

597
К 19

Л.Д. Житенева, Э.В. Макаров, О.А. Рудницкая, Н.Е. Бойко



КАНОНЫ ПРИРОДЫ В МИРЕ РЫБ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ

Федеральное государственное унитарное предприятие
«Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства»
(ФГУП «АзНИИРХ»)

Л.Д. Житенева, Э.В. Макаров, О.А. Рудницкая, Н.Е. Бойко

КАНОНЫ ПРИРОДЫ В МИРЕ РЫБ



Ростов-на-Дону

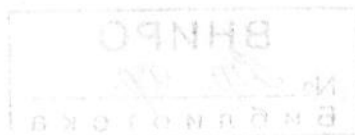
2008

FEDERAL AGENCY ON FISHERIES

FEDERAL STATE UNITARY ENTERPRISE
RESEARCH INSTITUTE OF THE AZOV SEA FISHERY PROBLEMS
(FGUP "AZNIIRKH")

L.D. Zhiteneva, E.V. Makarov, O.A. Rudnitskaya and N.E. Boiko

NATURE CANONS IN THE WORLD OF FISHES



Rostov-on-Don

2008

УДК 597:502.5

ББК 28.693.32

Авторы: **Л.Д. Житенева**, кандидат биологических наук
Э.В. Макаров, доктор биологических наук, профессор
О.А. Рудницкая, старший научный сотрудник
Н.Е. Бойко, кандидат биологических наук

Рецензент: **С.А. Агапов**, кандидат биологических наук, ВРИО директора ФГУП «АзНИИРХ».

Каноны природы в мире рыб/Л.Д. Житенева, Э.В. Макаров, О.А. Рудницкая, Н.Е. Бойко - Ростов-на-Дону: «Медиа-полис», 2008. - 238 с.

В книге впервые в отечественной литературе обобщены материалы, отражающие основной закон живой Природы – воспроизводство видом полноценного жизненного потомства, а также морфо-физиологические изменения, происходящие под влиянием среды. Рассказывается о закреплении этих изменений эволюционным путем, посредством естественного отбора, который «выбраковывает» навсегда группы видов, не вписавшиеся в древо жизни.

Анализ проведен на таких рыбах как круглоротые, хрящевые, хрящевые ганоиды, костистые.

В сравнении использованы яркие примеры из развития беспозвоночных животных.

Затрагивается вопрос происхождения жизни на Планете. Рассматривается роль осетровых в построении эволюционного древа, и делаются попытки объяснения долголетия этих рыб.

Высказаны мнения по поводу гибридизации и выращивания рыб в аквакультуре.

Книга предназначена для биологов – студентов и аспирантов, изучающих законы органического мира. Некоторые положения книги несомненно вызовут интерес у читателей, увлекающихся познанием жизни океанов, а также экологов, географов, геологов-палеонтологов.

ISBN 978-5-9900692-9-9

Федеральное государственное унитарное предприятие
«Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства»

© ФГУП «АзНИИРХ»

© Л.Д. Житенева,

© Э.В. Макаров,

© О.А. Рудницкая,

© Н.Е. Бойко

Authors: **L.D. Zhiteneva**, Ph.D. of Biology
E.V. Makarov, Dr. of Biology
O.A. Rudnitskaya, Senior Researcher
N.E. Boiko, Ph.D. of Biology

Reviewer: **S.A. Agapov**, Ph.D. of Biology, Acting Director of AzNIRKH

Nature canons in the world of fishes/ L.D. Zhiteneva, E.V. Makarov, O.A. Rudnitskaya and N.E. Boiko - Rostov-on-Don: "Media-polis", 2008. - 238 pp.

For the first time in native literature there have been summarized materials on the main law of animate nature, i.e. production of a fully vital progeny by a species; morpho-physiological changes induced by environmental factors have been also considered. The book describes how these changes have been developing in the course of evolutionary processes, how natural selection has rejected some species as defected.

We have analyzed such fishes as cyclostomes, chordates, ganoid chordates, teleosts.

Bright examples of the development of invertebrates are presented and compared.

The problem of life origin on the Earth is touched upon. The role of sturgeons is considered in the building of evolutionary tree, and attempts are made to explain the longevity of these fish species.

Hybridization and rearing in aquaculture are also elucidated.

The book is intended for biologists, in particular, students and post-graduates who study laws of the organic world. Some parts of the book will evoke interest in readers keen on the life in oceans; the book may be also of interest to ecologists, geographers and paleontologists.

ISBN 978-5-9900692-9-9

**Federal State Unitary Enterprise
Research Institute of the Azov Sea Fishery Problems**

© FGUP "Azniirkh"

© L.D. Zhiteneva

© E.V. Makarov

© O.A. Rudnitskaya

© N.E. Boiko

СОДЕРЖАНИЕ

	стр.
ВВЕДЕНИЕ.....	6
ГЛАВА 1. МИРОВОЙ ОКЕАН.....	9
ГЛАВА 2. РАЗВИТИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА.....	16
ГЛАВА 3. ПРОДВИЖЕНИЕ ПО ЖИЗНИ.....	
<i>Осморегуляция</i>	22
<i>Локомоторные структуры и функции</i>	30
<i>Анализаторы</i>	41
<i>Морфология головного мозга рыб в связи</i> <i>со зрением</i>	55
<i>Фосфоресцирование</i>	77
.....	80
ГЛАВА 4. ЗАБОТА О ПОТОМСТВЕ.....	86
<i>Пищевые анализаторы</i>	121
<i>Пигменты рыб</i>	127
<i>Секреторный аппарат кожных покровов рыб</i>	133
ГЛАВА 5. РАЗВИТИЕ, СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ГОЛОВНОГО МОЗГА У РЫБ.....	147
<i>Спинной мозг</i>	147
<i>Продолговатый мозг</i>	149
<i>Мозжечек</i>	155
<i>Средний мозг</i>	162
<i>Промежуточный мозг</i>	164
<i>Передний мозг</i>	168
<i>Регенерация</i>	173
ГЛАВА 6. ЭНДОКРИННЫЕ МЕХАНИЗМЫ.....	179
<i>Гормоны и размножение</i>	187
ГЛАВА 7. ИНТЕГРАЦИЯ РАЗЛИЧНЫХ СИСТЕМ И ОРГАНОВ У РЫБ.....	201
ГЛАВА 8. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НАУЧНЫХ ДОСТИЖЕНИЙ.....	204
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	211
СЛОВАРЬ СПЕЦИАЛЬНОЙ ТЕРМИНОЛОГИИ.....	219
ЛИТЕРАТУРА.....	228

ВВЕДЕНИЕ

В недалеком прошлом В.И. Вернадский (1991) один из своих трудов назвал «Научная мысль как планетное явление». Но сейчас мысль человека (в том числе и самого В.И. Вернадского) ушла так далеко, что совершенной реальностью научную мысль можно считать космическим явлением. Человек не только мыслями ушел в Космос, но, периодически отрываясь от нашей Планеты, сам уходит туда.

Вечность Мира и его Бесконечность всегда волновали мысли людей, но рождение нашей Планеты и заселение ее для нас – землян - не просто рассуждения. Пришла ли жизнь на Землю из космоса или весь процесс ее зарождения происходил непосредственно на нашей Планете, по мнению Ю.Н. Куражковского (2001) ответить на этот вопрос пока невозможно. Но существуют попытки раскрыть закономерности, согласно которым шло развитие на Земле всего живого. Важно найти их для рационального использования Природы человеком.

Ясно пока одно, что **ОСНОВНОЙ ЗАКОН ЖИВОЙ ПРИРОДЫ – ОСТАВИТЬ ПОСЛЕ СЕБЯ ПОЛНОЦЕННОЕ ЖИЗНЕСТОЙКОЕ ПОТОМСТВО, СПОСОБНОЕ К НОВОМУ ВОСПРОИЗВОДСТВУ.** Все жизненные силы, все «службы» организма подчинены реализации этого закона. Заложенная на генном (хромосомном) уровне установка осуществляется посредством обмена веществ с использованием множества физиологических процессов. Последние, в свою очередь, очень четко реагируют на возникающие изменения, которые постоянно происходят в окружающей среде, подчиняясь ряду экологических законов (Куражковский, 1988).

Целесообразные изменения в организме под влиянием воздействия среды закрепляются эволюционным путем, следуя по своим (дарвиновским) законам. Все непригодное

«выбраковывается» и навсегда выпадает из древа эволюции. Иными словами – вымирает. А бесконечные «кадры» картины развития живой природы, вновь и вновь формируясь и прокручиваясь, идут через миллиарды лет.

Мнение ученых едино в том, что жизнь зародилась в воде. Первичные древние водоемы, как мы себе представляем, были слабосоленые, почти пресноводные. Но насыщение больших водных пространств грунтовыми подземными водами, содержащими ионы различных элементов, а также испарения с огромной океанической поверхности способствовали осолонению морских акваторий. Этому же содействовали извержения глубоководных гейзеров и вулканов. Так, видимо, рождались моря и океаны, в которые постоянно несли свои пресные воды реки и выливались обильные дожди. Все эти процессы за несколько миллиардов лет в значительной степени сбалансировались.

Сегодняшнее соотношение океанов и рек не в пользу пресной воды. В наше время более 2/3 (71 %) поверхности Земли покрыто океанической водой; количество пресной озерной и речной - менее 1 % (Шмит-Ниельсен, 1982), но существует мнение ряда ученых, что многие организмы, в том числе рыбы, рождены в пресных водоемах.

О пресноводном происхождении рыб свидетельствуют следующие факты: кровь всех современных костистых рыб очень разбавлена, низкая концентрация солей и у хрящевых рыб. Их почки состоят из клубочков, приспособленных к выделению гипоосмотической мочи. Однако древняя кистеперая рыба – латимерия – почти изоосмотична морской воде.

Очевидно, костистые и хрящевые рыбы мигрировали из пресных водоемов в морские во время мелового периода (Проссер, 1979). По его мнению, современные костистые

рыбы вновь заселили пресные воды, тогда как костные ганоиды на протяжении всей истории позвоночных постоянно жили в пресной. Некоторые морские рыбы и теперь еще зависят от пресной воды. Анадромные возвращаются для размножения в пресную, а катадромные размножаются в океане, но созревают в пресной воде. Такие рыбы, как лещ и судак, встречаются в устьях рек и в пресных и солоноватых водах – как молодь, так и взрослые формы. Известны виды рыб, у которых в пресную воду мигрирует только молодь.

Основными объектами своих исследований авторы избрали рыб с привлечением других групп животных разных уровней организации.

ГЛАВА 1. МИРОВОЙ ОКЕАН

«Неизвестно, кто первый открыл воду.
Ну, уж, наверняка это сделали не рыбы».

Братья Стругацкие

«Вода! У тебя нет ни вкуса, ни цвета,
ни запаха, тебя невозможно описать,
тобой наслаждаются, не ведая, что ты такое.
Нельзя сказать, что ты необходима для жизни.

Ты сама жизнь ...!

Ты самое большое богатство в мире!».

Антуан де Сент-Экзюпери

Давно известно, что вода обладает очищающими, омолаживающими и прочими целебными свойствами.

Обсуждение вопроса появления воды на Земле продолжается и поныне. Формирование Мирового Океана сложно и многогранно. Идет оно и в настоящее время.

По определению ученых возраст Земли – 4-5 млрд лет. Когда Земля начала остывать и затвердевать, ее атмосфера переполнилась парами воды. Охлаждение продолжалось, пар сгущался и дожди, равных которым по силе не было ни до, ни после, хлынули на землю. Одни считали, что это длилось столетия, заполняя бассейны океанов, другие предполагают, что океаны и воздушная оболочка Земли постепенно выходили из недр планеты на протяжении всей ее истории. Большинство ученых сходятся на том, что первое подобие Океана образовалось, когда Земля охладилась настолько, что водяные пары сгустились и пролились дождем. Сколько воды было в этих ранних океанах, и насколько она была соленой – никто не знает. Однако можно с достаточной уверенностью считать, что океаны непрерывно пополняются и теперь. Принято думать, что океаны достигли своего современного уровня более 600 млн лет назад, а в результате последующего роста их объем

увеличился очень мало (Кроми, 1971).

В наши дни водоемы Норвегии (особенно Южной) страдают от кислой реакции дождевой воды. И начало это происходить, видимо, очень давно, задолго до антропогенного воздействия на регион.

А дело в том, что во многих частях Южной Норвегии подстилающая порода состоит из гранита, очень устойчивого против выветривания. По этой причине вода здесь в реках и озерах чрезвычайно мягкая и практически не содержит минеральных веществ, которые нейтрализовали бы кислоты.

В озерах Южной Норвегии рыба особенно сильно гибнет весной, во время снеготаяния, когда с потоками талой воды практически в незабуференную воду устремляется волна кислоты. В результате численность лососей в южных участках страны падает. И особенно страдает кумжа, которая в этой зоне практически пропала (Leivestad, Muniz, 1976).

Кислая реакция природной дождевой воды обусловлена тем, что в ней растворяется атмосферная двуокись углерода, а pH в таких случаях достигает приблизительно 5,6. На северо-востоке США pH дождевой воды часто бывает ниже, - всего лишь 4,0. Это связано с тем, что сернистый газ и закись азота, выделяющиеся при сгорании ископаемого топлива, образуют сильные кислоты, которые снижают pH осадков (Galloway, Likens, Edgerton, 1976).

В прибрежных районах встречаются солоноватые воды, где морская вода смешивается с пресной. Устья крупных рек своей пресной водой разбавляют океаническую на большом расстоянии. В случаях сильных приливов соленая вода заходит далеко в реку.

В большом замкнутом водоеме, как например Бал-

тийское море, соленость его у западных берегов Швеции составляет около 3 ‰. В направлении к северной части соленость постепенно падает до 0,5 ‰ и даже ниже. В этом большом районе географический градиент солености относительно устойчив.

Существует почти незаметный переход от солоноватой воды к пресной. Первая имеет большое биологическое значение. С одной стороны - это барьер для распространения многих морских животных, с другой - пресноводных. Образуется как бы переход между морской и пресноводной средами обитания.

В Средиземном море содержание солей доходит до 4 ‰. Сильное испарение не компенсируется притоком пресной воды из рек. Ее для этого оказывается недостаточно.

Мертвое море в Израиле очень насыщено солями. В нем преобладают ионы магния и хлора, а сернокислый кальций кристаллизуется. Вода этого моря настолько насыщена солями, что в нем нет ни высших животных, ни растений. Выживают только микроорганизмы.

Вода внутреннего водоема - Большого соленого озера в штате Юта - настолько насыщена солями хлористого натрия, что он кристаллизовался на берегах водоема. Здесь не живет никакая рыба, но процветает рачок *Artemia*.

Залив восточного Каспия Кара-Богаз-Гол связан с морем узким проливом, длиной около 11 км. Площадь залива 12 тыс. км², максимальная глубина - 3,5 м. Уровень воды в заливе на 4,5 м ниже уровня Каспийского моря, что вызывает постоянный приток ее по этой своеобразной «морской реке». Вокруг залива пустыня. Это вызывает большое испарение с его поверхности и определяет высокую соленость вод - 280-305 ‰. Образованный природой «естественный испаритель» превра-

щает воду залива в рапу, которая волнами выбрасывается на берег. Из нее добывают глауберову соль (мирабилит). Являясь важным химическим сырьем, она используется в производстве и заготавливается здесь тысячами тонн.

Еще более замечательный и своеобразный водоем - река Ростовской области Маныч, о которой уже в 1940 году писал А.Ф. Самохин. Маныч начинается на невысоком водоразделе с Калаусом (высотой около 25 м над уровнем Черного моря) небольшим ручейком и направляется на запад, впадая в восточную часть Большого Манычского озера (лиман Гудило), состоящую из отдельных мелких плесов, соединенных между собою сплошным зеркалом лишь в период высокого стояния уровня воды.

Об озере Гудило (длина около 125 км и ширина от 1 до 10 км) среди местного населения ходит много легенд. Говорят, что озеро иногда гудит каким-то особенно гудящим, таинственным шумом, откуда и взялось название озера - «Гудило». На самом же деле звуки производятся шумом волн этого огромного водоема, сливающимся с глухим воем ветра в оврагах и углублениях северного берега. В засушливые годы при длительных, сильных ветрах небольшое количество воды перегоняется из одного конца озера в другой, в зависимости от интенсивности ветра и смены его направлений. Передвижение воды может происходить довольно быстро. Сухой участок за несколько минут покрывается водой, достигая значительной глубины. Точно так же, при смене ветра, обсыхает пространство, занятое водой. Это естественное явление, связанное со сгонно-нагонными ветрами. Оно и послужило основанием легенд об исчезновении и появлении воды в озере через «пучины» из Каспийского моря. Следует иметь в виду, что постоянного течения в озере нет, а передвижение водных масс свя-

зано исключительно с воздействием ветров.

Сравнительно узкая ложбина, на которой расположено озеро Гудило, является остатком того морского пролива, который в предшествующие геологические эпохи служил соединением Понтического моря, бывшего на месте нынешних Азовского и Черного морей, с Арало-Каспийским при более высоком уровне стояния вод. Поэтому вода озера Гудило настолько минерализована, что ее соленость иногда превышает соленость Мирового Океана. Это вполне естественно, если учесть небольшие глубины озера, пересыхающего под влиянием усиленного испарения летом и осенью, и поэтому значительно повышающего концентрацию своих солей. В силу этого вода превращается в насыщенный солевой раствор (рапу). При сильном пересыхании поверхность дна обсыхающей части озера иногда, как снегом, покрывается белой коркой самосадочной соли, поэтому у берегов, несмотря на мелководье, нет никакой растительности. Некоторое оживление придают имеющиеся здесь в небольшом количестве неприхотливые колючие кустарники солянок. Дно озера сложено плотными соленосными глинами и сверху прикрыто тонким слоем черного полужидкого ила. Обсохшая часть дна представляет весьма выглаженную поверхность, обычно растрескавшуюся на правильные многогранные участки и покрытую характерными круглыми пятнами солончаков и солонцов. Выделившиеся кристаллики соли, блестя и переливаясь на солнце, создают иллюзию движения воды там, где ее совершенно нет. Это производит большой эффект. Проехав по сухому дну озера, оглянувшись назад, можно увидеть пройденную часть пути как будто затопленной, и кажется, что вода стремится догнать путешественника. Точно так же впереди мерещится неис-

черпаемое море воды, особенно, когда поднимается испарение и делается невидимым противоположный берег. А.Ф. Самохин писал, что издалека начинаешь намечать место, где можно выехать на берег, чтобы не попасть в воду, но, подъехав ближе, убеждаешься, что и здесь такое же сухое дно, а сверкающие кристаллики соли создают лишь иллюзию водной поверхности.

По обе стороны от озера Гудило имеется еще ряд озер.

Вода западного Маныча, находясь под влиянием подпора весенних вод Дона, значительно опресняется и рыба, которая в большом количестве устремляется на Манычские займища, поднимается вверх по течению и часто заходит в лиман Гудило. Не успев попасть сюда, она быстро погибает по мере того, как под влиянием испарения осолоняется вода лимана.

Постоянным обитателем озера Гудило является, как и в заливе Кара-Богаз-Гол, артемия. В процессе исследований её физиологических особенностей, позволяющих переносить соленость от низких показателей до величины, близкой к 300 ‰, стало очевидно, что артемия сохраняет постоянную соленость крови независимо от колебаний солености во внешней среде. Эта неизменная концентрация солей в крови рачка такая же, как у других жаброногов, живущих в обычной пресной воде. Данный факт не является случайностью. Он свидетельствует о пресноводном происхождении артемии и о вторичной её адаптации к существованию в осолоненных водоемах. Забегая вперед, хочется сказать, что независимость солености крови артемии от солености внешней среды связана со способностью рачка выводить из организма поступающие в него соли, причем при жизни в разном количестве, в разных концентрациях. Благодаря этому концентрация солей в крови артемии

почти во всех заселенных им водоемах оказывается ниже, чем в окружающей среде. Таких совершенных способностей к регуляции солености крови не известно у других беспозвоночных.

Все эти примеры трансформации и превращения с давних времен происходили и происходят до сих пор на нашей Планете. Но как же все-таки родилась жизнь на Земле?

ГЛАВА 2. РАЗВИТИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Насчет развития, а вернее, возникновения жизни на Земле, существуют различные теории. Но, как писал В. Кромби (1971): «...лучший путь в этом направлении проложен русским биохимиком А.И. Опариным в 1924 году». Как и большинство современных ученых, А.И. Опарин считал, что колыбелью жизни был океан, в котором содержалось какое-то количество простых химических веществ. Теплая вода для них была устойчивой средой. В ней они оставались, не изменяясь, в течение очень долгого времени. Постоянное «волнение» океана приводило неживые химические вещества в соприкосновение друг с другом, тогда они соединялись, вступая в реакции. Миллиарды возможных комбинаций происходили на протяжении миллиардов лет. Такие условия, преобладавшие на молодой Земле, были естественными и неизбежными для зарождения жизни.

Первые простые элементы попадали, по его мнению, на Землю из первоначального межзвездного облака. В числе их углерод (входящий в состав всех живых организмов) и водород, составляющий девять десятых материи во Вселенной. Очевидно эти элементы присутствовали и в первичной земной атмосфере. Углерод, являясь наиболее активным среди химических элементов, обладает поразительной способностью соединяться с другими элементами. По представлению Опарина, облака углерода сгущались, образуя при этом капли или твердые частицы. Выпадая, они соединялись с тяжелыми металлами Земли (железом, образующим карбиды). Водород и перегретый пар, наполнявшие в то время атмосферу, вступали в реакцию с карбидами, образуя новые соединения - углеводороды - простейшие типы органических соединений. Последние в настоящее время встречаются только в живых

организмах или вырабатываемых ими продуктах, а потому и называются органическими.

Углеводороды, несмотря на свою простоту по химической структуре, способны образовывать множество разнообразнейших химических соединений. Они могли вступать в реакцию с парами воды и другими газами, давая соединения азота и кислорода. Земля продолжала охлаждаться. Потоки дождей вымывали химические вещества из атмосферы и изливали их в океан. Углерод, водород, азот и кислород составляют 99 % всей живой материи, так что в самый момент образования ее океан уже содержал все эти соединения.

Взаимодействие в океане между этими органическими веществами не прекращалось. Образовавшиеся соединения вступали в реакцию с химическими веществами, смываемыми дождями с суши. Предполагается, что вулканы давали тепло и карбиды, ультрафиолетовая реакция и высокая радиоактивность Земли давали энергию. Эти условия способствовали преобразованию простых соединений в более сложные. Возникли молекулы, дающие веществу химическую индивидуальность. А некоторые соединения водорода, кислорода, азота и углерода, как выразился А.И. Опарин, были «чреватые огромными химическими возможностями».

Дальнейшие взаимодействия элементов создали аминокислоты, играющие очень большую роль в жизни будущих организмов. Аминокислоты, это те соединения, из которых формируется белок - основной материал, построивший все живые существа. Второй важнейший биологически активный материал, имеющий универсальное распространение в живой природе, - нуклеиновые кислоты. Эти мельчайшие и простейшие молекулы способны к воспроизводству. В первородном океане возникшая одна или несколько таких молекул при идеальных

условиях должны были за короткое время воспроизвести миллиарды себе подобных.

Молекулярные группы окружали себя пленкой, состоящей из молекул воды. Эти группы, лучше защищенные, более устойчивые, чем остальные, способные накапливать запасы «пищи» в своих водных оболочках, стали, видимо, первыми клетками. Имея явное преимущество перед «обнаженными» молекулами, они вскоре завоевали океан. Такова, по представлению А.И. Опарина, схема начала развития органического мира. Он предположил, что как только молекулы образовали коллоидные комплексы, последние начали конкурировать друг с другом. Многие молекулярные группы, известные и сейчас, отличаются сильной тягой к воде, komponуясь под пленкой, состоящей из молекул воды.

Эти клетки были способны поглощать органическое вещество в виде мелких молекул сахара, аминокислот, и др. через свои оболочки, вступая с ними в химические реакции. При этом освобождавшаяся энергия служила для поддержания существования и добавляла органическое вещество к своему объему. Увеличивался размер и вес клетки, поэтому она росла.

Скорость роста клетки зависела от молекул, находящихся внутри, и от их расположения. Те клетки, которые лучше были вооружены химически, продолжали расти и перестраиваться; менее приспособленные утрачивали свою часть органического вещества в пользу первых. Рост клеток не был беспредельным. В результате они достигали величины, которая приводила к неустойчивости: слишком много накапливалось материала под оболочкой, через которую они питались. Кончалось тем, что большая клетка распадалась на две меньшие, положив начало делению клеток.

Такой метод размножения наблюдается у одноклеточных, живущих в океане и в наше время. Уже тогда дочерние клетки наследовали активные химические вещества и структуру материнской клетки. Благодаря более удобному размеру, новые клетки были особенно хорошо адаптированы и росли быстрее, пополняя появившуюся популяцию.

В результате улучшалось качество и увеличивалось количество образованного в океане материала, зато количество органической пищи уменьшалось. Ее недостаток должен был привести к борьбе за существование и к выживанию наиболее приспособленных структур.

Тем клеткам, которые выживали, приходилось интенсивнее добывать и усваивать пищу. Любое неблагоприятное изменение или мутация – и клетка растворялась, а ее части включала в себя другая, которая была лучше организована и адаптирована. Выживали, очевидно, те примитивные одноклеточные организмы, внутренняя организация которых позволяла им поддерживать равновесие между ростом и разложением. Органическое вещество непрерывно поглощалось из разведенного океанического бульона и тотчас же использовалось для восстановления утраченного. Эта динамическая стабильность, как высказался В. Кромби (1972), называется жизнью.

По мнению Ю.Н. Куражковского 4 млрд лет назад родились первые примитивные организмы (прокариоты). Они освоили наземные водоемы и, очевидно, когда-то обитали преимущественно в их поверхностных слоях. Появление прокариотов дало начало всему разнообразию форм развивающегося органического мира.

Самые примитивные организмы по составу были близки к самой среде, в которой они существовали. Их можно рассматривать как водный раствор, заключенный в оболочку (Шмит-

Ниельсен, 1982), ставшую поверхностью тела. Вместе с тем, перед этими организмами «возникла задача», как поддержать концентрацию растворенных веществ в теле? Ведь она всегда отличается от концентраций во внешней среде. В противном случае организм бы растворился, и оболочка потеряла свое значение.

Разница концентраций стремится выровняться, но это нарушает постоянство внутренней среды. Организм пытается свести к минимуму возникающие трудности либо путем уменьшения градиентов, либо проницаемости (сохранить гомеостаз). Однако всегда идет некоторая диффузная утечка и постоянство внутренней среды не может сохраниться, если организм сам не создает противоток, в точности равный утечке. Такой противоток требует затраты энергии.

В морской и пресной среде задачи поддержания постоянных концентраций воды и растворенных в ней веществ решаются живыми существами по-разному.

