — В кн.: Биохимия пресноводных рыб Карелии. Петрозаводск: Кн. изд-во, 1980, с. 47—52.
- Высоцкая Р. У., Руоколайнен Т. Р., Сидоров В. С.* Изменение активности кислых гидролаз при действии на изолированные лизосомы рыб сульфатного щелочка. — В кн.: Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск, 1978, с. 156—155.
- Высоцкая Р. У., Руоколайнен Т. Р., Чеченков А. В.* Изучение активности кислой фосфатазы у молоди лосося при разных условиях выращивания. — В кн.: Биохимия пресноводных рыб Карелии. Петрозаводск: Кн. изд-во, 1980, с. 41—47.
- Иванова Р. П., Краснов А. М.* Влияние хлорхоллнхлорида и его серного аналога на лизосомы печени крыс и радужной форели. — В кн.: Биохимия пресноводных рыб Карелии. Петрозаводск: Кн. изд-во, 1980, с. 90—95.
- Коржуев П. А.* Эколого-биохимические аспекты проблемы воспроизводства проходных рыб. — В кн.: Экологическая физиология рыб. Киев: Наук. думка, 1976, ч. 1, с. 7—9.
- Крени Е. М.* Липиды клеточных мембран. Л.: Наука, 1981. 339 с.
- Коновалов Ю. Д., Местечкина А. Я.* Активность пептидгидролаз в эмбриональном развитии карпа. — Онтогенез, 1975, т. 6, № 2, с. 201—204.
- Лизенко Е. И., Сидоров В. С., Болгова О. М.* Сравнительное изучение липидного состава лизосомальной фракции печени позвоночных. — Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1981, т. 17, № 3, с. 254—258.
- Лизосомы. Методы исследования.* М.: Мир, 1980. 342 с.
- Цедовесова Э. П.* Активность рибонуклеаз овулировавшей икры и зародышей белого амура. — В кн.: Экологическая физиология и биохимия рыб. Астрахань, 1979, т. 2, с. 141.

- Немова И. Н., Сидоров В. С.* Внутриклеточное распределение и активность катенсинов В и D в яйцах сига до и после оплодотворения. — *Оптогенез*, 1980, № 1, с. 85—87.
- Немова И. Н., Сидоров В. С., Рипатти И. О.* Лизосомальное переваривание белков органов озерного лосося при голодании в условиях содержания в садках в преднерестовый период. — *Вопр. ихтиологии*, 1980, т. 20, вып. 1(120), с. 180—182.
- Нейфах Ю. А., Тимофеева М. П.* Молекулярная биология развития. М.: Наука, 1977. 312 с.
- Нейфах Ю. А., Тимофеева М. Я.* Проблемы регуляции в молекулярной биологии развития. М.: Наука, 1978. 336 с.
- Олешко П. С., Кусень С. И.* Ингибирующее влияние желтка на активность ДНК и РНК-аз в бластомере вьюна. — *Докл. АН УССР. Сер. Б*, 1977, № 12, с. 1129—1132.
- Покровский А. А.* Роль биохимии в развитии науки о питании. М.: Наука, 1974. 127 с.
- Покровский А. А., Крыстева Л. П.* Печень, лизосомы и питание. София: Изд-во Бълг. Акад. наук, 1977. 207 с.
- Покровский А. А., Тутельян В. А.* Лизосомы. М.: Наука, 1976. 382 с.
- Равен Х.* Оогенез. М.: Мир, 1964. 306 с.
- Руоколайнен Т. Р., Высоцкая Р. У.* Лизосомальные ферменты различных органов радужной форели при хроническом токсикозе, вызванном смоляными кислотами. — В кн.: Структура и функции лизосом. *Новосибирск: Наука, 1980, с. 157—158.
- Сидоров В. С.* Возможная роль лизосом и пероксисом в механизмах реализации патологических воздействий. — В кн.: Науч. конф. биологов Карелии, посвящ. 250-летию АН СССР. Петрозаводск: Кн. изд-во, 1977, с. 87—88.
- Сидоров В. С.* Значение биохимического изучения нормы и патологии оргanelл животной клетки для водной токсикологии. — В кн.: Норма и патология в водной токсикологии. Байкальск, 1977, с. 67—70.
- Сидоров В. С., Высоцкая Р. У., Костылев Ю. В.* Активность лизосомальных ферментов у взрослых самок озерного лосося в период преднерестового созревания. — *Вопр. ихтиологии*, 1980, т. 20, вып. 4(123), с. 713—717.
- Сидоров В. С., Высоцкая Р. У., Руоколайнен Т. Р.* Влияние фенола на смоляных кислот на изолированные лизосомы печени рыб. — В кн.: Структура и функции лизосом. М.: Наука, 1976, с. 130—131.
- Сидоров В. С., Лизенко Е. И.* Влияние стрессовых условий на липидный состав лизосомальной и митохондриальной мембраны у рыб. — В кн.: Экспериментальные исследования влияния загрязнений на водные организмы. Апатиты, 1979, с. 108—113.
- Сидоров В. С., Помазовская И. В., Фрейндлинг А. В., Есеева Н. В.* Влияние жирных кислот на фосфолипидный состав печени карпа и плотвы. — В кн.: Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск: Кн. изд-во, 1978, с. 176—186.
- Сидоров В. С., Смирнов Л. П.* Жирнокислотный состав некоторых гельминтов холоднокровных и теплокровных позвоночных. — *Журн. эволюц. биохимии и физиологии*, 1981, т. 16, № 6, с. 551—555.
- Смирнов Л. П., Богдан В. В.* Изучение состава лизосом печени некоторых рыб методом гель-хроматографии. — В кн.: Биохимия пресноводных рыб Карелии. Петрозаводск: Кн. изд-во, 1980, с. 81—86.
- Шестакова Л. Г., Писканен Р. А., Сидоров В. С., Помазовская И. В.* Влияние сточных вод ЦБК на фосфолипидный состав жабр окуня. — В кн.: Науч. конф. биологов Карелии, посвящ. 50-летию образования СССР. Петрозаводск: Кн. изд-во, 1972, с. 65—66.
- Штраус У.* Лизосомы, фагосомы и родственные им частицы. — В кн.: Цитология ферментов. М.: Мир, 1971, с. 184—245.
- Bernardas J. H. M., Hostetter K. Y.* Studies on the subcellular localization and properties of bis (monoacylglyceryl) phosphate biosynthesis in rat liver. — *J. Biol. Chem.*, 1976, vol. 251, N 15, p. 4596—4602.
- Breton V., Menezo Y., Billard R.* Mise en evidence de quelques enzymes dans le sperms de la carpe (*Cyprinus carpio* L.) et de la truite (*Salmo gaidneri* Richard-

- son) et dans le ligide coelomique de la truite. — C. r. Acad. sci. D, 1974, vol. 278, N 9, p. 1285—1288.
- Gopal D. N. H., Govindan P., Rajase-Karasetty M. R.* Histochemical localization of alkaline and acid phosphatases in the oocytes of *Anabas scandens* (Cuvier). — *Anim. Morphol. and Physiol.*, 1975, vol. 22, N 2, p. 151—158.
- Henning R., Heidrick N. C.* Membrane lipids of rat liver lysosomal prepared by freeflow electrophoresis. — *Biochem. et biophys. acta*, 1974, vol. 345, N 3, p. 326—335.
- Ionescu Varo M., Mester R., Scripcarin D., Topirceanu P.* Cytochemical localization and electrophoretical characterization of acid phosphatase in fish ovary. — *Rev. roum. biol. Sér. biol.*, 1979, vol. 24, N 2, p. 117—123.
- Korfameier K.-H.* Lysosomal enzymes and yolk platelets. — *Europ. J. Cell. Biol.*, 1980, vol. 22, N 1, p. 208.
- Lenney J. F., Tolan J. R., Sugai W. J., Lee A. G.* Thermostable endogenous inhibitors of cathepsins B and H. — *Europ. J. Biochem.*, 1979, vol. 101, N 1, p. 158—161.
- Lysosomes in biology and pathology. Amsterdam: North-Holland. Vol. 1, 1969; Vol. 2, 1969; Vol. 3, 1973; Vol. 4, 1975.
- Manfredi R. M. G., Freschini A., Porcelli F.* Enzymatic activities during the development and the involution of the yolk sac of the trout. — *Ann. histochim.*, 1969, vol. 14, N 4, p. 315—324.
- Mommsen T. R., French C. J., Hochachka P. W.* Sites and patterns of protein and amino acid utilization during the spawning migration of salmon. — *Canad. J. Biol.*, 1980, vol. 58, N 10, p. 1785—1799.
- Shafri S. A., Jafri A. K.* The activity of acid and alkaline phosphatase in the eggs of some fresh water teleoste. — *Ind. J. Fish.*, 1974, vol. 21, N 1, p. 296—298.

УДК 591.5 : 597

ВЛИЯНИЕ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ОБМЕН ВЕЩЕСТВ РЫБ

А. Я. МАЛЯРЕВСКАЯ

Зависимость обмена веществ рыб от многочисленных факторов — внутренних (возраст, физиологическое состояние и др.) и внешних (температура, давление, газовый состав среды и т. д.). — сложившаяся в процессе эволюции, достаточно хорошо изучена [Карзинкин, 1952; Шульман, 1972; Шатуновский, 1980; и др.]. Влияние различных факторов на обмен веществ рыб проявляется в изменении соотношения энергетического и пластического обмена в их организме. Подобные изменения происходят не только при действии на рыб факторов, к которым они приспособились в процессе эволюции, но и под влиянием усилившегося в последние десятилетия «токсического пресса», выражающегося в поступлении в водную среду токсических веществ, связанных с хозяйственной деятельностью человека. Обнаружены неспецифические физиолого-биохимические изменения в тканях рыб под влиянием токсиантов различного происхождения и химического строения — оловоорганических соединений и некоторых других [Строганов, 1960, 1962; Бузинова, Путинцев, 1974], фенолов и пестицидов [Лукьяненко, 1967; Флеров, 1979; Козловская,

Чуйко, 1979], а также ядов различной природы [Чернышов, Телитченко, 1973; Телитченко, 1974].

Задачей наших исследований было выяснение воздействия на обмен веществ рыб различных по химической природе и происхождению токсических веществ: метаболитов и токсинов синезеленых водорослей, некоторых пестицидов (ДДТ, хлорофос) и гипоксии, развивающейся у рыб под влиянием токсикантов. Нами изучалось воздействие на рыб различных концентраций синезеленых водорослей, встречающихся в водохранилищах при разных степенях «цветения» (от 0,03 до 5 г/л). Экспериментальную часть работы проводили в Каховском и Кременчугском водохранилищах на плавлабораториях «Научная» и «Двина», на Тясминской и Лютежской экспериментальных базах Института гидробиологии АН УССР. В качестве подопытных объектов были использованы рыбы следующих возрастных групп: сеголетки и годовики окуня, сеголетки и годовики судака, годовики язя, карася, годовики и двухлетки белого толстолобика, годовики, двухлетки и трехлетки пестрого толстолобика, двухлетки карпа и др. По 6 рыб помещали в 90-литровые аквариумы, куда поступала вода, профильтрованная через газ-76. В воду аквариумов вносили сестон, состоящий в основном из синезеленых водорослей. В связи с этим в дальнейшем мы будем пользоваться для его обозначения словами «синезеленые водоросли». В сестоне из Каховского водохранилища было 85—90% *Microcystis aeruginosa* и 10—15% *Coelosphaerium dubium*; в сестоне Кременчугского водохранилища — 90—94% *Microcystis aeruginosa*, 5,5—9% *Aphanizomenon flos-aquae* и на 0,5—1,0% *Anabaena* sp.

Как видно, из синезеленых водорослей преобладал *M. aeruginosa*.

В воду аквариумов вносили различное количество (по сырому весу) живых или разложившихся синезеленых водорослей: 0,03 г/л (что соответствует I степени, началу «цветения»), 0,3 0,4 г/л (III степень, середина умеренного «цветения»), 0,6—4 г/л (IV степень интенсивного «цветения»), 0,6—6 г/л (V степень, начало «гиперцветения», по классификации Пидгайко — 1969). Нами установлено, что концентрации от 0,03 до 0,4 г/л были для рыб нетоксичными, количество водорослей, начиная с 0,6 г/л и более — летальными. Кроме опытов в аквариумах, проводили в ряде случаев определение изучаемых показателей у рыб из Каховского и Кременчугского водохранилища.

Помимо действия на рыб синезеленых водорослей, живых и разлагающихся, было изучено влияние на них токсина ТАВ—22С, выделенного из синезеленых водорослей и полученного от сотрудника Института коммунальной гигиены Министерства здравоохранения Ю. А. Кирпенко, в концентрациях, соответствующих тем количествам водорослей, действие которых на рыб изучалось ($23 \cdot 10^{-6}$; $46 \cdot 10^{-6}$; $92 \cdot 10^{-6}$ и $184 \cdot 10^{-6}$ г/л). Этот токсин является полипептидом, имеющим аминокетонные, ацето- и изотиоцианатные группы и метиленовые цепи [Кирпенко и др., 1975]. Выясняли также влияние на рыб гипоксии. Были взяты искусственные токсиканты, действие которых было подобно таковому синезеленых водорослей, а именно, оно нару-

шало деятельность нервной системы: ДЦТ (0,04 г/л) и хлорофос (0,1—3,1 г/л). В острых опытах для анализа брали рыб на стадии агонии (обычно, когда погибало 50—80% рыб) и в момент их гибели. Поскольку ранее нами было показано [Маляревская и др., 1973], что наиболее значительные изменения наблюдались у рыб при их содержаниях в воде с 3,2 г/л водорослей, рыб для анализа в основном брали из аквариумов с указанным количеством водорослей.

Изучение воздействия синезеленых водорослей на рыб проводилось нами с учетом комплекса факторов, изменяющихся под их действием. Синезеленые водоросли формируют определенный биотический фон среды обитания гидробионтов, выделяя разнообразные по химической природе вещества: органические кислоты, аминокислоты, биологически активные альдегиды и кетоны, вещества полифенольной природы и многие другие, в том числе и токсины, что было показано Л. А. Сиренко и ее сотрудниками в воде водохранилищ во время проведения наших опытов [Сиренко, 1972]. В частности, в воде аквариумов с водорослями, в которых проводились наши опыты, А. Д. Конопко и В. Н. Козицкая обнаружили фенолы от 0,08 до 0,14 мг/л. Синезеленые водоросли изменяют также абиотические факторы среды (содержание кислорода, углекислоты, величины рН и др.). Нами было установлено, что даже такие небольшие количества водорослей, как 0,3 г/л, при внесении их в воду оказывают некоторое влияние на среду. Они способствуют небольшому, но достоверному снижению содержания в воде кислорода (от 5,6 мг/л в контроле до 4,4—4,7 мг/л в опыте), количества карбонатов (от 11,5 до 6,3—7 мг/л), увеличению количества бикарбонатов (от 136 до 144—152 мг/л), рН при этом уменьшается с 8,5 до 8,2.

Внесение в воду большого количества синезеленых водорослей (0,6—5 г/л) в опытах с рыбами приводило к более значительным изменениям среды. Так, во время гибели рыб при действии 3,2 г/л синезеленых водорослей содержание кислорода уменьшилось в опытах с окунями, судаками, язями, карасями и толстолобиками на 53—79%. Количество углекислоты увеличилось от 2,68 в контроле до $32,04 \pm 7,62$ в воде с синезелеными водорослями, их токсинами — до $45,51 \pm 3,70$ и ДЦТ — до 10,60 мг/л.

В опытах в отсутствие в воде свободной углекислоты содержание карбонатных ионов снизилось до 48% (при $2,7 \pm 0,7$ мг/л в контроле), а количество бикарбонатных возросло до 24% при $245,0 \pm 0,60$ мг/л в контроле. рН несколько снижался: от 7,6 в контроле до 7,2 в опыте. Следует отметить, что в отдельных сериях опытов аэрация воды в аквариумах способствовала сохранению довольно высокого уровня кислорода и сравнительно постоянного содержания CO_2 , тем не менее и в этих условиях гибель рыб наступала.

Таким образом, влияние синезеленых водорослей на рыб обусловлено сложным комплексом факторов, в котором сочетаются биотические (выделение водорослями метаболитов) и абиотические факторы (изменение газового режима среды). Необходимо отметить, что подобные изменения (снижение содержания кислорода, увеличение количества углекислоты, изменение величины рН) наблюдали А. И. Де-

нисова, Ю. Г. Майстренко [1971] в «пятнах цветения» в водохранилищах.

Изменения гидрохимических показателей среды отмечены также при поступлении пестицидов в естественные водоемы [Акулов, 1962; Рублева, 1962; Найштейн, и др., 1962].

Следовательно, влияние естественных (метаболитов синезеленых водорослей и их токсинов) и искусственных токсикантов (ДДТ и хлорофоса) на рыб складывается из действия самого токсического начала и действия гидрохимических показателей среды. Гипоксия представляет по сути дела сочетание кислородной недостаточности и гиперкапнии.

При рассмотрении изменений в организме рыб под действием синезеленых водорослей мы исходили из гипотезы о том, что различные неблагоприятные влияния среды не могут не отразиться на соотношении пластического и энергетического обмена. Те количества водорослей, которые встречаются в водоеме в начале «цветения» (0,03—0,3 г/л), не вызывают гибели рыб. Тем не менее влияние 0,3 г/л приводит к согласованному изменению ряда метаболических процессов, что проявляется в угнетении дыхания и обмена азота. Потребление рыбами азота корма и его усвоение также уменьшалось. Например, у судаков азотистый рацион в контроле в среднем за сутки на одну рыбу составлял 3 мг. Под влиянием синезеленых водорослей он снизился на 27%. Из этого количества азота в теле рыб контрольного аквариума откладывалось 30%, а на энергетические затраты шло 47% азота. Отложение азота в теле рыб, находившихся под воздействием 0,3 г/л синезеленых водорослей, составляло 3—12%, на энергетические затраты при этом расходовалось 72—85% от среднесуточного азотистого рациона.

Хотя содержание в сухом веществе белка, липидов и углеводов под влиянием летальных количеств синезеленых водорослей (0,03—0,3 г/л) почти не изменилось, тем не менее при расчете на сырое вещество одной рыбы наблюдалось увеличение расхода золь, белков, липидов и углеводов.

Так, прирост сухого вещества в опытах с сеголетками судака и окуня в контроле составлял 13—20%, органического вещества и белка 12—23% (от исходного). Под влиянием 0,3 г/л синезеленых водорослей он снизился соответственно до 2—6 и 0,4—14%.

Еще более значительными были эти изменения при воздействии на рыб летальных количеств синезеленых водорослей.

Снижение содержания сухого вещества по сравнению с контролем составило при расчете на одну рыбу у годовиков язя — 7—15%, у судака — 2—24%, у окуня — 31%. Более отчетливо тенденция к расходу органических веществ отмечена при действии разложившихся водорослей. Так, у окуня к концу опыта количество сухого вещества по сравнению с контролем уменьшилось на 7—15,9%, органического вещества — на 9,4—16,7%, белка — на 6,7—11,9%, липидов — на 15,3—27,5%.

При действии летальных количеств синезеленых водорослей у рыб наблюдался расход углеводов, о чем свидетельствовало их отсутствие

в ряде опытов, далее — расход липидов. Интенсификация интоксикации приводила к распаду белков тканей. Баланс азота у этих рыб был отрицательным.

Изменения потребления кислорода носили фазовый характер. На фазе повышенной двигательной активности дыхание увеличивалось иногда на 20% по сравнению с контролем. На фазе адинамии, предшествующей гибели рыб, потребление кислорода снижалось. Например, у окуня под влиянием синезеленых водорослей на 70%, их токсинов — на 83%, гипоксии — на 54%.

О глубине изменений метаболизма рыб при влиянии летальных количеств водорослей свидетельствовало то, что расход углеводов и липидов не обеспечивал поддержания процессов жизнедеятельности, и рыбы затрачивали на обмен белки собственных тканей.

Общее количество связанных аминокислот под влиянием синезеленых водорослей в основном снижалось. Изменения аминокислотного состава были более значительными под влиянием разложившихся синезеленых водорослей. Так, у язя количество всех связанных аминокислот снизилось на 41—54% (за исключением суммы лизина и гистидина, а также глицина и аланина).

Накопление свободных аминокислот дало основание предположить, что под влиянием синезеленых водорослей у рыб нарушаются процессы синтеза белка. Для проверки этого предположения было определено изменение активности трансаминаз в тканях рыб, подвергшихся воздействию синезеленых водорослей, в частности аспарат — и аланин-трансаминаз (АСТ и АЛТ), которым принадлежит существенная роль в процессах синтеза и деструкции белка. Под влиянием летальных количеств синезеленых водорослей активность АСТ значительно увеличилась в сердце рыб (на 71%), в мозге (на 40%) и снизилась в кишечнике (на 48% по сравнению с контролем). Активность АЛТ возросла в сердце (на 144%), увеличилась в кишечнике (на 46%) и снизилась в мозге (на 24%). Изменение отношения АСТ/АЛТ было наиболее значительным в мозге (на 83%), печени (на 62%) и кишечнике (на 64%), в мышцах же не было обнаружено отклонения этого показателя от контрольных. Воздействие синезеленых водорослей на рыб привело к снижению в тканях рыб содержания сульфгидрильных групп: в мозге — на 37%, кишечнике и печени — на 41%.

Изменение содержания свободных аминокислот, аминокислот белковых гидролизатов, активности трансаминаз и количества сульфгидрильных групп под воздействием синезеленых водорослей свидетельствовало о нарушениях синтеза белка.

Эти изменения являются неспецифичными, поскольку наблюдаются у рыб и теплокровных животных при действии самых разных экстремальных факторов. Подобные изменения аминокислотного состава у теплокровных животных отмечены при тиаминной недостаточности [Ferrari, 1957], гипоксии [Sanders et al., 1965], терминальных состояниях, вызываемых различными факторами [Давидсон, 1974; и др.]. Увеличение обводнения тканей рыб, снижение в них количества углеводов и липидов наблюдаются у рыб во время не-

реста, голодания, при потреблении несбалансированных кормов [Кривобок, Гарковская, 1960; Шульман, 1972].

Колебания этих показателей у рыб в естественных условиях под влиянием неблагоприятных факторов те же, что и при интоксикации, однако не столь значительны по величине. Например, вариабельность количества белка в натуральных условиях не превышает 10% [Шульман, 1972]. В наших же опытах с судаками оно составляло от 11 до 58%.

Таким образом, нами была подтверждена гипотеза о наличии специфических изменений в виде изменения соотношения пластического и энергетического обмена, в пользу второго, при действии синезеленых водорослей. Об этом на уровне организма рыб свидетельствовали изменения дыхания и обмена азота, на уровне тканей — основных компонентов органического вещества (белка, липидов и углеводов). Эти изменения были менее значительными при влиянии на рыб летального количества водорослей и более существенными при действии летального. Нарушение обмена белка (потребления, усвоения, распада и, по-видимому, его синтеза в тканях) свидетельствовало о глубоких нарушениях метаболизма рыб при действии на них летальных количеств водорослей.

Под влиянием синезеленых водорослей и их токсинов изменяются регуляторы метаболических процессов в организме рыб, какими являются коферменты и коферментные витамины, в частности витамин В. Под действием метаболитов синезеленых водорослей происходит активирование тиамингидролазы, которая расщепляет витамин В₁ [Маляревская и др., 1973]. Увеличение активности тиамингидролазы в печени и кишечнике рыб под воздействием синезеленых водорослей на 21—40% по сравнению с контролем вызывает у них начальную стадию паралича, а на 30—55% — гибель. Снижение количества общего тиамин в печени на 43—60% приводит к начальной стадии паралича, на 65—74% — к гибели рыб. Поскольку инъекции тиаминна рыбам, находившимся на начальной стадии паралича, прекращают у рыб судороги и продлевают их жизнь на 48 ч, в то время как рыбы, не получившие инъекции на такой стадии, гибнут через 2 ч, есть основания считать В₁-авитаминоз специфичным изменением при интоксикации метаболитами синезеленых водорослей. Наблюдения в натуральных условиях явились также подтверждением нашей гипотезы. В период «цветения» в водохранилище активность тиамингидролазы увеличивается, а содержание общего тиаминна снижается по сравнению с контролем, когда «цветение» отсутствует.

Однако для окончательного подтверждения этой гипотезы следовало определить, как влияют на активность тиамингидролазы и на количество общего тиаминна в тканях рыб нативные токсины, выделенные из синезеленых водорослей, и гипоксия, как составные части действия синезеленых водорослей. Нами было установлено, что токсины синезеленых водорослей в летальных концентрациях вызывают повышение активности тиамингидролазы в тканях рыб на стадии агонии на 46—299% по сравнению с контролем. Уровень общего тиаминна в тканях рыб снижается на 27—312%. Гипоксия также способствует

повышению активности тиамингидролазы в тканях рыб на 64—118% и снижению содержания общего тиаминна на 22—44% по сравнению с контролем. Такая же закономерность отмечена и для синтетических токсикантов. Активность тиамингидролазы в тканях при действии на рыб хлорофоса и ДДТ повышается (на 15—472%), а количество общего тиаминна снижается на 14—76% по сравнению с контролем.

Как известно, витамин В₁ входит в качестве кофермента в ряд ферментов. Наиболее известные из них: дегидрогеназы пировиноградной, α-кетоглутаровой, γ-окси-α-кетоглутаровой кислот и транскетолаза. Недостаток витамина В₁ приводит к нарушению процессов, в которых они участвуют: декарбоксилирования пировиноградной кислоты, одной из ключевых реакций обмена углеводов, связывающей гликолиз с циклом Кребса; декарбоксилирования α-кетоглутаровой кислоты — звено цикла Кребса; перенос гликоальдегидного остатка от ксилулозо-5-фосфата на рибозо-5-фосфат, перенос этого же остатка на эритрозо-4-фосфат. скорость двух последних реакций определяет скорость функционирования центозного цикла, нормальное функционирование которого необходимо для многочисленных биосинтетических реакций организма.

Таким образом, токсиканты естественного происхождения (метаболиты и токсины синезеленых водорослей), искусственного (ДДТ, хлорофос) происхождения и гипоксия вызывают в организме рыб эндогенный В₁-авитаминоз, вследствие чего происходит нарушение метаболических процессов, в которых участвует витамин В₁.

Особый интерес представляют материалы по динамике фонда никотинамидных коферментов в тканях рыб при интоксикации, поскольку этим коферментам принадлежит особая роль в регуляции клеточного метаболизма, а также в связи с тем, что их определение при интоксикации рыб до сих пор не проводилось. Синезеленые водоросли как живые, так и разлагающиеся, а также их токсины вызывают фазовое изменение количества никотинамидных коферментов, идущее параллельно накоплению токсинов в тканях рыб. Во время усиленной двигательной активности содержание окисленной формы НАД в тканях рыб различных видов увеличивается на 4—78%, а восстановленной на 12—92% в зависимости от вида рыб и функционального назначения ткани. У окуня повышение количества восстановленной формы обнаружено только в сердце, у карася — во всех органах, кроме печени. Перед гибелью у рыб, потерявших подвижность, содержание окисленной формы НАД снижается, также изменяется сумма никотинамидных коферментов и их отношение. При воздействии живых синезеленых водорослей уменьшение суммы никотинамидных коферментов к моменту гибели составляет в отдельных случаях до 63%, а отношение снижается по сравнению со стадией агонии. Уменьшение суммы никотинамидных коферментов при действии разложившихся синезеленых водорослей составляет до 55%, а отношения — до 86% по сравнению с контролем. При воздействии токсинов синезеленых водорослей эти величины достигают 68 и 74% (табл. 1).

Эти данные свидетельствуют о том, что под воздействием неблагоприятных условий экономичный путь получения АТФ сменяется бо-

ТАБЛИЦА 4. Влияние естественных и синтетических токсикантов на содержание никотинамидных коферментов в тканях рыб

Органы и ткани	Состояние рыб	Отклонение от контроля, %			
		НАД ⁺	НАД-Н ₂	НАД+НАД- -Н ₂	$\frac{\text{НАД}^+}{\text{НАД}-\text{Н}_2}$

ОКУНЬ

Живые синезеленые водоросли

Мозг	Агония	+2,7	-25,1	-5,6	-38,6
	Гибель	-28,0	-42,4	-32,3	+21,4
Печень	Агония	+11,6	-4,0	+9,6	+16,2
	Гибель	-25,1	-28,1	-23,4	+3,9
Сердце	Агония	+58,6	+26,2	+48,0	+24,5
	Гибель	-56,6	+33,5	-25,0	-67,5
Кишечник	Агония	+26,1	-36,6	-1,9	+81,5
	Гибель	-26,7	-28,7	-27,7	+2,9
Мышцы	Агония	+32,7	-79,2	-1,1	+317,0
	Гибель	-62,8	-63,6	-63,2	+2,2

Разлагающиеся синезеленые водоросли

Мозг	Гибель	-68,3	+124,7	-10,5	-85,9
Печень	»	-72,3	+67,9	-17,1	-83,1
Сердце	»	-43,1	-25,1	-37,0	-24,0
Кишечник	»	-61,8	+44,4	-9,5	-73,8
Мышцы	»	-69,7	-28,6	-55,2	-57,6

Токсины синезеленых водорослей

Мозг	Гибель	-74,8	-54,2	-68,8	-44,9
Печень	»	-49,5	+73,0	-1,4	-70,8
Сердце	»	-56,1	+8,1	-34,1	-59,4
Кишечник	»	+7,9	+198,6	+102,0	-64,1
Мышцы	»	-68,4	+143,8	+6,2	-73,9

Гипоксия

Мозг	Гибель	-17,0	+46,8	+2,1	-43,2
Печень	»	-23,5	+92,0	+21,8	-60,8
Сердце	»	-10,3	+92,0	-25,0	-53,1
Кишечник	»	-40,6	-67,2	+120,7	-66,0
Мышцы	»	-40,1	+143,0	+23,9	-65,5

Хлорофос

Мозг	Гибель	-38,2	-0,5	-26,8	-38,0
Печень	»	-53,1	-25,9	-42,5	-36,4
Сердце	»	-37,0	+21,4	-17,1	-48,4
Кишечник	»	-54,5	-19,4	-37,1	-43,7
Мышцы	»	-51,1	-62,4	-55,0	+31,5

		ДДТ			
Мозг	Гибель	-21,4	+25,5	-2,1	-37,6
Печень	»	-44,5	+30,5	-21,4	-57,5
Сердце	»	-66,2	+43,4	+43,6	-76,4
Кишечник	»	-49,7	+76,0	-3,3	-71,4
Мышцы	»	-56,7	-71,5	-64,9	+61,9

лее древним механизмом — окислением глюкозы на аноксидатном пути. Воздействие метаболитов синезеленых водорослей и их токсинов приводит к нарушению процесса освобождения химических связей, заключенных в углеводах, уже на первых этапах гликолиза вследствие изменения соотношения окисленных и восстановленных форм никотинамидных коферментов, которые являются компонентами первых ферментов, участвующих в гликолизе анаэробных дегидраз. Снижение синтеза никотинамидных коферментов наряду с усиленными их затратами приводит к блокировке превращения веществ в цикле Кребса, поскольку эти коферменты входят во все ферменты указанного цикла (за исключением сукцинатдегидрогеназы). Общая блокировка цикла Кребса вызывает нарушение переноса электронов как на уровне сукцинатдегидрогеназы, так и терминального фермента дыхательной цепи — цитохромоксидазы, активность которой угнеталась у рыб под действием синезеленых водорослей на 53—76% по сравнению с контролем. Активность цитохромоксидазы увеличилась в тканях язев на 105—1330%, у толстолобиков — на 3—333% при воздействии летальных количеств синезеленых водорослей.

У рыб, не погибших при действии токсинов водорослей или приспособившихся к существованию в условиях дефицита кислорода, резистентность организма обусловлена повышенной способностью тканей к синтезу никотинамидных коферментов.

Множественность нарушений реакций при действии на рыб синезеленых водорослей и других токсинов обусловлена воздействием их на коферменты и коферментные витамины. Помимо тех изменений, которые происходили в системе «тиамин — тиамингидролаза» при влиянии на рыб синезеленых водорослей отмечено снижение содержания витамина В₂ в ряде тканей, а также изменения количества витамина В₁₂ в печени рыб [Маляревская и др., 1968, 1973].

Поскольку витамин В₁ и холинэстераза тесно связаны между собой в метаболизме и обеспечивают нормальное функционирование нервной системы, интоксикация и гипоксия, затрагивающие процессы, протекающие в нервной системе, не могли не повлиять на актив-

ТАБЛИЦА 2. Активность холинэстеразы в мозге и печени рыб (мг/г·мин) разложившегося ацетилхолина

Состояние	Мозг			Печень		
	$M \pm m$	отклоне- ние от контроля, %	P	$M \pm m$	отклоне- ние от контроля, %	P
<i>Окунь, 1973 г.</i>						
Контроль	39,87±1,12	—	—	14,48±0,97	—	—
Синезеленые водоросли						
	29,60±1,80	-25,8	<0,001	3,3±0,35	-77,2	<0,001
Хлорофос						
	23,03±2,06	-42,2	<0,001	3,95±0,002	-72,7	<0,001
Гипоксия						
	5,25±0,89	-86,8	<0,001	1,66±0,06	-88,5	<0,001
<i>Окунь, 1974 г.</i>						
Контроль	14,86±1,20	—	—	5,20±0,30	—	—
Синезеленые водоросли						
Агония	5,86±0,70	-60,6	<0,001	3,59±0,08	-50,2	<0,001
Гибель	12,13±0,70	-18,4	<0,02	1,16±0,11	-77,7	<0,001
Гипоксия						
	2,67±0,17	-82,0	<0,001	1,53±0,07	-70,6	<0,001
ДДТ						
	4,49±0,70	-49,6	<0,001	4,81±0,80	-7,5	>0,1
Токсины синезеленых водорослей						
	11,67±1,80	-21,5	>0,1	3,25±0,40	-37,5	<0,02
<i>Судак</i>						
Контроль	58,60±1,40	—	—	5,05±0,40	—	—
Синезеленые водоросли						
	26,76±0,88	-54,3	<0,001	2,66±0,09	-47,3	<0,001
Токсины синезеленых водорослей, 184 · 10 ⁻⁶						
	26,28±0,95	-55,2	<0,001	4,75±0,54	-5,9	>0,01
<i>Язь</i>						
Контроль	94,61±5,43	—	—	18,85±1,93	—	—
Синезеленые водоросли						
Контроль	65,79±4,56	-30,5	<0,001	17,22±1,19	-8,7	>0,1
<i>Язь, 1974 г.</i>						
Контроль	15,55±0,04	—	—	4,35±0,14	—	—

Т А Б Л И Ц А 2 (о к о н ч а н и е)

Состояние	Мозг			Печень		
	$M \pm m$	отклоне- ние от контроля, %	P	$M \pm m$	отклоне- ние от контроля, %	P
Синезеленые водоросли, 3,2 г/л						
Агония	6,36±0,80	-59,1	<0,001	1,31±0,06	-69,6	<0,001
Гибель	5,80±0,40	-62,7	<0,001	1,93±0,15	-55,6	<0,001
Синезеленые водоросли, 6,0 г/л						
Агония	7,05±0,40	-54,7	<0,001	2,74±0,29	-37,0	<0,001
Гибель	9,91±0,34	-36,3	<0,001	3,84±0,40	-20,0	<0,05
<i>Карась</i>						
Контроль	4,49±0,30	—	—	3,14±0,08	—	—
Синезеленые водоросли, 6 г/л						
Агония	3,56±0,29	-20,7	<0,05	1,54±0,07	-51,0	<0,001
Токсины синезеленых водорослей						
Агония	3,43±0,23	-23,6	<0,05	0,73±0,02	-76,8	<0,001
ДДТ, 0,04 г/л						
Гибель	4,07±0,13	-9,4	>0,1	1,29±0,06	-58,9	<0,001
<i>Белый толстолобик</i>						
Годовики						
Контроль	105,55±4,00	—	—	—	—	—
Синезеленые водоросли, 3 г/л						
Агония	46,39±7,18	-56,0	<0,001	—	—	—
Двухлетки						
Контроль	20,77±1,52	—	—	15,57±2,20	—	—
Синезеленые водоросли, 3,2 г/л						
Агония	13,13±1,44	-36,8	>0,02	11,57±1,36	-25,7	>0,1
Синезеленые водоросли, 6 г/л						
Агония	4,71±0,34	-77,3	<0,001	8,84±1,15	-43,2	>0,05

ность холинэстеразы. Величина ее под действием синезеленых водорослей снизилась у окуня в мозге и печени на 61—50%, их токсинов — на 22—38%, ДДТ — на 50—80%, гипоксии — на 87—89%, хлорофоса — на 42—73%: у карася под влиянием синезеленых водорослей — на 21—51%, их токсинов — на 24—77%, ДДТ — на 9—59% по сравнению с контролем (табл. 2).

Таким образом, при интоксикациях, вызванных метаболитами и токсинами синезеленых водорослей и пестицидами, а также при ги-

токсина в организме рыб происходит нарушение «внутриобменных» регуляторов метаболизма — никотинамидных коферментов и коферментных витаминов, а также активности холинэстеразы, обеспечивающей регуляцию обменных процессов со стороны нервной системы.

На основании полученных данных можно представить механизм воздействия высоких концентраций синезеленых водорослей на рыб следующим образом. Биологически активные вещества, выделяемые синезелеными водорослями в процессе метаболизма и распада, в том числе и токсины, в условиях повышенной проницаемости клетки организма рыб, обусловленной изменением гидрохимических показателей среды, проникают в клетки и изменяют соотношение ионов, вследствие чего отношение окисленных и восстановленных форм никотинамидных коферментов сдвигается в сторону преобладания восстановленных, что усиливает процессы гликолиза и направляет распад углеводов по анаэробному пути. Поскольку никотинамидные коферменты являются незаменимыми участниками многих реакций, в условиях повышенной мышечной деятельности во время судорог, благодаря усиленному расходу, их фонд уменьшается, и нарушаются те реакции, в которых они участвуют. Эти изменения затрагивают и ряд ферментов цикла Кребса, дыхательной цепи и пентозофосфатного шунта в тканях, где он имеется. Происходит блокировка реакций цикла Кребса — основного «энергетического котла» организма, в котором осуществляются сгорание белков, липидов и углеводов и накопление энергии в виде АТФ, а также пентозного цикла, в котором происходит биосинтез многих важных для организма веществ. Угнетение синтеза белка сказывается на синтезе ферментов и проницаемости мембран. Недостаток белка приводит к торможению некоторых ферментативных реакций, в частности к угнетению сукцинатдегидрогеназы, которое сопровождается повышением активности фермента, участвующего в конечном этапе окисления — цитохромоксидазы. Нарушается и энергетика клетки. Мобилизация энергетических ресурсов сменяется их истощением. Наряду с нарушением звеньев метаболических процессов, вызванных изменением соотношения окисленной и восстановленной форм никотинамидных коферментов, происходят изменения на участке, связывающем гликолиз с циклом Кребса, в самом цикле и в транскетотазной реакции пентозного цикла из-за недостатка тиамина. Уменьшение его количества может быть обусловлено, с одной стороны, его связью с начальными стадиями гликолиза, а с другой — непосредственным распадом под действием тиамингидролазы, которая, как было показано, может активироваться веществами, выделяемыми синезелеными водорослями. Недостаток витамина B_1 вызывается вследствие разрушения его тиамингидролазой, активируемой выделениями синезеленых водорослей. B_1 -авитаминоз приводит к изменению всех обменных процессов, в которых витамин B_1 участвует. Снижение активности фермента транскетотазы вызывает угнетение синтеза белка и нуклеиновых кислот. О глубоких нарушениях обмена белка свидетельствуют изменения фонда аминокислот, активности трансаминаз и содержания

SII-группы. Развивается отрицательный азотистый баланс. Отклонения в окислительном декарбоксилировании ириовиноградной кислоты и α -кетоглутаровой приводят к угнетению биосинтеза соединений липидной структуры и нормального превращения веществ в цикле Кребса. Нарушение углеводного обмена отражается на функционировании нервной системы, о чем свидетельствует угнетение активности холинэстеразы и клинические симптомы в виде судорог и паралича. Весь комплекс изменений метаболических процессов в организме рыб, как уже было сказано, проходит на фоне изменения окислительно-восстановительных процессов в клетках тканей рыб при преобладании гликолитических процессов. Нарушение метаболических путей окисления органических веществ вызывает усиленные затраты этих компонентов для покрытия энергетических расходов. Распад углеводов оказывается недостаточным, вследствие чего происходит распад белков. Таким образом, нарушается как синтез веществ, так и их распад. Глубокие изменения в процессе обмена веществ внешне проявляются в виде изменения дыхательной функции (повышение, а затем снижение потребления кислорода), функций нервной системы и кроветворной (снижение количества эритроцитов и гемоглобина, появление атипичных клеточных элементов) [Телитченко, Гусев, 1964; Комаровский, 1970]. Преобладание анаэробного пути распада глюкозы, которое вызвано блокированием аэробного пути, не может поддержать жизнедеятельность рыб в экстремальных условиях, и рыбы гибнут.

Сопоставление собственных и литературных данных позволило нам совместно с Т. И. Биргер и сотрудниками [1973] высказать предположение о том, что гаффская (юксовско-сартланская) болезнь, которая развивается у людей при систематическом потреблении рыбы в качестве пищи или воды для питья из «цветущего» водоема, по сути, представляет собой B_1 -авитаминоз, развивающийся в результате расщепления витамина B_1 тиамингидролазой. В пользу этого свидетельствует следующее. Причина заболевания рыб и населения прибрежных районов одина, а именно: все эти заболевания связаны с массовым развитием синезеленых водорослей в водоеме. Очевидно, в развитии процесса интоксикации существенная роль принадлежит тиамингидролазе. Мы обнаружили, что тиамингидролаза *M. aeruginosa* отличается высокой активностью ($556,58 \pm 18,30$ мкг/л·ч), в 1,5 раза более высокой, чем у протококковых водорослей, и в 5 раз больше, чем у *Daphnia magna*. Высокую активность тиамингидролазы мы обнаружили у жабрея-пикульника (до 93—105 мкг/г·ч), клиническая картина отравления которым у человека напоминает гаффское заболевание. Имеются общие черты в локализации токсина синезеленых водорослей и тиамингидролазы, в общности некоторых их свойств: токсины, как и тиамингидролаза, характеризуются термостабильностью; показано, что и то и другое вещество связано с липидной фракцией; наиболее токсичны для животных и человека внутренности рыб, которые обладают наибольшей тиаминной активностью; более токсичными для человека и животных являются хищные рыбы, активность тиамингидролазы у которых особенно велика.

Существенным доказательством единой причины гаффской болезни и заболевания, развивающегося у рыб при воздействии летальных количеств синезеленых водорослей, является: снижение содержания общего тиаминна у рыб в экспериментах под влиянием метаболитов водорослей и их токсинов; уменьшение количества общего тиаминна у рыб в Кременчугском водохранилище в период его «цветения» [Маляревская и др., 1973]; изменения биохимических показателей у крыс под влиянием синезеленых водорослей [Толстомятова, 1970], сопоставимых с полученными в наших опытах для рыб; уменьшение количества тиаминна у теплокровных животных под действием синезеленых водорослей [Кирпенко и др., 1975].

Косвенным подтверждением единой причины гаффской болезни и заболевания рыб является клиническая картина этих заболеваний, свидетельствующая об одинаковом нарушении обменных процессов.

Решающим подтверждением этого положения служит тот факт, что тиаминхлорид, введенный рыбам на ранних стадиях паралича, останавливает его развитие и нормализует состояние рыбы; так же как тиаминотерапия при гаффской болезни приводит к выздоровлению человека [Черкес, 1949; и др.).

Выяснение механизма действия синезеленых водорослей и их токсинов на животных позволило нам разработать основы диагностики отравления рыб токсинами синезеленых водорослей и предложить тесты для характеристики уровня интоксикации рыб при влиянии на них синезеленых водорослей. Основой для диагностики отравления рыб токсинами синезеленых водорослей могут служить клинические признаки, патолого-анатомические отклонения, а также изменения в тканях рыб содержания общего тиаминна и активности тиамингидролазы. Тестом для характеристики уровня интоксикации является изменение активности тиамингидролазы и содержания общего тиаминна. Увеличение активности тиамингидролазы в печени окуня и язя выше 700—800, толстолобика — 850—950, судака — 1000—1100 мкг/г·ч и в кишечнике этих рыб свыше 700—800 мкг/г·ч (кроме язя, для которого эти величины составляют 650—750 мкг/г·ч) следует считать угрожающим для жизни рыб. Снижение количества общего тиаминна в печени окуня ниже 4—5,5; толстолобика — 1,5—2; язя — 2,5—3,5, судака — 1,8—2,2 мкг/г, а в кишечнике ниже 1,8—2,0; 0,8—1,2; 2,0—2,5 и 1,8—2,2 мкг/г также следует показателем неблагополучия. Таким образом, предложены чувствительные показатели, которые могут быть использованы для характеристики воздействия воды из эвтрофных водоемов на рыб.

Некоторые симптомы, развивающиеся у рыб под влиянием синезеленых водорослей, неспецифичны.

Поступление в водоемы различных по химической природе токсических веществ вызывает необходимость систематизировать те изменения, которые происходят в обмене веществ рыб и могут служить показателем патологического состояния их организма. Весьма существенным является при этом вопрос, на какие изменения нужно ориентироваться при оценке воздействия токсикантов, различных по происхождению, структуре и механизму действия.

Нами были сопоставлены изменения биохимических показателей, вызываемых токсикантом естественного и искусственного происхождения. Эти токсиканты отличались по своему строению и воздействию на рыб. Токсичность синезеленых водорослей определялась сложным конгломератом химических веществ, выделяемых ими (органические кислоты, аминокислоты, биологически активные альдегиды и кетоны, токсины и пр.).

Токсины водорослей, использованные в наших опытах, представляли собой полипептиды, состоящие из 16 аминокислот [Кирпенко и др., 1975].

Из токсикантов искусственного происхождения были взяты вещества, обладающие нейротоксическими свойствами: ДДТ и хлорофос.

Поскольку токсикозы сопровождаются нарушениями в использовании кислорода, поступающего в ткани, изучалось воздействие на рыб гипоксии.

Специфичность влияния изучаемых токсикантов на рыб характеризовалась различием их химической структуры, особенностями их влияния на среду обитания рыб, и, самое главное, различиями в механизме действия.

Можно считать установленным, что синезеленые водоросли и их токсины являются нервно-паралитическими и дыхательными ядами, нарушающими окислительно-восстановительные процессы в тканях рыб путем изменения соотношения окисленной и восстановленной форм никотинамидных коферментов и уменьшения содержания тиамина.

В механизме действия фосфорорганических соединений главным и специфическим звеном считается угнетение действия холинэстеразы вследствие фосфорилирования остатка серина в эстеразном центре фермента [Каган, 1977; и др.].

Механизм действия ДДТ на организм животных до настоящего времени полностью не раскрыт [Хайкина, Кузьминская, 1972; и др.]. По существующим представлениям, ДДТ блокирует белковые соединения, влияя на липопротеидные мембраны клеток, нарушая проницаемость для ионов поверхностных мембран нервных проводников, вызывая гипокальцемию, нарушая тканевое дыхание и окислительные процессы.

Гипоксия приводит к развитию торможения процессов обмена веществ в нервной системе [Гаевская, 1963, и др.].

Сопоставление влияния токсикантов естественного и искусственного происхождения позволило обнаружить, что первые оказываются более токсичными для рыб. Для проявления их действия на организм требуются ничтожные дозы токсинов водорослей ($23 \cdot 10^{-6}$ — $184 \cdot 10^{-6}$ мг/л). Летальные концентрации ДДТ составляют 0,2—1 мг/г, хлорофоса — 0,75—100 мг/л [Метелев и др., 1971]. Объясняется это, вероятно, тем, что благодаря своему биологическому происхождению и химическому составу токсины водорослей обладают большим «средством» к метаболизму живых тканей, вследствие чего легко включаются в него, блокируя те или иные его звенья. Несмотря на вы-

сокую токсичность метаболитов синезеленых водорослей их действия обратимы, о чем свидетельствовали опыты по инъекции тиамин-хлорида рыбам, а также по переносу в чистую воду.

Общие черты, характеризующие интоксикацию рыб указанными веществами, были следующими. Существует общий путь поступления в организм рыб токсиантов различного происхождения. Токсические вещества синезеленых водорослей попадают в водоем в основном во время их массового развития («цветения» воды), особенно при отмирании и разложении водорослевой массы. Здесь они включаются в круговорот веществ водоема. Как и искусственные токсианты (хлорофос, ДДТ), они могут поступать в организм рыб либо непосредственно из воды через кожные покровы и жабры, либо по трофическим цепям большей или меньшей протяженности. В первом случае они оказываются более токсичными. Учитывая высокую степень их растворимости в липидах, есть основание считать, что этот процесс осуществляется через липопротеиновые комплексы оболочек клеток.

Воздействие синезеленых водорослей и абиотических токсиантов (ДДТ, хлорофос) складывается из комплекса, в котором сочетается влияние самого токсического начала и изменения гидрохимического фона среды.

Наиболее значительные изменения под влиянием токсинов происходят в организме хищных рыб с высоким уровнем обмена веществ, являющихся конечными звеньями трофических цепей, в которых кумуляция токсинов максимальна.

Большим накоплением токсинов естественного и искусственного происхождения и, более интенсивным изменением метаболических процессов отличались ткани, богатые липидами (мозг, печень), и ткани с высоким уровнем окислительно-восстановительных процессов (сердце). Интенсивность изменения изучавшихся показателей в мышцах была менее значительной по сравнению с другими тканями. Особенности их метаболизма, очевидно, объясняются низким содержанием в них липидов, в которых депонируются токсические вещества. Меньшая интенсивность поступления токсинов в ткани вызывает и менее выраженную реакцию.

Сходство в воздействии токсинов различного происхождения проявилось и в том, что поступление токсинов в клетки организма рыб и включение их в те или иные метаболические процессы приводило к общей реакции организма рыб в виде фазовых нарушений биохимических процессов и как следствие к фазовым изменениям функций организма.

Сопоставление воздействия на рыб метаболитов, токсинов синезеленых водорослей и гипоксии позволило обнаружить неспецифические изменения в организме рыб, заключающиеся в нарушении соотношения энергетического и пластического обмена в пользу первого, а также лежащие в их основе изменения регуляторов метаболизма: пикотинамидных коферментов, коферментных витаминов группы В и активности ряда ферментов, в том числе холинэстеразы. В свете полученных данных эндогенный В₁-авитаминоз следует считать спе-

цифичным не только для действия токсинов и метаболитов синезеленых водорослей, но, по-видимому, и для группы ядов, поражающих нервную систему, в том числе для ДДТ и хлорофоса.

ЛИТЕРАТУРА

- Ажулов К. И.* Экспериментальное обоснование предельно допустимой концентрации метилселенка в воде водоемов. — В кн.: Санитарная охрана водоемов от загрязнения промышленными сточными водами. М., 1962, вып. 5, с. 107—128.
- Биргер Т. И., Мальяревская А. Я., Арсан О. М.* К этиологии гаффской (юксовско-сартланской) болезни. — Гидробиол. журн., 1973, т. 9, № 2, с. 115—125.
- Бузинова И. С., Путинцев А. И.* Динамика активности амилазы пищеварительного тракта карпов под влиянием триамилловохлорида. — В кн.: Экологическая физиология рыб. Киев: Наук. думка, 1974, с. 43—44.
- Гавская М. С.* Биохимия мозга при умирании и оживлении организма. М.: Медгиз, 1963. 207 с.
- Давидсон Д. М.* Содержание свободных аминокислот в тканях селезенки при висцеральном шоке. — В кн.: Энерго-пластический обмен при экстремальных воздействиях на организм. Кишинев: Штиинца, 1974, с. 55—59.
- Денисова А. И., Майстренко Ю. Г.* Факторы, влияющие на качество воды существующих и проектируемых водохранилищ. — В кн.: Вопросы комплексного использования водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1971, с. 19—20.
- Каган Ю. С.* Токсикология фосфорорганических пестицидов. М.: Медицина, 1977. 296 с.
- Карзинкин Г. С.* Основы биологической продуктивности водоемов. М.: Пищепромиздат, 1952. 342 с.
- Киряченко Ю. О., Первозченко У. У., Сиренко Л. Я., Лукіна Л. Ф.* Виділення токсину з синьозелених водоростей на його Фізико-хімічні властивості. — Докл. АН УССР. Сер. Б, 1975, № 4, с. 359—361.
- Козловская В. И., Чуйко Г. М.* Холлинстеразы сыворотки крови рыб сем. Сургилиidae с различной устойчивостью к хлорофосу. — В кн.: Физиология и паразиты пресноводных животных. Л.: Наука, 1979, вып. 38(41), с. 32—41.
- Комаровский Ф. Я.* О некоторых патоморфологических изменениях у рыб, вызванных влиянием синезеленых водорослей. — Гидробиол. журн., 1970, т. 2, № 6, с. 131—133.
- Кривобок М. И., Тарковская О. И.* Определение сроков нерестовых миграций салаки на основании изучения ее жирового обмена. — Тр. ВНИРО, 1960, т. 42, с. 171—188.
- Лукьяненко В. И.* Токсикология рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1967. 216 с.
- Мальяревская А. Я.* Обмен веществ у рыб в условиях антропогенного евтрофирования водоемов. Киев: Наук. думка, 1979. 253 с.
- Мальяревская А. Я., Биргер Т. И.* Изменение показателей обмена веществ у сеголетков судака под влиянием синезеленых водорослей. — В кн.: Цветение воды. Киев: Наук. думка, 1968, т. 1, с. 180—187.
- Мальяревская А. Я., Биргер Т. И., Арсан О. М., Соломатина В. Д.* Влияние синезеленых водорослей на обмен веществ у рыб. Киев: Наук. думка, 1973, 312 с.
- Метелев В. В., Канаев Л. И., Дзасохова Н. Т.* Водная токсикология. М.: Колос, 1971. 247 с.
- Найштейн С. Я., Дятловицкая Ф. Г. и др.* Экспериментальное обоснование предельно допустимой концентрации эфирсульфоната в воде открытых водоемов. — В кн.: Санитарная охрана водоемов от загрязнения промышленными сточными водами. М., 1962, т. 5, с. 145—157.
- Пидайко М. Л.* Прибрежный зоопланктон в условиях «цветения» воды в Кременчугском водохранилище. — Гидробиол. журн., 1969, т. 5, с. 26.
- Рублева М. И.* Экспериментальное обоснование предельно допустимой концентрации хлорофоса в воде водоемов. — В кн.: Санитарная охрана водоемов от загрязнения промышленными сточными водами. М., 1962, вып. 5, с. 129—144.

- Сиренко Л. А.* Физиологические основы массового размножения синезеленых водорослей в водоохранилищах. Киев: Наук. думка, 1972. 203 с.
- Строганов И. С.* Современные проблемы водной токсикологии. — Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология, 1960, № 2, с. 3—17.
- Строганов И. С.* Экологическая физиология рыб. М.: Наука, 1962. 444 с.
- Телишченко М. М.* Гипотетические альготоксины и перекисное окисление растительных органических веществ. — Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 6, с. 97—107.
- Телишченко М. М., Гусев М. В.* О токсичности синезеленых водорослей. — ДАН СССР, 1964, т. 160, № 3, с. 1424—1429.
- Флеров Б. А.* Сравнительное изучение реакции избегания токсических веществ некоторых водных животных. — В кн.: Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука, 1979, вып. 38(41), с. 81—87.
- Хайкина Б. И., Кузьминская В. А.* Особенности обмена никотинамидных коферментов при токсических повреждениях печени. — В кн.: Биохимия синтеза и обмена коферментов и коферментных витаминов. Киев: Наук. думка, 1972, с. 34—37.
- Чернышов В. И., Телишченко М. М.* Физико-химические аспекты развития патологических процессов у *Syrphius caepio* L. при резких перепадах температуры и содержания кислорода в воде и интоксикация ядами разной природы. — Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 1, с. 155—165.
- Шатуновский М. И.* Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 288 с.
- Шульман Г. Е.* Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1972. 368 с.
- Ferrari V.* The metabolic changes in thiamine deficiency as reflected on that individual free aminoacids in tissues. III. Observations on heart and skeletal muscle. — Acta vitaminol. et enzymol., 1957, vol. 11, N 3, p. 101—104.
- Sanders A. P., Hall D. M., Miller A. T.* Some effect of hypoxia on respiratory metabolism and protein synthesis in rat tissues. — Amer. J. Physiol., 1965, vol. 209, N2, p. 443—446.

УДК 574/597—11

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ВОДНО-СОЛЕВОГО ГОМЕОСТАЗА У РЫБ РАЗЛИЧНОЙ ЭКОЛОГИИ

Ю. В. ПАТОЧИН, Е. А. ЛАВРОВА

Солевой состав водоемов, в которых обитают рыбы, характеризуется большим разнообразием концентрации отдельных ионов и общей концентрации осмотически активных веществ. Рыбы приспособились к слабоминерализованным пресным водам и гипергалинным водоемам, что требует развития качественно разных путей адаптации. Физиологические механизмы обеспечивают постоянство объема, осмотической концентрации, ионного состава и рН жидкостей внутренней среды у рыб, обитающих в столь различных по концентрации солей средах. Среди рыб имеются гиперосмотические организмы, в крови которых концентрация осмотически активных веществ выше, чем в окружающей среде; организмы с гипоосмотической регуляцией, в крови которых осмотическая концентрация ниже, чем в среде обитания; и, наконец, изоосмотические организмы,

когда отмечается равенство осмотических концентраций крови и морской воды при существенных отличиях ионного состава обеих жидкостей. В данном обзоре будут обсуждены современные представления о физиологических механизмах, обеспечивающих водно-солевое равновесие у различных в систематическом отношении рыб, обитающих в пресных, морских и солоноватых водах. Возникновение специальных органов и систем ионной и осмотической регуляции позволило рыбам широко распространиться в различных по солевому составу озерах, реках и морях, сохраняя водно-солевой гомеостаз.

ИОННЫЙ СОСТАВ ПЛАЗМЫ КРОВИ РЫБ ИЗ РАЗЛИЧНЫХ ВОДОЕМОВ

Пресные воды из различных рек и озер, моря и гипергалинные водоемы существенно различаются по содержанию ионов и суммарной концентрации солей (табл. 1). Сопоставляя состав пресных и морских вод и состав плазмы крови рыб (табл. 2), можно прийти к заключению, что наибольшие отличия касаются ионов натрия, магния и сульфатов, хотя и другие ионы имеют не меньшее физиологическое значение и регулируются не менее тщательно. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что в организме рыб существуют специальные физиологические механизмы, обеспечивающие гомеостаз

ТАБЛИЦА 1. Электролитный состав воды некоторых морей, озер и рек

Водоем	Солевой состав воды, ммоль/л					
	Na	K	Ca	Mg	Cl	SO ₄
Мировой океан	470	10	10,2	50	548	28
Баренцево море (Дальние Зеленцы)	465	11,5	11,6	53	520	27
Белое море (мыс Каргеш)	355	6	5,8	34	—	—
Черное море (Карадаг)	227	6,3	8,1	27	256	—
Каспийское море						
средняя часть	131	2,2	8,1	25	—	—
южная часть	142	2,3	9,5	25	—	—
оз. Балхаш						
западная часть, Сартым-сук	16,0	0,71	0,9	4,2	—	—
восточная часть, Карачеган	44,0	1,50	4,6	10,0	—	—
р. Волга (тона Мужичья у Астрахани)	1,07	0,08	0,7	0,4	—	—
р. Воронеж	1,09	0,11	1,3	0,6	—	—
оз. Байкал (Большие Коты)	0,18	0,025	0,39	0,11	—	—
оз. Дальнее (Камчатка)	0,18	0,007	—	0,04	—	—
р. Нева (Ленинград)	0,25	0,03	0,10	—	—	—
р. Белая (Сахалин)	0,14	0,009	0,17	0,07	—	—

ТАБЛИЦА 2. Концентрация электролитов и осмотическая концентрация сыворотки крови некоторых круглоротых и рыб

Объект исследования	Осмолярность	Na	K	Ca	Mg	Cl	SO ₄	Мочевина	Автор
		ммоль/л							
Атлантическая миксина (Muxina glutinosa)	1152	549	11,1	5,1	18,9	563	—	—	Bellamy et al., 1961
Тихоокеанская миксина (Eptatretus stouti)	1031	570	7,0	9,0	24,2	547	1,7	—	Munz, McFarland, 1964
Речная минога (Lampetra fluviatilis)	—	120	3,2	2,0	2,1	96	2,7	—	Robertson, 1954
Химера (Chimaera monstrosa)	—	341	10,2	—	—	364	—	244	Fänge, Fugelli, 1962
Акула (Squalus acanthias)	—	256	4,5	—	—	235	—	350	Maren, 1977
Скат (Raja erinacea)	967	266	5,4	1,7	1,2	301	5,4	—	Stolte et al., 1977
Скат (Raja clavata) (Черное море)	—	224	5,4	4,2	1,6	196	—	—	Наточин, Паврова, 1974
Черчак (Muoxocerphalus scorpius)	—	187	4,2	5,0	1,2	166	2,4	—	Наточин и др., 1972
Угорь (Anguilla rostrata) море	—	164	5,5	—	—	144	—	—	Munroe, Polshovich, 1974
в пресной воде	—	121	4,8	—	—	102	—	—	
Осетр (Acipenser güldenstadi) в море	318	141	3,0	—	1,8	—	—	—	
в пресной воде	—	131	2,6	2,6	0,8	—	—	—	Наточин и др., 1975б
Скорпена (Scorpaena porcus)	—	181	3,7	4,6	2,7	180	—	—	Наточин, Паврова, 1974
Нерка (Oncorhynchus nerka) в пресной воде	—	101	1,6	—	3,4	—	—	—	То же
молодь	—	132	0,7	7,4	2,6	—	—	—	»
ходовая	—	148	0,3	2,1	1,9	—	—	—	»
Сазан (Cyprinus carpio)	—	294	154	3,6	4,4	1,4	120	—	Lutz, 1975

каждого иона. В то же время концентрация любого иона не является стандартной величиной у всех рыб, она в определенной степени зависит от вида рыбы; ее функционального состояния, особенностей среды обитания, в частности солевого состава воды.

Весьма отчетливо выявилась связь между концентрацией натрия в среде обитания и сыворотке крови рыб. Сопоставление ионного состава сыворотки более 60 видов рыб из 15 водоемов, концентрация натрия в которых колебалась от 0,14 до 465 мэкв/л, позволило по концентрации натрия в сыворотке крови рыб и среде обитания разделить все водоемы на четыре группы. В первую группу были включены реки и озера с концентрацией натрия от 0,14 до 0,25 мэкв/л, во вторую — с 0,48 до 1,1 мэкв/л, в третью — солоноватоводные

бассейны со значительной концентрацией солей и близкие по осмотической концентрации сыворотке крови костистых рыб и в четвертую — моря с содержанием натрия от 227 до 465 мэкв/л [Лаврова, Наточин, 1978]. Оказалось, что наименьшие величины концентрации натрия наблюдаются у рыб в наиболее опресненных водоемах. В среднем у рыб 28 видов, включенных в первую группу, концентрация натрия в сыворотке крови составляет $121 \pm 1,5$ мэкв/л. У рыб 38 видов, живущих в пресноводных водоемах с несколько более высокой концентрацией натрия (2-я группа), значительно выше содержание натрия в сыворотке крови — $141,1 \pm 1,9$ мэкв/л. В крови рыб Балтийского и Каспийского морей эта величина достигает $159 \pm 3,0$ мэкв/л, еще выше она у костистых рыб (12 видов) Черного, Белого и Баренцева морей — $184,3 \pm 4,4$ мэкв/л. Наиболее значительная концентрация натрия найдена в сыворотке крови у хрящевых рыб Черного моря (акулы, скаты) — около 240 мэкв/л.