Возвращаясь к рачку-артемии и, используя его как пример особых интересных отношений, сложившихся между организмом и средой, необходимо сказать, что это примитивно-сложное животное может в какой-то мере служить свидетельством того, как Природа, предъявляющая свои условия, за многие миллиарды лет отшлифовала модель, вписавшуюся в эти требования.

Анализаторы артемии (антеннулы и антенны) передают сигналы нервной системе, в состав которой входят специальные клетки, выделяющие гормоны – нейросекреты. По команде анализаторов гормоны попадают в гемолимфу, влияя на работу отдельных органов, в том числе на обмен веществ. Реагируя на сигнал секрета, включается в работу осмотический механизм, сохраняя в крови постоянную концентрацию

солей. Иными словами, поддерживается гомеостаз.

Бывают случаи, когда концентрация солей в среде выходит за пределы возможностей адаптации рачка (верхний солевой предел жизни артемии - около 300 ‰). Так, после падения уровня Каспия соленость Кара-Богаз-Гола еще больше повысилась. Живые рачки исчезли. Но на поверхности залива плавает теперь масса яиц, которые при такой высокой солености не развиваются, сохраняя свою «всхожесть». Они отличаются высокой устойчивостью к неблагоприятным условиям среды. Такие жизнеспособные яйца разносятся ветром на большие расстояния, обеспечивая, тем самым, воспроизводство полноценного потомства. Яйца эти имеют красноватый цвет и их такое множество, что при приближении к заливу он кажется красноватым.

Большая адаптивность рачка к высоким концентрациям солей еще не говорит о том, что он обитает в любом и каждом водоеме. В процессе эволюции у него выработаны такие приспособления к жизни в крайних, неблагоприятных для других животных, условиях, избегая тем самым столкновения с более высокоорганизованными существами. И при том, что условия обитания артемии очень разнообразны.

ГЛАВА 3. ПРОДВИЖЕНИЕ ПО ЖИЗНИ

Основными объектами исследования, как указывалось выше, авторы избрали рыб, а именно: три их основные ветви. Особый интерес представляют хрящевые (акулы и скаты), хрящевые ганоиды (осетровые) и все костистые, отличающиеся своей многочисленностью видов и многообразием. Зародившиеся в пресной воде, просуществовавшие до наших дней, широко освоившие Мировой океан (как пресные, так и морские воды) – все они представляют особый биологический интерес.

Но предварительно, на скромном примере артемии, мы попытались проследить, каким путем рачку удалось вжиться в экстремальные условия среды, оставшиеся недоступными для абсолютного большинства беспозвоночных.

Из геологической истории Земли известно, что эти животные уже 570 млн лет назад царствовали в водах Мирового океана. Они господствовали здесь весь кембрийский период, который длился 70 млн лет. К этому времени в морях уже были гастроподы, радиолярии, губки, кишечнополостные, присутствовали брюхоногие моллюски, появились двустворчатые моллюски и очень примитивные головоногие. Заметную роль продолжали играть еще более древние трилобиты. К концу кембрия были представлены почти все типы водных беспозвоночных.

В перекрывающем кембрийский период ордовике (500 млн лет назад; длительность – 60 млн лет) по-прежнему жили почти все типы и большинство классов морских беспозвоночных, а также представители пресных и солоноватых вод. Но тогда же, в ордовике, появились бесчелюстные рыбообразные – первые позвоночные.

Палеонтологический материал дает исследователям ин-

формацию о существовании в далеком прошлом (сотни миллионов лет назад) тех или иных групп рыб (Лебедев, 1960). Возникли эти формы в силуре, времени, отдаленном от нас на 410 млн лет. Первую вспышку формообразования рыбы дали в девоне (Никольский, 1971). Широко охватив воды Мирового океана, рыбы господствовали здесь до 60 млн лет. Но большинство форм, возникших в силуре и девоне, вымирают в каменноугольном периоде (рис. 1).

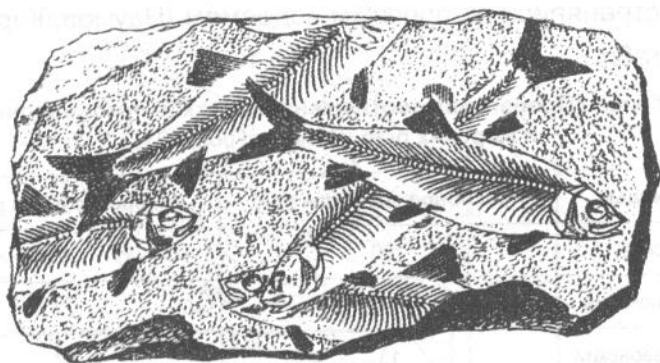


Рис. 1. Отпечаток древних вымерших рыб в куске горной породы

Некоторые группы рыб наиболее древних круглоротых, будучи пресноводными существами, исчезают уже к среднему девону. Обитали они в пресных и приустьевых участках, а переход к морскому образу жизни у некоторых из них вторичный (Никольский, 1971). Миног в ископаемом состоянии нет.

Полностью исчезли панцирные рыбы, хотя в эти далекие периоды они были преобладающими группами среди прочих водных позвоночных (челюстноротые впервые были обнаружены в нижнесилурийских отложениях).

Акулы и скаты (хрящевые) появляются в среднем девоне и сохраняются до настоящего времени. Некоторые представители были обитателями пресных вод. И сейчас известны виды (акула - рыба-пила), которые входят в пресную воду и постоян-

но живут в реке. Все акулы, начиная с триаса, за исключением отдельных видов, переходят к жизни в морской воде. Но некоторые из них, приспособившиеся к пресноводным водоемам с каменноугольного периода, и по сей день живут в пресной воде (рис. 2).

Таким образом, возникновение рыб шло в пресноводных водоемах, и лишь позднее разные их группы, независимо друг от друга и многократно, проникали в моря, а некоторые вновь распространялись по пресным водоемам (Наумов, Карташев, 1979) (табл.).

Таблица - Процентное соотношение остатков пресноводных и морских рыб (Ромер и Гров, 1935)

Периоды	Пресноводные виды рыб	Морские виды рыб
Силурийский	100	0
Нижнедевонский	77	23
Среднедевонский	13	87
Верхнедевонский	29	71

Эти авторы совершенно справедливо обращают внимание на тот факт, что плохая сохранность и малочисленность ископаемых остатков рыб не позволяет проследить точный путь возникновения отдельных групп. Этот анализ затруднен и тем, что эволюция рыб (400-450 млн лет) протекала сложным путем. Возникали многочисленные промежуточные группы, часть которых впоследствии вымерла. Нередко эволюция шла конвергентным путем, приспособляясь к жизни в сходных местообитаниях, а далеко отстоящие друг от друга группы вырабатывали похожие приспособления. В результате, их морфологические особенности и другие признаки, вторично сближались (рис. 3).

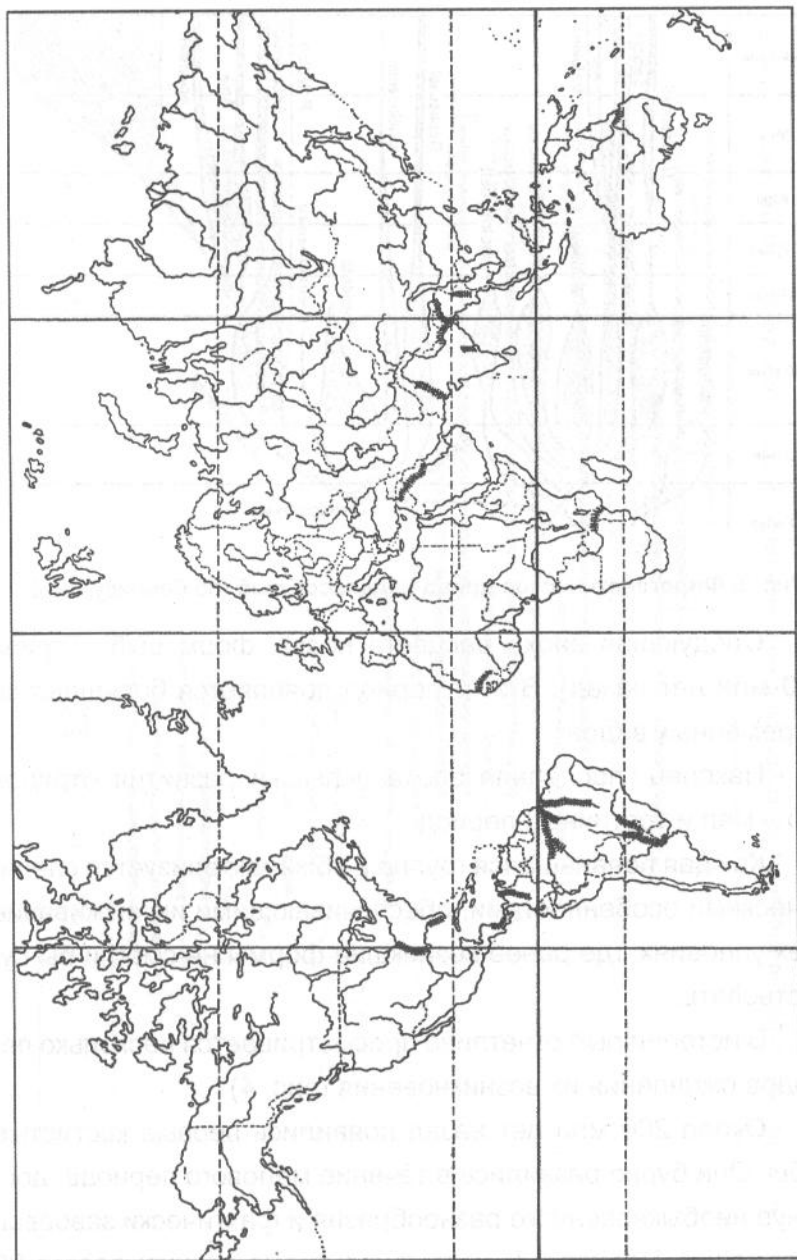


Рис. 2. Распространение акул и скатов в пресных водах земного шара (по Шейрингу, 1929)

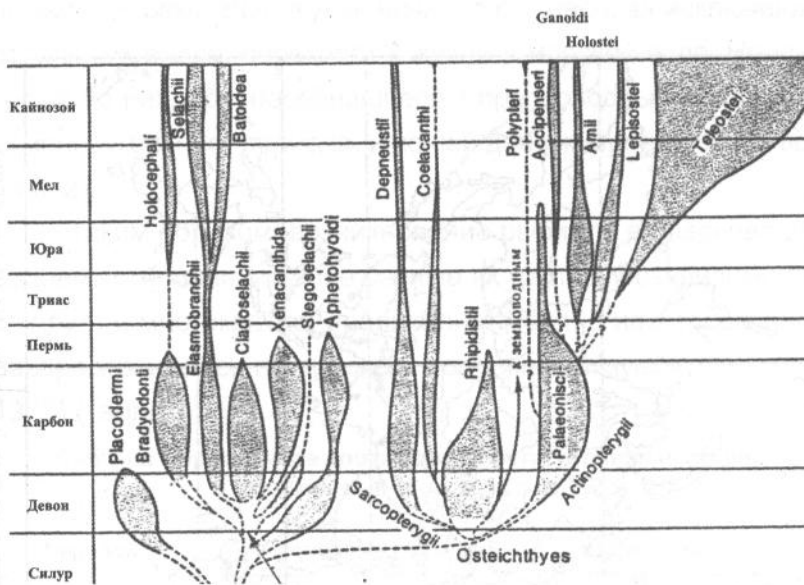


Рис. 3. Филогенетическое древо надкласса рыб (по Ромейру, 1946)

Следующая эпоха расцвета новых форм рыб – триас (230 млн лет назад). В этот период появляется большинство современных видов.

Наконец, последняя эпоха вспышки развития отрядов рыб – мел и третичный период.

Каждая появившаяся группа рыб характеризуется специфическими особенностями, обеспечивающими им выживание в тех условиях, где ранее возникшие формы не смогли бы существовать.

В истории рыб отчетливо просматривается несколько периодов оживления их возникновения (рис. 4).

Около 200 млн лет назад появились первые костистые рыбы. Они бурно развились в течение мелового периода, достигнув необыкновенного разнообразия и фактически завоевав воды нашей Планеты. В настоящее время насчитывается 20 тыс. видов рыб. Всего же известно около 25 тыс. видов.

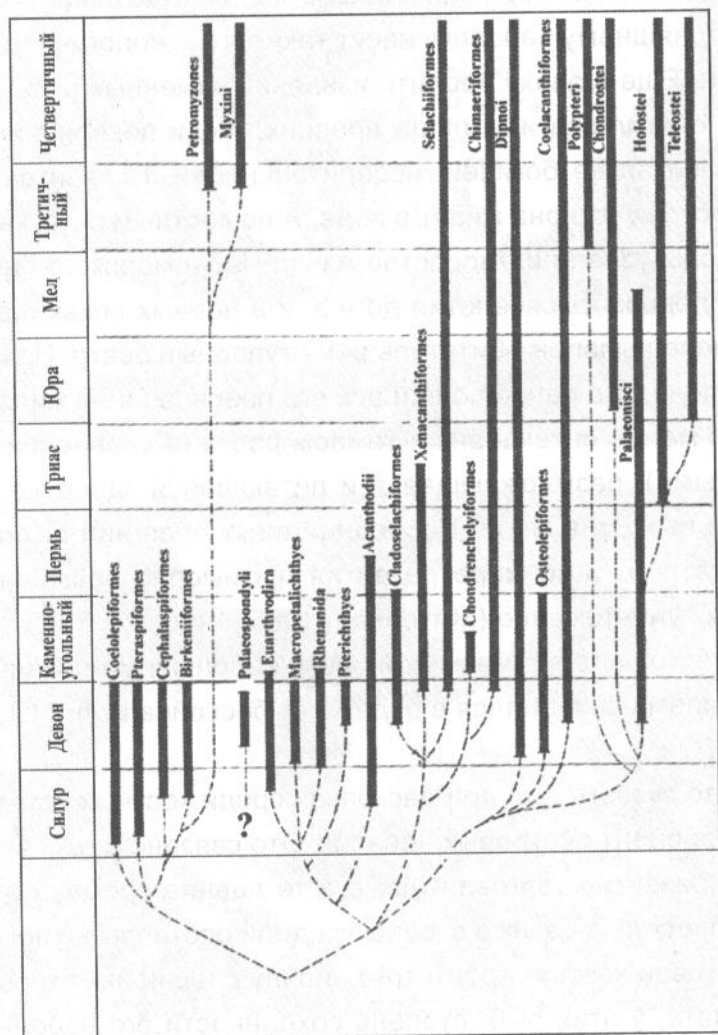


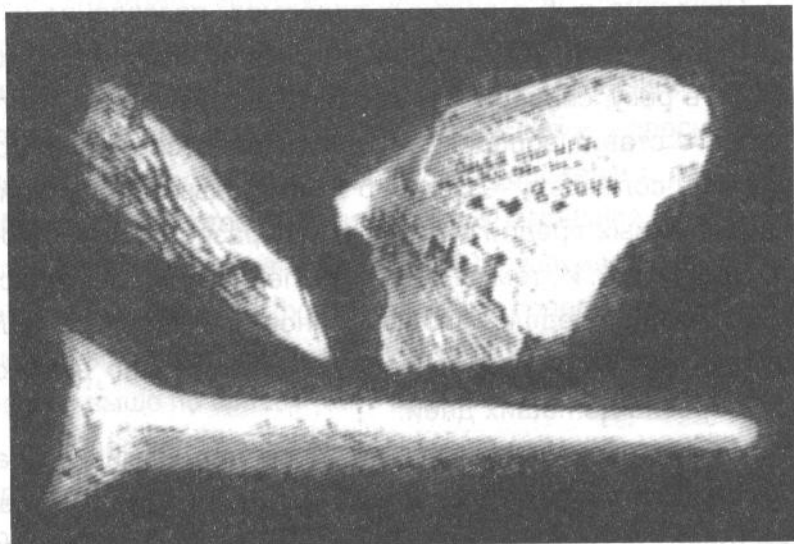
Рис. 4. Распределение главнейших групп рыб во времени и их предполагаемые генетические связи (по Никольскому, 1971)

Из данных палеонтологии, расшифровывающих нам в значительной мере историю формирования пресноводной и морской ихтиофауны, которая в общих чертах завершилась в третичный период, большое количество информации сегодняшнему человеку несут также и археологические раскопки. Еще в эпоху неолита изваяния каменных рыб украшали святилища и жилища древних. Люди поклонялись рыбе, почитая ее богиней, исцелительницей и спасительницей, потому что она живет в воде. А по костным остаткам рыб авторы узнали ихтиосостав Азово-Черноморского бассейна в первом тысячелетии до н.э. и в первых веках н.э., в том числе выявлен обитатель рек - туводный осетр. Нами установлено, что ранее появилась его пресноводная жилая форма с менее интенсивным темпом роста (в сравнении с проходными), размножающаяся и питающаяся здесь же в реках не выходя в море. Последний факт облегчил вылов таких осетров, и по мере развития промысла произошло полное их уничтожение (Житенева, 1965; 1968).

В настоящее время жилой осетр небольшими локальными стадами сохранился в ряде мест бассейна Волги (Лукин, 1947).

Надо сказать, что при раскопках среди костных остатков рыб процент осетровых невелик. Это связано с тем, что по мере развития торговли (даже в те давние времена), в первую очередь в разные страны уходили осетровые, унося с собой «свои кости». Кроме того, в силу специфики строения скелета, у этих рыб, степень сохранности его небольшая (рис. 5).

а



б

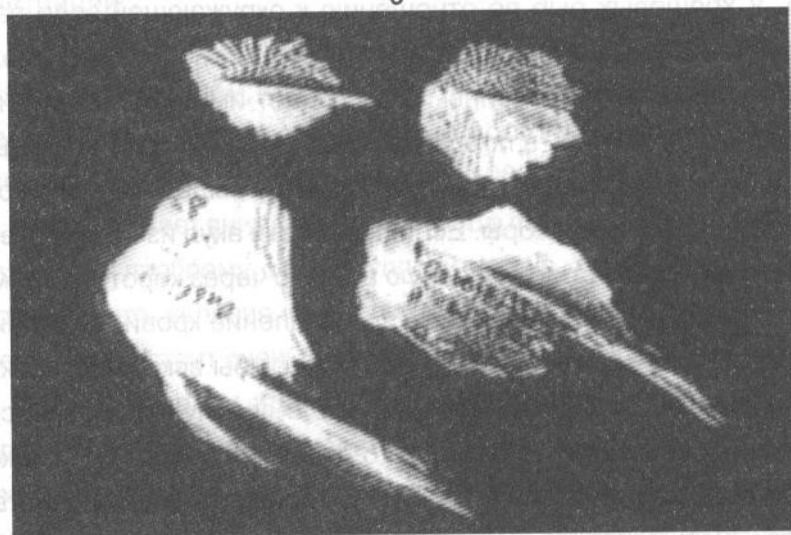


Рис. 5. Костные остатки осетровых
а – белуга (VII – VI в.в. до н.э. – III в. н.э),
б – севрюга (VII-VI в.в. до н.э. – III в. н.э)

Осморегуляция

Обитание рыб в пресных водоемах, расселение их в морях, вторичное возвращение в реки и, наконец, заход из моря в реку, способность здесь задерживаться и постоянно жить ставит вопрос: как преодолевается организмом различная соленость – это одно из «трудных требований», предъявляемых средой. Очень своеобразно проблема решается акулами. И, тем не менее, не перестаем удивляться, что за свое прошедшее эволюционное время они осилили солевые препятствия и сохранили относительно высокое многообразие до наших дней.

У акул весьма интересен осморегуляторный аппарат. Осмотическое давление полостных жидкостей обеспечивается не только за счет минеральных солей, но и за счет мочевины. У хрящевых рыб по отношению к окружающей воде развилась гипертония полостных жидкостей. Жабры у них плохо проницаемы для мочевины. Это создает им возможность накапливать мочевины в полостных жидкостях. У остальных рыб мочевины задерживают почки, и основное выделение ее у костистых идет через жабры. Если перенести акул из воды с океанической соленостью в пресную воду, то через короткое время у них резко снизится осмотическое давление крови. В течение первого часа оно падает на 24-25 %, и рыбы вскоре погибают. Те виды акул, которые переселились в пресную воду, для сохранения высокого осмотического давления полостных жидкостей вынуждены удалять из своего тела большое количество влаги. Осуществляется у них это в виде усиленного выделения мочи. По данным Г.В. Никольского (1971), количество мочи, выделяемой морскими и пресноводными хрящевыми рыбами (на 1 кг веса рыбы в день), составляет у морских 2,0-12,2 см³, у пресноводных - 250,0.

Интересен амазонский скат – обитатель пресных водоемов. Его можно встретить в осушительных каналах на расстоянии 4 тыс. км от океана. В морской воде он не выживает, даже если проходит долгий адаптационный период. Процент мочевины в его крови такой же низкий, как и у пресноводных костистых рыб. Четыре вида акул обнаружены в реке Перак в Малайзии. Постоянно они не живут в пресной воде, но регулярно заходят в нее из моря. Концентрация крови их ниже, чем у чисто морских форм. При этом содержание мочевины в крови в три раза ниже, чем у морских акул, хотя оно все же гораздо выше по сравнению с другими позвоночными.

Содержание мочевины в крови истинно морских акул в сто с лишним раз больше, чем у млекопитающих, и другие позвоночные не могли бы переносить таких высоких концентраций.

Таким образом, удерживание мочевины можно считать изящным решением трудной осмотической задачи. Оно позволяет сохранять низкую концентрацию солей организму, обитающему в море (Шмидт-Ниельсен, 1982).

Привлекает внимание тот факт, что латимерия (кистеперые) разрешает проблему осморегуляции так же, как и акулы, в чем можно видеть явление конвергенции (в филогенетическом отношении она отстоит очень далеко от пластинчатожаберных).

При изучении адаптации хрящевых и других групп рыб к различной солености среды (т.е. путей ее освоения), замечено, что морфологические структуры обладают большей устойчивостью, чем совершаемые ими функции, и являются основой эволюции, двигая в том или ином направлении физиологические процессы. Иначе, последние возникают и функционируют на морфологической основе. Другими словами, каждый морфологический фундамент должен иметь свою

функцию, без чего он мертв.

У костистых рыб процессы осморегуляции разрешаются по-своему. У морских представителей осмотическое давление жидкости тела ниже, чем у воды, в которой они живут. Из-за более высокой концентрации солей организм непрерывно теряет воду, главным образом через тонкие жаберные мембраны. Кроме того, вода выходит с мочой. Для возмещения этих потерь рыба пьет морскую воду. Содержащиеся в этой воде натрий и хлор всасываются в кишечнике, а выводятся через жабры путем активного транспорта. Магний и сульфаты выделяются через почки. Пресноводные костистые и морские хрящевые не пьют воды. Необходимая для них вода поступает не кишечным, а, главным образом, кожным путем.

Чтобы поддерживать стационарное осмотическое состояние в соленой воде, морские рыбы должны совершать работу. Маловероятно, чтобы весь жаберный эпителий участвовал в транспорте ионов. Скорее всего, этот процесс осуществляется особыми крупными клетками, получившими название хлоридных (солевых клеток).

Солевые клетки костистых рыб представляют собою особую субпопуляцию, локализованную в эктодермальном эпителии основания жабр. Последнее время подробно изучена их функциональная морфология, ультраструктура и ее изменения под влиянием меняющихся осмотических условий внешней среды. В многослойном эпителии основания жабр среди обычных эпителиальных клеток имеются крупные клетки с резко оксифильной цитоплазмой (первый тип) и клетки меньших размеров, цитоплазма которых окрашивается эозином в бледно-розовый цвет (второй тип). При перемещении рыб из пресной воды в морскую первые трое суток в два раза увеличивается количество оксифильных клеток обоих типов и дальше

продолжают нарастать в течение двух недель только клетки первого типа. К концу срока их в восемь раз больше, чем у особей, содержащихся в пресной воде. Клетки же второго типа к концу второй недели пребывания в морской воде исчезают совсем. При переселении рыб в пресную воду идет обратный процесс.

Таким образом, очевидно, что у костистых рыб у основания жабр располагается важная осморегулирующая система, способная к существенной гипертрофии при изменении ионного состава в тканевых жидкостях организма. Основным ее механизмом является увеличение количества солевых клеток за счет быстрого дозревания клеток второго типа. Интенсивность процессов пролиферации и дифференцировки на ранних сроках адаптации организма к морской воде оказывается выше, чем дозревание солевых клеток. Благодаря этому происходит увеличение количества и зрелых дифференцированных клеток (первый тип) и клеток, находящихся еще в процессе дифференцировки (второй тип). По мере увеличения числа зрелых солевых клеток происходит уменьшение концентрации ионов в тканевой жидкости. Одновременно снижается темп размножения предшественниц клеток второго типа – недифференцированных камбиальных (напоминающих «стволовые клетки» крови). В результате этого количество клеток второго типа постепенно уменьшается (рис. 6).

Итак, в этом случае мы имеем дело с резко выраженными адаптивными изменениями солевых клеток в ответ на повышение концентрации ионов в крови и на тканевом, и на клеточном уровнях организации осморегулирующей системы. Здесь имеют место увеличение количества солесекретирующих клеток и резкая гипертрофия энергетического аппарата и мембранных структур (Заварзин, 1976).

А



Б

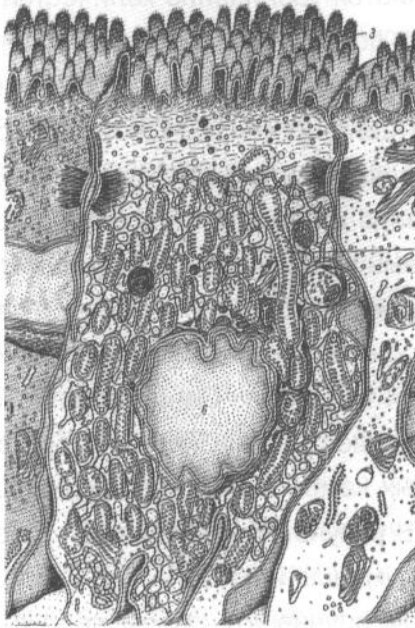


Рис. 6. Структура солевой клетки у костистых рыб

А – участок эпителия в основании жабр с солевыми клетками:

1 - солесекретирующие клетки, 2 - кровеносные капилляр.

Б – схема ультраструктурной организации солевой клетки.

Л.С. Краюшкина (1967) экспериментально изучала морфологию солевых клеток теляпии при анализе звригалинности на ранних этапах онтогенеза (рис. 7).