Существенно подчеркнуть, что у рыб близких или одних и тех же видов, обитающих в пресных водоемах с большим содержанием натрия, его концентрация в крови выше. Так, у рыб тех же или близких видов, выловленных в оз. Байкал, концентрация натрия в сыворотке крови во всех случаях меньше, чем у волжских рыб. В отличие от концентрации натрия в сыворотке крови пресноводных рыб концентрация калия, кальция и магния в естественных условиях не зависит от их содержания в среде обитания. Таким образом, эти данные свидетельствуют о значительном влиянии содержания натрия в среде обитания на его концентрацию в жидкостях внутренней среды рыб.

ХРЯЦЕВЫЕ РЫБЫ

Рыбы обоих подклассов хрящевых рыб (пластиножаберные и цельноголовые) существенно отличаются от круглоротых и костистых рыб по функциональной организации осморегулирующей системы. В девонском периоде хрящевые рыбы мигрировали из пресных вод в море, сохранив ту же структуру системы осморегуляции, как и у пресноводных рыб: в крови пластиножаберных (акулы, скаты) суммарная концентрация осмотически активных веществ выше, чем в морской воде (см. табл. 2). Это обусловлено накоплением больших количеств мочевины и окиси триметиламина в жидкостях внутренней среды, в результате осмолярность становится выше по сравнению с водой окружающей среды; это приводит к поступлению воды по осмотическому градиенту в тело рыб через жабры и покровы [Smith, 1953; Evans, 1977; Pang et al., 1977]. У химер, относящихся к другому подклассу хрящевых — цельноголовым, кровь, вероятно, изосмотична морской воде [Fänge, Fugelli, 1962], в ней выше содержание натрия [Fänge et al., 1976], но меньше мочевины, чем в плазме крови у акул (см. табл. 2). Химеры как бы занимают промежуточное положение по типу осморегуляции между миксинями и пластиножаберными рыбами, в их плазме крови выше концентрация натрия, чем у акул и скатов, но ниже, чем у миксин; в то же время

важное место среди осмотически активных веществ в их крови занимает мочевины, но ее меньше, чем у пластиножаберных. Объемы жидкостных фаз у хрящевых рыб подобны другим позвоночным; так, у акулы *S. asanthias* общее содержание воды составляет $66 \pm \pm 6,6\%$ массы тела, 45% из которой относится к внутриклеточной жидкости и 20% — к внеклеточной жидкости [Robin et al., 1964a].

Пластиножаберные рыбы не пьют морской воды и их покровы отличаются низкой проницаемостью для воды и солей натрия по сравнению с морскими костистыми рыбами. В этом отношении они напоминают пресноводных рыб [Bentley, 1971]. Выделение избытка воды и солей натрия обеспечивается почкой, ректальной солевой железой и, возможно, кишечником и жабрами. В условиях стационарного состояния у акул в морской воде за час обменивается менее 1% общего обменоспособного натрия тела, в то время как у морских костистых рыб эта величина достигает 60%. Особенностью почного обмена хрящевых рыб является наличие специальной солевой железы — ректальной железы, которая обеспечивает удаление из организма рыб натрия и хлора.

Адаптация к возрастанию солености воды связана у скатов с повышением в крови концентрации мочевины. В экспериментах на скате *Raja eglanteria* было установлено, что при выдерживании рыб в воде соленостью 18,0—33,2‰ концентрация мочевины снижалась при уменьшении солености морской воды [Price, 1967], Смит [Smith, 1953] высказал предположение о механизме обратной связи солености среды и концентрации мочевины в сыворотке крови у хрящевых рыб. Он полагал, что когда рыба попадает в гипотоническую среду, увеличивается приток воды через покровы, кровь разводится, растет мочеотделение и экскреция мочевины почкой, что в конечном счете способствует уменьшению концентрации мочевины в крови и ее осмолярности. При этом он исходил из того, что мочевины образуется с постоянной скоростью, определяемой катаболизмом белков [Smith, 1936]. Однако в дальнейшем было установлено, что у хрящевых рыб синтез мочевины стимулируется при разведении крови [Watts, Watts, 1966]. Поскольку наблюдается усиление образования мочевины, то необходимо экскретировать больший объем жидкости почкой для удаления мочевины. Высказанные соображения объясняют кажущийся парадокс — при переносе пластиножаберных рыб в среду с меньшей соленостью непропорционально высокой остается осмолярность крови. Объяснение, вероятно, состоит в том, что обеспечивается поступление больших количеств воды в тело рыб и их удаление почкой для экскреции мочевины [Price, 1967]. Процесс адаптации к новой солености среды, сопровождающийся изменением концентрации в крови натрия, хлора и мочевины, занимает значительное время; скату *Raja eglanteria* для акклимации к изменению солености на 2,4‰ требуется 48 ч, на 10‰ — 70 ч [Price, Creaser, 1967]. Специальные эксперименты с изучением потребления кислорода срезами почки показали, что повышение концентрации мочевины у акул, по-видимому, не оказывает повреждающего действия на биохимические процессы в тканях [Malyuz, 1974].

Высокая осмотическая концентрация крови, обусловленная, в частности, большей концентрацией натрия в плазме крови, чем у костистых рыб, ставит определенные проблемы в обеспечении внутриклеточной осморегуляции. У морских и пресноводных костистых рыб, как и у большинства наземных позвоночных, основным осмотически активным компонентом внутриклеточной жидкости является калий, а внеклеточной — натрий. Повышение концентрации мочевины в плазме крови у хрящевых рыб не изменяет клеточной осморегуляции, так как плазматические мембраны большинства клеток свободно проницаемы для мочевины, ее концентрация выравнивается по обеим сторонам мембраны и фактически объем клетки, ее осморегуляция зависят от соотношения концентраций вне- и внутриклеточного натрия и калия. Физиологическая уремия хрящевых рыб выполняет важную роль в осморегуляции лишь по отношению к внешней среде, поскольку покровы у этих рыб не проницаемы для мочевины.

Однако у хрящевых рыб выше в плазме крови концентрация натрия, в то время как в клетках концентрация калия остается на уровне, близком наземным позвоночным и костистым рыбам. Так, у акулы *S. acanthias* в скелетной мышце концентрация калия равна 187 ммоль/л, натрия 29,5 ммоль/л, в плазме крови соответственно 3,4 и 228 ммоль/л [Robin et al., 1964a]. Следовательно, во внутриклеточной осморегуляции, помимо калия, определенную роль играет и натрий, а возможно, и ряд аминокислот, поскольку при снижении солености среды и осмолярности крови уменьшается их внутриклеточная концентрация [Boyd et al., 1977].

Сопоставление особенностей водно-солевого обмена у пресноводных и морских пластиножаберных рыб указывает на то, что в плазме крови в обоих случаях имеется значительная концентрация мочевины (у пресноводных хрящевых ее в 10—30 раз больше, чем у пресноводных костистых рыб). В плазме крови *Pristis microdon*, обитающей в пресной воде, концентрация ионов хлора достигает 170 ммоль/л [Smith, 1931a], у ската *Raja diaphenes* из морской воды она равна 254 ммоль/л [Smith, 1931b], что значительно выше, чем в плазме крови у костистых рыб. В связи с этим депрессия крови пресноводных пластиножаберных рыб составляет 1°; у акулы *S. acanthias* при депрессии морской воды 1,33° Δ плазмы крови равна 1,62° [Smith, 1931b]. Таким образом, более высокая концентрация осмотически активных веществ в плазме крови и других жидкостях внутренней среды характерна для пресноводных и морских хрящевых рыб по сравнению с костистыми рыбами.

При анализе экологических особенностей функциональных систем существенно не только установить факт зависимости определенных изменений от условий окружающей среды, но выяснить физиологические механизмы этого явления. В связи с тем что у хрящевых рыб накапливаются высокие концентрации мочевины в жидкостях внутренней среды, следует обсудить вопрос, как достигается у них физиологическая уремия и каков физиологический смысл использования мочевины для осморегуляции. У большинства водных по-

звоночных жабры проницаемы для мочевины, у хрящевых рыб, напротив, жаберный эпителий ее не пропускает [Smith, 1953]. В отличие от большинства позвоночных, почка которых экскретирует мочевины, у пластиножаберных рыб большая часть мочевины реабсорбируется в канальцах [Clarke, Smith, 1932; Kempton, 1953; Гинендинский и др., 1961; Forster et al., 1972]. Долгие годы оставался неясным механизм, обеспечивающий реабсорбцию мочевины в почке хрящевых рыб. Кемптон [Kempton, 1943, 1962] отверг существовавшее представление, что в нефроне у пластиножаберных рыб имеется «специальный сегмент», отсутствующий у других позвоночных и ответственный за обратное всасывание профильтровавшейся мочевины. В конце 60-х годов использование методов микродиссекции почки и микропункции нефрона акул позволило объяснить механизм реабсорбции мочевины в их почке [Thurau, Acquisto, 1969; Thurau, 1972]. Согласно этим данным, в почке акул почечные канальцы и сосуды образуют противоточную систему, благодаря чему происходит извлечение мочевины из канальцевой мочи без участия систем активного транспорта мочевины. Тем самым удалось расшифровать причину низкой экскретируемой фракции мочевины в почке акул и скатов, не используя гипотетический механизм активного транспорта мочевины [Schmidt-Nielsen, Rabinowitz, 1964]. Однако новые данные указывают на весьма сложный характер реабсорбции мочевины в канальцах, который нельзя рассматривать только как простую диффузию. Реабсорбция мочевины в канальцах у акулы *S. acanthias* угнеталась флоретиним и хроматом [Hays et al., 1977]. Имеется постоянная связь реабсорбции натрия и мочевины в канальцах акулы *S. acanthias* — вместе с 1 молем натрия всасывается 1,6 молей мочевины [Schmidt-Nielsen et al., 1972]. Несомненно, экскреция мочевины регулируется рядом экстраренальных механизмов. Увеличение объема внеклеточной жидкости на 20% сопровождается 8-кратным возрастанием фракционной экскреции мочевины почкой. Резкое усиление выведения мочевины наступает после инъекции адреналина [Forster et al., 1972].

Использование мочевины хрящевыми рыбами в качестве осмотически активного вещества обусловлено рядом причин. Мочевина является конечным продуктом азотистого обмена и сама по себе не токсична. Мембраны большинства клеток организма свободно проницаемы для нее, исключения составляют только некоторые эпителиальные слои, обладающие низкой проницаемостью для мочевины — гематоэнцефалический и гематоофтальмический барьеры, а также конечные отделы почечных канальцев (их проницаемость для мочевины может регулироваться алтидиуретическим гормоном). Поскольку мочевина свободно проникает внутрь клетки через плазматическую мембрану, она не служит для таких клеток осмотически активным веществом, меняющим их осмо- и волюморегуляцию. Однако для тканей, лежащих за барьерами, не проницаемыми для мочевины, и у хрящевых рыб при накоплении мочевины в организме проявляется ее осмотическое действие, поскольку покровы не пропускают мочевины, но через них может проходить вода. Повышение

осмотической концентрации в жидкостях внутренней среды вследствие накопления мочевины приводит к тому, что осмотическое давление вне- и внутриклеточных жидкостей, в том числе и тканей покровов рыб, будет выше, чем в морской воде, и осмотически свободная вода по градиенту начнет поступать в тело рыб. Всасывание воды у хрящевых рыб происходит преимущественно в жабрах [Rayan, Maetz, 1971]. Диффузионная проницаемость жаберных структур, измеренная по скорости обмена меченой тритием воды, регулируется гормонами: после гипофизэктомии диффузионная проницаемость (для ТПО) снижалась на 50% параллельно с уменьшением мочеотделения. Проницаемость жаберного эпителия для воды восстанавливалась после инъекции АКТГ и пролактина, функцию почки нормализовало лишь введение АКТГ [Rayan, Maetz, 1971].

В тканях большинства животных имеются ферменты, обеспечивающие синтез мочевины, у хрящевых рыб не было найдено активности первого фермента этого цикла — карбамилфосфатсинтетазы [Brown, Cohen, 1960]. Исходя из предположения, что именно этот фермент подчинен жесткому контролю и регулирует уровень мочевины в тканях хрящевых рыб, исследована его активность у рыб, помещенных в опресненную морскую воду. В этих условиях была обнаружена активация фермента и высказано предположение, что повышение концентрации мочевины репрессирует по механизму обратной связи синтез карбамилфосфатсинтетазы, а уменьшение концентрации мочевины, снимая действие репрессора, способствует синтезу фермента [Watts, Watts, 1966]. По-видимому, имеется ряд механизмов контроля синтеза и уровня мочевины в крови у хрящевых рыб, так как при адаптации скатов *R. erinacea* к среде с уменьшенной соленостью снижение концентрации мочевины в плазме крови достигается увеличением ее экскреции почкой и снижением биосинтеза [Goldstein, Forster, 1971]. У пресноводного ската *Potamotrygon* sp. при адаптации к 40%-ной морской воде не изменялась скорость биосинтеза мочевины и ее концентрация в крови [Gerst, Thorson, 1977].

Скорость обмена натрия и хлора со средой у хрящевых рыб составляет от 0,3 до 5% в час от общего обменоспособного натрия, что намного ниже, чем у морских рыб (табл. 3), и приближается к уровню обмена у пресноводных рыб [Rayan, Maetz, 1970]. По данным опытов с изотопом ^{22}Na , накопление натрия обусловлено его поступлением в организм рыб на передней части тела (~ 1 ммоль/кг·ч), по-видимому, вследствие диффузии через жабры, и оно приблизительно равно общей потере натрия почками (10—20%), ректальной железой и жабрами [Burger, Tosteson, 1966]. В жабрах акул и скатов найдены хлоридэкскретирующие клетки [Doyle, Gorecki, 1961; Краюшкина, 1969]. Активность Na, K-ATФазы в жабрах акулы *S. acanthias* ниже, чем у морских костистых рыб [Jampol, Epstein, 1970]. Возможно, это обусловлено значительно меньшей экскрецией натрия жабрами у хрящевых рыб, так как они не пьют морской воды, и избыток натрия в организме зависит от поступления солей с пищей и диффузией через покровы.

ТАБЛИЦА 3. Скорость обмена Na у рыб [по: Bentley, 1971]

Объект исследования	Среда обитания	Поток натрия, мэкв/100 г. ч	% от общего обменного Na в час	Вес, г
Костистые рыбы				
Гарась серебряный (Carassius auratus)	Пресная вода	27	1	90—220
		553	8	
Каба-рыба (Orsanus tau)	10%-ная морская вода	52	1	200—700
	Морская вода	805	16	
Морская собачка (Blennius pholis)	10%-ная морская вода	50	8	2,5—7
	Морская вода	2700	45	
Речная камбала (Platichthys flesus)	Пресная вода	43	1	60—390
	Морская вода	2600	45	
Угорь (Anguilla anguilla)	Пресная вода	4	0,1	60—120
	Морская вода	1321	33	
Фундулюс (Fundulus heteroclitus)	Пресная вода	60	0,1	9—20
	Морская вода	2020	35	
Каменный окунь (Serranus scriba)	Морская вода	3100	60	30—80
Хрящевые рыбы				
Пошачья акула (Scyliorhinus caniculus)	Морская вода	59	0,5	40—380
Катран (Squalus acanthias)	Морская вода	90	0,9	4000

Важную роль в осморегуляции и экскреции солей у пластиножаберных рыб играет солевая — ректальная железа, которая способна экскретировать гипертонический секрет, содержащий главным образом ионы натрия и хлора [Burger, Hess, 1960]. Эта железа была описана в начале XX в. [Sullivan, 1908], но лишь полвека спустя было открыто ее функциональное значение. Выводной проток ректальной железы открывается в средней части дорсальной поверхности прямой кишки. Ректальные железы хорошо развиты у морских акул, у пресноводных акул они мельче, менее выражена железистая ткань [Oguri, 1964]. Скорость секреции жидкости ректальной железой акулы и ската составляет около 0,6—0,85 мл/кг·ч [Burger, Hess, 1960; Beitz, 1977]. Секрет изоосмотичен плазме крови рыб, но в нем почти в 2 раза выше концентрация натрия и хлора, так как мало содержание мочевины и других ионов (табл. 4). У рыб с удаленной ректальной железой в крови нарастает концентрация натрия и хлора [Epstein, 1979].

В последние годы большое внимание уделялось изучению механизма работы ректальной железы. В ткани этой железы, как и других органов с интенсивным транспортом натрия, найдена высокая активность Na, K-АТФазы [Bonting, 1966; Epstein, 1979]. В усло-

ТАБЛИЦА 4. Ионный состав секрета ректальной железы, плазмы крови и мочи акулы *Squalus acanthias* [по: Burger, Hess, 1960]

Объект исследования	Осмолярность, мОсм/л	Na	K	Mg	Cl	Объект исследования	Осмолярность, мОсм/л	Na	K	Mg	Cl
		мэкв/л						мэкв/л			
Секрет ректальной железы	1018	540	7,1	2,0	533	Моча	780	337	2,0	100	203
Плазма крови	1018	286	5,0	7,4	246	Морская вода	930	440	9,1	102	496

виях перфузии изолированная ректальная железа выделяет секрет со скоростью 568 ± 96 мкл/ч·г влажного веса, в нем концентрация (в мэкв/л) натрия составляет 469, хлора — 446, калия — 11,7, в то время как в перфузируемой жидкости концентрация натрия равна (мэкв/л) 280, хлора — 290, калия — 5 [Erstein et al., 1978a]. Секреция ректальной железой инактивируется теофиллином и дибутрил-цАМФ, вазоактивным интестинальным пептидом [Erstein, 1979]. В условиях стимуляции секреции электронегативность просвета повышается с 6,8 до 15,0 мВ. Многие биологически активные вещества — вазопрессин, окситоцин, серотонин, кальцитонин, глюкагон, гастрин — не влияли на секрецию. Поскольку увеличение секреции сопровождалось повышением электронегативности просвета, эти данные рассматривались как свидетельство активного транспорта ионов хлора с движением натрия по электрохимическому градиенту, в то же время оубаин, угнетающая Na, K-АТФазу, полностью и необратимо подавлял секрецию ректальной железы. Обратимое ингибирование секреции наблюдалось при добавлении к перфузионной жидкости фуросемида, угнетающего транспорт хлора, и тиоцианата, ингибиторы карбоангидразы не влияли на секрецию.

Na, K-АТФаза локализована в базолатеральных мембранах клеток ректальной железы [Karnaky et al., 1976]. Внутриклеточная концентрация калия (в мэкв/л) равна 148, натрия — 18, хлора — 78,9. Расчеты показывают, что внутриклеточное содержание хлора выше, чем возможно в условиях пассивного распределения при электрохимическом равновесии, и хлор должен активно транспортироваться внутрь клетки. Таким образом, возникает парадоксальная ситуация — транспорт хлора внутрь клетки через базолатеральные мембраны должен быть активным, в то же время он ингибируется оубаином и зависит от концентрации натрия в перфузируемой жидкости. Для объяснения механизма секреции использована концепция вторично-активного транспорта. Эквивалентом хлорного насоса служит сопряжение двух процессов: активное выведение натрия из клетки через базолатеральную мембрану за счет работы Na, K-АТФазы создает предпосылки для пассивного поступления иона натрия внутрь клетки через эту же мембрану вместе с ионом хлора в виде электронейтрального комплекса. В дальнейшем ион хлора движется через апикальную мембрану в просвет протока, а за

ним следует натрий по межклеточному веществу [Epstein et al., 1978a, b]. Таким образом, один и тот же молекулярный механизм натриевого насоса обеспечивает процесс транспорта хлора благодаря различию проницаемости апикальной и базолатеральной мембран клетки.

Очищенная Na, K-АТФаза из ректальной железы акул гидролизует 1 ммоль АТФ при транспорте 3 мэкв натрия, что соответствует 18 мэкв Na на 1 ммоль потребляемого кислорода. Опыты на изолированной ректальной железе показали, что при утилизации 1 ммоль O₂ транспортируется 26 ммоль Cl⁻, что указывает на иную стехиометрию между транспортом Na и Cl, чем 1 : 1 [Epstein et al., 1978a]. Эти данные, казалось бы, противоречат гипотезе об электронейтральном механизме поступления натрия и хлора в клетку, но получены прямые доказательства возможности сопряженного переноса натрия с хлором внутрь мембранных пузырьков, образованных из базолатеральных мембран клеток ректальной железы.

Физиологические механизмы регуляции функции ректальной железы недостаточно понятны. Кортизол уменьшает скорость секреции [Chan et al., 1967], стимулирующее действие вазоактивного интестинального пептида угнетается при введении соматостатина [Epstein, 1979]. Возможное участие этих физиологически активных пептидов в регуляции функции ректальной железы в естественных условиях подтверждается данными, согласно которым оба пептида выявляются в крови и тканях акул радиоиммунным методом. Функция железы зависит и от объема внеклеточной жидкости, однако пути передачи информации от волюморцепторов к железе неизвестны [Burger, 1962, 1965].

Важная роль в водно-солевом обмене у хрящевых рыб принадлежит почке. Она обладает развитым гломерулярным аппаратом [Shannon, 1934] и обеспечивает непрерывное удаление избытка жидкости, поступающей через покровы. В почечных канальцах акул [Clarke, Smith, 1932] и скатов [Гусев и др., 1969] секретируются магний, калий и фосфаты. Основным местом секреции двухвалентных ионов является второй сегмент проксимального извитого канальца [Stolte et al., 1977]. Гипотонизация канальцевой жидкости, обусловленная усиленной реабсорбцией натрия, происходит в собирательных трубках [Stolte, Schmidt-Nielsen, 1978]. Несмотря на отсутствие активности карбоангидразы [Deetjen, Maren, 1974], развита способность к секреции ионов водорода [Hodler et al., 1955; Cohen, 1959].

ГАНОИДНЫЕ РЫБЫ

Большинство современных видов осетровых на различных стадиях онтогенеза способны жить как в пресной, так и в морской воде. Среди осетровых нет настоящих морских рыб, которые не входили бы в реки для икрометания, но имеются рыбы, проводящие всю жизнь в пресных водах [Шмидт, 1947]. Обращает внимание одна особенность биологии осетровых, имеющая отношение к теме обзо-

ра — эти рыбы в наибольшем количестве представлены в водоемах с невысокой соленостью — Каспийском, Аральском и Азовском морях. Наша страна, обладая этими уникальными морскими бассейнами, добывает более 90% мирового улова осетровых. Анализ особенностей водно-солевого обмена у осетровых позволяет высказать некоторые соображения о возможных причинах своеобразия биологии этой группы рыб.

В пресной воде осморегуляция у осетровых такова, же, как и у пресноводных костистых рыб — они сорбируют некоторые ионы клетками жаберного эпителия и экскретируют почкой гипотоническую мочу. Адаптация к более высокой солености (12,2%) у молоди осетра [Краюшкина, 1967] и белуги [Краюшкина и др., 1976] связана с увеличением числа и активацией хлоридных клеток в жабрах и их переходом в экскреторное состояние. Существенно, что молодь осетра плохо адаптируется к значительной солености среды: в возрасте 2,5 мес. при 12,2‰ выживают все особи, но при 14‰ гибнет до 1/3 рыб [Краюшкина, Дюбин, 1974]. Адаптация осетровых к повышенной солености связана с участием интерренальной ткани [Дюбин, 1977; Васильева, 1980] и других эндокринных желез [Яковлева, Комачкова, 1969; Баранникова, 1975, 1979; и др.]. Первые же исследования водно-солевого обмена у ганоидных рыб показали, что в Каспийском море в их крови концентрация хлоридов такая же, как у особей в р. Куре, не накапливается в крови и мочевина [Коржув, 1938]. В период нерестовой миграции из моря в реку отмечено снижение депрессии крови [Рык, 1939]; у осетровых в морской воде осмолярность лишь несколько выше, чем в речной воде [Калашников, Скадовский, 1948].

Детальные исследования водно-солевого обмена и функции почки у осетровых, выполненные в последние годы, позволили охарактеризовать особенности их адаптации к жизни в пресных водах и в Каспийском море. В Волге у различных осетровых [Наточин и др., 1975а] имеется сходство ионного состава сыворотки крови с пресноводными костистыми рыбами [Holmes, Donaldson, 1969]. У осетровых, отловленных в Среднем и Южном Каспии, не найдено значительного увеличения концентрации натрия и калия в сыворотке крови. Тщательное измерение чувствительным осмометром осмотической концентрации сыворотки крови у русского осетра южных районов Каспийского моря показало, что у половины особей не было никаких отличий осмолярности по сравнению с морской водой, у половины особей осмолярность крови была на 3—5% ниже, чем в среде обитания [Лаврова и др., 1982]. Результаты, полученные нами ранее и подтвержденные в цитированной выше работе, представляют несомненный интерес для решения проблемы механизма осморегуляции у осетровых и позволяют высказать предположение об особом — изоосмотическом типе регуляции водно-солевого обмена у русского осетра [Наточин и др., 1975б]. В отличие от морских костистых рыб, которые при океанической солености гипосмотичны среде обитания, а в Каспийском море гиперосмотичны окружающей воде [Лаврова и др., 1982], жидкости внутренней среды у рус-

ского осетра не отличаются от морской воды по осмотической концентрации, но содержат иную концентрацию отдельных ионов и органических веществ [Наточин и др., 1975б]. Это новый тип регуляции водно-солевого обмена, ранее у рыб не описанный. Изучение функциональных особенностей ионорегулирующей функции почки у русского осетра показало, что в ней менее развита способность к секреции ионов магния, чем у белуги и морских костистых рыб. В океанической среде концентрация магния почти в 50 раз выше, чем в плазме крови у рыб, и при заглатывании больших объемов воды для последующего ее опреснения необходимо иметь эффективно работающий механизм секреции магния почкой, чтобы поддерживать магниевый гомеостаз. Почка русского осетра способна к секреции небольших количеств магния и потому в определенных пределах может обеспечивать гипоосмотическую регуляцию, когда осетры попадают в районы с более высокой соленостью, но при этом в их крови концентрация магния достигает весьма больших значений [Краюшкина и др., 1973]. У белуги, выловленной в тех же районах, что и осетры, способность к секреции магния была весьма выражена, что соответствует эффективности их осморегулирующей системы и возможности жить при океанической солености. Аналогичное суждение может быть высказано и по отношению к некоторым видам осетров (*A. medirostris* и *A. transmontanus*), механизмы адаптации которых к морской воде такие же, как у костистых рыб [Potts, Rudy, 1972]. Однако и у этих рыб авторы отмечали меньшую эффективность регуляции обмена ионов магния.

КОСТИСТЫЕ РЫБЫ

Это исключительно богатая разнообразием видов группа позвоночных обладает широкими адаптивными возможностями приспособления как к средам с очень низкой минерализацией пресных вод, так и обитания в гипергалинных водоемах. Так, тилапия *Tilapia mossambica* живет в воде соленостью 6,9‰, т. е. в среде, имеющей вдвое большую осмолярность, чем океаническая вода [Parry, 1966]. У пресноводных костистых рыб в плазме крови концентрация отдельных ионов и осмотическая концентрация таковы же, как и у большинства наземных позвоночных; таким образом, эти рыбы гиперосмотичны окружающей пресноводной среде; вода поступает через покровы в их тело и непрерывно удаляется почками. Пресноводные рыбы не пьют воды. Покровы и жабры пресноводных рыб отличаются низкой проницаемостью для воды и ионов, однако физико-химические процессы способствуют поступлению воды внутрь тела по градиенту и диффузии ионов в среду, что приводит к необходимости восстановления ионного баланса и непрерывной сорбции ионов натрия [Evans, 1973] и других электролитов из окружающей среды, некоторые элементы поступают лишь с пищей. Сорбция ионов происходит специальными клетками, локализованными в жабрах.

Как уже отмечалось, морские костистые рыбы для обеспечения гипоосмотической регуляции пьют морскую воду [Smith, 1953].

ТАБЛИЦА 5. Поступление и выделение воды и солей у камбалы *Paralichthys ethostigma* [Hickman, 1968b]

Исследуемый показатель	Морская вода	Моча	Содержание прямой кишки	Плазма крови	Поступление и выделение электролитов, ммоль/кг·ч	Питье воды	Выделение мочой	Выделение кишечником	Экстраренальная экскреция (расчетная)
Концентрация электролитов, ммоль/л					Na ⁺	1956	3	23	1930
Na ⁺	432	15	21	180	K ⁺	41	0,3	1	40
K ⁺	9	2	1	4	Ca ²⁺	43	3	13	26
Ca ²⁺	9	19	12	3	Mg ²⁺	226	26	200	0
Mg ²⁺	49	140	180	1	Cl ⁻	2282	23	140	2119
Cl ⁻	504	127	126	160	SO ₄ ²⁻	128	11	117	0
SO ₄ ²⁻	26	60	106	0,2	Вода мл/кг·ч	109,5	4,3	26,7	78,8

Угорь реагирует на перенос в морскую воду питьем воды, следовательно, питьевой рефлекс может быть непосредствен деидратацией [Kirsch, 1972]. Маслюк *Pholis gunnelus* потребляет воду в количестве около 12 мл/кг массы тела в сутки, тилипия *Tilapia mossambica* — 234 мл/кг·сутки [Evans, 1968]. В состав морской воды, заглатываемой рыбой, входят различные ионы, двухвалентные ионы экскретируются преимущественно кишечником и почками, одновалентные ионы — экстраренальными механизмами, по-видимому, главным образом клетками жаберного аппарата (табл. 5). Из общего количества воды, которую пьют рыбы, большая часть удаляется внепочечным путем, значительное количество воды и двухвалентных ионов выделяется кишечником. Около 3/4 выпитой воды, почти весь натрий, калий и хлор удаляются экстраренальным путем. Почка экскретирует из жидкостей внутренней среды магний, сульфаты и некоторые другие ионы. О резких различиях количества транспортируемых ионов у пресноводных и морских рыб могут свидетельствовать данные экспериментов на камбале. В морской воде скорость обмена натрия у нее составляет 2,6 мэкв/ч·100 г, в пресной воде всего 0,01 мэкв/ч·100 г. Из общего количества обмениваемых ионов до 85% составляет Na/Na обмен; чистый поток, соответствующий экскреции натрия, равен лишь 15% измеренных значений ионного обмена [Motaïs, 1967].

В адаптации к гиперосмотической среде важную роль играет кишечник. Заглатываемая для осморегуляции морская вода всасывается в кишечнике и поступает во внутреннюю среду. В опытах на угрях *A. rostrata* было показано, что через 3 дня после переноса рыб из пресной воды в морскую вес слизистой оболочки кишечника увеличивался на 32% из-за возрастания количества клеток, в то время как функциональная способность каждой клетки, по-видимому, существенно не изменялась, так как на исходном уровне остава-

лась активность Na, K-АТФазы в клетках слизистой оболочки [Maskau, Janicki, 1979]. Роль различных отделов кишечника во всасывании воды и солей не одинакова. Экспериментальные данные и математическое моделирование роли кишечника в осморегуляции свидетельствуют о том, что после заглатывания морской воды в начальных отделах кишки происходит разбавление и изотонизация морской воды за счет потока воды внутрь кишки от серозной к слизистой оболочке. В последующих отделах активно всасываются одновалентные ионы и вода пассивно следует за ними по осмотическому градиенту [Rawdon, Cornish, 1973; Lahlou, 1976; Skadhauge, 1976].

Жабры

После открытия роли жаберного аппарата в экскреции ионов натрия и хлора как важнейшего компонента осмотической регуляции у морских костистых рыб [Smith, 1931a, b, 1936] были предприняты многочисленные морфологические исследования, которые привели к обнаружению специальных хлоридэкскретирующих клеток сначала у угря [Keys, Willmer, 1932], а затем у многих других костистых рыб [Threadgold, Houston, 1961; Краюшкина, 1974; Karnaky et al., 1977; Laurent, Dunel, 1980]. В хлоридных клетках морских рыб, перенесенных в воду с большей соленостью, растет активность сукцинатдегидрогеназы [Гивецкий и др., 1961]; подобное явление обнаружено у молоди нерки [Закс, Соколова, 1961] и горбуши [Наточин, Бочаров, 1962] при переходе из пресной воды в морскую, у макропод [Наточин, Крестинская, 1961], тиляпии [Краюшкина, 1967] и балтийского лосося [Черницкий, 1979, 1960]. В хлоридных клетках при адаптации рыб к морской воде значительно увеличивалась активность Na, K-АТФазы [Kamiya, Utida, 1968; Borgnancin, de Renzis, 1972; McCartney, 1976]. При изоляции хлоридных клеток из жаберных нитей в них выявляется исключительно высокая активность этого фермента [Kamiya, 1972]. Повышение его активности описано в жабрах у кижуча в период, предшествующий скату рыб в море [Zaugg, McLein, 1972]. В отличие от Na, K-АТФазы [Pfeiler, Kirschner, 1972] активность Ca²⁺-АТФазы выше в микросомальной фракции из жабер у угрей, адаптированных к пресной воде [Fenwick, 1979]. В морской воде у угрей выявляются две формы Na, K-АТФазы [Motais, 1970].

* Важную роль в транспорте натрия и хлора в жабрах играют ионообменные процессы. Клетки в жабрах пресноводных рыб могут всасывать натрий и хлор с неодинаковой скоростью и независимо друг от друга [Garcia Romeu, Maetz, 1964]. Добавление ионов аммония к пресной воде угнетает всасывание натрия, а внутрибрюшинная инъекция соли аммония усиливает накопление натрия, ионы бикарбоната после инъекции его соли увеличивают транспорт хлора из пресной воды. Эти данные указывают на значение обмена натрия на аммоний, а хлора на бикарбонат в транспорте этих ионов в жабрах [Maetz, Garcia Romeu, 1964; Kerstetter, Kirschner, 1972]. Существенную роль, как полагают, играет в сорбции натрия и обмен

на ионы водорода [Kerstetter et al., 1970]. Всасывание натрия возрастает в бескальцевой пресной воде [Cuthbert, Maetz, 1972]. У морских рыб активное выведение натрия сопряжено с накоплением калия при участии Na, K-АТФазы [Evans et al., 1973]. Хотя ионообменные процессы имеют несомненное значение для работы хлоридных клеток, однако высказывается ряд гипотез о местах сопряжения ионных потоков и их роли в функции хлоридных клеток [Evans, 1980; Haswell et al., 1980; Kirschner, 1980].

Стимулом для изменения функционального состояния хлоридсекретирующих клеток у эвригалинных рыб, вероятно, служит увеличение осмоляриности крови. В опытах на тилляши и молоди белуги показано, что после инъекции в мышцу гипертонических растворов хлористого натрия или маннита наблюдаются однотипные морфологические изменения в хлоридсекретирующих клетках, свидетельствующие об их активации [Краюшкина, 1972]. Конкретные физиологические механизмы стимуляции жаберного аппарата не выяснены. В то же время показано, что после гипофизэктомии у *Fundulus kansae* в морской воде медленнее растет экстрацеллюлярная потеря ионов, чем в контроле [Stanley, Fleming, 1966]. В морской воде введение адреналина *Mugil capito* уменьшало выделение натрия и хлора и усиливало потерю воды через жабры. Это опосредовано влиянием на α -рецепторы, так как фентоламины восстанавливал экскрецию натрия и хлора. Увеличение проницаемости для воды зависело от участия β -рецепторов, поскольку это действие адреналина устранялось пропранололом [Pic et al., 1973]. Нейрогипофизарные гормоны уменьшают, а катехоламины увеличивают скорость перфузии жидкости по сосудам в жабрах угря [Rankin, Maetz, 1971].

Подробно и глубоко исследовался в последние годы механизм экскреции ионов клетками жаберного эпителия. обстоятельные морфологические исследования позволили охарактеризовать особенности строения жаберного эпителия у рыб, установить значение клеток и клеточных контактов в функциональной способности эпителия [Karnaky, 1980; Laurent, Dunel, 1980]. При переносе эвригалинного фундулуса *Fundulus heteroclitus* в морскую воду из пресной в хлоридных клетках растет количество митохондрий, происходит углубление апикальной ямки, уменьшение складчатости апикальной плазматической мембраны. В пресной воде ширина апикальной поры в хлоридных клетках 3—6 мкм, у морских рыб поря уже (1—3 мкм) и глубже [Hossler et al., 1979a]. В отличие от фундулуса у угря *A. rostrata* ультраструктура апикальной ямки одинакова у рыб в пресной и морской воде [Hossler et al., 1979b]. Существенным проявлением изменения хлоридных клеток при их пролиферации и гипертрофии в морской воде служит интенсивное развитие внутриклеточной тубулярной системы [Philpott, 1980].

При описании секреторного процесса до недавнего времени основное внимание обращалось на роль клеток эпителия и не учитывалось значение зоны клеточных контактов и межклеточного вещества. Считалось, что зона плотного соединения не пропускает воду и растворенные вещества. Электрофизиологические и электронно-мик-

роскопические исследования последних лет указывают на качественные отличия зоны клеточных контактов в разных типах эпителиев, в том числе и возможность реорганизации этих структур при адаптации эвригалинных рыб к разной солености среды.

Между респираторными клетками жаберного эпителия и в области контакта этих клеток с богатыми митохондриями хлоридными клетками зона плотного соединения состоит из нескольких полос и ее структура напоминает эпителиальные ткани с высоким электрическим сопротивлением, ограничивающие поток ионов и воды через ткань. При изменении солености среды не наблюдается изменений структуры внутримембранных элементов в этой части эпителия [Sardet et al., 1979]. При переходе костистых рыб из пресной воды в морскую наблюдается активация преусушествующих хлоридных клеток, которые соединены друг с другом высокопроницаемыми клеточными контактами всего лишь с одной полосой. Тем самым одним из проявлений адаптации к морской среде является реорганизация эпителия с формированием высокопроницаемых клеточных контактов [Sardet et al., 1979]. Наряду с этим резко увеличивается в клетках поверхность базолатеральных мембран и тубулярный ретикулум. Биохимическим отражением этой морфологической перестройки является повышение активности Na, K-АТФазы, локализованной в базолатеральных мембранах и выполняющей функции ионного насоса. В отличие от пресноводных рыб в жабрах рыб, адаптированных к морской воде, создаются условия для контакта ретикулула с внешней средой.

Итак, в отличие от предложенных ранее моделей секреции ионов жаберным эпителием, где основой процесса была работа ионного насоса в апикальной плазматической мембране [Maetz, 1971], сущность новых гипотез состоит в том, что ионные насосы находятся в базолатеральных мембранах, натрий достигает апикальной части зоны клеточных контактов и парацеллюлярным путем выделяется во внешнюю среду. Ионы хлора проходят трансцеллюлярным путем, они входят в клетку вместе с натрием, а затем по электрическому градиенту проходят через апикальную мембрану в морскую воду [Капачу, 1980]. Аналогичная модель была описана выше при обсуждении механизма секреции ионов ректальной железой, подобный механизм, вероятно, функционирует и в солевой железе птиц; тем самым, по-видимому, установлены фундаментальные механизмы функциональной организации ионного транспорта в железах, секреторных гипертонических жидкостях.

Почки

Почки — важнейшие эффекторные органы водно-солевого гомеостаза, функция и структура которых могут существенно отличаться у пресноводных и морских рыб. Почки пресноводных костистых рыб являются гломерулярными. Клубочки обычно хорошо развиты, довольно крупные. Они получают кровь из артериальных ветвей, отходящих от аорты. У некоторых рыб плоский эпителий капсулы

непосредственно переходит в кубический или цилиндрический эпителий проксимального канальца, у других рыб от клубочков начинается шеечный сегмент, несущий длинные реснички. В проксимальном сегменте почек большинства рыб описаны два типа (у некоторых рыб — от одного до трех) канальцев, эпителий которых различается по структуре цитоплазмы [Hickman, Trump, 1969; Trump, Bulger, 1971; Винниченко, 1980]. Проксимальный и дистальный отделы нефрона связаны между собой промежуточным сегментом, его клетки часто снабжены ресничками. За дистальными канальцами следуют короткие связующие отделы, из которых моча поступает в выводные протоки.

Особенность ультраструктуры клеток проксимального нефрона пресноводных костистых рыб (каrp) состоит в том, что базальная и боковые плазматические мембраны довольно ровные, в этих клетках слабо выражена складчатость базальной плазматической мембраны. В нижней части клетки почти нет мембранных структур, которые разделяли бы клетку на отсеки и отграничивали митохондрии. В дистальном канальце значительно большее количество митохондрий и число крист в каждой из них [Винниченко и др., 1975]. Морфометрические исследования почки трехиглой колюшки, адаптированной к пресной воде, показали, что объем митохондрий на единицу поверхности базальной плазматической мембраны наименьший в начальной части проксимального канальца и увеличивается в последующих частях нефрона и выводных протоках, в то время как у адаптированных к морской воде колюшек такой структурный градиент выражен слабее [Bonga, 1973]. В то же время сама по себе складчатость плазматической мембраны резко выражена в клетках различных отделов канальцев у некоторых из исследованных морских рыб (например, у камбалы *Pleuronectes platessa*) [Ottosen, 1978].

Г Почки морских костистых рыб могут быть как гломерулярными, так и агломерулярными. Почки без клубочков найдены у 23 видов морских рыб, относящихся к 13 родам и 6 семействам [Hickman, Trump, 1969]. Описана дегенерация клубочков у рыб через несколько десятилетий после их переселения в водоемы с высокой соленостью [Лозовик, 1963]. Начиная с 30-х годов считалось, что в почках морских костистых рыб отсутствует дистальный сегмент нефрона [Grafflin, 1931; Smith, 1953] и промежуточный каналец соединяет проксимальный сегмент с собирательными трубками. Однако новые электронно-микроскопические исследования дали убедительные доказательства наличия дистального сегмента нефрона не только у гломерулярных, но и агломерулярных морских костистых рыб [Olsen, Ericsson, 1968; Крестинская и др., 1973].

Ультраструктура клеток проксимального канальца почек проходных [Винниченко и др., 1975] и гломерулярных морских костистых рыб [Olsen, 1966; Hickman, Trump, 1969] отличается от строения этого же отдела нефрона пресноводных рыб. В базальной части клеток проксимального канальца почки нерки выявляется значительное количество мембранных структур, отделяющих митохондрии

друг от друга и достигающих базальной плазматической мембраны. В клетках проксимального канальца почки перки митохондрий значительно меньше, чем в клетках ее дистального канальца. В деятельности клеток эпителия ионтранспортирующих органов большое значение придается примембранным слоям клеток, гликокаликсу, слизи. Найдены значительные отличия в содержании сиаловых кислот в зависимости от среды обитания рыб. Так, показано, что в почках, как в жабрах и кишечнике, у пресноводных рыб выше концентрация N-ацетилнейраминовой кислоты, чем у морских рыб [Hentschel, Müller, 1979].

Почки пресноводных рыб обеспечивают экскрецию осмотически свободной воды, сохраняя ионы в организме. У морских рыб почки наряду с кишечником играют ведущую роль в выделении двухвалентных ионов, в то время как одновалентные ионы удаляются через жабры. Одной из важнейших особенностей работы почки пресноводных рыб является ее участие в гиперосмотической регуляции, основанное на образовании осмотически разведенной мочи. Этот процесс обусловлен реабсорбцией ионов натрия и хлора через слабопроницаемую для воды стенку конечных отделов почечных канальцев. Так, у угря *A. rostrata* в пресной воде осмоляльность мочи равна $44,5 \pm 2,9$ мосмоль/кг H_2O , в морской воде — $19,0 \pm 9,2$ [Schmidt-Nielsen, Renfro, 1975]. У камбалы *Paralichthys lethostigma* в морской воде осмоляльность мочи обычно на 5—15 мосмоль ниже, чем плазмы крови [Hickman, 1968]. Скорость мочеотделения у пресноводных рыб колеблется от 1,1 до 10,8 мл/ч·кг массы тела и изменяется в зависимости от температуры воды [Hickman, 1965]. Энерготраты на осмотическую и ионную регуляцию ниже у рыб в пресной, чем в морской воде [Nordlie, Leffler, 1975].

В настоящее время установлены основные компоненты системы реабсорбции и секреции ионов, они включают ионные каналы, ионные насосы и внутриклеточный путь, по которому происходит трансцеллюлярный поток ионов. Однако мало разработан вопрос о чертах сходства и особенностях этих транспортных систем у рыб по сравнению с другими позвоночными, а также при сопоставлении морских и пресноводных рыб. Одним из подходов для изучения этих вопросов может быть использование диуретиков, которые избирательно влияют на отдельные компоненты ионтранспортирующих систем [Наточин, 1981]. Применение фуросемида, этакриновой кислоты, ацетазоламида и клопамида показало, что эти вещества весьма эффективно ингибируют реабсорбцию натрия и хлора в почке морских [Наточин и др., 1972], пресноводных [Лаврова, 1974; Nishimura, 1977] и эвригалинных рыб [Наточин и др., 1970; Schmidt-Nielsen, Renfro, 1975], подобно их действию в почке у представителей других классов позвоночных животных [Наточин, 1976]. Эти данные указывают на принципиальное сходство мембранных и молекулярных механизмов реабсорбции и секреции ионов у рыб по сравнению с другими позвоночными и у рыб разной экологической специализации.

По концентрации ионов моча морских рыб значительно отличается от пресноводных. В моче у морских рыб около 80% электроли-

тов составляет магний, сульфаты и хлориды [Nickman, 1968b]. Выделение натрия почкой (0,5 ммоль/кг·24 ч) одинаково в 100 и 10 % морской воде, хотя в первом случае рыба получает натрия 4,0 а во втором случае 0,1 ммоль/кг·24 ч [Evans, 1967]. Причина в том, что после заглатывания морской воды и всасывания части ионов в кишечнике в отличие от одновалентных ионов магний и сульфаты удаляются из жидкостей внутренней среды только почкой [Nickman, 1968b]. Более того, объем выделяемой мочи, вероятно, во многом зависит от количества секретируемых в почечных канальцах ионов магния и сульфатов [Nickman, 1968a]. В этой связи следует отметить важную анатомическую особенность почки морских и эвригаллиных костистых рыб по сравнению с пресноводными рыбами. У морских и эвригаллиных рыб кровь к почке поступает не только по артериям, но и по венозной системе, что резко повышает эффективность ее работы и очищение крови от избытка ряда ионов. Опыты на кижуче *Oncorhynchus kisutch* показали, что при переходе из пресной воды в морскую диурез растет с 0,4 до 4,6 мл/кг·ч, объем клубочковой фильтрации увеличивается с 1,48 до 9,06 мл/кг·ч, в то же время объем почечного плазмотока, измеренный по очищению от магния, у рыб в морской воде достигает 79,6 мл/кг·ч [Miles, 1971]. Поскольку обычно в почке объем артериального плазмотока в 4—5 раз больше скорости клубочковой фильтрации, то очевидно, что столь большой плазмоток может быть следствием только иного, второго кровоснабжения почки. Оно обеспечивается венозной кровью от задней части тела, притекающей в почку по воротной вене. Математическое моделирование подтвердило эту схему; оказалось, что достаточная скорость экскреции магния и поддержание магниевого гомеостаза возможны лишь при эффективно функционирующей ренопортальной системе [Меншуткин и др., 1976]. Имеющиеся данные позволяют обсудить физиологические механизмы деятельности почки, связанной с экскрецией двухвалентных ионов, в частности магния и кальция.

Секреция магния ярко выявляется в нефроне морских и проходных костистых рыб. Особенно интересны в этом отношении проходные лососи в период миграции из пресных вод в море. У лососей уже в пресной воде сформирован аппарат секреции магния, и инъекция соли магния позволяет в эксперименте вызвать быстрый переход от состояния реабсорбции к секреции магния. Подобная реакция на введение магния характерна и для ходовых рыб, возвращающихся из моря на нерест. Наши данные привели к предположению о том, что секреция магния происходит по механизму ионного обмена на реабсорбируемый натрий [Наточин и др., 1969]. Один из возможных способов функциональной организации процесса секреции магния, как и других катионов, может заключаться в следующем. Различные формы катионообменных насосов, в частности Na/K, Na/Mg или Na/Ca, локализованы в базолатеральных мембранах клетки. При их активации магний (или другой ион) поступает в клетку из крови, и возрастает концентрация магния в его транспортном фонде. Развитие мембран в основании клеток проксимальных канальцев

и большое количество митохондрий в непосредственной близости к ним в почке проходных рыб, вероятно, обусловлено формированием в них системы секреции двухвалентных ионов [Винниченко и др., 1975]. Эти ионы из крови и интерстициальной жидкости, поступив в клетку, движутся в сторону апикальной плазматической мембраны, под влиянием соответствующего стимула (гормона или медиатора) изменяется ее проницаемость для магния, и магний поступает в просвет канальца — секретуруется [Наточин и др., 1975а]. В базальной части клетки увеличение реабсорбции натрия приводит к большему его поступлению в пространства базального лабиринта и расширению межклеточных промежутков в этих зонах [Озирская, Наточин, 1975].

Почка костистых рыб участвует в регуляции кислотно-основного равновесия. При повышенном содержании CO_2 в воде меняется концентрация в крови бикарбоната и ряда ионов [Романенко, Крисальский, 1977]. Участие почки в стабилизации рН крови состоит в увеличенной экскреции титруемых кислот, повышении скорости аммонийногенеза [Wood, Caldwell, 1978].

Регуляция функции почки, связанная с ее участием в водно-солевом обмене, обеспечивается нервной и эндокринной системами, причем немаловажное значение имеет и инкреторная функция самой почки. На канальцы действуют аргинин-вазотонин и изотонин [Zucker, Nishimura, 1981], многие другие гормоны и физиологически активные вещества, в том числе и образующийся в почке ангиотензин. Известно, что в почках млекопитающих имеется инкреторный аппарат, получивший название юстагломерулярного аппарата и участвующий в секреции ренина, под влиянием которого образуется ангиотензин. Последний играет важную роль в регуляции артериального давления, секреции альдостерона и регуляции транспорта натрия в почечных канальцах. Интенсивные исследования становления и функционального значения ренин-ангиотензинной системы у позвоночных показали, что активность ренина и юстагломерулярные клетки отсутствуют у круглоротых и пластиножаберных рыб [Nishimura et al., 1970], но ренин выявляется у цельноголовых и костных рыб [Nishimura et al., 1973; Oguri, 1978]. Ренин найден в почках не только гломерулярных, но и агломерулярных рыб [Mizogami et al., 1968; Capelli et al., 1970], пресноводных и морских костистых рыб [Nishimura et al., 1977].

У костистых рыб обнаружены юстагломерулярные клетки; но плотное пятно и юстагломерулярный аппарат в эволюции позвоночных появляются позднее [Ogawa et al., 1972; Федоров, 1971]. Ангиотензин оказывает прессорный эффект у всех рыб, начиная с пластиножаберных, а его внутрикраниальная инъекция стимулирует жажду и питье воды у костистых рыб, рептилий и птиц [Nishimura, 1978]. У костистых рыб имеются все компоненты ренин — ангиотензинной системы (субстрат ренина, ренин, превращающий фермент, ангиотензин I и II и ангиотенгиназы). Патрневая нагрузка увеличивает активность ренина в плазме крови у костистых рыб [Nishimura, 1980].

Активность ренина у угря *A. rostrata* уменьшается в плазме крови при переходе из морской воды в пресную, не найдено корреляции между содержанием ренина и натрия в плазме крови [Nishimura et al., 1976]. Секреция ренина почкой у рыб наступает при кровотечении и снижении артериального давления [Nishimura et al., 1979]. Под влиянием ренина в конечном счете образуется ангиотензин II, который физиологически активен. Инъекция ангиотензина рыбам вызывает увеличение артериального давления, повышение диуреза, натриуреза и калийуреза [Nishimura, Sawyer, 1976; Churchill et al., 1979]. Таким образом, почка и локализованная в ней ренин — ангиотензинная система играет у костистых рыб существенную роль в регуляции циркуляторного и водно-солевого гомеостаза.

Мочевой пузырь

Этот орган имеется у большинства костистых рыб, его нет у плактожаберных рыб и хрящевых гапоидов. Исследования последних лет изменили представление о физиологическом значении мочевого пузыря у рыб. Раньше полагали, что мочевой пузырь служит резервуаром для накопления и временного хранения мочи, постоянно поступающей из почек по мочеточникам. Оказалось, что мочевой пузырь играет важную роль в водно-солевом обмене у морских и пресноводных рыб. Было показано, что моча, находящаяся в мочевом пузыре, значительно отличается по составу от выделенной гломерулярной и агломерулярной почкой, что указывает на селективную реабсорбцию ионов клетками слизистой оболочки мочевого пузыря [Lahlou, 1967; Lahlou et al., 1969]. Транспорт ионов натрия и хлора, по-видимому, определяет всасывание жидкости из просвета мочевого пузыря [Fossat, Lahlou, 1979]. Клетки слизистой, вероятно, осуществляют совместный транспорт ионов натрия и хлора, амилорид угнетает перенос натрия, не влияя на транспорт хлора [Renfro, 1977]. В просвет пузыря происходит секреция ионов калия и водорода [Renfro, 1975]. В клетках эпителия слизистой пузыря, как и в других органах, угнетение Na, K-АТФазы прекращает всасывание ионов и жидкости [Лаврова, Наточин, 1977а, б]. При ауторадиографическом исследовании было показано, что ингибитор Na, K-АТФазы ³H-уабаин взаимодействует с базальными и латеральными плазматическими мембранами [Renfro et al., 1976].

Стенка мочевого пузыря пресноводных рыб обладает низкой проницаемостью для движения воды по осмотическому градиенту и на нее не влияют гормоны нейрогипофиза, АКТГ, альдостерон, кортизол [Наточин, 1963; Johnson et al., 1972]. Напротив, стенка мочевого пузыря морских костистых рыб обладает высокой, но весьма переменной проницаемостью для воды [Лаврова, Наточин, 1977а, б], у эвригалинных рыб всасывание воды выше в морской воде и снижается в пресной в результате секреции и действия на клетки пролактина [Hirano et al., 1971; Utida et al., 1972; Doneen, 1976]. Очень высокая проницаемость для воды характерна для стенок мо-

чного пузыря агломерулярных рыб [Hirano et al., 1973]. Сопоставление интенсивности реабсорбции натрия стенкой мочевого пузыря трески и керчака и ультраструктуры их слизистой показало, что в эпителии слизистой оболочки трески, где более эффективно всасываются ионы натрия и выше проницаемость для воды, в клетках является значительно больше митохондрий и иначе организована зона клеточных контактов. В слизистой оболочке мочевого пузыря у трески по сравнению с керчаком короче зона плотного соединения и имеется большее количество десмосом [Наточин, Аронова, 1980]. В слизистой оболочке мочевого пузыря имеется несколько типов клеток. При переходе эвригаллиных рыб из морской воды в гипотоническую среду наблюдается активация цилиндрических клеток, что проявляется в увеличении количества митохондрий и развитии эндоплазматической сети [Nagahama et al., 1975].

Пролактин у камбалы уменьшает проницаемость стенки мочевого пузыря для воды и стимулирует реабсорбцию натрия [Utida et al., 1972]. Напротив, у *Gillichthys mirabilis* пролактин (овцы) не влияет на всасывание натрия, но, как и у камбалы, уменьшает проницаемость для воды стенки мочевого пузыря. У этих рыб реабсорбция натрия стимулировалась при введении АКТГ и кортизола [Doneen, 1976].

Кортизол действует как антагонист пролактина по отношению к регуляции проницаемости стенки пузыря [Doneen, Bern, 1974]. После однократной инъекции пролактина максимальная реакция наблюдается через 2 суток [Johnson et al., 1974]. Трийодтиронин и гормон роста рыб не влияют на осмотическую проницаемость стенки мочевого пузыря [Owens et al., 1977].

Большой интерес представляют данные об участии мочевого пузыря рыб в ионной регуляции. Так, у агломерулярной рыбы *Opsanus tau* в мочевом пузыре всасывается более 60 % жидкости, поступившей из почки по мочеточникам, 97 % ионов натрия и 71 % ионов хлора, что на 10 % снижает потребность рыб в заглатывании морской воды [Howe, Gutknecht, 1978]. В то же время у этих рыб всасываются очень малые количества Mg и SO_4 , а их концентрация в моче удваивается из-за всасывания жидкости. Напротив, Бейенбах и Киршнер [Beyenbach, Kirschner, 1975] полагают, что зависимость выделения ионов магния от транспорта Na у стальноголового лосося *Salmo gairdneri* в большей степени зависит от деятельности клеток эпителия мочевого пузыря, чем от секреции ионов клетками нефрона. Этот вопрос был подвергнут специальному изучению в опытах *in vitro* на мочевых пузырях различных видов морских костистых рыб (скорпена, смарида и др.) и ни в одном случае не было обнаружено значительной секреции магния в просвет мочевого пузыря [Лаврова, Наточин, 1977а, б]. Аналогичные результаты были получены и при изучении транспорта магния у морского черта *Lophius piscatorius* — секреция магния происходила в почечных канальцах и обратная корреляция между выделением натрия и магния присутствует в моче, получаемой из мочеточников и не поступавшей еще в мочевой пузырь [Babiker, Rankin, 1979a, b].

Таким образом, у пресноводных рыб в мочевом пузыре продолжается всасывание ионов натрия и хлора через непроницаемую для всасывания воды стенку, что способствует более эффективной осморегуляции. У морских костистых рыб интенсивное всасывание ионов натрия и хлора через стенку мочевого пузыря, обладающую высокой осмотической проницаемостью, служит дополнительным источником воды для гипоосмотической регуляции. Это связано с тем, что ионы натрия и хлора вместе с осмотически эквивалентным объемом воды поступают из мочевого пузыря в кровь, хлоридные клетки в жабрах экскретируют ионы хлора и натрия, а вода остается в организме и используется для осморегуляции. Всасывание ионов и проницаемость для воды стенки мочевого пузыря регулируется рядом гормонов, что способствует участию мочевого пузыря в водно-солевом гомеостазе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование физиологических механизмов адаптации и перестройки водно-солевого обмена у рыб, приспособленных к пресной и морской воде, имеет не только большое теоретическое, но и не меньшее прикладное значение [Folmar, Dickhoff, 1980]. В процессе онтогенеза растет устойчивость к действию солености: личинки горбуши и кеты выживают при солености до 15‰, молодь в пократном состоянии сохраняет жизнеспособность при солености воды до 40‰ [Бочаров, 1964]. У пократиков ускорена выработка условных рефлексов на осолонение воды [Бочаров, 1961], но направленный анализ солености среды затрудняется при наличии значительного градиента температуры воды на границе слоев воды [Бочаров, 1966]. Описаны большие различия величины солености, предпочитаемой молодью, различных видов рыб [Гирса и др., 1980]. Обширная литература посвящена регуляции миграционного поведения стеногалинных и мигрирующих рыб [Brannon, 1972; Баранникова, 1975], особенностям регуляции водно-солевого обмена на разных стадиях жизненного цикла и различной солености среды при участии кортикостероидов [Dharmamba, 1979], гормонов нейрогипофиза [Maetz, Lahlou, 1974; Macfarlane, 1974; Babiker, Rankin, 1979a, b], пролактина [Ball, 1969; Lam, 1972], гормонов урофиза [Закс, 1966; Fryer et al., 1978], телец Станниуса и ультимобранхиальных телец [Fenwick, 1974; Dacke, 1979], тестостерона [De Ruiter, 1980].

Выяснение роли различных органов и систем в процессе соленостной адаптации у рыб, анализ физиологических возможностей и механизмов приспособления к воде разной солености представляет неизменный интерес при изучении биологии рыб, при оценке возможностей заселения новых водоемов, при определении сроков «созревания» осморегулирующих систем и сроков миграций рыб из пресной воды в море. Сопоставление особенностей водно-солевого обмена у морских, солоноватоводных и пресноводных рыб, выяснение способов регуляции ионного и осмотического гомеостаза, клеточных и мембранных механизмов работы осмо- и ионорегулирующих орга-

нов имеет большое значение для изучения фундаментальных закономерностей транспорта воды и ионов, а также функциональной организации водно-солевого обмена. Приведенные данные позволяют оценить физиологические механизмы адаптации разных групп рыб, обеспечивающие водно-солевой гомеостаз.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранникова И. А. Функциональные основы миграции рыб. Л.: Наука, 1975. 210 с.
- Баранникова И. А. Гистофизиологические основы миграции проходных рыб. — В кн.: Современные вопросы экологической физиологии рыб. М.: Наука, 1979, с. 67—74.
- Бочаров Г. Д. Об активной избирательной реакции молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walb.) по отношению к морской воде. — Тр. Мурман. мор. биол. ин-та, 1961, вып. 3(7), с. 91—96.
- Бочаров Г. Д. Материалы по приспособляемости молоди горбуши и кеты к морской воде. — Тр. Мурман. мор. биол. ин-та, 1964, вып. 5(9), с. 154—160.
- Бочаров Г. Д. Химический анализ у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walb.) в градиентных условиях солености и температуры. — В кн.: Воспроизводство и акклиматизация лососевых в Баренцевом и Белом морях. М.: Л.: Наука, 1966, с. 65—75.
- Васильева Е. В. Ультраструктура интерренальной железы молоди белуги в пресной воде и в процессе солевой адаптации. — Цитология, 1980, т. 22, № 2, с. 144—148.
- Вилниченко Л. Н. Сравнительная ультраструктура нефрона: Атлас. Л.: Наука, 1980.
- Вилниченко Л. Н., Наточин Ю. В., Сабинин Г. В. Ультраструктура и функции клеток проксимального и дистального сегментов нефрона проходных и пресноводных рыб. — Цитология, 1975, т. 17, с. 403—406.
- Гипецинский А. Г., Васильева В. Ф., Наточин Ю. В. Реакция рыб на изменение солености среды. — В кн.: Проблемы эволюции функций и эпизимохимии процессов возбуждения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 89—102.
- Гирса И. И., Журавель В. И., Ланин Ю. Е. Соленость, предпочитаемая молодью сига *Coregonus lavaretus* (L.), ряпушки *Coregonus sardinella* (Walb.) бассейна Белого моря. — Вопр. ихтиологии, 1980, т. 20, с. 927—938.
- Гусев Г. И., Васильева В. Ф., Наточин Ю. В., Шахматова Е. И. Ионорегулирующая функция почки ската *Raja clavata*. — Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1969, т. 5, № 1, с. 30—37.
- Дюбин В. П. Изменения функционального состояния интерренальной ткани и концентраций ионов натрия и калия в сыворотке крови молоди осетра (*Acipenser güldenstädti colchicus* V. Marti) в процессе солевой адаптации. — Вестн. ИГУ. Биология, 1977, № 9, с. 71—78.
- Закс М. Г. Каудальная нейросекреторная система рыб. — Успехи соврем. биологии, 1966, вып. 1, с. 95—104.
- Закс М. Г., Соколова М. М. О механизмах адаптации к изменениям солености воды у нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.). — Вопр. ихтиологии, 1961, т. 1, вып. 2(19), с. 333—346.
- Калашников Г. И., Складовский С. П. Экологическое и физиологическое изучение осетра в период размножения при естественных и экспериментальных условиях. — Зоол. журн., 1948, т. 27, с. 513—524.
- Коржухов П. А. Мочевина и хлориды крови морских ганойдных рыб. — Бюл. экпер. биологии и медицины, 1938, т. 6, № 2, с. 159—160.
- Краюшкина Л. С. Функциональная морфология хлоридсекретирующих клеток у рыб в связи с их эколого-физиологическим значением. — В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967, с. 65—73.
- Краюшкина Л. С. Морфология клеток Кейса — Вилмера (хлоридсекретирующих) в связи с их функциональным значением у рыб различных экологиче-

- ских и таксономических групп. — Тр. Ленингр. о-ва анат., гистол., эмбриол., 1969, вып. 1, с. 96—99.
- Краюшкина Л. С.* Стимуляция деятельности хлоридсекретирующих клеток рыб. — Цитология, 1972, т. 14, № 6, с. 731—738.
- Краюшкина Л. С.* Хлоридсекретирующие клетки рыб. — Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1974, т. 67, вып. 11, с. 92—99.
- Краюшкина Л. С., Дюбин В. П.* Реакция молоди осетровых на изменение солености среды. — Вопр. ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 6, с. 1118—1124.
- Краюшкина Л. С., Дюбин В. П., Моисеенко С. П., Христофоров О. Л.* Состав катионов сыворотки крови осетровых в различные периоды их жизненного цикла. — ДАН СССР, 1973, т. 212, № 4, с. 1007—1010.
- Краюшкина Л. С., Киселева С. Г., Моисеенко С. П.* Функциональные изменения щитовидной железы и хлоридных клеток жабр в процессе адаптации молоди белуги *Huso huso* (L.) к гипертонической среде. — Вопр. ихтиологии, 1976, т. 16, № 5, с. 923—929.
- Крестинская Т. В., Манусова Н. Б., Наточин Ю. В.* О дистальном сегменте в нефроне морских костистых рыб. — Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 4(81), с. 676—683.
- Лаврова Е. А.* Экологические особенности катионного состава крови и ионорегулирующей функции почек рыб и амфибий: Автореф. дис... канд. биол. наук. Л., 1974. 27 с.
- Лаврова Е. А., Наточин Ю. В.* Транспорт ионов и воды через стенку мочевого пузыря у морских и пресноводных холоднокровных позвоночных. — Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1977а, т. 13, № 4, с. 456—461.
- Лаврова Е. А., Наточин Ю. В.* Почки в ионной регуляции у рыб солоноватых вод оз. Балхаш. — Вопр. ихтиологии, 1977б, т. 17, № 3, с. 563—566.
- Лаврова Е. А., Наточин Ю. В.* Концентрация натрия и магния в среде обитания и водно-солевой обмен рыб. — Экология, 1978, № 2, с. 49—54.
- Лозовик В. И.* Влияние солености воды на развитие гломерулярного аппарата в почках морских костистых рыб. — ДАН СССР, 1963, т. 153, с. 225—228.
- Меншуткин В. В., Наточин Ю. В., Вайнюнская Г. С.* Математическое моделирование водно-солевого баланса и функции почек нерки. — Вопр. ихтиологии, 1976, т. 16, с. 345—350.
- Наточин Ю. В.* Механизм увеличения проницаемости мочевого пузыря травяной лягушки под влиянием питуитрина. — Физиол. журн. СССР, 1963, т. 49, № 5, с. 526—531.
- Наточин Ю. В.* Ионорегулирующая функция почки. Л.: Наука, 1976.
- Наточин Ю. В.* [Natochin Yu. V.] Mechanism of drugs action on ion and water transport in renal tubular cell. — Progr. in Drug Res., 1981, vol. 25, p. 88—141.
- Наточин Ю. В., Аронова М. З.* Интенсивность транспорта ионов и ультраструктура клеток эпителия мочевого пузыря морских костистых рыб. — Цитология, 1980, т. 22, № 5, с. 537—541.
- Наточин Ю. В., Бочаров Г. Д.* Активация экскретирующих натрий клеток в жабрах горбуши и кеты, адаптирующихся к жизни в морской воде. — Вопр. ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 4(25), с. 687—692.
- Наточин Ю. В., Гусев Г. П., Гончаревская О. А. и др.* [Natochin Yu. V., Gusev G. P., Goncharevskaya O. A. et al.] Effect of diuretics on the secretion and reabsorption of ions in the kidney of marine teleosts. — Comp. Biochem. Physiol., 1972, vol. 43A, p. 253—258.
- Наточин Ю. В., Краюшкина Л. С., Маслова М. П. и др.* Активность ферментов в жабрах и почках и эндокринные факторы регуляции ионного обмена у покатной и переступающей нерки *Oscothynchus nerka* (Walb.). — Вопр. ихтиологии, 1975а, т. 15, вып. 1(90), с. 131—141.
- Наточин Ю. В., Крестинская Т. В.* Сукциндегидраза и активный транспорт натрия в осморегулирующих органах позвоночных животных. — Физиол. журн. СССР, 1961, т. 47, № 10, с. 1306—1313.
- Наточин Ю. В., Лаврова Е. А.* [Natochin Yu. V., Lavrova E. A.] The influence of water salinity and stage in life history on ion concentration of fish blood serum. — J. Fish. Biol., 1974, vol. 6, p. 545—555.

- Паточин Ю. В., Лукьяненко В. И., Лаврова Е. А. и др. Изосомотический тип регуляции у осетра *Acipenser güldenstaedti* в морской период жизни. — Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1975б, т. 1, № 6, с. 583—587.
- Паточин Ю. В., Соколова М. М., Гусев Г. И. и др. Взаимосвязь между реабсорбцией натрия и секрецией магния в почке лососевых рыб. — ДАН СССР, 1969, т. 186, № 3, с. 732—735.
- Паточин Ю. В., Соколова М. М., Гусев Г. И. и др. Исследование роли почек в гомеостазе катионов у проходных и пресноводных рыб оз. Дальнего (Жамчатка). — Вопр. ихтиологии, 1970, т. 10, с. 125—136.
- Романенко В. Д., Крисальный В. А. Некоторые особенности почного обмена у рыб при адаптации их к повышенному содержанию CO_2 . — Гидробиол. журн., 1977, т. 13, № 2, с. 83—86.
- Рык А. Ф. Осмотическое давление крови осетровых в период миграции. — Учен. зап. МГУ, 1939, вып. 33, с. 157—169.
- Федорова В. И. О резервных источниках ренина в почках и об отношении мезангломеральных клеток к юктагломерулярному аппарату. — Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1971, т. 7, с. 548—552.
- Черницкий А. Г. Состояние хлоридных клеток на различных этапах жизненного цикла балтийского лосося *Salmo salar* L. — Вопр. ихтиологии, 1979, т. 19, вып. 6(119), с. 1114—1119.
- Черницкий А. Г. [Chernitsky A. G.] Functional state of chloride cell of baltic salmon (*Salmo salar* L.) at different stages of its life cycle. — Comp. Biochem. and Physiol. A, 1980, vol. 67, p. 519—522.
- Шмидт П. Ю. Миграция рыб. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 362 с.
- Яковлева И. В., Комачкова Э. К. Нейрогипофиз и щитовидная железа осетровых при содержании рыб в воде различной солености. — ДАН СССР, 1969, т. 186, № 2, с. 481—483.
- Ball J. N. Prolactin and osmoregulation in teleost fishes: a review. — Gen. and Comp. Endocrinol., 1969, suppl. 2, p. 10—25.
- Babiker M. M., Rankin J. C. Factors regulating the functioning of the in vitro perfused aglomerular kidney of the anglerfish, *Lophius piscatorius* L. — Comp. Biochem. and Physiol. A, 1979a, vol. 62, p. 989—993.
- Babiker M. M., Rankin J. C. Renal and vascular effects of neurohypophysial hormones in the african lungfish *Protopterus annectens* (Owen). — Gen. and Comp. Endocrinol., 1979b, vol. 37, p. 26—34.
- Beitz B. E. Secretion of rectal gland fluid in the atlantic stingray, *Dasyatis sabina*. — Copeia, 1977, N 3, p. 585—587.
- Bellamy D., Chester Jones J. Studies on *Myxine glutinosa*. I. The chemical composition of the tissues. — Comp. Biochem. and Physiol., 1964, vol. 12, N 3, p. 175—183.
- Bentley P. J. Endocrines and osmoregulation: A comparative account of the regulation of water and salt in vertebrates. B.: Spring-Verl., 1971.
- Beyenbach K. W., Kirschner L. B. Kidney and urinary bladder functions of the rainbow trout in Mg and Na excretion. — Amer. J. Physiol., 1975, vol. 229, N 2, p. 389—393.
- Bonga S. E. W. Morphometrical analysis with the light and electron microscope of the kidney of the anadromous three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*, for a trachurus, from fresh water and from sea water. — Ztschr. Zellforsch., 1973, Bd. 137, S. 563—588.
- Bonting S. L. Studies on sodium-potassium-activated adenosinetriphosphatase. XV. The rectal gland of the elasmobranchs. — Comp. Biochem. and Physiol., 1966, vol. 17, N 4, p. 953—966.
- Bornancin M., de Renzis G. Evolution of the branchial sodium outflux and its components, especially the Na/K dependent ATPase activity during adaptation to sea water in *Anguilla anguilla*. — Comp. Biochem. and Physiol. A, 1972, vol. 43, p. 577—591.
- Boyd T. A., Chung-Ja Cha, Forster R. P., Goldstein L. Free amino acids in tissues of the skate *Raja erinacea* and the stingray *Dasyatis sabina*: effects of environmental dilution. — J. Exp. Zool., 1977, vol. 199, N 3, p. 435—442.
- Brannon E. A. Mechanisms controlling migration of sockeye salmon fry. — Bull. Intern. Pacif. Salmon Fish. Comiss., 1972, vol. 21, p. 1—86.

- Brown G. W., jun., Cohen P. P.* Comparative biochemistry of urea synthesis. III. Activities of urea cycle enzymes in various higher and lower vertebrates.—*Biochem. J.*, 1960, vol. 75, p. 82—91.
- Burger J. W.* Further studies on the function of the rectal gland in the spiny dogfish.—*Physiol. Zool.*, 1962, vol. 35, p. 205—217.
- Burger J. W.* Roles of the rectal gland and the kidneys in salt and water excretion in the spiny dogfish.—*Physiol. Zool.*, 1965, vol. 38, p. 191—196.
- Burger J. W., Hess W. H.* Function of the rectal gland in the spiny dogfish.—*Science*, 1960, vol. 131, p. 670—671.
- Burger J. W., Tosteson D. C.* Sodium influx and efflux in the spiny dogfish *Squalus acanthias*.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1966, vol. 19, N 4, p. 649—653.
- Capelli J. P., Wesson L. G., Aponte G. E.* A phylogenetic study of the renin-angiotensin system.—*Amer. J. Physiol.*, 1970, vol. 218, N 4, p. 1171—1178.
- Chan D. K., Phillips J. G., Jones C.* Studies of electrolyte changes in the lip-shark, *Hemiscyllium plagiosum* (Bennett), with special reference to hormonal influence on the rectal gland.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1967, vol. 23, p. 185—198.
- Churchill P. C., Malvin R. L., Churchill M. C., McDonald F. D.* Renal function in *Lophius americanus*: effects of angiotensin II.—*Amer. J. Physiol.*, 1979, vol. 236, N 5, p. R297—R301.
- Cohen J. J.* The capacity of the kidney of the marine dogfish, *Squalus acanthias*, to secrete hydrogen ion.—*J. Cell. and Comp. Physiol.*, 1959, vol. 53, N 2, p. 205—215.
- Clarke R. W., Smith II. W.* Absorption and excretion of water and salts by the elasmobranch fishes. III. The use of xylose as a measure of the glomerular filtrate in *Squalus acanthias*.—*J. Cell. and Comp. Physiol.*, 1932, vol. 1, N 2, p. 131—144.
- Cuthbert A. W., Maetz J.* The effects of calcium and magnesium on sodium fluxes through gills of *Carassius auratus* L.—*J. Physiol.*, 1972, vol. 221, p. 633—643.
- Dacke C. G.* Calcium regulation in sub-mammalian vertebrates. L.: Acad. press, 1979.
- Deetjen P., Maren T.* The dissociation between renal HCO_3^- reabsorption and H^+ secretion in the skate, *Raja erinacea*.—*Pflügers Arch.*, 1974, Bd. 346, S. 25—30.
- De Ruiter A. J. H.* Changes in glomerular structure after sexual maturation and seawater adaptation in males of the euryhaline teleost *Gasterosteus aculeatus* L.—*Cell and Tissue Res.*, 1980, vol. 206, p. 1—20.
- Dharmamba M.* Corticosteroids and osmoregulation in fishes.—*Proc. Ind. Acad. Sci. B*, 1979, vol. 45, N 5, p. 515—525.
- Doneen B. A.* Water and ion movements in the urinary bladder of the gobiid teleost *Gillichthys mirabilis* in response to prolactins and to cortisol.—*Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1976, vol. 28, N 1, p. 33—41.
- Doneen B., Bern H. A.* In vitro effect of prolactin and cortisol on water permeability of the urinary bladder the teleost *Gillichthys mirabilis*.—*J. Exp. Zool.*, 1974, vol. 187, p. 173—179.
- Doyle W., Gorecki D.* The so-called chloride cell of the fish gill.—*Physiol. Zool.*, 1961, vol. 34, p. 81—85.
- Epstein F. H.* The shark rectal gland: a model for the active transport of chloride.—*Yale J. Biol. and Med.*, 1979, vol. 5, p. 517—523.
- Epstein F. H., Silva P., Stoff J.* Active chloride transport powered by Na-K-ATPase in the rectal gland.—In: *Proc. VII -th Intern. Congr. Nephrol.* Montreal, 1978b, p. 155—159.
- *Evans D. H.* Sodium, chloride and water balance of the intertidal teleost, *Xiphister atropurpureus*.—*J. Exp. Biol.*, 1967, N 3, p. 519—534.
- *Evans D. H.* Measurement of drinking rates in fish.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1968, vol. 25, N 2, p. 751—753.
- Evans D. H.* Sodium uptake by the sailfin molly, *Poecilia latipinna*: kinetic analysis of a carrier system present on both fresh-water-acclimated and sea-water-acclimated individuals.—*Comp. Biochem. and Physiol. A.*, 1973, vol. 45, N 3, p. 843—850.

- Evans D. H.* Strategies of osmoregulation in elasmobranch fishes.— In: Proc. Intern. Union Physiol. Sci., 27th Intern. Congr. P., 1977, vol. 12, p. 765.
- Evans D. H.* Kinetic studies of ion transport by fish gill epithelium.— *Amer. J. Physiol.*, 1980, vol. 238, p. R224—230.
- Evans D. H., Mallery C. H., Kravitz L.* Sodium extrusion by a fish acclimated to sea water: physiological and biochemical description of a Na-for-K exchange system.— *J. Exp. Biol.*, 1973, vol. 58, p. 627—636.
- Garcia Romeu F., Maetz J.* The mechanism of sodium and chloride uptake the gills of a fresh-water fish, *Carassius auratus*. I. Evidence for an independent uptake of sodium and chloride ions.— *J. Gen. Physiol.*, 1964, vol. 47, N 6, p. 1195—1207.
- Gerst J. W., Thorson T. B.* Effect of saline acclimation on plasma electrolytes, urea excretion and hepatic urea biosynthesis in a freshwater stingray.— *Comp. Biochem. and Physiol. A*, 1977, vol. 56, p. 87—93.
- Goldstein L., Forster R. P.* Osmoregulation and urea metabolism in the little skate *Raja erinacea*.— *Amer. J. Physiol.*, 1971, vol. 220, p. 742—746.
- Grafflin A. L.* The structure of the renal tubule of the toadfish.— *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, 1931, vol. 48, p. 269—270.
- Fänge R., Fugelli K.* Osmoregulation in chimaeroid fishes.— *Nature*, 1962, vol. 196, N 4855, p. 689.
- Fänge R., Lidman U., Larsson A.* Comparative studies of inorganic substances in the blood of fishes from the Scagerac sea.— *J. Fish Biol.*, 1976, vol. 8, p. 441—448.
- Fenwick J. C.* The corpuscles of Stannius and calcium regulation in the north american eel (*Anguilla rostrata* LeSueur).— *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1974, vol. 23, p. 127—135.
- Fenwick J. C.* Ca²⁺-activated adenosinetriphosphatase activity in the gills of freshwater- and seawater-adapted eels (*Anguilla rostrata*).— *Comp. Biochem. and Physiol. B*, 1979, vol. 62, N 1, p. 67—70.
- Folmar L. C., Dickhoff W. W.* The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids: A review of selected literature.— *Aquaculture*, 1980, vol. 21, p. 1—37.
- Forster R. P., Goldstein L., Rosen J. K.* Intrarenal control of reabsorption by renal tubules of the marine elasmobranch, *Squalus acanthias*.— *Comp. Biochem. and Physiol. A*, 1972, vol. 42, p. 3—12.
- Fossat B., Lahlou B.* The mechanism of coupled transport of sodium and chloride in isolated urinary bladder of the trout.— *J. Physiol.*, 1979, vol. 294, p. 211—222.
- Fryer J. N., Woo N. Y. S., Gunther R. L., Bern H. A.* Effect of urophysial homogenates on plasma ion levels in *Gillichthys mirabilis* (Teleostei: Gobiidae).— *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1978, vol. 35, N 3, p. 238—244.
- Haswell M. S., Randall D. J., Perry S. F.* Fish gill carbonic anhydrase: acid-base regulation or salt transport? — *Amer. J. Physiol.*, 1980, vol. 238, p. R240—R245.
- Hays R. M., Levine S. D., Myers J. D.* et al. Urea transport in the dogfish kidney.— *J. Exp. Zool.*, 1977, vol. 199, N 3, p. 309—316.
- Hentschel H., Müller M.* Sialic acids in epithelial tissues of *Carassius auratus gibelio* (Bloch) (Prussian carp), *Cottus gobio* (L.) (Bullhead) and *Myoxocephalus scorpius* (L.) (Bull rout).— *Comp. Biochem. and Physiol. A*, 1979, vol. 64, p. 585—588.
- Hickman C. P.* Studies on renal function in freshwater teleost fish.— *Trans. Roy. Soc. Canad. Sect. III. Ser. 4*, 1965, vol. 3, p. 213—236.
- Hickman C. P.* Urine composition and kidney tubular function in southern flounder, *Paralichthys lethostigma*, in seawater.— *Canad. J. Zool.*, 1968a, vol. 46, p. 439—455.
- Hickman C. P.* Ingestion, intestinal absorption and elimination of seawater and salts in the southern flounder, *Paralichthys lethostigma*.— *Canad. J. Zool.*, 1968b, vol. 46, p. 457—466.
- Hickman C. D., Trump B. F.* The kidney.— In: *Fish physiology* Ed. W. S. Hoar, D. J. Randall. N. Y.: Acad. press, 1969, vol. 1, p. 91—239.

- ✓ *Hirano T., Johnson D. W., Bern H. A.* Control of water movement in flounder urinary bladder by prolactin.— *Nature*, 1971, vol. 230, N 5294, p. 469—471.
- Hirano T., Johnson D. W., Bern H. A., Utido S.* Studies on water and ion movements in the isolated urinary bladder of selected freshwater, marine and euryhaline teleosts.— *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1973, vol. 45, p. 529—540.
- Hodler J., Heinemann H. O., Fishman A. P., Smith H. W.* Urine pH and carbonic anhydrase activity in the marine dogfish.— *Amer. J. Physiol.*, 1955, vol. 183, N 1, p. 155—162.
- Holmes W. N., Donaldson E. M.* The body compartments and the distribution of electrolytes.— In: *Fish physiology*/Ed. W. S. Hoar, D. J. Randall. N. Y.: Acad. press, 1969, vol. 1, p. 1—88.
- Hossler F. E., Epstein F. H., Karnaky K. J.* Effect of changes in salinity on surface ultrastructure of gill filaments of *Fundulus*.— *Bull. MDIBL*, 1979a, vol. 19, p. 62—63.
- Hossler F. E., Stoff J., Epstein F. H.* Morphological, functional and chemical correlates of freshwater adaptation in *Anguilla rostrata*.— *Bull. MDIBL*, 1979b, vol. 19, p. 64—65.
- Howe D., Gutknecht J.* Role of urinary bladder in osmoregulation in marine teleost, *Opsanus tau*.— *Amer. J. Physiol.*, 1978, vol. 235, N 1, p. R48—R54.
- Jampol L. M., Epstein F. H.* Sodium-potassium-activated adenosine triphosphatase and osmotic regulation by fishes.— *Amer. J. Physiol.*, 1970, vol. 218, N 2, p. 607—611.
- Johnson D. W., Hirano T., Bern H. A., Conte F. P.* Hormonal control of water and sodium movements in the urinary bladder of the starry flounder, *Platichthys stellatus*.— *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1972, vol. 19, p. 115—128.
- Johnson D. W., Hirano T., Sage M.* et al. Time course of response of starry flounder (*Platichthys stellatus*) urinary bladder to prolactin and to salinity transfer.— *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1974, vol. 24, N 4, p. 373—380.
- Kamiya M.* Sodium-potassium-activated adenosinetriphosphatase in isolated chloride cells from eel gills.— *Comp. Biochem. and Physiol. B*, 1972, vol. 43, p. 611—617.
- Kamiya M., Utida S.* Changes in activity of sodium-potassium-activated adenosinetriphosphatase in gill during adaptation of the japanese eel to sea water.— *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1968, vol. 26, N 2, p. 675—685.
- Karnaky K. J.* Ion-secreting epithelia: chloride cell in the head region of *Fundulus heteroclitus*.— *Amer. J. Physiol.*, 1980, vol. 238, p. R185—R198.
- Karnaky K. J., Church A., Kinter W. B., Silva P.* Autoradiographic localization of ^3H — ouabain binding by Na-K-ATPase in rectal gland of dogfish (*Squalus acanthias*).— *Bull. MDIBL*, 1976, vol. 16, p. 64.
- Karnaky K. J., Degnan K. J., Zadunaisky J. A.* Chloride transport across isolated opercular epithelium of killifish: a membrane rich in chloride cells.— *Science*, 1977, vol. 195, N 4277, p. 203—205.
- Kempton R. T.* Studies on the elasmobranch kidney. I. The structure of the renal tubule of the spiny dogfish (*Squalus acanthias*).— *J. Morphol.*, 1943, vol. 73, N 2, p. 247—264.
- Kempton R. T.* Studies on the elasmobranch kidney. II. Reabsorption of urea by the smooth dogfish, *Mustelus canis*.— *Biol. Bull.*, 1953, vol. 104, N 1, p. 45—56.
- Kempton R. T.* Studies on the elasmobranch kidney. III. The kidney lesser electric ray, *Narcine brasiliensis*.— *J. Morphol.*, 1962, vol. 111, N 2, p. 217—225.
- Kerstetter T. H., Kirschner L. B.* Active chloride transport by the gills rainbow trout (*Salmo gairdneri*).— *J. Exp. Biol.*, 1972, vol. 56, p. 263—272.
- Kerstetter T. H., Kerschner L. B., Rafuse D. D.* On the mechanisms of sodium ion transport by the irrigated gill of rainbow trout (*Salmo gairdneri*).— *J. Gen. Physiol.*, 1970, vol. 56, N 3, p. 342—359.
- Keys A., Willmer E. N.* Chloride secreting cell in the gill of fishes, with special reference to the common eel.— *J. Physiol.*, 1932, vol. 76, N 3, p. 368—378.
- Kirsch R.* The kinetics of peripheral exchanges of water and electrolytes in the silver eel (*Anguilla anguilla* L.) in fresh water and in sea water.— *J. Exp. Biol.*, 1972, vol. 57, N 2, p. 489—512.

- Kirschner L. B.* Comparison of vertebrate salt-excreting organs. — Amer. J. Physiol., 1980, vol. 238, p. R219—R223.
- Lam T. J.* Prolactin and hydromineral regulation in fishes. — Gen. and Comp. Endocrinol., 1972, suppl. 3, p. 328—338.
- Lahlou B.* Excretion chez un poisson euryhalin, le flet (*Platichthys flesus* L.) caractéristiques de l'urine normale en eau douce et en eau de mer et effets des changements de milieu. — Comp. Biochem. and Physiol., 1967, vol. 20, N 3, p. 925—938.
- Lahlou B.* Ionic permeability of fish intestinal mucosa in relation to hypophysectomy and salt adaptation. — In: Intest. Ion Transp. Proc. Intern. Symp. Titisee, 1975. Baltimore, 1976, p. 318—328.
- Lahlou B., Henderson J. W., Sawyer W. H.* Renal adaptation by *Opsanus tau* a euryhaline aglomerular teleost, to dilute media. — Amer. J. Physiol., 1969, vol. 216, N 5, p. 1266—1272.
- Laurent P., Dunel S.* Morphology of gill epithelia in fish. — Amer. J. Physiol., 1980, vol. 238, p. R147—R159.
- Intz P. L.* Osmotic and ionic composition of the polypteroid *Erpetoichthys calabaricus*. — Copeia, 1975, N 1, p. 119—123.
- Macfarlane N. A. A.* Effects of hypophysectomy on osmoregulation in the euryhaline flounder, *Platichthys flesus* (L.), in sea water and in fresh water. — Comp. Biochem. and Physiol. A, 1974, vol. 47, p. 201—217.
- Mackay W. C., Janicki R.* Changes in the eel intestine during sea water adaptation. — Comp. Biochem. and Physiol. A, 1979, vol. 62, N 3, p. 757—761.
- Maetz J.* Fish gill: mechanisms of salt transfer in fresh water and sea water. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1971, vol. 262, p. 209—249.
- Maetz J., Garcia Romeu F.* The mechanism of sodium and chloride uptake by the gills of a fresh-water fish, *Carassius auratus*. II. Evidence for $\text{NH}_4^+/\text{Na}^+$ and $\text{HCO}_3^-/\text{Cl}^-$ exchanges. — J. Gen. Physiol., 1964, vol. 47, N 6, p. 1209—1227.
- Maetz J., Lahlou B.* Actions of neurohypophysial hormones in fishes. — Handb. physiol. Sect. 7, 1974, Bd. 4, pt 1, S. 521—544.
- Matyusz M.* O_2 consumption and K^+/Na^+ balance elasmobranch kidney slices after replacement of urea by thiourea or acetamide. — Comp. Biochem. and Physiol. A, 1974, vol. 47, p. 271—275.
- Maren T. H.* Physiology and chemistry of cerebrospinal fluid, aqueous humor and endolymph in *Squalus acanthias*. — J. Exp. Zool., 1977, vol. 199, N 3, p. 317—324.
- McCartney T. H.* Sodium-potassium dependent adenosine triphosphatase activity in gills and kidneys of atlantic salmon (*Salmo salar*). — Comp. Biochem. and Physiol. A, 1976, vol. 53, p. 351—353.
- Miles H. M.* Renal function in migrating adult coho salmon. — Comp. Biochem. and Physiol. A, 1971, vol. 38, p. 787—826.
- Mizogami S., Oguri M., Sokobe H., Nishimura H.* Presence of renin in the glomerular and aglomerular kidney of marine teleosts. — Amer. J. Physiol., 1963, vol. 215, N 4, p. 991—994.
- Motais R.* Les mécanismes d'échanges coniques branchiaux chez les téléostéens. — Ann. Inst. océanogr., 1967, vol. 45A, p. 1—84.
- Motais R.* Les mécanismes branchiaux des échanges ioniques chez les téléostéens en rapport avec la salinité: aspect biochimique. — Bull. informe sci. et techn. CEA, 1970, N 146, p. 3—19.
- Munroe V. R., Poluohwich J. J.* Ionic composition of the plasma and whole blood of marine and fresh water eels, *Anguilla rostrata*. — Comp. Biochem. and Physiol. A, 1974, vol. 49, p. 541—544.
- Munz F. W., McFarland W. N.* Regulatory function of a primitive vertebrate kidney. — Comp. Biochem. and Physiol., 1964, vol. 13, p. 381—400.
- Nagahama Y., Bern H. A., Doneen B. A., Nishioka R. S.* Cellular differentiation in the urinary bladder of a euryhaline marine fish, *Gillichthys mirabilis*, in response to environment salinity change. — Develop., Growth and Different., 1975, vol. 17, N 4, p. 367—381.
- Nishimura H.* Renal responses to diuretic drugs in freshwater catfish *Ictalurus punctatus*. — Amer. J. Physiol., 1977, vol. 232, N 3, p. F278—F285.

- Nishimura H.* Physiological evolution of the renin-angiotensin system.— *Jap. Heart J.*, 1978, vol. 19, N 5, p. 806—822.
- Nishimura H.* Comparative endocrinology of renin and angiotensin.— In: *The renin — angiotensin system*. N. Y.: Plenum press, 1980, p. 29—74.
- Nishimura H., Crofton J. T., Norton V. M., Share L.* Angiotensin generation in teleost fish determined by radioimmunoassay and bioassay.— *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1977, vol. 32, p. 236—247.
- Nishimura H., Lunde L. G., Zucker A.* Renin response to hemorrhage and hypotension in the aglomerular toadfish *Opsanus tau*.— *Amer. J. Physiol.*, 1979, vol. 237, N 2, p. H105—H111.
- Nishimura H., Ogawa M., Sawyer W. H.* Renin-angiotensin system in primitive bony fishes and a homocephalian.— *Amer. J. Physiol.*, 1973, vol. 224, N 4, p. 950—956.
- Nishimura H., Oguri M., Ogawa M.* et al. Absence of renin in kidneys of elasmobranchs and cyclostomes.— *Amer. J. Physiol.*, 1970, vol. 218, N 3, p. 911—915.
- Nishimura H., Sawyer W. H.* Vasopressor, diuretic and natriuretic responses to angiotensins by the american eel, *Anguilla rostrata*.— *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1976, vol. 29, p. 337—348.
- Nordlie F. G., Leffler C. W.* Ionic regulation and the energetics of osmoregulation in *Mugil cephalus*.— *Comp. Biochem. and Physiol. A*, 1975, vol. 51, p. 125—131.
- Ogawa M., Oguri M., Sokabe H., Nishimura H.* Juxtaglomerular apparatus in the vertebrates.— *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1972, suppl. 3, p. 374—381.
- Oguri M.* Rectal glands of marine and fresh-water sharks: comparative histology.— *Science*, 1964, vol. 144, N 3622, p. 1151—1152.
- Oguri M.* Presence of juxtaglomerular cells in the holocephalian kidney.— *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1978, vol. 36, p. 171—173.
- Olsen T. S.* Ultrastructure of the base of renal tubule cells of marine teleosts.— *Nature*, 1966, vol. 212, N 5057, p. 95—96.
- Olsen S., Ericsson J. L. E.* Ultrastructure of the tubule of the aglomerular teleost *Nerophis ophidion*.— *Ztschr. Zellforsch.*, 1968, Bd. 87, S. 17—30.
- Ottosen P. D.* Ultrastructure and segmentation of microdissected kidney tubules in the marine flounder, *Pleuronectes platessa*.— *Cell and Tissue Res.*, 1978, vol. 190, p. 27—45.
- Ozirkaya E. V., Natchin Yu. V.* Membrane structures of red salmon (*Oncorhynchus nerka*) nephron cell during magnesium secretion.— *Experientia*, 1975, vol. 31, p. 972—973.
- Owens A., Wigham T., Donnen B., Bern H.* Effects of environmental salinity and of hormones on urinary bladder function in the euryhaline teleost, *Gillichthys mirabilis*.— *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1977, vol. 33, p. 526—530.
- Pang P. K. T., Griffith R. W., Atz J. W.* Osmoregulation in elasmobranchs.— *Amer. Zool.*, 1977, vol. 17, p. 365—377.
- Parry G.* Osmotic adaptation in fishes.— *Biol. Rev.*, 1966, vol. 41, N 3, p. 392—444.
- Payan P. P., Maetz J.* Balance hydrique et mineral chez les elasmobranches: arguments en d'un control endocrinien.— *Bull. informs sci. et techn. CEA*, 1970, N 146, p. 77—96.
- Payan P., Maetz J.* Balance hydrique chez les elasmobranches: arguments en faveur d'un control endocrinien.— *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1971, vol. 16, p. 535—554.
- Pfeiler E., Kirschner L. B.* Studies on gill ATPase of rainbow trout (*Salmo gairdneri*).— *Biochim. et biophys. acta*, 1972, vol. 282, p. 301—310.
- Philpott C. W.* Tubular system membranes of teleost chloride cells osmotic response and transport sites.— *Amer. J. Physiol.*, 1980, vol. 238, p. R171—R184.
- Pic P., Mayer-Gostan N., Maetz J.* Sea-water teleosts: presence of α - and β -adrenergic receptors in the gill regulation salt extrusion and water permeability.— In: *Comparative physiology*. Amsterdam: North-Holland Co, 1973, p. 292—321.
- Potts W. T. W., Rudy P. P.* Aspects of osmotic and ionic regulation in the sturgeon.— *J. Exp. Biol.*, 1972, vol. 56, N 3, p. 703—715.

- Price K. S.* Fluctuation in two osmoregulatory components, urea and sodium chloride, of clearnose skate, *Raja eglanteria*. Upon natural variation of salinity of the external medium.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1967, vol. 23, N 1, p. 77—82.
- Price K. S., Creaser E. P.* Fluctuation in two osmoregulatory components: urea and sodium chloride of the clearnose skate, *Raja eglanteria*. Upon laboratory modification of external salinities.—*Comp. Biochem. and Physiol.*, 1967, vol. 23, p. 65—76.
- Rankin J. C., Maetz J.* A perfused teleostean gill preparation: vascular actions of neurohypophysial hormones and catecholamines.—*J. Endocrinol.*, 1971, vol. 51, p. 621—635.
- Rawdon B. B., Cornish E. M.* Intestinal water absorption in *Tilapia mossambica*. I. Water movements in everted sacs of intestine bathed on both surfaces by identical Ringer solution.—*Comp. Biochem. and Physiol. A*, 1973, vol. 45, N 2, p. 549—553.
- Renfro J. L.* Water and ion transport by the urinary bladder of the teleost *Pseudopleuronectes americanus*.—*Amer. J. Physiol.*, 1975, vol. 228, N 1, p. 52—61.
- Renfro J. L.* Interdependence of active Na^+ and Cl^- transport by the isolated urinary bladder of the teleost, *Pseudopleuronectes americanus*.—*J. Exp. Zool.*, 1977, vol. 199, N 3, p. 383—390.
- Renfro J. L., Miller D. S., Karnaky K. J., Kinter W. B.* Na-K-ATPase localization in teleost urinary bladder by [^3H] ouabain autoradiography.—*Amer. J. Physiol.*, 1976, vol. 231, N 6, p. 1735—1743.
- Robertson J. D.* The chemical composition of the blood of some aquatic chordates, including members, of the tunicata, cyclostomata and osteichthyes.—*J. Exp. Biol.*, 1954, vol. 31, p. 424—442.
- Robin E. D., Murdaugh H. V., Weiss E.* Acid-base, fluid and electrolyte metabolism in the elasmobranch. I. Ionic composition of erythrocytes, muscle and brain.—*J. Cell. and Comp. Physiol.*, 1964a, vol. 64, N 3, p. 409—418.
- Sardet C., Pisam M., Maetz J.* The surface epithelium of teleostean fish gills. Cellular and junctional adaptations of the chloride cell in relation to salt adaptation.—*J. Cell Biol.*, 1979, vol. 80, p. 96—117.
- Schmidt-Nielsen B., Rabinowitz L.* Methylurea and acetamide: active reabsorption by elasmobranch renal tubules.—*Science*, 1964, vol. 146, p. 1587—1588.
- Schmidt-Nielsen B., Renfro J. L.* Kidney function of the american eel *Anguilla rostrata*.—*Amer. J. Physiol.*, 1975, vol. 228, N 2, p. 420—431.
- Schmidt-Nielsen B., Truniger B., Rabinowitz L.* Sodium-linked urea transport by the renal tubule of the spiny dogfish *Squalus acanthias*.—*Comp. Biochem. and Physiol. A*, 1972, vol. 42, p. 13—25.
- Shannon J. A.* The excretion of inulin by the dogfish, *Squalus acanthias*.—*J. Cell. and Comp. Physiol.*, 1934, vol. 5, N 3, p. 301—310.
- Skadhauge E.* Regulation of drinking and intestinal water absorption in euryhaline teleosts.—In: *Intest. Ion Transp. Proc. Intern. Symp. Titisee*, 1975. Baltimore, 1976, p. 329—333.
- Smith H. W.* The absorption and excretion of water and salts by the elasmobranch fishes. I. Fresh water elasmobranchs.—*Amer. J. Physiol.*, 1931a, vol. 98, N 2, p. 279—295.
- Smith H. W.* The absorption and excretion of water and salt by the elasmobranch fishes. II. Marine elasmobranchs.—*Amer. J. Physiol.*, 1931b, vol. 98, N 2, p. 296—310.
- Smith H. W.* The retention and physiological role of urea in the elasmobranchii.—*Biol. Rev.*, 1936, vol. 11, p. 49—82.
- Smith H. W.* From fish to philosopher. Boston: Little, Brown, 1953.
- Stanley J. G., Fleming W. R.* The effect of hypophysectomy on sodium metabolism of the gill and kidney of *Fundulus kansae*.—*Biol. Bull.*, 1966, vol. 131, N 1, p. 155—165.
- Stolte H., Galaske R. G., Eisenbach G. M.* et al. Renal tubule ion transport and collected duct function in the elasmobranch little skate, *Raja erinacea*.—*J. Exp. Zool.*, 1977, N 3, p. 403—410.
- Stolte H., Schmidt-Nielsen B.* Comparative aspects of fluid and electrolyte regula-

- tion by the cyclostome, elasmobranch and lizard kidney.— In: Osmotic and volume regulation. A. Benzon symp. XI. Munksgaard, 1978, p. 209—220.
- Sullivan M. X.* The physiology of the digestive tract of elasmobranchs.— Bull. Bur. Fish. Washington, 1908, vol. 27, p. 1—27.
- Threadgold L. T., Houston A. H.* An electron microscope study of the chloride secretory cell of *Salmo salar* L., with reference to plasma-electrolyte regulation.— Nature, 1961, vol. 190, N 4776, p. 612—614.
- Thurau K.* Aspects in renal physiology.— Klin. Woch.-Schr., 1972, Bd. 50, S. 221—225.
- Thurau K., Acquisto P.* Localization of the diluting segment in the dogfish nephron: a micropuncture study.— Bull. MDIBL, 1969, vol. 9, p. 60—63.
- Trump B. F., Bulger R. E.* Experimental modification of lateral and basilar plasma membranes and extracellular compartments in the flounder nephron — Fed. Proc., 1971, vol. 30, p. 22—41.
- Utida S., Hirano T., Oide H.* et al. Hormonal control of the intestine and urinary bladder in teleost osmoregulation.— Gen. and Comp. Endocrinol., 1972, suppl. 3, p. 317—327.
- Watts D. C., Watts R. L.* Carbamoyl phosphate synthetase in the elasmobranchii: osmoregulatory function and evolutionary implications.— Comp. Biochem. and Physiol., 1966, vol. 17, p. 785—798.
- Wood C. M., Caldwell F. H.* Renal regulation of acid-base balance in a freshwater fish.— J. Exp. Zool., 1978, vol. 205, N 2, p. 301—307.
- Zaugg W. S., McLain L. R.* Changes in gill adenosinetriphosphatase activity associated with parr-smolt transformation in steelhead trout, coho and spring chiook salmon.— J. Fish. Res. Board Canad., 1972, vol. 29, p. 167—174.
- Zucker A., Nishimura H.* Renal responses to vasoactive hormones in the aglomerular toadfish, *Opsanus tau*.— Gen. and Comp. Endocrinol., 1981, vol. 43, p. 1—9.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РЫБОВОДСТВА

УДК 597 301.4

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ АДАПТАЦИИ КАРПА (*CYPRINUS CARPIO L.*) ПРИ ВЫСОКОМ УРОВНЕ ИНТЕНСИФИКАЦИИ ПРУДОВОГО РЫБОВОДСТВА

Т. Д. ГЕРАСИМОВА, С. И. ВОЛКОВА

Возрастающая интенсификация прудового рыбоводства, идущая в основном за счет увеличения плотности посадки рыбы на единицу пространства, расхода концентрированных кормов, органических и минеральных удобрений, приводит к глубоким нарушениям среды обитания гидробионтов. В этих условиях изучение реакции рыб на внешние воздействия необходимо для физиолого-биохимического контроля за искусственным разведением.

Наряду с работами, отражающими все формы интенсификации и их влияние на рыбопродуктивность водоемов [Мовчан, 1948; Ильин, 1955; Мурин, 1972; Мартышев, 1973], имеется множество зональных исследований о влиянии отдельных методов интенсификации на рост рыб и продуктивность прудов.

В последние десятилетия появились исследования, посвященные отдельным вопросам интенсивного рыбоводства. Их можно сгруппировать в три основные тесно связанные направления: изучение изменений среды обитания; разработка мероприятий, компенсирующих эти изменения; изучение изменчивости морфологических, физиологических и биохимических показателей.

В современном прудовом рыбоводстве существуют две точки зрения на интенсификацию рыбоводных хозяйств. Сторонники одной из них считают, что плотность посадки сеголетков карпа в выростные пруды не должна превышать 40—50 тыс. шт./га [Маслов, 1973; Щербина и др., 1974; и др.], двухлетков 2,5 тыс. шт./га [Маслова, 1963; Стребкова, 1967]. Сторонники другой точки зрения [Камбурова, Маринов, 1958; Мартышев, 1973] допускают более высокий уровень интенсификации. Ф. Г. Мартышев [1973] пишет, что при оптимальной биотехнике выращивания карпа плотность посадки на данной площади пруда можно довести до такого количества рыбы, которое станет аналогичным количеству сельскохозяйственных животных при стойловом содержании.

В связи с возрастающей актуальностью проблемы, Кафедрой прудового рыбоводства ТСХА в 1974—1979 гг. были проведены исследования морфологических, физиологических, биохимических и рыбоводных показателей карпа в зависимости от уровня интенсификации прудовых хозяйств. Основным объектом исследования была молодь чешуйчатого карпа (*Cyprinus carpio* L.). Работу проводили в хозяйствах Домодедовского, Подольского и Ногинского районов Московской области. Молодь карпа выращивали с 5 до 120 дней в непроточных выростных прудах площадью 0,2—1 га при следующем уровне интенсификации: 50, 80, 100 тыс. шт./га. При выборе плотности посадки руководствовались рыбоводно-биологическими нормативами и реальными показателями плотности, которые используются в производстве. В качестве контроля были взяты рыбы, выращенные при так называемой «нормальной» плотности посадки [Мартышев, 1973], т. е. плотности, рассчитанной только на естественную продуктивность — 10 тыс. шт./га.

ИЗМЕНЕНИЕ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Установлено, что увеличение численности рыб на единицу объема воды отрицательно сказывается на ее качестве [Пора, Прекуп, 1960а, б; Стребкова, 1967; Маслов, 1973; Мартышев и др., 1976]. Уже в первые дни выращивания при плотности 80 и 100 тыс. шт./га в воде накапливается большое количество продуктов метаболизма, о концентрации которых можно судить по накоплению аммиака. Количество аммиака в воде при плотности посадки от 10 до 50 тыс. шт./га находится в пределах нормы, при плотности посадки 80 тыс. шт./га в первые 5—15 дней после зарыбления повышается до 2 мг/л, а при плотности 100—120 тыс. шт./га иногда доходит до 3 мг/л и более. К 25—30-му дню выращивания содержание аммиака приближается к норме.

Аквариальные опыты показали, что при содержании аммиака в воде до 3 мг/л снижается потребление пищи, падает продуктивное действие азота и прирост ихтиомассы, а при концентрации аммиака 5 мг/л молодь гибнет [Герасимова, 1978].

В процессе выращивания при высоких плотностях посадки изменяется гидрохимический режим прудов. Постепенно повышается щелочность, окисляемость, содержание хлоридов, сульфатов, солей азота, что свидетельствует о загрязненности воды органическими веществами (табл. 1).

Повышение численности рыб особенно сказывается на содержании кислорода в воде прудов. В прудах с уплотненными посадками в конце июля — начале августа, т. е. в период по температурному режиму наиболее благоприятный для роста рыбы, содержание растворенного в воде кислорода становится ниже допустимых норм. Сеголетки при плотности посадки 80—100 тыс. шт./га около 30 дней находятся в условиях напряженного газового режима, когда концентрация кислорода в утренние часы колеблется от 0,3 до 1,3 мг/л. При плотности посадки 50 тыс. шт./га этот период сокращается до 7—12 дней, причем ко-

ТАБЛИЦА 1. Показатели качества воды и состояния кормовой базы при разной плотности посадки

Показатель	Норма [Привезен- цев, 1974]	Плотность посадки, тыс. шт./га			
		10	50	80	100
Аммиак, мг/л	1,0	0,1—0,2	0,1—0,4	0,2—3,0	0,2—3,5
Кислород, мг/л	4—6	3—7	2—7	0,9—5	0,8—4
Углекислота, мг/л	10,0	10,0	10—12	12—15	12—16
pH	7—8	7,0	7,0—7,2	7—8	7—8
Щелочность, мэkv	1,8—2,9	2,0	2,4—2,6	3—3,4	3—4
Жесткость общая, град.	5,0—8,0	8—9	8—9	9—12	10—12
Окисляемость, мг O ₂ /л	5,0—20,0	15—20	15—25	20—30	20—40
Азот альбуминоид- ный, N мг/л	1,0	0,2—0,5	0,2—0,7	1,0—2,0	1,5—2,0
Азот аммонийный, Na мг/л	1,0	0,2—0,5	0,2—0,8	0,2—1,5	0,2—1,5
Нитриты, мг/л	0,1	0,05	0,05	0,10	0,10
Нитраты, мг/л	2,0	0,05	0,05	1,5	1,7
Фосфаты, мг P ₂ O ₅ /л	1,0	0,5	0,5	1,0	1,0
Хлориды, мг Cl/л	10,0	5—10	10—20	15—25	18—25
Сульфаты, мг SO ₄ /л	10,0	10	30	40	50
Биомасса зооплан- ктона, мг/л	—	20,0	19,0	22,0	25,0
		<u>5,1—42,2</u>	<u>3,1—46,9</u>	<u>0,4—38,3</u>	<u>15,6—71,2</u>
Биомасса зообенто- са, г/м ²	—	3,5	7,9	5,3	5,2
		<u>0,2—14,9</u>	<u>0,1—31,5</u>	<u>2,2—12,1</u>	<u>0,1—41,7</u>

Примечание. В числителе — средняя, в знаменателе — колебание.

личество растворенного кислорода колеблется в более высоких пределах — от 1,3 до 2 мг/л. Накопление биогенных элементов в воде прудов при уплотнении посадки до 100 тыс. шт./га и более приводит к изменениям первичной продукции водоемов, биомасса фитопланктона возрастает в основном за счет одного — трех видов [Персиянова, 1974]; в 2—2,5 раза увеличивается количество бактерий [Ивлева, 1967]. Содержание пигментов в планктонных водорослях положительно коррелирует с общей биомассой фитопланктона, однако соотношение между хлорофиллом и каротиноидами меняется.

С увеличением плотности посадки уменьшается содержание хлорофилла и возрастает желто-зеленый индекс [Лавровская, 1965; Цирульская, 1974]. Изменения первичной продукции водоемов приводят к изменению естественной кормовой базы прудов — общая биомасса организмов зоопланктона возрастает (см. табл. 1) за счет увеличения численности всех Copepoda (Cyclopoedae, Diaptomus) и коловраток, которые положительно реагируют на кратность посадки, количество дафний и босмин уменьшается [Асман, 1971]. Биомасса

зообентоса при плотности 80 и 100 тыс. шт./га несколько уменьшается. Для видового состава зообентоса характерны снижение хирономидного комплекса и увеличение количества олигохет *Tubifex tubifex*, которые являются индикатором сильного загрязнения прудов органическими веществами [Финогорова, 1976]. Среди хирономид преобладающей формой становится *Chironomus plumosus*.

Таким образом, повышение уровня интенсификации до 50 тыс. шт./га вызывает некоторый дефицит кислорода в конце июля — начале августа. Остальные гидрохимические показатели колеблются в допустимых пределах, повышение уровня интенсификации до 80 и 100 тыс. шт./га приводит к изменениям основных показателей качества воды. При плотности посадки 50 тыс. шт./га естественная кормовая база как в качественном, так и в количественном отношении соответствует контролю. Увеличение плотности посадки до 80 и 100 тыс. шт./га повышает биомассу первичной продукции и приводит к изменениям в видовом составе организмов зоопланктона и зообентоса.

ПИТАНИЕ МОЛОДИ КАРПА

Проблема питания и искусственного кормления — один из самых сложных вопросов современного рыбоводства.

При интенсивном выращивании молоди карпа большое значение имеет обеспеченность естественной пищей [Кирпичников, 1963; Вайнштейн, 1965; Мартышев, 1973; Шпет, Харитонова, 1970]. Для повышения естественной кормовой базы прудов прибегают к внесению удобрений и разведению ценных в пищевом отношении беспозвоночных.

Особую важность приобретает изучение физиологической потребности рыб в питательных веществах и составление полноценных кормовых рационов [Щербина, 1979]. В этой связи интересно проследить за питанием и трансформацией питательных веществ у молоди карпа при различном уровне интенсификации прудов.

При уплотненных посадках молодь карпа обычно с 3 до 45 дней питается только естественной пищей. В этот период интенсификация рыбоводных хозяйств направлена главным образом на повышение естественной кормовой базы прудов при помощи удобрений. В условиях опыта в пруды вносили как органические, так и минеральные удобрения.

Кормление молоди карпа во всех хозяйствах проводили примерно одинаковой по составу кормовой смесью, содержащей (в %): белка 32—33; жира 4,5—5; углеводов 44—45; минеральных веществ 8,5—9; воды 10,5—11.

Из табл. 2 видно, что с увеличением численности рыб на единицу объема возрастает индекс наполнения кишечника, увеличивается доля потребляемого комбикорма. При плотности посадки 50 тыс. шт./га усвоенная часть рациона, выраженная в процентах к весу тела, больше, чем при плотности 10 тыс. шт./га, когда рыба питается толь-

ТАБЛИЦА 2. Питание молоди карпа

Возраст, дни	Индекс наполнения кишечника, ‰	Содержание в кишечнике, %		Усвоенная пища, % от веса тела
		естественная пища	комбикорм	
10 тыс. шт./га				
15	120,0	100,0	—	—
30	120,0	100,0	—	3,41
45	94,0	100,0	—	2,86
60	220,0	100,0	—	7,56
75	220,0	100,0	—	4,20
90	170,0	100,0	—	6,45
120	129,0	100,0	—	5,56
50 тыс. шт./га				
15	120,0	100,0	—	—
30	137,0	100,0	—	6,76
45	330,0	35,0	65,0	8,70
60	160,0	33,3	66,7	5,75
75	190,0	45,0	55,0	5,66
90	190,0	15,0	85,0	7,38
120	165,0	18,0	82,0	6,50
80 тыс. шт./га				
15	168,3	100,0	—	—
30	580,0	100,0	—	2,84
45	200,0	30,0	70,0	2,15
60	200,0	26,6	73,4	2,43
75	263,0	40,0	60,0	3,95
90	363,0	10,6	89,4	6,53
120	168,0	14,0	86,0	4,35
100 тыс. шт./га				
15	180,4	100,0	—	—
30	600,0	100,0	—	2,07
45	350,0	34,5	65,5	1,78
60	260,0	26,0	74,0	2,16
75	326,0	36,0	64,0	3,04
90	396,0	8,0	92,0	5,0
120	170,0	15,0	85,0	4,01

ко естественной пищей. При дальнейшем увеличении плотности посадки процент усвоенной части рациона снижается.

Увеличение численности рыб на единицу объема сказывается на суточном ритме питания молоди (рис. 1).

Так, при плотности посадки 10—50 тыс. шт./га наибольшее наполнение кишечника отмечается утром в 6—8 ч и днем в 12—14 ч, в то время как при плотности посадки 80—100 тыс. шт./га максимальное потребление пищи приходится на 18—20 ч, т. е. на период самой высокой концентрации кислорода в воде прудов.

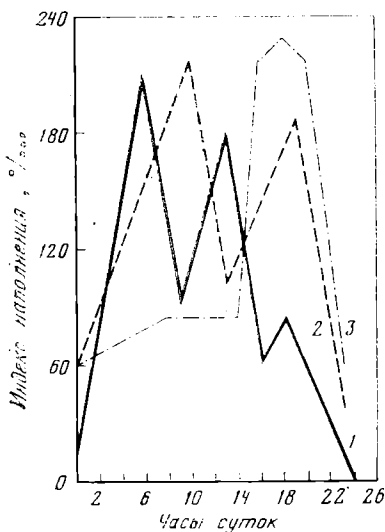


РИС. 1. Суточный ритм питания молоди карпа при разной плотности посадки (в тыс. шт./га): 1 — 10; 2 — 50; 3 — 80

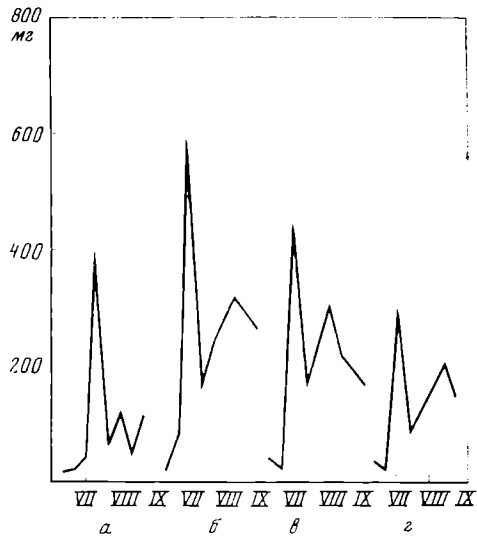
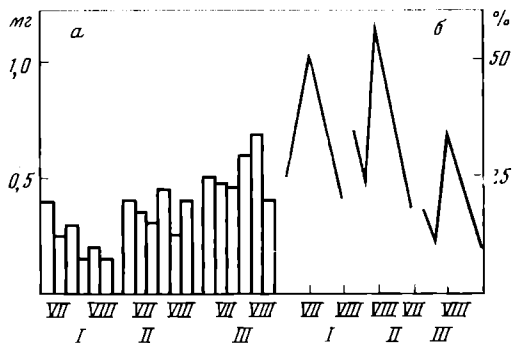


РИС. 2. Среднесуточный прирост сухого вещества в теле молоди карпа (в мг) при разной плотности посадки (в тыс. шт./га): а — 10; б — 50; в — 80; г — 100

РИС. 3. Потребление азота пищи (в мг) на мг прироста массы (а) и продуктивное действие азота, % (б) при разной плотности посадки (в тыс. шт./га)

По оси абсцисс — декада месяцев: I — 10; II — 50; III — 80



МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РОСТА МОЛОДИ КАРПА

Е. В. Маслов [1973], М. А. Щербина и др. [1974], Ф. Г. Мартышев и др. [1976] показали, что увеличение плотности посадки до 40—50 тыс. шт./га вызывает интенсификацию всех процессов обмена, это в конечном итоге приводит к хорошей обеспеченности молоди питательными веществами.

Дальнейшее повышение плотности посадки приводит к угнетению пластического обмена и усиленным энергетическим затратам органических веществ на поддержание жизнедеятельности организма [Маслов, 1973; Пегасов, 1977]. Осенью содержание гликогена в печени у молоди при плотности посадки 10 тыс. шт./га составляет 9—

ТАБЛИЦА 3. Физиологические показатели крови молоди карпа

Показатель	Плотность посадки, тыс. шт./га			
	10	50	80	100
Гемоглобин, г %	$7,74 \pm 0,49$	$7,84 \pm 0,38$	$7,20 \pm 0,54$	$8,57 \pm 0,31$
	$8,25 \pm 0,35$	$9,45 \pm 0,41$	$7,53 \pm 0,35$	$9,82 \pm 0,37$
Гематокрит, %	$30,76 \pm 7,07$	$32,32 \pm 2,93$	$28,75 \pm 3,58$	$34,26 \pm 2,0$
	$43,19 \pm 3,78$	$42,23 \pm 2,28$	$42,06 \pm 2,14$	$35,99 \pm 4,70$
Количество эритроцитов в 1 мм ³ крови, млн.	$1,09 \pm 0,18$	$1,26 \pm 0,39$	$1,11 \pm 0,20$	$1,19 \pm 0,06$
	$1,21 \pm 0,41$	$1,26 \pm 0,47$	$1,31 \pm 0,50$	$1,22 \pm 0,08$
Общий объем крови, % от массы тела	$2,79 \pm 0,78$	$2,81 \pm 0,44$	$5,11 \pm 1,64$	$4,91 \pm 0,57$
	$3,40 \pm 0,35$	$3,95 \pm 0,78$	$5,50 \pm 0,12$	$4,56 \pm 0,28$
Обеспеченность организма гемоглобином, г/кг	$2,55 \pm 0,93$	$2,58 \pm 0,12$	$3,49 \pm 0,85$	$3,95 \pm 0,64$
	$2,86 \pm 0,41$	$3,28 \pm 0,68$	$4,84 \pm 0,62$	$3,82 \pm 0,64$
Содержание гемоглобина в одном эритроците, %	$21,46 \pm 2,17$	$30,97 \pm 0,92$	$25,61 \pm 2,50$	$23,45 \pm 0,78$
	$20,01 \pm 0,61$	$20,29 \pm 0,07$	$19,79 \pm 0,50$	$23,07 \pm 1,11$
Объем циркулирующей плазмы, % от массы тела	$1,17 \pm 0,12$	$2,0 \pm 0,88$	—	$4,69 \pm 0,04$
	$1,84 \pm 0,13$	$1,84 \pm 0,13$		$2,98 \pm 0,03$
Концентрация сывороточного белка, г %	$3,80 \pm 0,22$	$3,91 \pm 0,15$	$4,22 \pm 0,26$	$4,17 \pm 0,27$
	$3,30 \pm 0,07$	$3,88 \pm 0,28$	$3,11 \pm 0,03$	$3,17 \pm 0,12$
Обеспеченность белком, г на кг массы тела	$0,41 \pm 0,05$	$0,72 \pm 0,15$	$1,78 \pm 0,45$	$1,47 \pm 0,31$
	$0,58 \pm 0,04$	$0,81 \pm 0,18$	$0,85 \pm 0,03$	$0,74 \pm 0,10$
ОРЭ *	$0,45 - 0,25$	$0,40 - 0,25$	$0,42 - 0,25$	$0,42 - 0,25$
	$0,35 - 0,15$	$0,35 - 0,15$	$0,49 - 0,25$	$0,42 - 0,25$
Число исследованных рыб	150	80	150	150
	200	110	200	200

* Амплитуда осмотической резистентности эритроцитов.

Примечание. В числителе — июль, в знаменателе — сентябрь.

11%, при плотности 50 тыс. шт./га — 14—15%, с повышением плотности посадки до 80—100 тыс. шт./га содержание гликогена падает до 6—4,5%.

Представление об особенностях пластического обмена у карпа при разном уровне интенсификации дают использование азота пищи на рост и среднесуточный прирост основных питательных веществ, выраженный в миллиграммах сухого вещества (рис. 2, 3). Карпы при плотности посадки 50 тыс. шт./га лучше всех других групп использовали азот пищи на рост. Они также имели самый высокий прирост белка, сухого вещества.

Интенсификация процессов обмена, связанная с повышенной потребностью в кислороде при уплотненных посадках, вызывает повышение обеспеченности организма гемоглобином [Волкова, 1977]. Осенью количество гемоглобина, приходящееся на килограмм мас-

сы тела, возрастает по сравнению с плотностью посадки 10 тыс. шт./га, при плотности 50 тыс. шт./га — на 13,8%, а при плотности 80 и 100 тыс. шт./га — соответственно на 51,9 и 34,2%. Причем у рыб при плотности посадки 50 тыс. шт./га объем крови возрастает за счет форменных элементов, а при плотности 80 и 100 тыс. шт./га — за счет циркулирующей плазмы крови (табл. 3).

При плотности посадки 80 и 100 тыс. шт./га расширяется амплитуда осмотической резистентности эритроцитов. Количество белка в сыворотке крови и обеспеченность белком с увеличением плотности посадки до 80 тыс. шт./га увеличивается; при плотности посадки 100 тыс. шт./га обеспеченность белком несколько ниже, что, видимо, связано с более высокой интенсивностью энергетического обмена. Во фракционном составе белка сыворотки крови с увеличением плотности посадки возрастает процент иммунных белков — γ -глобулинов (табл. 4). При сравнении морфологической картины крови сеголетков, выращенных при разном уровне интенсификации, заметно по мере возрастания плотности посадки некоторое увеличение количества лейкоцитов и при плотности посадки 80 тыс. шт./га несколько большее по сравнению с другими группами количество моноцитов и полиморфноядерных клеток (табл. 5).

Интенсивность эритропоэза по мере увеличения плотности посадки возрастает (табл. 6).

Более высокая обеспеченность гемоглобином и возрастающая роль

ТАБЛИЦА 4. Фракционный состав белка сыворотки крови молоди карпа, (в %)

Фракция	Плотность посадки, тыс. шт./га			
	10	50	80	100
Альбумины	35,64±2,4	33,5±2,25	33,78±1,39	34,5±0,5
α -глобулины	32,9±2,6	34,21±4,74	28,67±1,21	29,7±1,2
β -глобулины	30,31±6,45	29,26±6,45	33,49±2,91	34,2±1,9
γ -глобулины	1,04±0,55	3,22±1,57	4,03±1,28	4,15±1,20

ТАБЛИЦА 5. Морфологическая характеристика белой крови молоди карпа (в %)

Клетки	Плотность посадки, тыс. шт./га			
	10	50	80	100
Количество лейкоцитов, тыс. мм ³	12±0,2	18±0,05	16±0,2	35±0,2
Лимфоциты	83,6±7,5	87,9±7,3	88,2±1,7	86,0±1,6
Моноциты	8,5±2,7	7,9±1,15	9,18±2,5	13,56±1,39
Полиморфноядерные	0,1±0,4	0,8±0,9	1,08±0,9	1,30±0,5

ТАБЛИЦА 6. Морфологическая характеристика красной крови молоди карпа

Формы эритроцитов, %	Плотность посадки, тыс. шт./га					
	40		50		80	
	периферическая кровь	отпечатки почек	периферическая кровь	отпечатки почек	периферическая кровь	отпечатки почек
Гемоцитобласты	0	18,72	0,33	23,23	0,28	28,8
Эритробласты	0	7,34	0	8,46	0,07	6,37
Нормобласты	0,81	1,72	1,72	4,33	1,62	2,31
Базифильные	84,17	65,38	88,27	60,57	89,91	67,61
Полихроматофильные	15,01	2,82	14,26	0	7,96	0,63
Зрелые	0	0,22	0,41	0	0	0

гликолиза в июле-августе [Герасимова, 1977], видимо, дает возможность молоди карпа при плотности посадки 80 и 100 тыс. шт./га существовать при пониженном содержании кислорода в воде.

При плотности посадки 80—100 тыс. шт./га пороговая концентрация кислорода в воде колеблется от 0,6 до 0,9 мг/л, в то время как при плотности 10 и 50 тыс. шт./га она соответственно составляет 1,2 и 1,5 мг/л.