Адаптация к высоким концентрациям солей у тилляпии сопровождается увеличением размера самих солевых клеток без увеличения их числа. У тилляпии они расположены только вблизи респираторных пластинок и резервных клеток между ними нет. В солевых клетках тилляпий, которые находятся в пресной воде, ядро сферической формы расположено в центральной или базальной части. Мелкие митохондрии рассеяны по всей цитоплазме, в которой обнаруживаются иногда мелкие вакуоли.

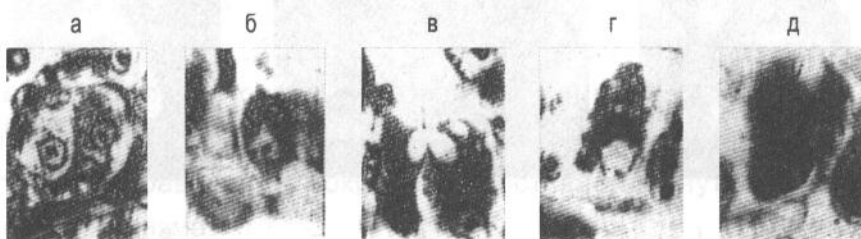


Рис. 7. Хлоридсекретирующие клетки тилляпии

а, б – клетки у основания респираторных пластинок в жабрах из пресной воды; в – клетки с вакуолями при солёности 35‰; г, д – клетки тилляпии, адаптированной к солёности 45‰; г – клетка с ядром и прилегающей к нему вакуолью; д – клетка с вакуолью в апикальной части клетки.

У тилляпии, адаптированной к солевой нагрузке, ядро, как правило, находится в базальной части клетки. Здесь много митохондрий, они крупнее, чем у особей из пресной воды. При солевой нагрузке, наряду с мелкими вакуолями, появляется крупная, расположенная в апикальной части клетки вакуоль, которая открывается наружу (выбрасывая излишки соли в окружающую среду).

Аналогичный эксперимент проведен Л.С. Краюшкиной (1967) и с молодью осетра. Ею выявлено, что осетровые на ранних этапах онтогенеза обладают уже в некоторой степени развитым механизмом осморегуляции, где солевые клетки играют значительную роль, участвуя в выведении

избытка солей (рис. 8).

Это дает основание полагать, что у осетровых на ранних этапах онтогенеза адаптация к солевым воздействиям связана со способностью поддерживать внутреннюю среду постоянной. Расширение степени эвригалинности в онтогенезе наблюдалось в опытах как с осетром, так и с тилляпией.

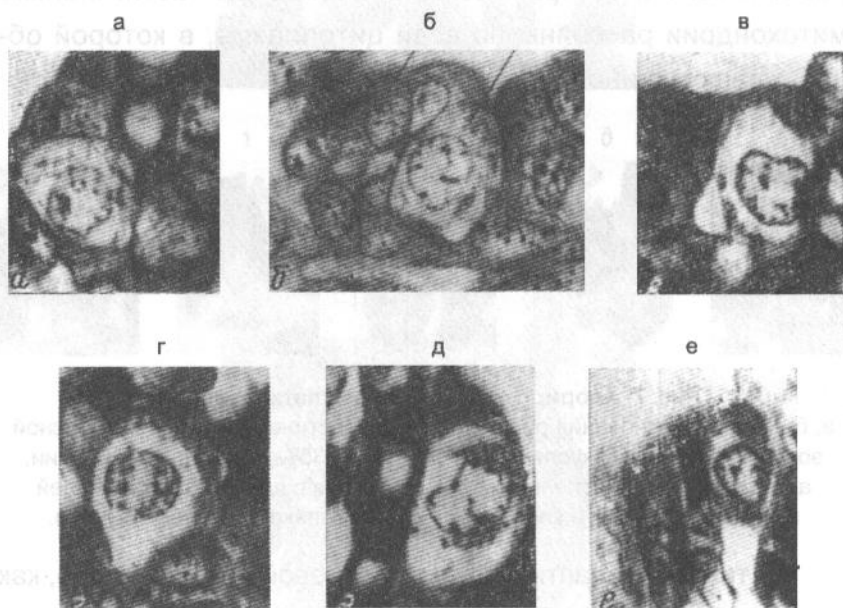


Рис. 8. Хлоридсекретирующие клетки осетра

а, б, в – клетки из пресной воды; г, д – клетки с митохондриями сферической формы, смещенными в апикальную часть при солевом воздействии 12,2 ‰; е – клетки в экскреторном состоянии у осетра, адаптированного к солености 12,2 ‰

Таким образом, на примере адаптации осетра и тилляпии к различным концентрациям солей был сделан вывод, что общая мощность экскреторного процесса при наличии черт сходства достигается различными путями: вовлечением в процесс выведения большого числа клеток у осетра и увеличением размеров самих солевых клеток без увели-

чения их количества у тилапии. В результате, следует учитывать, что молодь осетра нуждается в предварительной адаптации при выпуске ее в море.

При резком переводе из пресной воды в воду со сравнительно высокими концентрациями солей организм осетров не реализует потенциальные возможности осморегуляторной системы. Очевидно, для повышения уровня экскреторного процесса требуется время, необходимое для развития структур, связанных с осуществлением осморегуляторной функции.

Несмотря на большие потенциальные возможности осморегуляторной системы у осетров, как и у других рыб, развиты специальные органы выделения (почки), функция которых направлена на сохранение постоянства внутренней среды организма.

У большинства костистых рыб почки состоят из нефронов с типичными для позвоночных свойствами. Пресноводные рыбы гипертоничны по отношению к среде, излишек воды, поступающей в организм, удаляется в форме гипотонической мочи.

У морских костистых рыб, которые испытывают дефицит воды (они гипертоничны по отношению к среде), образуется лишь небольшое количество мочи. Эти рыбы не могут вырабатывать концентрированную мочу, а излишек солей (как и у осетра) выводится жабрами. Чтобы избежать потери жидкости, они пьют морскую воду. Функция их почек состоит в выведении двухвалентных ионов – магния и сульфата, которые в ней содержатся.

Структура и функция почек у разных групп рыб в связи с эволюцией процесса осморегуляции устроены и проявляются по-разному. Но все они состоят из нефронов. Каждый из них начинается мальпигиевым тельцем, в которое входит небольшая

артерия – почечный клубочек.

У некоторых морских костистых рыб почки лишены клубочков (морской черт и морские иглы). Среди рыб, не имеющих клубочков и, тем самым, лишенных начального процесса фильтрации, есть несколько антарктических родов. Для таких рыб отсутствие фильтрационного процесса имеет большой смысл. Многие антарктические рыбы избегают замерзания благодаря гликопротеидным антифризам. Для них, использующих антифризы для защиты от повреждения, связанного с образованием льда в организме, бесклубочковая почка в этом случае выгодна (Dobbs, 1974).

Клубочки, таким образом, играют большую роль в экскреции воды. Высокое развитие системы клубочков обеспечивает высокий уровень отдачи воды организмом.

У осетровых наличие хорошо развитых клубочков является крайне важным приспособлением в регуляции постоянства осмотических условий.

У акул особое место в эволюции структуры и функции почечных элементов занимает возникновение специального сегмента (рис. 9).

Этот особый сегмент обнаружен только у хрящевых рыб и связан с особенностями осморегуляции у них при участии мочевины. Дело в том, что у этих рыб накопление больших количеств мочевины в крови ведет к резкому увеличению осмотического давления крови и созданию такого осмотического градиента, в силу которого происходит проникновение воды из окружающей среды в тело. В этом же особом сегменте почечных канальцев акул происходит обратная абсорбция мочевины, что обеспечивает постоянство ее уровня в крови этих рыб.

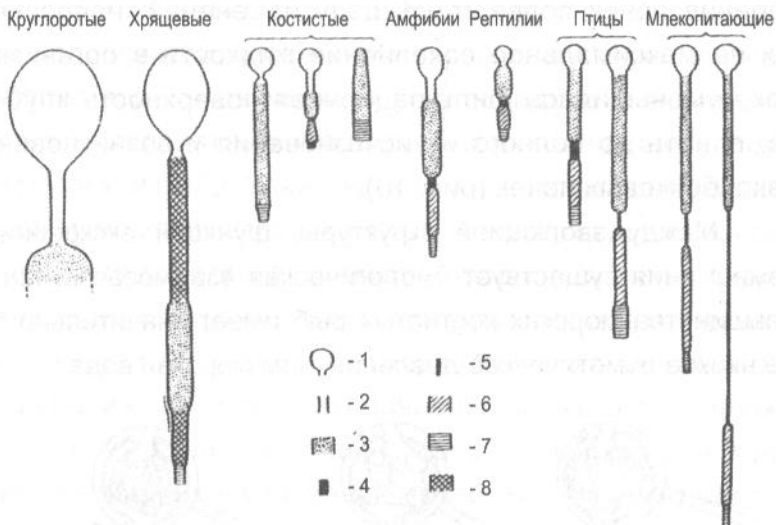


Рис. 9. Схематическое изображение нефронов почек различных позвоночных животных (по Маршаллу)

1 – почечное тельце; 2 – шейка; 3 – проксимальный извитой сегмент; 4 – промежуточный сегмент; 5 – тонкий сегмент петли Генле; 6 – дистальный извитой сегмент; 7 – начало собирательного канальца; 8 – особый сегмент хрящевых рыб.

На основании подробного сравнительного изучения морфологии и физиологии бесклубочковых почек морских костистых рыб, а также исходя из теории пресноводного происхождения позвоночных животных, ученые высказали гипотезу (Marshall, Smith, 1930) эволюции клубочков и их функции: почка беспозвоночных была лишена клубочков; у первичных пресноводных хордовых раннего палеозоя впервые появились клубочки почек, благодаря чему резко увеличилась способность организмов выделять огромное количество воды, поступающей в организм из окружающей среды в силу разницы осмотического давления; клубочки получили дальнейшее развитие у ряда пресноводных. Однако при вторичном переходе рыб к жизни в море, а также при переходе ряда водных позвоночных к жизни на суше,

строение почек подверглось ряду изменений, направленных на максимальное сохранение жидкости в организме. Резко уменьшилась фильтрационная поверхность клубочков, вплоть до полного их исчезновения и возникновения безклубочковых почек (рис. 10).

Между эволюцией структуры, функций экскреции и размножения существует биологическая взаимосвязь. Кровь большинства морских костистых рыб имеет значительно более низкое осмотическое давление, чем морская вода.

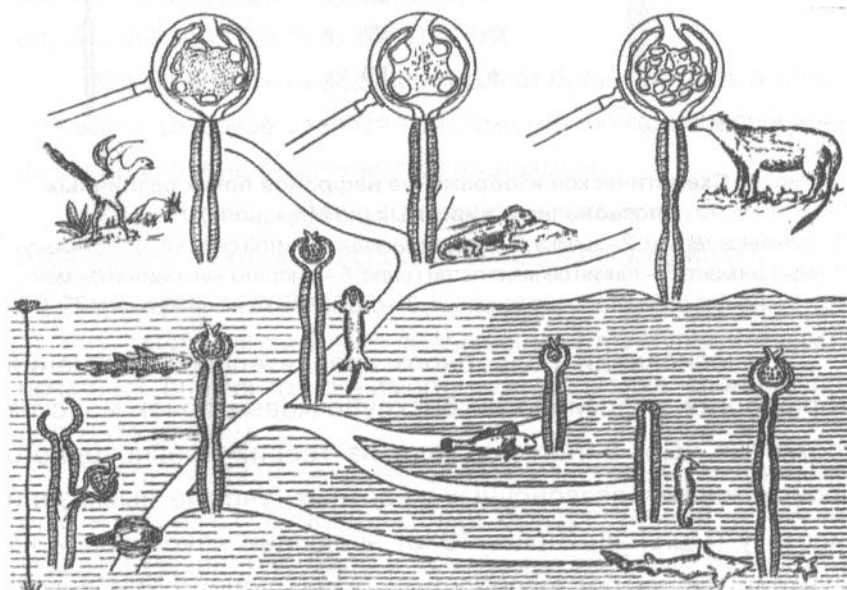


Рис. 10. Эволюция почки у позвоночных животных (по Смиру, 1942)
Слева пресноводные, справа – морские рыбы.

Из этого следует, что яйца морских рыб, образуясь в яичниках, находятся в среде, очень далекой от морской воды и стоящей ближе к воде пресных и солоноватых водоемов. В случае откладывания икры этих рыб в морскую воду она попала бы в резко гипертоничную среду. Нормальное развитие такой икры было бы крайне затруднено. Отсюда понятно биологическое

значение миграции морских рыб для нереста икры в пресной или солоноватой воде. Отложенные в пресную или солоноватую воду, яйца морских рыб попадают в значительно более благоприятные в осмотическом отношении условия, чем морская рыба. Известно, что у некоторых рыб (морской конек и морская игла), которые не мигрируют в пресную воду для икрометания, развитие оплодотворенных икринок происходит в море в особых складках у самцов на брюшной поверхности тела. Х.С. Коштоянц (1950) указывает, что исследования осмотического давления жидкого содержимого складок показали изотоничность этой жидкости и крови. Сама же жидкость оказалась мочой. В силу этого облегчается переход мальков от жизни в специальной замкнутой полости к обитанию в морской воде.

Локомоторные структуры и функции

Прежде чем избранные нами для изучения животные (рыбы) приобрели способность активно переходить из пресной воды в морскую и обратно, прошло несколько сот миллионов лет. За этот период эволюция сделала грандиозный скачок от бесскелетной моторики к локомоторным формам. Следы этапов пройденного пути не всегда и сейчас еще удается выявить. Однако смело можно сказать, что локомоция (передвижение, связанное с активным перемещением в пространстве) развивалась на фоне первоначального скелета хордовых - хорды и мышечных септ.

Переход к движению при помощи жесткого скелета имеет место уже у типа червей. И многие исследователи склонны на этом основании считать аннелид прародителями хордовых.

Однако подтип низших хордовых животных или бесчерепных (беспозвоночные) в настоящее время противопоставляется подтипу хордовых (позвоночных). Для бесчерепных ха-

рактельны следующие признаки: головной отдел тела не обособлен, череп отсутствует; все тело сегментировано, включая и некоторые внутренние органы, выделительную систему и половые железы; органы чувств примитивны (имеются только чувствующие клетки, лежащие в коже и вдоль нервной трубки); сердце отсутствует, но есть пульсирующий брюшной сосуд.

В состав бесчерепных входит два семейства. Представитель одного из них – наиболее изученный ланцетник. Живут ланцетники на дне на глубине 10-30 м. Обычно держатся на песчаных участках, зарываясь в грунт и выставив наружу переднюю часть тела (рис. 11).

На глинистых и илистых грунтах они лежат на поверхности. Совершая сезонные перемещения, собираются в огромные скопления – по 1300-1400 особей на 1м³. Такая картина наблюдалась у берегов штата Джоржия (США) на двадцатиметровой глубине в июне-июле.

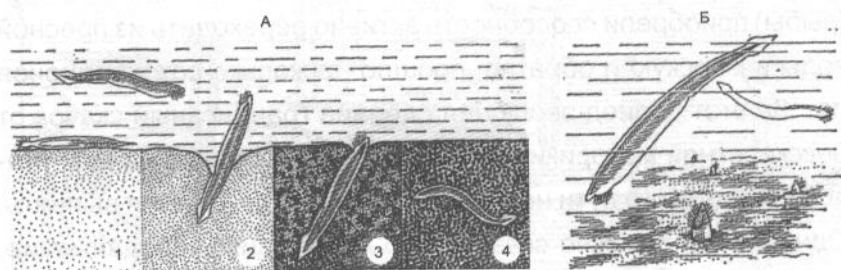


Рис. 11. Поведение ланцетника

А – на разных грунтах (по Веббу и Хиллу, 1958);

Б – плавание и питание (по Невман);

1 - ил, 2 - мелкий песок, 3 - смешанный песок, 4 - крупный песок.

Удлиненное, сжатое с боков полупрозрачное тело этого животного окаймлено плавниковой складкой, проходящей от переднего конца тела по спинной стороне. Она плавно переходит в ланцетовидный хвостовой плавник и продолжается как подхвостовой плавник, с которым сливаются метоплевраль-

ные складки. Последние идут по бокам брюшка от предротовой воронки.

От переднего до заднего конца тела тянется хорда, или нотохорд. Это уникальное образование, не встречающееся у других хордовых. Хорда образуется из энтодермы, отшнуровываясь от спинной стороны первичной кишки, прилегающей к миогенному комплексу.

Нотохорд ланцетника – сложная система поперечных мышечных пластинок, окруженных соединительнотканной оболочкой (рис. 12).

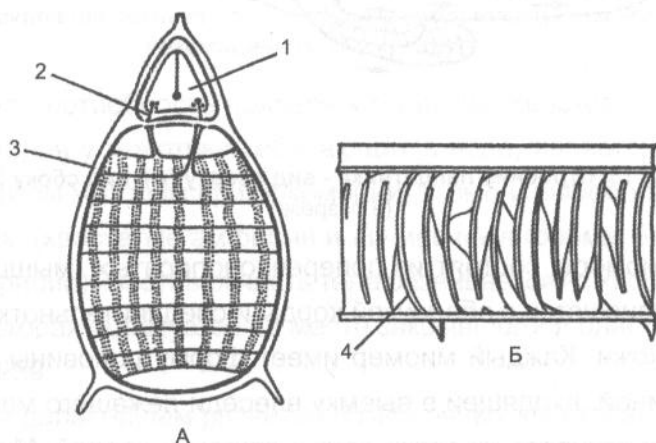


Рис. 12. Структура хорды ланцетника (по Гутрие и Банксу, 1970)

А - поперечный разрез; Б - продольный разрез.

1-нервная трубка, 2- оболочка, 3- мотонейрон, 4-мышечная пластинка.

Пластинки на большом протяжении изолированы друг от друга и только местами соединяются тонкими поперечными выростами. Это образование действует как мускульный орган: сокращение мышц увеличивает его жесткость; нотохорд ведет себя как гидростатический скелет.

К хорде прилежит 50-80 мышечных сегментов – миомеров, разделенных соединительными перегородками – миосептами (рис. 13).

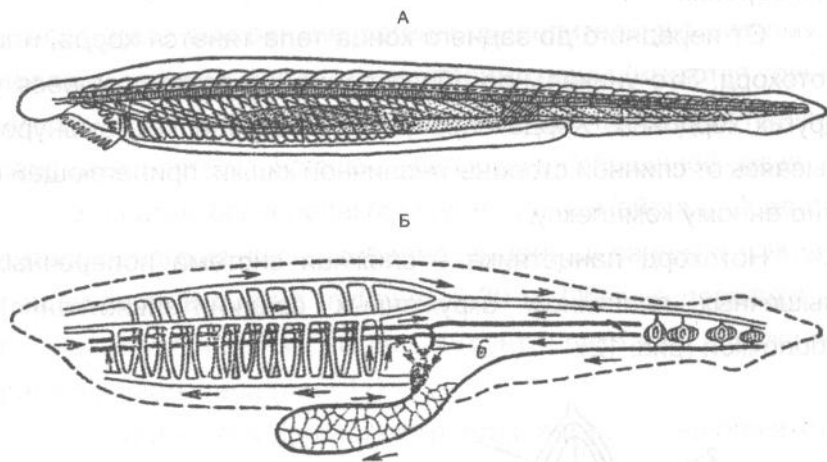


Рис. 13. Строение ланцетника - вид сверху (А), вид сбоку (Б)
(в разрезе)

Миомеры состоят из поперечнополосатых мышц. Миосепты сливаются с оболочкой хорды и соединительнотканым слоем кожи. Каждый миомер имеет форму половины конуса с вершиной, входящей в выемку впереди лежащего миомера. Это обеспечивает их связь друг с другом и хордой. Миомеры одной стороны смещены на половину сегмента по отношению миомеров другой стороны: миосепта располагается против середины миомера противоположной стороны (асимметрия мускулатуры). Сокращение миомеров последовательно изгибает тело в горизонтальной плоскости (червеобразное, или ундулирующее движение). Упругие лопасти хвоста при таком движении, изгибаясь, работают как гребной винт, толкая тело вперед (Наумов, Карташев, 1979).

Быстрые движения в воде проявляются у ланцетника в удлинении тела и змееобразном скольжении, что достигается

следующим образом. Если описание Брема достоверно, то ланцетники при такой потребности, собираясь по несколько штук вместе, прикладываются друг к другу боком, но так, что один выступает впереди другого и образуют цепь, которая движется вперед волнообразными движениями как единое целое (рис. 14).



Рис. 14. Группа ланцетников осуществляет коллективную змеевидную локомоцию (по Брему, 1869)

Такая потребность привела к развитию хвостовой части тела, которая у животных, обитающих в воде, является главным образом мотором при локомоции. У рыб и рыбообразных животных (хвостатые амфибии и личиночные формы бесхвостых амфибий) хвостовая часть тела развивается из хвостовой почки, которая образуется на месте закрывшегося бластопора (Сепп, 1959).

При дальнейшем развитии позвоночных хвостовая часть туловища многократно меняла свои функции, то разрастаясь до больших размеров, то редуцируясь до полного уничтожения. Тем не менее, у всех позвоночных хвостовая почка появляется как обязательная стадия в схеме развития тела хордовых, как только заканчивается основная часть эмбрионального метаморфоза. У всех хордовых, начиная от ланцетника и до человека, развиваются хвостовые сегменты в порядке вторичной метамеризации.

Мы придерживаемся мнения, что эмбриологические данные позволяют понять зародышевый метаморфоз, который соответствует филогенетическому процессу превращения по-

лимерного червя в хордовое животное. В результате возникает какое-то представление (несмотря на «выпавшие» из истории филогенетического развития неизвестные нам, но о существовании которых в прошлом можно предполагать, группы животных) о преемственности в строении тела и нервной системы роющих аннелид и низших хордовых.

Особо следует сказать о группе животных (рыбы), у которых наиболее распространенный способ движения – плавание. Оно основывается на ундуляциях тела и хвостового плавника, либо на волнообразных или гребных движениях плавников. Оба указанных способа плавания условно были разбиты на следующие типы: угребобразный, ставридообразный, субставридообразный, тунцеобразный и кузовкообразный (Николаичук и др., 1991).

Одним из главных направлений эволюции туловищной мускулатуры низших хордовых было разделение единой боковой мышцы, характерной для круглоротых, на ряд продольных сегментированных мышечных тяжей. Они специализировались на выполнении тех или иных функций. У акул, химер и костистых рыб латеральная мускулатура на уровне позвоночного столба уже разделена горизонтальной септой на дорсальную и вентральную мышцы. Это, вероятно, связано с образованием у них хрящевых или костных структур, что укрепляет линию хорды. Обе эти мышцы разделяют поверхностно расположенные слои красной мускулатуры. У высокоскоростных пловцов и мигрантов эта мускулатура полностью обособляется от белой. Исследования показали, что белая мускулатура обеспечивает кратковременные и высокоскоростные броски, а красная – низкоскоростное продолжительное плавание.

Для большей убедительности следует привести несколько примеров. Пелагические рыбы – скумбрия и тунец – хоро-

шие пловцы, имеющие торпедообразную форму тела. При непрерывном плавании они «идут» с относительно малой скоростью. Два типа их мышечных волокон при этом, обособленные в разных массах, резко различаются по внешнему виду и по разному функционируют. Непрерывное плавание всецело осуществляется с помощью темнокрасной (из-за высокой концентрации миоглобина), так называемой тонической мускулатуры. Ее слой залегает вдоль боковой линии и уходит вглубь до позвоночника. Вся масса белой мускулатуры фазического типа служит резервной силой для коротких вспышек быстрой двигательной активности (Шмидт-Ниельсен, 1982).

У акул плавательные мышцы тоже подразделяются на эти же типы. Причем, тонические волокна образуют менее 20 % мышечной массы. С их помощью осуществляется обычное передвижение, а фазические волокна используются при энергичных бросках (при преследовании добычи). Фазические мышцы способны развивать высокую анаэробную (при отсутствии свободного кислорода) мощность, чего и следует ожидать при максимальной активности и высоком содержании гликогена. После усиленной активности количество гликогена в «быстрых» мышцах заметно уменьшается. В то же время долгий период спокойного медленного плавания уровень гликогена сохраняет постоянным. Этот факт допускает предположение, что при обычном плавании фазическая мускулатура не используется.

Итак, для рыб характерна высокая устойчивость общего плана строения локомоторной мускулатуры при многообразии проявлений его в частных адаптациях. Результатом широкой вариабельности компонентов локомоторного аппарата рыб является обилие их экологических форм, обеспечивающих высокую жизнестойкость этой группы животных.

Интересно проявляется реакция бегства у костистых рыб. Она выражается в том, что рыба делает резкое движение хвостом и затем уплывает с помощью обычных волнообразных движений. Этой реакцией управляют две большие нервные клетки, расположенные в головном мозгу и называемые маутнеровскими клетками. Роль их состоит в интеграции сигналов от органов чувств и мозга и передаче далее двигательным нервам, управляющим мускулатурой тела. Важное значение этих клеток заключается в том, что они реагируют на информацию, поступающую от органов чувств, особенно на сигналы о механических возмущениях в воде. В ответ маутнеровская клетка по аксону единичный импульс, который переходит на противоположную сторону тела и вызывает быстрое, энергичное сокращение мышц (моментальный взмах хвоста и последующие плавательные движения).

Поскольку сигналы от органов чувств никогда не бывают полностью симметричны по времени и амплитуде, одна из этих клеток всегда активируется чуть-чуть раньше другой. Клетки связаны между собой так, что каждая из них оказывает тормозящее влияние на другую. В результате, если одна из них генерирует импульс, то вторая оказывается заторможенной.

У акул, в отличие от костистых, нет плавательного пузыря. Но у них большая печень, особенно у тех рыб, которые являются хорошими пловцами. Печень акул составляет около 1/5 массы тела, а у костистых рыб – около 1-2 %. Этот орган некоторых акул на 75 % состоит из жира (у млекопитающих около 5 %). Половину жира в печени акулы составляет сквален – интересный ненасыщенный углеводород ($C_{30}H_{70}$). Его наличие помогает рыбе приблизиться к нейтральной плавучести. Он особенно эффективен потому, что пластинчатожаберные, в отличие от костистых рыб, обладают сравнительно легким

хрящевым скелетом, который не отягощен тяжелыми фосфатами кальция.

У скатов же, живущих на дне, печень меньше и содержание жира в ней ниже (50 %). В этом есть смысл, так как скаты живут около дна и не относятся к очень хорошим пловцам.

Большинство морских организмов запасы жира откладывают в мышцах, под кожей, в брюшной полости - как и у сухопутных животных. Поскольку на больших глубинах газовые поплавки не применимы, то глубоководные рыбы приспособили для хранения жира плавательный пузырь. Им в этих целях пользуются близкие родственники сельдей – гоностоновые рыбы. Они живут на глубинах до 2 км. Жировой поплавок дает им возможность в поисках пищи подниматься в поверхностные районы океана, чего рыбы с обычным плавательным пузырем позволить себе не могут (Сергеев, 1990). Как известно, плавательный пузырь костистых рыб создает подъемную силу, необходимую для нейтральной плавучести. Становится ясным факт, что наличие этого органа у той или иной рыбы больше зависит от ее образа жизни, чем от систематического положения. Понятна также причина отсутствия плавательного пузыря у пластинчатожаберных рыб. Для быстрого и сильного хищника это составляет даже определенное преимущество, так как пузырь с мягкими стенками в значительной степени ограничивает свободу передвижения вверх и вниз в толще воды.