Содержание основных питательных веществ в теле сеголетков карпа осенью соответственно по группам колебалось в следующих пределах: белок 14—15; 15—15,5; 13,5—14; 11,5—12%; жир 3; 5—5,2; 3—3,2; 2,2—2,3%; минеральные вещества 2,4—2,5; 2—3; 2,5—2,6; 2,6—2,8%. Выход молоди во время зимовки была 29—60,

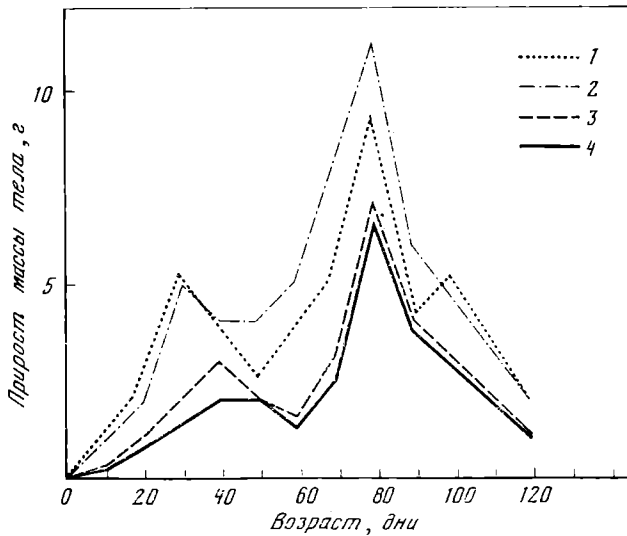


РИС. 4. Прирост массы тела у молоди карпа при разной плотности посадки (в тыс. шт./га)

1 — 10; 2 — 50; 3 — 80; 4 — 100

60—80, 42—48 и 42—44%. При интенсивном рыбоводстве дополнительное кормление оказывает наибольшее влияние на молодь, выращенную при плотности посадки 50 тыс. шт./га. Кормовые затраты в этом случае составляли 3,3 кг комбикорма на килограмм прироста массы тела, при плотности посадки 80 тыс. шт./га — 3,3, а при плотности 100 тыс. шт./га — 3,3 (рис. 4).

После зимовки опытные группы карпов содержались в одном нагульном пруду при уровне интенсификации 2,5 тыс. шт. годовиков на гектар. Несмотря на то что условия выращивания на второе лето были унифицированы, морфологические и биохимические изменения, вызванные высоким уровнем интенсификации в первое лето (высокая обеспеченность гемоглобином, повышенный расход органических веществ на энергетические процессы, более низкий уровень пластического обмена), сохранились у карпов-двухлетков.

ВЫВОДЫ

1. Допустимые пределы выращивания молоди карпа при высоком уровне интенсификации — 50 тыс. шт./га.

2. Дальнейшее увеличение плотности посадки вызывает нарушение продукционно-биологических процессов в пруду, что в конечном итоге выражается в изменении качественного состава воды. Эти изменения вызывают быструю перестройку регуляторного аппарата на организменном уровне.

У молоди карпа в специфических условиях уплотненных посадок наблюдается ряд компенсационных изменений в обмене веществ. Увеличивается обеспеченность организма гемоглобином за счет увеличения общего объема крови, возрастает интенсивность гликолиза.

У сеголетков при плотности посадки 80 и 100 тыс. шт./га резко повышается уровень энергетического обмена, а пластического падает, снижается обеспеченность энергетическими веществами, увеличивается потребность в пище.

3. При высоком уровне интенсификации можно выделить три основных периода, вызывающих нарушение равновесия системы.

Первый — начальные 25 дней выращивания, когда накопившиеся в воде продукты метаболизма ингибируют рост молоди.

Второй — эвтрофикация водоема, приводящая к снижению концентрации кислорода в воде.

Третий — начало кормления.

4. Применение компенсационных мероприятий в эти периоды (увеличение проточности для удаления продуктов метаболизма и аэрации в период низкого содержания кислорода в воде), а также увеличение до 50% белка в кормах в первые 10—12 дней кормления позволит значительно повысить уровень интенсификации.

ЛИТЕРАТУРА

Ассман А. В. О взаимосвязи видового и количественного состава зоопланктона прудов с питанием, темпом роста и плотностью посадки сеголетков. — В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971, с. 169—185.

- Вайнштейн А. А.* Изменение веса и экстерьера карпа.— Рыбоводство и рыболовство, 1965, № 1, с. 3—5.
- Волкова С. И.* Основные показатели крови сеголетков карпа, выращенных при уплотненных посадках.— В кн.: Интенсификация прудового рыбоводства. М.: Моск. рабочий, 1977, с. 143—149.
- Герасимова Т. Д.* Оценка физиологического состояния карпа в условиях интенсивного рыбоводства по показателям углеводного обмена.— В кн.: Интенсификация прудов, рыбоводства. М.: Моск. рабочий, 1977, с. 115—128.
- Герасимова Т. Д.* Плотность посадки и качество рыбопосадочного материала.— Рыбоводство и рыболовство, 1978, № 5, с. 7—8.
- Добринская Л. А., Беляев В. И.* Морфологический анализ динамики роста популяций молоди карпа.— Тр. Ин-та экологии растений и животных, 1979, № 120, с. 3—24.
- Добринская Л. А., Следь Т. В.* Рост мальков карпа в экспериментальных условиях.— Экология, 1974, № 1, с. 65—67.
- Ивлева С. Я.* Влияние органических и минеральных удобрений на развитие бактериопланктона в выростных прудах.— Тр. ВНИИПРХ, 1967, т. 15, с. 210—221.
- Ильин В. М.* Повышение рыбопродуктивности прудов. М.: Пищепромиздат, 1955. 118 с.
- Камбурова Ст., Маринов В.* Кэм въпроса за гостомата на посадка в Шаревите Рибнипы.— Рибно стопанство, 1958, вып. 4, № 7, с. 6—8.
- Кирпичников В. С.* Значение естественного и искусственного корма при выращивании сеголеток карпа.— В кн.: Рыбное хозяйство внутренних водоемов ЛатвССР. Рига. Зинатне, 1963, № 7, с. 339—345.
- Лавровская Н. Ф.* Динамика содержания пигментов в фитопланктоне выростных прудов.— Тр. ВНИИПРХ, 1967, т. 15, с. 196—205.
- Маргышев Ф. Г.* Прудовое рыбоводство. М.: Высш. школа, 1973. 427 с.
- Маргышев Ф. Г., Герасимова Т. Д., Аршинова Л. В., Марьяновская М. В.* Морфофизиологические особенности сеголетков карпа в выростных непроточных прудах при различной плотности посадки.— В кн.: Пути повышения продуктивности выростных прудов. М.: Моск. рабочий, 1976, с. 64—78.
- Маслов Е. В.* Влияние плотности посадки на некоторых морфо-физиологические показатели сеголетков карпа в условиях лесостепи Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1973. 17 с.
- Маслова И. И.* Условия выращивания и характер изменений некоторых биохимических показателей карпов двухлеток при уплотненных посадках: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1963. 16 с.
- Мовчан В. А.* Экологические основы интенсификации роста карпов (*Cyprinus carpio* L.). Киев: Изд-во АН УССР, 1948. 348 с.
- Мушин В. И.* Интенсификация рыбного хозяйства. Киев: Урожай, 1972. 114 с.
- Персиянова Е. А.* Развитие фитопланктона в прудах с уплотненными посадками рыбы.— Тр. ВНИИПРХ, 1974, вып. 11, с. 168—177.
- Пегасов В. А.* Энергетический обмен сеголетков карпа, выращенных при разной плотности посадки.— В кн.: Интенсификация прудового рыбоводства. М.: Моск. рабочий, 1977, с. 136—143.
- Пора А., Прекуп О.* Об изучении выделительных процессов у пресноводных рыб.— Вопр. ихтиологии, 1960а, вып. 14, с. 119—138.
- Пора А., Прекуп О.* Об изучении экскреторных процессов у пресноводных рыб.— Вопр. ихтиологии, 1960б, вып. 15, с. 138—147.
- Привезенцев Ю. А.* Гидрохимия. М.: Колос, 1974. 120 с.
- Поляков Г. Д.* Экологическая закономерность популяционной изменчивости рыб. М.: Наука, 1975. 135 с.
- Стребкова Т. П.* Влияние условий выращивания на некоторые биохимические гематологические и гистологические показатели двухлетков чешуйчатых карпов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 16 с.
- Финогенова Н. П.* Значение олигохет как индикаторов загрязненных вод.— В кн.: Гидробиологические основы самоочищения воды. Л., 1976, с. 51—59.
- Цирульская В. И.* Содержание пигментов в фитопланктоне выростных прудов и их влияние на состояние экологических условий.— Тр. ВНИИПРХ, 1974, вып. 11, с. 178—188.

Шпет Г. Г., Харитонова Д. П. Соотношение вносимых кормов и естественной пищи при высокоуплотненных посадках карпа. Киев: Урожай, 1970, вып. 10, с. 46—49.

Щербина М. А. Физиологические основы кормления рыб. — В кн.: Современные вопросы экологической физиологии рыб. М.: Наука, 1979, с. 50—59.

Щербина М. А., Баженова К. Я., Маханько В. А., Бобров А. С. Влияние плотности посадки на интенсивность весового роста и накопление питательных веществ у сеголетков карпа. — Тр. ВНИИПРХ, 1974, вып. 11.

УДК 597.08

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ ФУНКЦИИ У РЫБ С РАЗЛИЧНОЙ ЭКОЛОГИЕЙ

П. А. БАРАННИКОВА

В связи с резкими изменениями условий обитания рыб в современный период большое значение приобретают работы по управлению ходом их жизненных циклов. На этой основе возможно сохранение и увеличение численности рыб в естественных условиях, несмотря на изменения в состоянии экосистем. Интенсивное промышленное воспроизводство рыб с различной экологией также основывается на физиолого-биохимических данных, характеризующих различные этапы их жизненного цикла.

Важнейшая задача — управление ходом полового цикла рыб с целью обеспечения воспроизводства популяций. Адаптационная пластичность в отношении процессов репродукции проявляется в эволюции рыб во многих направлениях. Имеются формы с порционным и единовременным икрометанием; рыбы, размножающиеся в весенне-летний период, осенью, зимой, при резко различных показателях факторов внешней среды. Напротив, в условиях тропиков осуществляется многократный круглогодичный нерест при сходных экологических условиях.

Темп развития половых клеток на разных этапах гаметогенеза может значительно различаться и от этого зависит продолжительность полового цикла и особенности жизненного цикла. На этой основе происходит образование подвидов, или экоформ, характеризующихся ранним созреванием половых желез и укороченным жизненным циклом. В пределах популяций проходных рыб происходит формирование карликовых (или жилых) форм, созревающих в реке без миграции в море, что повышает целостность и адаптационную пластичность популяций этих рыб. Среди рыб имеются моноциклические и полициклические формы, причем развитие разных типов жизненного цикла имеет приспособительное значение и способствует наиболее полному освоению ареала видов, повышению их численности и стабильности в эволюции.

Значительный вклад в развитие исследований в этом направлении внесли работы Н. Л. Гербильского и его учеников [Гербильский, 1947, 1960, 1967]. На основании сравнительного изучения гипофиза

у осенненерестящихся и весенненерестящихся рыб были показаны различия в его гонадотропной функции у рыб с различной экологией. У рыб с порционным икрометанием наблюдается значительная асинхронность в функции гонадотропоцитов по сравнению с единовременненерестящимися видами [Казанский, 1949; Моисеева, 1969, 1971]. У осетра были показаны различия в функции гонадотропоцитов гипофиза у озимых и яровых форм [Баранникова, 1957]. На основе изучения гистофизиологии гипофиза и половых желез у рыб был разработан метод гипофизарных инъекций, широко и успешно используемый на протяжении последних 50 лет в рыбном хозяйстве.

Благодаря этому методу получают зрелые половые клетки от рыб с завершенным гаметогенезом, с гонадами на IV стадии зрелости. Однако в настоящее время необходимо управлять также другими этапами полового цикла, в частности ходом гаметогенеза, темпом развития половых клеток и т. д., без чего невозможно создание высокоэффективных рыбоводных предприятий, развитие аквакультуры. Кроме того, в настоящее время в результате комплексных воздействий на водоемы значительно изменяется физиологическое состояние рыб, что приводит к необходимости разработки методов, обеспечивающих их воспроизводство в этих новых для рыб условиях.

В связи с этим представляет интерес сравнительное изучение регуляции репродуктивной функции у рыб с различной экологией и разными типами жизненного цикла. Использование принципов экологической гистофизиологии [Гербильский, 1956] в этих исследованиях позволяет выяснить основные направления видовых адаптаций, связанных с процессом размножения у рыб, понять общие закономерности регуляции и выявить особенности, определяемые различиями в экологии.

Механизмы регуляции репродуктивной функции рыб в последние два десятилетия исследуются весьма интенсивно, информация по вопросам содержится в ряде обзоров [Donaldson, 1973; Баранникова, 1975б, 1981; Dodd, 1975; Fontaine, 1976; Гончаров, 1977; Oliveau, 1977; Billard, 1979, Peter, Crim, 1979; и др.]. Достаточно подробно эти работы выполнены лишь на отдельных видах; остается много неясного в выяснении механизмов регуляции.

В этой статье главным образом на основании новых данных будут рассмотрены основные сведения по гормональной регуляции половых циклов рыб с разной экологией в связи с проблемой сохранения и увеличения их численности.

Осуществление развития и созревания половых желез рыб происходит на основе взаимодействия внешних и внутренних факторов. Среди внешних факторов весьма существенную роль играют температура и продолжительность фотопериода. Значение их у разных видов не одинаково. Для ряда видов лососевых установлена весьма важная роль фотопериода. Ускорение цикла фотопериода вызывает созревание гонад до периода нереста [Billard, 1979; Peter, Crim, 1979; Whitehead, Bromage, 1980]. Для большинства пресноводных рыб умеренной зоны, размножающихся в весенне-летний период, наибольшее значение имеет температура; повышение температуры необ-

ходимо для завершения созревания половых клеток и для нереста.

Комплекс условий, необходимых для перехода организма рыбы в нерестное состояние, строго специфичен для вида; существует значительный консерватизм наследственности в отношении процесса размножения. Степень зависимости от того или иного фактора среды при осуществлении полового цикла может быть разной у рыб с различной экологией. Наиболее подробно эти вопросы изучены в отношении завершающего этапа полового цикла — созревания половых клеток, овуляции и спермиации.

У лососевых, имеющих ооциты, богатые желтком, и длительный эмбриональный период, связь между экологическими факторами и размножением менее жесткая, чем у многих весенненерестящихся рыб, так как от времени нереста в меньшей степени зависит выживаемость потомства. У этих рыб осуществление полового цикла в значительной мере контролируется эндогенным ритмом, корректировка сроков созревания и нереста определяется экологическими факторами.

У рыб с весенне-летним нерестом эмбриональный период короткий и благополучие потомства в значительной степени зависит от условий, в которые попадают личинки. Поэтому период размножения строго приурочен к наступлению определенного комплекса факторов внешней среды, обеспечивающего оптимальные условия размножения и развития потомства. Возможность быстрого перехода в нерестное состояние и использование оптимальных условий для размножения определяются тем, что половые клетки у этих рыб полностью подготовлены к созреванию во многих случаях задолго до нереста. Ярким примером этой адаптации являются рыбы в засушливых зонах, которые «ждут» сезона дождей и при его наступлении быстро переходят к нересту, что позволяет использовать оптимальные условия для развития потомства. Таким образом, в половых циклах рыб с различной экологией выявляются различные стратегии; представляет интерес выяснение механизмов, их обеспечивающих.

ОБЩИЕ ЧЕРТЫ ГОРМОНАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ РЕПРОДУКТИВНОЙ ФУНКЦИИ РЫБ

На основании имеющихся данных можно, таким образом, представить себе общую схему нейрогормональной регуляции функции половых желез. Информация, поступающая через экстеро- и интерорецепторы в высшие отделы центральной нервной системы, анализируется и передается в гипоталамус. В результате включается сложная система нейрогормональных взаимодействий, приводящая к осуществлению того или иного этапа развития и созревания половых клеток. В гипоталамусе вырабатываются пептидные нейрогормоны, регулирующие функцию клеток аденогипофиза, вырабатывающих гонадотропные гормоны. В частности, в гипоталамусе всех позвоночных животных (в том числе и рыб) вырабатывается гонадотропинрилизинг гормон (Гн РГ), стимулирующий синтез (и секрецию) гонадотропного гормона (ГТГ) гипофиза. Гонадотропные гормоны оказывают сти-

мулирующее влияние на половые клетки и на стероидогенную ткань гонад. В результате происходит выработка половых стероидов (андрогенов и эстрогенов), играющих важную роль в регуляции развития и созревания половых клеток. Таким образом, эта основная линия взаимодействий при регуляции функции гонад выглядит следующим образом: информация → экстерорецепторы → интерорецепторы — ЦНС → гипоталамус → Гн РГ → гипофиз → ГТГ → половые железы → половые стероиды → половые клетки.

В процессе развития половых клеток имеются периоды, различающиеся по степени зависимости от гормональных регулирующих механизмов. В период размножения гоний, начала очередной волны гаметогенеза и ее осуществления существует безусловная необходимость в регуляции ГТГ-гипофиза. В период протоплазматического роста ооцитов их сохранение в течение длительного времени возможно без ГТГ. Завершающий этап полового цикла — созревание половых клеток, овуляция и спермация — также происходит при обязательном регулирующем влиянии гонадотропинов. Однако кроме этой основной линии взаимодействий в регуляции репродуктивной функции принимают участие другие гормоны, нейrogормоны и биологически активные вещества. Это связано в первую очередь с механизмами действия основных гормонов, участвующих в регуляции функции гонад. Показано, что моноамины являются регуляторами секреции как гипоталамических пептидных нейrogормонов, так и аденогипофизарных гормонов. Возможно, гипоталамические серотонинергические механизмы могут служить посредниками при действии продолжительности фотопериода на физиологические процессы [Olcese et al., 1980].

По-видимому, в регуляции репродуктивной функции рыб принимают участие также нейrogормоны каудальной нейросекреторной системы, некоторые нейрогипофизарные гормоны и гормоны эпифиза [Баранникова, 1981, сводные данные] (рис. 1).

В последние годы показано значение простагландинов, в особенности простагландинов $F_{2a}E_2$ в секреции гипоталамических нейrogормонов у различных позвоночных, в том числе у рыб; их введение в третий желудочек мозга у половозрелой золотой рыбки снижает концентрацию гонадотропина в крови, одновременное введение Гн РГ приводит к повышению содержания ГТГ, что свидетельствует о действии простагландинов на уровне гипоталамуса [Peter, Crim, 1979]. Имеются, однако, также данные о том, что простагландины оказывают стимулирующее действие на овуляцию. При инкубации ооцитов американской палии в среде с простагландином F_{2a} происходила частичная овуляция [Goetz, Smith, 1980]. Содержание простагландина F_{2a} в яичниках амурского вьюна снижается после введения хорионического гонадотропина. После овуляции в яичниках резко увеличивается содержание простагландина. Введение совместно с хорионическим гонадотропином индометацина (ингибитор биосинтеза простагландина) приводит к блокированию процесса овуляции и снижению концентрации простагландина в яичнике. Это позволяет предположить, что эндогенные простагландины участвуют в осуще-

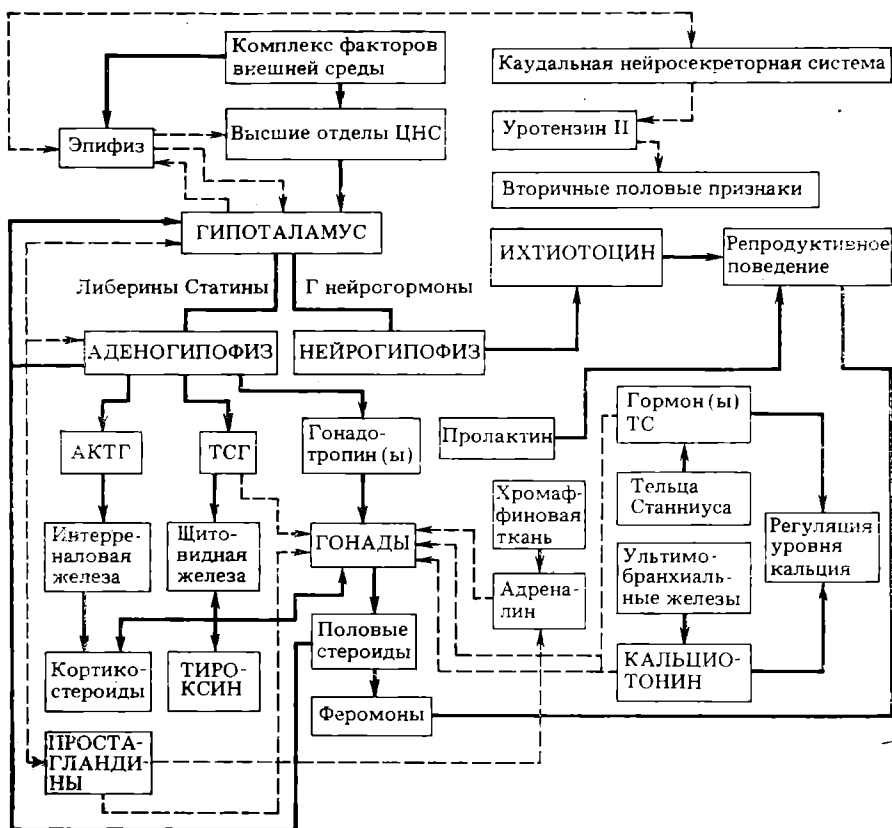


РИС. 1. Нейрогормональный контроль размножения у рыб

ствлении процесса овуляции [Ogata et al., 1979]. Сходные результаты были получены на золотой рыбке [Stacey, Pandey, 1975]. Установлено стимулирующее действие простагландина E_2 на синтез ц-АМФ в зрелых ооцитах кефали, причем существует циркадный ритм в ответах ооцитов как на гонадотропин, так и на простагландин E_2 [Куо, Watanabe, 1978]. Приведенные данные показывают, что простагландины оказывают влияние на регуляцию процессов развития и созревания половых клеток; однако механизмы этого влияния пока выяснены недостаточно, требуется дальнейшее изучение данного вопроса.

РОЛЬ ГОРМОНОВ РЯДА ЭНДОКРИННЫХ ЖЕЛЕЗ В РЕГУЛЯЦИИ РЕПРОДУКТИВНОЙ ФУНКЦИИ

Процесс развития и созревания половых клеток требует значительных изменений разных сторон метаболизма (углеводный, жировой, водный, минеральный); в связи с осуществлением размножения происходят значительные физиолого-биохимические изменения в ор-

гализме, меняется поведение и т. д. Поэтому в осуществление репродуктивного цикла вовлекается ряд гормонов и нейрогормонов кроме тех, которые непосредственно влияют на половые клетки.

Наиболее интересны в этом отношении следующие данные. Среди гормонов гипофиза значительные изменения в половом цикле выявлены для пролактиноподобного гормона, функции которого у низших позвоночных весьма широки [Баранникова, Дубровская, 1978а]. Показано участие гормона в регуляции жирового обмена, одним из органов-мишеней этого гормона у рыб является печень. Суточный ритм пролактина и гонадотропина у рыб противоположны. У осетровых (хрящевые ганоиды) установлена активация пролактинсекретирующих клеток гипофиза при миграции рыб из моря в реку и в период размножения [Баранникова, Дубровская, 1978б]. У многих костистых также показано участие пролактиноподобного гормона в регуляции размножения; возможно, он влияет на репродуктивное поведение. У сайки [Boreogadus saida (Lep.)] (семейство тресковые) пролактинсекретирующие клетки активизируются зимой, перед нерестом, при заходе в солоноватую воду, когда происходит гидратация тоцитов [Христофоров, 1978а].

Выявлены существенные изменения в состоянии тиреотропных клеток гипофиза у осетровых и костистых в связи с репродуктивной функцией. У хрящевых ганоидов при размножении наблюдается высокая функциональная активность тиреотропоцитов. После нереста в гипофизах осетра снижается содержание тиреотропного гормона [Баранникова, 1975а, 1978а]. У многих костистых при приближении нереста также повышается активность тиреотропоцитов, после размножения наблюдается их истощение [Христофоров, 1978а, и др.].

Тиреотропный гормон влияет на функцию щитовидной железы, на синтез и секрецию тиреоидных гормонов. У хрящевых ганоидов было показано, что нерест может осуществляться при сравнительно спокойном функциональном состоянии железы (самки). У самцов осетра в период нереста имеет место гиперфункция щитовидной железы [Баранникова, 1978а]. У ряда костистых показана важная роль тиреоидных гормонов в размножении. В синергизме с гонадотропными тиреоидные гормоны влияют на осуществление вителлогенеза, что было показано, например, для золотой рыбки [Hurlburt, 1977; Lam et al., 1978]. Однако у ряда лососей показано неактивное состояние щитовидной железы и высокое содержание тиреотропного гормона в гипофизе в период нереста. У хрящевых рыб тиреоидные гормоны участвуют в регуляции размножения [Sage, 1973]; по-видимому, существует большая близость тиреотропного и гонадотропного гормонов, предполагается их происхождение от одного прогормона [Fontaine, 1980а].

У осетровых в период размножения установлена высокая функциональная активность кортикотропных клеток гипофиза и интерренальной железы [Баранникова, 1978а]. Повышение функциональной активности кортикотропных клеток гипофиза при осуществлении нереста показано также у ряда видов костистых рыб, в особенности

при одновременном икрометании [Моисеева, 1973; Pavlovic, Pantic, 1975; и др.]. Вопрос о роли кортикостероидов (КС) в регуляции функции гонад весьма сложен. Были получены данные о созревании самок вьюна при введении КС [Киршенблат, 1961]. На отдельных видах костистых получены данные об участии КС в созревании ооцитов и овуляции [Donaldson, 1973; Goswami, Sundararaj, 1974]. Гонадотропный гормон гипофиза у отдельных видов, по-видимому, оказывает стимулирующее воздействие на интерреналовую железу. Однако у большинства других видов костистых КС не оказывают непосредственного влияния на созревание половых клеток.

Несмотря на это, у многих исследованных рыб и амфибий установлена активация интерреналовой железы в период размножения и повышение содержания КС в крови в период нереста [Lofts, Vern, 1972; Баранникова, 1978a]. Сходные данные получены для хрящевых ганоидов (на примере осетра). Показано, что перед нерестом интерреналовая железа находится в состоянии гиперфункции. Секреторные клетки и их ядра увеличены: в цитоплазме встречаются крупные липосомы и митохондрии удлинённой формы, часто в контакте с липосомами, что свидетельствует об интенсивном стероидогенезе. При осуществлении нереста и в особенности при его окончании интерреналовая железа истощается в связи с ее бурным функционированием. У осетра после нереста снижаются размеры липосом в клетках интерреналовой железы, митохондрии имеют округлую форму. Содержание кортизола в крови наиболее высоко в период нереста; после нереста концентрация КС снижается [Баранникова и др., 1978; Васильева, Баранникова, 1978]. Очевидно, кортикостероиды в этот период играют важную роль в связи с активацией метаболических процессов, при повышении двигательной активности и при осуществлении нереста.

При анализе механизмов гормональной регуляции размножения у поли- и моноциклических рыб представляют интерес различия в динамике КС в завершающий период репродуктивного цикла. У всех изученных полициклических форм (осетровые, лососевые) после нереста происходит падение содержания КС в крови и постепенное восстановление структуры интерреналовой железы [Heyl, Carpenter, 1972; Баранникова и др., 1978]. В отличие от полициклических у ряда моноциклических форм, в частности у тихоокеанских лососей, гиперфункция интерреналовой железы в период нереста сопровождается не снижением содержания КС после нереста, а напротив, его дальнейшим повышением, что объясняется нарушением метаболизма КС и связывается с посленерестовой гибелью этих рыб [Idler, Truscott, 1972]. Однако у близких к нересту горбуши и кеты содержание КС в крови снижено, хотя и не возвращается к преднерестовому уровню [Ардашов и др., 1975].

Кроме гормонов интерреналовой железы, существенные изменения в связи с размножением установлены в функции телец Станниуса и ультимобронхиальных желез. Тельца Станниуса (эндокринные железы, не имеющие гомологов у высших позвоночных), по-видимому, продуцируют гипокальцин, гормон, регулирующий уровень каль-

ция в организме. Установлена их активация у ряда видов рыб при осуществлении размножения [Межнин, 1977; Баранникова и др., 1979а, б; Subhedar et al., 1979]. В период нереста у лосося была установлена также повышенная активность ультимобронхиальных желез и увеличение содержания кальцитонина [Fontaine, 1976]. Таким образом, в период размножения происходит активация системы, регулирующей содержание кальция в организме. Действительно, показано, что у радужной форели концентрация кальция в сыворотке крови повышается в период гаметогенеза, достигая значительных величин при нересте [Whitehead et al., 1980].

Ниже приведены современные данные о нейрогормональном контроле размножения у рыб (см. схему — рис. 1). Многие звенья этой системы связаны между собой сложными положительными и отрицательными обратными связями. Это обеспечивает саморегуляцию системы и надежность ее работы в обеспечении гомеостаза и приспособительных реакций организма [Баранникова, 1981].

ГИПОТАЛАМИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ РЕПРОДУКТИВНОЙ ФУНКЦИИ РЫБ

У рыб, как и у других позвоночных, установлено наличие Гн РГ в гипоталамусе [Поленов, 1975; Баранникова, 1981]. Вопрос о локализации выработки этого нейрогормона в гипоталамусе рыб различных групп не получил полного решения. У костистых, согласно ряду данных, этот нейрогормон вырабатывается в латеральном ядре гипоталамуса. У ряда видов рыб выявлены изменения в преоптико-гипофизарной нейросекреторной системе в связи с репродуктивным циклом. У костистых рыб установлена тесная функциональная взаимосвязь крупноклеточных и мелкоклеточных ядер гипоталамуса; по-видимому, регуляция функций аденогипофиза осуществляется совместно этими формациями [Ekengren, Terlou, 1978].

В настоящее время имеются также данные, указывающие на наличие в гипоталамусе костистых рыб гонадотропин-ингибирующего фактора (Гн ИГ). Так, нарушения определенных областей латерального ядра у половозрелой золотой рыбки, содержащейся при низких температурах, при которых в норме не происходит созревания половых клеток, привело к повышению уровня гонадотропина в сыворотке крови и к овуляции. Таким образом, латеральное ядро у этого вида рассматривается как источник и Гн РГ и Гн ИГ [Peter, Crim, 1979]. Не исключается также, что через это ядро проходят основные пути, доставляющие нейрогормоны в гипофиз. С применением тех же методик показано, что у золотой рыбки фактор, тормозящий выведение гонадотропина, по-видимому, локализован в передней преоптической области [Peter, Paulenci, 1980].

Введение экстрактов гипоталамуса рыб рыбам приводит к выведению гонадотропина в кровь, причем эффект Гн РГ обнаруживается через короткие сроки (несколько минут). Действие Гн РГ костистых рыб на гонадотропоциты (ГТЦ) близко к действию люлиберина (ЛГ

РГ) млекопитающих, или синтетического препарата ЛГ РГ. Возможно, что Гн РГ костистых несколько отличается от ЛГ РГ млекопитающих, так как при применении на рыбах необходимы высокие дозы ЛГ РГ для получения эффекта, однако в основном структура этих нейrogормонов, очевидно, близка [Ball et al., 1980; Баранникова, 1981, сводные данные]. С помощью иммунохимических методов показано, что нейроны, иммунореактивные с ЛГ РГ, встречаются у некоторых видов костистых (но не у всех) в области латерального ядра, но также и в переднем мозге [Schreibman et al., 1979]. Однако разрушение области переднего мозга не приводило к нарушению репродуктивной активности [Peter, Crim, 1979]. В отношении хрящевых ганглидов пока нет четких экспериментальных данных, свидетельствующих о локализации структур, вырабатывающих Гн РГ в гипоталамусе.

Для костистых рыб показана двойная иннервация ГТЦ гипофиза — пептидергическая и аминергическая. Пептидергические волокна, очевидно, могут происходить из латерального и из преоптического ядер, а аминергические, по-видимому, из паравентрикулярного органа и из других областей. Моноамины прямо не влияют на выделение ГТГ, однако, вероятно, модулируют ответ гонадотропоцитов на действие Гн РГ и Гн ИГ. Возможно также влияние моноаминов на продукцию этих факторов в нейросекреторных ядрах гипоталамуса [Oordt, Ekengren, 1978; Ball et al., 1980]. Участие нейросекреторных структур в продукции Гн РГ подтверждено связыванием меченых половых стероидов — это установлено для латерального ядра у ряда костистых и для переднего мозга для золотой рыбки и меченосца. Имплантация антиэстрогенов в латеральное ядро повышает секрецию ГТГ, тогда как при введении его в преоптическое ядро этот эффект не был получен [Billard, Peter, 1977]. У пестряток атлантического лосося имплантация тестостерона в область латерального ядра приводит к повышению уровня ГТГ в гипофизе и вызывает развитие гонад. В этом случае, очевидно, имеется положительная обратная связь между половыми стероидами Гн РГ и ГТГ. Возможно, что это часть механизма наступления раннего полового созревания у самцов [Crim, Peter, 1978].

Рецепторы Гн РГ, как и других гормонов белковой природы, локализованы в мембранах секреторных клеток гипофиза, вырабатывающих гонадотропин. Состояние рецепторной системы гонадотропоцитов значительно различается в зависимости от их функционального состояния, связанного с моментом репродуктивного цикла. Так, у радужной форели в начале гаметогенеза ЛГ РГ почти не дает реакции; при завершении сперматогенеза и созревании ооцитов эффект от воздействия Гн РГ усиливается и в период овуляции выражен наиболее значительно [Weil et al., 1978]. Введение Гн РГ приводит к выведению секреторных включений из ГТЦ; уровень гонадотропного гормона в крови повышается.

У рыб с различной экологией существуют различия в реакции на Гн РГ. Так, введение ЛГ РГ лососевым приводит к сравнительно незначительному повышению уровня гонадотропина в крови; напро-

тив. введение того же препарата карпу приводит к значительному повышению содержания Гн РГ как в крови, так и в гипофизе (Weil et al., 1975).

В результате многократных инъекций ЛГ РГ у нескольких видов рыб была получена овуляция [Peter, Crim, 1979; Баранникова, 1981, сводные данные], однако в большинстве случаев не удалось получить полного созревания при этом воздействии. У карпа в результате введения ЛГ РГ произошло перемещение ядер ооцитов к анимальному полюсу, что является следствием повышения содержания гонадотропина в крови [Weil et al., 1980]. Концентрация гонадотропина в крови серебряного карася повышается при введении ЛГ РГ и его суперактивного аналога [Peter, 1980]. В опытах *in vitro* получено выделение ГТГ из гипофизов неполовозрелой радужной форели при инкубации с ЛГ РГ после введения рыбам *in vitro* тестостерона. Это указывает на тесное взаимодействие половых стероидов, гонадотропина и Гн РГ [Crim, Evans, 1980]. Функция гипоталамических центров, регулирующих секрецию гонадотропинов, зависит также от эпифиза, который участвует в передаче информации о продолжительности фотопериода, является медиатором циркадного ритма. Показано, что у рыб мелатонин эпифиза оказывает антигонадотропное действие [De-Vlaming, Vodienic, 1977a].

ГОНАДОТРОПИНЫ

В настоящее время получено много новых данных по биохимии и свойствам гонадотропинов рыб, по локализации их выработки в гипофизе у рыб на разных этапах полового цикла; подробно изучается вопрос о числе ГТГ, вырабатываемых в гипофизе рыб. Разработка этих направлений стала возможной в результате получения очищенных препаратов ГТГ гипофиза рыб.

Получены очищенные ГТГ у ряда видов костистых рыб — карпа, чавычи, кеты, радужной форели, тилапии [Peter, Crim, 1979; Зенкевич и др., 1980], хрящевых рыб [Sumter et al., 1978]. Кроме того, получены очищенные гонадотропины хрящевых ганоидов, севрюги и осетра [Burzawa-Gerard et al., 1975; Зенкевич, Лаце, 1979]. Наиболее подробно изучен очищенный гонадотропин лососей; он оказывает стимулирующее действие на развитие и созревание половых клеток у многих видов костистых [Donaldson, 1973].

Гонадотропин осетровых был испытан на костистых рыбах, в опытах *in vitro* на амфибиях и осетровых, а также *in vivo* на самках осетра и севрюги. Установлено, что удельная активность ГТГ осетровых более высока при использовании амфибий и осетровых, чем при тестировании на костистых [Гончаров и др., 1976].

Получены данные о гетерогенности фракции, содержащей гонадотропин у костистых и осетровых [Бурлаков, 1975; Бурлаков и др., 1979б; Гончаров и др., 1980]. В последние годы возрастает число работ, в которых доказывается наличие двух ГТГ в гипофизе рыб, а не одного ГТГ с широкой сферой действия.

Большой интерес представляют в этом отношении работы Идлера с соавторами, выделившими из гипофиза костистых (камбаловые, лососевые) два гонадотропина — ГТГ созревания и ГТГ вителлогенеза [Idler et al., 1975; Campbell, Idler, 1977]. Последующие исследования показали, что эти два ГТГ различаются по аминокислотному составу, ГТГ созревания — гликопротеиновый гормон с высоким содержанием углеводов, а ГТГ вителлогенеза отличается низким содержанием углеводов. Иммунологическая перекрестная реакция между этими гормонами весьма слаба [Ng, Idler, 1978, 1979]. Показана также различная сфера действия двух гонадотропинов костистых.

Гормон созревания вызывает созревание ооцитов, спермиацию, овуляцию. Подобно лютеинизирующему гормону (ЛГ) высших позвоночных он стимулирует стероидогенную ткань гонад к секреции стероидов. У гипофизэктомированной камбалы сперматогенез также вызывается гормоном созревания. Этот же гормон нужен при осуществлении вителлогенеза; благодаря стимуляции секреции эстрадиола он участвует в образовании вителлогенина. Гормон вителлогенеза, по-видимому, не участвует в регуляции созревания половых клеток, овуляции и спермиации. Его основная функция состоит в регуляции включения вителлогенина в ооцит. Таким образом, в регуляции процесса вителлогенеза участвуют оба ГТГ [Idler, Campbell, 1980; Ng et al., 1980; Ng, Idler, 1980].

При изучении цитологии гипофиза рыб в ряде работ доказано наличие двух типов гонадотропных клеток, один из которых проявляет активность при осуществлении вителлогенеза, а другой при созревании половых клеток. Однако эти два типа клеток удается выявить не у всех видов [Баранникова, 1975г, 1981, сводные данные]. С применением иммуофлуоресцентного метода, с использованием ранее выделенных гормонов созревания и вителлогенеза показано, что локализация ГТЦ иммунореактивных к разным гормонам в гипофизе камбалы различна [Burton et al., 1981]. Таким образом, для ряда видов костистых доказано наличие двух ГТГ; в то же время в литературе имеется много данных, требующих дополнительного изучения и интерпретации с точки зрения изложенной теории.

Установлено, что гликопротеиновый ГТГ костистых рыб, как и у других позвоночных, состоит из двух субъединиц — α и β . β -субъединица играет главную роль в определении функциональной роли гормона и его филогенетической специфичности (Dufour et al., 1979). Образованы гибридные молекулы в результате диссоциации ЛГ быка, ГТГ карпа и осетровых. Гибридное образование ЛГ быка и ГТГ карпа было также активно выявлено в увеличении Ц-АМФ в яичниках угря, как ГТГ карпа; однако активность гибридной молекулы не выявилась при действии на аденилциклазу в яичниках золотой рыбки [Fontaine, 1980b].

В настоящее время у ряда видов выявлены различия в гонадотропинах у самцов и самок рыб. Так, гонадотропная активность гипофизов самок кеты и горбуши (при тестировании на самках вьюна и на самцах лягушек) оказалась более высокой, чем у самцов (на IV и V СЗГ) [Веригин, Макеева, 1971; Боев, 1979].

Биохимическое изучение гонадотропина самок и самцов кеты также показало их различия. В ГТГ самок обнаружена дополнительная иммунохимически активная фракция вещества с антигенными свойствами гонадотропного гормона; предполагается наличие двух антигенных структур ГТГ у кеты, обусловленных половой специфичностью. [Зенкевич и др., 1981]. При исследовании половых различий гонадотропина чавычи было также показано, что гонадотропины самок отличаются от гонадотропинов самцов по иммунологическим свойствам и по аминокислотному составу. Предполагается, что это связано с тем, что у рыб разного пола имеются различные и специфические для каждого пола рецепторы (Breton et al., 1978).

У карпа гонадотропная активность гипофиза самок выше, чем у самцов, примерно в 2 раза [Branc, Abraham, 1968]. У черноморской камбалы калкана гонадотропная активность ацетонированных гипофизов самцов (при тестировании на вьюнах), напротив, значительно более высока (в 8 раз), чем у самок; это обнаружено у рыб с различным состоянием половых желез (III, IV, V, VI—II СЗГ) [Золотницкий, 1977]. Однако эти различия не удалось выявить при тестировании на рыбах того же вида. Оказалось, что разные фракции гипофиза, содержащие гонадотропную активность, различаются у самцов и самок [Бурлаков и др., 1979б].

Большая часть исследований выполненных на осетровых, свидетельствует о том, что в гипофизах самцов и самок в одинаковые моменты полового цикла гонадотропная активность гипофиза близка или одинакова (при тестировании на вьюнах и на лягушках). Это было показано для осетра в речной период анадромной миграции и для волго-каспийской севрюги как в реке, так и в морской период жизни [Баранникова, 1969; Баранникова и др., 1979б; Баранникова, Фадеева, 1981]. При изучении кубанской севрюги в низовьях реки была выявлена несколько более низкая гонадотропная активность гипофиза у самцов по сравнению с самками. Однако у рыб в районе нерестилиц не было обнаружено различий в гонадотропной активности гипофизов у самок и самцов IV СЗГ [Баранникова, 1949]. Возможно, что работы с очищенными препаратами гонадотропинов осетровых приведут к дальнейшей разработке этого интересного вопроса. Оценка гонадотропной активности гипофизов при использовании обычных тестов (самки вьюна, самцы лягушки) недостаточна, так как эффекты гормона зависят также от состояния рецепторной системы. При проведении аналитического диск-электрофореза в полиакриламидном геле из гипофиза русского осетра выделены три фракции с гонадотропной активностью, выявлены различия в активности разных фракций у особей разного пола в течение полового цикла [Бурлаков, 1978].

Развитие радиоиммунологических методов (РИА) изучения содержания гормонов у рыб привело к выявлению суточных, циркадных ритмов секреции ГТГ в гипофизе рыб. Суточная ритмика выявлена также в синтезе и секреции других гормонов гипофиза, например пролактина и половых стероидов. У *Notemigonus crysoleucas* максимальное содержание гонадотропина в крови отмечено к концу световой фазы; при воздействии гонадотропином лосося стимулирую-

щий эффект проявляется лишь при введении в начале световой фазы, т. е. ответ гонад максимален в период, когда содержание ГТГ в гипофизе минимальное [De-Vlaming, Vodicanik, 1977a, в]. Циркадные ритмы секреции гонадотропина, как правило, почти не выражены у незрелых рыб или у рыб с регрессирующими гонадами (золотая рыбка). Напротив, у зрелых рыб суточные колебания секреции ГТГ выражены значительно [Peter, Crim, 1979]. Существование, что ответы ооцитов на гонадотропин *in vitro* также имеют циркадные ритмы. Подъем Ц-АМФ в ооцитах кефали после воздействия экзогенным гонадотропином находится в зависимости от световой фазы [Kuo, Watanabe, 1978]. У других рыб продолжительность фотопериода оказывает влияние на ритм синтеза (секреции) ГТГ [Hontela, Peter, 1978; Whitehead et al., 1978, 1979].

Уровень секреции гонадотропина находится также в зависимости от температуры. При повышении температуры усиливается секреция ГТГ у золотой рыбки, сомика и многих других рыб [Gillet, Billard, 1977; Sundararaj et al., 1978]. В настоящее время при использовании воздействий изменяющимся фотопериодом и температурой у рыб с различной экологией значительно изменяют в аквакультуре ход полового цикла и продуктивность видов [Казанский, 1963, 1975; Богданова, Конрадт, 1979; Breton et al., 1980a, 1980b. Whitehead, Bromage, 1980].

Мало разработан вопрос о генетической детерминированности выработки ГТГ у рыб. У меченосца (*Xiphophorus maculatus*) открыт ген, который контролирует гипофизарно-гонадные взаимосвязи. Ген контролирует возраст и размеры, при которых происходит дифференцировка гонадотропинов гипофиза и наступает их физиологическая активность, что определяет начало половой зрелости [Schreibman, Kallman, 1978]. У карпов различных линий при завершении созревания ооцитов, при одинаковом состоянии половых желез, концентрации ГТГ в крови различается почти в 2 раза [Weil et al., 1980]. Таким образом, функция гонадотропных клеток гипофиза и содержание ГТГ в гипофизе и в крови находятся в зависимости от момента полового цикла, пола рыб, их генотипа и особенностей экологии размножения.

В различные периоды полового цикла существуют определенные закономерности регуляции развития и созревания половых клеток; кроме того, у рыб с различной экологией существуют также специфические черты гормональных регуляторных механизмов, обеспечивающих развитие половых клеток, размножение рыб и развитие потомства в резко различающихся экологических условиях.

ОСОБЕННОСТИ ГОНАДОТРОПНОЙ ФУНКЦИИ ГИПОФИЗА У РЫБ В НАЧАЛЕ ОЧЕРЕДНОЙ ВОЛНЫ ГАМЕТОГЕНЕЗА

У костистых рыб с различной экологией размножения наблюдаются существенные изменения гонадотропной функции гипофиза в начале процесса вителлогенеза у самок, делений сперматогоний и их превращений в сперматоциты у самцов.

Подробно изучены изменения гонадотропцитов гипофиза, содержание ГТГ в гипофизе и в плазме крови у ряда видов лососевых (лосось, радужная форель, перка, кумжа). С применением радиоиммунологического анализа показано, что содержание ГТГ у неполовозрелых особей чрезвычайно низкое. В начале волны гаметогенеза у самцов и самок концентрация ГТГ в крови несколько увеличивается; его содержание в гипофизе низкое. В период вителлогенеза у лососевых уровень ГТГ в крови остается сравнительно низким [Crim et al., 1975; Crim, Idler, 1978a, b].

Изменения концентрации гонадотропина в гипофизе соответствовали изменениям состояния гонадотропцитов. Наличие в ГТЦ гипофиза гранул и глобул соответствует депоированию секрета и его высокому содержанию в гипофизе. В период интенсивной отдачи секрета, что наблюдается при осуществлении вителлогенеза, в гипофизе радужной форели ГТЦ переходят в цистернальную стадию. Цитоплазма лишена гранул, вакуолизирована, содержит обширные цистерны гранулярной эндоплазматической сети. В гипофизе в этот период концентрация ГТГ низкая, что связано с его участием в регуляции вителлогенеза. У самок радужной форели цистернальная стадия длится с июля по октябрь, что соответствует периоду вителлогенеза, в течение которого, следовательно, необходимо постоянное регулирующее влияние ГТГ. У самцов этого вида цистернальная стадия более короткая (сентябрь) и совпадает с периодом интенсивного сперматогенеза [Peute et al., 1978; Oordt et al., 1978].

В начальный период интенсивного вителлогенеза ядра ГТЦ кеты имеют максимальные размеры, что, очевидно, связано с повышением их функциональной активности [Христофоров и др., 1981].

У карликовых самцов атлантического лосося при осуществлении сперматогенеза происходит увеличение размеров проксимальной зоны дистальной доли за счет возрастания числа, размеров и функциональной активности ГТЦ (Мурза, 1978). Эти данные согласуются с повышением содержания ГТЦ в сыворотке крови, которое наблюдается у карликовых самцов при начале волны сперматогенеза. Концентрация ГТГ в гипофизе с августа по декабрь (время нереста) увеличивается более чем в 100 раз. У одновозрастных неполовозрелых пестряток лосося (самцов и самок) содержание гонадотропина оставалось низким в течение всего года [Dodd et al., 1978]. Повышение функциональной активности ГТЦ наблюдается также у тресковых (на примере сайки) в начале вителлогенеза (осенний период) и при осуществлении сперматогонимальных делений у самцов. Это выражается в увеличении размеров клеток и их ядер, возрастает содержание секреторных гранул в цитоплазме. В дальнейшем, в период интенсивного вителлогенеза, усиливается дегрануляция гонадотропных клеток [Христофоров, 1978a].

У костистых рыб, размножающихся в весенне-летний период, среди которых наиболее подробно изучены карповые (карп, линь, золотая рыбка), подъем содержания ГТГ в крови и в гипофизе имеет место в период вителлогенеза [Billard et al., 1978]. Температура яв-

ляется важнейшим фактором, регулирующим гонадотропную функцию гипофиза у этих рыб.

Получены также данные относительно изменений гонадотропной функции гипофиза у осетровых (рыбы с весенне-летним нерестом) в начале и при осуществлении гаметогенеза [Баранникова и др., 1979б; Баранникова, Фадеева, 1981]. Начало процесса вителлогенеза у большинства видов происходит в морской период жизни; деления сперматогоний и превращение сперматогоний в сперматоциты осуществляется либо в море, либо в речной период жизни, в зависимости от принадлежности рыб к озимым или яровым формам. У рыб с гонадами II стадии зрелости (ооциты периода протоплазматического роста у самок, сперматогонии у самцов) ГТЦ находятся в состоянии низкой активности. Гонадотропная активность гипофиза севрюги и осетра при использовании обычных тест объектов чрезвычайно низка; увеличение дозировки более чем в 100 раз дает слабую положительную реакцию. Неясно, является ли этот ответ результатом специфического влияния гонадотропина. В период подготовки к накоплению желтка и в начале вителлогенеза происходит существенная активация гонадотропоцитов (на примере севрюги). Ядра ГТЦ увеличены в размерах, резко полиморфны, в цитоплазме содержатся грубые гранулы. Сходные проявления наблюдаются в гипофизе самцов севрюги в начале очередной волны гаметогенеза. Гонадотропная активность гипофиза этих рыб возрастает по сравнению с особями II СЗГ. Однако в крови не наблюдается значительного повышения содержания ГТГ.

Во второй половине вителлогенеза функция ГТЦ осуществляется более спокойно; эти данные были получены лишь на основании гистологического анализа и требуют дальнейшего уточнения. В завершающий период репродуктивного цикла происходит значительное повышение функциональной активности ГТЦ.

ГОНАДОТРОПНАЯ ФУНКЦИЯ ГИПОФИЗА В ЗАВЕРШАЮЩИЙ ПЕРИОД РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА

Наиболее подробно изучены изменения гонадотропоцитов и содержание ГТГ при созревании половых клеток, овуляции и спермиации. У лососевых разных видов с осенне-зимним нерестом показаны изменения гонадотропной функции гипофиза при созревании половых клеток и нереста. Характерной особенностью большинства видов является значительная асинхронность в развитии ГТЦ несмотря на то, что происходит единовременное икрометание. В гипофизе белорыбцы секреторный цикл ГТЦ завершается образованием базофильного секрета и его выведением из гипофиза в период размножения [Гербильский, 1947].

В течение полового цикла максимальное содержание ГТГ в плазме крови наблюдается у лососей в период нереста и вскоре после него; уровень ГТГ в гипофизе изменяется менее резко [Crim, et al., 1975;

(Stim, Idler, 1978a, b). В период нереста в гипофизе многие гонадотропоциты переходят в цистернальную стадию, что свидетельствует об интенсивном выведении секрета; однако после нереста у части гонадотропоцитов в цитоплазме сохраняются гранулы и глобулы. Это совпадает с результатами гистологического анализа гипофиза лососей (на примере кеты) [Христофоров и др., 1981] и с приведенными выше данными РИА содержания ГТГ в крови и в гипофизе.

При детальном прослеживании содержания ГТГ в крови у радужной форели на последовательных этапах созревания ооцитов оказалось, что его концентрация резко возрастает при начале миграции зародышевого пузырька к периферии ооцита и увеличивается до завершения мейоза и овуляции [Fostier et al., 1978]. У самцов радужной форели наиболее высокое содержание ГТГ в плазме крови наблюдалось при спермации. У самок форели уровень ГТГ при нересте был в 7 раз выше, чем у самцов [Weil et al., 1978]. Определение гонадотропной активности гипофиза кеты и горбуши методом биологического тестирования также показало, что у самок гонадотропная активность выше, чем у самцов [Боев, 1979; Христофоров и др., 1981].

У горбуши и нерки была отмечена значительно более высокая (в 10—30 раз) концентрация гонадотропина в крови при нересте по сравнению с тем, что наблюдалось у лососей при созревании на заводах [Billard et al., 1978]. У кеты и горбуши с гонадами V стадии зрелости (СЗ) после отцеживания икры в гипофизе также остается много функционирующих ГТЦ, наблюдаются митозы; при тестировании гипофизов рыб с гонадами IV и V СЗ разница была незначительной [Баранникова, неопубликованные данные; Боев, 1979].

У радужной форели после отцеживания икры уровень ГТГ в крови (РИА) возрастал в течение длительного периода и снизился лишь на 41-й день после нереста. У самок, у которых не была отцежена икра, уровень ГТГ после нереста достигал еще более высоких величин; снижение не произошло до величин, отмеченных у первой группы рыб [Jalabert, Breton, 1980]. Возможно, что это связано с участием ГТГ в осуществлении репродуктивного поведения. Характерной особенностью гонадотропной функции гипофиза лососевых является постепенное возрастание содержания ГТГ как в крови, так и в гипофизе при приближении нереста, а также довольно длительное сохранение сравнительно высокой концентрации ГТГ в посленерестовый период.

При сравнении уровня гонадотропина в гипофизе (РИА) у лососевых и у карпа показано, что у карпа его уровень в 15 раз выше, чем у форели [Weil et al., 1978]. Показаны различия в реакции различных рыб на введение ГТГ лососевых и карповых. Для получения созревания половых желез ряда видов карповых нужны весьма высокие дозы ГТГ лососевых (Гербильский, 1947). Созревание лососевых после введения экзогенного гонадотропина происходит медленно, в течение нескольких суток, что, связано, очевидно, прежде всего с низкими температурами воды, при которых размножаются виды с осенне-зимним нерестом. Процесс созревания половых клеток у лососей может осуществляться в весьма различных условиях; в садках без специ-

альной гормональной стимуляции, в предустьевых участках моря, в условиях соленой воды. Это свидетельствует о меньшей зависимости процесса созревания половых клеток у лососевых от внешних факторов, нежели это имеет место, например, у весеннеперестояющихся карповых, осетровых и других рыб. Важную роль, вероятно, играет эндогенный ритм; изменения продолжительности фотопериода и температура оказывают дополнительное уточняющее воздействие [Billard et al., 1978].

У рыб, размножающихся в весенне-летний период (карповые и др.), созревание половых клеток и перест осуществляются при строго определенных показателях внешних факторов. Эти рыбы «ждут» их наступления иногда в течение нескольких месяцев и лишь при наличии комплекса необходимых факторов переходят в перестное состояние. В связи с этим гонадотропная активность гипофиза достигает максимальных величин задолго до переста, половые клетки также подготовлены к вымету. При осуществлении переста уровень гонадотропина в крови резко возрастает в результате его залпового выведения из гипофиза. Для карпа, линя и золотой рыбки с использованием РИА показано: в период переста уровень ГТГ в крови достигает максимальных величин в течение всего полового цикла. После переста концентрация ГТГ снижается, однако в ранний послеперестовый период у карпа и линя отмечено высокое содержание ГТГ в гипофизе [Bieniarz et al., 1978; Breton et al., 1980a, 1980b].

Высокой остается активность ГТЦ бычка-мартовика (вид с единовременным икрометанием) в ранний послеперестовый период, что связывается с высокой стероидогенной активностью гонад в этот период [Моисеева, 1975]. Гонадотропная активность гипофиза остается высокой у камбалы калкана после переста, хотя по сравнению с предперестовым состоянием происходит ее снижение [Золотницкий, 1977].

В поздний послеперестовый период в гипофизе большинства рыб происходит значительное снижение концентрации ГТГ. У осетровых, для которых характерен весенне-летний перест и единовременное икрометание, были выявлены четкие изменения гонадотропной функции гипофиза в связи с завершением репродуктивного цикла [Баранникова, 1949, 1969, 1978a]. При изучении ультраструктуры гонадотропоцитов осетра у самок в предперестном состоянии (IV СЗГ) выявлены клетки в различном функциональном состоянии; темные, светлые, опустошенные и цистернальные. Темные клетки содержат большое число гранул, заполняющих цитоплазму. В светлых и в особенности в опустошенных клетках число гранул снижается в связи с активным функционированием ГТЦ. У рыб IV ЗГ в гипофизе в небольшом числе встречаются цистернальные истощенные клетки, содержащие обширные цистерны эндоплазматического ретикулума; секреторные гранулы редки [Баранникова, Ефимова, 1981]. В этот период в гипофизе обнаруживается высокое содержание ГТГ, однако его поступление в кровь находится на среднем уровне (11 нг/мл, самки сеvroги IV СЗГ). У самцов IV СЗГ в сыворотке крови содержится гораздо меньше ГТГ. В период переста происходит разрушение ГТЦ, больших участков железистой паренхимы и выведение секрета из железы.

Гонадотропная активность гипофиза у перестяющихся рыб (метод тес-тирования) резко падает; после переста ее величина снижается еще более.

В сыворотке крови в период переста происходит резкое повышение концентрации ГТГ (РИА), после переста его уровень резко падает [Баранникова и др., 1981а; Букóвская, 1981а, 1981б].

Полученные данные совпадают с результатами гистологического и электрошо-микроскопического анализа гипофиза. Показано, что у самок осетра после переста (IV СЗГ) в популяции ГТЦ гипофиза резко снижается относительное значение темных клеток, содержащих гранулы, преобладают опустошенные и цистернальные клетки, что свидетельствует об истощении железы [Баранникова и др., 1982; Ефимова, 1982]. Таким образом, динамика изменений концентрации ГТГ в крови и в гипофизе у осетровых в завершающий период репродуктивного цикла близка к таковым у других рыб с одновременным прекращением, размножающимся в весенне-летний период.

ГТГ гипофиза регулирует некоторые этапы развития половых клеток прямо, однако важнейшая роль ГТГ состоит в стимуляции стероидогенной ткани гонад. Для этого действия достаточен сравнительно низкий уровень ГТГ в циркуляции.

В экспериментах четко доказано, что секреция эстрогенов и андрогенов у лососевых и камбаловых стимулируется гормоном созревания. Этот гормон вызывает повышение уровня эстрадиола у незрелых самок радужной форели, у неполовозрелых рыб обоего пола возрастает также уровень андрогенов. Повышение секреции половых стероидов получено на гипофизэктомизированных камбалах при введении гормона созревания, полученного из гипофизов лососей и камбаловых [Idler, Campbell, 1980; Ng, Idler, 1980].

При воздействии на рыб (гиляпия) металибуром — ингибитором синтеза гонадотропного гормона, в клетках гипофиза произошло подавление процессов гаметогенеза и созревания у рыб обоего пола. У самцов при этих воздействиях замедлялась дифференцировка интерстициальных клеток, связанных с выработкой стероидов [Chiba et al., 1978]. Эти данные также подтверждают роль ГТГ гипофиза в стимуляции стероидогенной ткани. Продуцируемые половые стероиды во взаимодействии с другими гормонами осуществляют регулирующее влияние на развитие и созревание половых клеток.

ПОЛОВЫЕ ГОРМОНЫ И ИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С ГОНАДОТРОПИНАМИ

Половые гормоны (эстрогены и андрогены) вырабатываются в гонадах рыб под влиянием ГТГ гипофиза. Как указывалось выше, предполагается, что эту функцию выполняет гормон созревания. Локализация стероидогенной ткани в половых железах самок и самцов рыб различных групп, пути биосинтеза стероидов и их многообразные эффекты у рыб изложены в ряде сводок [Lofts, Bern, 1972; Lambert, Oordt, 1974; Баранникова, 1975 г; Guraya, 1976a, 1976b; Hoar, Nagahama, 1978; и др.].

В статье будут рассмотрены лишь данные об участии половых стероидов (совместно с другими гормонами) в регуляции развития и созревания половых клеток. Следует напомнить, что пути биосинтеза андрогенов и эстрогенов одинаковы и что промежуточные звенья биосинтеза могут являться одновременно самостоятельными гормонами (например, прогестерон); и в женских и в мужских гонадах вырабатываются как эстрогены, так и андрогены, однако их соотношение у самок и самцов различно.

Половые стероиды оказывают существенное влияние на регуляцию репродуктивной функции рыб в качестве одного из основных звеньев в системе Гн РГ — ГТГ—стероиды, связанных положительными и отрицательными обратными связями. У ряда рыб после введения стероидов наблюдаются дегенеративные изменения в гонадах. При созревании ооцитов содержание ГТГ в крови высокое; в этот период снижается концентрация эстрадиола, что свидетельствует о наличии отрицательной обратной связи между гонадотропином и половыми стероидами в этот период.

Введение тестостерона неполовозрелой радужной форели приводит к увеличению концентрации ГТГ в гипофизе более чем в 20 раз, что в наибольшей степени выражено у самцов; в крови содержание ГТГ было низким [Crim, Evans, 1979]. Тестостерон стимулирует выведение ГТГ из гипофиза форели *in vitro*, однако этот эффект получен только при совместном культивировании с гипоталамусом [Smith, 1979]. Имплантация тестостерона в гипофиз и латеральное ядро карликовых самцов лосося приводит к увеличению концентрации ГТГ в гипофизе. Следовательно, у этих рыб обнаруживается положительная обратная связь тестостерона и ГТГ гипофиза [Dodd et al., 1978].

Взаимодействия между Гн, РГ, ГТГ и половыми стероидами четко выявляются в опытах с кастрацией. При кастрации *Gillichthys mirabilis* происходит повышение функциональной активности нейросекреторных клеток латеральной группы латерального ядра, которые, очевидно, связаны с контролем гонадотропной функции гипофиза. После кастрации, как было показано на разных рыбах, в том числе и *Gillichthys mirabilis*, гонадотропоциты находятся в гинерактивном состоянии. Наблюдаются митозы клеток с секреторными включениями, встречается много цистернальных клеток. Это свидетельствует о значительной стимуляции гонадотропных клеток при отсутствии половых стероидов [Zambrano, 1971].

Оказалось, что в зависимости от момента полового цикла результаты кастрации оказываются различными у радужной форели. У самцов, кастрированных в апреле, когда семенники находятся в покоещемся состоянии, удаление гонад вызывает подъем ГТГ в крови в 3 раза (РНА). Введение тестостерона в данном случае не меняет уровень гонадотропина по сравнению с контролем. Однако введение тестостерона intactным рыбам приводит к повышению содержания ГТГ. В период начала очередной волны сперматогенеза (июнь) кастрация приводит к увеличению содержания ГТГ, однако введение тестостерона или эстрадиола предотвращало этот подъем. Введение половых стероидов intactным рыбам приводило к снижению ГТГ в плазме

крови. При завершении сперматогенеза (октябрь) содержание ГТГ в плазме высокое и не изменяется при кастрации, при этом введение половых стероидов кастратам и интактным рыбам не приводит к изменению уровня ГТГ. У рыб в период спермиации (декабрь) после кастрации содержание ГТГ увеличивается в 7 раз и лишь частично снижается после введения половых стероидов. В этот период стероиды являются главными факторами, вовлекаемыми в обратную связь с гипоталамо-гипофизарной системой; показано существование отрицательной обратной связи между половыми стероидами и ГТГ гипофиза [Billard, 1978]. Таким образом, в различные периоды полового цикла взаимодействия между половыми стероидами и гонадотропином носят различный характер.

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ВИТЕЛЛОГЕНЕЗА

Весьма велика роль ГТГ и половых стероидов в регуляции вителлогенеза. В результате гипофизэктомии в гонадах рыб происходит атрезия ооцитов с желтком; введение экстрактов гипофиза восстанавливает ход вителлогенеза. Необходимость ГТГ гипофиза для осуществления вителлогенеза подтверждается также данными о повышенной функциональной активности гонадотропоцитов гипофиза у костистых и осетровых в начале очередной волны гаметогенеза и некоторым повышением содержания ГТГ в крови рыб в этот период.

Большой интерес представляют данные о механизме регуляции процессов вителлогенеза у рыб. Столь сложный процесс, как накопление большого запаса трофических веществ в ооцитах, требует регуляции со стороны многих гормонов, в том числе гормонов, влияющих на различные стороны метаболизма. Показано, что богатый углеводами ГТГ, который, согласно работам Идлера с соавторами, называется гормоном созревания, стимулирует секрецию эстрогенов, которые влияют на синтез белков в печени, на мобилизацию фосфитинов и липовителлинов из запасных веществ и на образование вителлогенина, поступающего в кровь. Образование вителлогенина у многих видов рыб происходит в основном под влиянием эстрадиола 17 β , однако на этот процесс оказывают влияние и другие стероиды — эстрон, тестостерон [van Bohemen, 1981].

По-видимому, гонадотропный гормон созревания стимулирует эндогенный вителлогенез — формирование включений в цитоплазме ооцитов с участием органелл; не исключается также возможность включения вителлогенина в желток у ряда видов под влиянием этого гормона. Поступление вителлогенина в ооцит происходит путем пиноцитоза на мембране ооцита, и начинается процесс экзогенного вителлогенеза, т. е. образование желтка за счет веществ, поступающих извне. Процесс пиноцитоза регулируется гонадотропным гормоном гипофиза, однако, судя по данным, полученным на гипофизэктомированной камбале, включение желтка в ооцит происходит под влиянием гормона вителлогенеза. Этот гормон, очевидно, также подготавливает ооциты к включению желтка. Предполагается участие двух гонадо-

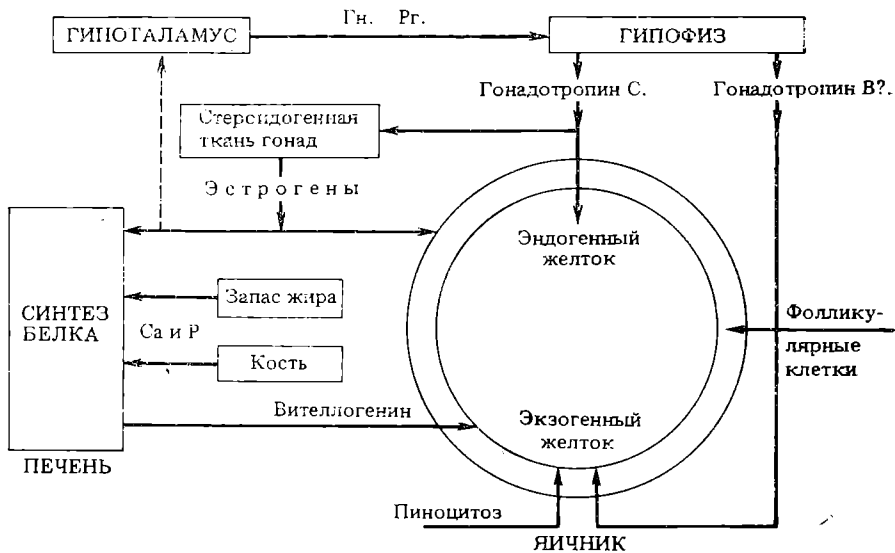


РИС. 2. Гормональный контроль вителлогенеза у костистых рыб

трошных гормонов в регуляции процесса вителлогенеза у костистых [Idler, Campbell, 1980].

Сходный механизм регуляции вителлогенеза обнаружен у радужной форели; показано, что очищенный гонадотропин лосося вызывает лишь эндогенный вителлогенез, а экзогенный вителлогенез у неполовозрелой радужной форели удалось вызвать лишь под влиянием экстракта гипофиза; это свидетельствует об участии другого гормона (ов) гипофиза в регуляции пиноцитозной активности и осуществлении экзогенного вителлогенеза [Uradhyay et al., 1978] (рис. 2). Однако не на всех видах рыб получены аналогичные результаты. Обработка гипофизэктомизированных сомиков (*Heteropneustes fossilis*) эстрадиолом приводила к подъему содержания вителлогенина в крови; включения желтка в ооциты не происходило. Лишь последующая обработка гонадотропином карпа или лосося приводила к синтезу вителлогенина, и к формированию ооцитов, содержащих желток [Nath, Sundararaj, 1978]. Стимуляция синтеза вителлогенина эстрадиолом показана на многих видах рыб [Olivereau, Olivereau, 1979a, b]. Этот процесс могут вызывать также андрогены. Введение андрогенов самкам золотой рыбки или морского бычка приводит к синтезу вителлогенина. Тестостерон и эстрадиол вызывают сходные изменения в клетках печени и происходит повышение уровня вителлогенина [Hori et al., 1979; Le Menn, 1979]. Возможно, в этом случае андрогены превращаются в эстрогены либо происходит взаимодействие между андрогенами и рецепторами эстрогенов в печени. Интересно, что образование вителлогенинов возможно и у самцов рыб, которым в опыте вводился эстрадиол [Emmerson et al., 1979].

Гонадотропин может вызывать синтез эстрогенов и вителлогенина у рыб до начала процесса вителлогенеза. Так, введение гонадотропина лосося неполовозрелым особям радужной форели приводит к увеличению содержания эстрогена и вителлогенина, это действие гормона созревания, гормон, бедный углеводами, не оказывает этого влияния [Idler, Campbell, 1980]. У самок и самцов неполовозрелой радужной форели в крови обнаруживается вителлогенин после введения эстрогена. В конце вителлогенеза в крови карпа содержание эстрадиола 17 β низкое. После введения самкам карпа экстракта ацетонированного гипофиза в крови повышалось содержание эстрадиола. Следовательно, стероидогенные структуры в яичнике потенциально способны к стимуляции ГТГ в различные периоды [Fostier et al., 1979].

На протяжении полового цикла содержание половых стероидов в плазме крови рыб значительно изменяется. У радужной форели концентрация эстрадиола 17 β в крови в период провителлогенеза и эндогенного вителлогенеза весьма низкая. Содержание эстрадиола 17 β повышается в начале экзогенного вителлогенеза и остается на высоком уровне до конца желткообразования. Увеличение концентрации эстрадиола в плазме крови совпадает с развитием активности 3 β гидроксистероиддегидрогеназы в клетках гранулозы [Fostier et al., 1978; Lambert et al., 1978]. У атлантического лосося концентрация вителлогенина в морской период жизни повышается по мере накопления желтка в ооцитах, приближения рыб к рекам и к периоду нереста [Idler et al., 1979].

У проходных осетровых процесс вителлогенеза также начинается в морской период жизни. У самок севрюги в море, в начале процесса вителлогенеза, уровень эстрадиола существенно выше, чем у рыб II СЗГ в тех же условиях. По-видимому, как и у костистых рыб, этот гормон необходим при осуществлении вителлогенеза у хрящевых ганоидов. Было показано также увеличение концентрации кортизола в крови в этот период [Баранникова и др., 1981а, б].

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ СОЗРЕВАНИЯ ООЦИТОВ. ДИНАМИКА ПОЛОВЫХ СТЕРОИДОВ И ИХ РОЛЬ В ЗАВЕРШАЮЩИЙ ПЕРИОД РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА

ГТГ гипофиза стимулирует синтез стероидов, которые, в свою очередь, вызывают процесс созревания ооцитов. Для осетровых, ряда видов костистых рыб и для амфибий доказано, что в клетках фолликулярного эпителия под влиянием ГТГ происходит выработка прогестерона или прогестероно-подобного вещества, которое, действуя на поверхность, вызывает созревание ооцита. Действительно, ГТГ не вызывает созревания ооцитов, лишенных фолликулярной оболочки, тогда как прогестерон в этом случае является эффективным. Под влиянием прогестероно-подобного вещества в цитоплазме ооцита образуется фактор, содействующий осуществлению созревания

ния, происходит созревание и овуляция [Детлаф и др., 1968; Гоцчаров, 1977; Nagahama, Kanatani, 1980; Ywamatsu, 1980].

Несмотря на то что созревание ооцитов и овуляция контролируются действием гонадотропинов гипофиза, пути их влияния на созревание и овуляцию несколько различны. Так, при созревании под влиянием стероидов ооциты костистых и осетровых либо не овулируют, либо овулирует лишь часть их [Детлаф и др., 1981]. В ряде работ показано участие простагландинов в осуществлении овуляции у рыб [см. выше; Jalabert et al., 1978; Goetz, Smith, 1980].

У отдельных видов рыб основным стероидом, участвующим в созревании, очевидно, является кортизол [Donaldson, 1973; Goswami, Sunduraj, 1974; Campbell et al., 1976; Lam et al., 1978].

У костистых рыб с различной экологией размножения выявлена определенная сезонная динамика содержания половых стероидов. Для карпа установлен высокий уровень эстрадиола в гонадах и в крови перед нерестом. После нереста его содержание уменьшается. Концентрация прогестерона значительно увеличивается в яичнике после нереста, а к зимовке возвращается к прежнему уровню [Horvath et al., 1978]. У радужной форели также выявлена сезонная динамика половых стероидов [Scott et al., 1980].

У осетровых (севрюга) перед нерестом в крови содержатся стероиды в высоких концентрациях. У самок и самцов уровень тестостерона в сыворотке крови одинаков, содержание прогестерона сходно; эстрадиол содержится в больших количествах у самок. После нереста снижается содержание всех стероидов. Наиболее значительно понижение концентрации прогестерона и эстрадиола у самок; у самцов происходят изменения в том же направлении, но менее выраженные [Буковская, 1981а, 1981б]. Эти данные косвенно также указывают на значение половых стероидов у осетровых в осуществлении созревания половых клеток и нереста; однако механизмы действия различных гормонов пока недостаточно выяснены.

У осетра установлено также значительное повышение активности интереналовой железы в период размножения; в кровь поступает значительное количество кортизола, к концу нереста интереналовая железа истощена [Баранникова и др., 1978]. Показано, что, кроме основного источника синтеза кортикостероидов — интереналовой железы, кортизол у некоторых видов костистых может продуцироваться стероидогенной тканью гонад [Hirose, 1976].

Рассматривая вопросы гормональной регуляции созревания ооцитов следует отметить, что индукция процесса созревания зависит не только от наличия соответствующих гормонов в необходимой концентрации, а также от способности рецепторных систем половых клеток реагировать на них. Время появления компетенции созревания по отношению к процессу развития ооцита и к моменту полового цикла неодинаково у разных рыб. Так, у лососей компетенция созревания появляется рано, задолго до завершения вителлогенеза; однако выраженность реакции ооцитов на воздействие гипофизарными гормонами зависит от фазы их развития [Сакун, 1974, 1978]. У сига, ерша и тилляпии введение препарата гипофиза приводит к

увеличению высоты фолликулярного эпителия и к интенсификации вителлогенеза, но не происходит созревания ооцитов, не завершивших трофоплазматический рост. У карпа и вьюна компетенция созревания ооцитов также появляется лишь после завершения основного вителлогенеза [Травкина, 1975; Чистова, 1975; Сакуи, 1978]. Эти различия, очевидно, имеют приспособительное значение и являются основой для адаптационной пластичности процесса размножения у рыб с различной экологией.

Половые стероиды оказывают стимулирующее влияние на процессы сперматогенеза и спермиации. Основную роль у самцов многих рыб играет тестостерон. В настоящее время недостаточно выяснено, какие процессы в семенниках контролируются ГТГ и какие осуществляются в результате опосредованного действия через половые стероиды. У гипофизэктомированного сомика (*Heteropneustes fossilis*) большие дозы тестостерона способны поддерживать как сперматогенез, так и секрецию семенных пузырьков [Naayyar et al., 1976]. Однако не у всех изученных рыб оба эти эффекта были получены при воздействии тестостероном.

У самцов незрелой радужной форели ГТГ стимулирует стероидогенную ткань гонад (клетки Лейдига и Сертоли) и вызывает созревание [Billard et al., 1978].

ГОРМОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРИ НАРУШЕНИИ ФУНКЦИИ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ

Нарушения функции половых желез у рыб могут происходить от различных причин, причем эти изменения функции могут быть как обратимыми, так и необратимыми. Рассмотрение отдельных случаев нарушения функции гонад с анализом состояния эндокринной системы позволяет полнее понять гормональные взаимодействия при регуляции репродуктивной функции, а также роль различных факторов внешней среды в функционировании нейрогормонального комплекса.

При гибридизации у рыб разных видов довольно часты случаи образования стерильных гибридов. В ряде случаев стерильность связана с нарушением нейрогормональной регуляции функции гонад. Так, у стерильных гибридов поecilievых рыб отмечено неактивное состояние клеток латерального ядра, нейрогормоны которого влияют на гонадотропную функцию гипофиза. У гибридов не были развиты гонадотропоциты гипофиза и, очевидно, отсутствовал ГТГ. Введением этим рыбам ГТГ превратило их в фертильных особей [Öztañ, 1960]. У гибрида двух карповых рыб стерильными были лишь самцы, у самок происходило развитие ооцитов. У самцов наблюдались изменения в состоянии гонадотропоцитов. Эти клетки превращались в крупные полиморфноядерные «клетки кастрации» с вакуолизированной цитоплазмой [Chiba et al., 1979]. По-видимому, у этих рыб была нарушена секреция половых стероидов.

У ряда карповых и их гибридов образуются опухоли в гонадах, затрагивающие клетки Сертоли. Эти рыбы стерильны; гипофизы их

в 3 раза больше, чем гипофизы нормальных рыб, причем увеличение происходит в результате возрастания числа гонадотропоцитов и гиперплазии клеток. Вероятно, снижение уровня стероидов в результате опухоли в гонадах привело к усилению выработки ГТГ, что свидетельствует о наличии отрицательной обратной связи между гормонами [Sonstegard et al., 1976].

У ряда видов рыб выполнены наблюдения за состоянием воспроизводительной системы при старческом угасании половой функции. У сайки (семейство тресковые) старые стерильные особи значительно отличаются по состоянию латерального ядра и гипофиза от нормально функционирующих рыб. Нейросекреторные клетки каудолатеральной области латерального ядра гиперактивны. Как и при других случаях выключения функции половых желез, у стерильных особей сайки происходит увеличение размеров гипофиза за счет возрастания числа и размеров гонадотропоцитов. В зоне их расположения наблюдаются митозы, в том числе аномальные, клетки превращаются в полиморфноядерные гигантские «клетки кастрации», цитоплазма их лишена секреторных включений [Христофоров, 1975].

Сходные изменения гонадотропных клеток гипофиза у стерильных особей наблюдали также у камбалы калкана [Моисеева, Золотницкий, 1978]. По-видимому, в связи со старением у рыб происходит не только изменение в секреции гонадотропина, но также дезинтеграция всей системы нейрогормональной регуляции организма; эти изменения необратимы [Woodhead, 1974; Христофоров, 1978б].

Функционирование нейрогормонального комплекса, регулирующего функцию гонад, находится в строгой зависимости от факторов внешней среды. Отсутствие необходимых показателей внешних факторов в определенные периоды полового цикла приводит к нарушению функций нейрогормонального комплекса и половых желез.

В настоящее время условия обитания рыб, в частности условия миграций и размножения, значительно изменились, в результате чего часто наблюдаются нарушения функции половых желез на разных этапах полового цикла. Наиболее часто эти изменения происходят у рыб в нерестовый период, когда задерживается вымет половых клеток в результате отсутствия необходимого комплекса внешних условий при наступлении нерестовых температур. Происходит атрезия овариальных фолликулов, дегенерация ооцитов, подготовленных для вымета. Эти явления имеют адаптивное значение; после завершения процесса атрезии возможно развитие половых клеток следующей генерации и осуществление нереста в последующие нерестовые сезоны при наличии благоприятных условий [Фалеева, 1965]. Таким образом, нарушения функции половых желез носят обратимый характер. Следует отметить, что частичная дегенерация отдельных ооцитов происходит при нормальной функции яичников, в особенности у рыб с асинхронным развитием половых клеток. В настоящей работе будут рассмотрены лишь изменения в организме рыб, происходящие в связи с тотальной дегенерацией половых клеток старшей генерации.

В эксперименте, после удаления гипофиза у рыб различных групп, в яичниках сохраняются лишь оогонии и ооциты периода протоплазматического роста, в семенниках — только сперматогонии [Баранникова, 1975г, сводные данные; Зубова, 1978]. Это является следствием отсутствия стимулирующего влияния ГТГ гипофиза. После завершения процесса атрезии у рыб также сохраняются лишь ооциты периода протоплазматического роста и оогонии.

У осетровых были подробно прослежены изменения гонадотропных клеток гипофиза на различных фазах атрезии. Показано, что в начальный период наблюдается увеличение размеров гонадотропоцитов и их ядер; в дальнейшем размеры клеток и ядер уменьшаются, в цитоплазме появляются грубые гранулы секреторного вещества. На конечных этапах резорбции в гипофизе ГТЦ имеют мелкие размеры, их ядра неправильной формы, часто наблюдаются пикнотические ядра. По-видимому, клетки в таком состоянии не вырабатывают ГТГ. Основную роль в резорбции играют клетки фолликулярного эпителия, фагоцитирующие желток и жир — мультифункциональная роль этих клеток [Фалеева, 1965]. При нормальной функции половых желез клетки фолликулярного эпителия являются одним из источников выработки половых стероидов у осетровых.

Процесс атрезии ооцитов был изучен у многих видов костистых рыб. На примере ерша изучены изменения гонадотропных клеток гипофиза при атрезии овариальных фолликулов. Отмечено появление в цитоплазме ГТЦ грубых гранул секрета, сохраняющихся в течение почти всего процесса резорбции. Лишь в конечный период в гипофизе появляются изменения, напоминающие посленерестовые [Фалеева, 1975]. Причина дегенерации половых клеток, очевидно, — торможение выведения гонадотропного гормона, что создает условия, подобные гипофизэктомии.

Дегенеративные изменения наблюдались в половых железах золотой рыбки при голодании. В этом случае также нарушалась гонадотропная функция гипофиза, в частности, изменялся белковый состав фракций гипофиза, снижалась гонадотропная активность железы [Bogenchuetz, Clemens, 1967a, b].

При нормальной функции гонад в клетках фолликулярного эпителия происходит синтез половых стероидов (см. выше). При атрезии яйцевых фолликулов наблюдается нарушение синтеза стероидов в гонадах. В атретической ткани у ряда костистых рыб происходило превращение прегненалона в прогестерон, но дальнейший биосинтез стероидов не осуществляется [Colombo et al., 1978]. На завершающих этапах атрезии не выявлено наличия в атретических ооцитах 5—3 β -гидроксистероиддегидрогеназы, ключевого фермента стероидогенеза [Toor et al., 1979]. Очевидно, фагоцитоз клетками фолликулярного эпителия во время атрезии несовместим с выполнением ими функции секреции стероидов.

Таким образом, к настоящему времени четко показаны нарушения при атрезии яйцевых фолликулов в двух звеньях гормональной регуляции функции половых желез — в секреции стероидов и ГТГ гипофиза. Принимая во внимание наличие сложной системы нейро-

гормональной регуляции при обеспечении функции гонад и взаимосвязанность ее отдельных звеньев, можно предположить, что при нарушении функции гонад происходит дезинтеграция всей системы. Вероятно, процесс начинается с ее высших этажей (ЦНС, гипоталамус), так как развитие дегенеративных изменений в гонадах связано с отсутствием необходимого комплекса факторов внешней среды или с другими повреждающими воздействиями на организм в целом.

ПРОБЛЕМА УПРАВЛЕНИЯ ПОЛОВЫМИ ЦИКЛАМИ РЫБ, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДАННЫХ ЭНДОКРИНОЛОГИИ

Выяснение механизмов гормональной регуляции репродуктивной функции является основой работ по управлению ходом полового цикла рыб с различной экологией. Кроме использования данных эндокринологии для решения этой проблемы большое значение имеют воздействия определенными экологическими факторами, прежде всего температурой и продолжительностью фотопериода. Эти работы, коротко отмеченные выше, не будут изложены в данном разделе.

В настоящее время наиболее разработан вопрос о переводе рыб с IV СЗГ в V СЗ. Для этой цели широко применяется метод гипофизарных инъекций, разработанный Н. Л. Гербильским и его учениками [Гербильский, Кащенко, 1937; Гербильский, 1941, 1967; Баранникова, 1969, 1975в, 1981]. В эти же годы введение препарата гипофиза стало практиковаться в рыбоводстве Бразилии [Thering, 1935]. В нашей стране МГИ широко применяется в осетровом хозяйстве, при получении зрелых половых клеток у рыб китайского фаунистического комплекса, в карповом хозяйстве, в работах по гибридизации и акклиматизации. Значительная часть работ по аквакультуре в различных странах выполняется на основе МГИ.

В рыбоводстве используется суспензия ацетонированных или свежих гипофизов в определенной дозировке. Поэтому необходимо предварительное определение гонадотропной активности препарата, так как на различных этапах полового цикла в гипофизе содержится равное количество ГТГ. В настоящее время применяется препарат гипофиза рыб без учета пола доноров. Однако у ряда видов установлены различия в ГТГ у самок и самцов рыб (см. выше); эти данные следует учитывать при получении зрелых половых клеток.

В рыбоводстве ряда стран применяется глицериновая вытяжка из гипофизов [Chaudhuri, 1976]. Это позволяет точнее дозировать препарат, проще обеспечивается его сохранность. В нашей стране успешно применяется глицериновая вытяжка из гипофизов для стимуляции созревания осетровых и карповых [Боев, 1979; Баранникова и др., 1981].

Подробно обсуждается вопрос о дозировках гормонального препарата при гипофизарных инъекциях. В работах Т. А. Детлаф с соавторами указывается, что применяемая дозировка не оказывает существенного влияния на качество получаемой продукции у осетровых [Детлаф и др., 1981], сходные данные были получены на выюне [Веригин, Макеева, 1971].

Однако в промышленном рыбоводстве, в особенности принимая во внимание изменения физиологического состояния производителей ряда видов рыб в современный период, следует избегать гипердозировок при инъекциях и применять оптимальные дозы гормонального препарата при учете гонадотропной активности препарата. Известно, что при гипофизарных инъекциях, кроме ГТГ гипофиза, вводится весь комплекс гормонов, содержащихся в гипофизе. Происходит активация ряда периферических эндокринных желез [Баранникова, 1978б]. Применение гипердозировок препарата гипофиза может приводить к снижению числа созревающих самок и к ухудшению качества получаемой продукции. Этот эффект наиболее выражен в тех случаях, когда рыбы находятся в угнетенном физиологическом состоянии и их половые железы находятся на грани повреждения. Эти данные получены для ряда карповых рыб (сазан, лещ, толстолобик) [Баранникова и др., 1975а; Травкин, 1978; Дуварова, 1980] и для осетровых. После длительного резервирования, при работе на верхних границах нерестовых температур, введение оптимальных доз препарата гипофиза (70—80 Л. Е., 20—25 мг) дает более хорошие результаты по созреванию самок осетра, чем применение увеличенных доз (100—130 Л. Е., 35—40 мг).

Получены достоверные различия по качеству икры самок осетра в зависимости от примененных доз при гипофизарной инъекции; эти различия наиболее четко выражены у рыб после периода резервации на заводах. Так, при использовании самок осетра, резервированных 25—35 суток при 7—15°C, применение дозы 20 мг (66 Л. Е.) ацетонированного гипофиза привело к созреванию всех самок (6 рыб), качество икры было хорошим (80% развивающейся икры на стадии закрытия бластопора). При введении в том же опыте (температура при созревании 9—12,6°C) самкам 60 мг (198 Л. Е.) все рыбы также созрели, однако качество полученной икры было низким (44% живой икры на стадии закрытия бластопора). При меньшем сроке резервирования и при более низких температурах в этот период отрицательное влияние гипердозировок выражено менее значительно. Сходные результаты были получены в аналогичных опытах в различные годы.

В большинстве случаев при работе в основном районе осетроводства — в дельте Волги — производится резервация производителей осетровых до их инъектирования, поэтому применение оптимальных дозировок при гипофизарных инъекциях необходимо [Боев, Артюхин, 1978].

При работе с кубанской севрюгой также было показано, что применение однократного введения большей дозы гипофизарного препарата не позволяет получить хороших результатов. В этом случае было предложено применение повторных инъекций с предварительным введением небольшой дозы [Баранникова, 1975б, 1978б].

Улучшение результатов созревания севрюги при неблагоприятном физиологическом состоянии производителей было получено также при дополнительном введении триодтиронина [Детлаф, Давыдова, 1979].

Схема двукратного введения гормонального препарата используется при разведении ряда видов рыб: карпа [Лемонова, 1974], кефалей [Апекин и др., 1979], таймея (Jungwirth, 1979) и других видов лососевых [Hunter et al., 1978]. Применение этих вариантов гормонального воздействия позволит получить синхронизацию процесса созревания у различных производителей и более высокие результаты по качеству получаемой продукции. Двукратное (или многократное) введение гормонального препарата является необходимым условием для созревания ряда видов рыб; это относится, в частности, к рыбам китайского фаунистического комплекса (белый амур, толстолобики). В данном случае в результате первой инъекции происходит поляризация ооцитов, а разрешающая инъекция вызывает завершение процесса созревания [Конрадт, 1961]. Повторные (градуальные) инъекции были применены также для индукции созревания севриги с ооцитами с незавершенной поляризацией [Казанский, 1962].

МГИ наиболее широко используется на рыбах с весенне-летним нерестом. При этом срок созревания после инъекции весьма короткий; его продолжительность зависит от температуры. Меньшее значение пока имеет МГИ для стимуляции созревания рыб с осенне-зимним нерестом, что связано с особенностями гормональной регуляции репродуктивной функции у этих рыб. Однако процесс растянут и практически не управляем. Созревание после введения препарата гипофиза происходит через несколько суток; часто применяются многократные инъекции. У чавычи, как и у других видов лососевых, процесс созревания менее растянут после гипофизарных инъекций, чем в контроле [Hunter et al., 1978]. У кижуча созревание было получено на 3—5 недель раньше обычного срока при двукратном введении очищенного гонадотропина лосося или комбинации гонадотропина с 17β -гидрокси — 20β -дигидропрогестероном [Jalabert et al., 1978].

В настоящее время начинается применение очищенных гонадотропинов рыб на различных видах. Первые результаты в этом отношении получены на осетровых [Баранникова и др., 1981 а, б]. При использовании очищенного гонадотропина осетровых происходит созревание самок осетра и севриги; получены личинки и выращена молодь. В отличие от самок, созревших после обычных гипофизарных инъекций, у этих рыб не наблюдалось активации щитовидной и интерреналовой желез, что имеет место при введении суспензии гипофизов, несмотря на то, что гонадотропная активность препарата в обоих случаях не различалась.

Широкое применение МГИ в рыбном хозяйстве привело к возникновению проблемы замены препарата гипофиза рыб. Известно, что ГТГ гипофиза обладает значительной филогенетической специфичностью. Карп (или сазан) является почти универсальным донором — ГТГ гипофиза этого вида пригоден для стимуляции созревания половых желез большинства костистых рыб. Наиболее сложно обеспечить в настоящее время потребности в гипофизах карпа.

Для ряда видов рыб положительные результаты получены при применении хорионического гонадотропина, однако большая часть разводимых рыб не дает созревания после применения этого препарата [Баранникова и др., 1975б; Веригин и др., 1975; Сакуи, Леманова, 1976; Вальтер, Апекин, 1980].

Представляет интерес, что в ряде случаев положительные результаты получены при применении половых стероидов. Так, удалось получить овуляцию у карпа при низких температурах при применении первой небольшой дозы гипофиза карпа и последующей обработки 17 β -гидрокси — 20 β -дигидропрогестероном [Jalabert et al., 1977]. В ряде работ применение прогестерона давало созревание карпа и сазана, однако более устойчивые результаты также получены при комбинированном воздействии гипофиза рыб и прогестерона [Попов, Бударин, 1976; Попов и др., 1979]. 17 β -гидроксипрогестерон вызывает созревание ооцитов у гипофизэктомированной камбалы [Ng. Idler, 1980].

Прогестерон (или его производные) вызывали созревание половых клеток у ряда других видов в случаях, когда яичники были близки к зрелости [Cassifour, Chambolle, 1975; Jalabert et al., 1976].

Интересным новым направлением практического применения данных нейроэндокринологии является использование Гн РГ для стимуляции секреции гонадотропина и получения созревания половых клеток. Однако положительный результат был получен лишь на немногих видах [Баранникова, 1981, сводные данные]. В эксперименте удалось получить овуляцию у золотой рыбки при воздействии кломифен-цитратом; у карпа этот препарат вызывает повышение содержания ГТГ и овуляцию (при определенном состоянии гонад) [Breton et al., 1975; Billard, Peter, 1977].

Применение гипофизарных инъекций в основном ограничивается переводом половых желез рыб из IV в V СЗ. Гораздо менее разработаны гормональные методы управления процессом гаметогенеза. С применением многократных инъекций очищенного гонадотропина лососю у горбуши была получена сперма на год раньше, чем это происходит в природе [Funk, Donaldson, 1972]. В течение последних лет выполнены эксперименты по гормональной стимуляции процессов гаметогенеза у угрей — рыб со сложным жизненным циклом. Для этой цели использовались многократные инъекции ацетонированных гипофизов сазана (европейский угорь), хорионического гонадотропина для самцов [Fontaine, 1976; Петухов, Безденежных, 1979]. У новозеландских угрей созревание самок и самцов происходит в результате многократного введения препарата гипофиза карпа: самцы созревают также при введении хорионического гонадотропина. Следует отметить, что в этих опытах ГТГ стимулирует процессы вителлогенеза и сперматогенеза, а также вызывает созревание; однако оплодотворения яиц не произошло [Todd, 1979]. У самок японского угря созревание ооцитов удалось вызвать многократными инъекциями препарата ацетонированных гипофизов лосося [Sugimoto et al., 1976]. У этого вида были получены личинки после гормональных воздействий [Yamamoto, Yamauchi, 1974].

Ускорение вителлогенеза у тилляпии и у радужной форели получено в результате многократного введения препарата ацетонированных гипофизов лососевых [Чистова, 1975; Сакуи, Гуреева-Преображенская, 1976]. У стальноголового лосося получено ускорение сперматогенеза при введении гонадотропина лосося [Drance et al., 1976]. Однако работы по гормональной стимуляции гаметогенеза у рыб пока не вышли за рамки эксперимента.

Между тем в настоящее время при развитии аквакультуры необходимость управления процессом гаметогенеза постоянно существует. При содержании маточных стад производителей необходимо создание условий, обеспечивающих развитие и созревание их половых желез при сохранении определенного темпа роста. Кроме проблемы стимуляции функции половых желез рыб, стоит вопрос о возможности торможения этого процесса, что весьма актуально в связи с зависимостью между ростом, созреванием половых желез и внешними условиями. В частности, в связи с повышением температуры водоемов в результате хозяйственной деятельности, при использовании термальных вод, целесообразно в ряде случаев производить торможение развития гонад без нарушения роста. Интересные результаты в этом направлении были получены при применении металлибура — препарата, блокирующего синтез и секрецию ГТГ гипофиза [Dadzi, 1972, данные для тилляпии].

Приведенные примеры иллюстрируют современное состояние применения данных эндокринологии для решения практических задач рыбного хозяйства. Следует подчеркнуть большую перспективность этого направления работ при решении проблемы создания управляемого высокоэффективного рыбного хозяйства.

ЛИТЕРАТУРА

- Апекин В. С., Гнатченко Л. Т., Вальтер Г. А. Индуцирование созревания черноморской кефали сингиля (*Mugil auratus* Risso) гипофизами сингиля и сазана. — Тр. ВНИРО, 1979, т. 138, с. 33—39.
- Ардашев А. А., Коротаев Г. К., Исакова П. В., Глущенко А. Н. Содержание 11-оксикортикостероидов в плазме крови нерестующей кеты (*Oncorhynchus keta*) и горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*). — Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1975, т. 11, с. 45—55.
- Баранникова И. А. Концентрация гонадотропного гормона в гипофизе самцов и самок севрюги на разных этапах полового цикла. — ДАН СССР, 1949, т. 68, № 6, с. 147—150.
- Баранникова И. А. Биологическая дифференциация стада волго-каспийского осетра (в связи с задачами промышленного осетроводства в дельте Волги). — Учен. зап. КГУ, 1957, № 228, вып. 44, с. 54—71.
- Баранникова И. А. Современное состояние метода гормональной стимуляции созревания рыб и его значение для рыбоводства. — В кн.: Современное состояние метода гипофизарных инъекций. Астрахань: Обл. изд-во, 1969, с. 5—22.
- Баранникова И. А. Функциональные основы миграций рыб. Л.: Наука, 1975а. 210 с.
- Баранникова И. А. Особенности гормональной регуляции функции половых желез и размножения у рыб. — Онтогенез, 1975б, т. 6, с. 3—10.
- Баранникова И. А. Гормональная регуляция размножения и проблема стимуляции созревания половых желез рыб в связи с задачами рыбного хозяйства. — Тр. ВНИРО, 1975в, т. 111, с. 23—34.

- Баранникова И. А.* Гонадотропные и половые гормоны и их роль в регуляции функции репродуктивной системы у лойкилотермных позвоночных. — Тр. ВНИРО, 1975г, т. 111, с. 34—54.
- Баранникова И. А.* Гормональная регуляция размножения у осетровых. — Тр. ВНИРО, 1978а, т. 130, с. 6—17.
- Баранникова И. А.* Гистофизиологические основы применения повторных и однократных гипофизарных инъекций в осетроводстве. — Тр. ВНИРО, 1978б, т. 130, с. 85—92.
- Баранникова И. А.* Механизмы гормональной регуляции репродуктивной функции высших позвоночных. — В кн.: Механизмы гормональных регуляций и роль обратных связей в явлениях развития и гомеостаза. М.: Наука, 1981, с. 186—202.
- Баранникова И. А., Баюнова Н. Н., Варнаевский В. С.* Функциональные особенности телец Станниуса кеты в завершающий период репродуктивного цикла. — В кн.: Экологическая физиология и биохимия рыб: Тез. IV конф. Волгоград: Обл. изд-во, 1979а, т. 2, с. 6—7.
- Баранникова И. А., Боев А. А., Буковская О. С., Ефимова Н. А.* Гормональная регуляция функции половых желез у осетровых в связи с вопросами их разведения. — В кн.: Тез. ЦНИОРХ. Астрахань: Обл. изд-во, 1981а.
- Баранникова И. А., Боев А. А., Зенкевич Г. А.* и др. Результаты использования очищенного гонадотропина осетровых по сравнению с другими гипофизарными препаратами при стимуляции созревания самок осетра (*Acipenser guldenstadti* Br.). — Вопр. ихтиологии, 1981б, т. 21, № 4, с. 719—726.
- Баранникова И. А., Боев А. А., Моисеева Е. Б., Травкин Б. Г.* Методы определения гонадотропной активности гипофизов рыб в связи с вопросом о стандартизации препарата для гипофизарных инъекций. — Тр. ВНИРО, 1975а, т. 111, с. 125—136.
- Баранникова И. А., Боев А. А., Саенко И. И., Травкин Б. Г.* О возможности применения хорионического гонадотропина для стимуляции созревания рыб. — Тр. ВНИРО, 1975б, т. 111, с. 136—143.
- Баранникова И. А., Боев А. А., Травкин Б. Г.* Вопросы гормональной регуляции полового цикла рыб и биотехника гормональных воздействий в рыбоводстве. — В кн.: Современные вопросы экологической физиологии рыб. М.: Наука, 1979б, с. 137—140.
- Баранникова И. А., Васильева Е. В., Тренклер И. В., Цепелован П. Г.* Интерреаловая железа в жизненном цикле проходных осетровых (сем. *Acipenseridae*). — Вопр. ихтиологии, 1978, т. 18, вып. 4(111), с. 719—734.
- Баранникова И. А., Дубровская Н. С.* О пролактиноподобном гормоне гипофиза рыб. — Тр. ВНИРО, 1978а, т. 130, с. 70—79.
- Баранникова И. А., Дубровская Н. С.* О локализации эритрофильных клеток в гипофизе хрящевых ганойдов и об их изменениях в жизненном цикле осетра. — Тр. ВНИРО, 1978 б, т.130, с. 79—85.
- Баранникова И. А., Ефимова Н. А.* Изучение гонадотропоцитов гипофиза самок осетра на разных этапах полового цикла (по данным световой и электронной микроскопии). — В кн.: Тез. ЦНИОРХ. Астрахань: Обл. изд-во, 1981.
- Боев А. А.* Реакция производителей осетровых и карповых при стимуляции созревания препаратами гипофиза рыб в различных дозах. — В кн.: Материалы IV Всесоюз. конф. экологической физиологии рыб. Волгоград: Обл. изд-во, 1979, с. 7—9.
- Боев А. А., Артюхин Е. Н.* Нахождение оптимальных доз тестированного препарата ацетопированных гипофизов для стимуляции созревания производителей осетра на Нижней Волге. — Тр. ВНИРО, 1978, т. 130, с. 93—97.
- Богданова Л. К., Конрадт А. Г.* Опыт многократного получения потомства от карпа за вегетационный период. — Сб. науч. тр. ВНИОРХ, 1979, № 143, с. 11—20.
- Буковская О. С.* Содержание гонадотропного и половых гормонов в сыворотке крови русского осетра на некоторых этапах полового цикла. — В кн.: Тез. ЦНИОРХ. Астрахань: Обл. изд-во, 1981а.
- Буковская О. С.* Радионуклеотидное определение содержания гонадотропного и половых гормонов в сыворотке крови севрюги на некоторых этапах полового цикла. — В кн.: Тез. ЦНИОРХ. Астрахань: Обл. изд-во, 1981б.

- Бурлаков А. Б.* О количестве гонадотропных гормонов в гипофизе карпа. — Вопр. ихтиологии, 1975, т. 15, с. 709—719.
- Бурлаков А. Б.* Изменение содержания и активности гонадотропинов в гипофизе русского осетра на разных стадиях зрелости гонад. — Науч. докл. высш. школы. Биол., 1978, № 12, с. 34—60.
- Бурлаков А. Б., Золотницкий А. П., Моисеева Е. Б.* О половых различиях гонадотропинов черноморской камбалы калкана (*Scorpthalmus macoticus maoticus*). — Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1979а, т. 15, № 5, с. 496—499.
- Бурлаков А. Б., Моисеева Е. Б., Золотницкий А. П.* Физиолого-биохимическая характеристика гипофизов калкана (*Scorpthalmus macoticus maoticus* (Pallas)) в связи с проблемой числа гонадотропинов у рыб. — Вопр. ихтиологии, 1979б, т. 19, № 3, с. 509—518.
- Вальтер Г. А., Анекин В. С.* Об индуцировании созревания и овуляции у сиптяля (*Mugil auratus* Risso) хорионическим гонадотропином. — Науч. докл. высш. школы. Биол., 1980, № 10, с. 41—44.
- Васильева Е. В., Баранникова И. А.* Ультраструктура клеток интерренальной ткани осетра и ее сравнительный анализ у самок до и после нереста. — Цитология, 1978, т. 20, № 3, с. 263—268.
- Веригин Б. В., Макеева А. П.* Опыт определения активности гипофизов. — Вопр. ихтиологии, 1971, т. 11, № 6, с. 1014—1021.
- Веригин Б. В., Макеева А. П., Бурлаков А. Б., Лебедева И. Е.* Биологические основы и практика применения хорионического гонадотропина в разведении прудовых карповых рыб. — Тр. ВНИРО, 1975, т. 111, с. 143—155.
- Гербильский И. Л.* Метод гипофизарных инъекций и его роль в рыбоводстве. — В кн.: Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов. Л.: Наука, 1941, с. 5—36.
- Гербильский И. Л.* Гонадотропная функция гипофиза у костистых и осетровых. — Тр. Лаб. основ рыбоводства, 1947, т. 1, с. 25—96.
- Гербильский И. Л.* Специфика и задачи экологической гистофизиологии как одного из направлений гистологических исследований. — Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1956, т. 33, № 2, с. 14—21.
- Гербильский И. Л.* Изучение функциональных основ внутривидовой эволюции в связи с проблемой численности и ареала в рыбном хозяйстве. — Вестн. ЛГУ. Биология, 1967, т. 15, № 3, с. 5—21.
- Гербильский И. Л., Кащенко Л. А.* Влияние гипофиза на гонады у костистых. — Бюл. эксперим. биологии и медицины, 1937, т. 3, № 2.
- Гончаров Б. Ф.* Гормональная регуляция вителлогенеза и созревания у рыб и амфибий. — В кн.: Современные проблемы оогенеза. М.: Наука, 1977, с. 173—199.
- Гончаров Б. Ф., Бурзава-Жерар Э., Фонтен И. А.* Сравнительное изучение биологического действия очищенных гонадотропинов карпа и севрюги. — Онтогенез, 1976, т. 7, № 1, с. 85—89.
- Гончаров Б. Ф., Кузнецов А. А., Бурзава-Жерар Э.* Анализ гетерогенности гонадотропного гормона гипофиза севрюги. — Биохимия, 1980, т. 45, № 3, с. 455—462.
- Детлаф Т. А., Давыдова С. И.* Влияние триодтиронина на созревание ооцитов севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas) под действием гонадотропных гормонов гипофиза в производственных условиях. — Вопр. ихтиологии, 1979, т. 19, вып. 3, с. 503—508.
- Детлаф Т. А., Гинзбург А. С., Шмальгаузен О. И.* Развитие осетровых рыб. М.: Наука, 1981. 224 с.
- Детлаф Т. А., Скоблина М. П., Давыдова С. И.* Межклеточные влияния в процессе созревания ооцитов осетровых рыб. — В кн.: Симпоз. «Межклеточные взаимодействия в процессе дифференцировки». Тбилиси, 1968, с. 5—6.
- Дуварова А. С.* Использование метода биопсии для определения зрелости ооцитов и модификации схем гипофизарных инъекций толстолобика. — Сб. науч. тр. ВНИОРХ, 1980, т. 130, с. 79—86.
- Зенкевич Г. А., Лаце З. М.* Выделение и характеристика препарата гонадотропного гормона из гипофизов осетровых рыб (*Acipenser stellatus* Pallas и *Acip-*

- penser guldenstadti Brandt. Во). — пр. ихтиологии, 1979, т. 19, вып. 5, с. 883—889.
- Зенкевич Г. А., Лаце З. М., Сланке В. П., Кирстукас И. П.* Сравнительная характеристика препаратов гонадотропного гормона самцов и самок кеты (*Oncorhynchus keta*). — Изв. АН ЛатвССР, 1981, № 6(407), с. 123—127.
- Зенкевич Г. А., Сланке В. П., Лаце З. М., Боев А. А.* Препарат гипофизарного гонадотропного гормона сазана (*Syrphius aspiro L.*). — Изв. АН ЛатвССР, 1980, № 1(390), с. 100—103.
- Золотницкий А. П.* Анализ изменений гонадотропной активности в гипофизе черноморской камбалы *Scophthalmus macoticus macoticus* (Pallas) на разных этапах репродуктивного цикла. — Вопр. ихтиологии, 1977, т. 17, вып. 3, с. 560—563.
- Зубова С. Э.* Гипофизарно-гонадные связи в раннем онтогенезе осетровых. — Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та ЛГУ, 1978, т. 28, с. 126—142.
- Казанский Б. И.* Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икрометанием. — Тр. Лаб. основ рыбководства, 1949, т. 2, с. 64—121.
- Казанский Б. И.* Экспериментальный анализ сезонности размножения осетровых Волги в связи с явлением внутривидовой биологической дифференциации. — Учен. зап. ЛГУ, 1962, № 311, вып. 48, с. 19—45.
- Казанский Б. И.* Получение разносезонного потомства для обеспечения повторных циклов рыбодных работ (на примере осетровых). — В кн.: Осетровое хозяйство СССР. М.: Пищепромиздат, 1963, с. 56—64.
- Казанский Б. И.* Закономерности гаметогенеза и экологическая пластичность размножения рыб. — В кн.: Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975, с. 3—32.
- Киршенблат Я. Д.* Физиологический механизм регуляции процессов созревания ооцитов и овуляции у вьюна *Misgurnus fossilis L.* — Вопр. ихтиологии, 1961, т. 1, № 1(18), с. 166—193.
- Копрадт А. Г.* Предпосылки разведения растительноядных рыб в прудовых хозяйствах Советского Союза. — Науч.-техн. бюл. ГосНИОРХ, 1961, № 13/14, с. 53—57.
- Леманова Н. А.* Результаты производственной проверки разных схем введения гонадотропного материала при стимуляции созревания карпа. — Изв. ВНИОРХ, 1974, т. 88, с. 148—159.
- Межинь Ф. И.* Интерренальная и супраренальная железы и тельца Станниуса окуня в нерестовый период. — Науч. докл. высш. школы. Биология, 1977, № 14, с. 62—69.
- Моисеева Е. Б.* Морфо-физиологическая характеристика гипофиза бычка-кругляка (*Gobius melanostomus Pallas*) в связи с репродуктивным циклом. — Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1969, т. 56, № 3, с. 89—96.
- Моисеева Е. Б.* Некоторые данные морфологического сравнения гипофизов порционно и одновременно нерестящихся бычков (*Gobius melanostomus Pall.* и *Gobius batrachosephalus Pall.*). — ДАН СССР, 1971, т. 198, № 2, с. 467—470.
- Моисеева Е. Б.* Морфо-функциональная характеристика гипофиза бычков (*Gobius batrachosephalus Pall.* и *G. melanostomus Pall.*) в связи с особенностями их типов нереста: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1973. 24 с.
- Моисеева Е. Б.* Гистофизиология гипоталамо-гипофизарной системы некоторых морских рыб в связи с типом нереста. — Тр. ВНИРО, 1975, т. 111, с. 106—125.
- Моисеева Е. Б., Золотницкий А. П.* Характеристика типов клеток аденогипофиза и анализ состояния гонадотропных элементов в течение репродуктивного цикла у черноморской камбалы калкана (*Scophthalmus macoticus Pall.*). — Тр. ВНИРО, 1978, т. 130, с. 25—33.
- Мурза И. Г.* Особенности гормональной регуляции созревания карликовых самцов карликового лосося. — Тр. ВНИРО, 1978, т. 130, с. 60—70.
- Поленов А. Л.* Гипоталамический контроль процессов размножения у рыб. — Тр. ВНИРО, 1975, т. 111, с. 54—69.
- Попов О. И., Бударин В. В.* Применение прогестерона для стимулирования созревания карпа и сазана. — Рыб. хоз-во, 1976, № 2, с. 18—19.

- Попов О. П., Жуков В. А., Зозулюк В. Ф. Получение потомства карпа и сазана с помощью инъекций гипофиза сома и прогестерона. — Рыб. хоз-во, 1979, № 7, с. 30—32.
- Петулов В. Б., Безденежных В. А. Развитие гонад и ооцитов европейского угря при гормональной стимуляции. — Биология моря, 1979, № 2, с. 62—66.
- Саат Т. В. Созревание и овуляция ооцитов выюна *in vitro* в разных средах и при разных гормональных воздействиях. — Онтогенез, 1980, т. 11, № 5, с. 545—554.
- Сакуи О. Ф. Экспериментальное изучение оогенеза у лососевых и возможные пути управления этим процессом. — Изв. ВНИОРХ, 1974, т. 97, с. 169—173.
- Сакуи О. Ф. Переход овариальных фолликулов костистых рыб от роста к созреванию и влияние облучения на этот процесс. — Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та ЛГУ, 1978, № 28, с. 78—99.
- Сакуи О. Ф., Гуреева-Преображенская Е. В. Рост ооцитов у радужной форели (*Salmo irideus* Gib.) при гормональной стимуляции созревания. — Изв. ВНИОРХ, 1976, т. 113, с. 53—56.
- Сакуи О. Ф., Леманова Н. А. Влияние гонадотропинов млекопитающих на процесс созревания ооцитов карпа. — Изв. ВНИОРХ, 1976, т. 107, с. 126—134.
- Травкин Б. Г. Особенности биотехники гормональной стимуляции созревания леща в водоемах Северо-Запада. — Тр. ВНИРО, 1978, т. 130, с. 97—101.
- Травкина Г. Т. Некоторые данные о динамике развития ооцитов и роли гонадотропинов гипофиза в ее регуляции у ерша *Acerina ceppua* (L.). — В кн.: Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975, с. 66—73.
- Фалеева Т. И. Анализ атрезии ооцитов у рыб в связи с адаптивным значением этого явления. — Вopr. ихтиологии, 1965, т. 5, вып. 3, с. 455—470.
- Фалеева Т. И. Локализация клеток, вырабатывающих гонадотропный гормон в гипофизе ерша *Acerina ceppua* (L.) и изменения их в норме и при нарушении условий размножения. — Тр. ВНИРО, 1975, т. 111, с. 97—106.
- Христофоров О. Л. Изменения в состоянии гонад и гипофиза сайки *Voreogadus saida* (Lep.), связанные со старением. — Тр. ВНИРО, 1975, т. 111, с. 160—172.
- Христофоров О. Л. Особенности строения и гистофизиология гипофиза сайки (*Voreogadus saida* (Lep.) Баренцева моря в годовом цикле. — Тр. ВНИРО, 1978а, т. 130, с. 46—60.
- Христофоров О. Л. Функциональные основы старения и естественной смертности рыб (на примере сайки *Voreogadus saida* (Lep.)). — Изв. ВНИОРХ, 1978б, т. 137, с. 120—131.
- Христофоров О. Л., Мурза И. Т., Стасюк А. В. Особенности гонадотропной функции гипофиза у лососевых в связи с экологией и размножением. — Сб. науч. тр. ВНИОРХ, 1981, т. 163.
- Чистова М. И. Половой цикл и оогенез у тилляпии и их изменение под влиянием гипофизарных инъекций. — В кн.: Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. Л.: Наука, 1975, с. 82—95.
- Ball J. N., Batten T. F. C., Young G. Evolution of hypothalamoadenohypophysial systems in lower vertebrates. — In: Hormones adaptation and evolution/Ed. T. Hirano, M. Wada. S. Ichii, Tokyo; Berlin: Spring-Verl., 1980, p. 45—46.
- Bieniarz K., Epler P., Breton B., Thuy L. N. The annual reproduction cycle in adult carp in Poland: ovarian state and serum gonadotropin level. — Ann. biol. anim., biochim., biophys., 1978, vol. 18(4), p. 917—923.
- Billard R. Testicular feed back on the hypothalamo-pituitary axis in rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.). — Ann. biol. anim., biochim., biophys., 1978, vol. 18(4), N 8, p. 813—818.
- Billard R. La gametogenese, le cycle sexuel et le controle de la reproduction chez les poissons teleosteens. — Bull. franc. piscicult., 1979, vol. 51, N 273, p. 117—136.
- Billard R., Breton B., Fostier A. et al. Endocrine control of the teleost reproductive cycle and its relation to external factors: Salmonid and cyprinid models. — In: Comparative endocrinology/Ed. P. J. Gaillard, H. H. Boer. Amsterdam: Elsevier/North-Holland Biomed. press, 1978, p. 37—49.

- Billard R., Peter R. E.* Gonadotropin release after implantation of antiestrogens in the pituitary and hypothalamus of goldfish *Carassius auratus*. — Gen. and Comp. Endocrinol., 1977, vol. 32, N 2, p. 213—220.
- Blanc N., Abraham M.* Evaluation du pouvoir gonadotrope dans l'hypophyse de *Cyprinus carpio* et *Mugil cephalus*. — C. r. Acad. sci. D, 1968, vol. 267, N 10, p. 958—962.
- Bogenschuetz R., Clemens H. P.* Changes in the pituitary gland of goldfish *Carassius auratus*, during diet-controlled gonadal regression. — Copeia, 1967a, vol. 4, p. 827—835.
- Bogenschuetz R., Clemens H. P.* Protein patterns of the pituitary gland of goldfish, *Carassius auratus*, during dietary controlled gonadal regression. — Comp. Biochem. and Physiol., 1967b, vol. 22, p. 157—167.
- Bohemen Ch. G., van.* Oestrogens and vitellogenin in the female rainbow trout *Salmo gairdneri*. — Præf. schr., 1981, p. 122.
- Bretou B., Horoszewicz L., Billard R., Bieniarz K.* Temperature and reproduction in tench: Effect of a rise in the annual temperature regime on gonadotropin level, gametogenesis and spawning. I. The male. — Reprod., nutr., développ., 1980a, vol. 20, N 1A, p. 105—118.
- Bretou B., Horoszewicz L., Bieniarz K., Epler P.* Temperature and reproduction in tench: Effect of a rise in the annual temperature regime on gonadotropin level, gametogenesis and spawning. II. The female. — Reprod., nutr., développ., 1980b, vol. 20, N 4A, p. 1011—1024.
- Bretou B., Jalabert B., Fostier A.* Induction de décharges gonadotropes hypophysaires chez la carpe *Cyprinus carpio* L. à l'aide du citrate de cisclomiphène. — Gen. and Comp. Endocrinol., 1975, vol. 25, N 3, p. 400—401.
- Bretou B., Prunet P., Reinand P.* Sexual differentiation in salmon gonadotropin. — Ana. biol. anim., biochim., biophys., 1978, vol. 18(4), p. 759—765.
- Burton M. P., Idler D. R., Ng T. B.* The immunofluorescent location of teleost gonadotropins and thyrotropins in flounder pituitary. — Gen. and Comp. Endocrinol., 1981, vol. 43, N 2, p. 135—147.
- Burzawa-Gérard E., Goucharov B. F., Fontaine Q. A.* L'hormone gonadotrope, hypophysaire d'un poisson chondrosteen, l'Esturgeon *Acipenser stellatus* Pall.). I. Purification. — Gen. and Comp. Endocrinol., 1975, vol. 27, p. 289—295.
- Campbell C. M., Fostier A., Jalabert B., Truscott B.* Identification and quantification of steroids in the serum of rainbow trout during spermiation and oocyte maturation. — J. Endocrinol., 1980, vol. 85, N 3, p. 381—387.
- Campbell C. M., Idler D. R.* Oocyte maturation and ovulation induced in hypophysectomized winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) by preparations from pituitary glands of american plaice (*Hypoglossoides platessoides*). — J. Fish. Res. Board Canad., 1977, vol. 34, N 11, p. 2151—2155.
- Campbell C. M., Walsh J. M., Idler D. R.* Steroids in the plasma of the winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus* Walb.). A seasonal study and investigation of steroid involvement in oocyte maturation. — Gen. and Comp. Endocrinol., 1976, vol. 29, N 1, p. 14—21.
- Cassifour P., Chambolle P.* Induction de la ponte par injection de progesterone chez *Crenimugil labrosus* (Risso) Poisson teleosteen, en milieu saumatre. — J. physiol. (France), 1975, vol. 70, N 5, p. 565—570.
- Chaudhuri H.* Use of hormones in induced spawning of carp. — J. Fish. Res. Board Canad., 1976, vol. 33, N 4, p. 940—947.
- Chiba A., Honma Q.* Effect of methallibure on the hypophysis and gonadal development of the cichlid fish, *Tilapia mossambica*. — J. Ichthyol., 1978, vol. 25, N 2, p. 107—114.
- Chiba A., Honma Q., Yoshie S., Ojima Q.* Histological observation of some of the endocrine glands in the sterile carp Funa hybrid (F₁), with special reference to the hypophysis. — Arch. histol. jap., 1979, vol. 42, N 3, p. 305—318.
- Colombo L., Colombo-Balvedere P., Arcarese G.* Emergence of ovarian 11-deoxycorticosteroid biosynthesis at ovulation time in the sea bass, *Dicentrarchus labrax* L. — Ann. biol. anim., biochim., biophys., 1978, vol. 18, N 4, p. 937—943.
- Crim L. W.* The influence of testosterone and LH—RH on gonadotropic hormone in the rainbow trout pituitary gland. — Biol. Reprod., 1979, vol. 20, suppl. N 1, p. 45.

- Crim L. W., Evans D. M.* Stimulation of pituitary gonadotropin by testosterone in juvenile rainbow trout (*Salmo gairdneri*).— *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1979, vol. 37, N 2, p. 192—196.
- Crim L. W., Evans D. M.* LHORH-stimulation gonadotropin release from the rainbow trout pituitary gland: an in vitro assay for detection of teleost gonadotropin releasing factor (s).— *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1980, vol. 40, N 3, p. 283—290.
- Crim L. W., Idler D. R.* Seasonal levels of pituitary and plasma gonadotropin in male and female Atlantic salmon parr.— *Canad. J. Zool.*, 1978a, vol. 56, N 7, p. 1550—1555.
- Crim L. W., Idler D. R.* Plasma gonadotropin, estradiol and vitellogenin and gonad phosphitin levels in relation to the seasonal reproductive cycles of female brown trout.— *Ann. biol. anim., biochim., biophys.*, 1978b, vol. 18(4), p. 1001—1005.
- Crim L. W., Peter R. E.* The influence of testosterone implantation in the brain and pituitary on pituitary gonadotropin levels in Atlantic salmon parr.— *Ann. biol. anim., biochim., biophys.*, 1978, vol. 18, p. 689—694.
- Crim L. W., Walls E. G., Evans D. M.* The plasma gonadotropin profile during sexual maturation in a variety of salmonoid fishes.— *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1975, vol. 27, N 1, p. 62—67.
- Dadzie S.* Inhibition of pituitary gonadotropic activity in cichlid fishes of the genus *Tilapia* by a dithiocarbamoylthiazine derivative (I. C. I. 33828).— *Ghana J. Sci.*, 1972, vol. 12, p. 41—53.
- De-Vlaming V. L., Vodcnik M. J.* Effects of pinealectomy on pituitary gonadotrophs, pituitary gonadotropin potency and hypothalamic gonadotropin releasing activity in *Notemigonus crysoleucas*.— *J. Fish. Biol.*, 1977a, vol. 10, p. 73—86.
- De-Vlaming V. L., Vodcnik M. J.* Diurnal variations in pituitary gonadotropin content and in gonadal response to exogenous gonadotropin and prolactin in *Notemigonus crysoleucas*.— *J. Fish. Biol.*, 1977b, vol. 10, p. 371—383.
- Dodd J. M.* The hormones of sex and reproduction and their effects in fish and lower chordates: twenty years on.— *Amer. Zool.*, 1975, Suppl. vol. 15, p. 137—171.
- Dodd J. M., Stuart Kregor P. A. C., Sumpter J. P.* et al. Premature sexual maturation in the atlantic salmon (*Salmo salar* L.).— In: *Comparative Endocrinology*/Ed. P. J. Gaillard. H. H. Boer. Amsterdam: Elsevier/North-Holland Biomed. press, 1978, p. 101—105.
- Donaldson E. M.* Reproductive endocrinology in fishes.— *Amer. Zool.*, 1973, vol. 13, N 3, p. 909—927.
- Drance M. G., Hollenberg M. J., Smith M., Wylie V.* Histological changes in trout testis produced by injections of salmon pituitary gonadotropin.— *Canad. J. Zool.*, 1976, vol. 54, N 8, p. 1285—1293.
- Dufour S., Burzawa-Gérard E., Fontaine Y. A.* Evolution des hormones glycoprotéiques hypophysaires: données radio-immunologiques sur les sous-unités de l'hormone gonadotrope de la carpe (*Cyprinus carpio* L.).— *C. r. Acad. sci. D*, 1979, vol. 289, N 2, p. 137—140.
- Ekengren B., Terlou M.* Hypothalamic centers and innervation of the hypophysis in the atlantic salmon (*Salmo salar*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*).— *Ann. biol. anim., biochim., biophys.*, 1978, vol. 18(4), p. 837—842.
- Emmersen J., Korsgaard B., Petersen I.* Dose response kinetics of serum vitellogenin, liver DNA, RNA, protein and lipid after induction by estradiol 17 β in male flounder (*Platichthys flesus* L.).— *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1979, vol. 63, N 1, p. 1—6.
- Fontaine M.* Hormonal control of reproduction in aquaculture.— *J. Fish. Res. Board Canad.*, 1976, vol. 33, N 4, p. 922—939.
- Fontaine Y. A.* Evolution of pituitary gonadotropins and thyrotropins.— In: *Hormones, adaptation and evolution*/Ed. S. Ishii, T. Hirano, M. Wada. Tokyo: Jap. Sci. Soc. press; B. etc.: Springer-Verl., 1980a, p. 261—271.
- Fontaine Y. A.* Les hormones gonadotropes de l'hypophyse: biochimie et biologie comparées; spécificité et évolution.— *Reprod., nutr. développ.*, 1980b, vol. 20, N 2, p. 381—418.
- Fostier A., Breton B., Jalabert B.* Stimulation hypophysaire de la sécrétion oestra-

- diol 17 β chez la carpe commune, *Cyprinus carpio* L.—Ann. endocrinol., 1979, vol. 40, N 1, p. 83—84.
- Fostier A., Weil C., Terqui M. et al. Plasma estradiol-17 β and gonadotropin during ovulation in rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.).—Ann. biol. anim., biochim., biophys., 1978, vol. 18, p. 926—936.
- Funk J. D., Donaldson E. M. Induction of precocious sexual maturity in male pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*).—Canad. J. Zool., 1972, vol. 50, N 11, p. 1413—1420.
- Gillet C., Billard R. Stimulation of gonadotropin secretion in goldfish by elevation of rearing temperature.—Ann. biol. anim., biochim., biophys., 1977, vol. 17, N 5A, p. 673—678.
- Goetz P. W., Smith D. G. In vitro effects of theophylline and dibutyryl adenosine 3':5'—cyclic monophosphoric acid on spontaneous and prostaglandin F induced ovulation of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) oocytes.—Biol. Reprod., 1980, vol. 22, Suppl. N 1, p. 114.
- Goswami S. V., Sundararaj B. I. Effects of C₁₃, C₁₅, and C₂₁ steroids on in vitro maturation of oocytes of the catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch).—Gen. and Comp. Endocrinol., 1974, vol. 23, N 2, p. 282—283.
- Garaya S. S. Recent advances in the morphology, histochemistry and biochemistry of steroidsynthesizing cellular sites in the nonmammalian vertebrate ovary.—Intern. Rev. Cytol., 1976a, vol. 44, p. 365—409.
- Heyl H. J., Carpenter S. I. Reversible changes in adrenal cortical cell morphology and plasma hydroxycorticosteroids during freshwater portion of the spawning journey of Atlantic salmon (*Salmo salar*).—J. Fish. Res. Board Canad., 1972, vol. 29, N 3, p. 415—423.
- Hirose K. Endocrine control of ovulation in medaka (*Oryzias latipes*) and Ayu (*Plecoglossus altivelis*).—J. Fish. Res. Board Canad., 1976, vol. 34, N 2, p. 989—995.
- Hoar W. S., Nagahama Y. The cellular sources of sex steroids in teleost gonads.—Ann. biol. anim., biochim., biophys., 1978, vol. 18(4), p. 893—898.
- Hontela A., Peter R. E. Daily cycles in serum gonadotropin levels in the goldfish: effects of photoperiod, temperature and sexual condition.—Canad. J. Zool., 1978, vol. 56, N 11, p. 2430—2442.
- Hori S. H., Kodama T., Tanahashi K. Induction of vitellogenin synthesis in goldfish by massive doses of androgens.—Gen. and Comp. Endocrinol., 1979, vol. 37, N 3, p. 306—320.
- Horvath L., Poteczin E., Feherg K., Fehér T. Isolation and quantitative determination of sex hormones in carps (*Cyprinus carpio* L.).—Acta biol. Acad. sci. hungar., 1978, k. 29, N 1, old. 23—27.
- Hunter G. A., Donaldson E. M., Stone E. T., Dye H. M. Induced ovulation of female chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) at a production hatchery.—Aquaculture, 1978, vol. 15, N 2, p. 99—112.
- Hurtburt M. E. Role of the thyroid gland in ovarian maturation of the goldfish, *Carassius auratus* L.—Canad. J. Zool., 1977, vol. 55, p. 1906—1913.
- Idler D. R., Bazar L. S., Hwang S. I. Fish gonadotropin (s) III evidence for more than one gonadotropin in chum salmon pituitary glands.—Endocrine Res. Commun., 1975, vol. 2, p. 237—249.
- Idler D. R., Campbell C. M. Gonadotropin stimulation of estrogen and yolk precursor synthesis in juvenile rainbow trout.—Gen. and Comp. Endocrinol., 1980, vol. 41, N 3, p. 384—391.
- Idler D. R., Hwang S. J., Crim L. W. Quantification of vitellogenin in atlantic salmon (*Salmo salar*) plasma by radioimmunoassay.—J. Fish. Res. Board Canad., 1979, vol. 36, N 5, p. 674—678.
- Idler D. R., Truscott B. Corticosteroids in fish.—In: Steroids in nonmammalian vertebrates. N. Y.; L.: Acad. press, 1972, p. 127—253.
- Ihering R. Die Wirkung von Hypophyseninjektion auf den Leichakt von Fischen.—Zool. Anz., 1935, Bd. 141, S. 273—279.
- Jalabert B., Breton B. Evolution de la gonadotropine plasmatique t-CTH après l'ovulation chez la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri* R) et influence de la rétention des ovules.—C. r. Acad. sci. D, 1980, vol. 290, N 12, p. 799—801.