Как же все-таки плавают рыбы? А плавают они по-разному. Но у всех у них основной тип поступательного движения – это боковые волнообразные движения всего тела или только мощного хвоста. Парные плавники – грудные и брюшные – выполняют функцию стабилизаторов, рулей и реже – органов движения. Практически, они не двигают рыбу вперед. Эти плавники сравнительно широкие в основании. Здесь находят-

ся несколько хрящевых или костных пластинок. Лопасть плавника поддерживается кожными лучами. Непарные плавники обеспечивают устойчивость тела.

Как было сказано выше, лучшими пловцами среди них можно считать жителей открытых морских пространств: акулу, тунца, скумбрию, лосося. Торпедообразная форма тела дает им возможность передвигаться с большой скоростью. Так, лосось плывет со скоростью 5 м в секунду (18 км в час), скорость акул 36-42 км в час. Но все эти рекорды побивает меч-рыба. Она может развить скорость до 97 км в час. У рыб «быстроходов» главную работу совершает хвост. Если он поврежден и в работе не участвует, большой скорости рыбе не развить. Она становится беспомощной. А плавники у этих рыб служат больше для сохранения равновесия и как руль.

Самый большой скат – манта (рис. 15) движется подобно плоскому камню, пущенному под небольшим углом к тихой поверхности воды.



Рис. 15. Плывущий скат. Видна локомоторная волна, проходящая по грудному плавнику (по Алееву, 1963).

Разгоняется манта при помощи волнообразных боковых плавников, «подлетая» 3-4 раза на несколько метров над уровнем воды. Тонкий хвостовой стебель у него четко отграничен от туловища. В размахе достигает 7 м и массы 2 т. Передние части грудных плавников образуют выступающие перед глазами выросты («рога»). Скаты ведут пелагическую жизнь, плавая в верхних слоях воды, движутся быстро, «взмахивая» заостренными крылообразными грудными плавниками. Могут выпры-

гивать из воды на высоту до 1,5-2,0 м. Звук падения громадного плоского тела слышен за несколько километров (Наумов, Карташев, 1979). Когда такая туша, весящая многие центнеры, падает на лодку (а такие случаи бывали), рыбаки естественно пугаются, а иногда и погибают. Манту за это прозвали «морским дьяволом». Полагают, что таким способом рыбы избавляются от кожных паразитов (различных ракообразных). Водятся манты у тропических берегов Америки.

Угри и миноги движутся, змееобразно изгибая тело. Большой скорости они не развивают. Нам однажды пришлось наблюдать, как на одном из рыбоводных хозяйств Ростовской области по земляной разделительной дамбе из одного выростного пруда в другой таким же «змееобразным» способом переходила довольно шустро метровая щука. На утренней зоре она шла в поисках пищи, так как желудок ее был пуст. Выход щуки на сушу не является уж таким редким, необычным явлением. Во время нереста она нередко заходит на далекое расстояние от русла реки или летнего ложа озера и нерестится не только в пересыхающих болотах, но и на твердых, обыкновенно сухих берегах. Потом предстоит много отчаянных прыжков и хорошо, если ей удастся перевалиться или прыгнуть с разбега в воду (Сабанеев, 1960).

Особый способ передвижения у летучих рыб. В тропической зоне океана их встречается до 60 видов. Длина их 15-50 см. Уходя от хищника, летучие рыбы поднимаются на поверхность воды и мчатся по ней. Энергично работая хвостом, они расправляют парные очень большие, словно крылья, грудные плавники. Подобно глассеру, некоторое время скользят по поверхности. Хвост, словно двигатель, усиленно работает огромной нижней лопастью. Скорость нарастает до 18 м в секунду. Наконец рыба отрывается от

поверхности воды под углом 30-40 градусов. Планируя на парных плавниках, по пологой кривой пролетает в воздухе несколько десятков метров. При благоприятных условиях, (направление ветра) крупные виды могут продержаться в воздухе до 40 сек., и пролететь 200-400 м (Наумов, Карташев, 1979). Конечно, их полет это только парение, как у планера (рис. 16).

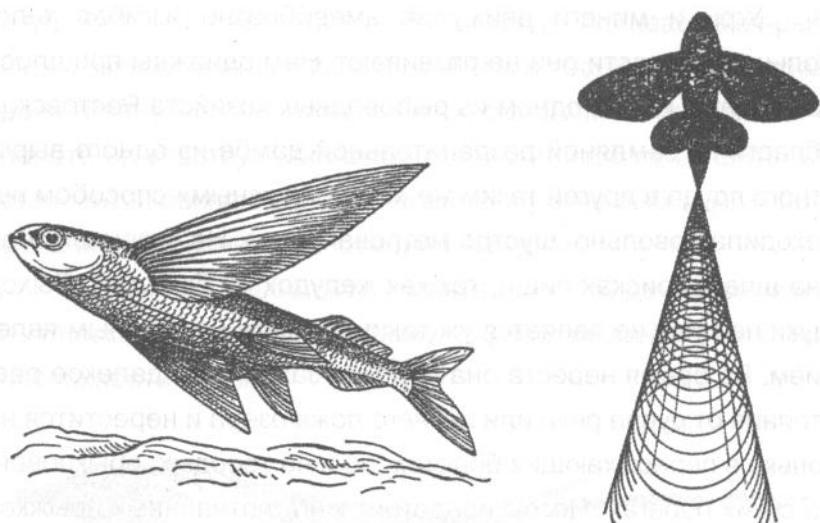


Рис. 16. Взлетающая четырехкрылая летучая рыба *Cheilopogon pinnatibarbatus*, слева схема взлета (по Шулейкину, 1932)

Пока «летучки» пулей несутся над водой, за ними неотступно движется страшный хищник – макрель. Она на лету пытается схватить рыбешку и, если это не удастся, преследует, пока та не коснется воды. Но это только мгновение. Двигатель - нижняя лопасть хвоста - продолжает вибрировать, что летучке придает скорость, и рыба снова взлетает. Моментальный взлет означает спасение. И тысячи крылатых стрел вновь поднимаются над океаном.

У южноафриканской пресноводной рыбки пантодон и рыб из семейства харацинид парение превратилось в настоящий машущий полет.

Еще удивительней движутся длинные тонкие рыбы-иглы, обитатели вод большого барьерного рифа Австралии. Они скользят с большой скоростью по поверхности, в воде находится только бешено работающий хвост. Иглы плавают, извиваясь всем туловищем, находящимся в горизонтальном положении.

В толще вод в вертикальном положении плавают морские коньки. В африканских реках живет сомик синодонтис. Он плавает на спине вверх брюхом. На стенах египетских гробниц древним художником высекалось иногда изображение рыбы, плавающей вверх брюхом. Сначала это принималось за фантазию художника. Однако найденный позже «сомик-лежебока» разрешил все сомнения.

Рыбы, как всем известно, плавают головой вперед. В Торресовом проливе живет щетинозуб, который плавает вперед хвостом. Голову его пересекает черная полоса, скрывающая зрачок глаза. Зато у основания хвоста есть большое пятно, напоминающее глаз. Издали хвост рыбы похож на голову, а голова похожа на хвост. Такой «камуфляж» дезориентирует преследователя. Если обстановка спокойная, щетинозуб плавает хвостом вперед. Но если возникла малейшая опасность, рыба стремительно обращается в бегство в противоположном направлении, к чему хищник совершенно не готов.

Существуют рыбы, применяющие реактивный способ передвижения. Попавшая в жабры вода выбрасывается у них через каналы, расположенные в грудных плавниках. Эти рыбы развивают очень высокую скорость.

Но на этом разнообразие способов передвижения рыбы

в окружающем ее пространстве не кончается. Некоторые из них для облегчения перемещения используют физические силы природы (течение, ветер и т.д.).

Так, рыба-парус выставляет из воды высокий спинной плавник, как парус, и ветер несет его по морю. Скалозубы или иглобрюхи надувают воздухом желудок, превращаясь в воздушный мешок, и плывут на спине, влекомые ветром и течением. Есть среди рыб и «приспособленцы», использующие в морских просторах бесплатную движущую силу - «безбилетные пассажиры». Рыбы-прилипалы передвигаются, присосавшись особой присоской – видоизмененным спинным плавником – к телу крупных рыб или к корпусу кораблей.

Некоторым придонным рыбам, например морскому черту и морскому петуху плавать – «лишняя забота». Они прыгают и ползают по грунту. Их толстые, мясистые плавники похожи на руки и служат опорой при прыжках.

Некоторые рыбы-прыгуны обладают способностью бегать по поверхности воды. Австралийские ученые-зоологи наблюдали, как прыгуны быстро перебежали речные потоки, ни разу не погрузившись в воду.

Таким образом, как показали примеры, рыбам для локомоций потребовалась дружная согласованная работа мышц всего тела. Она обеспечивается целым комплексом органов, созданных природой, специфика строения и функции которых направлены на широкое освоение водной среды обитания этой группой животных. Научная оценка явлений природы помогает осмыслить и историю развития нервной системы позвоночных, без чего невозможно понять необходимость присутствия у них сложной системы анализаторов, регулирующих сенсорную корреляцию и ответственных за непосредственную связь организма со средой существования.

Анализаторы

В течение миллионов лет на практике биологической эволюции, под бдительным надзором естественного отбора, проверялась анализаторами адекватность, истинность восприятия внешнего мира.

Животные, в том числе рыбы, нуждаются в информации об окружающей их среде. Избежать хищников, найти особей другого пола, пищу – все эти процессы происходят с помощью анализаторов, подающих организму сигналы через нервную систему. Состояние самой среды также оценивается с помощью анализаторов (температурные факторы, химические агенты, электромагнитная и механическая энергии и т.д.). Во всех случаях схема передачи нервного импульса почти одинакова. Из анализатора по нерву нервные импульсы передаются в центральную нервную систему, где и происходит идентификация первоначального «стимула». Все богатство поступающей информации просматривается, сортируется и перерабатывается. Зрение дает более детальную информацию, чем любое другое чувство. Значительно медленнее, как сообщает К. Шмидт-Ниельсен (1982), воспринимается изменение обонятельного сигнала.

Когда рыба «слышит» шаги на берегу, действительно ли это слух? Вибрация шагов при этом передается через почву и воду, и эти низкочастотные колебания воспринимаются, вероятно, сенсорными органами боковой линии, а не ухом. Правильно ли в этом случае говорить, что рыба слышит? Скорее всего, она «чувствует» приближающиеся шаги. Вообще же боковая линия очень сложный орган, который служит множеству целей. Например, она воспринимает быстроту тока воды вдоль тела, что дает рыбе информацию о скорости ее собственного движения (Cahn, 1967).

Можно сказать и иначе (и это будет правильно), что при помощи боковой линии рыба воспринимает движение и колебание воды. У многих морских рыб этот орган служит главным образом для ощущения колебательных движений воды, а у речных позволяет ориентироваться и на течение (Дислер, 1955; 1960).

У разных видов рыб каналы боковой линии по телу располагаются не одинаково. У сельдевых они имеются только на голове, у верховки и гольянов боковая линия неполная, а у чехони - ломано-кривая от головы к хвосту.

Что же представляет собой боковая линия как орган? У акул в простейшем виде это ряд чувствующих клеток, расположенных в эпидермисе. В процессе эволюции клетки погружаются в канал (у химеры), который постепенно (у костистых рыб) замыкается и с окружающей средой соединяется только посредством трубочек, прободающих чешую и образующих боковую линию, развитую у различных рыб очень многообразно.

Иннервируется боковая линия лицевым и блуждающим нервами. Интересно, что все рецепторные клетки, имеющие отношение к рецепции движения воды, к слуху, к восприятию положения и равновесия принадлежат к одному и тому же основному типу. У них есть отростки, сходные с ресничками - цилии, и смещение этих отростков вызывает соответствующую сенсорную реакцию (рис. 17).

Механизм работы рецепторов боковой линии можно исследовать с помощью микроэлектродов, поскольку эти рецепторы стимулируются, пропуская воду через две соседние поры. Так можно получать импульсы от единичного органа чувств. Когда давление воды со всех сторон купулы одинаково, наблюдается медленный, но непрерывный разряд нервных импульсов постоянной частоты. Если вода течет по каналу в одном направлении, изгибая соответствующим образом желе-

образную купулу, частота нервных импульсов возрастает. Если же вода движется в другую сторону, частота импульсов падает. Таким образом, изменения давления воды по обе стороны от рыбы четко воспринимаются органами боковой линии, и эта информация передается в центральную нервную систему.

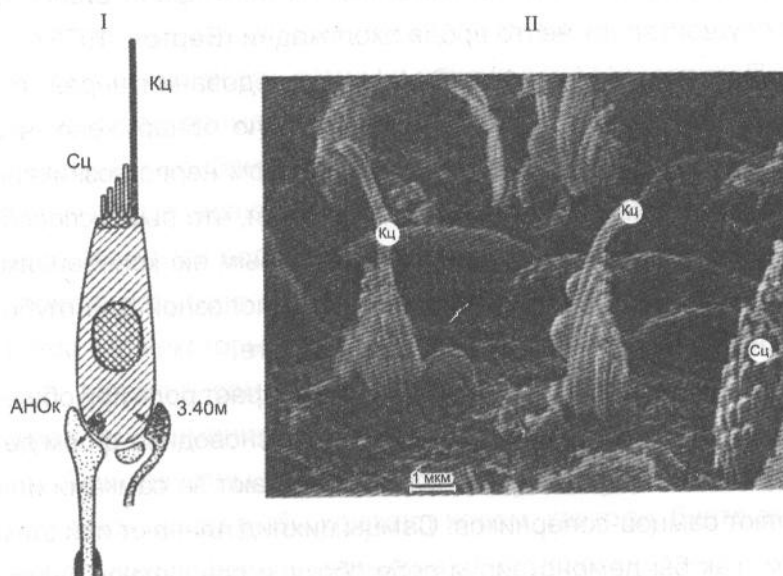


Рис. 17. **Волосковая клетка** (по Flock, 1971)

I – схема строения волосковой клетки;

II – общий вид волосковых механорецепторов боковой линии рыбы.

Кц – киноцилия; Сц – стереоцилия; АНОк – афферентное нервное окончание; ЭНОк – эфферентное нервное окончание.

Хорошо известно, что рыбы, обитающие в реках, в течение долгого времени могут «стоять» на месте, при этом головы их направлены против течения. Возможно, используя сигналы, приходящие от органов боковой линии, они при помощи плавательных движений компенсируют изменения скорости течения воды. Однако экспериментальным путем было показано, что рыбы фиксируют свое положение относительно какого-либо наземного ориентира, пользуясь зрением. Поэтому,

более вероятно, что с помощью органов боковой линии рыба улавливает возникающие около нее изменения течения воды, вызванные другой особью, плавающей поблизости, или завихрениями воды около камней. Плывущая рыба создает перед собой волны давления, которые она может обнаруживать после их отражения от встретившихся на пути препятствий, то есть осуществляет нечто вроде эхолокации (Бертон, 1972).

При электрофизиологическом исследовании нерва, отходящего от органов боковой линии, было обнаружено, что если мимо проплывала другая рыба, в этом нерве возникала вспышка нервных импульсов. Это означает, что рыбы способны отыскивать свою жертву по создаваемым ею колебаниям. Эта способность должна быть особенно полезной для глубоководных видов, живущих в полной темноте.

Полагают также, что боковая линия играет роль при общении рыб друг с другом. Самцы многих пресноводных форм демонстративно бьют хвостом, когда ухаживают за самками или отгоняют самцов-соперников. Самцы цихлид плавают при этом рядом, как бы демонстрируя себя сбоку, и совершают резкие движения хвостами в сторону соперника, но никогда на него не нападают. Возможно, эти движения усиливают зрительные впечатления от яркой окраски. Однако движения хвоста создают волны, которые могут воздействовать на органы боковой линии другой рыбы. Такие движения заставляют самца-соперника удалиться, а для самки служат призывным сигналом.

И все-таки, слышит ли рыба? Издает ли звуки сама? И как ее звук проявляется?

Оказывается, некоторые рыбы (пескари) слышат даже лучше человека. Наружного уха у рыбы нет. Но внутреннее есть (позади каждого глаза): хрящевой пузырек и в нем слуховые косточки. Удары звуковых волн колеблют косточки. Они

касаются тончайших волосков внутри уха, те передают сигналы мозгу, и рыба слышит звуки. Впрочем, слышит она не только ушами, но все-таки и боковой линией, когда речь идет о низких тонах.

Какую же роль играют звуки в жизни рыбы? Совершенно очевидно, что такую же, как и у других животных. Звук – это одно из выразительных средств эмоционального «языка» рыбы. Прежде всего, самцы и самки звуками привлекают друг друга. Предупреждают сородичей об опасности. Облегчают отдельным особям возможность придерживаться стаи, формируя ее. Созывают «друзей» темного царства и находят друг друга в мутной воде. Не все еще выяснено до конца. Одним словом, вопросов для ученых-специалистов больше, чем ответов. Но некоторые из них уже решены.

Морские сомики, обитающие у атлантических берегов Америки, знамениты не только тем, что вынашивают икру во рту. Они известны и громким хрюканьем. По рассказам гидроакустиков, когда рыбы хрюкают хором, кажется, будто работает большая кофейная мельница. Днем хрюканья не слышно, а ночью хоть где-то эта «мельница» да заработает. Это ночная переключка, чтобы стая не растерялась.

У ложных бычков (гоби), живущих по соседству, только самцы владеют «правом голоса». Самки их безмолвны. Но самцы разговорчивы лишь тогда, когда ухаживают за самками. Они глухо бухают и, конечно же, самки бросаются на этот зов.

Рыба-жаба свистит так омерзительно опасно, что все хищные враги устремляются прочь.

И подумать только. Каких-нибудь 50 лет назад люди понятия еще не имели о том, что рыбы умеют издавать всевозможные звуки. Но тайны природы раскрываются одна за другой.

Однажды исследователи военно-морского ведомства, испытывая различные конструкции подводных микрофонов-гидрофонов, вечером после захода солнца передали наверх «ушераздирающую» какофонию невероятных звуков. Здесь было и хрюканье, и рычание, и стоны, и скрежет, и свист, и писк, и карканье... Присутствующие там ученые-биологи могли только высказать предположение, что кричат подводные жители – рыбы. Известная поговорка: «Нем как рыба», - сразу отпала. Теперь уже известно, что мы не слышим их криков потому, что на границе «воздух - вода», при переходе из одной среды в другую, поглощается 99,9 % звуковой энергии. И еще потому, что многие из подводных голосов звучат в ультракоротком диапазоне, к которому наше ухо, невооруженное приборами, глухо. За годы, минувшие после испытания первых гидрофонов, ученые узнали, что многие рыбы – это морские чревовещатели. Они каркают, урчат, хрюкают, пищат, лают своими плавательными пузырями, «ударяя» по этим естественным барабанам специальными мышцами. Некоторые «музыканты» выбивают прямо настоящую барабанную дробь.

Морской конек щелкает костяными доспехами своей брони, резко вскидывая голову вверх. Рыбы-ежи и рыбы-шары скрежещут клювовидными челюстями, рыба-солнце скрипит зубами. Звук этот усиливается плавательным пузырем. Скаты-манты производят грохот, подобный пальбе из орудий среднего калибра, выскакивая из воды и плюхаясь в нее полутонным телом. Акула-лисица колотит длинным хвостом по воде, поднимая страшный шум. Наглушив побольше рыбы, спешит ее скорее проглотить, а то на эту канонаду сбегутся другие акулы на приготовленное угощение.

Испытывали и остроту слуха рыб, пытаясь выявить обладателей абсолютного слуха. У рыб музыкальный слух при-

мерно в десять раз хуже, чем у человека. И диапазон воспринимаемых частот у них более узкий.

Как видно по нескольким примерам, структуры и функции анализаторов отличаются высоким совершенством. Это обеспечивает «безбедную» жизнь рыбы в водной среде, рационально корректируя ее действия в случаях, идущих через систему органов-анализаторов каких-то сигналов (импульсов).

Глубины морей всегда хранили в себе тайны Мирового океана. Какие животные обитают в глубоководных впадинах – самых глубоких участках? Как может существовать жизнь в условиях колоссального давления, вечного мрака, сурового холода и постоянного недостатка пищи?

Биологам, занимающимся морями, чтобы получить ясное представление, что в них делается, приходится изучать океан сверху донизу, так как жизнь непрерывна от поверхности до дна. «То, что происходит внизу, зависит от того, что происходит наверху», - писал В. Кроми (1971). К сожалению, на больших глубинах систематический лов не проводится. Однако известно, что животные склонны концентрироваться между 150-450 м, где прекрасное место охоты для хищников. Защитным фактором, как предполагают, является окраска. Красный свет проникает не глубже, чем на 30-33 м, поэтому все существа, живущие ниже этого слоя, кажутся черными. Черный же цвет невидим на фоне общей холодной тьмы.

Большая часть кальмаров и все рыбы, живущие на глубинах более 450 м, окрашены в черный, фиолетово-черный или темно-коричневый цвета. У рыб сумеречной зоны спина бывает лучше освещена, чем бока и брюхо, поэтому скумбрия, пелагида, тунец окрашены в два тона – у них темная синеватая спина и серебристые бока и нижняя часть туловища. Зоркие глаза врагов видят сверху синюю спину на синем фоне

глубинных вод. Снизу же видно только серебристое брюшко, сливающееся с бликом света, падающего сверху. Даже на глубинах в 450 м солнечные лучи все еще отбрасывают тени, которые помогают животным ориентироваться.

Знакомясь с жизнью глубин, хочется произнести: «Куда как чуден Белый Свет». И мрак таит в себе такие чудеса, что «мудро-стям» природы не перестаешь удивляться.

Наибольшая глубина океана, на которой были обнаружены живые существа – 10236 м. А известная пока максимальная глубина океана – 11034 м. Как видно, соленые воды нашей планеты до самого дна наполнены жизнью. Самая глубоководная из всех известных рыб – Карепроктус амблистомопсис. Ее подняли на «Витязь» с глубины 7230 м.

Основной фактор, сдерживающий распространение жизни на огромных глубинах, это недостаток пищи. Наиболее обильна жизнь в водах материковых отмелей. Животные, обитающие в открытом океане, наверное произошли от предков, живших вблизи берегов. Жители пресных вод старше обитателей больших глубин.

Но, неправильно думать, что в этих наиболее благоприятных кормных местах «пища» всегда сама влетала, запрыгивала, вползала в рот. Кормовые объекты – это жертва. А раз так, нужен труд, чтобы ее добыть. И природа дает шанс потрудиться. Только в зависимости от ситуации, она меняет и приспособливает механизмы добывания объектов питания. Так, в пресных и солоноватых водах Индии, Бирмы, Малаккского полуострова, Индонезии, Вьетнама и Филиппинских островов живут небольшие рыбки – брызгуны. Встречаются они и в соленой морской воде – преимущественно в мангровых зарослях, на илистых грунтах у побережья. Уникальной особенностью этих двадцатисантимет-

ровых рыбок является охота за воздушными насекомыми. Охота идет путем сбивания их с надводных растений или непосредственно в воздухе с помощью капель воды, выбрасываемых изо рта. Механизм «стрельбы» был выяснен сравнительно недавно. Оказалось, на небе этих рыб имеется узкий, но длинный желобок. Он может прикрываться снизу таким же длинным языком, превращаясь в очень тонкую трубочку – своеобразный ствол (диаметр не превышает 0,15 мм). Тонкий кончик языка очень подвижен и служит клапаном, закрывающим и открывающим выход из трубочки. При резком закрывании жаберных крышек вода под давлением устремляется из глотки в небный канал. Кончиком языка брызгун регулирует частоту выстрелов, посылая в цель серию капель или тонкую непрерывную струйку воды. Струя может лететь на расстояние до 1 м. Прицел очень точен (нужно учесть при этом преломление световых лучей на границе раздела воды и воздуха). Если рыба промахнулась первой каплей, то она корректирует траекторию полета следующих своих «пуль». Во время охоты брызгун нередко далеко высовывает голову из воды.

Интересно, что у рыб, оказавшихся на глубине морской пучины и постоянно живущих в условиях недостатка пищи, эволюция «создала и закрепила» специальные приспособления для ее добывания. Так, на больших глубинах живет группа рыб, называемая «большие глотки». Их рты раскрываются, а желудки расширяются настолько, что они способны заглатывать жертву в три раза больше, чем сами. Они заглатывают особей и своего рода. Огромные желудки «больших глоток» чаще бывают пустыми, чем полными, поэтому рот у них вооружен изогнутыми, кинжалообразными зубами, чтобы не упустить добычу, схваченную между двумя головами (рис. 18).

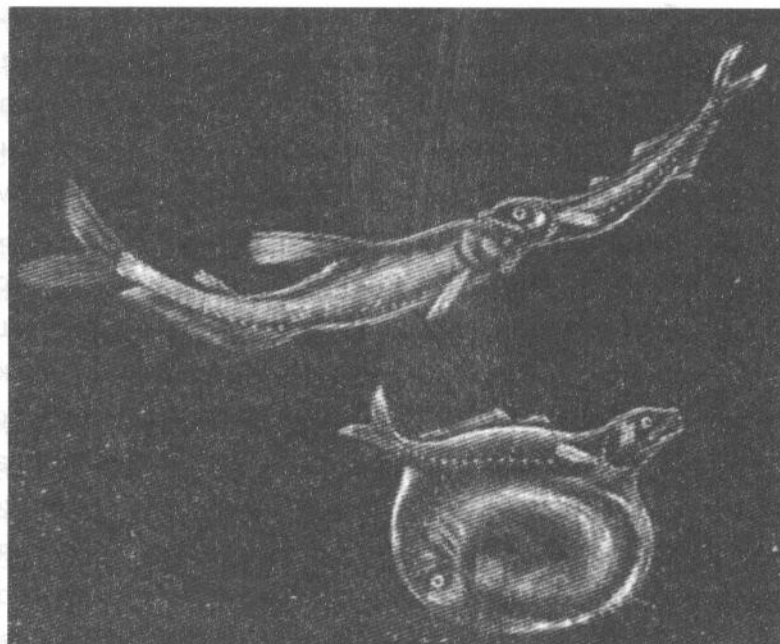


Рис. 18. «Большая глотка» *Chiasmodon niger* в действии

Выживает тот, кто успеет съесть своего собрата, даже большего по размеру. В этом природа нашла путь (через каннибализм) к сохранению рода в условиях постоянных голодовок. В чем также можно видеть своеобразное регулирование численности популяции, что наблюдается и у других видов рыб (озерно-речной окунь, щука обыкновенная).