- Jalabert B., Breton B., Brzuska E. et al.* A new tool for induced spawning: the use of 17 β -hydroxy-20 β -dihydroprogesterone to spawn carp at low temperature. — *Aquaculture*, 1977, vol. 10, p. 353–354.
- Jalabert B., Bry Ch., Breton B., Campbell Ch.* Action de la 17 α -hydroxy-20 β -dihydroprogesterone et de la progesterone sur la maturation et l'ovulation in vivo et sur le niveau d'hormone gonadotrope plasmatique t-GTH chez la truite arc-en-ciel *Salmo gairdneri*. — *C. r. Acad. sci. D*, 1976, vol. 283, N 10, p. 1205–1208.
- Jalabert B., Goetz F. W., Breton B. et al.* Precocious induction of oocyte maturation and ovulation in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. — *J. Fish. Res. Board Canad.*, 1978, vol. 35, N 11, p. 1423–1429.
- Jungvirth M.* Ovulation inducement in prespawning adult Danube salmon (*Hucho hucho* L.) by injection of acetone-dried carp pituitary (CP). — *Aquaculture*, 1979, vol. 17, N 2, p. 129–135.
- Kuo C.-M., Watanabe W. O.* Circadian responses of teleostean oocytes to gonadotropins and prostaglandins determined by cyclis AMP concentration. — *Ann. biol. anim., biochim., biophys.*, 1978, vol. 18(4), p. 949–956.
- Lam T. J., Pandy S., Nagahama Y., Hoar W. S.* Endocrine control of oogenesis, ovulation and oviposition in goldfish. — In: *Comparative Endocrinology* Ed. P. J. Gaillard, H. H. Boer. Amsterdam: Elsevier North-Holland Biomed. press, 1978, p. 55–65.
- Lambert J. G. D., Bosman C. J. G. M., van der Hurk R., van Oordt P. G., W. J.* Annual cycle of plasma oestradiol 17 β in the female trout *Salmo gairdneri*. — *Ann. biol. anim., biochim., biophys.*, 1978, vol. 18(4), p. 923–927.
- Lambert J. G. D., van Oordt P. G. W. J.* Ovarium hormones in teleosts. — *Fortschr. Zool.*, 1974, Bd. 22, N 23, S. 340–349.
- Le Menn F.* Induction de vitelogenine par l'oestradiol et par des androgenes chez un teleosteen marin: *Gobius niger* L. — *C. r. Acad. sci. D*, 1979, vol. 289, N 4, p. 413–416.
- Lofts B., Bern H. A.* The functional morphology of steroidogenic tissues. — In: *Steroids in nonmammalian vertebrates* Ed. D. R. Idler, N. Y.: Acad. press, 1972.
- Nagahama Y., Kanatani H.* Regulation of gamete maturation, from echinoderms to vertebrates. — In: *Hormones, adaptation and evolution* Ed. S. Ishii, T. Hirano, M. Wada. Tokyo: Jap. sci. soc. press, B. etc: Spring-Verl., 1980, p. 203–213.
- Nath P., Sundararaj B. I.* Endocrine control of vitellogenesis in the catfish, *Heteropneustes fossilis*. — In: *Comparative Endocrinology* Ed. P. J. Gaillard, H. H. Boer. Amsterdam: Elsevier North-Holland Biomed. press, 1978, p. 90.
- Nayyar S. K., Keecharanath P., Sundararaj B. J., Donaldson E. M.* Maintenance of spermatogenesis and seminal vesicles in the hypoysectomized catfish *Heteropneustes fossilis* (Bloch.); effects of ovine and salmon gonadotropin and testosterone. — *Canad. J. Zool.*, 1976, vol. 54, N 2, p. 285–301.
- Ng T. B., Idler D. R.* A vitellogenic hormone with a large and a small form from salmon pituitaries. — *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1978, vol. 35, N 2, p. 189–195.
- Ng T. B., Idler D. R.* Studies on two types of gonadotropins from both american plaice and winter flounder pituitaries. — *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1979, vol. 38, N 4, p. 410–420.
- Ng T. B., Idler D. R.* Gonadotropic regulation of androgen production in flounder and salmonids. — *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1980, vol. 42, N 1, p. 25–38.
- Ng T. B., Idler D. R., Burton M. P.* Effects of teleost gonadotropins and their antibodies on gonadal histology in winter flounder. — *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1980, vol. 42, N 3, p. 355–364.
- Ogata H., Nomura T., Hata M.* Prostaglandin $F_{2\alpha}$ changes induced by ovulatory stimuli in the pond loach, *Misgurnus anguillicaudatus*. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1976, vol. 45, N 7, p. 929–931.
- Olcese J., Darr C., De Muri B. et al.* Photoperiod effects on hypothalamic serotonergic activity in the goldfish, *Carassius auratus*. — *Comp. Biochem. and Physiol.*, A., 1980, vol. 66, N 2, p. 363–365.

- Oliverau M.* Donnée récentes sur le contrôle endocrinien de la reproduction chez les téléostéens. — Invest. pesc., 1977, vol. 41, N 1, p. 69—94.
- Oliverau M., Oliverau J.* Estradiol-positive feedback on gonadotropic (GTH) cells in freshwater male silver eel. — Gen. and Comp. Endocrinol., 1979a, vol. 39, N 3, p. 247—261.
- Oliverau M., Oliverau J.* Effect of estradiol 17 β on the cytology of the liver, gonads and pituitary, and on plasma electrolytes in the female freshwater eel. — Cell and Tissue Res., 1979b, vol. 199, N 3, p. 431—454.
- Oordt P. G. W. J. van, Ecengren B.* The gonadotropic cell in the pituitary of teleosts and the central regulation of its activity. — In: Comparative Endocrinology/Ed. P. J. Gaillard, H. H. Boer. Amsterdam: Elsevier North-Holland Biomed. press, 1978, p. 353—356.
- Oztan N.* The effects of gonadotropic and steroid hormones on the gonads of sterile hybrid fishes. — Ray. Fac. Sci. Univ. Istanbul B, 1960, vol. 25, p. 27—56.
- Parlovic M., Pantic V.* The adenohypophysis in the teleostean *Alburnus alburnus* and *Alosa fallax* in different phases of sexual cycle. — Acta vet., 1975, sv. 25, N 4, s. 163—178.
- Peter R. E.* Serum gonadotropin levels in mature male goldfish in response to luteinizing hormone-releasing hormone (LH—RH) and des-Gly¹⁰-(d-Ala⁶)-LH-RH ethylamide. — Canad. J. Zool., 1980, vol. 58, N 6, p. 1100—1104.
- Peter R. E., Crim L. W.* Reproductive endocrinology of fishes: gonadal cycles and gonadotropin in teleosts. — Annu. Rev. Physiol., 1979, vol. 41, p. 323—325.
- Peter R. E., Paulencu C. R.* Involvement of the preoptic region in gonadotropin release-inhibition in goldfish, *Carassius auratus*. — Neuroendocrinology, 1980, vol. 31, N 2, p. 133—141.
- Peute J., Goos H. J. Th., De Bruyn M. G. A., van Oordt P. G. W. J.* Gonadotropic cells of the rainbow trout pituitary during the annual cycle. Ultrastructure and hormone content. — Ann. biol. anim., biochim., biophys., 1978, vol. 18(4), p. 905—910.
- Sage M.* The evolution of thyroidal function in fish. — Amer. Zool., 1973, vol. 13, N 3, p. 899—907.
- Schreibman M. P., Kallman K. D.* The genetic control of sexual maturation in the teleost *Xiphophorus maculatus* (Poeciliidae): A review. — Ann. biol. anim., biochim., biophys., 1978, vol. 18(4), p. 957—969.
- Schreibman M. P., Halpern L. R., Goos H. J. Th., Margolis-Kazan H.* Identification of luteinizing hormone-releasing hormone (LH—RH) in the brain and pituitary gland of a fish by immunocytochemistry. — J. Exp. Zool., 1979, vol. 210, N 1, p. 153—159.
- Scott A. P., Bye V. J., Baynes S. M.* Seasonal variations in sex steroids of female rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). — J. Fish Biol., 1980, vol. 17, N 5, p. 587—592.
- Sonstegard R., Leatherland J. F., Dave C. J.* Effects of Gonadal tumours on the pituitary-gonadal axis in Cyprinids from the Great Lakes. — Gen. and Comp. Endocrinol., 1976, vol. 29, N 2, p. 269.
- Stacey N. E., Pandey S.* Effects of indometacin and prostaglandins on ovulation of goldfish. — Prostaglandins, 1975, vol. 9, p. 597—608.
- Subhedar N., Prasada Rao P. D.* Seasonal changes in the corpuscles of Stannius and the gonads of the catfish *Heteropneustes fossilis* (Bloch). — Ztschr. mikrosk.-anat. Forsch., 1979, Bd. 93, N 1, S. 74—90.
- Sugimoto Y., Takeuchi Y., Yamauchi K., Takahashi H.* Стимуляция созревания самок японского угря гипофизами лосося с наблюдением изменений жировых капель в ооцитах при созревании угрей. — Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1976, vol. 27, N 3/4, p. 107—120.
- Sumter J. P., Follet B. K., Dodd J. M.* Studies on the purification of gonadotropin from dogfish (*Scyliorhinus canicula* L.) pituitary gland. — Ann. biol. anim., biochim., biophys., 1978, vol. 18(4), p. 787—791.
- Sundararaj B. I., Nath P., Jeet V.* Role of circadian and circannual rhythms in the regulation of ovarian cycles in fishes: a catfish model. — In: Comparative Endocrinology/Ed. P. J. Gaillard, H. H. Boer. Amsterdam: Elsevier North-Holland Biomed. press, 1978, p. 137—140.

- Todd P. R.* The hormone-induced maturation of new zealand freshwater eels.— Rapp. et proc.-verb. réun. Cons. perm. intern. explor. mer., 1979, bd. 174, s. 91—97.
- Toor H. S., Kapur K., Rai B.* Follicular atresia in the ovary of the teleost fish, *Puntius ticto*.— J. Anim. Morphol. and Physiol., 1979, vol. 26, N 1/2, p. 85—92.
- Upadhyay S. N., Breton B., Billard R.* Ultrastructural studies on experimentally induced vitellogenesis in juvenile rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.).— Ann. biol. anim., biochim., biophys., 1978, vol. 18(4), p. 1019—1025.
- Weil C., Billard R., Breton B., Jalabert B.* Pituitary response to LH—RH at different stages of gametogenesis in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*).— Ann. biol. anim., biochim., biophys., 1978, vol. 18, p. 863—869.
- Weil C., Breton B., Reinaud P.* Etude de la reponse hypophysaire a l'administration de Gn-RH exogene au cours du cycle reproducteur annuel chez la carpe *Cyprinus carpio* L.— C. r. Acad. sci. D, 1975, vol. 280, p. 2469—2472.
- Weil C., Fostier A., Horvath L. et al.* Profiles of plasma gonadotropin and 17 β -oestradiol in the common carp, *Cyprinus carpio* L., as related to spawning induced by hypophysation or LH—RH treatment.— Reprod., nutr., develop., 1980, vol. 20, N 4A, p. 1011—1050.
- Whitehead C., Bromage N. R.* Effects of constant long- and short-day photoperiods on the reproductive physiology and spawning of the rainbow trout.— J. Endocrinol., 1980, vol. 87, N 2, p. 6—7.
- Whitehead C., Bromage N. R., Breton B., Billard R.* Effects of altered photoperiod on serum gonadotropin levels and spawning in female rainbow trout.— J. Endocrinol., 1978, vol. 79, N 2, p. 29—30.
- Whitehead C., Bromage N. R., Breton B., Matty A. J.* Effect of altered photoperiod on serum gonadotropin and testosterone levels in male rainbow trout.— J. Endocrinol., 1979, vol. 81, N 2, p. 139—140.
- Whitehead C., Bromage N. R., Herbin R., Matty A. J.* Oestradiol 17 β , calcium and vitellogenin interrelations during accelerated and biannual spawnings in the rainbow trout.— Gen. and Comp. Endocrinol., 1980, vol. 40, N 3, p. 329—330.
- Woodhead A. D.* Ageing changes in the siamese fighting fish *Betta splendens*.— Exp. Gerontol., 1974, vol. 9, N 3, p. 131—139.
- Yamamoto K., Yamauchi K.* Sexual maturation of japanese eel and production of eel larvae in the aquarium.— Nature, 1974, vol. 251, p. 220—222.
- Yuwamatsu T.* Studies on oocyte maturation of the medaka, *Oryzias latipes*. VIII. Role of follicular constituents in gonadotropin — and steroid-induced maturation of oocytes in vitro.— J. Exp. Zool., 1980, vol. 211, N 2, p. 231—239.
- Zambrano D.* The nucleus lateralis tuberosus system of the gobiid fish *Gillichthys mirabilis*. III. Functional modifications of the Neurones and gonadotropic cells.— Gen. and Comp. Endocrinol., 1974, vol. 17, N 2, p. 167—182.

УДК 639.05

ЗАДАЧИ БИОХИМИИ В РАЗВИТИИ НАУКИ О ПИТАНИИ РЫБ

К. Ф. СОРВАЧЕВ

Исследования питания рыб в нашей стране ведутся в нескольких направлениях — экологическом, физиологическом и в плане изучения биологических основ рационального кормления объектов рыбоводства. Однако эти направления не исчерпывают всего комплекса проблем. За последние годы с особой значимостью определилась

роль исследований биохимических аспектов питания человека и сельскохозяйственных животных, в том числе разводимых рыб.

В настоящее время конечной целью всех исследований в области питания рыб остается познание закономерностей, определяющих особенности обмена веществ в естественных и искусственных условиях обитания. Именно такого рода данные необходимы для решения вопросов, выдвигаемых практикой рыбного хозяйства. В связи с этим возникла необходимость более глубокого познания физиологических и биохимических процессов ассимиляции пищи.

Последние достижения биохимии в области принципиально новых подходов к расшифровке путей метаболизма отдельных веществ в организме оказали решающее влияние на развитие науки о питании человека и животных (в том числе рыб).

По современным данным биологии и медицины, нормальная жизнедеятельность возможна не только при обеспечении организма соответствующим количеством белков, жиров, углеводов, но при снабжении в определенных пропорциях незаменимыми пищевыми веществами (витаминами, незаменимыми аминокислотами, ненасыщенными жирными кислотами, минеральными веществами). В обмене веществ каждый из этих многочисленных компонентов пищи имеет специфическое регуляторное значение. Химическая структура незаменимых веществ такова, что ферментные системы животного организма не способны синтезировать их и они должны поступать с пищей.

Учение о потребностях в пище человека, сельскохозяйственных животных и рыб получило выражение в концепции сбалансированного питания. Закон сбалансированного питания, определяющий пропорции отдельных веществ, отражает всю сумму обменных реакций, характеризующих химические процессы, лежащие в основе жизни.

Наука о сбалансированном питании оказывает влияние не только на теоретические представления о путях ассимиляции пищи, но и на решение важнейших практических проблем. Ее выводы и рекомендации тесно связаны с обоснованием рациональных физиологических норм питания населения, разработкой специализированных кормов для сельскохозяйственных животных и рыб.

В рыбоводстве сбалансированному питанию рыб уделяется особое внимание. Качественная и количественная оценка состава кормов, их влияние на рост и развитие рыб зависит главным образом от метаболических особенностей каждого вида, от индивидуальных особенностей типа обменных процессов, от условий выращивания и многих других факторов.

Дальнейшее развитие исследований этого направления должно быть направлено в первую очередь на изучение особенностей организации метаболических, в частности ферментативных, процессов. Для обеспечения нормального кормления и выращивания рыб важно познать не только содержание в рационе незаменимых аминокислот и других компонентов, но и нормы их химических связей в молекулах и пептидах.

Известно, что пища содержит множество биологически активных веществ, в том числе и так называемые алиментарные вещества, причем усвояемость пищевых компонентов в определенной мере зависит от их сочетаний. Это важно потому, что гранулированные корма и кормосмеси, применяемые при выращивании рыб, хотя и питательны, но все-таки отличаются от естественной пищи.

На современном этапе развития науки о питании главное направление исследований перемещается от изучения общих физиологических закономерностей пищеварения и энергетического обмена к более трудным и сложным для расшифровки закономерностям ассимиляции пищевых веществ на клеточном и субклеточном уровнях. При этом особое внимание уделяется изучению конкретных путей превращения отдельных веществ в организме, механизму регуляции и адаптации клеточных ферментов к структуре пищевых веществ, равно как и влиянию пищи на структуру и функции клеточных мембран.

Как показывают итоги многочисленных исследований, реакции ферментной адаптации проявляются на разных уровнях ассимиляции пищи (на клеточном и субклеточном). Им, несомненно, присуща выработанная в процессе длительной эволюции высокая степень биологической целесообразности. А. А. Покровским [1974] высказано предположение, что в основе ферментной адаптации к пище лежит правило соответствия ферментных систем организма химическим структурам пищевых веществ и их количественным пропорциям в рационах. В предложенной формулировке правило соответствия приобретает общebiологическое значение, а адаптация к пище — его проявление в конкретных условиях меняющихся режимов питания, направленных на поддержание биохимического гомеостаза организма.

С точки зрения величины потребностей в пищевых веществах и формула сбалансированного питания должна рассматриваться как выражение закона соответствия или генетически закрепленных в процессе эволюции типов метаболизма, выраженных в соответствующих пропорциях пищевых веществ.

В связи с этим при обсуждении проблемы приспособления ферментного аппарата к качеству пищи предлагается [Покровский, 1974] дифференцировать определенные виды ферментных адаптивных реакций, каждая из которых различается как по механизмам их возникновения и реализации, так и по длительности и стойкости возникающих изменений.

Первый тип адаптаций к пище отражает приспособление к имеющимся в окружающей среде источникам энергии и пищевых веществ, происшедшее в процессе длительной эволюции живых существ с момента возникновения жизни, с первого акта поглощения пищи и образования биокаталитически активных белков, и сопровождает эволюцию всех форм существования живых существ. В дальнейшем этот тип адаптации основывается на генетическом закреплении биосинтеза обладающих высокой степенью специфичности биологических катализаторов белковой природы и их организации в пределах

клеточных структур, их встроены в биологические мембраны и создании соответствующих взаимосвязанных ферментных ансамблей. Возникающие при этом ферментные системы клеток и организмов являются чрезвычайно стойкими, отражающими типы обмена веществ, характерные для каждого биологического вида; сформировавшиеся в ходе эволюционной адаптации типы ферментных систем закрепляются в генетическом аппарате клеток.

Второй тип ферментной адаптации характеризует вырабатываемую в процессе эволюции способность живых существ использовать находящиеся в пище некоторые уникальные низкомолекулярные соединения в качестве коферментов биологического катализа, которые становятся для определенных организмов незаменимыми факторами питания. Показано, что роль пищевых ферментных структур в многочисленных сложных ферментных системах принадлежит производным витаминов. Ее интегральным выражением являются величины потребностей в отдельных витаминах, которые в определенной мере зависят от качественных особенностей рационов питания. Этот тип адаптации относится к более позднему этапу эволюции и отражает сокращение ферментных систем, предназначенных для синтеза незаменимых факторов питания в связи с постоянством их присутствия в обычных источниках пищи. Состав незаменимых факторов питания у различных представителей животного мира существенно различается.

Третий тип ферментной адаптации возникает вместе с выделением в более сложных организмах специализированной пищеварительной системы. Постепенное усложнение регулирующих систем — гормональной и нервной — приводит к многообразию форм проявления этого вида адаптации. Наиболее яркий и лабильный вид адаптации ферментных систем пищеварительного аппарата — быстрая регуляция реакции приспособления секреции пищеварительных желез к качественным особенностям пищевых продуктов. Именно этот вид адаптации подвергся интенсивному изучению в лаборатории И. П. Павлова и его последователей (Л. А. Орбели, И. П. Разенкова, П. К. Анохина и др.), установивших существование в данном процессе двух фаз — нервнорефлекторной и химической.

Четвертый тип адаптации связан с поступлением в кровь потока пуриногенов (компонентов пищи), определяющих особенности клеточного питания. Глубокое изучение ферментных реакций на клеточном уровне по отношению к характеру питания приводит к выводу, что количественный и качественный состав пищи оказывают определяющее влияние на состояние ферментных систем организма, что эти адаптивные изменения ферментной активности представляют один из важнейших механизмов поддержания гомеостаза.

Таким образом, поступающие из пищеварительного тракта компоненты пищи являются не только источником энергии и пластического материала, но, поступая в кровь, становятся мощными гуморальными регуляторами метаболизма. Особенности качественного состава, объема и быстроты поступления в кровь при определенных рационах питания могут существенно менять направленность фер-

ментных процессов. В здоровом организме эти изменения направлены на восстановление соответствия его ферментных систем со структурными особенностями компонентов пищи и скоростью их поступления во внутренние среды. При нарушении этого соответствия в крови могут возникнуть необычно высокие концентрации отдельных компонентов пищи, например при потреблении больших количеств быстросасывающихся сахаров, жира, глутамата натрия и т. п. В этих случаях происходят временные нарушения обычных условий клеточного питания.

С изложенной точки зрения, в определенном уточнении нуждаются представления и о дисбалансных рационах питания. Обычное представление, например, об аминокислотном дисбалансе, должно быть дополнено представлениями об эндогенной и экзогенной его разновидностях [Покровский, 1974]. При этом под *экзогенным дисбалансом* следует понимать не оптимальное для организма соотношение аминокислот в белках пищи; *экзогенный аминокислотный дисбаланс* при его определенной деятельности в питании приводит к истощению биохимических адаптивных механизмов организма, способствующих сохранению нормальных для его внутренних сред концентраций отдельных аминокислот и их метаболитов. В этом случае возникает *эндогенный дисбаланс*, под которым следует понимать нарушение нормального аминокислотного состава крови и тканей, т. е. нарушения в метаболическом фонде организма. *Эндогенный аминокислотный дисбаланс* является, таким образом, следствием несоответствия аминокислотного состава пищи ферментным пропорциям, существующим в тканях организма. Это несоответствие ферментных пропорций может быть, в свою очередь, следствием либо нерационального питания (например, преимущественно углеводистыми рационами или длительное питание неполноценной пищей), либо генетических аномалий ферментных пропорций (врожденное заболевание).

Таким образом, нарушения пропорций аминокислотного состава пищи и, быть может, недостаток пищи вообще — могут проявляться в глубоких нарушениях ферментных пропорций организма на уровне тканей. В свою очередь, нарушения этих пропорций могут находиться в патогенетической связи с теми морфологическими изменениями, которые принято считать наиболее достоверными признаками патологических изменений.

Пятый тип приспособления ферментного синтеза к характеру питания связан с определенным периодом онтогенеза. Он характеризует процессы ферментного созревания организма и отражает принцип соответствия ферментных систем организма химическим структурам пищи, которую получает организм в ходе индивидуального развития. Поэтому понятно, насколько велико значение исследований этих процессов для рыбоводства. В частности, их понимание очень важно для правильной постановки кормления личинок рыб искусственными кормами.

Возрастные изменения ферментной организации достаточно выражены и лежат в основе изменения формулы сбалансированного

питания организма в онтогенезе. Известно, что биологическое старение характеризуется постоянным снижением как интенсивности метаболических процессов, так и возможности приспособления ферментных систем организма к резким нарушениям сбалансированного питания. Вот почему представление о преждевременной патологической старости должно включать в себя элементы дезадаптации ферментных систем организма к пище. Чаще эта дезадаптация касается процессов липидного обмена.

Особое значение приобретают исследования о влиянии питания на структуру и функциональные свойства клеточных мембран. Установлено, что жирнокислотный состав мембран в значительной степени определяет их функциональные свойства и способность участия в процессах клеточного питания. Имеются доказательства [Немова и др., 1980] об изменении жирнокислотного состава мембран митохондрий при введении в питание необычных жирных кислот, отклоняющих жирнокислотную формулу рационов питания от оптимальной.

В этом плане привлекают внимания исследования, направленные на изучение особенностей влияния питания на функции специализированных мембранных образований, среди которых особое значение имеют лизосомы, выполняющие функции пищеварительного аппарата клетки. Результаты исследований, выполненных А. А. Покровским, В. А. Тутельяном [1976], В. С. Сидоровым и его сотрудниками [Немова и др., 1980; Сидоров и др., 1976, 1980; Сорвачев, 1981] показали, что лизосомальные ферменты лизосом достаточно точно реагируют на особенности питания. Например, при неполноценном питании, когда в организме происходит мобилизация и перераспределение белковых резервов, резко возрастает активность большинства лизосомальных ферментов. Подобная активность наблюдается при голодании, белковой недостаточности, в условиях снабжения организма неполноценными по аминокислотному составу белками, а также при физиологических и патологических состояниях, связанных с резким повышением потребности организма в белке.

Очевидно, эти новые данные об адаптивной способности лизосомальных ферментов к различным условиям питания и обитания должны получить дальнейшее развитие при формировании современной концепции о питании организма на клеточном уровне. Немалое значение могут приобрести исследования о защитной роли белков и некоторых витаминов при воздействии на организм стрессовых факторов, а также некоторых токсических веществ.

Современные достижения в области биохимии питания позволяют утверждать, что уровень снабжения организма белками и витаминами оказывает определенное влияние на степень устойчивости организма к исследованным стрессовым факторам. Дефицит белка, равно как и некоторых витаминов — ретинола (витамин А₁) и тиамина (витамин В₁), приводит к подавлению синтеза кортикостероидных гормонов, определяющую роль которых в реализации адаптивного синдрома после исследований Селье [1972] можно считать до-

казанной. Одновременно показано, что белковая недостаточность понижает устойчивость организма к экстремальным воздействиям. Наконец, последствия белковой недостаточности наиболее катастрофичны при состояниях организма, связанных с резкой интенсификацией метаболических процессов, ведущих за собой резкое увеличение потребности организма в пищевых веществах и энергии. Состояния, связанные с экстремальными физическими нагрузками, при которых организм затрачивает не только большое количество энергии, но и многие структурные компоненты тела, можно характеризовать как явление метаболического стресса, отражающего необычную интенсивность обменных процессов организма.

В настоящее время накопилось достаточно убедительных данных [Сорвачев, 1981], характеризующих тесную, возникшую в процессе эволюции живых существ связь между характером питания и биохимической конституцией клеток тканей и организма в целом. Можно с уверенностью сказать, что эти взаимоотношения имеют ферментативную сущность и что их познание в значительной мере будет способствовать более целенаправленному проведению научных работ в плане исследования пищеварения и питания рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Нелова И. И., Сидоров В. С., Рипатти Г. О. Лизосомальное переваривание белков органов озерного лосося при голодании в условиях содержания в садках в преднерестовый период. — *Вопр. ихтиологии*, 1980, т. 20, вып. 4(120), с. 180—182.
- Покровский А. А. Роль биохимии в развитии науки и питания. М.: Наука, 1974. 119 с.
- Покровский А. А., Тутельян В. А. Лизосомы. М.: Наука, 1976. 329 с.
- Селье Ханс. На уровне целого организма: Пер. с англ. М.: Наука, 1972. 11 с.
- Сидоров В. С., Высоцкая Р. У., Костылев Ю. В. Активность лизосомальных ферментов у взрослых самок озерного лосося в период преднерестового созревания. — *Вопр. ихтиологии*, 1980, т. 20, вып. 4(123), с. 713—717.
- Сидоров В. С., Лизенко Е. И., Богдан В. В., Нефедова Э. А. Лизофосфолипиды как возможные индикаторы стрессового состояния рыб. — В кн.: *Экологическая физиология рыб*. Киев: Наук. думка, 1976, ч. 1, с. 107—109.
- Сорвачев К. Ф. Основы биохимии питания рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1982. 400 с.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ И БИОМЕТРИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК СПЕРМЫ В СВЯЗИ С РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬЮ И ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНОЙ СПОСОБНОСТЬЮ САМЦОВ У РЫБ

В. П. ЖУКИНСКИЙ

Физиолого-биохимические исследования половых продуктов рыб в процессе их развития и исследования гамет составляют важный раздел экологической физиологии, биохимии, а также биологии развития рыб. Эффективность естественного размножения рыб и их разведения в искусственных условиях зависит не только от факторов среды, но в значительной мере и от биологической полноценности яиц и спермы. Качество последних можно выразить определенными биометрическими, физиолого-биохимическими и молекулярно-биологическими характеристиками, проявляющимися в различной способности гамет к оплодотворению, в выживаемости, в развитии и росте потомства [Строганов, 1938; Никольский, 1974; Владимиров, 1974; Жукинский, 1976]. Тем не менее еще 15—20 лет назад работ о биохимическом составе икры и спермы рыб было мало. Более полными были сведения о влиянии на гаметы температуры и химического состава воды, а также о физиологии оплодотворения яиц различных видов рыб. Данные о зависимости жизнеспособности потомства от физиолого-биохимических показателей производителей были весьма скудными [Гудвин, 1953; Пучков, 1954; Клейменов, 1962; Строганов, 1962; Гинзбург, 1968; Needham, 1963; Blaxter, 1969].

В дальнейшем, особенно в 70-е годы, количество исследований и научная информация по физиологии и биохимии гамет у рыб существенно увеличились, однако все же по физиологии и биохимии спермы рыб работ выполнено несравненно меньше, чем по физиологии и биохимии овулировавшей икры.

В данной статье обобщены сведения об изменчивости физиолого-биохимических и биометрических характеристик спермы и ее оплодотворяющей способности.

Физиологическое состояние организма взрослых особей в репродуктивный отрезок их онтогенеза, а также непосредственно в период нереста может быть объективно оценено только по некоторым репрезентативным критериям. К настоящему времени чувствительные физиолого-биохимические индикаторы интенсивности общего и генеративного метаболизма у рыб неплохо изучены, но достаточно простые количественные критерии оценки физиолого-биохимического состояния производителей в периоды до и во время нереста не

получили еще распространения. Что касается оценки влияния состояния самцов по физиолого-биохимическим критериям на качество их спермы, то такие работы практически отсутствуют. Поэтому до сих пор о физиолого-биохимическом состоянии производителей в основном судят по таким показателям, как возраст, упитанность, темп роста, наличие или отсутствие у них заболеваний. При этом разнокачественность спермы исследована почти исключительно в связи с возрастной изменчивостью оплодотворяющей способности самцов. Это можно объяснить тем, что возраст в отличие от более непосредственных, но варьирующих показателей физиолого-биохимического состояния самцов отражает необратимые изменения существенных жизненных функций, в том числе и воспроизводительной способности.

Опытные рыбоводы-практики издавна учитывали возраст самцов и качество их спермы, выбраковывая старых и ограничивая использование молодых самцов при проведении нерестовой кампании [Елеонский, 1936]. Гораздо позже возрастная изменчивость воспроизводительной способности самцов была исследована научными методами. В общем виде влияние возраста самцов на оплодотворяемость икры, жизнеспособность эмбрионов и личинок может быть аппроксимирована параболической кривой, изображение которой дано нами на примере тарани: сперма молодых и старых самцов определяет худшую оплодотворяемость икры и более низкую выживаемость эмбрионов и личинок по сравнению со спермой зреловозрастных самцов [Жукинский, 1964, 1965]. Эта закономерность четко проявляется у представителей разных отрядов и семейств с разновозрастной структурой нерестового стада, что экспериментально показано на нескольких видах костистых рыб: лососевых — радужная форель [Новоженин, 1972; Бабушкин, 1974а, б, 1976; Колобков, 1976; Булатович, 1979; и др.]; корюшковых — корюшка [Коровина, 1961]; карповых — лещ [Володин, 1961], карп [Кирпичников, 1966; Мартышев и др., 1979]; окуневых — судак [Савельева, 1974]. У проходных лососей влияние возраста самцов на жизнеспособность потомства в раннем онтогенезе проявляется весьма своеобразно: у атлантического лосося оплодотворяемость икры, выживаемость зародышей и предличинок, как правило, наилучшие у впервые нерестующих старых самцов с наибольшим числом прожитых в реке и в море лет (3.3+). Наилучшие результаты дают впервые нерестующие самцы с возрастом морской жизни 1 и 2 года, при этом более молодые самцы (2.1+) несколько превосходят старших (3.2+), а также карликовых самцов и значительно превосходят повторно нерестующих проходных самцов [Песлак, 1973; Казаков, 1978б, 1979а; и др.]. Наиболее жизнеспособное и крупное потомство у чавычи получают при использовании спермы двух- и трехлетних самцов [Donaldson, 1969]. Специфика жизненного и полового цикла проходных лососевых, генетически запрограммированная гибель большинства самцов не только у моноциклических тихоокеанских, но и у атлантического лосося с повторным нерестом обусловили, вероятно, смещение возрастного оптимума репродуктивной функции

на первые годы их морской жизни, что в целом соответствует понятию «зрелого возраста». Возрастное влияние самцов на жизнеспособность эмбрионов, трансформируемое через разнокачественность спермы, удается уловить не только посредством учета величины отхода развивающейся икры, но и по некоторым, сопряженным с возрастом, физиологическим показателям. В тщательно выполненных В. М. Коровиной [1961] экспериментах с левской корюшкой икру одних и тех же самок разделяли на порции и оплодотворяли спермой самцов разного возраста. При такой организации экспериментов четко выявлялось влияние возраста самцов на эмбриональное развитие потомства. Оказалось, что икра, оплодотворенная спермой молодых самцов, дышала интенсивнее, но давала больший отход в эмбриогенезе, чем икра, оплодотворенная спермой зреловозрастных самцов, которая дышала менее интенсивно, зато выживала лучше. Противоположные результаты получил Р. В. Казаков [1979а] на атлантическом лососе: высокие величины интенсивности дыхания икры совпадали с высокими величинами ее выживаемости, и наоборот. Полученные разногласия можно объяснить методическими различиями этих работ.

Разнокачественность спермы и сперматозоидов у самцов разного возраста проявляется во взаимосвязи биометрических и физиолого-биохимических показателей. От изменчивости такого количественного показателя, как концентрация сперматозоидов, зависят интенсивность дыхания и оплодотворяющая способность спермы. У многих видов рыб густота спермы с увеличением возраста и размера самцов уменьшается наряду с увеличением объема эякулятов и общей плодовитости самцов. Это показано Р. В. Казаковым [1978б] на атлантическом лососе, А. Ф. Турдаковым [1972] на пессик-кульской форели, Ю. П. Бабушкиным [1974а, б] на радужной форели, В. Н. Жукинским [1965] на тарани. У пессик-кульского чебачка [Турдаков, 1972] концентрация сперматозоидов в сперме не связана с возрастом и размерами самцов, а у белого амура с увеличением возраста самцов густота спермы даже увеличивается [Понова, 1968]. У карпа [Мартышев и др., 1979] и муксуна [Казаков, Волошенко, 1979] наиболее высокая концентрация спермы наблюдается у зреловозрастных самцов по сравнению с молодыми, впервые нерестующими, и старыми самцами.

Имеются данные о различной жизнеспособности сперматозоидов у самцов разного возраста. На тарани с применением разработанной нами методики выявления количества мертвых и ослабленных сперматозоидов на мазке спермы [Жукинский, 1965] показано, что наименьшее количество ослабленных и мертвых сперматозоидов в сперме имеют зреловозрастные самцы, сравнительно большее — молодые и старые самцы. Используя эту методику на карпе, Ф. Г. Мартышев с соавторами [1979] подтвердили криволинейный характер этой закономерности с тем дополнением, что впервые нерестующие самцы дают наихудшую сперму, а повторно нерестующие, но еще молодые самцы, так же как и средневозрастные самцы, продуцируют сперму с наиболее низкой величиной процента нежизнеспособных

сперматозоидов на мазке. Между подвижностью и оплодотворяющей способностью сперматозоидов существует положительная корреляция: чем выше скорость движения сперматозоидов и продолжительнее их активность, тем выше оплодотворяемость икры. Это доказано на лососевых рыбах В. Шленком и Б. Кахманом [Schlenk, Kahmann, 1935], А. С. Гинзбург [1968], а на карповых — А. Ф. Турдаковым [1972]. Некоторым исследователям удалось показать зависимость продолжительности активного состояния сперматозоидов от возраста самцов: наиболее продолжительное время двигаются сперматозоиды у зреловозрастных самцов, молодые же и старые самцы продуцируют сперму с более коротким временем поступательного движения при активации водой [Scheuring, 1924; Бабушкин, 1974а,б] — для ручьевой и радужной форели, Мартышев с соавторами [1979] — для карпа.

Имеются сведения, что не только у самцов икромечущих, но и у самцов живородящих рыб качество спермы зависит от их возраста. Г. Н. Самохвалова [1971] обнаружила, что у молодых (5—7 мес.) самцов гуппи и гамбузии сперматофоры малоустойчивы и сперматозоиды не обладают большой жизнеспособностью. У старших самцов (1 год) сперматофоры более устойчивы к внешним воздействиям, а сперма более жизнеспособна.

Первые работы, в которых возрастная изменчивость оплодотворяющей способности самцов связана с биохимической разнокачественностью спермы, принадлежат Л. Шерингу [Scheuring, 1924, 1928]. Он оценивал качество спермы по содержанию в ней хлора, считая, что в хорошей сперме хлора содержится больше, чем в плохой. Л. Шеринг показал, что с возрастом самцов у ручьевой форели и сига содержание хлора в сперме уменьшается, причем у ручьевой форели содержание хлора в сперме сопоставлено с ее густотой. Он также установил, что общее содержание солей в сперме радужной форели, измеряемое по точке замерзания спермиальной жидкости, в водянистой, жидкой сперме плохого качества было приблизительно в 6—7 раз ниже, чем соответствующая величина депрессии спермиальной жидкости в густой сперме хорошего качества. С увеличением густоты спермы увеличивались рН спермы от 7,0 до 7,8 (у радужной форели) и продолжительность движений определенного процента сперматозоидов в сперме при их активации водой (от 30 до 90 сек. у ручьевой форели). Я. К. Песлак [1973] выяснил, что сперма старых, крупных лососей содержит меньше влаги, больше сухих веществ и меньше углеводов, чем сперма более молодых лососей с высоким содержанием углеводов и меньшим содержанием жира. В белке спермы более молодых лососей обнаружено значительно больше тирозина, цистина, метионина, аргинина и гистидина. По мнению Я. К. Песлака, такой химический состав спермы объясняет различную оплодотворяющую способность самцов разного возраста. Н. П. Новоженин [1972] на радужной форели также установил, что наиболее полноценная сперма средневозрастных самцов содержит в сухом веществе наименьшее количество жира и наибольшее количество углеводов и зольных элементов по сравнению со спермой ста-

рых, наименее полноценных самцов с большим содержанием жира. Более подробные исследования химического состава спермы самцов разного возраста проведены на карпе [Герасимова, Привезенцев, 1972; Мартышев и др., 1979]. Наибольшее количество сухого вещества и протеина содержалось в сперме самцов среднего возраста и начинающих стареть самцов по сравнению с впервые нерестующими, повторно нерестующими молодыми и старыми самцами. При старении самцов карпа в их сперме, как и у самцов лососевых рыб, увеличивается содержание жира и уменьшается содержание углеводов. Найдены возрастные различия в составе некоторых микроэлементов: в сперме молодых и средневозрастных самцов цинка и меди содержится больше, чем в сперме старых.

Различия в составе аминокислот белков семенников у самцов разного возраста впервые было отмечено А. М. Будановой [1950] на русском осетре, правда, на неполовозрелых особях. Между 6- и 7-летними самцами выявлена большая разница в содержании гистидина и лизина, по содержанию же аргинина разницы не оказалось. Более обстоятельно возрастная изменчивость аминокислотного состава спермы самцов изучена у карповых рыб [Ким, 1974а; Ким, Жукинский, 1978]. В составе белков спермы зреловозрастных самцов карпа содержится больше цистеина, чем в белках спермы молодых и старых самцов. При старении самцов увеличивается содержание в белках спермы валина, глицина, серина и аспарагиновой кислоты. Установлено, что у леща суммарное количество аминокислот в пересчете на 1 мл спермы было наибольшим у молодых самцов, промежуточным по величине у зрело-возрастных самцов и наименьшим — у старых самцов, что, безусловно, объясняется снижением концентрации сперматозоидов в сперме с увеличением возраста рыб. Однако в пересчете на 1 млрд. сперматозоидов суммарное количество аминокислот в сперме подчиняется иной закономерности: у молодых самцов оно составляет 24,6 мг, у зреловозрастных — 21,7 мг, у старых — 24,7 мг. Линейная зависимость в первом случае, отражающая чисто количественные изменения, во втором случае сменяется на параболическую зависимость, отражающую, по всей видимости, возрастные качественные изменения в содержании и составе белков спермы. Небелковые аминокислоты в сперме старых самцов леща характеризуются меньшим содержанием диаминкарбоновых кислот по сравнению с молодыми и зреловозрастными самцами. В расчете на 1 млрд. сперматозоидов в сперме зреловозрастных самцов было меньше цистеина, чем у молодых самцов, и глутаминовой кислоты в сумме с треонином, чем у старых самцов.

В онтогенезе самцов карпа и леща изменяется не только аминокислотный, но и липидный состав спермы. Содержание холестерина в сперме карпа наибольшее у зреловозрастных самцов, содержание фосфолипидов с возрастом самцов уменьшается, но при этом коэффициент Дьердди — наибольший у зреловозрастных самцов. Общее количество липидов в сперме у леща увеличивается с возрастом самцов: оно наименьшее у молодых, наибольшее у старых и промежуточное по величине у зреловозрастных самцов как в расчете на 1 мл

спермы, так и на 1 млрд сперматозоидов. При этом существуют качественные различия в липидном составе спермы самцов разного возраста. Сперма молодых самцов содержала меньше эфиров холестерина и углеводов по сравнению со спермой зреловозрастных самцов. В сперме молодых самцов содержалось меньше кардиолипина по сравнению со зреловозрастными и старыми самцами, а также меньше сфингомиелина и фосфатидилинозита по сравнению со старыми самцами [Ким, 1974б; Ким, Жукинский, 1978]. Максимальным количеством холестерина и лецитина отличается сперма самцов карпа среднего возраста; содержание этих фракций в сперме более молодых и старых самцов ниже [Мартышев и др., 1979].

На тарани и леща проведено исследование физико-химического состояния белков спермы, подтвердившее предположение о возрастной изменчивости ряда показателей их макроструктуры и реактивности. Установлено, что такие показатели конформационного состояния белков спермы, как содержание суммарных свободнорагирующих — SH-групп, свободнорагирующих — SH-групп белков и свободнорагирующих — SH-групп растворимых белков выше у зреловозрастных самцов тарани и леща, чем у молодых и старых. Напротив, сперма молодых и старых самцов у тарани по сравнению со спермой зреловозрастных самцов богаче замаскированными — SH-группами, а у леща содержание — S—S-групп в сперме молодых и зреловозрастных самцов оказалось выше, чем в сперме старых особей. Выявленные различия в содержании сульфгидрильных и дисульфидных групп свидетельствуют об изменчивости структуры нативных белков спермы, обусловленных возрастом продуцирующих ее самцов. Возрастная изменчивость конформационного состояния белков спермы самцов тарани и леща разного возраста выявляется и спектрофотометрическими исследованиями растворимых белков спермы. Оптическая плотность растворимых белков при 245 нм была выше в сперме зреловозрастных самцов леща по сравнению с молодыми и старыми. У самцов тарани разных возрастных групп различия по этому показателю не найдены. По интенсивности поглощения в разных областях ультрафиолетового спектра при разных рН среды можно судить о реактивности тирозиновых радикалов белков. В нейтральной среде при 280 нм интенсивность ультрафиолетовых спектров поглощения белков спермы тарани у старых самцов оказалась выше, чем у молодых и зреловозрастных, уровень экстинции по спектру растворимых белков был выше у молодых самцов, чем у зреловозрастных. Интенсивность абсорбции белков спермы леща была наиболее высокой у зреловозрастных самцов по сравнению с молодыми и старыми производителями. В щелочной среде увеличивается экстинция по спектру и максимум поглощения смещается в область 300 нм, что связано с усилением диссоциации фенольных групп тирозина белков спермы. В наиболее выраженном виде это наблюдалось в белке спермы молодых и старых самцов у тарани и в белке спермы зреловозрастных и старых самцов у леща. По величине коэффициента ионизации боковых групп растворимых белков

спермы (КИБГ) зреловозрастные самцы тарани уступают молодым [Коновалов, 1978; Коновалов, Жукинский, 1978].

При исследовании физиолого-биохимических свойств спермы у самцов разного возраста на примере тарани и леща нами было уделено большое внимание особенностям энергообмена сперматозоидов [Жукинский, Гош, 1973, 1974а, б; Жукинский и др., 1974]. Выяснено, что концентрация сперматозоидов оказывает большое влияние на дыхание спермы: с увеличением концентрации сперматозоидов интенсивность дыхания спермы снижалась вследствие увеличения содержания молочной кислоты. По этой причине, чем старше самцы, тем выше интенсивность потребления кислорода их спермой, потому что в более жидкой сперме старых самцов накапливалось меньше молочной кислоты, ингибирующей дыхание. Обнаружена зависимость между возрастом самцов и активностью цитохромоксидазы и цитохромной системы в сперме: активность ферментов оказалась выше у молодых и старых самцов по сравнению со зреловозрастными. От возраста самцов зависели также содержание фруктозы в сперме и интенсивность фруктолиза. Эти показатели были выше в сперме молодых и старых самцов по сравнению с таковыми в сперме зреловозрастных самцов. Самое высокое содержание молочной кислоты в сперме наблюдалось у молодых самцов, у зреловозрастных ее накапливалось меньше всего, а у старых самцов количество молочной кислоты возрастало по сравнению со зреловозрастными самцами. Это дает основание считать, что энергетика сперматозоидов зреловозрастных самцов наиболее совершенна благодаря тому, что их энергообмен в большей степени происходит за счет более эффективной системы дыхания и в меньшей степени за счет гликолиза. Сперма самцов разного возраста неодинаково включает радиоактивный фосфор, что позволяет косвенно судить об интенсивности процесса окислительного фосфорилирования в сперматозоидах [Недовесова, Жукинский, 1974]. На леще установлено, что сперма молодых самцов включает радиоактивный фосфор в кислоторастворимую фракцию сперматозоидов интенсивнее, чем зреловозрастных и старых самцов, а ведь именно вещества кислоторастворимой фракции ответственны за процесс фосфорилирования. Характерно, что у карпа наибольшее количество АТФ — непосредственного энергосточника и важного показателя окислительного фосфорилирования — найдено в сперме средневозрастных самцов по сравнению со спермой молодых и старых самцов [Герасимова, Привезенцев, 1972].

Наиболее основательным критерием полноценности спермы является оплодотворяющая способность сперматозоидов. Однако при этом следует обязательно учитывать концентрацию сперматозоидов, которая не только опосредованно, через изменение физиолого-биохимических показателей качества, но также непосредственно в зависимости от относительного количества подвижных сперматозоидов влияет на результативность осеменения икры: максимальный процент оплодотворения икры достигается при оптимальной (для каждого вида) концентрации сперматозоидов.

При недостаточном и избыточном количестве сперматозоидов

оплодотворяющая способность спермы снижается. Эта закономерность описана Г. М. Персовым [1951], А. С. Гинзбург [1968], А. Ф. Турдаковым [1972], И. В. Киселевым [1980], В. П. Жукишским [1965], В. П. Жукишским, Р. И. Гош [1974б] и другими исследователями для осетровых лососевых и карповых рыб.

На примере тарани и леща нами [Жукишский, Гош, 1973, 1974а, б] исследована зависимость оплодотворяемости икры и жизнеспособности эмбрионов от различных показателей энергообмена в сперме. Чем выше потребление кислорода спермой, интенсивнее в ней фруктолиз, меньше накапливалось молочной кислоты, тем выше была оплодотворяемость икры и выживаемость эмбрионов. Другие показатели энергообмена в сперме связаны с оплодотворяющей способностью сперматозоидов криволинейной зависимостью: с увеличением активности цитохромной системы в сперме до некоторого оптимума оплодотворяемость икры и жизнеспособность эмбрионов снижалась, а после этого оптимума — повышалась. Оплодотворяемость икры гораздо сильнее зависела от концентрации сперматозоидов, чем от возраста самцов, однако необходимо учитывать совместное влияние того и другого фактора. Дисперсионный анализ показал, что возрастные особенности сперматозоидов и их количество являются независимыми величинами, причем влияние концентрации спермы преобладает над влиянием возраста самцов. Однако при оптимальной концентрации сперматозоидов влияние возраста на оплодотворяемость икры и жизнеспособность эмбрионов сказывается значительно сильнее.

Механизмы влияния возраста самцов и вообще их физиологического состояния на разнокачественность потомства в настоящее время неясны, но схематично они представляются следующими. Геннорегуляторные системы (ГРС) соматических и половых клеток являются составной частью организменной ГРС, объединенной нервной и эндокринными системами. Поэтому между физиологическим состоянием всего организма и особенностями ГРС отдельных клеток существует тесная связь [Бердышев, Маслюк, 1975]. В процессе онтогенеза в соматических клетках, в том числе и генеративных тканей производителей происходят направленные сдвиги ГРС, отражающие возрастную изменчивость их структурных и регуляторных подсистем. В процессе сперматогенеза происшедшие необратимые и обратимые сдвиги организменной ГРС через соматические клетки семенников и сперматогонии трансформируются в измененные ГРС сперматозоидов. Только адекватной изменчивостью ГРС половых клеток можно объяснить закономерное изменение многих физиолого-биохимических характеристик икры и спермы, получаемых от самок и самцов разного возраста и физиологического состояния, благодаря чему предопределяется разнокачественность их потомства [Жукишский, 1976].

Нами предпринята попытка пайти связь возраста самцов с особенностями продуцируемых ими сперматозоидов путем исследования состава и свойств дезоксирибонуклеопротеидов (ДНП) в соматических

и половых клетках как важнейшего компонента хроматина ядер. На примере тарани установлено, что количество ДНК в расчете на один сперматозоид у зреловозрастных самцов наибольшее по сравнению с молодыми и старыми особями, хотя различие не достигает достоверного уровня, между тем как содержание РНК, а также отношение РНК/ДНК закономерно увеличивается с возрастом самцов [Медовесова, Якушкинский, 1975]. На сперме леща выяснено, что активность кислых и щелочных ДНКаз и РНКаз в несколько раз выше в сперме молодых самцов по сравнению со зреловозрастными. Подобного рода зависимость получена Т. А. Герасимовой, Ю. А. Привезенцевым [1972] для чешуйчатого карпа: общее содержание нуклеиновых кислот, в том числе ДНК, было наибольшим в сперме средневозрастных, меньшее у молодых самцов и наименьшим — у старых самцов, причем содержание РНК в сперме самцов разного возраста стабильно. Эти данные прежде всего свидетельствуют о количественной изменчивости содержания нуклеиновых кислот в сперматозоидах от самцов разного возраста.

Наиболее интересные данные получены об особенностях метилирования ДНК в половых и соматических клетках самцов тарани и леща разного возраста и изменчивости фракционного и аминокислотного состава гистонов их спермы [Зиньковский и др., 1976, 1978, 1979; Бердышев и др., 1978]. Показано, что содержание 5-метилцитозина в ДНК спермы тарани с возрастом уменьшается в 1,2 раза, в ДНК семенников — в 1,3 раза, у леща соответственно — в 1,7 и 1,3 раза, т. е. активность ГРС при старении падает. Метилирование ДНК клеток печени этих же особей с возрастом самцов, напротив, увеличивается, что, по-видимому, свидетельствует о наличии компенсации, активирующей ГРС клеток в этом жизненно важном органе при старении организма.

Имеется мнение, что 5-метилцитозин содержится не в структурных, а в рибосомальных и регуляторных генах. Поэтому их уменьшение может быть одной из причин или сопряженным с основной причиной признаком угнетения или угасания функциональной активности клеток. В состав ГРС сперматозоидов, безусловно, входят гистоны, поскольку они являются основным белковым компонентом их ДНП. Благодаря высокому содержанию основных кислот гистоны в значительной степени обуславливают комплексообразующие свойства ДНП. Свойства нуклеогистонных комплексов могут зависеть от изменения аминокислотного состава гистонов спермы. Специальные исследования на тарани и леще подтвердили предположение об изменчивости аминокислотного состава гистонов спермы в зависимости от возраста продуцирующих их самцов: увеличивается содержание аргинина, уменьшается количество аланина и метионина (у леща). Эти данные в сопоставлении с данными об изменении метилирования ДНК и соотношения РНК/ДНК в сперматозоидах самцов разного возраста подтверждают возрастную изменчивость нуклеогистонных комплексов в половых клетках, которые, в свою очередь, по-видимому, отражают инволюционные процессы в соматических

клетках и тканях производителей в репродуктивном отрезке их онтогенеза.

Идя дальше, следует предположить, что возрастные изменения уровня метилирования ДНК в рибосомальных и регуляторных ядерных генах сказываются на активирующей и морфогенетической функциях сперматозоидов в процессе оплодотворения и в раннем онтогенезе потомства. При осеменении икры происходит селекция сперматозоидов, и те, у которых произошли неблагоприятные изменения в цитоплазматических структурах, ответственных за их локомоторную функцию или иммуногенетическое взаимодействие гамет, имеют меньшие шансы на активацию и оплодотворение яиц. До начала гастрюляции развитие зародыша у рыб детерминировано материнскими генами и генопродуктами, содержащимися в цитоплазме яйца. По окончании дробления, на стадиях средней или поздней бластулы, в развитие зародыша включаются ядерные гены эмбриональных клеток, в том числе и отцовский геном. Полученные от самца рибосомальные и регуляторные гены, обладающие возрастной специфичностью, могут влиять на жизнеспособность, развитие и рост эмбрионов и личинок. Это влияние можно рассматривать как проявление «отцовского эффекта». Наши экспериментальные данные о зависимости жизнеспособности эмбрионов и личинок от возраста родителей у тарани показали равную силу отцовского и материнского влияния, однако на росте личинок «отцовский эффект» сказывался гораздо слабее, чем материнский, что согласуется с литературными сведениями и вполне объяснимо: синтезированные макромолекулы яиц способны в совокупности гораздо дольше обеспечивать развитие потомства, чем ядро и цитоплазма сперматозоидов [Жукинский, 1964, 1973; Жукинский, Недеялков, 1980; Кирпичников, 1966; Зиньковский и др., 1979].

Поскольку метилирование ДНК является, по-видимому, обратимым процессом, играющим важную адаптационную роль и характеризующим физиологические изменения в организме самцов [Ванюшин, Бердышев, 1977; Бердышев, Павленко, 1979; Мушкамбаров и др., 1978], то есть основания полагать, что не только возраст, но и другие биологические показатели самцов, отражающие их физиологическое состояние, оказывают опосредованное влияние на жизнеспособность потомства через те же или такие же молекулярно-биологические механизмы.

Оценка влияния физиологического состояния самцов, упитанности, темпа роста, а также условий их содержания и интенсивности использования на качество спермы затрудняется тем, что эти факторы обычно одновременно сказываются и на общем количестве продуцируемой самцами спермы, т. е. на объеме порций (эякулятов). Поэтому корректнее оценивать изменчивость воспроизводительной способности самцов в целом, которая понимается нами как абсолютная индивидуальная плодовитость самцов, умноженная на поправочные коэффициенты качества отдельных порций (0,1—1,0). Для этих целей нами разрабатывается схема унифицированной шкалы оценки качества спермы рыб, включающая не только концентрацию

и двигательную активность сперматозоидов, но и некоторые физиолого-биохимические показатели. В этом отношении рыбоводство значительно отстает от сельскохозяйственного животноводства, в котором утверждены и действуют ГОСТы качества спермы производителей. Абсолютная индивидуальная плодовитость самцов рассматривается нами [Жукинский, 1965] как общее количество сперматозоидов, выметанное одним самцом в течение нерестового сезона (сумма произведений объемов отдельных порций спермы на концентрацию сперматозоидов в каждом из них). Более упрощенно понимал и вычислял абсолютную плодовитость самцов А. И. Смирнов [1963]: как произведение среднего объема эякулята за сезон на среднюю концентрацию в нем сперматозоидов. При этом способе вычисления результат значительно занижается, что неприемлемо для оценок индивидуальной (реальной и потенциальной) плодовитости самцов, используемых для рыбоводных целей. Впоследствии А. Ф. Турдаков [1972] предложил формулы расчета общей плодовитости самцов, исходя из объема и веса семенников, концентрации сперматозоидов в семенниках и эякуляте и степени разбавления спермиев семенной жидкостью, Ю. В. Алтуфьев [1975] ввел понятие «рабочей» плодовитости самцов.

Наши исследования по вопросу о влиянии упитанности самцов на показатели их воспроизводительной способности на примере тарани [Жукинский, 1964, 1965] выявили следующее: объем эякулята у одновозрастных самцов был связан положительной зависимостью с упитанностью самцов, между тем как концентрация сперматозоидов в этих же порциях спермы от упитанности самцов не зависела. Г. В. Попова [1968] подтвердила эту взаимосвязь на белом амуре. Н. В. Белова [1978] также отмечает зависимость индивидуальных различий в объеме спермы, продуцируемой самцами карпа и растительноядных рыб, от упитанности самцов. Между тем на радужной форели получена другая связь. Ю. П. Бабушкин [1976] установил зависимость концентрации и подвижности сперматозоидов и независимость объема эякулята от упитанности самцов. Р. Биллар [Billard, 1974] также не нашел связи средней абсолютной плодовитости одновозрастных самцов радужной форели с весом их тела. На основании этих примеров можно допустить, что у одних видов рыб плодовитость самцов формируется за счет увеличения объема эякулятов при сравнительно стабильной концентрации сперматозоидов, у других же видов — путем увеличения концентрации сперматозоидов в одном и том же объеме порций спермы. Темп роста самцов как показатель физиологического состояния самцов в увязке с их плодовитостью и качеством спермы почти не исследован. Из сообщения М. И. Шатуновского, Т. И. Беляниной [1967] следует, что у самцов балтийской салаки, беломорской корюшки, балтийской камбалы с повышенной скоростью роста и жирностью увеличивается воспроизводительная способность за счет увеличения относительного веса семенников.

Связь физиологического состояния самцов с качеством их спермы отмечали Ю. П. Бабушкин с соавторами [1974] на карпе: сперма

самцов, больных краснухой, отличается пониженным объемом и концентрацией, большим процентом нежизнестойких спермиев и более коротким временем их двигательной активности по сравнению со здоровыми особями. Физиологическое состояние самцов и качество их спермы в значительной мере определяются условиями кормления самцов в преднерестовый период. Г. М. Пронин [1976], проводивший специальные исследования на карпе, выяснил, что наиболее высокие показатели качества спермы получены при содержании самцов в условиях разреженной посадки с кормлением сбалансированными высокобелковыми смесями в отличие от спермы самцов, содержащихся при уплотненных посадках с кормлением и без него. При оптимальном режиме содержания и кормления самцов сперма отличалась наибольшей густотой, самым продолжительным временем активности сперматозоидов и самым высоким содержанием сырого протеина и липидов в отличие от спермы самцов, содержащихся при четырех других вариантах плотности посадки и кормления. Зависимость качества спермы от условий кормления самцов карпа разными по калорийности, содержанию белков и углеводов в сравнении с нагулом на естественной кормовой базе изучал также И. В. Киселев [1980], установивший различия в объеме эякулята и трех показателях качества спермы. Очень ценные в научном и практическом отношении результаты 15-летних исследований по этому же вопросу на карпе получили И. И. Маслова, Ю. В. Кудряшова [1979]. Они доказали, что самцы, выращенные из ремонта при разреженной посадке (50—100 шт./га) с содержанием в рационе 65 % естественной пищи и 35 % дополнительно вносимых кормов, имеют существенные преимущества по темпу роста и воспроизводительной способности перед самцами, выращенными только на естественной пище при той же плотности посадки, и самцами, выращенными с дополнительным кормлением при высокой плотности посадки. Превосходство по воспроизводительной способности у самцов первой группы проявилось в наибольшем среднем весе семенников, концентрации и проценте живых сперматозоидов в сперме, содержании в ней азота (в % к сухому веществу), более высоком проценте оплодотворения и выживаемости икры, наименьшем проценте эмбрионных уродств, наиболее высоком весе выклюнувшихся личинок и наибольшем проценте выхода мальков из нерестовых прудов.

Известно, что самцам большинства исследованных рыб свойственно порционное созревание сперматозоидов и выделение спермы, что связано с их многократным участием в нересте у видов как с единовременным, так и с порционным созреванием и икрометанием. Поэтому у одних и тех же самцов количество и качество спермы может изменяться в течение нерестового сезона, т. е. проявляется сезонная изменчивость индивидуальной воспроизводительной способности самцов. Первым, кто отметил сезонную изменчивость качества спермы по некоторым физиолого-биохимическим характеристикам, был Л. Шеринг [Scheuring, 1928]. Из его данных о содержании сухого остатка в сперме радужной форели в разные сроки нерестового периода следует, что этот показатель увеличивается в пе-

риод с середины апреля по конец мая в сперме, отцеженной как из головного, так и из среднего и заднего отделов семенника. Из данных о содержании хлора в сперме и подвижности сперматозоидов у одних и тех же трех самцов радужной форели на протяжении длительного сезона (с конца января по конец мая) можно прийти к заключению, что у всех трех самцов качество спермы, оцениваемое по этим показателям, в целом ухудшалось от начала к концу периода спермации, однако у одного из трех самцов качество спермы по подвижности с января по февраль улучшалось, затем постепенно падало, а по содержанию хлора увеличивалось с января по апрель, затем резко снижалось в мае. Н. С. Строганов [1938] на волжской сельди сравнил количество самцов с жидкими молоками и мало подвижными или неподвижными сперматозоидами при активации их водой на протяжении периода нереста и выяснил, что процент таких самцов увеличивается к концу нереста.