К этому факту можно подходить и иначе: хочешь сохраниться как вид – «ставит условия» ПРИРОДА, - корми себя излишком своих же особей (далеко не гуманный способ сохранения себе подобных).

Эволюция «позаботилась» об изогнутых, похожих на кинжалы зубах, непропорционально огромных глотках и «безразмерных» желудках у этих обитателей больших глубин, где вопрос питания стоит особенно остро.

У пресноводного вида - щуки - вопрос проявления канни-

бализма решен по-своему. Это агрессивный хищник, умеющий быстро оценить опасность, зная его источник. В сравнении с другими рыбами, она рассматривается как верх подводного интеллекта. Щука прожорлива, за что получила прозвище «пресноводной акулы». Пищу заглатывает с головы и способна управляться даже с жертвой, имеющей значительные размеры. В объектах питания неразборчива и имеет их в достатке: раки, лягушки, утята, моллюски, мыши, черви, насекомые и различная рыба. Периодически, раз в году, она меняет зубы. Пищеварение медленное. Проглоченную рыбу переваривает в течение недели. Иногда желудок ее забит молодыми щурятами.

Чтобы понять, откуда у щуки появилась страсть к питанию себе подобными, коротко представим картину ее нереста. К нерестилищам из озера она идет вверх по течению ручья. Ход начинает беспокойная мелкая часть населения. А замыкают его самые солидные особи. Отнерестившись, первый эшелон более молодых скатывается назад в озеро, где, обессилив, рыба залегает в ямах. Здесь холодные ключи, нет еды и неподвижность от потери энергии. В ямах после нереста, независимо от размера, собираются все отнерестившиеся партии рыб. Переждать голодное существование до выхода на свои охотничьи угодья помогает «скромный» каннибализм (5-8 щучек на одну голодную щуку). Так этот хищник решил вопрос и перенаселения таежных озер. Поедая ослабленных, больных и малоценных особей, этот «регулятор» численности населения дает возможность более крупной и устойчивой рыбе расти быстрее и давать здоровое потомство.

Много диковинных созданий приносили из глубины тралы исследователей. Так, поймали рыбу с маленьким беззубым ртом. Но зато он действует, как шкатулка с «секретом». Этот рот может внезапно и с чрезвычайной скоростью

выбрасываться вперед, чуть не отрываясь от головы. В этот момент выражение лицевой части резко меняется. Большие телескопические глаза уходят назад и глядят прямо вверх, как бинокль. Это серебристая лентообразная *Stylephorus* плавает как морской конек - в вертикальном положении. Часть хвоста у нее вытянута в виде длинной нити, иногда в два раза длиннее туловища. Нить эта своеобразная антенна-анализатор. Перемещаясь, рыба ощупывает ею грунт, передавая в центр соответствующие сигналы. Такие животные в зоне вечной ночи встречаются довольно часто - с непропорционально длинными нитеобразными хвостами и вытянутыми плавниковыми лучами. Это тоже чувствительные органы, так как многие глубоководные особи слепы совсем или обладают очень слабым зрением. Плавая над морским дном, они этими щупальцами (волоча их по илу) нащупывают пищу (рис. 19).

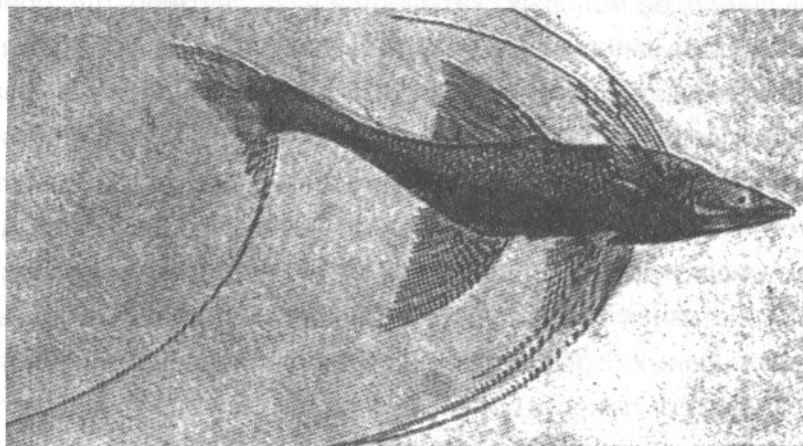


Рис. 19. Слепая рыба, плавающая в темноте на глубине 8000 м

На глубине 4,5 тыс. м и ниже живут маленькие прозрачные и, к тому же, слепые рыбы семейства *Brotulidae*. Большинство глубоководных форм принадлежат к этому семейству.

Длина их в пределах метра. Родственники их живут на суше в подземных пещерах. Это бротулиды. То, что они слепы и бесцветны, вполне оправдано их жизнью в постоянном мраке. Окраска здесь бесполезна и другие органы чувств важнее, чем зрение (рис. 20, 21, 22).

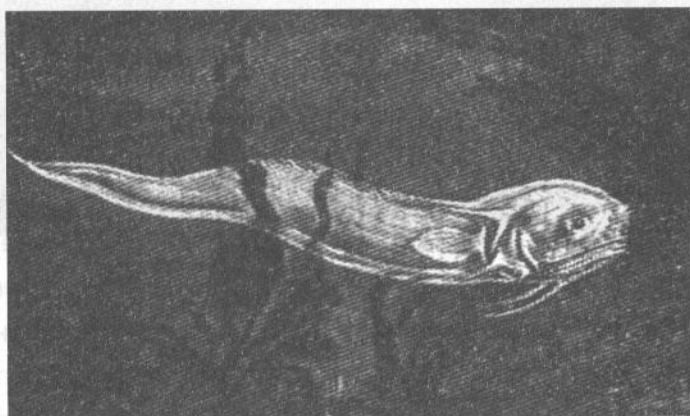


Рис. 20. Полупрозрачная бротулида *Acanthonus*, живущая у западных берегов Африки на глубине 6000 м

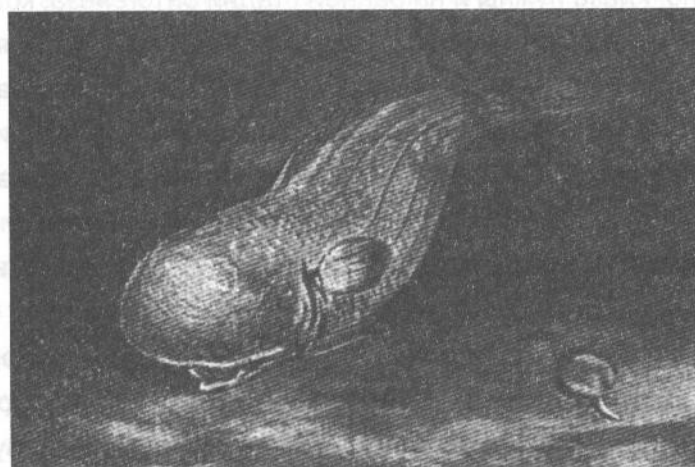


Рис. 21. Слепая бротулида *Turphionus* с лопатообразным ртом, поднятая с глубины 12000 м в Целебесском море

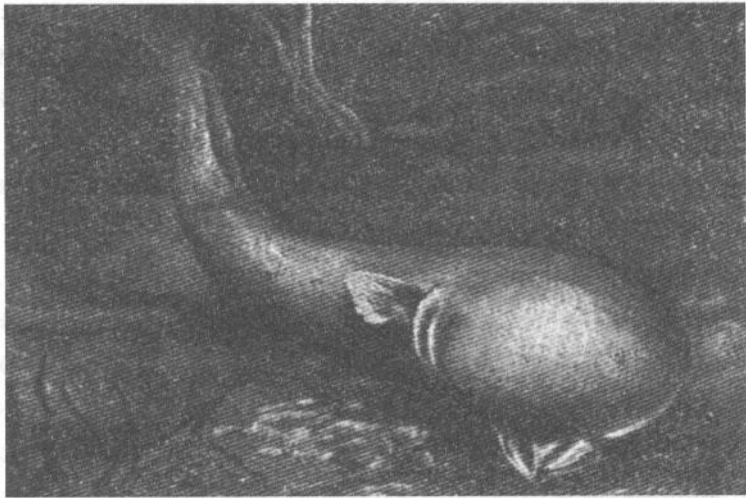


Рис. 22. Редкий вид длиннохвоста *Macrurides*

Другие типично глубоководные представители относятся к семейству длиннохвостов *Macruridae* (см. рис. 22). Глаза их довольно велики и очень чувствительны к свету. Некоторые виды длиннохвостов в поисках пищи поднимаются до глубины 500 м, где в мерцающем сине-черном свете зрение им очень полезно. Глаза нужны и на ранней стадии онтогенеза, которую эти рыбы проводят в хорошо освещенных верхних слоях. Но с возрастом длиннохвосты переселяются вниз. Хотя глаза их теперь уже бесполезны, они продолжают расти и увеличиваться. Не успев редуцироваться, возможно, глаза здесь отражают филогенетические родственные отношения с какими-то неизвестными нам исчезнувшими рыбами, ранее обитавшими ближе к поверхности.

Между Филиппинскими островами и островом Борнео, в Целебесском море, рыбаки поймали бротулиду с огромной вздутой головой. За мягкой студенистой головой тянулось маленькое полупрозрачное туловище и длинный сплюснутый хвост. Эта выловленная рыба *Typhlonous* была слепая,

но глубоко под кожей еще сохранилось то, что когда-то у ее далеких предков можно было назвать глазами (см. рис. 21). С нижней стороны огромной головы находился рот в виде подковы, который двигался как лопата, чтобы копать ил и выискивать в нем пищу. В этом отношении бротулиды очень похожи на редкостного длиннохвоста, который питается таким же образом (см. рис. 22).

На глубине 765 м встречаются бротулиды (см. рис. 20), обладающие хорошими глазами, но те из них, которые слепы и бесцветны, вероятно, более специализированы и значительно выше по уровню развития. Иначе, они лучше адаптированы к жизни на больших глубинах, чем их зрячие родственники длиннохвосты.

Как теперь понятно, глаза нужны в том случае, когда есть что видеть. Обитатели океана, живущие в толще воды, существуют в обедненной среде, в зоне информационного голода, где подолгу ничего не происходит, значит - нечего и анализировать. Анализ полученной информации направлен на опознание каждого объекта или явления, установление его местоположения в пространстве для определения расстояния до этого объекта. Совершенно очевидно, что размер зоны действия анализаторов зависит от величины животного. Обитатели океана оснащены как самыми обычными анализаторами, так и совершенно необычными, немислимыми в воздушной среде.

Светочувствительные органы, видимо, были самыми первыми рецепторами живых существ. Это не случайно. Глаза способны давать более детальную информацию, чем другие органы чувств. Светочувствительные рецепторы есть у большинства животных (рис. 23).

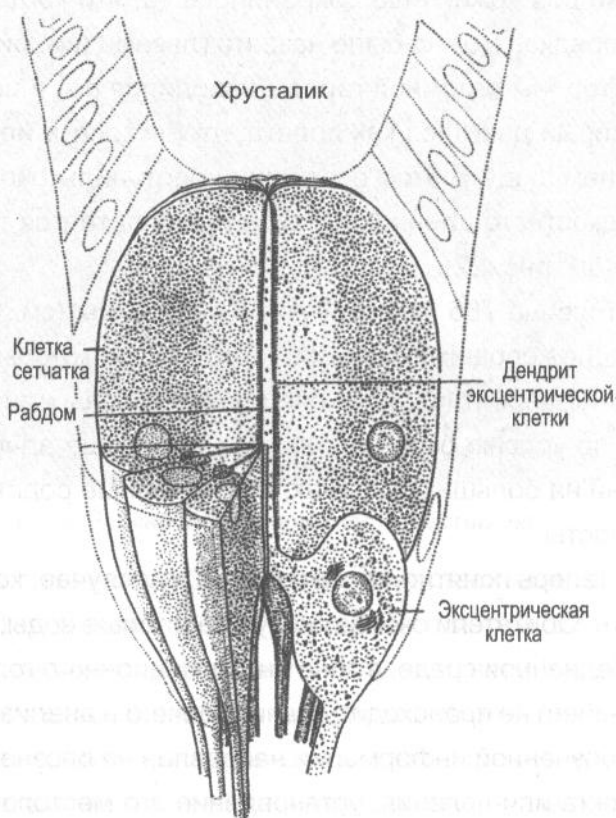


Рис. 23. Схема строения омматидия мечехвоста
(по Миллеру, Ратлиффу и Хартлайну, 1962)

Настоящие глаза начали развиваться сразу в двух вариантах: фасеточные и камерные. В камерном глазу позвоночных встречаются два типа светочувствительных клеток: палочки, предназначенные для сумеречного зрения и колбочки, обеспечивающие цветное восприятие. Далеко не все животные обладают обоими типами фоторецепторов. Для тех, кто живет в полумраке, не нужны колбочки. Однако есть предел освещенности, когда даже палочки уже ничего различить не могут. Но существуют несколько способов повысить чувствительность глаз. Это увеличение их размера, светоотражающие

экраны и большие зрачки. Самыми большими бывают глаза у обитателей океанской бездны. У гигантского кальмара глаза диаметром до 40 см. Рыбы не пошли на общее увеличение объема глазных яблок, а ограничились их удлинением в передне-заднем направлении. В результате получились трубчатые (телескопические) глаза. Ими пользуются в основном глубоководные рыбы. Обитатели мелководий умеют менять величину зрачка. Глубоководным рыбам это ни к чему. Им размер зрачков задан раз и навсегда, обычно они больше хрусталика. Это позволяет проникать в глаз дополнительным порциям света.

Глаз хорошо видит, когда его размер достигает критической величины. Неудивительно, что крохотные глазки мальков подслеповаты, но по мере роста они увеличиваются, причем необычайно быстрыми темпами. В результате, глаза взрослых рыб в сравнении с размерами их тела кажутся гигантскими. У светящегося анчоуса они достигают половины головы. Видимо, зрение играет важную роль в его жизни.

Еще одно важное приспособление - зеркальный слой. Дно и задняя половина стенок внутренней поверхности цилиндра телескопического глаза покрыты сетчаткой, а стенки передней половины - блестящим отражающим слоем. Те световые фотоны, которые не попадут на сетчатку, отражаются зеркальной поверхностью, иногда многократно, пока не поглотятся зрительным пигментом. Боковой дополнительный свет вдвое усиливает освещенность сетчатки и повышает светочувствительность (Сергеев, 1990).

Глаза с широким полем зрения глубоководным рыбам не нужны. Они не могут быть высокочувствительными. У батилихнопса (четыреглазая рыба) каждый из четырех глаз видит лишь небольшую полосу пространства перед собой, но если позволяет световая обстановка, способен рассмотреть

ее очень подробно.

Правда, существует «четыреглазая» американская рыба анаблес, которая не относится к глубоководным видам. Живет она в мелких лагунах. Глаза у нее приспособлены для одновременного зрения в воздухе и воде. Ее роговица и радужная оболочка поделены горизонтальной перегородкой (рис. 24).

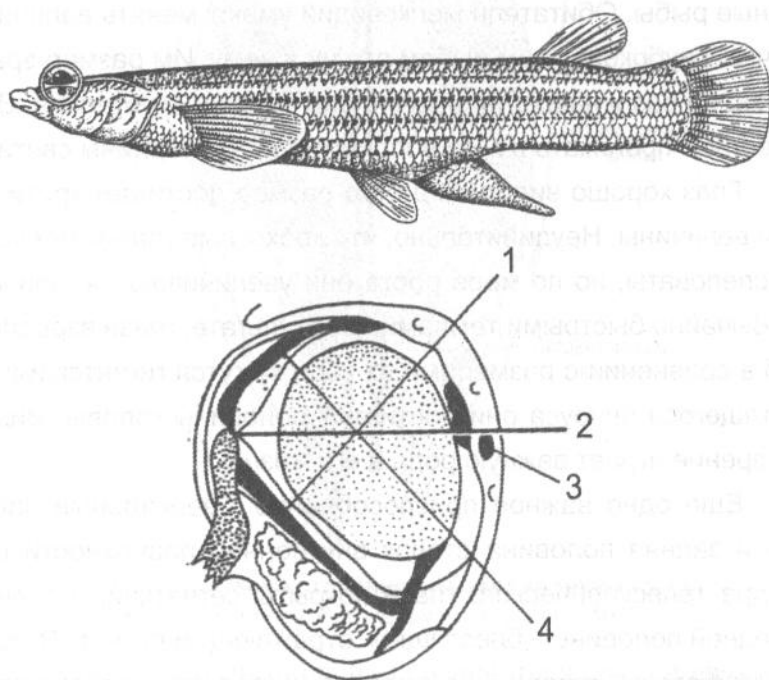


Рис. 24. Четыреглазая рыба *Anableps tetraphthalmus* L.

Схема строения глаза: 1 - ось воздушного зрения, 2 - темная перегородка, 3 - ось подводного зрения, 4 - линза.

Верхняя часть хрусталика, приспособленная для зрения в воздушной среде, имеет более плоскую форму, нижняя – служит для зрения в воде. Плавая у поверхности, рыба может видеть сразу как над, так и под поверхностью воды. Пища ее – морские беспозвоночные. Большую часть в рационе составляют воздушные насекомые.

У большинства рыб глаза распложены по бокам головы и не годятся для бинокулярного зрения. Для глубоководных более характерны органы зрения, смотрящие вперед, зрительные поля которых перекрываются больше чем наполовину. Сближенные глаза не обеспечивают точности при определении расстояния до объекта, но развести их на узколобой голове рыб невозможно. Пришлось вынести их за пределы головы и разместить на концах специальных стебельков или на массивных выростах тела. У акулы-молота сильно уплощенная голова снабжена по бокам большими выростами. На их наружных концах располагаются глаза и ноздри.

Глаза многих рыб обладают подвижностью и двигаются согласованно, а у камбал, морских игл и других мелководных рыб каждый глаз наводится на свою цель совершенно независимо. У мальков они расположены по бокам их головы, и каждый видит лишь то, что находится с его стороны. Донные рыбы, становясь взрослыми, много времени проводят на дне. Постепенно их тело становится плоским, а голова лобастой. Сюда на лоб и «перебираются» глаза. Теперь рыба смотрит сразу двумя глазами, направленными вперед или вверх. Длинное путешествие проделывает глаз камбалы. Эти рыбы предпочитают лежать на боку. Глаз, оказавшийся на нижней стороне, «переползает» наверх. У взрослых камбал одна сторона головы слепая, зато у второй два глаза.

Интересно перемещаются глаза глубоководных рыб идиакантов. Это небольшие тонкотельные рыбки с крупной головой, огромной зубастой пастью и нормально расположенными глазами. Другое дело - личинки.

Их глаза сидят на стебельках длиннок в одну треть тела, отходящих от маленькой головки, и используются как парашют, позволяющий личинке не тонуть. По мере ее роста глаза при-

ближаются к голове и, наконец, занимают надлежащее место.

Век и слезных желез глаза рыб не имеют. В воде смазка не нужна. Роговица в фокусировке изображения участия не принимает. Ее преломляющая способность почти такая же, как у воды, и световые лучи проходят сквозь нее, не меняя направления.

Четкость изображения обеспечивает хрусталик. У рыб он сферической формы и не меняется, как это принято у высших животных. Фокусировка же световых лучей осуществляется благодаря передвижению хрусталика вдоль оси глаза. У рыб хрусталик активно может передвигаться только назад, и глаз превращается в более дальнозоркий. Вперед он возвращается за счет эластичности тканей, и снова становится близоруким. У осьминогов и кальмаров наоборот, происходит активное передвижение хрусталика вперед, а назад он возвращается пассивно. Таким образом, глаза морских организмов приспособлены для созерцания близко расположенных объектов. В прозрачной воде заводить дальнозоркие глаза не имеет смысла (Сергеев, 1990).

Сопоставление возрастных морфологических изменений отдельных элементов глаза у рыб того или иного вида и особенностей его экологии на определенных этапах развития также обнаруживает их четкую взаимосвязь.

У хрящевых возрастные изменения элементов глаза касаются структуры и толщины роговицы, формы и расположения хрусталика, передифференцировки рецепторных и ганглиозных слоев сетчатки, формирования глазодвигательных мышц и защитных образований. У скатов из-за уплощенной формы тела во взрослом состоянии эти изменения более существенны. Их глаза приобретают с возрастом более сложную, чем у акул, своеобразную форму. У неко-

торых скатов утрачивается способность к аккомодации, но усложняется строение зрачка. Это позволяет им регулировать величину зрачкового отверстия, а значит и глубину резкого видения. В сетчатке взрослых скатов, в отличие от большинства акул, наряду с палочками, формируются четко различимые колбочки (Бабурина, 1972).

О возрастных изменениях морфологии зрительной системы осетровых имеются немногочисленные сведения (Зеленский, 1880; Догель, 1883; Козловский, 1953; Бабурина, 1957).

Согласно этим данным, у вылупившихся предличинок осетровых в глазном дне уже имеется пигментное пятно, соответствующее зоне повышенной чувствительности к свету. В дальнейшем пигментное пятно увеличивается, вместе с ним увеличивается и область сетчатки, имеющая фоторецепторы. Обособляется ганглиозный слой, увеличивается число волокон зрительного нерва. Меняется структура хрусталика.

Видовые различия в строении сетчатки у осетровых рыб выражаются в скорости пигментации глазного дна и формировании рецептора. В сетчатке всех видов, кроме севрюги, среди колбочек отчетливо видны фоторецепторы палочкового типа. Горизонтальные клетки в ганглиозном слое у предличинок всех видов еще невелики, но у взрослых особей они достигают гигантских размеров.

В личиночном периоде глаза осетровых уже полностью сформированы: пигментация завершена, функционирует глазодвигательная мускулатура, появляется предметное зрение. Аппарат аккомодации развивается значительно медленнее, чем у большинства костистых рыб. Это связано с низким уровнем остроты зрения и с незначительной зрительной ориентацией в добычании пищи и при защите от врагов.

У взрослых особей за счет сильно развивающегося слоя хряща склера становится очень толстой. Глаза под действием глазодвигательных мышц приобретают способность глубоко втягиваться в орбиту. Это имеет большое значение для защиты органов зрения от столкновения с твердыми частицами, взвешенными в воде, или катящейся по дну галькой. Роговица у них в центре толще, чем на периферии. Радужина не имеет мускулатуры. Почти сферический хрусталик очень велик и располагается в отверстии зрачка у самой роговицы. Сосудистая оболочка такой же толщины, как и сетчатка. Внутренний слой сосудистой оболочки преобразуется в зеркальце, где содержатся кристаллы гуанина (особенно у осетра). Но сетчатка осетровых не обеспечивает высокую остроту зрения. Она приспособлена к тому, чтобы глаз функционировал при слабом освещении в мутных придонных слоях воды. В отличие от большинства костистых рыб, ядерные слои сетчатки осетровых очень тонки и бедны клетками. Ретиномоторная реакция у осетровых, так же как и у хрящевых, развита слабо: глаз не способен полностью экранировать палочки, когда экспонируют колбочки.

Осетр и стерлядь по строению сетчатки сходны между собой: у них она двойственная, но у стерляди больше палочек, а у осетра - колбочек. У севрюги развивается чисто колбочковая сетчатка; белуга имеет более толстую сетчатку, чем другие осетровые, которая богата клетками различного типа. Экология обитания осетровых обусловила им во все периоды жизни высокий уровень чувствительности и низкий – остроты зрения.

Морфология головного мозга рыб в связи со зрением

Интенсификация или ослабление функций отдельных органов чувств связаны с морфологической перестройкой определенных отделов головного мозга. Закрепляясь естественным отбором в процессе исторического развития рыб, эти изменения привели к формированию специфической для данного вида формы головного мозга. Именно это во взаимодействии с филогенетическими факторами определяет величину мозга и развитие его частей (Брагинская, 1948; Сбикин, 1973). У сазана прослежено изменение соотношений размеров различных отделов мозга в процессе его развития. Так, у мальков, питающихся планктоном, зрение которых играет ведущую роль, средний мозг занимает на проекции всего головного мозга 45 % площади. В это же время продолговатый мозг (контролирующий работу органов осязания и боковой линии) - только 34 %. У сазана, перешедшего на питание бентосом, средний мозг занимает 31 %, а продолговатый мозг - уже 53 %.

Обследован головной мозг белуги, шипа, севрюги, осетров (русского и сибирского). Как оказалось, у всех осетровых головной мозг по внешним признакам и развитости его отдельных частей сходен.

Зрительные доли, составляющие основу среднего мозга, занимают от 13 до 23 %. Наибольшего развития у осетровых достигает продолговатый мозг – около половины всей площади. Передний и средний мозг занимают примерно одинаковую часть площадей. Мозжечок - не более 5 %.

Так как развитие различных отделов мозга отражает значение определенных рецепторов при ориентации рыб, то можно сделать вывод, что у осетровых роль тактильной рецепции особенно велика в первые периоды после вылупления. Именно тогда продолговатый мозг занимает особенно боль-

шую площадь (до 70 %), а зрительные доли невелики (менее 17-19 %).

У исследованных осетровых всех размеров зрительные доли развиты намного слабее, чем у тех костистых рыб, зрение которых играет ведущую роль в их поведении (рис. 25).

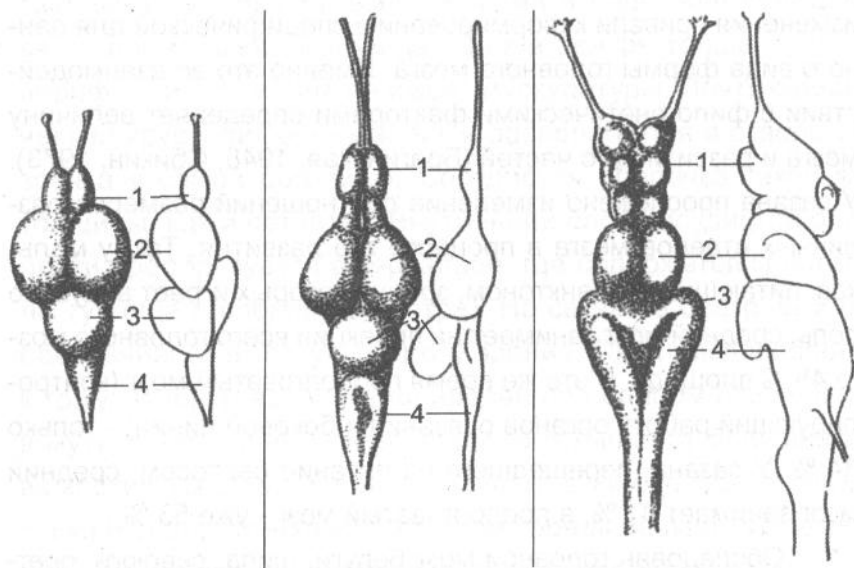


Рис. 25. Схема внешнего строения головного мозга

I - верховка; II - плотва; III - белуга.

1 - передний мозг, 2 - средний мозг, 3 - мозжечок, 4 - продолговатый мозг.

Итак, для многих видов костистых рыб и хрящевых ганоидов установлена тесная взаимосвязь между местообитанием, спектром питания, морфологией головного мозга и развитием тех или иных органов чувств. В отличие от мозга костистых рыб у всех видов акул наиболее четко выражен конечный мозг. Функционально он связан, прежде всего, с обонянием и зрением хрящевых рыб. Наивысшее развитие эти органы чувств получили у акул пелагической группы, зрение которых играет руководящую роль на расстоянии до 3 м, а обоняние - свыше 3 м. Они хорошо развиты также у голубой акулы и других литорально-пела-

гических видов. В результате, у подобных рыб очень большой конечный мозг, индекс которого превышает 35-40 %. Несколько меньшего размера этот отдел головного мозга у акул придонной экологической группы, что связано с падением роли зрения при поисках пищи. Акулы этой группы – бентофаги - в основном руководствуются обонянием. Это чувство у них прекрасно развито. Если растворить один кубический сантиметр крови в 600000 литрах морской воды, то хищница быстро улавливает, откуда распространяется запах крови, и идет туда прямолинейно с максимальной скоростью (45-50 км/час).

В то же время у акул пелагической группы руководящую роль играет зрение. Подтверждением этому является следующий пример. Для отпугивания акул аквалангисты Калифорнийского побережья покрывают свои гидрокостюмы рисунком, копирующим узор кожи ядовитых морских змей. Практика показала: при встрече с пловцами-подводниками, одетыми в такие шкуры, свирепые хищницы спасаются бегством.

Акул придонной экологической группы можно охарактеризовать как рыб с хорошо развитыми обонятельными долями конечного мозга и обонятельными луковицами. У представителей этой группы индекс обонятельных луковиц выше индекса зрительных долей, чего нет у других акул. С увеличением глубины обитания у акул снижается роль зрения в поисках пищи, а по мере удаления от дна – обоняния. Зато возрастает значение анализаторов боковой линии и рецепторов. Таким образом, вступает в действие «принцип экономии», когда уменьшение роли одного анализатора вызывает усиленное развитие другого, функционально компенсирующего первый в новых условиях обитания.

Своеобразное строение головного мозга у *P. Morley*. Это придонная акула, типичный бентофаг, обитающий на доволь-

но больших глубинах. Индекс обонятельных луковиц у нее значительно меньше, чем у других представителей группы, но по их отношению к индексу зрительных долей, развитию обонятельных трактов и конечного мозга данный вид – типичный представитель придонной экологической группы. С увеличением глубины обитания у этой акулы снизились роли обоняния и зрения, но соотношение их значения в поисках пищи сохранилось. Это обусловлено бентическим образом жизни данного вида. Можно предположить сравнительно недавнее в историческом плане обитание этого вида или его ближайших предков на меньших глубинах (Мягков, 1980).

Фосфоресцирование

У многих глубоководных животных очень хорошо развита биолюминесценция (фосфоресцирование). Около 40 % рыб, живущих в зоне вечной ночи, обладают собственным светом. Из этого можно заключить, что и в кромешной темноте можно что-то увидеть. У многих длиннохвостов вдоль брюха проходит длинная открытая железа, наполненная миллионами светящихся бактерий. Эти рыбы должны быть похожи на миниатюрные пассажирские поезда, медленно проходящие сквозь вечную ночь, как образно сказал В. Кроми (1971). Так как у длиннохвостов есть глаза, то можно предположить, что это освещение помогает им находить путь и отыскивать пищу. У других рыб имеются высокоспециализированные органы, состоящие из железы, выделяющей светящееся вещество, отражающего зеркальца и усиливающей линзы, а у некоторых еще добавок есть цветные фильтры и регулируемые диафрагмы.

Живой свет возникает в результате высвобождения энергии при сложных химических реакциях. В качестве «топлива» используются люциферины. Об их химической природе известно мало. Их свечение возникает в результате окисления с

помощью специальных ферментов (люцифераз).

Характерная особенность реакций, порождающих свет: выделяющаяся в результате окисления энергия не превращается в тепло, а используется на специфическое возбуждение молекул, способных выделить энергию в виде фотона.

Биологи расходятся во мнениях по вопросу о том, какое значение имеет способность излучать свет для каждого из ее обитателей, и об общей роли биолюминесценции в жизни морских животных. По-видимому, никакой зависимости между свечением и зрением не существует. У некоторых рыб имеются хорошо развитые глаза, но нет света, при котором они могли бы что-нибудь увидеть в окружающей темноте; другие испускают яркий свет, но они слепы и ничего не видят. Есть, впрочем, одна любопытная группа животных, назначение светящихся органов которых не вызывает никаких сомнений. Это рыбы-удильщики. У западных берегов Америки с глубины 400 м ученые подняли необыкновенную рыбу – удильщика. Один из шипов на его спине вытянут в длинный тонкий отросток, наклоненный вперед над самым ртом (рис. 26).

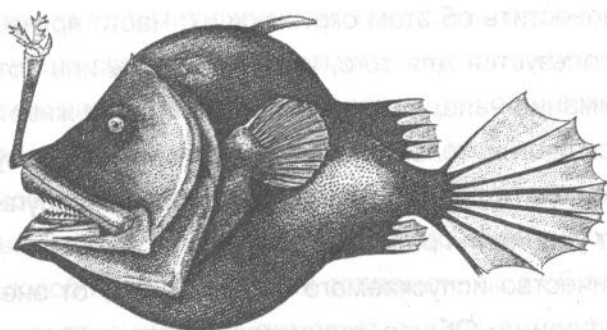


Рис. 26. Удильщик *Oneirodes bulbosus*

На конце этого щупальца находится орган, похожий на светящийся фонарик. У удильщика имеются особые мускулы, с помощью которых он может раскачивать и дергать фонарик,

чтобы привлечь к нему больше внимания. Когда какое-либо любопытное существо касается «того», чем оно надеется пообедать, удочка мгновенно отдергивается и под нею раскрывается огромная зубастая пасть. Она втягивает в себя воду вместе с жертвой.

Один из родственников глубоководного удильщика живет среди саргассов. На конце гибкого длинного отростка висит мясистая светящаяся приманка, похожая на червяка, служащая одинаково хорошо и у поверхности, и на глубине. Когда рыба не охотится, то удочка закидывается на голову, а приманка свертывается и укладывается в особое небольшое углубление.

Свет широко используется на охоте. Небольшая глубоководная рыба галатеатума, проголодавшись, располагается на видном месте и раскрывает рот. В его глубине шевелится что-то светящееся. Постоянно голодные глубоководные хищники, не колеблясь, засовывают свою голову в пасть, а затем, уже не по своей воле, отправляются в желудок.

Если животное ядовито, или просто не съедобно, имеет смысл оповестить об этом окружающих. Часто яркая вспышка света используется для того, чтобы напугать или хотя бы отвлечь внимание нападающего хищника. Многие животные «зажигают» свои огни, только оказавшись в чьих-нибудь зубах. Это тоже может быть средством защиты - хищник испугается или откроет от удивления рот.

Количество испускаемого света зависит от энергоемкости люциферина. Общее количество света, испускаемое отдельным световым органом, внушительно. У рыбы мичмана каждый «фонарик», а их на теле не меньше 300, испускает за одну секунду миллиард фотонов.

Морские организмы используют несколько способов све-

чения. У одних животных гранулы люциферина находятся в клеточной протоплазме и там же окисляются. У них светятся ткани тела. У других животных люциферин выделяется в составе слизи, покрывающей кожу. Сами кожные покровы света не испускают. Наконец, существуют животные, способные выбрасывать облачко светящейся жидкости, выработанной специальными железами.

Многие морские организмы, пользующиеся освещением, не вырабатывают ни люциферина, ни люциферазы. Эту функцию выполняют многочисленные микроорганизмы.

Свет, испускаемый живыми организмами, может быть белым, сине-зеленым, рубиново-красным, фиолетовым. Цвет зависит от природы люциферина, от величины энергии перехода электрона на более близкую ядру орбиту, а также от характера светофильтров, через которые он проходит и от оптических свойств рефлекторов. Яркий свет подавляет собственное свечение животного или разрушает люциферин. Обитатели верхних слоев океана светятся только ночью. Так как во многих случаях эти органы регулируются нервной системой, то возможно, что свет служит сигналом для других рыб, или что характерная игра света и красок помогает животному опознавать особь своего вида, а это особенно важно для образования стай или в брачный сезон, когда подбираются пары.

С помощью фонариков рыбы сообщают о появлении хищников. Яркая вспышка света раненого животного - своеобразный способ предупреждения соплеменников об опасности.

Невероятно, но свет помогает рыбам в царстве вечного мрака маскироваться. Биологи обратили внимание на то, что фонарики нередко находятся только на брюхе. Иногда их бывает несколько сотен, и чаще всего они располагаются правильными рядами. На небольших глубинах, куда еще прони-

кают солнечные лучи, их голубой свет, если смотреть на животное снизу, сливается с голубым фоном поверхности моря и делает рыб незаметными. Рыбы с потушенными огнями на светлом фоне океана должны казаться серой или совсем темной тенью, как это мы видели ранее на примере скумбрии.

Наиболее яркий пример использования световой сигнализации описывает Б.Ф. Сергеев (1990). Это светящиеся черви из Бермудского треугольника. Самки этих донных животных в период размножения поднимаются к поверхности, где «вальсируют», выписывая круги свадебного танца, испуская при этом яркий свет. Вслед за ними поднимаются самцы. Они устремляются к свету. Самки с потушенными огнями их не привлекают. Если встреча состоялась, самцы включаются в танец и пляшут до упаду, а, достигнув оргазма, одновременно со своими партнершами выбрасывают в воду половые продукты, где и происходит их оплодотворение. Но эти черви – беспозвоночные животные, находящиеся на более низкой ступени развития (в отличие от рыб). Поведение их управляется инстинктом. Светящиеся самки этих червей пробуждают его у самцов.

По «другую сторону баррикад» - рыбы (позвоночные). Они взобрались повыше, на следующую эволюционную ступень.

Что же руководит их ритуальными танцами?

По описанию Конрада Лоренца у бойцовой рыбки бетта (населяет водоемы Восточной и Южной Азии) все те же «светящиеся фонарики». Вряд ли какое-либо животное может превзойти маленькую сиамскую бойцовую рыбку под влиянием любви. Коричнево-серая бойцовая рыбка, затихшая над грунтом со сложенными плавниками, внешне не представляет ничего замечательного. И только если другая рыбка, такая

же первоначально невзрачная, приблизится к ней, и они заметят друг друга, обе начинают светиться изнутри и постепенно накаляться великолепием. Румянец быстро пропитывает их тела. Плавники расправляются как декоративные веера. А затем следует танец обжигающей страсти.

Бойцовая рыбка при встрече с себе подобной определит ее пол только после того, как увидит, каким поведением та отвечает на строго ритуальные инстинктивные движения исполняемого ею танца. Начинается само- демонстрация, при котором каждое светящееся пятно, каждый луч светящихся плавников должны произвести максимальное впечатление.

ГЛАВА 4. ЗАБОТА О ПОТОМСТВЕ

Инстинктивно-поведенческие реакции неотделимы от заботы о потомстве. Бойцовая рыбка строит гнездо на поверхности воды. Для этого она использует воздух и слюну. Воздушный замок ее состоит из маленькой кучки пузырьков воздуха, покрытых прочным слоем слюны. Сооружение это слегка выдается над поверхностью воды.

У бойцовой рыбки самец берет на себя постройку гнезда и заботу о молодняке. И когда будущий отец еще только подыскивает себе пару, у него уже готова колыбель для ожидаемых детей.

Строящий гнездо самец уже окрашен в великолепные цвета, которые в момент появления самки становятся голубыми и радужными. Самец подобно молнии бросается к ней, весь пылая. Если самка готова к спариванию, она «сообщает», принимая особую окраску: на коричневом фоне появляются вертикальные светло-серые полосы. Плотно сложив плавники, она плывет к самцу, а тот, трепеща от возбуждения, до предела расправляет плавники и к невесте поворачивается ослепительно сверкающим боком. Затем грациозно немного отплывает к гнезду, манящим движением приглашая за собой самку. Самец плывет медленно, временами останавливаясь и поджидая ее. Та же робко и застенчиво следует за ним по пятам. Попав к гнезду, пара начинает любовный танец. В нем, по «предписанию вековых законов», самец все время должен быть обращен к партнерше своим роскошным боком. Она же все время остается к нему под прямым углом. Правила такие: если самец хоть мельком увидит бок самки, он сразу же становится злым. Самая горячая любовь сменяется дикой ненавистью. Она должна следовать его движению таким образом, чтобы ее голова была обращена к нему. Как мы себе представ-

ляем, в поведении самца заложен биологический смысл, который определен ролью «родителей» в продолжении процесса, направленного на рождение их потомства.

Танец исполняется в маленьком кругу, под центром гнезда. Движения становятся все более неистовыми, краски все более пылающими. Круг все время уменьшается, и, наконец, происходит спаривание. Икра и семя выделяются одновременно. Оплодотворенные икринки, крошечные, прозрачные, как стекло, тяжелее воды. Они сразу начинают опускаться на дно. Положение рыбы при икрометании таково, что погружающиеся икринки движутся мимо головы самца. Пока самка после выбрасывания икринок находится в состоянии оцепенения, самец тут же скользит вниз в погоне за ними, одну за другой собирая их в свой рот. После чего, всплывая, он выдувает икринки в гнездо. Но они уже утратили способность погружаться, изменив удельный вес за счет пленки слюны, покрывшей их, и задерживаются на поверхности воды. Самец спешит с этой работой не только потому, что спустя какое-то время он не сможет отыскать малюсенькие прозрачные шарики в грязи. Есть и другая очень важная причина. Если он замешкается хотя бы на секунду, самка выйдет из состояния транса и начнет поглощать икринки. Но не для того, чтобы складывать их в гнездо, а для того, чтобы их проглотить. Икринки безвозвратно погибнут, а весь смысл любовных танцев будет потерян. Вот почему, находясь в экстазе «менуэта», самец ни на миг не выпускает из своего внимания поведение партнерши. Даже после того, как все икринки надежно сложены между пузырьками воздуха, он не позволяет самке приблизиться к гнезду.

Лейтмотивом ПРИРОДЫ, как мы писали выше, является воспроизводство себе подобного полноценного поколения. Поэтому целесообразно выделить классические примеры, де-

монстрирующие у рыб заботу о потомстве, исходя из эволюционного уровня и даже по этому признаку поднимаясь над ним. Инстинктивно-поведенческие процессы «за пределами воспроизводства» свидетельствуют об общем более низком уровне этой группы животных.

Семейная жизнь красивых и отважных рыбок из группы цихлид стоит выше, чем у бойцовой рыбки. Здесь и самец, и самка заботятся о потомстве. Молодые рыбки следуют за родителями, как цыплята за наседкой. Впервые на восходящей лестнице живых существ мы прослеживаем у этих рыб такой тип поведения, который считается людьми высоко моральным: самец и самка состоят в тесном супружеском единении даже после того, как размножение окончено. Они остаются вместе не только на то время, которого требует забота о молодняке, но - и это очень важно - гораздо дольше. Интересно, что, как удалось установить экспериментаторам, цихлиды - единственные рыбы, связанные узами брака на всю жизнь.

У южноамериканских херихтис цианогуйттатус в их поведении, связанном с заботой о потомстве, интересно все: как родители непрерывно поливают струями свежей воды икринки или крошечных рыбок, лежащих в гнезде, как с военной точностью сменяют друг друга на дежурстве, или позже, когда молодые учатся плавать, заботливо ведут их сквозь толщу воды. Очень трогательная картина, когда уже умеющие плавать дети на ночь укладываются спать. Прежде чем мальки достигнут возраста нескольких недель, с наступлением сумерек они возвращаются в гнездо.

Эта особенность поведения особенно ярко выражена у великолепной рыбки хемихромис бимакулатус. Мать стоит у входа и собирает молодых возле себя. Затем она подает

особый сигнал движением плавника, и молодежь послушно опускается в отверстие гнезда. В это время отец обыскивает ближайшую территорию, собирая отставших. Он без уговоров забирает их в свой просторный рот и, подплыв к гнезду, «выплюывает» их туда. Молодые рыбки сразу тяжело падают на дно гнезда. Плавательный пузырь спящей молоди сжимается настолько, что они становятся намного тяжелее воды и остаются, подобно маленьким камешкам, лежать в гнезде, как они лежали здесь в раннем детстве, когда их пузырь еще не был наполнен газом. То же явление «утяжеления» вступает в действие, когда родители собирают молодых в рот. Без такого рефлекторного механизма самец (отец) никогда не смог бы удержать детей вместе, как делает это каждый вечер, отправляя их на ночлег.

Несколько видов тилапий обитают в озерах Уганды. Один из них интересен тем, что самка инкубирует икру во рту (рис. 27).

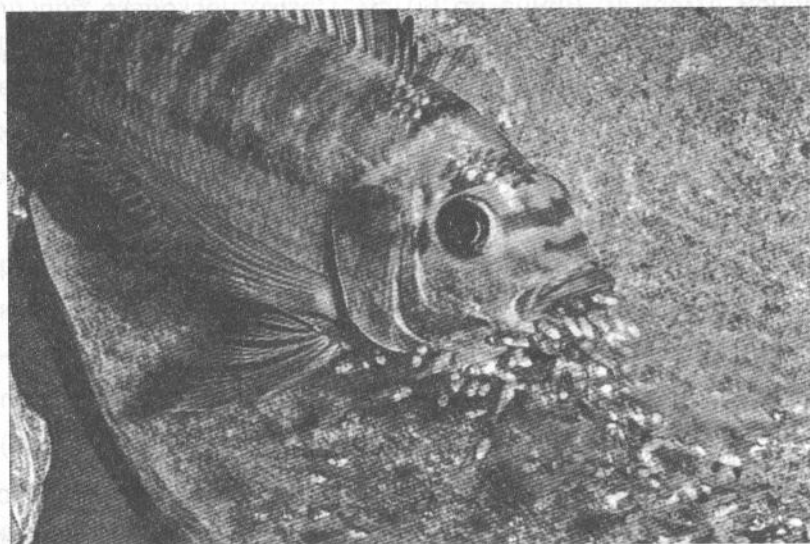


Рис. 27. Самка тилапии инкубирует икру во рту

Мало того, когда из икринок появляются крошечные дети, убежищем им служит все тот же материнский рот. Но вот мальки выбрались поплавать. При малейшей опасности они устремляются в открытые настежь ворота – к маме. Маленьких деток у нее до шести десятков. Растут они быстро, и чтобы теснота была для них не в тягость, под нижней челюстью матери появляется вырост, похожий на подклювный мешок пеликанов. По мере взросления детей мать дает им свободу поплавать. Но на ночь заставляя их все же собраться во рту.

Однако наступает момент, когда мальки уже не ищут спасительное убежище при опасности, а мать перестает замечать их отсутствие.

Приведенные примеры заботы о потомстве ведутся на «семейном» уровне. Но известны случаи, демонстрирующие попытки осуществления «артельной», в какой-то мере «коллективной» заботы. Этим отличается ильная рыба. Живет она в сильно заросших водоемах континентальных бассейнов Северной Америки. Длина ее 60 см. Самки несколько больше самцов. У самцов в верхней части корня хвоста имеется яркое черное устрашающее пятно (рис. 28).

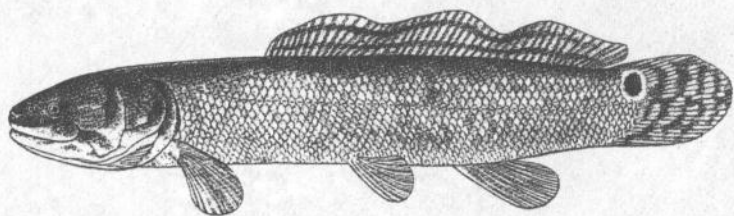


Рис. 28. Ильная рыба *Amia calva* L. (по Форбсу и Ричардсону, 1920)

Самец ведет сооружение и охрану гнезда. Перед нерестом, в прибрежной зоне на мелководье, на глубине 25-40 см идет строительство гнезда блюдцевидной формы примерной площа-

90

дью 40x60 см. Растительные остатки служат строительным материалом. Постройка гнезда и сам нерест проходят в ночное время. Плодовитость небольшая – от 20 до 70 тыс. икринок, что связано с их охраной самцом после откладки яиц самкой. Часто у ильной рыбы много гнезд строится рядом, отчего образуются своеобразные гнездовые колонии. Это облегчает охрану. Каждый самец охраняет не только свое, но, в силу близкого соседства, и гнезда, расположенные рядом. Позитивные обстоятельства создают обстановку «артельной» защиты потомства. Инкубационный период - 8-10 дней. Первое время личинки висят на стенках гнезда, удерживаясь цементным органом, расположенным на голове. Покидают дети гнездо через 10 дней и вначале плавают стайкой, под охраной отца.

Известны случаи заботы о потомстве, которые мы рассматриваем как явление, проявляющееся на популяционном уровне. При этом захватывается одновременно во времени и пространстве ареал вида. Это дальневосточные проходные лососи. Войдя из моря в реки, они идут вверх по течению туда, где родились сами. И идут во имя сохранения не родившегося еще потомства, до последнего часа заботясь о нем, а потом в жертву приносят и собственную жизнь. Другими словами, сама жизнь уже есть забота о будущем поколении.

В российских водах Тихого океана водятся шесть видов рода дальневосточных лососей: кета, горбуша, нерка (или красная), чавыча, сима, кижуч. Наиболее многочисленными - кета и горбуша. Являясь проходными видами, некоторые в пресной воде образуют и карликовые жилые расы (формы) (Никольский, 1971).

Начиная ход, крупные, в полметра и больше, черно-серебряные рыбы торопятся, теснят и толкают друг друга (рис. 29). Река кипит. Рыбы очень спешат.



Рис. 29. Ход горбуши на нерест

Их ничем не остановить, идут и идут, почти без отдыха. В течение долгого пути они ничего не едят, худеют и слабеют, но все же упорно стремятся к истокам реки. С входом в устье происходят в организме перестройки таким образом, чтобы поддерживалось достаточно высокое осмотическое давление полостных жидкостей, для чего в реке прекращается питание путем выключения кишечника, через который осуществляется поступление воды в организм. Но дело не обходится без «издержек производства». Если своевременно процесс осморегуляции в новых условиях не отладится, у этих рыб начинает развиваться водянка (рис. 30).



Рис. 30. Водянка в брюшной полости кеты

Таким бы особям задержаться внизу и временно прекратить ход, но этого не дают сделать следующие за ними подпирающие ряды, также стремящиеся вверх.

Конечно, вышеперечисленные дальневосточные лососевые имеют свою видовую специфику. Кета к устьям рек подходит с еще незрелыми половыми продуктами и без брачных изменений, в виде серебрянки, т.е. окраски, что была в море. Во время хода вверх по реке половые продукты созревают. У

самок вдоль тела появляется темная полоса.

Вообще же брачный наряд несколько напоминает окраску их молоди во время речного периода жизни. Из серебристых они становятся более темными в реках. Со сменой окраски в быстрых горных речках с прозрачной водой, где идет нерест, производители менее заметны на фоне грунта. У самцов сильно меняются челюсти. Они изгибаются и на них вырастают зубы (рис. 31). Таких самцов называют «зубатками».

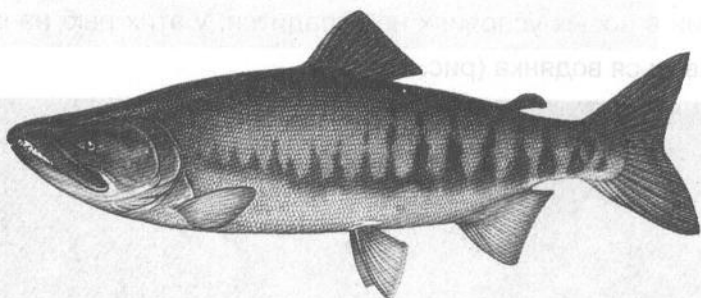


Рис. 31. Самец кеты в брачном наряде

В реке кета совершенно не питается и её кишечник дегенерирует. У рыбы, продвигающейся вверх, расходуются запасы веществ, накопленные в море во время нагула, а здесь в реке она сильно худеет, истощаясь и ослабевая. Кета за сутки проходит вверх около 50 км. Для нерестилища она выбирает места с галечниковыми грунтами и быстрым течением (0,1-0,3 м/сек.). Рыбы возвращаются на свою «родину». Здесь они вывелись из икринок, а затем скатились в море-океан, где откармливались, росли и зрели.

Но бывают случаи, когда ослабленная рыба не доходит до нерестилищ. Ее общим потоком выбрасывает на берег (рис. 32). Размягченная брюшная стенка разрывается, и икра вываливается прямо на грунт (у лососей либо нет яйцеводов, либо они сильно недоразвиты).



Рис. 32. Самка горбуши, погибшая при массовом ходе в реке

Кета на нерестилищах разбивается на небольшие группы. Около одной самки обычно держится несколько самцов. Постепенно один крупный самец оттесняет других. Место для гнезда выбирает самка, а, выбрав, очищает его от поверхностного мусора, одновременно отгоняя других самок. Чистка гнезда идет от нескольких часов до двух дней. Закончив эту работу, самка становится головой вверх по течению и, резко изгибая тело, разбрасывает гальку в разные стороны. В результате, вдоль по течению создается овальная ямка. Глубина ее до 40 см, длина - 2,5 м. Затем самка, помещаясь над ямкой несколько вверх головой, конвульсивными движениями выпускает порцию икры. Самец здесь же поливает ее молоками. Как только самка вымечет икру, самец уходит к другой самке, а эта засыпает оплодотворенную икру галькой. У кеты весь процесс нереста продолжается 3-5 дней. Оставаясь после нереста у гнезда, самка досыпает над ним бугор, и некоторое время усиленно охраняет, отгоняя подходящих сюда других лососей. Охрана гнезда продолжает-

ся самкой около полутора недель, после чего истощенная мамаша сносится вниз течением и погибает. Гибнут после нереста и все самцы (рис. 33). Часть икры выносятся из гнезда течением и поедается гольцами, которые только и ждут этого момента.