Эти первые данные о сезонной изменчивости репродуктивной функции самцов у различных видов рыб существенно дополняют новые материалы, в некоторых случаях разноречивые. Так, Н. П. Новоженкин [1970] и Ю. П. Бабушкин [1974а, б] установили, что объем эякулятов радужной форели к концу нерестового сезона уменьшается, но считают, что отдельные эякуляты, взятые в разное время нерестового сезона, по качественным показателям равноценны. То, что концентрация сперматозоидов в миллилитре спермы у самцов радужной форели действительно снижается на протяжении периода сперматогенеза доказал Р. Бийлар [Billard, 1974]. Совместно с В. Бретоном [Billard, Breton, 1976] он также показал, что качество спермы у радужной форели по подвижности сперматозоидов, по устойчивости к разбавлению в средах, содержащих питательные вещества и криопротекторы, и в целом по пригодности для низкотемпературной консервации, существенно изменяется на протяжении сезона размножения, заметно ухудшаясь к его концу. Новые данные об изменчивости некоторых органических и неорганических компонентов в спермальной жидкости у радужной форели в период спермации получены И. Санчесом-Родригесом и соавторами [Sanchez-Rodriguez et al., 1978]. Оказалось, что в пробах спермы, отобранных через каждые 2 недели на протяжении 3 месяцев продуцирования ее самцами, от начала к концу сезона снижался уровень содержания белка, значительно увеличивалось содержание Na^+ и незначительно K^+ . Увеличение объема спермопродукции коррелировало с увеличением содержания андрогенов и гонадотропина в плазме крови самцов. К. Горичко, Л. Томашик [Goryczko, Tomaszik, 1975], определявшие подвижность и оплодотворяющую способность спермы у кумжи на протяжении короткого сезона ее разведения (2 недели), не выявили закономерных изменений, однако признают, что наблюдаемое иногда снижение оплодотворяющей способности сперматозоидов в конце периода размножения обусловлено ухудшением качества спермы. Для атлантического лосося невской популяции факт ухудшения качества спермы (по концентрации и активности сперматозоидов) к концу нерестового периода четко ус-

тановил Р. В. Казаков [1978б, 1979а, б, в] как в отношении проходных, так и карликовых самцов. Что касается объема эякулятов, то эта величина в конце нереста у самцов атлантического лосося снижалась. А. И. Смирнов [1963], измерявший спермопродукцию самцов осенней кеты, содержащихся в садках в период нереста, пришел к выводу, что наиболее крупные порции они давали в середине периода наблюдений. У трех видов сиговых отмечен разный характер нерестового продуцирования спермы. У сига марены (*Coregonus lavaretus maraena* Bloch.) к концу нереста, как установили Л. Гохман, М. Пеняз [Hochman, Penaz, 1970], объем спермы в каждой последовательной порции уменьшался. Такое же явление отмечено у ладожского сига лудоги: первый эякулят у самцов этого вида был наибольшим по объему [Миненкова, 1974]. Напротив, у самцов пеляди, выращенных в прудовых хозяйствах ЧССР, наибольший объем эякулята получали в конце сезона размножения [Hochman et al., 1974]. Сезонная изменчивость количества и качества спермы у самцов в естественных и искусственных условиях исследована на некоторых видах карповых рыб. Г. В. Никольский [1974] указывает, что последние порции спермы у самцов плотвы более жидкие и содержат меньше сперматозоидов, чем первые. А. Ф. Турдаков [1965, 1972] на иссык-кульском чебачке установил, что наибольшей продолжительностью двигательной активности и концентрацией сперматозоидов характеризуется сперма у самцов в разгар нереста, но эти показатели снижаются у них в конце нереста. На волжском леще уменьшение подвижности спермиев у самцов в начале и во второй половине нереста наблюдали Н. В. Лебедев, В. А. Ионова [1970]. М. Прокеш и М. Пеняз [Prokes, Penaz, 1974] нашли, что у подуста в разгар нереста количество выделяемой самцами спермы увеличилось, концентрация же сперматозоидов уменьшалась по мере созревания и выметывания новых порций спермы. Для самцов карпа, созревающих и размножающихся в прудах естественным путем, И. В. Киселев [1980] приводит данные, свидетельствующие о некотором уменьшении объема эякулятов и заметном уменьшении концентрации сперматозоидов в конце нереста. Из окунеобразных рыб у самцов лаврака (*Dicentrarchus labrax* L.) снижение подвижности и времени жизни сперматозоидов в течение сезона нереста наблюдали Р. Бийлар и его соавторы [Billard, Dupont, Barnabe, 1977].

При заводском рыборазведении благодаря порционному созреванию самцов в течение нерестового периода каждый из них в случае необходимости используется несколько раз. При этом качество спермы в разных порциях самцов может сильно зависеть от условий содержания и интенсивности использования самцов, а для видов рыб, которые не созревают естественным путем, еще и от условий гипофизарного инъецирования.

При содержании в неволе в условиях, близких к естественным, не замечено ухудшения качества эякулятов при их формировании у дальневосточных лососей [Смирнов, 1963] и иссык-кульской форели [Турдаков, 1972]. Ю. П. Бабушкин [1974а, в] доказал возмож-

ность получения от 3 до 10 порций спермы с интервалом в 5—7 дней с сохранением в среднем удовлетворительного качества спермы, имеющего тенденцию ухудшения от начала к концу нереста. Р. В. Казаков [1978а, б, 1979а, в] утверждает, что у атлантического лосося можно получить до 15 последовательных порций спермы, но их качество зависит от интенсивности использования самцов: хорошего качества сперму стабильно можно получать, если отцеживать ее у самцов не чаще 3—4 суток, но последние порции спермы всегда хуже.

Если же самцы в неволе содержатся в плохих условиях, не соответствующих естественным, то они продуцируют сперму плохого качества. Так, у самцов чира, разводимых в водоемах Северо-Запада Европейской части СССР, из-за отсутствия проточности и повышенной температуры воды в период нереста замечено снижение активности движения и увеличение числа неподвижных сперматозоидов [Кузьмин, Чуватова, 1970]. Сходные результаты получены для чира и другими исследователями, хотя у самцов пеляди и пелчира (гибрид пеляди с чиром), выращиваемых в тех же условиях, качество спермы оказалось удовлетворительным [Казаков, Волшенко, 1979]. У самцов некоторых видов рыб, например исык-кульского чебачка и османа, в плохих условиях содержания совсем прекращался спермиогенез [Турдаков, 1972].

При искусственном стимулировании созревания самцов путем инъекции гонадотропных гормонов гипофиза также наблюдаются изменения качества спермы. По данным Г. М. Персова [1941], при повторном инъектировании самцов севрюги увеличивается объем получаемого эякулята, но качество сперматозоидов при этом снижается. Однако в опытах Ю. В. Алтуфьева [1975] не отмечено снижения качества спермы во вторых эякулятах у самцов осетра, белуги, севрюги и стерляди в результате однократного применения гипофизарной инъекции.

Самцы растительноядных рыб (белый амур, белый и пестрый толстолобик) продуцируют сперму на протяжении нерестового сезона неравномерно: в начале и в конце сезона объем эякулятов ниже, чем в середине сезона [Попова, 1968; Макеева, Белова, 1975; Белова, 1978]. При этом заметных различий в густоте эякулятов и подвижности сперматозоидов в течение сезона нереста в условиях Узбекистана не наблюдается. Не выявлено также различий в общем биохимическом составе (белый амур), в общем биохимическом составе и количественном содержании липидных фракций в сперматозоидах (белый и пестрый толстолобик), полученных от интактных и инъектированных самцов. Однако в составе спермиальной жидкости после инъектирования самцов происходят изменения: увеличивается объем эякулятов и снижается концентрация в них сперматозоидов, увеличивается относительное содержание воды и экстрактивных веществ, снижается содержание белка и жира [Белова, 1978].

Согласно нашим данным, у самцов белого амура в условиях Украины (Белая Церковь, Киевская обл.) изменение качественных по-

казателей спермы при повторном использовании самцов на протяжении нерестового сезона носит несколько иной характер. С начала июня и по конец июля при повторном инъектировании самцов качество их спермы в целом закономерно ухудшалось: продолжительность движений сперматозоидов и их концентрация снижались, а процент нежизнеспособных (мертвых и ослабленных) сперматозоидов увеличивался.

В отношении карпа, исследованного И. В. Беловой [1978] в условиях Узбекистана, подтвердились ее основные выводы, полученные для самцов растительноядных рыб. По-прежнему формируется качество спермы у карпа, выращиваемого на рыбоводном хозяйстве при Череповецкой ГРЭС. Качество спермы у самцов карпов, созревающих с апреля по ноябрь, не претерпевает существенных изменений по подвижности и концентрации сперматозоидов в период с апреля по август, но в августе происходит снижение подвижности, концентрации и увеличения процента деформированных сперматозоидов в сперме [Пзюмов, 1979].

По нашим материалам, полученным в условиях Белоцерковской экспериментальной рыболовной базы «Александрия», ход изменения качества спермы у карпа разных порций созревания и в разные периоды нереста был иным. Эякуляты спермы, полученной благодаря гипофизации второй группы самцов, в конце третьей декады мая — начале первой декады июня отличались от эякулятов первой группы самцов, полученных таким же способом в конце второй декады мая, в худшую сторону: уменьшалась концентрация сперматозоидов, сократилось время их движений, увеличился процент нежизнеспособных сперматозоидов. Если использовать для стимуляции созревания самцов в самом конце сезона размножения (начало первой декады июня) вместо инъектирования метод прерванного естественного нереста (в нерестовых прудах), то полученная при этом сперма у самцов третьей группы отличается по качеству в лучшую сторону от эякулятов, полученных у самцов второй группы, но уступает по качеству сперме, полученной от самцов первой группы. Эти данные представляют непосредственный практический интерес в связи с задачами низкотемпературной консервации спермы карпа и растительноядных рыб в селекционно-генетических целях, которую мы решаем совместно с Институтом криобиологии и криомедицины АН УССР. Как показал опыт криоконсервации спермы этих и других видов рыб при температуре жидкого азота (-196°C) для заморозки с последующим хранением в анабиотическом состоянии пригодна только высококачественная сперма от полноценных самцов: сперматозоиды же худшего качества, имеющие неплотную оплодотворяющую способность в обычных условиях, не выдерживают режима замораживания и в массе погибают, несмотря на применение криопротекторов.

В заключение следует подчеркнуть, что изменчивость воспроизводительной способности самцов, в том числе качества спермы, обусловлена не только фенотипическим разнообразием их морфобиологических и физиолого-биохимических характеристик. Большое зна-

чение имеют генотипические особенности самцов, среди которых подаются выдающиеся по репродуктивным качествам особи.

Обсужденные нами материалы свидетельствуют о больших потенциальных возможностях целенаправленного формирования спермы высокого качества у самцов культивируемых проходных, полупроходных и тузовых видов рыб. Это позволяет верить в успех повышения эффективности заводского рыборазведения за счет повышения количества и качества выращиваемой молоди.

ЛИТЕРАТУРА

- Альтуфьева Ю. В.* Понятие плодовитости самцов рыб на примере осетровых. — Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 93, с. 16—19.
- Бабушкин Ю. П.* Рыбоводно-биологическая характеристика самцов разных породных групп радужной форели: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974а. 19 с.
- Бабушкин Ю. П.* Продуцирование спермы самцами радужной форели разных групп и возрастов. — Изв. ГосНИОРХ, 1974б, т. 97, с. 115—122.
- Бабушкин Ю. П.* О возможности многократного использования самцов радужной форели в течение нерестового сезона. — Изв. ГосНИОРХ, 1974в, т. 92, с. 90—92.
- Бабушкин Ю. П.* О связи качества спермы самцов радужной форели с возрастом и упитанностью производителей. — Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 113, с. 8—11.
- Бабушкин Ю. П., Савостьянова Г. Г., Чапская М. К.* Характеристика качества спермы здоровых карпов и карпов, больных краснухой. — Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 88, с. 189—196.
- Белова И. В.* Эколого-физиологические особенности спермы прудовых карповых рыб: Автореф. дис. ... канд. ... наук. М., 1978. 22 с.
- Бердышев Г. Д., Масюк А. I.* Сучасні уявлення про будову і функції гена. — В кн.: Генетика та селекція сільськогосподарських рослин і тварин на Прикарпатті. Київ: Наук. думка, 1975, с. 30—37.
- Бердышев Г. Д., Павленко Л. П., Зиньковская Г. Г.* и др. Тканевая и возрастная специфичность метилирования ДНК животных тканей. — В кн.: Молекулярная генетика и биофизика. Киев: Вища школа, 1978, вып. 3, с. 83—90.
- Бердышев Г. Д., Павленко Л. П.* Адаптационная роль метилирования ДНК у рыб. — В кн.: Экологическая физиология и биохимия рыб. Волгоград: Обл. изд-во, 1979, т. 1, с. 5—6.
- Буданова А. М.* Аминокислотный состав белков половых продуктов осетра в связи с возрастом. — Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, 1950, вып. 3, с. 138—143.
- Булатович М. А.* О зависимости качества спермы от возраста самцов радужной форели. — В кн.: Селекция прудовых рыб. М., 1979, с. 96—100.
- Вапошкин Б. Ф., Бердышев Г. Д.* Молекулярно-генетические механизмы старения. М.: Медицина, 1977. 295 с.
- Владимиров В. И.* Предисловие. — В кн.: Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. Киев: Наук. думка, 1974, с. 3—6.
- Володин В. М.* О разнокачественности половых продуктов леща Рыбинского водохранилища. — Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, 1961, № 11, с. 28—33.
- Герасимова Т. Д., Привезенцев Ю. А.* Биохимическая характеристика спермы производителей чешуйчатого карпа. — Докл. Моск. ТСХА, 1972, вып. 185, с. 123—125.
- Гинзбург А. С.* Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. М.: Наука, 1968. 357 с.
- Гудвин Т. В.* Каротиноиды рыб. — В кн.: Биохимия рыб. М.: ИЛ, 1953, с. 89—116.
- Елеонский А. П.* Рыбоводство в естественных и искусственных водоемах. М.; Л.: Коопиздат, 1936. 460 с.

- Жукинский В. И.* Зависимость качества потомства на ранних этапах жизни от возраста производителей у рыб: Автореф дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1964, 22 с.
- Жукинский В. И.* Зависимость качества половых продуктов и жизнестойкости эмбрионов от возраста производителей у тарани. — В кн.: Влияние качества производителей на потомство у рыб. Киев: Наук. думка, 1965, с. 94—122.
- Жукинский В. И.* Зависимость жизнеспособности и роста личинок тарани от возраста производителей в экспериментальных условиях. — В кн.: Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития. Мурманск: Обл. изд-во, 1973, с. 89—90.
- Жукинский В. И.* Физиолого-биохимическая разнокачественность половых продуктов и ее значение для жизнеспособности потомства рыб. — В кн.: Экологическая физиология рыб. Киев: Наук. думка, 1976, ч. 1, с. 5—7.
- Жукинский В. И., Гош Р. И.* Зависимость оплодотворяющей способности сперматозоидов и жизнеспособности эмбрионов от интенсивности энергетического обмена спермы у тарани и леща. — В кн.: Всесоюз. конф. по экол. физиологии рыб (Москва, январь 1973 г.). М.: Наука, 1973, с. 90—92.
- Жукинский В. И., Гош Р. И.* Интенсивность энергетического обмена в сперме и ее оплодотворяющая способность у самцов тарани разного возраста. — В кн.: Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития. Мурманск: Обл. изд-во, 1974а, с. 90—92.
- Жукинский В. И., Гош Р. И.* Жизнеспособность эмбрионов в зависимости от интенсивности энергетического обмена в овулировавшей икре и сперме у тарани и леща разного возраста. — В кн.: Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. Киев: Наук. думка, 1974б, с. 7—64.
- Жукинский В. И., Гош Р. И., Недовесова З. П.* Энергетический обмен спермы в онтогенезе самцов и при старении сперматозоидов у тарани и леща. — В кн.: V Всесоюз. совещ. эмбриологов (Ленинград, январь 1975г.): Тез. докл. М.: Наука, 1974, с. 61—62.
- Жукинский В. И., Педялков Г. Ф.* Эндогенная разнокачественность раннего онтогенеза как фактор динамики воспроизводства рыб: (На примере белого амура и карпа). — Гидробиол. журн., 1980, т. 16, № 2, с. 57—71.
- Зиньковский О. Г., Жукинский В. И., Момот Л. И.* и др. Характеристика нуклеиновых кислот и гистонов в сперматозоидах тарани (*Rutilus rutilus* Hessel) и леща (*Abramis brama* L.) в связи с возрастным отцовским влиянием на жизнеспособность потомства. — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. М.: Наука, 1979, с. 49—53.
- Зиньковский О. Г., Момот Л. И.* Амниоцислотный состав гистонов спермы леща разного возраста. — В кн.: Вопросы раннего онтогенеза рыбы. Киев: Наук. думка, 1978, с. 102—103.
- Зиньковский О. Г., Момот Л. И.* Характеристика ДНК и гистонов спермы леща и тарани. — В кн.: Экологическая физиология и биохимия рыб. Волгоград: Обл. изд-во, 1979, т. 1, с. 13—14.
- Зиньковский О. Г., Павленко Л. И., Момот Л. И.* и др. Содержание 5-метилцитозина в ДНК половых продуктов и печени тарани и леща разного возраста. — В кн.: Экологическая физиология рыб. Киев: Наук. думка, 1976, ч. 1, с. 184—185.
- Изюмов Ю. Г.* Показатели качества спермы карпов, выращенных в садках Череповецкого тепловодного хозяйства. — Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1979, вып. 138, с. 119—126.
- Казаков Р. В.* Изменение качества половых продуктов самцов атлантического лосося невской популяции во время нереста. — Изв. ГосНИОРХ, 1978а, вып. 129, с. 85—93.
- Казаков Р. В.* Некоторые особенности продуцирования спермы и зависимость ее качества от возраста, веса и кратности участия в нересте самцов атлантического лосося. — Изв. ГосНИОРХ, 1978б, вып. 129, с. 94—102.
- Казаков Р. В.* Влияние самцов атлантического лосося на потомство в период раннего онтогенеза. — Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1979а, вып. 129, с. 28—39.
- Казаков Р. В.* Продуцирование спермы карликовыми самцами атлантического лосося и характеристика ее рыбоводного качества. — Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1979б, вып. 139, с. 40—48.

- Казakov P. B.* Зависимость качества спермы самцов атлантического лосося от интенсивности их использования на рыболовных заводах. — Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1979г, вып. 139, с. 49—61.
- Казakov P. B., Воложенко B. B.* Характеристика половых продуктов самцов муксуна, разводимого в водоемах Северо-Запада. — Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1979г, вып. 139, с. 106—111.
- Ким E. Д.* Возрастная и ежегодная динамика содержания аминокислот в зрелых половых продуктах карпа. — В кн.: Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. Киев: Наук. думка, 1974а, с. 65—83.
- Ким E. Д.* Ежегодная и возрастная динамика содержания холестерина и фосфолипидов в зрелых половых продуктах карпа. — В кн.: Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. Киев: Наук. думка, 1974б, с. 114—126.
- Ким E. Д., Жукинский B. H.* Изменчивость аминокислотного и липидного состава спермы в онтогенезе самцов леща. — ДАН УССР. Сер. Б, 1978, № 10, с. 933—938.
- Кириличников B. C.* Методы проверки производителей по потомству в карповых хозяйствах. — Изв. ГосНИОРХ, 1966, т. 61, с. 40—61.
- Киселев И. В.* Биологические основы осеменения и инкубации клейких яиц карповых рыб. Киев: Наук. думка, 1980. 293 с.
- Клейменов И. Я.* Химический и весовой состав рыб водоемов СССР и зарубежных стран. М.: Рыб. хоз-во, 1962. 142 с.
- Колобков B. И.* Влияние возраста самцов на эмбриональное развитие радужной форели. — Рыбоводство и рыболовство, 1976, № 2, с. 19—20.
- Коновалов Ю. Д.* Спектрофотометрическое исследование реактивности тирозин-содержащих групп растворимых белков спермы тарани и леща разного возраста. — В кн.: Вопросы раннего онтогенеза рыб. Киев: Наук. думка, 1978, с. 107—108.
- Коновалов Ю. Д., Жукинский B. H.* Влияние возраста производителей на макроструктуру белков половых продуктов тарани и леща. — Гидробиол. журн., 1978, № 4, с. 79—85.
- Коровина B. M.* Зависимость стойкости зародышей рыб от возраста производителей. — Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 51, с. 118—123.
- Кузьмин А. И., Чузатова А. M.* Половое созревание и анализ нарушений гаметогенеза у самцов чира при выращивании их в прудах и озерах Северо-Запада СССР. — Вспр. ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 1(60), с. 69—82.
- Лебедев Н. В., Илова В. А.* Активность сперматозоидов леща во время хода на нерест. — Науч. докл. высшей школы. Биол., 1970, № 11, с. 21—22.
- Макеева А. П., Белова Н. В.* Продукцирование и качество спермы при искусственном разведении растительноядных рыб. — Рыб. хоз-во, 1975, № 7, с. 17—20.
- Мартишез Ф. Г., Анисимова И. M., Гамаюн Е. П., Привезенцев Ю. А.* Зависимость качества потомства карпа от возраста производителей. М.: Пищ. пром-сть, 1979. 89 с.
- Маслова Н. И., Кудряшова Ю. В.* Направленное выращивание ремонтного молодняка карпа, как метод улучшения его продуктивных качеств. — В кн.: Селекционно-племенная работа в прудовом рыболовстве. Вильярус: Минтис, 1979, с. 21—29.
- Мищенко Г. M.* К вопросу о свойствах спермы ладожского сига лудоги. — Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 92, с. 94—97.
- Мушкамбаров Н. H., Вотрин И. И., Дебов С. С.* Свойства ДНК-метилазной реакции в изолированных ядрах из нормальной и регенерирующей печени крыс. — Биохимия, 1978, т. 43, № 6; с. 1111—1120.
- Недовесова З. П., Жукинский B. H.* Исследование поглощения радиоактивного фосфора сперматозоидами леща. — Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 4, с. 78—83.
- Недовесова З. П., Жукинский B. H.* Содержание нуклеиновых кислот в сперматозоидах самцов тарани разного возраста. — ДАН УССР. Сер. Б., 1975, № 5, с. 459—461.
- Никольский Г. В.* Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 447 с.
- Новоженин Н. П.* Качество половых продуктов радужной форели в зависимости от условий содержания производителей в зимний период и их изменение в течение нерестового сезона. — Сб. науч.-исслед. работ ВНИИПРХ по прудовому рыболовству, 1970, № 4, с. 90—101.

- Повоженин И. И.* Зависимость качества потомства от возраста производителей радужной форели: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1972. 29 с.
- Персов Г. М.* Некоторые данные по выживанию спермиев северюги. — ДАН СССР, 1941, т. 33, с. 301—305.
- Персов Г. М.* Значение количества спермиев в процессе оплодотворения у рыб. — ДАН СССР, 1951, т. 81, № 2.
- Песлак Я. К.* Связь морфо-физиологических показателей производителей балтийского лосося с качеством потомства при искусственном воспроизводстве: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1973. 27 с.
- Попова Г. В.* Получение и хранение молок белого амура, белого и пестрого толстолобиков. — В кн.: Новые исследования по экологии и разведению растительноядных рыб. М.: Наука, 1968, с. 180—186.
- Пронин Г. М.* Изменение некоторых показателей эякулята самцов карпа при различных условиях их содержания в преднерестовой период. — Сб. науч. тр. ВНИИПРХ, 1976, вып. 16, с. 177—185.
- Луцков И. В.* Физиология рыб. М.: Пищепромиздат, 1954. 371 с.
- Савельева Э. А.* О связях потомства с некоторыми морфофизиологическими показателями родителей у донского судака (*Lucioperca lucioperca* L.). — Изв. Сев.-Кавк. науч. центра высш. школы. Сер. естест. наук, 1974, № 3, с. 56—58.
- Самоголова Г. И.* Искусственное осеменение и гибридизация живородящих рыб. — Рыбоводство и рыболовство, 1971, № 5, с. 22—23.
- Смирнов А. И.* Продуцирование спермы тихоокеанскими лососями рода *Oncorhynchus*. — Вопр. ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 1(26), с. 84—98.
- Строгонов И. С.* Способы искусственного оплодотворения в рыбоводстве. — Рыб. хоз-во, 1938, № 9, с. 31—34.
- Строгонов И. С.* Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ, 1962, т. 1. 441 с.
- Турдаков А. Ф.* Сезонная разнокачественность половых продуктов чебачка. — В кн.: Биологические исследования на оз. Иссык-Куль. Фрунзе: Илим, 1965, с. 76—94.
- Турдаков А. Ф.* Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе: Илим, 1972. 279 с.
- Шатуновский М. И., Белынина Т. И.* Созревание и плодовитость рыб в пределах поколения в связи с их физиологической неоднородностью. — В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967, с. 38—44.
- Billard R.* La production spermatogenetique de la truite arcenciel au cours du premier cycle reproducteur. — Bull. franç. piscicult., 1974, vol. 46, N 253, p. 139—149.
- Billard R.* Quelques aspects de la spermatogenese des poissons. — Bull. franç. piscicult., 1978, vol. 50, N 34, p. 32—37.
- Billard R., Breton B.* Sur quelques problemes de physiologie du sperme chez les poissons teleostéens. — Rev. trav. Inst. pêches mar., 1976, vol. 40, p. 501—503.
- Billard R., Dupont J., Barnabe G.* Diminution de la motility et de la durée de conservation du sperme de *Decentrarchus labrax* L. pendant la periode de spermiation. — Aquaculture, 1977, vol. 41, N 4, p. 363—367.
- Blaxter J. H. S.* Development: eggs and larvae. — In: Fish physiology. Vol. III. Reproduction and growth. N. Y.; L.: Acad. press, 1969, p. 177—252.
- Donaldson L. R.* Selective breeding of salmonoid fishes. — In: Marine aquaculture. Newport, 1969, p. 65—74.
- Goryczko K., Tomasik L.* An influence of males on the viability and fertilization degree of trout eggs. — Acta ichthyol. et piscator. 1975 (1976), vol. 5, N 1, p. 3—12.
- Hochmann L., Penáz M.* The volume of Milt and Vitality of sperms in *Coregonus lavaretus maraena* (Bloch) from Pond Culture. — Zool. listy, 1970, sv. 19, N 3, s. 281—292.
- Hochmann L., Penáz M., Prokes M.* The voluem of milt, quantity and quality of sperm in *Coregonus peled* (Gmelin) from pond culture. — Zool. listy, 1974, sv. 23, N 4, s. 367—380.

- Needham J.* Chemical embryology. N. Y.; L., 1963. 2021 p.
- Prokes M., Penaz M.* Characteristics of male sexual products in *Chondrostoma nasus* from the Oslava river. — Zool. listy, 1974, sv. 23, N 2, s. 175—183.
- Sanchez-Rodriguez M., Eschaffre A. M., Marlot S., Reinard P.* The spermiation period in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Plasma gonadotropin and androgen levels, sperm production and biochemical changes in the seminal fluid. — Ann. biol. anim., biochem., biophys., 1978, vol. 18, N 4, p. 943—948.
- Schlenk W., Kahmann H.* Ein Verfahren zur Messung der Spermatozoenbewegung. — Pflügers Arch., 1935, Bd. 236, S. 398—404.
- Scheuring L.* Biologische und physiologische Untersuchungen an Forellensperma. — Arch. Hydrobiol., 1924, suppl. 4, S. 181—318.
- Scheuring L.* Weiter biologische und physiologische Untersuchungen an Salmonidensperma. — Zool. Jb. Abt. 1, 1928, Bd. B245, S. 651—706.

УДК 597—11/693.3.043

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ХИМУСА И ВСАСЫВАНИЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ У РЫБ С РАЗЛИЧНЫМ СТРОЕНИЕМ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА

М. А. ЩЕРБИНА

Физиология пищеварения рыб относится к одному из малоизученных разделов сравнительной физиологии и ихтиологии. В то же время развитие рыбоводства требует решения различных вопросов, непосредственно связанных с практикой применения искусственных кормов.

В свете современных представлений [Синицеков, 1953, 1972; Шлыгин, 1974] деятельность пищеварительной системы не ограничивается пищеварением в узком смысле слова. Помимо гидролитической, всасывательной, выделительной и моторной функций, пищеварительный аппарат принимает участие в общем обмене веществ, осуществляя кругооборот различных соединений между кровью и пищеварительным трактом. Это происходит за счет выделения из организма в просвет желудка и кишечника эндогенных соединений, которые после расщепления резорбируются и поступают в кровь, где вновь включаются в кругооборот. Тем самым пищеварительная система играет важную роль в поддержании гомеостаза в организме, что обеспечивает слаженность и высокую интенсивность обменных реакций [Шлыгин, 1974].

Литературные сведения по этому вопросу малочисленны [Щербина, Эрман, 1971; Щербина, 1967, 1973а; Щербина, Казлаускаене, 1971, 1975; Тряпкина, 1973, 1975; Казлаускаене, Щербина, 1975; Щербина и др., 1976].

Значительно меньше, чем по высшим позвоночным, и данных, характеризующих локализацию и интенсивность всасывания питательных веществ в пищеварительном тракте рыб. Особый интерес

представляют изменения, происходящие с белковой частью корма. Еще в конце прошлого века исследователи [Luchau, 1878; Pancritius, 1885; Knauth, 1898] указывали, что у карпа расщепление белка происходит наиболее интенсивно в передней части кишечника и что активность протеолитических ферментов снижается от переднего отдела к заднему. К такому же выводу пришел и В. А. Пегель [1950], изучая на изолированных участках кишечника ельца активность пищеварительных ферментов с помощью метловских палочек.

Экспериментальных работ по изучению локализации всасывания белковых веществ мало. Г. С. Карзинкин [1932] исследовал всасывание белка куриного яйца в кишечниках верховки, плотвы и карася с помощью краски дианоль, которая, как предполагалось, должна всасываться вместе с белком. Был сделан вывод, что местом наиболее интенсивной резорбции белка является задний отдел кишечника. Ф. Н. Механик [1953] показал, что всасывание аминокислот у карпа начинается в переднем отделе кишечника, а полное расщепление полипептидов происходит в среднем отделе. П. Н. Бризнова [1953] высказывает мнение, что расщепление и всасывание белка у безкелудочных рыб идут одновременно и не имеют строгой локализации. Б. В. Краухин [1963] с помощью методики хронических фистул сделал вывод, что у карпа наиболее активное всасывание азота происходит в заднем отделе кишечника, а кальция — в переднем.

Большой интерес представляют материалы, полученные при помощи электронной микроскопии и цитохимических методов. Они указывают на возможность всасывания в дистальном отделе кишечника карпа и серебряного карася нерасщепленного белка по механизму пиноцитоза [Gauthier, Landis, 1972; Noaillac-Depeyre, Gass, 1973a, 1974]. Аналогичные данные получены на мальках форели перед резорбцией желточного пузыря и у взрослой форели в дистальном отделе кишечника [Iwai, 1968; Vergot, 1976]. Подобное явление обнаружено и у млекопитающих в раннем постнатальном периоде и рассценивается как остаточный элемент наиболее древнего механизма всасывания белков [Vergot, 1976].

Данные о резорбции азотистых соединений у лососевых ограничены и не дают представления об этом процессе при питании рыб искусственными кормами [Носэ, 1962, цит. по: Хасимото и др., 1975].

Гидролитическое расщепление белка и всасывание аминокислот в пищеварительном тракте рыб изучены также недостаточно, несмотря на пристальное внимание к этим вопросам у высших позвоночных.

Изучение транспорта растворов чистых аминокислот у рыб начато в 60-х годах французскими и американскими исследователями в сравнительно-физиологическом аспекте.

Пере с сотрудниками [Peres et al., 1964, 1965, 1968] выполнены исследования по изучению кинетики всасывания глутаминовой кислоты, глицина, метионина и лейцина у различных видов рыб. Данные о влиянии различных факторов на активный транспорт аминокислот у рыб содержатся в работах американских и английских авторов [Mephram, Smith, 1966; 1966a, 1969; Huang, Rout, 1967; Kemp,

Smith, 1970]. Р. Смит [Smith, 1967, 1969] говорит о сходстве механизма транспорта треонина у рыб и млекопитающих. Сведения о сходной интенсивности резорбции отдельных аминокислот на различных участках пищеварительного тракта некоторых видов рыб приведены в ряде работ [Huang, 1962; Gohen, Huang, 1964; Rout et al., 1965; Boge et al., 1977; и др.]. Материалы относительно резорбции аминокислот естественных пищевых белков у рыб, как и у теплокровных животных, крайне скудны и этот вопрос лишь в небольшой степени подвергался разработке [Файтельберг, 1967, 1976; Кушак, 1977; и др.]. К ним относятся наши данные по резорбции 15 основных протеиногенных аминокислот в кишечнике карпа [Щербина, Сорвачев, 1967, 1969; Щербина, 1969, 1973а; Щербина и др., 1976].

Сведения, касающиеся транспорта отдельных моносахаридов, получены на основе методики введения чистых растворов через ротовое или анальное отверстие [Cordier et al., 1953, 1957; Тунисон, цит. по: Хасimoto и др., 1975]. Установлено, что определенное влияние на скорость и плотность всасывания углеводов у рыб оказывает температура [Cordier, Maurice, 1955; Stokes, Fromm, 1964; Rout et al., 1965], а также концентрация кислорода в среде [Cordier, Chanel, 1953].

Изучая механизмы транспорта углеводов, К. Хуанг и В. Роут [Huang, Rout, 1967] показали отсутствие различий в интенсивности всасывания глюкозы в разных отделах кишечника. В то же время у форели всасывание глюкозы в изолированных пилорических придатках было почти вдвое ниже, чем в равных (по массе) участках тонкого кишечника [Stokes, Fromm, 1964, цит. по: Bergot et al., 1975].

Данные о расщеплении и всасывании в пищеварительном тракте рыб различных групп олиго- и полисахаридов, которые представляют основную массу углеводов в естественной и искусственной пище рыб, единичны [Щербина, Сурина, 1969; Щербина, 1970; Трямкина, 1973, 1975; Щербина, Трямкина, 1973а, б; Эрман, 1970].

Всасывание липидов изучалось у рыб в основном с помощью гистохимических методов при одновременном исследовании всасывающей поверхности. Данные Аль-Хуссейна [Al-Hussaini, 1949] свидетельствуют, что у карповых рыб всасывание жира происходит на всем протяжении кишечного эпителия. Сходные результаты были получены на чавыче и камбале. Согласно старым данным [Greene, 1912; Luzzati, 1936, цит. по: Bergot et al., 1975], позднее подтвержденным на более совершенной методической основе [Bergot, Flechon, 1970а, 1970б; Noaillac-Depeyre, Gass, 1974], активное участие во всасывании жира принимают клетки цилиндрического эпителия пилорических придатков.

Выполненное П. Бергот [Bergot, 1976] изучение ультраструктуры энтероцитов различных отделов кишечника радужной форели свидетельствует об их функциональной дифференциации, подтверждая гипотезу о всасывании липидов в заднем отделе кишечника преимущественно посредством пиноцитоза. В первой половине кишечника всасывание липидов происходит в основном после их липолиза. Число

исследований, посвященных резорбции отдельных липидов в организме рыб, еще меньше [Tsuchiya, 1958; Kayama, Tsuchiya, 1959; цит. по: Хасimoto и др., 1975; Patton, Benson, 1975].

Сведений по резорбции минеральных элементов в пищеварительном тракте рыб меньше, чем органических веществ, что связано с методическими трудностями [Бауман, 1977; Никольский, 1977; и др.]. В отношении рыб эти трудности усугубляются тем, что у них существует осмотический путь проникновения минеральных веществ через жабры и покровные ткани [Богоявленская, Шеханова, 1958; Карзинкин, 1962; и др.]. Таким образом, в организм рыб могут попадать одновалентные ионы, а также кальций, магний, фосфор, кобальт и другие макро- и микроэлементы. Большие сложности в изучении всасывания ионов, содержащихся в кормах, создает также постоянное выделение в пищеварительный тракт метаболитических минеральных веществ. Этот процесс направлен на поддержание гомеостаза в организме.

По поводу всасывания одновалентных ионов у пресноводных безжелудочных рыб (кари) есть предположения [Noailles-Dereyre, Gass, 1973], основанные на цитологических исследованиях, о локализации транспорта натрия и калия в заднем отделе кишечника.

О выделении значительных количеств кальция через кишечный эпителий рыб свидетельствует ряд работ [Hagemann, 1970; цит. по: Noailles-Dereyre, Gass, 1973; Казлаускаене, Щербина, 1975; Казлаускаене, 1975]. Относительно резорбции других минеральных элементов, в частности фосфора, известно очень мало не только у рыб, но и у высших позвоночных [Щербина, 1970, 1973а; Файтельберг, 1976; Бауман, 1977].

Из представленных нами основных литературных данных видно, что хотя к настоящему времени накоплен обширный фактический материал, освещающий различные стороны процесса всасывания у рыб, многие вопросы, представляющие большой теоретический интерес и имеющие практическое значение в организации рационального кормления рыб, изучены недостаточно.

Остается неясным, как и насколько полно происходит расщепление и всасывание питательных веществ в организме рыб и каковы дальнейшие пути их использования, какую функциональную роль в осуществлении пищеварительных процессов играют различные отделы желудочно-кишечного тракта, за счет каких механизмов осуществляется приспособление пищеварительной системы рыб на разных этапах развития к изменению качественного состава пищи и к условиям окружающей среды.

В значительной мере это связано с морфологическими особенностями рыб и своеобразием среды их обитания, характером питания, а также физико-химическими свойствами естественной пищи и искусственных кормов.

Нами предпринята попытка комплексного изучения пищеварительной деятельности у рыб с различным строением пищеварительного тракта на основе разработки и использования специальных методических приемов. Синхронно на последовательных участ-

ках пищеварительного тракта исследовали формирование химического состава химуса, локализацию и интенсивность всасывания различных питательных веществ (основных протеиногенных аминокислот, азотсодержащих веществ, различных групп углеводов, липидов, некоторых минеральных элементов), адаптацию пищеварительной системы к изменению условий питания.

В качестве модельных объектов исследований были избраны карп и радужная форель, являющиеся главными объектами рыбоводства.

Карп относится к мирным бентосоядным рыбам с широким спектром питания и непрерывным потреблением пищи. Во взрослом состоянии он может использовать детрит и растительность, что послужило биологическим обоснованием для применения кормов растительного происхождения при его выращивании в рыбоводных хозяйствах. У него отсутствует желудок и связанное с ним пепсиновое пищеварение в солянокислой среде.

Радужная форель — холодноводная рыба, пелагический хищник. Имеет хорошо развитый желудок и много слепых выростов переднего отдела кишечника (пилорических придатков). Обладает типичным для позвоночных последовательным пищеварением в кислой и щелочной средах.

Эксперименты выполнялись в 1958—1975 гг. на рыбах, содержащихся в аквариумах, бассейнах и прудах ВНИИПРХ. Подбирали группы рыб, однородных по происхождению, возрасту, весу и физиологическому состоянию. В отличие от работ зарубежных ученых [Cordier et al., 1953, 1957; Pérès et al., 1962, 1968; Huang et al., 1962, 1967] исследования пищеварения выполнялись не с применением растворов чистых питательных веществ или специальных синтетических диет, а с использованием обычных кормов, приготовленных из смеси натуральных компонентов.

Для изучения пищеварения кишечник крапа делили на пять последовательных частей. Первой части соответствовал передний расширенный отдел кишечника (13,5% от общей длины), пятой — последняя петля (10%). Остальной отрезок делили на равные части (по 25,5%). В общих чертах это совпадает с делением Аль-Хуссейна [Al-Hussaini, 1949]. У форели выделяли желудок, область пилорических придатков, тонкую и толстую кишки. Химус извлекали из кишечников рыб, вскрытых живыми, что исключало посмертные изменения.

Количественную сторону всасывания определяли с помощью модифицированного нами индикаторного метода на основании данных видимой переваримости, полученных на сопряженных участках пищеварительного тракта [Щербина, 1964, 1967]. В среднем по всем вариантам опытов проводилась химическая обработка материалов 3—4 групповых проб. Каждая проба состояла из химуса соответствующей части кишечника, собранного от 5—10 рыб.

Для химических анализов из каждой пробы тканей рыб, кормов, химуса, экскрементов отбирали 2—3 параллельные навески. Определение общего азота проводили методом Несслера, липидов — экстракционным методом. Углеводистая часть кормов делилась на лег-

ко- и трудногидролизуемые углеводы по схеме Марковой [Джуралев, 1963]. Моносахариды определялись методом Вэбба в нашей модификации [Щербина, 1971], аминокислоты — методом нисходящей бумажной хроматографии по нашей прописи с использованием в качестве проявителя пингидрина по Бодэ и Гирри [Щербина и др., 1971]. Для определения фосфора использовали метод Фиске и Суббароу [Шкулина, 1965], кальция и магния — комплексометрический метод, окиси хрома — дифенилкарбазидный метод [Щербина, 1964]. Измерение рН проводили потенциометрически с помощью микродатчика.

В различные годы в работе принимали участие сотрудники лаборатории физиологии и биохимии ВНИИПРХ С. П. Трамкина, Е. Э. Эрман, Т. Г. Столярова, О. П. Казлаускене и др.

ФРОМИРОВАНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ХИМУСА У РЫБ

Карп. Представлялось важным выяснить, какое влияние оказывают на химический состав химуса определенные соотношения основных питательных веществ, создаваемые в рационах различными сочетаниями ингредиентов. Поэтому экспериментальные материалы распределены по группам (жмыхи и шроты, бобовые, злаковые, смеси типа стандартных рецептов 111—1).

В первую группу входили соевый, подсолнечный, хлопковый, арахисовый, конопляный, горчичный и клецевинный жмыхи и шроты, группу бобовых составили горох и люпин, злаковых — рожь, ячмень, овес и пшеница. Перечисленные кормовые средства являются наиболее употребительными компонентами комбикормов для карпа. На их основе по стандартным рецептам было составлено и изучено восемь кормовых смесей.

Изучалась реакция среды содержимого кишечника, динамика содержания воды, азотистых веществ, 15 протеиногенных аминокислот, легко- и трудногидролизуемых углеводов, липидов, минеральных веществ (кальция, магния, фосфора) и зольных элементов. Поступление корма в кишечник сопровождалось обводнением пищевой массы. Расщепление и всасывание питательных веществ осуществлялись в среде с высоким и относительно постоянным содержанием воды (несколько более 80%). Наибольшая увлажненность (около 85%) и максимальные пределы колебаний отмечены в переднем расширенном отделе кишечника, куда впадает гепатопанкреатический проток. Взаимосвязи между качественным составом корма и содержанием воды в химусе не обнаружено. В пузырной желчи содержание воды было относительно постоянным (около 87% при колебаниях от 85 до 90%).

Концентрация рН в химусе колебалась в пределах 6,8—7,4 (рис. 1). Связи между величинами рН водных вытяжек кормов, прудовой воды и содержимого пищеварительного тракта не установле-

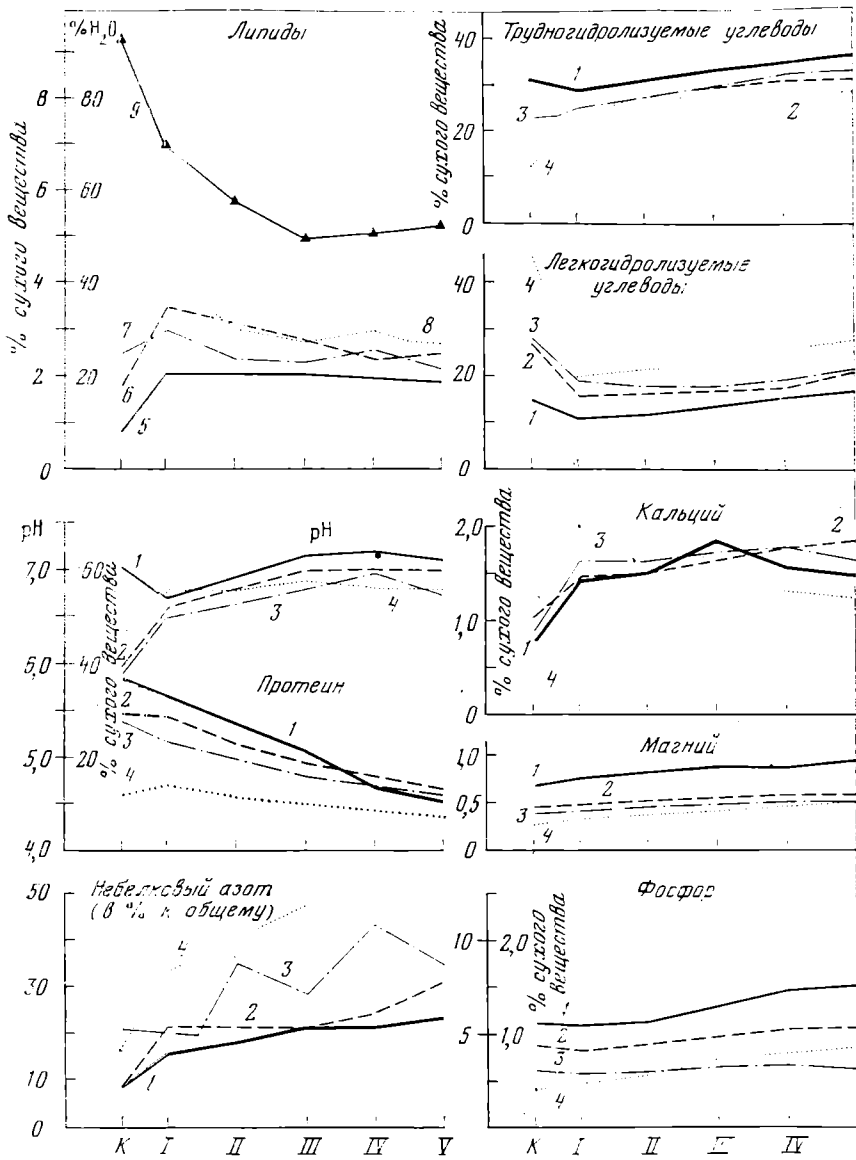


Рис. 1. Реакция среды и содержание небелкового азота, углеводов, кальция, магния, фосфора (в % к сухому веществу) в кормах и химусе пищеварительного тракта карпов (осредненные данные по группам кормов)

K — корм; I—V — части кишечника. 1 — жмыхи и шроты; 2 — смеси; 3 — бобовые; 4 — злаковые. При содержании жира в корме (в %): 5 — 0,8; 6 — 1,8; 7 — 2,5; 8 — 4,2; 9 — 9,4

но. Реакция среды кишечника в начальные этапы пищеварения определялась в основном показателями рН желчи. По мере дальнейшего продвижения пищевого комка по кишечнику происходило подщелачивание химуса. При переваривании кормов, различных по качественному составу и соотношению питательных веществ, не обнаружено резких изменений рН.

Динамика азотистых веществ в вариантах с кормами, различающимися по качественному составу и относительному содержанию белка (42—13%), имеет четко выраженную тенденцию к снижению в проксимо-дистальном направлении. Обнаружена прямая зависимость между содержанием азотистых веществ в химусе и их содержанием в корме.

Изменение относительного содержания в химусе 15 основных протеиногенных аминокислот изученных кормовых средств, характеризующихся различным количеством и соотношением аминокислот, в основном повторяет динамику сырого протеина, т. е. оно снижается по мере продвижения пищи к задним отделам кишечника (рис. 2). Определенной связи между химической структурой аминокислот и их динамикой в пищеварительном тракте не обнаружено. Уровень аминокислот в химусе зависит от их содержания в корме и определяется особенностями расщепления белка.

Характер изменения содержания углеводов иной. После резкого уменьшения их количества в первом отделе кишечника происходит постепенное увеличение содержания углеводов в химусе. При завершении пищеварения относительное содержание углеводов в химусе становится либо равным, либо несколько большим, чем в корме.

При содержании жира в корме 0,8—2,5% относительное количество липидов в химусе различных участков пищеварительного тракта относительно постоянно и слабо зависит от исходного уровня в корме. Если корм имеет свыше 3,5—4,0% жира, вновь проявляется отмеченная выше для других питательных веществ прямая связь между количеством вещества в корме и его содержанием в химусе.

Наблюдается тенденция к увеличению содержания изученных минеральных элементов (кальция, магния, фосфора) содержимого кишечника в проксимо-дистальном направлении. Однако их изменения неоднотипны. Для кальция отмечено резкое увеличение содержания (в среднем в 1,5—2,4 раза) в начале пищеварения при последующем относительно равномерном возрастании (до 2—3 раз). Содержание магния в первой части кишечника близко к исходному в корме, затем к концу пищеварения оно постепенно увеличивается (в 1,2—1,8 раза). Для фосфора отмечено незначительное снижение содержания в двух первых отделах кишечника с последующим увеличением в задних отделах. Исключение составили злаковые, при переваривании которых в первой части кишечника было отмечено содержание фосфора, на 70% превышающее его содержание в корме.

Введение в корм некоторых алиментарных факторов может оказать определенное влияние на процесс формирования химуса. Обогащение рациона липидами за счет смеси технического жира и фосфатидного концентрата в количестве 5; 7,5 и 10% уменьшило содержа-

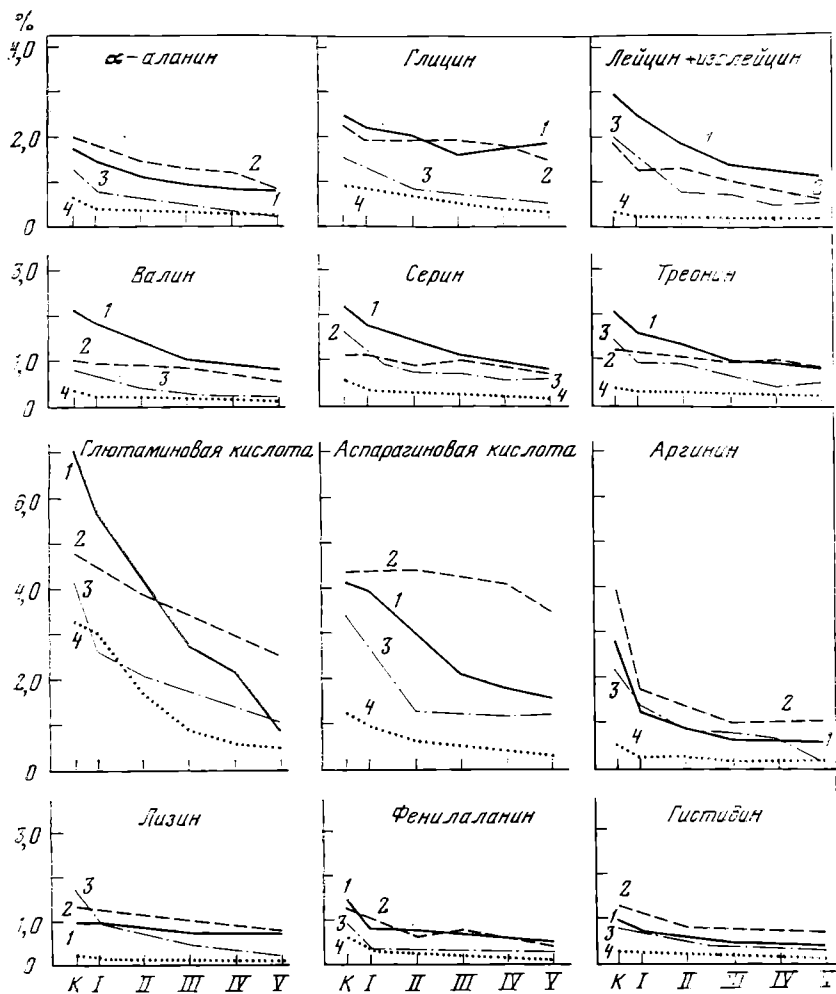


Рис. 2. Содержание аминокислот в некоторых кормах и химусе пищеварительного тракта карпов (в % к сухому обезжиренному веществу)
K — корм; *I-V* — части кишечника: 1 — подсолнечный шрот; 2 — кормовая смесь-66; 3 — горох; 4 — пшеница

ние в химусе азотистых веществ, фосфора и липидов при одновременном увеличении уровня углеводов, оказало определенное влияние на содержание зольных элементов и вызвало некоторый сдвиг реакции среды в щелочную сторону [Щербина, Казлаускене, 1975].

Повышение уровня кальция при введении 2—5% мела в высоко- и низкобелковые рационы (при средней концентрации его в воде 60—80 мг/л) привело к изменению содержания всех исследованных составных частей химуса. Количество азотсодержащих веществ и угле-

водов снизилось, а содержание липидов и минеральных веществ возросло. Существенно повысился уровень магния. Направление изменений, вызванных увеличением кальция в качественно различных кормах, для большинства питательных веществ было одинаковым, однако сходный эффект достигался внесением разной по величине дозы кальция. При повышенном содержании белка потребовалось более значительное увеличение дозы кальция, чем при пониженном [Казлаускаене, Щербина, 1975].

Форель отличается от карпа не только строением пищеварительного тракта, но и типом питания. Большой интерес представляло проследить, как формируется у нее химус в зависимости от качественного состава корма и длительности его переваривания.

Исследования, выполненные нами совместно с С. П. Трямкиной, были проведены с двумя качественно различными рационами: традиционным, приготовленным на основе свежей селезенки в виде пасты (П-1), и кормовой смесью (Г-1), составленной на основе сухих животного-растительных компонентов с преобладанием рыбной муки и изготовленной в виде гранул влажного прессования [Трямкина, 1973, 1975; Щербина, Трямкина, 1973а; Щербина и др., 1976, и др.].

Рыбу выдерживали в бассейнах на испытываемых рационах в течение 30—60 дней. Каждый вариант представлен осредненными данными 2—4 групповых опытов по 5—10 рыб (рис. 3).

В отличие от карпа форель хватает корм «на лету». В связи с этим логично было предположить наличие определенной зависимости между содержанием воды в корме и увлажненностью химуса. Однако эту связь можно было обнаружить только в желудке в начальный этап переваривания корма (через час после приема пищи). Благодаря обильному сокоотделению содержание воды в желудочном химусе составляло 72—79% и не зависело от исходной влажности корма, которая изменялась в диапазоне 28—48%. Наибольшая увлажненность химуса (около 85%) отмечена в области пилорических придатков, куда поступает желчь и основное количество соков поджелудочной железы. В химусе тонкой и толстой кишок содержание влаги несколько снижалось и колебалось около 80%.

Концентрация водородных ионов в химусе желудка форели колебалась в пределах 4,1—5,7 и определялась качественными особенностями корма и длительностью его потребления. По мере адаптации к корму она снижалась. Реакция среды в кишечнике менее зависела от различных факторов и изменялась в сравнительно узком диапазоне рН (7,7—8,3).

Содержание азотистых веществ в химусе при значительном размахе колебаний в желудке, связанном с различиями в составе кормов и времени пищеварения, обнаруживает относительное постоянство в отдельных участках кишечника при сохранении общей тенденции к снижению общего их количества в дистальном направлении.

Содержание углеводов в химусе в целом изменялось в направлении, противоположном динамике протеина: после более или менее выраженного снижения в желудке происходило постепенное увеличение уровня к толстой кишке.

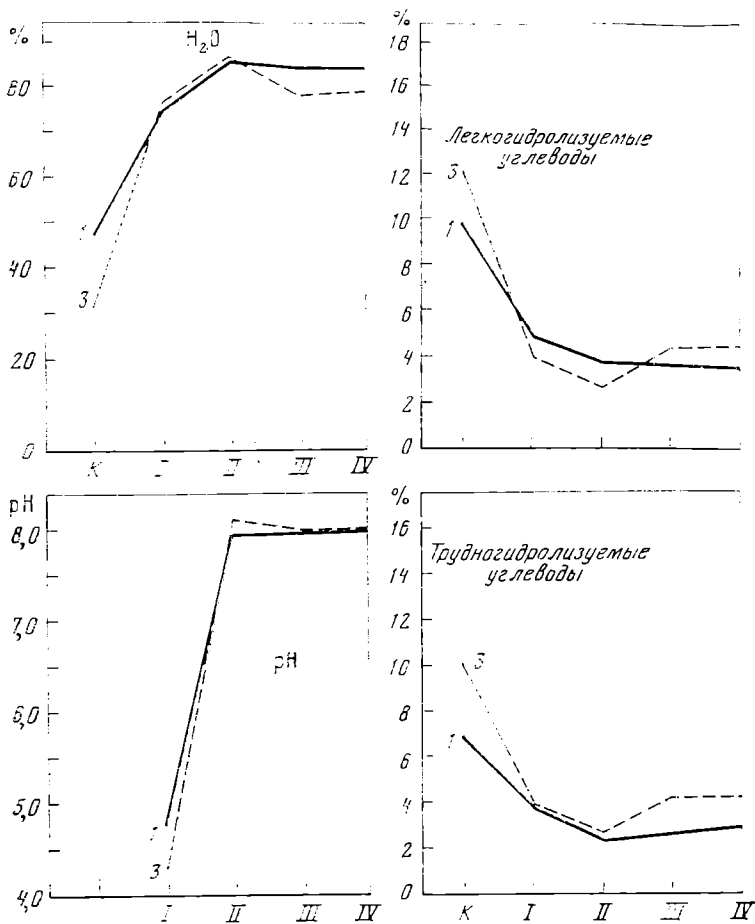


РИС. 3. Содержание питательных веществ в кормах и химусе пищеварительного тракта (в %) и pH среды при питании форели различными кормами I — желудок; II — область пилорических придатков; III — тонкая кишка; IV — толстая кишка; К — корм 1 — пастообразная смесь на основе селезенки; 3 — гранулированная смесь из сухих концентратов на основе рыбной муки

Содержание липидов в химусе желудка по сравнению с кормом было ниже в среднем в 2,5—3,5 раза и обнаруживало слабую связь с их содержанием в пище и продолжительностью переваривания. В кишечнике во всех случаях отмечено относительно постоянное содержание липидов (в пределах 1%).

Таким образом, у форели значительные колебания химического состава химуса отмечены в желудке. Они определяются соотношением питательных веществ в корме, временем пищеварения и сроками адаптации рыб к корму. Содержимое кишечника, напротив, характеризовалось относительным постоянством химического состава.

ЛОКАЛИЗАЦИЯ И ИНТЕНСИВНОСТЬ ВСАСЫВАНИЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Карп. О степени расщепления и всасывания всех элементов, составляющих корма, судили по показателям переваримости сухого вещества на последовательных участках кишечного тракта (рис. 4).

Наиболее интенсивное ферментативное разложение сухого вещества и всасывание его компонентов для всех исследованных кормов, в частности жмыхов и шротов, шло в основном равномерно в трех первых частях кишечника с небольшим максимумом во второй. В двух последних частях объем всасывания для подавляющего большинства кормов сократился в 1,5—2 раза и более. Однако по отдельным кормам наблюдался весьма существенный разброс данных. В вариантах со злаковыми и смесями процесс резорбции был более растянут по кишечнику и охватывал I—IV части. В среднем по всем видам кормов в первой части переваривалось и всасывалось 11,2% съеденного сухого вещества, во второй и третьей — по 11,8%, четвертой — 7,0%, пятой — 4,5%. Для кормовых смесей стандартных рецептур III—I эти цифры были несколько иными (I — 9,1%; II — 12,6%; III — 14,0%; IV — 7,5%; V — 5,5%).

Включение в корма жировых добавок в дозе от 5 до 10% активизировало пищеварение с его начальных этапов, увеличив не только скорость, но и объем резорбции [Щербина, Казлаускене, 1975].

Введение добавок мела в корма несколько повысило интенсивность пищеварения в переднем отделе кишечника, однако одновременно привело к снижению в последующих и сокращению объема резорбции на всем протяжении кишечника [Щербина, Казлаускене, 1974; Казлаускене, 1975].

Анализ данных, характеризующих резорбцию азотсодержащих веществ, позволяет установить, что всасывание продуктов расщепления сырого протеина происходит на всем протяжении пищеварительного тракта, и суммарные показатели видимой резорбции по всем изученным группам кормов составляют в среднем около 75%. Наиболее активное всасывание обнаружено в первой половине кишечника. Максимум резорбции в большинстве случаев приходится на вторую часть кишечника, примыкающую к переднему расширенному отделу, в меньшей степени — на передний отдел. На основании осреднения всех представленных данных можно сказать, что в первой части всасывается около 24% от общего количества сырого протеина, доступного рыбе, во второй—33%, в третьей — 22%, в четвертой — 13%, в пятой — 8% или соответственно 20,2; 22,3; 17,3; 10,7 и 6,6% от количества протеина, поступившего с кормом. В абсолютных единицах (мг на 1 г корма) в зависимости от содержания протеина в корме это составляет в среднем для первой части 26—96 мг, второй — 31—89, третьей — 19—66, четвертой — 18—41 и пятой — 11—20 мг.

При содержании в корме сырого протеина менее 12% (рожь, овес) обнаружено поступление в первую часть кишечника эндогенных азотсодержащих веществ в количестве 10—30% к их наличию в корме.

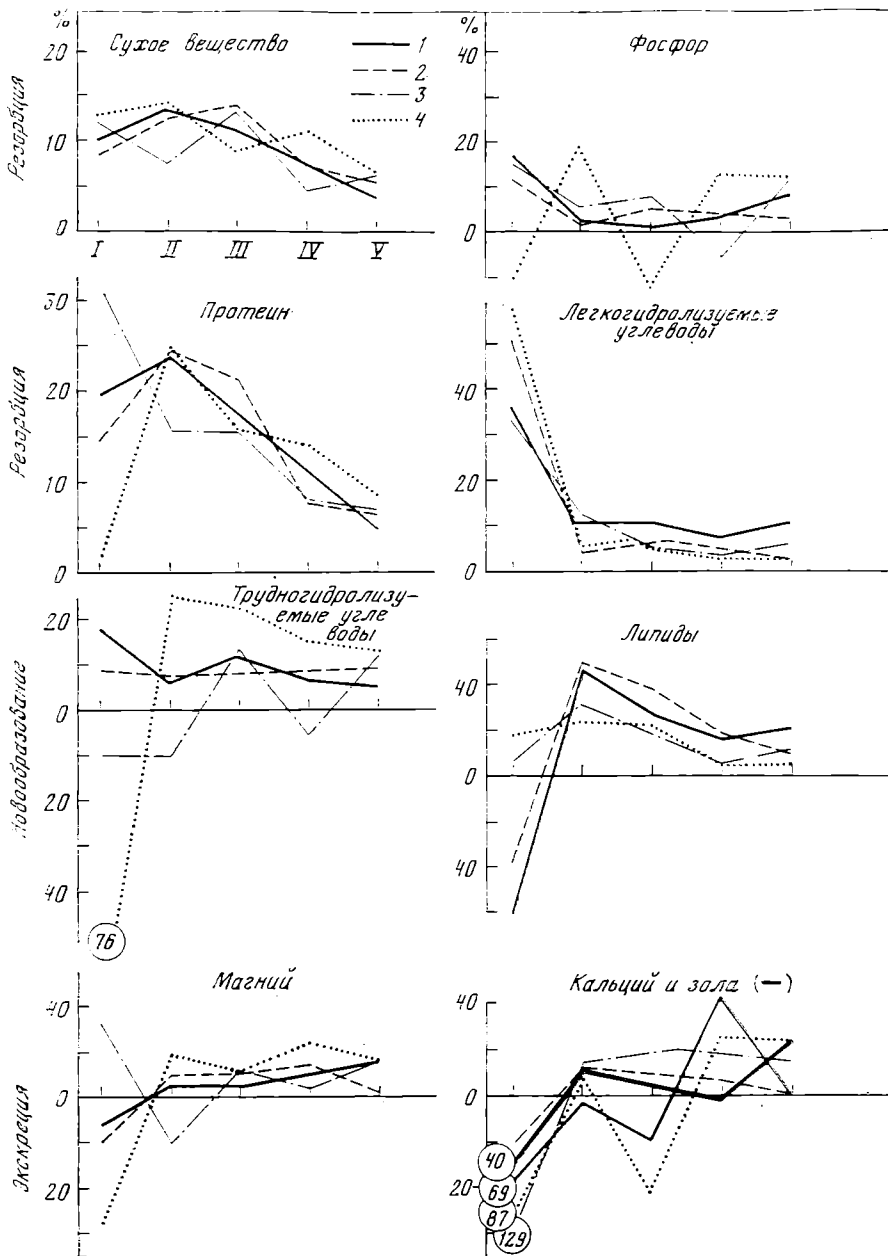


Рис. 4. Резорбция и экскреция питательных веществ в пищеварительном тракте карпов (в %) от поступивших с кормом (осредненные данные по группам кормовых средств)

I—V — части кишечника. 1 — жмыхи и шроты; 2 — кормовые смеси; 3 — бобовые; 4 — злаковые

Полученные в наших экспериментах высокие показатели резорбции продуктов расщепления сырого протейна в первом отделе кишечника и то обстоятельство, что пища в нем находится сравнительно короткое время, позволяют сделать вывод, что процессы расщепления и всасывания белка не разделены в пространстве и времени, как полагалось ранее [Карзинкин, 1932; Краюхин, 1963, и др.].