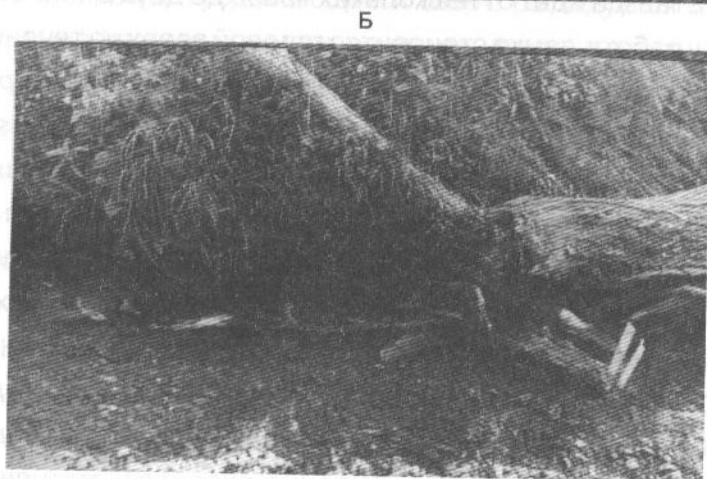
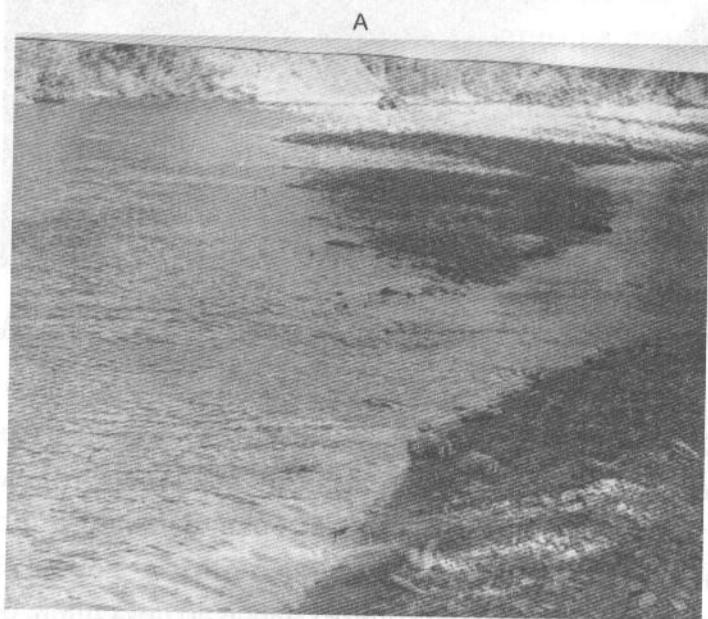


Рис. 33. Гибель производителей горбуши после нереста

Развитие икры в буграх идет при довольно неблагоприятных кислородных условиях. Нормальный газовый режим в гнезде развивающегося эмбриона создается за счет каротиноидных пигментов, придающих икре оранжевый цвет.

Перекапывание грунта на нерестилищах кеты другими рыбами рассматривается как своеобразная мелиорация – аэрация.

Мальки кеты выходят из гнезда после рассасывания желточного мешка. Оставив свои бугры, молодь скатывается вниз по течению реки и в тот же год уходит в море.

Как промысловая рыба, по величине уловов на первом месте стоит горбуша.

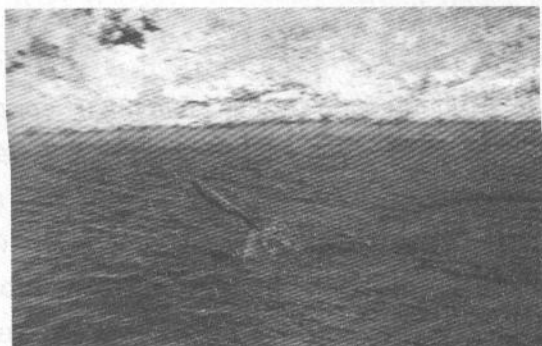
Первые ступени подготовки будущих «родителей» к воспроизводству уже можно рассматривать как нацеливание организма на заботу о будущем потомстве. Вся последовательность поступков создающих производителей говорит о «стремлении» к благополучному сотворению нового поколения и, какое-то время, дальнейшей заботы о нем. Этот вид лососевых самый мелкий. Длина ее на Камчатке около 49 см. Самцы, как и у других лососевых, крупнее самок, а растут быстрее их. В двухлетнем возрасте уже вся рыба становится половозрелой. Нерестилища расположены ближе к морю, чем у кеты, на стрежне реки с небольшими скоростями течения. Поэтому в буграх у горбуши кислорода больше, чем у кеты. Окраска икры горбуши бледнее, чем у кеты и развитие дыхательной кровеносной сети у личинок более слабое.

Ход стада на нерест идет очень бурно и массово (рис. 34 А, Б).

На нерестилища производители подходят со зрелыми половыми продуктами. Брачный наряд у них выражен сильнее, чем у других лососей. У самца горбуши более чем у кеты увеличиваются и искривляются челюсти, меняется окраска,

вырастает горб, благодаря которому горбуша получила свое название (рис. 35). Для чего он нужен? На нерестилище самца ждет совсем другая жизнь, чем в море. Здесь бескрайний простор, погоня за жертвой в свободной воде, быстрые перемещения на большое расстояние. А в реке глубина иногда всего несколько дециметров, питание полностью отсутствует, необходимо строить гнездо для икры, для чего приходится копать ямы в галечном грунте (рис 36).

А



Б



Рис. 34. Горбуша, выпрыгивающая из воды (А), преодоление водопада (Б)

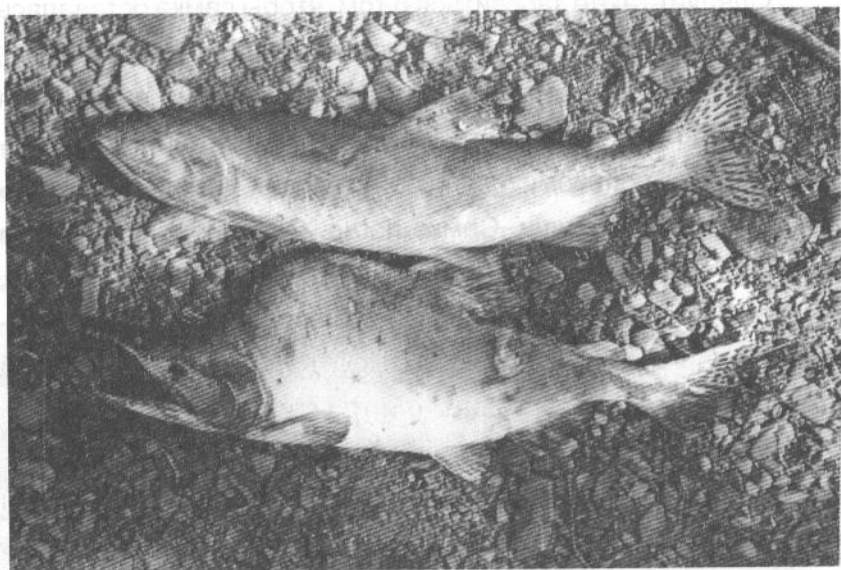


Рис. 35. Производители горбуши после нереста

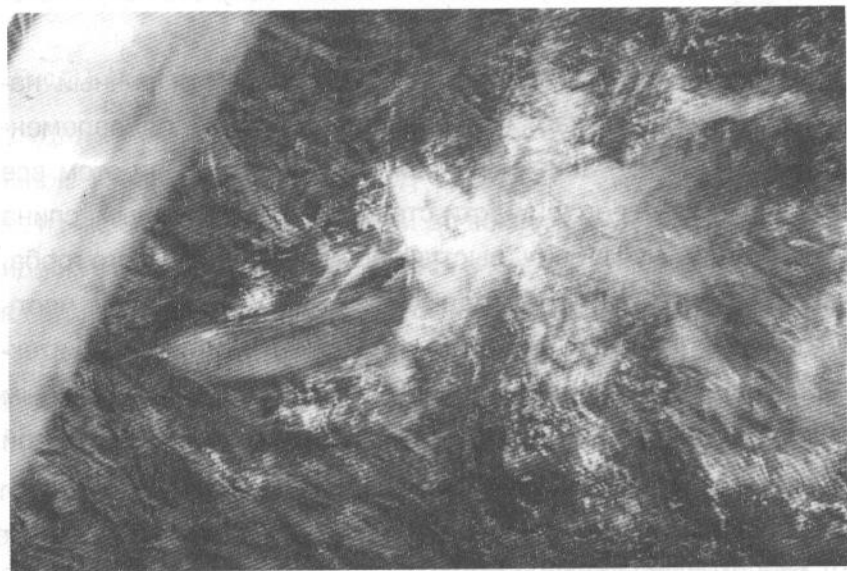


Рис. 36. Строительство гнезда

Следует также заботиться о том, чтобы самка оставалась в гнезде, пока не отложит икру. К тому же надо отгонять других, не в меру ретивых самцов, а после икрометания приходится закапывать гнездо и отгонять от него гольцов-хищников, которые не прочь полакомиться икрой горбуши. Суетливая жизнь в реке у самца горбуши. Самке легче. Она выбирает место и принимает участие в постройке гнезда, но когда оно готово, ведет себя более пассивно: стоит в гнезде головой против течения, тогда как самцы вьются вокруг нее. В нересте с одной самкой могут участвовать два или три самца.

Таким образом, самцу в реке нужно иметь хорошую маневренность, поворотливость. Необходимости в том, чтобы развивать большую скорость, уже нет, а потребность изменять направление движения, постоянно осуществлять повороты в горизонтальной плоскости по сравнению с морским периодом жизни резко возросла. О самке этого сказать нельзя. Хотя она живет в реке в тех же условиях, что и самец, у нее нет необходимости так суетиться.

И вот оказывается, что так называемый брачный наряд самца увеличивает поворотливость рыбы и одновременно уменьшает ее динамическую устойчивость. При этом все тело самца в передней части становится уплощенным, спина расплющивается в блин, выступающий в виде плоского горба, челюсти выдвигаются вперед (см. рис. 35). Задняя же часть рыбы остается слабо измененной. Великий кузнец и архитектор живых существ - естественный отбор - самым идеальным образом решил задачу увеличения мобильности самца до той величины, которая необходима ему на нерестилище.

Как и у кеты, наряду с проходными, у горбуши существуют карликовые (жилые) самцы, у которых брачные изменения практически не выражены (рис. 37).

После нереста, в отличие от проходных особей, они не погибают.

Ликвидация у производителей всех элементов брачного наряда не рациональна с точки зрения сохранения вида. Брачные изменения слишком капитальны, а рыба уже измучена путешествием вверх по реке, постройкой гнезд и самим нерестом.

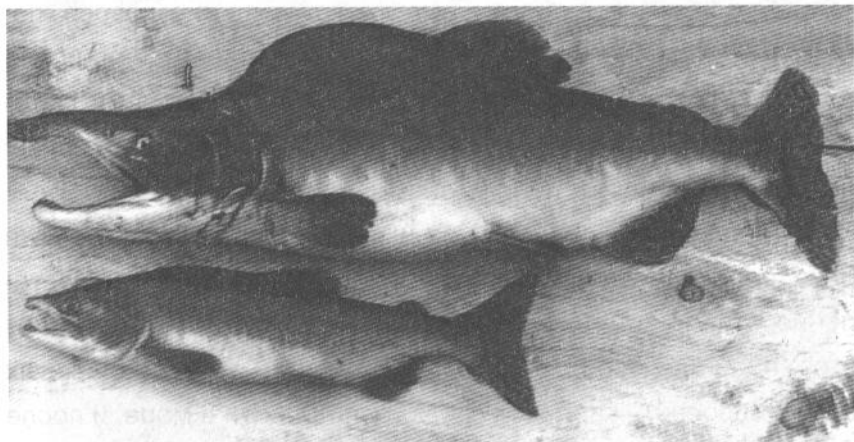


Рис. 37. Карликовый самец горбуши по сравнению с обычным

Для камчатской горбуши плодовитость небольшая - 1519 икринок. Инкубационный период 110-130 дней. Выходит молодежь из икры обычно в декабре и до весны живет в гнездах, а, выйдя из бугров, тут же скатывается в море. «Речной» окраски у молодежи нет, так как период её жизни в реке очень короткий.

Нерка, возвращающаяся из моря в реку, имеет пестрый возрастной состав. Идут в ту реку, где родились.

Преодолев все препятствия и облюбовав подходящее неглубокое и тихое местечко, нерка начинает постройку гнезда.

Устраивая гнездо, рыбы становятся вертикально и размахивают хвостами из стороны в сторону, при этом песчинки

«разбегаются». Образуется сначала небольшое углубление, а затем и яма до 30-40 см глубиной и шириной. В нее после нереста сверху рыбы набрасывают высокий бугор. И все это хвостами! Но и такая основательная защита кажется недостаточной, и мать не отходит от гнезда еще дней десять, отгоняя тех, кому придет в голову мысль устроить гнездо на этом же месте.

Отложив икру, производители, как и другие лососи, погибнут. Тела уснувших рыб, замыкая круговорот веществ в природе, разлагаются и превращаются в питательный материал для планктона, который в свою очередь пойдет в пищу подрастающему поколению (рис. 38).

Молодь, появившаяся из икры, начинает свою жизнь в реке, переходя из одной возрастной группы в другую, и постепенно скатывается в море. Есть и некоторое отступление от этого правила. Небольшая группа рыб (как и у вышеописанных видов лососей) - карлики - отказываются идти в море, и после второго или третьего года жизни они благополучно нерестятся в реке, так и не выйдя за ее пределы.

Чавыча - самый крупный из дальневосточных лососей. Её вес иногда достигает 45 кг. Длина самца до 92 см, самок – 89 см. Созревает от 4 до 7 лет. По Юкону идет до 4000 км. Нерестится раньше других дальневосточных видов лососей. Чавыча во время хода на нерест перепрыгивает через водопады, на перекатах ползет на брюхе. И все-таки добирается до верховьев рек. Здесь выметывается икра. Плодовитость больше других лососей – до 14,3 тыс. икринок. После икрометания рыба, несмотря на свою могучесть, все равно слабеет, течением ее выносит в океан и она гибнет.



Рис. 38. Погибшие самки

Молодь в реке проводит иногда до двух лет. Есть также жилые самцы, они созревают, не выходя в море. Их длина 10-15 см. Они участвуют в нересте наравне с проходными самцами.

Таким образом, у дальневосточных лососей нерест односторонний. Все проходные отнерестившиеся особи погибают. В этом явлении есть определенное биологическое значение. С одной стороны, происходит создание для молодежи кормовых ресурсов через разложение тел погибших особей. На этой основе идет развитие кормового планктона. С другой стороны, как нам представляется, кормовой запас для восстановления двух производителей был бы гораздо больше, чем пищевые траты для выращивания двух молодых особей.

На примере атлантического лосося (шотландского) выявлена интересная способность мигрирующих рыб. Как оказалось, они ориентируются сначала по солнцу, а затем по запаху. Предполагается, что шотландский лосось, пока он проходит путь к нересту от морских «пастбищ» (от берегов Гренландии до Шотландии – 4000 км) к устью своей родной реки, он совершает первый этап миграции, ориентируясь по солнцу (как и птицы). Лососи теряют эту способность, если небо покрыто облаками. Пойманные особи в лабораторных условиях руководствуются искусственным «солнцем».

Навигация по солнцу является, вероятно, достаточно точной, для того, чтобы лосось оказался на расстоянии около 100 км от своей родной реки. Высказано предположение, что, начиная с этого места, рыба отыскивает путь вверх по реке, руководствуясь другими ориентирами (Бертон, 1972). На одно и то же место возвращалось до 10 тыс. и более отмеченных особей и ни один не сбивался с пути. Удалось доказать, каким образом лосось улавливает особый запах своего родного водоема.

Хеморецепторы у лососевых рыб лежат в неглубоких U-образных трубочках, расположенных прямо впереди глаз. Вода входит в один конец трубочки, проходит над хеморе-

цепторами и выходит из другого конца, прогоняемая пульсирующими движениями микроскопических ресничек или током воды по поверхности кожи, вызванным движениями рыбы. Эксперименты показали, что если закрыть ноздри тампонами, рыбы совершенно теряют способность находить верный путь. Вместе с тем лососи, ноздри которых не были закрыты, находили дорогу к «дому» даже в том случае, если их выпускали в реку выше их родного протока. Они плыли вниз по течению навстречу массе других лососей, поднимавшихся вверх, пока не находили правильный путь.

Эти данные были подкреплены результатами электрофизиологических исследований. Нескольким лососям, выловленным на нерестилищах, пропускали через ноздри воду, взятую в разных участках реки. Когда хеморецепторы рыбы омывались водой из ее родного притока, в обонятельной луковице, находящейся в основании мозга, наблюдалась мощная электрическая активность. Однако вода из чужих нерестилищ не вызывала никакого ответа. Вместе с тем под действием воды, взятой из реки ниже нерестилища подопытного лосося, в его обонятельной луковице можно было наблюдать слабую реакцию.

Химический анализ, как показал Р. Бертон (1972), не выявил существенной разницы между пробами воды, взятыми из разных притоков реки, но при исследовании реакции рыб на воду, обработанную различным образом, удалось установить, что растворенное в воде вещество, которое привлекает рыб, имеет растительное или животное происхождение.

Завершая рассуждения о популяционной форме заботы о потомстве, следует сказать, что существуют и другие варианты, сводящиеся к более «узким» отношениям между полами.

Один карликовый вид удильщика разрешает проблему

воспроизводства весьма своеобразно: молодой самец хватается самку челюстями и не разжимает их, пока его рот не вырастет в ее тело. После этого все органы самца, за исключением половых, атрофируются. Всю дальнейшую жизнь его кормит самка, а он за это оплодотворяет ее икру (рис. 39). Это один из примеров, гарантирующих виду условия, обеспечивающие появление потомства.

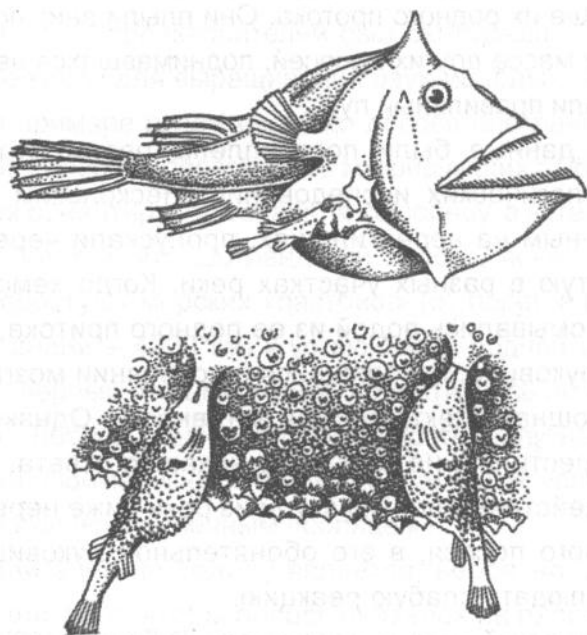


Рис. 39. Карликовые самцы различных удильщиков

Формы заботы о потомстве разнообразны, но все они направлены на реализацию основного закона живой природы, указанного выше.

По-своему этот вопрос решен у пинагора. Нерест у него на малых глубинах, часто в приливно-отливной зоне. Здесь он устраивает довольно крупные и плотные кладки, структура которых способствует высокому проценту выживания эмбрионов.

А.Н. Житенев (1970), используя акваланг, изучил микро-

структуру кладки пинагора и ее влияние на ход эмбриогенеза. Эти уникальные работы проведены на литорали губ Зеленецкая и Шельпинская (Баренцево море) в мае-августе 1967 и июле 1968 гг.

Пинагор (рис. 40.) - типичный представитель группы литофильных рыб, с хорошо выраженной нерестовой миграцией из более отдаленных районов моря в мелководную прибрежную зону.

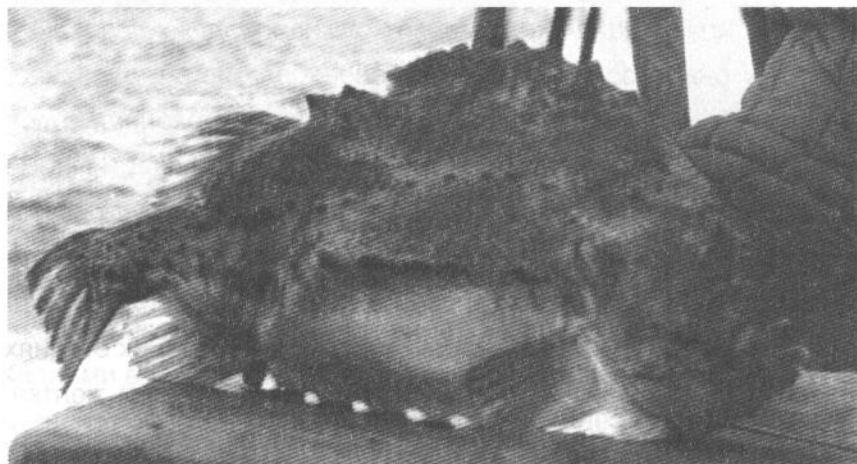


Рис. 40. Пинагор *Cyclopterus lumpus* L.

Нерестится на каменных грунтах с зарослями фукусов и ламинарий в нижней зоне литорали – верхней сублиторали. Плодовитость от 15 до 200 тыс. икринок. Размеры икры от 2,2 до 2,5 мм (Андрияшев, 1954). Икринки правильной шарообразной формы, имеют клейкую прочную и малопрозрачную оболочку. Очень много желтка, среди которого разбросаны капельки жира. По мере развития эмбриона капельки концентрируются в одну большую каплю. Она находится перед головным отделом эмбриона и выполняет функцию гидростатического органа, ориентируя зародыш головой вверх.

Икра пинагора самой разнообразной окраски: желто-зе-

леная, бурая, красно-фиолетовая. Желток и жировые капли содержат большое количество каротиноидных пигментов. По мере развития эмбриона, каротиноиды постепенно переходят из желточного мешка в его тело, где концентрируются преимущественно в хроматофорах. (Соин, 1962, 1964). Ученые предполагают, что каротиноидные пигменты функционально дополняют эмбриональную сосудистую систему. А.И. Смирнов (1950), С.Г. Соин (1956, 1962), Ю.И. Никаноров (1959) считают, что пигментация икры зависит от кислородных условий, в которых она развивается. При менее благоприятном кислородном режиме откладывается икра, пигментированная более интенсивно, и наоборот. Такая зависимость наблюдается даже у икры одного вида, если она выметана в водоемах с разным кислородным режимом. Различная каротиноидная пигментация икры пинагора также связана с разными условиями дыхания даже в одной кладке. Характерно, что на поздних стадиях развития эмбриона наблюдается изменение окраски желтка. В поверхностных слоях желток икринок начинает приобретать буровато-зеленую окраску и к моменту выклева розовая пигментация сохраняется лишь в центральной части желточного мешка. Подобную картину наблюдал А.Н. Житенев (1970) и в кладке керчака. Им высказано предположение, что изменение окраски желточного мешка у эмбрионов пинагора незадолго до выклева связано с появлением покровительственной окраски: выклюнувшиеся личинки имеет буровато-зеленый цвет, очень схожий с окраской ламинарий и фукусов.

Выметанные икринки на субстрате образуют кладку (рис. 41).

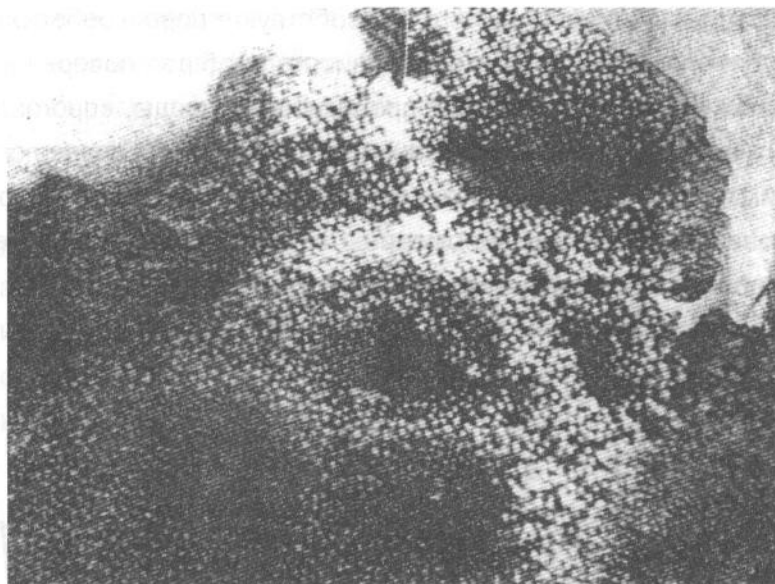


Рис. 41. Кладка пинагора. Вид сверху.

Они плотно приклеиваются друг к другу, соприкасаясь с соседними в 4-5 точках. Общая поверхность соприкосновения составляет 30-40 % площади икринки. Икра, независимо от количества слоев в кладке, не деформируется и между икринками имеются небольшие ходы, по которым может просачиваться вода. Если это условие соблюдается, инкубация икры проходит успешно.

Сторона кладки пинагора, обращенная к субстрату, повторяет его рельеф; поверхность же ее, обращенная вверх, имеет воронкообразные углубления (рис. 42).

Размеры и количество этих углублений зависит от величины кладки (чаще их 4-5). Верхний край углубления образует точно очерченную окружность. Размер найденных кладок составлял в среднем 15x15x10 см, а наиболее крупной – 26x10x10. На некоторых участках икра была уложена в 40 и более слоев. Естественно, что газообмен в таких кладках должен быть на-

пряженным. Улучшению его способствуют воронкообразные углубления. Благодаря им увеличивается общая поверхность кладки, а также облегчается проникновение воды, «прогоняемой» самцом к самым удаленным от поверхности кладки слоям икры. Как удастся самке таким образом отложить икру, пока неизвестно. Есть предположение, что в большинстве случаев, выполнив свою роль, самки погибают.

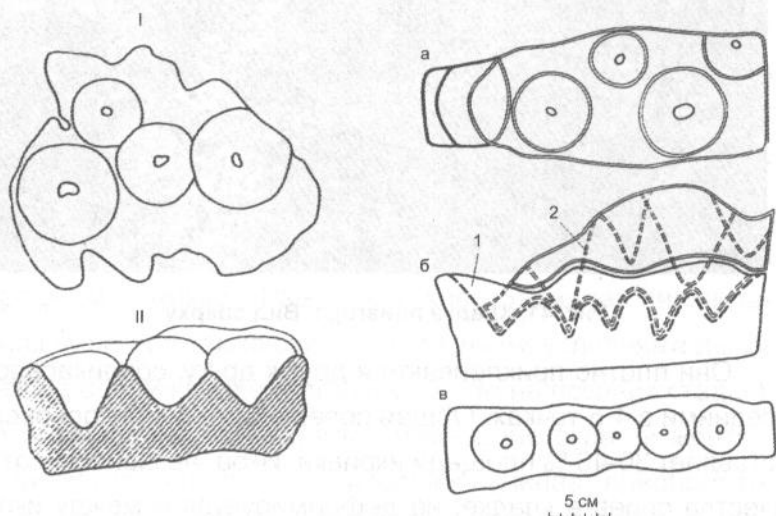


Рис. 42. Схематическое изображение кладки икры пинагора, состоящей из двух порций икры

1 - контуры первой порции икры; 2 - контуры второй порции икры.