Однако приведенные выше данные не раскрывают биохимических особенностей переваривания белка и не дают представления о скоростях отщепления и всасывания аминокислот, особенно лимитирующих. Известно, что оптимальный уровень резорбции аминокислот обусловлен не только функциональной проницаемостью клеточных мембран, но и достаточным количеством соответствующего субстрата [Кальницкий, Григорьев, 1976]. В то же время показано, что всасывание аминокислот — это активный процесс, и поэтому объем резорбции не всегда пропорционален их концентрации [Файтельберг, 1976; Кушак, 1977].

В результате этого поступление аминокислот в организм из корма может происходить в совершенно других соотношениях, чем можно ожидать на основании данных о химическом составе белка. Поэтому мы поставили перед собой задачу изучить, как происходит в пищеварительном тракте карпа всасывание основных протеиногенных аминокислот, но не в виде чистых растворов и их смесей, как делалось в предшествовавших исследованиях, а в процессе расщепления натуральных белков кормовых средств в условиях осуществления нормального переваривания всех питательных веществ корма.

Моноаминокарбоновые кислоты. Известно, что у высших позвоночных и некоторых видов рыб всасывание моноаминокарбоновых кислот через слизистую оболочку кишечника осуществляется с помощью транспортной системы [Smith, 1967] и поэтому предполагается существование определенной связи между структурной принадлежностью аминокислот и скоростью их всасывания. На рис. 5 можно видеть, что всасывание этой группы аминокислот (глицина, α -аланина, валина, лейцина и изолейцина) обнаружено на всем протяжении кишечника. Наиболее активно оно осуществляется в его первой половине. Максимумы всасывания в подавляющем большинстве случаев локализованы в первой или во второй части.

При переваривании злаковых и смесей отмечено поступление эндогенного глицина в полость I—III частей кишечника. За счет этого количество глицина, резорбированного на всем протяжении пищеварительного тракта, достигло в варианте с овсом величины 101% от поступившего с кормом. В среднем по злаковым объем резорбции составил 75%. Минимальная величина суммарной резорбции отмечена для ржи, максимальная — для других злаковых. Утренняя экскреция составила от 2 до 13 мг/г корма.

Взаимосвязи между особенностями резорбции α -аланина и его количественным содержанием в корме, а также принадлежностью кормовых средств к определенной группе не выявлено. Между тем анализ динамики резорбции лейцина и изолейцина позволил обнаружить некоторые различия между группами изученных кормов.

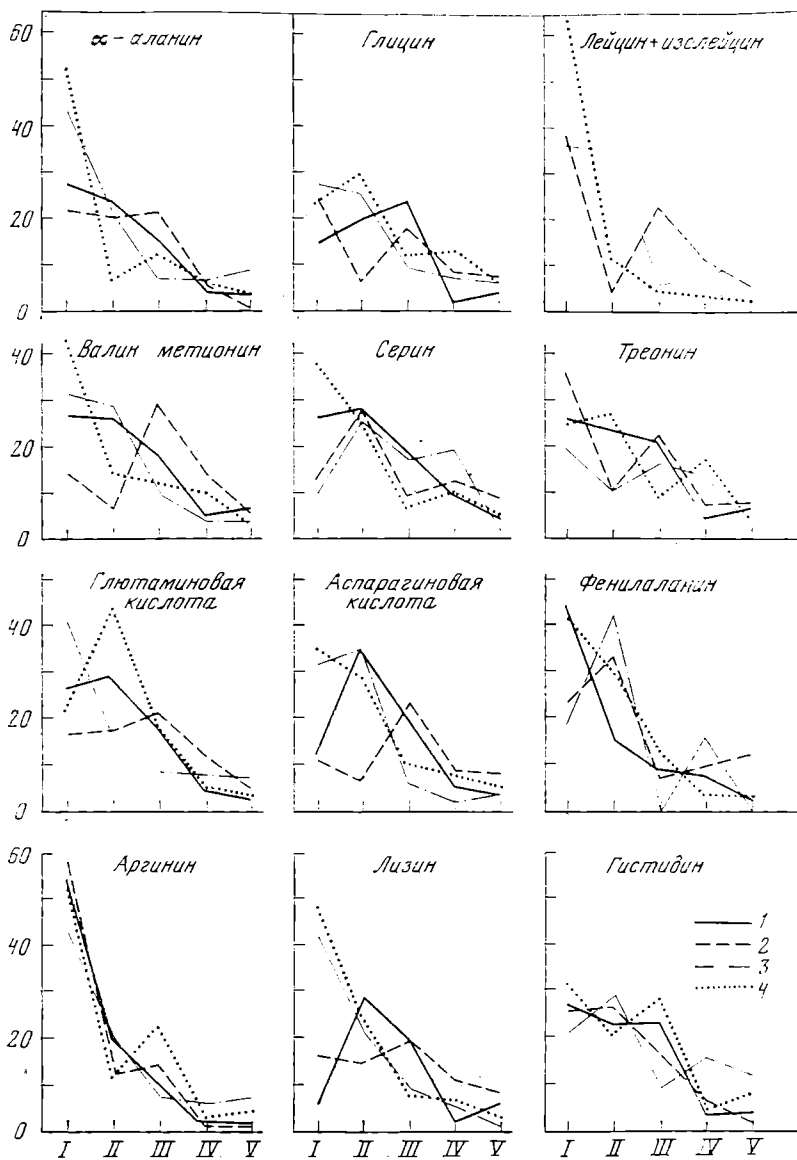


РИС. 5. Резорбция аминокислот в пищеварительном тракте карпа (в % от поступивших с кормом) при питании различными кормами
 I—V — части кишечника. 1 — подсолнечный шрот; 2 — кормовая смесь; 3 — горох; 4 — пшеница

Так, при переваривании злаковых аминокислоты отщеплялись от белка и всасывались более активно, чем в вариантах других кормовых средств. В начале пищеварения в переднем отделе кишечника было резорбировано от 47 до 73% суммы лейцина и изолейцина. Общая резорбция на протяжении всего пищеварительного тракта колебалась в пределах 85—94% от первоначального содержания в корме. В вариантах жмыхов и шротов высвобождение и всасывание аминокислот шло медленнее и были более растянуты по кишечнику.

Данные, характеризующие динамику резорбции этих аминокислот в отдельности, позволили отнести лейцин к числу тех соединений, которые очень быстро отщепляются от белка и обладают высокими скоростями всасывания. Резорбция изолейцина шла в основном значительно медленнее. Максимумы всасывания были выражены не столь резко и отмечены на большем протяжении кишечника.

Динамика резорбции валина и суммы валина + метионина сходна. Независимо от принадлежности кормов к определенным группам, связи валина в одних случаях доступны действию пищеварительных ферментов только при глубоком расщеплении белка (локализация наиболее интенсивного всасывания во II—IV частях кишечника), в других — они очень легко разрываются в начальный период контакта пищи с протеолитическими ферментами (пшеница, рожь, ячмень, горох, конопляный, горчичный и клецевидный жмыхи).

Оксиаминокислоты (серин и треонин). Ход резорбции серина был сходен с динамикой всасывания моноаминокислотных кислот. В среднем в двух первых частях кишечника высвобождалось и всасывалось около 60% от общего количества серина (пределы 32—85%), резорбированного на всем протяжении пищеварительного тракта. На остальных участках кишечника объем резорбции был значительно меньшим.

Резорбция треонина в начале пищеварения была более медленной, чем серина. Например, в варианте с подсолнечным жмыхом в первой части кишечника показатель резорбции треонина был ниже в 20 раз, с соевым шротом и овсом — в 4 раза, с люпином — в 2 раза. В других случаях торможение всасывания было менее выражено. В последующих частях кишечника резорбция активизировалась и в целом после окончания переваривания пищи показатели относительной резорбции треонина были лишь несколько меньшими, чем серина (в среднем 76,6 против 78,8%).

Характерных отличий в динамике всасывания оксиаминокислотных кислот по сравнению с моноаминокислотными не обнаружено. Различия скорее проявились внутри структурной группы между серином и треонином и выразились в более замедленном высвобождении и всасывании последнего в начале пищеварения.

Моноаминодикарбоновые кислоты (глутаминовая и аспарагиновая). Глутаминовая кислота, которая содержится в кормах в больших количествах, является в то же время одним из наиболее доступных соединений. Она легко отщепляется от белка и быстро резорбируется в начальной стадии пищеварения, о чем свидетельствуют показатели резорбции в первой части кишечника, составившие в сред-

нем 33% от общей резорбции с пределами колебаний от 15 до 64% (или соответственно от 12 до 47% от содержания в корме).

Резорбция аспарагиновой кислоты при переваривании злаковых происходила быстро и достаточно интенсивно (за исключением овса). В первой и второй частях кишечника отщеплялось и всасывалось около 80% общего количества этой аминокислоты, доступной рыбе. При переваривании жмыхов и шротов, а также овса она шла замедленно, и в переднем отделе кишечника отмечено резкое торможение всасывания (показатель резорбции около 3%). При более глубоком разложении белка на последующих участках пищеварительного тракта всасывание активизировалось. Основная резорбция была отмечена во второй и третьей частях (около 70%).

Сравнение объемов резорбции обеих моноаминодикарбоновых кислот на всем протяжении кишечника показывает, что глутаминовая кислота быстрее отщеплялась от белка и полнее резорбировалась (в среднем 84% против 76%).

Диаминокарбоновые кислоты (аргинин и лизин). Аргинин всех изученных кормовых средств вне зависимости от абсолютного содержания аминокислоты в кормах и их принадлежности к определенным группам очень легко отщеплялся от белка и в значительных объемах резорбировался в начале пищеварения. Объем резорбции в первой части колебался в пределах 37—74% от общего количества, содержащегося в корме, или 49—80% от общей резорбции. Во второй части кишечника за редким исключением интенсивность всасывания резко снижалась (в 2—7 раз) и в дальнейшем, постепенно уменьшаясь, доходила до минимальных величин. В сумме в двух первых частях всасывалось до 80% доступного аргинина.

Анализ динамики лизина позволил выявить четко выраженные различия в ходе резорбции этой аминокислоты в зависимости от принадлежности кормовых средств к определенным группам. Так, интенсивность всасывания лизина злаковых, гороха, смесей почти полностью повторила ход резорбции аргинина, однако при этом отмечен несколько уменьшенный объем всасывания в первой части.

Количество резорбированного лизина на протяжении всего пищеварительного тракта карпа для этой группы кормов колебалось в пределах 83—93%, составив в среднем 89%, что достаточно близко подходит к величине общей резорбции аргинина этих кормов 92%.

В то же время при переваривании жмыхов и шротов объем резорбции лизина в первой части кишечника, а в отдельных случаях также и во второй, очень мал — в среднем около 7% от общей резорбции. Во второй части в большинстве вариантов отщепление лизина от белка активизировалось, и интенсивность всасывания возросла от 1,5 до 12 раз. В двух последующих отделах (III и IV частях) она либо вновь возросла, либо несколько снизилась. Благодаря активной резорбции во второй половине кишечника количество усвоенного лизина все же достигло в среднем 66% (с пределами 47% — хлопчатниковый шрот, 81% — арахисовый шрот). Однако эта величина значительно меньше, чем показатели резорбции аргинина для тех же кормов.

Различия между средними значениями показателей резорбции лизина для злаковых и шротов составили 23%.

Данные по резорбции диаминокарбоновых кислот в целом позволяют отнести эту группу к наиболее легко отщепляемым и быстро резорбируемым соединениям, независимо от их относительного содержания в корме. Причем если преимущественное всасывание аргинина в начале пищеварения наблюдалось во всех без исключения случаях, то интенсивность всасывания лизина определялась особенностями кормовых средств. Лизин жмыхов и шротов оказался труднодоступным действию протеаз карпа и всасывался значительно медленнее и менее полно, чем лизин злаковых и гороха. Этот факт был отмечен нами ранее в работах [Щербина, Сорвачев, 1967; 1969; Щербина, 1969, 1973а], показавших взаимосвязь между особенностями химической структуры лизина, специфичностью действия трипсина и изменениями, происходящими в белках масличных культур при извлечении масла в процессе влажно-тепловой обработки сырья.

Ароматические аминокислоты. Фенилаланин всех изученных кормовых средств в подавляющем большинстве был хорошо доступен действию пищеварительных ферментов и быстро всасывался в первой части кишечника. В ряде случаев в начале пищеварения его резорбция шла замедленно и активизировалась только к концу, однако это существенно не отразилось на общем количестве, резорбированном на всем протяжении пищеварительного тракта (85 и 84%). Основная резорбция тирозина происходила на протяжении первых двух-трех частей кишечника. Суммарный объем всасывания был несколько меньшим, чем фенилаланина, и составлял в среднем 79% от его содержания в корме.

Всасывание гетероциклической аминокислоты — гистидина не имеет существенных отличий от динамики описанных выше аминокислот. В сумме на протяжении всего кишечника в среднем было резорбировано около 83% гистидина, содержащегося в кормах.

Таким образом по скорости высвобождения из белков и всасывания аминокислоты исследованных кормовых средств можно разделить на три группы. К первой группе наиболее быстро всасывающихся аминокислот относится аргинин. В редких случаях другие аминокислоты незначительно превышают показатели его резорбции. Ко второй группе несколько медленнее отщепляемых, но быстро и достаточно полно резорбируемых аминокислот можно отнести гистидин (исключение — вариант с ячменем), лейцин, изолейцин, фенилаланин, а в ряде случаев α -аланин и валин.

Лизин легко отщепляется от белка, быстро и полно резорбируется в кишечнике в тех случаях, когда корма не подвергаются влажно-тепловой обработке и не содержат его резистентных соединений и ингибиторов трипсина.

К третьей группе наиболее медленно всасывающихся аминокислот относится треонин, аспарагиновая кислота, глицин и некоторые другие аминокислоты. Эти данные согласуются с более ранними сведениями [Merham, Smith, 1966], полученными на другой методической основе, показавшими, что транспорт валина у карася осуществ-

вляется значительно активнее, чем треонина. На низкую скорость транспорта глицина через слизистую оболочку кишечника серебряного карася указывает и М. Смит [M. Smith, 1970].

Сопоставление данных по резорбции продуктов расщепления сырого протеина, суммы основных протеиногенных аминокислот и небелкового азота позволило установить выделение в передний расширенный отдел кишечника карпа значительных количеств эндогенного небелкового азота, который постепенно всасывается при продвижении пищевого комка по кишечнику.

Легкогидролизуемые углеводы. Резкие различия в исходном содержании легкогидролизуемых углеводов в кормах не отразились на топографии их резорбции в различных участках кишечника (см. рис. 4). В переднем расширенном отделе всасывалось около половины, а в ряде случаев и более значительная часть углеводов, поступивших с кормом. По отношению к их общему количеству, резорбированному на протяжении всего кишечника, это составляло 80% и больше. Начиная со второй части кишечника, интенсивность видимой резорбции резко сократилась (в среднем в 10—20 раз) и далее оставалась на относительно низком уровне со значительными колебаниями во всех вариантах опытов. В подавляющем числе опытов обнаружено значительное увеличение в химусе относительного содержания легкогидролизуемых углеводов, в результате которого даже с учетом всосавшейся части (рассчитанной по формуле переваримости и пропорциональной резорбированному сухому веществу) их количество превышает поступившее с кормом.

Литературные данные о химической структуре углеводов и механизме их расщепления [Ленинджер, 1976] позволяют предложить следующее объяснение этому факту. Под влиянием пищеварительных соков и микрофлоры кишечника [Шивокене, 1973; Лубянскене и др., 1978] часть соединений трудногидролизуемых углеводов (комплекс клетчатки, лигнина, гемицеллюлоз и других веществ) распадается на части, способные расщепляться в процессе анализа до моносахаридов с присоединением воды. Вследствие того что этот процесс идет достаточно активно, общее количество соединений группы легкогидролизуемых углеводов возрастает, несмотря на продолжающуюся резорбцию моносахаридов. Приняв во внимание оба обстоятельства, можно говорить о том, что показатели, характеризующие видимую резорбцию легкогидролизуемых углеводов, являются результирующей ряда одновременных процессов: с одной стороны, гидролитического расщепления легкогидролизуемых углеводов и всасывания моносахаридов, с другой — накопления продуктов полураспада трудногидролизуемых полисахаридов, которые в процессе химического определения учитываются как соединения легкогидролизуемой группы.

В относительных величинах процесс новообразования легкогидролизуемых углеводов из трудногидролизуемого комплекса наиболее выражен в конечных участках кишечника. При переваривании карпом клещевинного жмыха количество углеводов этой группы в IV и V частях превысило первоначальное содержание в корме на 51%.

Сравнение резорбции легкогидролизуемых углеводов по отдельным группам кормовых средств показывает, что наиболее быстрое и активное отщепление и всасывание моносахаридов обнаружено при переваривании злаковых и смесей. В этих вариантах из переднего расширенного отдела кишечника удаляется 45—68% углеводов, содержащихся в корме (в целом 61—85%). Наиболее трудно резорбируются углеводы, входящие в состав жмыхов и шротов. При сохранении максимума всасывания в первой части суммарное количество всосавшихся углеводов в среднем составило 21% от поступивших с кормом.

По данным, полученным Е. З. Эрман [1970] в нашей лаборатории, это связано с наличием в жмыхах и шротах больших количеств труднорезорбируемых у рыб моносахаридов — ксилозы и маннозы. Основу моносахаридов злаковых составляют быстровсасывающиеся глюкоза и галактоза. Аналогичные сведения приведены в работах Д. Кордье с сотрудниками [Cordier et al., 1954, 1957], выполненных на других видах рыб.

Таким образом, наиболее активные процессы расщепления и всасывания легкогидролизуемых углеводов происходили у карпа в переднем расширенном отделе кишечника, где всасывалась основная часть углеводов, доступных организму рыб. В дальнейшем объем резорбции резко снижался, и всасывание, особенно в дистальных участках, маскировалось поступлением продуктов полураспада углеводов трудноферментируемого комплекса. В то же время нельзя исключить и вероятности выделения эндогенных моносахаридов с панкреатическим и кишечными соками, на что указывают данные, полученные на высших позвоночных [Штейн, 1965]. Определенное влияние на скорость и величину всасывания легкогидролизуемых углеводов оказывает их моносахаридный состав.

Трудногидролизуемые углеводы. Величина и характер резорбции трудногидролизуемых углеводов существенным образом отличались от описанной динамики всасывания легкогидролизуемых углеводов. Четко выраженный максимум всасывания в первой части кишечника отмечен только при переваривании конопляного и соевого шротов и люпина. В остальных случаях объем резорбции в первой части либо был близок к таковому второй, либо был значительно меньшим. Для большинства смесей и всех злаковых в первой части кишечника отмечено значительное новообразование соединений этой группы, о чем говорилось ранее при описании формирования химуса. В связи с этим количественные расчеты резорбции по формуле видимой переваримости показали превышение количества этих соединений над поступившими с кормом до 163% (вариант ржи).

Механизм этого явления недостаточно ясен, однако некоторые литературные данные [Backer, Parker, 1943; цит. по: Эрман, 1970] позволяют полагать, что подобные соединения могут образовываться из продуктов расщепления крахмала в процессе пищеварения под воздействием пищеварительных соков и среды кишечника. Один возможный путь — это адсорбция пентозанов на молекуле амилозы, т. е. процесс глазурования крахмала. Второй путь — реакция с азо-

тистыми веществами, экскретируемыми в пищеварительный тракт. В результате этих процессов образуются комплексы, труднодоступные действию пищеварительных ферментов.

На вероятность этого указывает то обстоятельство, что новообразование идет более активно при переваривании кормов с высоким содержанием крахмала, когда отмечалась значительная экскреция азотсодержащих веществ в пищеварительный тракт.

В процессе дальнейшего продвижения пищевого комка по кишечнику эти соединения постепенно расщеплялись и резорбировались, но их остатки в ряде случаев маскировали размеры всасывания продуктов расщепления трудноферментируемого комплекса корма (злаковые и люпин). При переваривании ржи отмечено выделение этой группы углеводов из организма вместе с экскрементами. Сходное явление было отмечено З. И. Шермет [1953] на сельскохозяйственных животных.

Механизм расщепления трудногидролизуемых углеводов у карпа предположительно может быть следующим: в передней части кишечника процесс осуществляется с помощью ферментов, выделяемых поджелудочной железой и энтероцитами слизистой. Под действием ферментов в щелочной среде идет распад гемицеллюлоз, пектиновых веществ и частично отщепление углеводистых соединений лигнина. Вполне вероятно, что определенную роль играют ферменты микрофлоры. Здесь наблюдается первый максимум всасывания. Другой максимум, значительно меньший по величине (в 2—6 раз), отмечен во второй половине кишечника (III—IV части). Он может определяться высокой активностью карбогидраз, адсорбированных на слизистой конечных участков кишечника [Щербина, 1978], а также интенсивной деятельностью целлюлозорасщепляющих бактерий [Шивокене, 1973; Лубянскене и др., 1976].

Липиды. При низком содержании липидов в кормах (в пределах 0,8—2,8%) в переднем отделе кишечника обнаружено выделение значительных количеств липидов некормового происхождения. Их величины колебались в пределах 10—24% от общего количества, поступившего с кормом. При повышении уровня жира в кормах обнаруживаемая секреция в большинстве случаев резко уменьшалась. Так, при содержании жира 4% и более в хмусе первой части отмечено преобладание процесса всасывания над выделением.

В двух последующих участках кишечника интенсивность резорбции жира резко возрастала. При этом в вариантах, где в переднем отделе наблюдалась экскреция, объем всасывания был выше, чем в вариантах, где экскреция не обнаружена. В IV и V частях интенсивность всасывания резко сократилась. В ряде случаев здесь наблюдался не только минимум всасывания, но и новое выделение эндогенных липидов. Только в вариантах, где обнаружена значительная экскреция в переднем отделе, объемы всасывания оставались высокими.

Полученные данные позволяют сделать вывод о преимущественной локализации всасывания липидов в трех первых частях кишечника, которые составляют около 2/3 его общей длины.

Повышенное содержание жира в корме резко сократило выделение эндогенных липидов (минимум 33 мг на 1 г съеденного корма) и активировало резорбцию. Так, если при содержании липидов в корме 2% показатель видимой экскреции составил 33,2 мг/г, или 166% по отношению к их содержанию в корме, то при увеличении количества жира в корме до 8,2 и 9,5% в переднем отделе кишечника экскреция не обнаруживалась, одновременно здесь четко проявлялась тенденция к усилению всасывания (от 0,11 до 31 мг/г).

Экскреция эндогенных липидов отмечена и для высших позвоночных [Померанцева и др., 1969], благодаря чему предотвращаются нарушения обмена веществ в организме, связанные с недостатком незаменимого соединения в пище.

Установленное нами увеличение содержания липидов в химусе в начальные этапы пищеварения происходит за счет липидных соединений желчи, что позволяет считать этот процесс активным физиологическим приспособлением, направленным на поддержание на определенном уровне количества липидов во всасываемой смеси [Щербина, 1973б].

Анализ резорбции кальция, магния, фосфора и суммы зольных элементов показал, что наибольшее их количество чаще всего всасывалось в проксимальных участках кишечника (см. рис. 4). Аналогичное явление было обнаружено и у высших позвоночных [Бауман, 1977].

Совокупность данных, характеризующих всасывание изученных питательных веществ на всем протяжении пищеварительного тракта у карпа, позволяет сделать вывод, что процесс резорбции для большинства соединений обнаруживает четко выраженный проксимодистальный градиент. Так, локализация максимумов всасывания выявлена в основном в передней расширенной или примыкающей к ней второй части кишечника (в сумме около 39% общей длины). Здесь резорбируется в среднем около 25% сухого вещества корма, которое доступно рыбе, в том числе около 25% азотсодержащих веществ, от 20 до 40% суммарного количества учтенных аминокислот (среди них до 70—80% аргинина и лизина и до 50—70% ароматических аминокислот). В то же время при переваривании жмыхов и шротов установлено резкое торможение резорбции лизина. Причина этого явления заключена во влажно-тепловой обработке кормового сырья при температурах выше 120°C, которая вызывает структурные изменения в белках, а также в наличии в кормах высокоактивных соединений типа госсипола и других веществ [Щербина, Сорвачев, 1967; Щербина, 1969, 1970, 1973а]. Быстрое всасывание аргинина, фенилаланина и других аминокислот в начальные стадии пищеварения отмечено и для высших позвоночных [Дмитроченко, 1965; Кальницкий, Григорьев, 1976].

Таким образом, отсутствие у карпа желудка и связанного с ним пепсинового пищеварения не замедляет темпов переваривания белков, липидов, полисахаридов, а также всасывания аминокислот и моносахаридов. Протео- и амилотические ферменты, работающие в слабокислой и слабощелочной среде, гидролизуют белки и углеводы

с очень высокой скоростью. Это согласуется с нашими данными, характеризующими активность панкреатических и кишечных ферментов, а также исследованиями других авторов [Пегель, 1950; Хасимото и др., 1975; Трофимова и др., 1976; Щербина и др., 1976, 1977, и т. д.].

Все изложенное приводит к мысли, что по значению в процессах переваривания и всасывания питательных веществ передней отдел пищеварительного тракта карпа не может быть сравним с желудком. По функциям его можно приравнять к переднему отделу кишечника высших позвоночных, в котором, по данным А. М. Уголева [1961], интенсивность всасывания белков и углеводов в несколько раз выше, чем в последующих.

При переходе пищи в центральные участки, на долю которых приходится около половины длины кишечника, всасывание белков и липидов идет с той же или несколько меньшей интенсивностью. Резорбция аминокислот замедляется, и усиливается всасывание небелкового азота. Объем всасывания легкогидролизуемых углеводов сокращается в 2—10 раз. Интенсивно идет переваривание трудногидролизуемых углеводов.

Комплекс полученных данных, характеризующих максимум всасывания, дает основание полагать, что функциональные резервы кишечника карпа велики, и его слизистая оболочка способна резорбировать значительно большие количества аминокислот, моносахаридов, липидов, минеральных элементов и других питательных веществ, чем при переваривании изученных кормов. Лимитирующим фактором является скорость высвобождения мономеров. На этом основании даны рекомендации о целесообразности применения известных способов технологической обработки сырья, которые делают более доступными питательные вещества действию ферментов (уменьшение размеров частиц комбикорма, умеренное нагревание, разрушающее ингибиторы протепна и денатурирующее белки и т. д.), а также введения в корма ферментных препаратов и синтетических аминокислот.

У форели основным местом всасывания является тонкий кишечник и область, примыкающая к пилорическим придаткам. Здесь может быть резорбировано до 90% белков, липидов и углеводов, поступающих с кормом. В процессе адаптации форели к корму выявлено смещение максимума всасывания в более близкую к желудку часть кишечника. Максимальное всасывание липидов происходит в области пилорических придатков (рис. 6).

По функциональному значению область пилорических придатков и тонкий кишечник радужной форели могут быть приравнены к верхнему отделу кишечника высших позвоночных. Установленный факт интенсивной резорбции органических веществ в области пилорических придатков позволяет говорить, что этот участок пищеварительного тракта, функциональное значение которого в течение длительного времени оставалось неясным, является органом, активно осуществляющим не только гидролитические, но и транспортные функции. Наши материалы согласуются с морфологическими исследованиями французских ученых [Bergot et al., 1975].

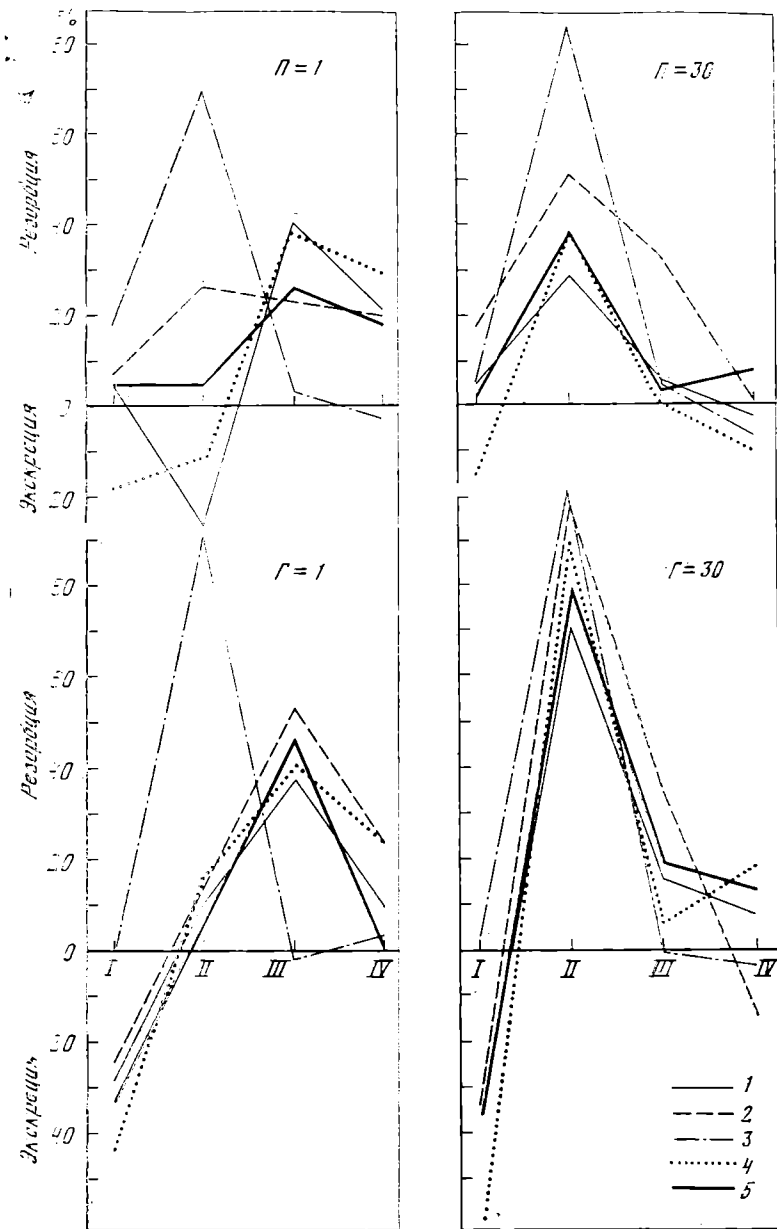


РИС. 6. Резорбция и экскреция питательных веществ в пищеварительном тракте форели (% от принятых с кормом) и влияние на эти процессы качественного состава рациона и длительности кормления

П-1 — пастообразная смесь на основе селезенки, первый день кормления; П-30 — то же, 30-й день; Г-1 — гранулированная смесь из сухих концентратов на основе рыбной муки, первый день кормления; Г-30 — то же, 30-й день;
 I — желудок; II — область пилорических придатков; III — тонкая кишка; IV — толстая кишка
 1 — сухое вещество; 2 — сырой протеин; 3 — липиды; 4 — трудногидролизуемые углеводы; 5 — легкогидролизуемые углеводы

В желудке форели при определенных условиях может быть резорбировано до 40% липидов, 29% белков, 26% углеводов от их общего количества, содержащегося в корме. Это означает, что желудок форели, который так же, как и у высших позвоночных, является депонирующим органом, где происходит первичная химическая обработка пищи, осуществляет и резорбирующую функцию [Щербина, Трякина, 1973б].

Изучение резорбции различных групп углеводов при переваривании форелью искусственных кормов, а также литературные данные о способности пищеварительной системы лососевых резорбировать значительные количества моносахаридов [Хасимото и др., 1975] позволяют говорить, что низкое усвоение форелью полисахаридов, в частности крахмала, связано с особенностями их химической структуры, трудности расщепления их ферментами и образованием трудноферментируемых комплексов в процессе пищеварения. Подобное явление отмечено и у высших позвоночных и в настоящее время активно изучается [Шеремет, 1953; Зимнович, 1976]. В практическом аспекте эти данные свидетельствуют о необходимости использования тех технологических приемов обработки углеводистых компонентов сырья, которые могут изменить химическую структуру полисахаридов.

Предпринятое впервые комплексное изучение интенсивности всасывания питательных веществ в пищеварительном тракте рыб и химического состава хилуса позволило установить факт поступления вместе с пищеварительными соками эндогенных соединений.

При определенных условиях из организма карпа и форели в желудок и кишечник могут поступать значительные количества эндогенного азота, липидов, углеводов и минеральных веществ. У карпа максимум экскреции обнаружен в переднем расширенном отделе кишечника, а у форели — в желудке и частично в области пилорических придатков. У карпа количество эндогенного азота может достигать по величине 1/4 его общего количества, поступившего с кормом, липидов — до 240%, кальция — более 200%, магния — 60%, фосфора — 40%. На 1 г съеденного корма это составляет: 66 мг протеина, 150 мг углеводов, 33 мг липидов, 25 мг кальция, 4 мг магния, 3 мг фосфора. У форели при одноразовом питании обнаружено выделение на 1 г корма до 160 мг белковых веществ, 40 мг углеводов, 72 мг липидов и 640 мг сухого вещества. При непрерывном двухразовом кормлении максимальные значения учтенной экскреции составили: 114 мг/г протеина, 102 мг/г углеводов, 15 мг/г липидов и 340 мг/г сухого вещества. Этот процесс тесно связан с качественным составом корма и более выражен при недостатке или избытке каких-либо питательных веществ, т. е. в случае несбалансированного питания.

У форели пищеварительный аппарат посредством выделения эндогенных соединений способен преобразовывать различные соотношения питательных веществ в корме в кишечное содержимое, характеризующееся определенными колебаниями основных групп органических веществ, которые слабо зависят от качественного состава корма и времени пищеварения.

Полученный экспериментальный материал позволяет сделать вывод, что рыбы, так же как и высшие позвоночные, способны регулировать химический состав всасываемой смеси, приближая соотношение питательных веществ к потребностям организма. Высокая степень эндогенной экскреции, указывает на несоответствие соотношения питательных веществ в корме потребностям рыб и является показателем несбалансированности рациона.

ЛИТЕРАТУРА

- Бауман В. К.* Всасывание двухвалентных ионов.— В кн.: Физиология всасывания. Л.: Наука, 1977, с. 152—222. (Руководство по физиологии).
- Боговаденская М. П., Шезанова И. А.* Применение P^{32} и Ca^{45} при изучении некоторых сторон фосфорного и кальциевого обмена у молоди карповых и осетровых рыб.— В кн.: Тр. Всесоюз. науч.-техн. конф. по применению радиоактивных и стабильных изотопов в народном хозяйстве. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 207—211.
- Бризинова И. Н.* Интенсивность переваривания и усвоения белкового корма у гибридов амурского сазана и карпа при разной температуре.— Изв. ВНИОРХ, 1953, т. 33, с. 133—145.
- Дмитроченко А. И.* Действие влаго-тепловой обработки кормов на питательную ценность их протешенов.— Сел. хоз-во за рубежом. Животноводство, 1965, № 3/4, с. 3—8.
- Журавлев Е. М.* Руководство по зоотехническому анализу кормов. М.: Сельхозгиз, 1963. 295 с.
- Зимнович И. А.* Физиологические предпосылки улучшения использования крахмала: Обзор.— Сел. хоз-во за рубежом: Животноводство, 1976, № 3, с. 36—39.
- Казлаускаене О. П.* Экскреция кальция через кишечник рыбы как показатель его чрезмерного поступления в организм.— В кн.: Физиология прудовых рыб, 1975, вып. 12, с. 15—23. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ).
- Казлаускаене О. П., Щербина М. А.* О применимости добавок мела в рационах для карпа.— В кн.: Биотехника разведения и выращивания прудовых рыб, 1973, вып. 10, с. 150—159. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ).
- Казлаускаене О. П., Щербина М. А.* Изменение органического и минерального состава хмуса у двухлетнего карпа при введении в рацион мела.— Вopr. ихтиологии, 1975, т. 15, вып. 5, с. 896—903.
- Калыницкий Б. Д., Григорьев Н. Г.* О доступности аминокислот и обеспечении ими животных: Обзор.— Сел. хоз-во за рубежом.— Животноводство, 1976, № 12, с. 33—36.
- Карзинкин Г. С.* К изучению физиологии пищеварения рыб.— Тр. Лянол. станции в Косине, 1932, вып. 15, с. 85—121.
- Карзинкин Г. С.* Использование радиоактивных изотопов в рыбном хозяйстве. М.: Пищепромиздат, 1962. 71 с.
- Краюхин Б. В.* Физиология пищеварения пресноводных костистых рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 140 с.
- Кушак Р. И.* Всасывание аминокислот.— В кн.: Физиология всасывания. Л.: Наука, 1977, с. 285—345. (Руководство по физиологии).
- Ленинджер А.* Биохимия. М.: Мир, 1976. 960 с.
- Лубянскене В. П., Янкявичус К. К., Трапшене О. П., Заблецкис Ю. С.* Роль микроорганизмов пищеварительного тракта в питании прудовых рыб.— Тр. АН ЛитССР. Сер. В. Биол. науки, 1978, № 1/81, с. 111—116.
- Механик Ф. Я.* К физиологии пищеварения у безжелудочных рыб.— Тр. Барабн. отд. ВНИОРХ, 1953, т. 6, вып. 2, с. 34—49.
- Никольский Н. Н.* Всасывание сахаров.— В кн.: Физиология всасывания: Л.: Наука, 1977, с. 249—284. (Руководство по физиологии).
- Никольский Н. Н.* Всасывание воды и одновалентных ионов.— В кн.: Физиология всасывания. Л.: Наука, 1977а, с. 122—151. (Руководство по физиологии).

- Никулина Г. П.* Обзор методов колориметрического определения фосфора по образованию «молибденовой сини». Л.: Изд-во ЛГУ. 1965. с. 120.
- Пегель В. А.* Физиология пищеварения рыб. — Тр. Том. ун-та. Биология, 1950, т. 108, с. 376.
- Померанцева И. И., Лещачев М. М., Шлягин Г. К.* Жирные кислоты липидов желчи при алиментарной жировой недостаточности. — *Вопр. питания*, 1969, № 6, с. 36—40.
- Синецкев А. Д.* Комплексное изучение физиологии питания у сельскохозяйственных животных на основе павловской физиологии и мичуринской биологии. — В кн.: Физиология питания сельскохозяйственных животных. М.: Сельхозгиз, 1953, с. 3—28.
- Синецкев А. Д.* Обменная функция органов пищеварения. — В кн.: Повышение эффективности использования питательных веществ рационов: (Обменные функции пищеварительного тракта). М.: Колос, 1972, с. 3—12.
- Трофимова Л. Н., Щербина Т. В., Щербина М. А.* Соотношение ферментовыделительной и резорбтивной функций пищеварительного тракта карпов. — В кн.: Материалы III Всесоюз. конф. по экологической физиологии рыб. Киев: Наук. думка, 1976, с. 107—109.
- Тряпкина С. П.* Всасывание органических веществ и формирование химуса в пищеварительном тракте форели в зависимости от качественного состава кормовых смесей и их агрегатного состояния. — В кн.: Материалы II Всесоюз. симпозиума «Физиология и патология всасывания в желудочно-кишечном тракте». Одесса, 1973, с. 119—121.
- Тряпкина С. П.* К вопросу о формировании химуса в пищеварительном тракте форели при различной длительности применения опытных диет. — В кн.: Физиология прудовых рыб, 1975, вып. 12, с. 24—33. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ).
- Уголев А. М.* Пищеварение и его приспособительная эволюция. М.: Высш. школа, 1961. 216 с.
- Файтельберг Р. О.* Всасывание углеводов, белков и жиров в кишечнике. Л.: Наука, 1967. 150 с.
- Файтельберг Р. О.* Всасывание в желудочно-кишечном тракте. М.: Медицина, 1976. 264 с.
- Хасимото Е., Аоэ К., Икэда С., Окаити Т., Огино Ч., Китакура С., Носэ Т.* Разведение рыб. Токио: Косэйся, 1975. 183 с. На яп. яз.
- Шеремет Э. И.* Переваривание углеводов и сырого жира у крупного рогатого скота. — В кн.: Физиология питания сельскохозяйственных животных. М.: Сельхозгиз, 1953, с. 264—269.
- Шивокене Я. С.* Микрофлора пищеварительного тракта прудовых рыб и ее биохимическая активность: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1973. 24 с.
- Шлягин Г. К.* Секреторная деятельность тонкого кишечника. — В кн.: Физиология пищеварения. Л.: Наука, 1974, с. 453—471. (Руководство по физиологии).
- Штейн С. А.* О месте экскреции сахара в кишечнике. — Учен. зап. Петрозавод. ун-та им. О. В. Куусинена, 1965, т. 13, вып. 1, с. 54—58.
- Щербина М. А.* Определение переваримости искусственных кормов у прудовых рыб при помощи инертного вещества. — *Вопр. ихтиологии*, 1964, т. 4, с. 672—678.
- Щербина М. А.* Переваримость питательных веществ по мере прохождения пищи по кишечнику карпов. — Тр. ВНИИПРХ, 1967, т. 15, с. 40—53.
- Щербина М. А.* Всасывание аммиака и азота некоторых искусственных кормов в кишечнике карпов. — В кн.: Тез. II Всесоюз. биохим. съезда. Ташкент, 1969, с. 106—107.
- Щербина М. А.* Некоторые особенности процессов пищеварения у карпа (*Cyprinus carpio* L.). — В кн.: Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. Кишинев, 1970, с. 420.
- Щербина М. А.* Переваримость и эффективность использования питательных веществ искусственных кормов прудовыми рыбами. М.: Пищ. пром-сть, 1973а, с. 132.
- Щербина М. А.* Изучение пищеварительных процессов у карпа (*Cyprinus car-*

- pio L.). Сообщ. 1. Всасывание сырого жира искусственных кормов в кишечнике. — *Вопр. ихтиологии*, 1973б, т. 13, вып. 1, с. 119—127.
- Щербина М. А.* Методика определения переваримости искусственных кормов прудовыми рыбами с использованием инертных веществ. М.: ВАСХНИЛ, 1971. 35 с.
- Щербина М. А., Казлаускаене О. П.* Реакция среды и интенсивность всасывания питательных веществ в кишечнике карпов. — *Вопр. ихтиологии*, 1971, вып. 11, № 1, с. 103—106.
- Щербина М. А., Казлаускаене О. П.* Влияние уровня липидов в рационе на обмен веществ у карпа. — В кн.: *Физиология прудовых рыб*, 1975, вып. 12, с. 51—61. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ).
- Щербина М. А., Сорвачев К. Ф.* Резорбция аминокислот искусственных кормов в процессе продвижения пищи по кишечнику карпов. — В кн.: *Обмен веществ и биохимия рыб*. М.: Наука, 1967, с. 316—324.
- Щербина М. А., Сорвачев К. Ф.* Некоторые данные о всасывании аминокислот в пищеварительном тракте двухлетних карпов. — *Тр. ВНИИПРХ*, 1969, т. 16, с. 315—323.
- Щербина М. А., Сорвачев К. Ф., Щелкунова Л. В.* Методика хроматографического определения аминокислот на бумаге. — *Тр. ВНИИПРХ*, 1971, т. 17, с. 233—249.
- Щербина М. А., Сурина О. П.* Особенности всасывания основных питательных веществ в пищеварительном тракте карпов. — В кн.: *Тез. II Всесоюз. биохим. съезда*. Ташкент, 1969, с. 122—123.
- Щербина М. А., Трофимова Л. Н., Казлаускаене О. П.* Активность протеаз и интенсивность резорбции протеина при введении в рацион карпа различных количеств жира. — *Вопр. ихтиологии*, 1976, т. 16, вып. 4(99), с. 698—702.
- Щербина М. А., Трямкина С. П.* Об интенсивности переваривания основных питательных веществ в пищеварительном тракте радужной форели. — В кн.: *Тез. докл. Всесоюз. конф. по экологии и физиологии рыб*. М.: 1973а, с. 180—182.
- Щербина М. А., Трямкина С. П.* Локализация всасывания основных органических веществ у рыб с различным строением пищеварительного тракта. — В кн.: *Материалы II Всесоюз. симпоз. по физиологии и патологии всасывания в желудочно-кишечном тракте*. Одесса, 1973б, с. 141—143.
- Щербина М. А., Трямкина С. П., Трофимова Л. Н., Щербина Т. В.* Значение исследований пищеварения у рыб для повышения эффективности кормления. — В кн.: *Биологические основы разработки рецептуры гранулированных кормов для выращивания товарной рыбы*. Л., 1976, с. 12—13.
- Щербина М. А., Щербина Т. В., Казлаускаене О. П.* Активность амилазы и интенсивность резорбции углеводов при введении в рацион карпа (*Сургинус сарпио* L.) различных количеств жира. — *Вопр. ихтиологии*, 1977, № 2, с. 366—369.
- Щербина М. А., Эрман Е. З.* Изменение концентрации водородных ионов в содержимом кишечника карпов в процессе продвижения кормов по пищеварительному тракту. — *Тр. ВНИИПРХ*, 1971, т. 18, с. 263—266.
- Щербина Т. В.* Влияние качественного состава пищи на активность амплотических ферментов у карпа: Автореф дис. ... канд. биол. наук. Л., 1978. 25 с.
- Эрман Е. З.* Всасывание различных сахаров в кишечнике двухлетков карпа. — *Вопр. ихтиологии*, 1970, т. 10, вып. 4, с. 719—723.
- Al-Hussaini A. H.* On the functional morphology of the alimentary tract of some in relation to differences in their feeding habits. I. Anatomy and histology. — *Quart. J. Microsc. Sci.*, 1949, vol. 90, p. 109—139; II. Cytology and physiology. — *Quart. J. Microsc. Sci.*, 1949a, vol. 90, p. 323—354.
- Bergot P.* Demonstration par le rouge de ruthenium d'invasions profondes de la membrane plasmique applicale des enterocytes dans l'intestin posterieur chez la truite arc-en ciel. — *Ann. biol. anim., biochim., biophys.*, 1976, vol. 16, N 1, p. 37—42.
- Bergot P., Flechon J.* Forme et voie d'absorption intestinale des acides gras à chaine longue chez la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri* Rich.). I. Lipides en particulier. — *Ann. biol. anim., biochim., biophys.*, 1970, vol. 10, N 3, p. 459—472.

- Bergot P., Solari A., Luquet P.* Comparison des surfaces abserbautes des alcalpyloriques et de l'intestin chez la truite arc-en-ciel. — Ann. hydrobiol., 1975, vol. 6, N 1, p. 27—43.
- Bogé G., Rigal A., Pérès G.* Résultats obtenus chez la truite arc-en-ciel concernant l'absorption du glycocole par l'intestin moyen et par l'intestin postérieur: rôle du sodium dans les différences observés. — Ann. biol. anim., biochim., biophys., 1977, vol. 17, N 4, p. 637—643.
- Cordier D., Chanel I.* Influence de la tension d'oxygene sur l'absorption intestinale des solution de pentoses et e'hexoses chez la Raseasse (*Scorpaena porcus L.*). — J. Physiol., 1953, vol. 43, N 695, p. 91—94.
- Cordier D., Maurice A.* Absorption intestinal des pentoses chez la Tanche (*Tinca vulgaris*). Influence de la temperature. — C. r. Soc. biol., 1955, vol. 149, p. 732—734.
- Cordier D., Maurice A.* Recherches sur l'absorption intestinale des solutions de pentoses et d'hexoses chez le Brochet (*Esox lucius L.*). — C. r. Soc. biol., 1957, vol. 151, N 1, p. 25—28.
- Gauthier G., Landis S.* The relationship of ultrastural and cytochemical features to absorptive activity in the goldfish intestine. — Anat. Rec., 1972, vol. 172, N 4, p. 675—701.
- Göhen H., Huang K.* Intestinal transport of tryptophen and its derivatives. — Ann. J. Physiol., 1964, vol. 206, p. 647—652.
- Huang K.* Intestinal transport of L-tyrosine and its derivatives. — J. Pharmacol. and Exp. Ther., 1962, vol. 136, p. 361—365.
- Huang K. C., Rout W. R.* Intestinal transport of sugar and aromatic amino acids in killifish, *Fundulus heteroclitus*. — Amer. J. Physiol., 1967, vol. 212, N 4, p. 799—803.
- Iwai T.* The comparative study of the digestive tract of teleost larvae. V. Fat absorption the gut epithelium of goldfish larvae. — Bull. Jap. Sci. Fish., 1968, vol. 34, p. 973—978.
- Kemp P., Smith M.* Effect of temperature acimatization on the fatty acid composition of goldfish intestinal lipids. — Biochem. J., 1970, vol. 117, p. 9—15.
- Knauthe K.* Untersuchungen über Verdauung und Stoffwechsel der Fische. 1 and 2. — Ztschr. Fisch., 1898, Bd. 5/6.
- Luchau E.* Über die Magen und Darmverdauung bei einiger Fischen Gnaug: Diss., Kerigs, 1878.
- Mephram T., Smith M.* Amino acid transport in goldfish intestine. — J. Physiol., 1966, vol. 184, p. 673—684.
- Mephram T., Smith M.* Regulation of amino acid transport across intestines of goldfish acclimatized to different environmental temperature. — J. Physiol., 1966a, vol. 186, p. 619—631.
- Mephram T., Smith M.* Searle's apparatus used to study the temperature dependence of amino acids transport by the goldfish intestine. — J. Physiol., 1969, vol. 200, p. 17—18.
- Noaillac-Depeyre J., Gas N.* Mise en evidence d'une zone adaptec au transport des ions dans l'intestin du carp commune (*Cyprinus carpio L.*). — C. r. Acad. sci., 1973, vol. 276, p. 773—776.
- Noaillac-Depeyre J., Gas N.* Fat absorbtion by the enterocytes of the carp (*Cyprinus carpio L.*). — Cell and Tissue Res., 1974, N 155, p. 353—365.
- Pancritius L.* Karpfenverdauung. — Mitt. Fish. Provinz Ostpreussen. Königsberg, 1889, N 2; 1889, N 4.
- Patton J., Benson A. A.* Comparative study of wax ester digestion in fish. — Comp. Biochem. and Physiol. B, 1975, vol. 52, N 1, p. 111—116.
- Pérès G., Buclon M.* Recherches sur l'absorption intestinale des acides amines chez les poissons. II. Exposé de la methode in vivo. — Bull. Soc. sci. vét., med. comp. Lyon, 1964, p. 66.

- Péres G., Buclon M.* Etat actuel de nos connaissances sur l'absorption intestinale des amino-acides chez les poissons.— Proc. verb. reun. Commis. intern. explorat. Sci. Mer. mediterr., 1965, vol. 18, N 2, p. 245—249.
- Péres G., Buclon M., Rigal A.* Nouvelles données concernant l'absorption intestinale des acides chez les poissons.— Ann. Inst. M. Pacha, 1968, N 1, p. 39—44.
- Routh W., Lin D., Huang K.* Intestinal transport of amino acids and glucose in flounder fish.— Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., 1965, vol. 118, p. 933—938.
- Smith M.* Selective regulation of amino acid transport by the intestine of goldfish.— Comp. Biochem. and Physiol., 1970, vol. 35, p. 387—401.
- Smith R. L.* Some aspects of protein digestion in the white grunt, *Haemulon plumieri*.— Compeia, 1967, N 4, p. 846—848.
- Smith R. L.* Intestinal amino-acid transport in the marine teleost *Haemulon plumieri*.— Comp. Biochem. and Physiol., 1969, vol. 30, p. 1119—1123.
- Stokes R., Fromm P.* Glucose absorption and metabolism by the gut of rainbow trout.— Comp. Biochem. and Physiol., 1964, vol. 13, p. 53—69.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
-----------------------	---

ФИЗИОЛОГИЯ ОНТОГЕНЕЗА РЫБ

Л. П. Рыжков

Основные морфофизиологические закономерности раннего онтогенеза пресноводных рыб	6
--	---

М. И. Шатуновский

Экологические закономерности возрастной и сезонной динамики обмена веществ у рыб	28
--	----

И. А. Шеханова

Биологическая роль искусственных радионуклидов	44
--	----

Н. Д. Куфтина, И. И. Зайцева, Г. Г. Новиков

Влияние температуры на некоторые морфофизиологические параметры икры пинагора (<i>Cyclopterus lumpus</i> L.) в период эмбрионального развития	66
--	----

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ

В. А. Пегель, Л. А. Лихачева, В. В. Лопухова

Адаптивные реакции пресноводных рыб на изменение гидростатического давления	85
---	----

В. С. Сидоров

Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб	98
---	----

А. Я. Маляревская

Влияние экстремальных факторов среды на обмен веществ рыб	116
---	-----

Ю. В. Паточин, Е. А. Лаврова

Физиологические механизмы водно-солевого гомеостаза у рыб различной экологии	133
--	-----

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РЫБОВОДСТВА

Т. Д. Герасимова, С. И. Волкова

Эколого-физиологические основы адаптации карпа (<i>Cyprinus carpio</i> L.) при высоком уровне интенсификации прудового рыбоводства	167
---	-----

И. А. Баранникова

Гормональная регуляция репродуктивной функции у рыб с различной экологией 178

К. Ф. Сорвачев

Задачи биохимии в развитии науки о питании рыб 218

В. Н. Жукинский

Изменчивость физиолого-биохимических и биометрических характеристик спермы в связи с разнокачественностью и воспроизводительной способностью самцов у рыб 225

М. А. Щербина

Особенности формирования химуса и всасывания питательных веществ у рыб с различным строением пищеварительного тракта 245

У д а н и е

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РЫБОВОДСТВА.
АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ
И БИОХИМИИ**

Утверждено к печати Институтом эволюционной
морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова Академии наук СССР

Редактор издательства А. М. Гидалевич
Художественный редактор Н. Н. Власик
Технический редактор Т. А. Калпина
Корректоры Г. Н. Джигоева, В. С. Федечкина

ИБ № 27291

Сдано в набор 16.08.83

Подписано к печати 22.12.83

T-22074. Формат 60×90^{1/16}

Бумага для глубокой печати

Гарнитура обыкновенная

Печать высокая

Усл. печ. л. 17,5. Уч.-изд. л. 21,6. Усл. кр. отт. 17,5

Тираж 1150 экз. Тип. зак 765

Цена 3 р. 60 к.

Издательство «Наука» 117864 ГСП-7,

Москва В-485 Профсоюзная ул., 90.

4-я типография издательства «Наука»

630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25

Рыжков Л. П. Основные морфофизиологические закономерности раннего онтогенеза пресноводных рыб.— В кн.: Биологические основы рыбоводства: Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984.

Рассмотрены закономерности изменений ряда интегральных морфофизиологических показателей (темпа морфологической дифференции, скорости роста, интенсивности дыхания, эффективности роста и др.) в течение раннего онтогенеза пресноводных рыб.

Табл. 6. Ил. 5. Библиогр. 61 назв.

Шатуновский М. И. Экологические закономерности возрастной и сезонной динамики обмена веществ у рыб.— В кн.: Биологические основы рыбоводства: Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984.

Рассмотрены направления эколого-физиологических и эколого-биохимических исследований онтогенеза рыб и годовых циклов.

Показаны особенности накопления и расходования белков, жиров и углеводов у рыб с разным образом жизни. Проанализированы механизмы популяционной физиологической изменчивости рыб.

Табл. 1. Библиогр. 69 назв.

Шеханова И. А. Биологическая роль искусственных радионуклидов в онтогенезе рыб.— В кн.: Биологические основы рыбоводства: Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984.

Описаны процессы, протекающие в организме рыб при наличии в среде ионизирующей радиации антропогенного происхождения. Изложены результаты исследования обмена искусственных радионуклидов у рыб на разных стадиях онтогенеза. Оценена доза облучения рыб, обитающих в радиоактивно загрязненной среде. Проанализирован эффект действия на рыб повышенных уровней ионизирующей радиации. Установлено, что физиологические показатели имеют заметно более узкие пределы радиорезистентности по сравнению с таким интегральным показателем как выживаемость. Проведено сравнение радиочувствительности холоднокровных и теплокровных животных. Дано экологическое обоснование допустимых доз облучения рыб и допустимых с рыбохозяйственных позиций уровней содержания радиоактивных веществ в поверхностных водоемах.

Табл. 4. Библиогр. 55 назв.

Куртина Н. Д., Зайцева И. И., Невиков/Г. Г. Влияние температуры на некоторые морфофизиологические параметры икры пинагора (*Cyclopterus lumpus L.*) в период эмбрионального развития.— В кн.: Биологические основы рыбоводства: Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984.

На примере эмбрионального развития беломорской рыбы пинагора показано влияние температуры на динамику белкового роста зародыша, на особенности расходования запасных веществ желтка и на общий характер метаболизма развивающейся икры. Содержание белка исследовалось в целой икринке и отдельных ее компонентах: собственно в зародыше, в желтке и оболочке.

Табл. 1. Ил. 12. Библиогр. 40 назв.

Пегель В. А., Лихачева Л. А., Лухова В. В. Адаптивные реакции пресноводных рыб на изменение гидростатического давления.— В кн.: Биологические основы рыбоводства: Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984.

С помощью физиологических, биохимических и гистохимических методик изучено влияние на рыб гидростатического давления различной величины и экспозиции, выявлены общие и специфические черты действия этого фактора. Проведен анализ адаптивных возможностей некоторых органов и систем, принимающих активное участие в регуляции многих метаболических процессов и позволяющих рыбам приспособиваться к действию гидростатического давления.

Табл. 3. Ил. 4. Библиогр. 36 назв.

УДК 597

Сидоров В. С. Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб. — В кн.: Биологические основы рыбоводства: Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984.

Обзор литературных и собственных данных по лизосомам и лизосомальным ферментам рыб. В краткой форме дается общая характеристика лизосом и лизосомальных ферментов и рассматривается в целом (на примере разных животных) возможное экологофизиологическое значение лизосом. Более подробно описывается белковый и липидный состав лизосомальных мембран рыб по сравнению с таковым у других животных, а также распределение активности лизосомальных ферментов среди различных видов рыб (для одной ткани — печени). Кроме того, приведены данные об изменении активности лизосомальных ферментов в процессе оогенеза, анадромной миграции, эмбриогенеза рыб, а также при действии промышленных токсикантов на организм рыб.

Табл. 10. Библиогр. 51 назв.

УДК 591.5 : 597

Маляревская А. Я. Влияние экстремальных факторов среды на обмен веществ у рыб. — В кн.: Биологические основы рыбоводства: Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984.

На основании литературных сведений и собственных данных показано, что при влиянии на рыб экстремальных факторов в их организме происходит нарушение соотношения энергетического и пластического обмена. Экспериментальное сопоставление воздействия на рыб метаболитов, токсинов синезеленых водорослей, некоторых пестицидов (ДДТ, хлорофос) и гипоксии позволило обнаружить, что в основе этих изменений лежит нарушение регуляторов обмена: никотинамидных коферментов, коферментного витамина В₁. Отмечено также угнетение холинэстеразной активности под влиянием изучаемых токсикантов и гипоксии.

Табл. 2. Библиогр. 35 назв.

УДК 574/597—11

Наточин Ю. В., Таврова Е. А. Физиологические механизмы водно-солевого гомеостаза у рыб различной экологии. — В кн.: Биологические основы рыбоводства: Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984.

Рассмотрены физиологические механизмы адаптации и перестройки водно-солевого обмена у рыб в пресной и морской воде. Охарактеризована роль различных органов и систем в процессе соленостной адаптации у рыб, проведен анализ физиологических возможностей приспособления к различной солености. Перечислены способы регуляции осмотического и осмотического равновесия, а также клеточные и мембранные механизмы работы осмо- и ионорегулирующих органов.

Табл. 5. Библиогр. 208 назв.

УДК 597 : 591.1

*Герасимова Т. Д., Волкова С. И. Эколого-физиологические основы адаптации карпа *Cyprinus carpio* L. при высоком уровне интенсификации прудового рыбоводства.* — В кн.: Биологические основы рыбоводства: Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984.

Приводятся наблюдения за изменением экологических условий в прудах при высоком уровне интенсификации рыбоводства, морфофизиологические и биохимические адаптации молоди карпа к этим изменениям. Показаны допустимые пределы интенсификации.

Табл. 7. Ил. 4. Библиогр. 30 назв.

УДК 597.08

Баранникова И. А. Механизмы гормональной регуляции функции половых желез у рыб в норме и при нарушениях. — В кн.: Биологические основы рыбоводства: Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984.

В связи с необходимостью управления жизненными циклами рыб в условиях комплексного использования водных ресурсов рассмотрены общие нейрогормональные механизмы регуляции и репродуктивной функции у рыб, в особенности функции ряда эндокринных желез у рыб в зависимости от их экологии. Приведены данные о роли гонадотропинов и половых стероидов в осуществлении процессов гаметогенеза и созревания у рыб различных групп, а также гормональные характеристики при нарушении функции половых желез. Рассматриваются возможные пути управления половыми циклами рыб на основании данных эндокринологии.

Табл. 3. Библиогр. 206 назв.

УДК 639.05

Сорвачев И. Ф. Задачи биохимии в развитии науки о питании рыб. — В кн.: Биологические основы рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984.

Отражены основные направления и задачи в области биохимии питания рыб, а также показано ее важное теоретическое и практическое значение. В настоящее время в рыбоводстве уделяется особое внимание сбалансированному питанию рыб. Наука о сбалансированном питании оказывает влияние не только на теоретические представления о путях ассимиляции пищи, но и на решение важнейших практических проблем. Выводы и рекомендации, изложенные в статье, тесно связаны с обоснованием рациональных физиологических норм питания рыб, разработкой специализированных кормов и рационов, повышения их биологической ценности для кормления и выращивания рыб, воспроизводства рыбных запасов. Дальнейшие исследования этого направления должны быть основаны на изучении особенностей метаболических процессов, в частности ферментативных.

Библиогр. 7 назв.

УДК 597

Жуковский В. Н. Изменчивость физиолого-биохимических и биометрических характеристик спермы в связи с разнокачественностью и воспроизводительной способностью самцов у рыб. — В кн.: Биологические основы рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984.

Обобщены данные по изменчивости физиолого-биохимических и биометрических характеристик спермы и ее оплодотворяющей способности, обусловленных физиологической разнокачественностью и особенностями воспроизводительной способности самцов у рыб.

Приведенные материалы свидетельствуют о больших потенциальных возможностях целенаправленного формирования спермы высокого качества у самцов рыб, культивируемых в заводских условиях.

Библиогр. 90 назв.

УДК 597—11/639.3.043

Шербина М. А. Особенности формирования химуса и всасывания питательных веществ у рыб с различным строением пищеварительного тракта. — В кн.: Биологические основы рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984.

Дан анализ современного состояния физиолого-биохимических исследований пищеварения рыб. На примере карпа и форели, различающихся по типу пищеварения, в синхронных экспериментах изучены особенности формирования химического состава химуса на всем протяжении пищеварительного тракта. Дана характеристика локализации и интенсивности всасывания комплекса питательных веществ (15 протеиногенных аминокислот, азотсодержащих веществ, различных групп углеводов, липидов, некоторых минеральных элементов и общей суммы питательных веществ различных кормов).

Ил. 6. Библиогр. 92 назв.