а - вид кладки сверху; б - кладка сбоку (пунктиром показаны воронкообразные углубления); в - вид первой порции икры сверху при снятии второй порции.

У самцов пинагора сильно развит инстинкт заботы о потомстве. В его функцию входит водообмен в кладке и защита ее от врагов. Самец держится рядом с нею. Прикрепившись присоской к какому-нибудь камню поблизости от икры, он время от времени покидает свое место и «повисает» над кладкой, усиленно работая грудными плавниками. «Прогон» воды продолжается 1-2 мин., затем пинагор возвращается на свое место и «замирает». Во время больших отливов, когда кладка

обсыхает, самец остается возле нее, поливая икру изо рта и заплескивая воду хвостом. С вылуплением мальков, он некоторое время охраняет их, а те в случае опасности спасаются на теле родителя, облепив его со всех сторон.

Поражает самоотверженность самца, охраняющего кладку. При приближении аквалангиста к гнезду пинагор «повисал» над кладкой и принимал угрожающий вид, оттопыривая плавники. Даже тогда, когда его гладили по спине, «отец» не делал попыток спастись бегством. Извлеченный из воды и посаженный на полчаса в аквариум, а затем вновь выпущенный в море в районе кладки, самец через полтора часа все же отыскал ее и «висел» над кладкой.

Однако через сутки, вторично изолированный более чем на 2 часа, самец к кладке не вернулся. Это, надо полагать, говорит о том, что костистые рыбы обладают памятью, то есть способностью к образной и эмоциональной психонервной деятельности, в самом зачаточном состоянии (Бериташвили, 1974). На основе циркадных ритмов строятся биологические часы (биологическая цикличность). Эксперимент обычно, как артефакт, «врывается» в наследственно отработанные ритмы, сбивая их цикличность. На этом основании можно считать, что в первом случае он не вышел за пределы заданного ПРИРОДОЙ ритма. При повторном опыте генетически заложенный ритм, видимо, был нарушен.

Анализ структуры найденных и наблюдаемых аквалангистом кладок позволяет считать, что они могут состоять как из одной порции икры, так и из икры нескольких порций разных самок. Разные порции находящейся в кладке икры не склеиваются и легко отчленяются друг от друга. В кладке, состоящей из двух порций, икринки второй порции заполнили собой воронкообразные углубления первой порции икры. Одновремен-

но на поверхности кладки второй порции были образованы углубления, не совпадающие с углублениями первой порции икры. Икра нижней порции данной кладки имела буровато-зеленую окраску, верхней – красно-фиолетовую.

Диаметр икринок в исследуемых кладках - 2,21-2,47 мм. Количество икринок не превышало 91,3 тыс. шт. (рис. 43).

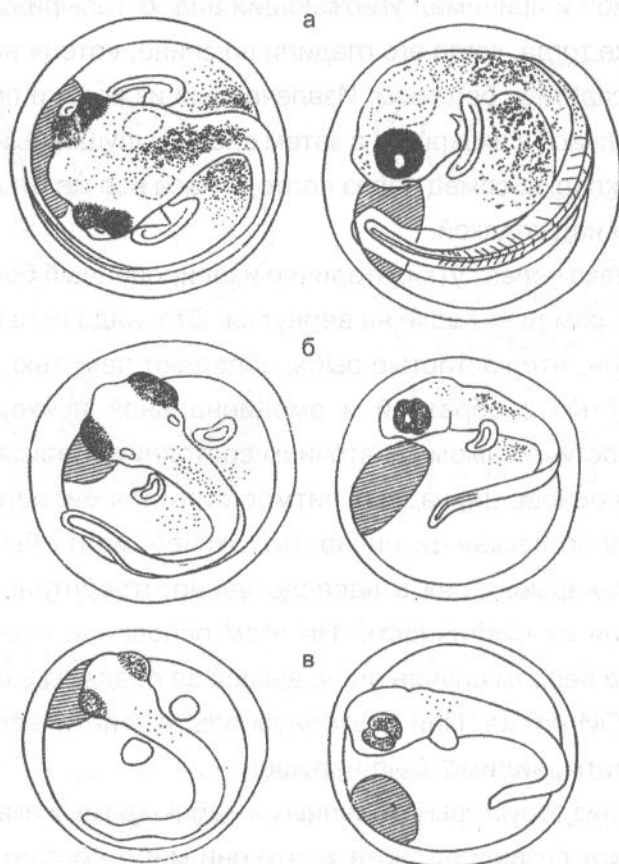


Рис. 43. Эмбрионы из различных слоев кладки пинагора
а – верхние (2-3) слои кладки; б - средние (7-10) слои кладки; в - нижние (35-40) слои кладки.

Наличие толстых, практически не деформирующихся оболочек на икринках способствует некоторой рыхлости клад-

ки, обеспечивая доступ воды ко всем слоям икры. Этим в значительной степени обеспечивается высокое выживание эмбрионов и, в свою очередь, определяется относительно низкая плодовитость (не превышающая 200 тыс. икринок). Существует в Природе взаимозависимость: чем выше выход личинок, тем ниже плодовитость.

Хорошим примером подтверждения такой взаимосвязи может служить луна-рыба. Это пелагический вид, населяющий толщу воды. Луна-рыба не охраняет и не прячет свою икру. Икринки ее плавающие, пелагические, питающие многих пожирателей планктона, поэтому процент выживания молоди в течение года менее единицы. Сама луна-рыба весит около 1,5 т, длина тела до 5 м. У нее среди рыб самая высокая плодовитость в мире – до 300 млн икринок, личинки на теле имеют огромные шипы. Но и это не повышает процент выхода потомства. Такая сверхвысокая плодовитость луны-рыбы – одна из форм воспроизводства вида.

Забота о потомстве прослеживается у самых разных групп рыб, даже отдаленных филогенетически. У хрящевых рыб (акулы и скаты) свой способ обезопасить потомство. У них внутреннее оплодотворение. Самцы имеют совокупительные органы – птеригоподии (рис. 44).

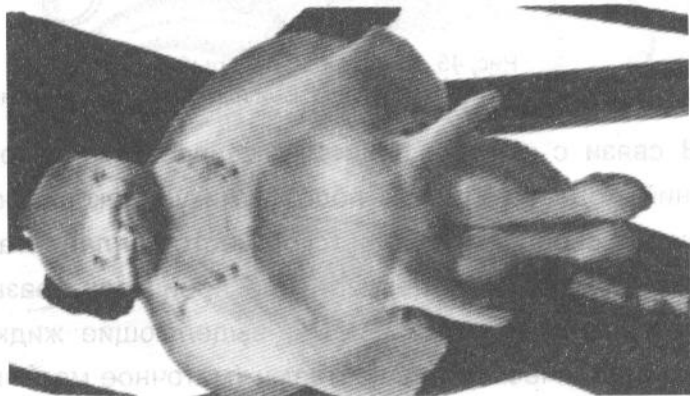


Рис. 44. Птеригоподии

Акулообразные или откладывают небольшое количество яиц, обычно заключенных в твердую роговидную капсулу (рис. 45), или являются живородящими.

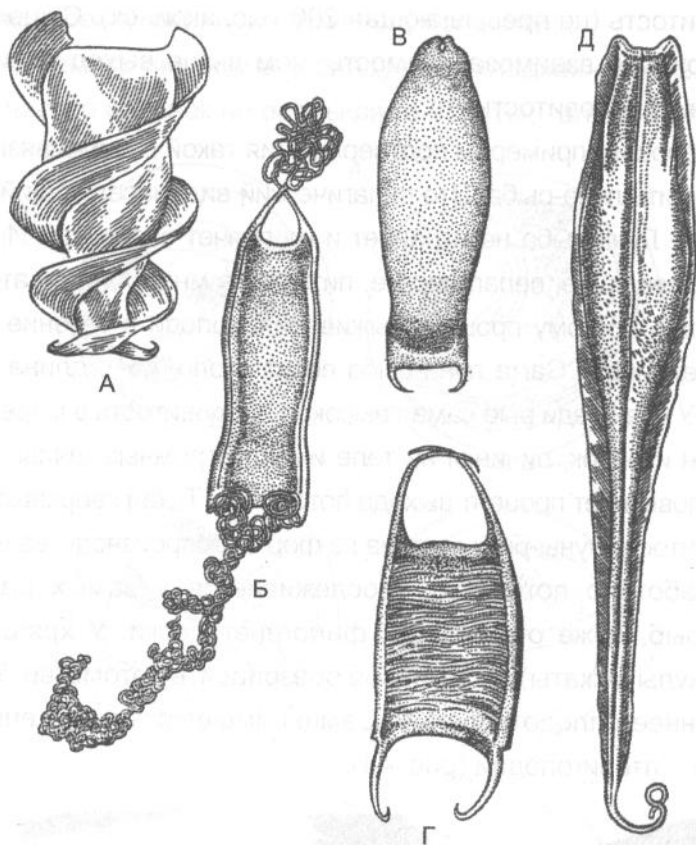


Рис. 45. Яйца хрящевых рыб

А - разнозубая акула; Б - кошачья акула; В - пилонос; Г - скат; Д - химера.

В связи с живорождением развивается ряд приспособлений, конвергентных с подобными у млекопитающих. Образуется своеобразное «детское место» - плацента. Так, у скатов на стенках яйцеводов, где происходит развитие эмбрионов, вырастают ворсинки, выделяющие жидкость, богатую органическими веществами (маточное молочко). У скатов-хвосток длинны ворсинки яйцевода проникают

через брызгальца прямо в пищевод зародыша (рис. 46), что значительно упрощает питание.



Рис. 46. «Молочное» питание эмбриона ската

У некоторых акул оболочки большого желточного мешка зародышей образуют ворсинки, внутри которых проходят кровеносные сосуды. Ворсинки врастают в стенку яйцевода, и с их помощью малыши черпают от матери кислород и питательные вещества (рис. 47).

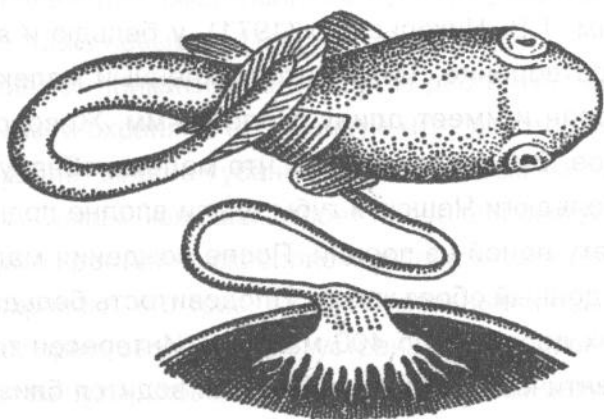


Рис. 47. Зародыш куньей акулы с желточной «плацентой»

Акула – морская лисица, кормит своих детенышей яйцами. У нее малыши, первыми вылупившиеся из яиц, находящиеся в яйцеводах матери, поедают своих собратьев, немного отставших в развитии и еще не успевших выбраться из яйцевых оболочек. Чтобы дети не голодали, мать систематически добавляет в яйцеводы новые порции теперь уже неоплодотворенных яйцеклеток. Развитие длится до года, а на свет появляется всего один-пять акул. Их рост достигает 1,0-1,5 м, и они могут отлично за себя постоять.

Среди костистых рыб примером заботы о потомстве (как конвергентное сходство с живородящими хрящевыми) может быть бельдюга.

Нами в 1964 году в Чешской губе Баренцева моря с глубины 8 м. был добыт экземпляр самки бельдюги. Длина ее составляла 17,4 см, вес – 26,8 г. В полости яичника вынашивалось 14 эмбрионов, длина которых 36-39 мм. Все они были с нерассосавшимся еще желточным мешком (рис. 48). Кроме последних, в яичнике имелись икринки и эмбрионы на разных стадиях развития, что свидетельствует о растянутом периоде размножения (Житенева, 1968). По данным Г.В. Никольского (1971), у бельдюги внутреннее оплодотворение. Только что рожденный малек вполне сформирован и имеет длину около 40 мм. Живорождение порционное. Это говорит о том, что мальки, обнаруженные у самки бельдюги Чешской губы, были вполне подготовлены к вымету одной из порций. После рождения мальки ведут сразу донный образ жизни. Плодовитость бельдюги – от нескольких десятков до 400 мальков. Интересен тот факт, что у атлантических берегов Америки водится близкий вид бельдюги, которая откладывает икру.

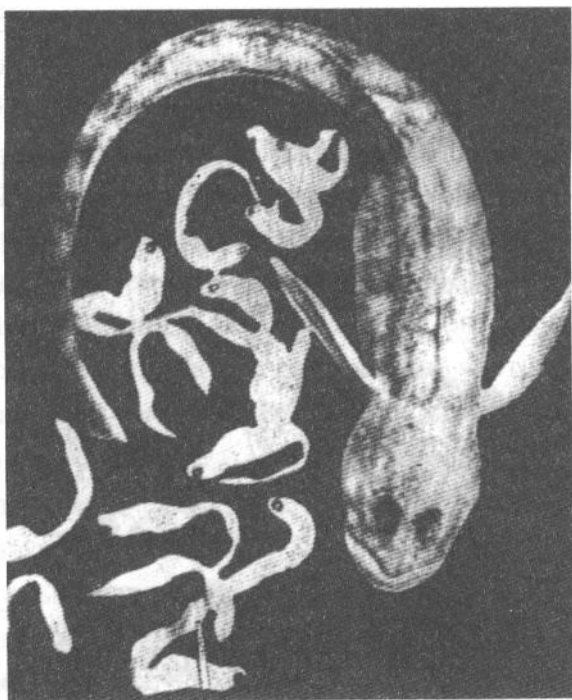


Рис. 48. Самка бельдюги с эмбрионами

Виды разных групп костистых рыб в той или иной степени проявляют заботу о потомстве, и, тем самым, значительно снижают гибель икры и смертность молоди. Плодовитость таких рыб обычно также невысокая (рис. 49).

Устраивают примитивное гнездо из растений, камешков или роют ямки и охраняют отложенную икру некоторые сомы, двоякодышащие, многие губановые и бычковые из окунеобразных и др. Самцы колюшек строят полое шаровидное гнездо из обрывков растений, скрепляемых загустевающей в воде слизью и охраняют его (рис. 49 Б). Отдельные виды мелких тропических пресноводных рыб устраивают на поверхности воды гнездо из пузырьков воздуха, удерживаемых загустевающей слизью, отложенные в такое гнездо икринки охраняются самцом (лабиринтовые рыбы – гурами, петушки, макроподы).

У самок горчаков образуется длинный яйцеклад, при помощи которого небольшая порция икры откладывается в мантийную полость двустворчатых моллюсков (рис. 49 Г), где и оплодотворяется проникшими с током воды сперматозоидами. Вылупившиеся из икринок личинки некоторое время остаются здесь же, под защитой раковины, удерживаясь в складках мантии при помощи крючковидных выростов желточного мешка и колючих чешуек.

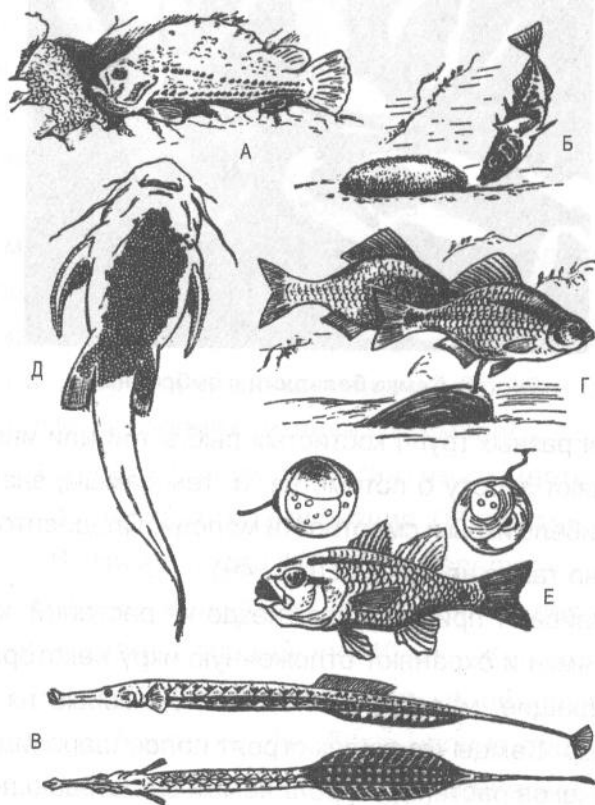


Рис. 49. Забота о потомстве у костистых рыб

А – самец пинагора охраняет икру; Б – самец трехиглой колюшки охраняет гнездо с икрой; В – самец морской иглы, вынашивающий икру в сумке (вверху), вскрытая сумка (внизу); Г – самка горчака откладывает икру в мантийную полость беззубки; Д – самка сома со вдавленными в кожу икринками, Е – самец вынашивает икру во рту (вверху икринки на разных стадиях развития).

Некоторые мелкие сомовые, цихловые из окунеобразных и другие вынашивают икру в ротовой полости. У сомов икру вынашивает самец, у тилапий (cichlidae) – самка, у апагоновых – оба пола. Икра полностью заполняет ротовую полость и рыба в этот период не питается. Вылупившаяся молодь некоторое время при опасности прячется во рту «родителя». Самка тилапии держится около выводка и при опасности, совершая зигзагообразные движения, увлекает его за собой. Самка южноамериканского сома Аспредо выметывает икру на дно и после оплодотворения ложится на нее, вдавливая икринки в набухшую кожу брюха.

Через подходящие к каждой икринке кровеносные сосуды развивающиеся зародыши получают не только кислород, но и питательные вещества. У южноамериканского сома Тахисурус икра заглатывается и развивается в желудке; естественно, что в этот период рыба не питается, а ее пищеварительные железы временно не функционируют (рис. 50.)

У самцов морских игл и коньков (колюшкообразные) на нижней стороне тела развивается образованная складками выводковая сумка, в которую самка откладывает несколько десятков икринок. На внутренней стенке сумки сеть капилляров. Они обеспечивают кислородом развивающихся зародышей. Первое время молодь держится с самцом, скрываясь при опасности в сумке.

У незначительного количества видов костистых рыб развивается яйцеживорождение (Наумов, Карташев, 1979). У них икра задерживается в полости яичника или яйцевода, и личинка вылупляется в момент икрометания (голомяки – индемики Байкала). Самка выметывает 800-2500 икринок. Личинки могут задерживаться в половых протоках до тех пор, пока у них полностью или частично не рассосется желточный мешок. Это

гамбузии, меченосцы, молинезии и другие из карпозубообразных, морские окуни, дюговые.

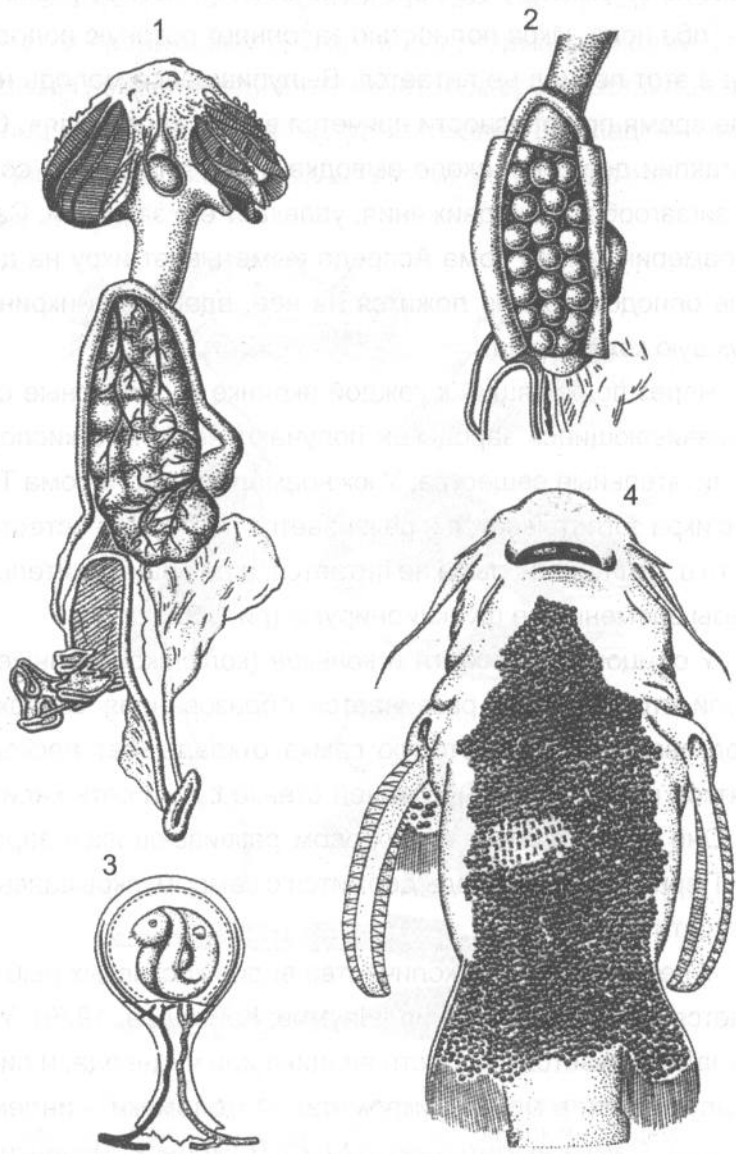


Рис. 50. Охрана икры у сомовых

1 и 2 – вынашивание икры в желудке; 3 и 4 – вынашивание икры на брюхе.

Еще раз мы обращаем внимание на то, что свободно плавающая в толще воды пелагическая икра обычно мелкая. У нее довольно большая жировая капля, увеличивающая ее плавучесть. У некоторых видов это качество икры обеспечивается или обводнением наружной оболочки, или образованием на ней выростов.

У видов, нерестящихся на дне или среди зарослей подводной растительности, икра крупная и тяжелая (демерсальная). В воде наружная оболочка у многих видов с такой икрой становится клейкой, прилипающей к подводным предметам. У некоторых рыб оболочки отдельных икринок слипаются друг с другом, образуя ленты, которые развешиваются на водорослях.

Каким бы проявлением ни была забота о потомстве, она направлена всегда на снижение гибели икры и смертности молоди. И, как правило, плодовитость таких рыб ниже. Самую высокую плодовитость имеют рыбы с пелагической икрой, где рекордисткой является луна-рыба (300 млн икринок), подпитывающая своей икрой многих обитателей толщи воды. Чем надежнее «охрана», тем ниже плодовитость. Она у некоторых рыб может исчисляться даже в единицах штук. Этим отличается большинство хрящевых рыб.

Пищевые анализаторы

Г.В. Никольский оценивает пищевые анализаторы через видообразование (1971). Он считает, что характер питания вида является его видовым свойством, которое формировалось в процессе видообразования. Разнообразие кормов меньше, чем стабильнее кормовые условия. При изменчивой кормовой базе вид приспособлен к большему разнообразию кормов. В соответствии с особенностями питания происходит специализация анализаторов питания, хеморецепторов. У высших позвоночных существует довольно четкая инфор-

мация, идущая через нос – «запах» и информация через рот – «вкус». У рыб понятие о вкусе и запахе в какой-то степени теряет смысл, хотя они обладают невероятно тонкой химической чувствительностью.

У сома хеморецепторы располагаются по всему телу, а называют их (без всякой дифференцировки) вкусовыми почками. Хеморецепторы рыб очень чувствительны к аминокислотам и это очень важно при поисках пищи.

Американские сомики информацию на пищу получают посредством клеток – рецепторов, выполняющих роль органов обоняния и вкуса.

У бентофага сазана основную роль в отыскании пищи играют органы осязания и вкуса.

Самой полезной у рыб можно считать информацию, получаемую при помощи химического чувства, связанную с нахождением пищи. Но эти же химические чувства сообщают об особях другого пола, о появлении врагов, а также об изменении химического состава воды.

По-своему обстоит дело у хищных рыб. Щука ловит добычу или подкарауливая ее, или догоняя. У нее основными органами ориентации на пищу являются боковая линия и глаза. Боковая линия дает ориентировку на движущуюся добычу, а глаза корректируют направление броска щуки. Хищник другого типа – морской ерш. На добычу он бросается из засады. Основной орган обнаружения добычи у него – глаза. Работают и органы восприятия колебаний воды.

Интересно, что в онтогенезе при отыскании добычи происходит смена органов чувств, дающих ориентацию на корм. Так, личинки и молодь воблы и леща пока питаются планктоном, на корм ориентируются глазами и органом восприятия водных колебаний. Взрослая рыба, переходя на питание дон-

ными организмами, ориентируется на пищу при помощи органов осязания и вкуса.

У рыб для осязания пищи вокруг рта на губах имеется, как правило, большое количество чувствующих клеток, иногда расположенных на специальных выростах – усач (рис. 51). Число усов и их величина сильно варьируют. Так, у тресковых непарный усик на нижней челюсти. У тех видов тресковых, которые питаются преимущественно донными беспозвоночными, усик длиннее, чем у хищников. У отдельных сомоиков число усиков – 16, а у некоторых видов этих рыб усики длиннее тела.

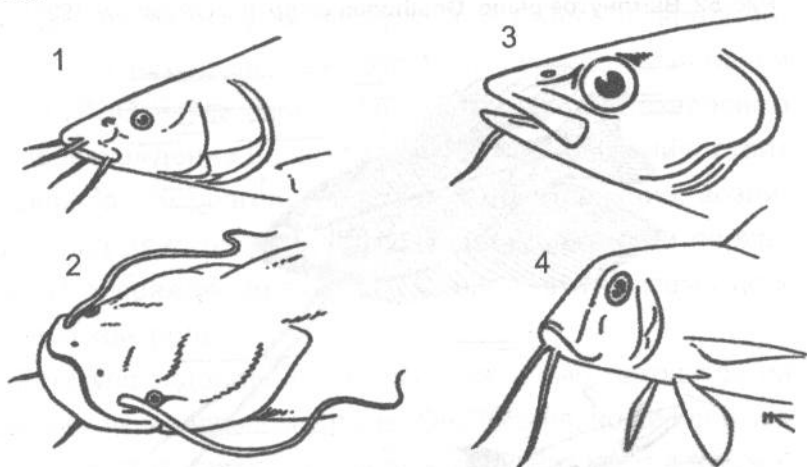


Рис. 51. Усы различного типа у рыб
1 – усач, 2 – сом, 3 – треска, 4 – барабуля.

Многие виды Мормириидей имеют вытянутое в виде трубки рыло с небольшим ротовым отверстием на конце (рис. 52).

На нижней челюсти есть небольшой мягкий вырост, богатый чувствительными нервными окончаниями. Питаясь бентическими беспозвоночными, они при помощи длинного рыла зондируют грунт и извлекают зарывшихся в нем животных. У

некоторых, главным образом глубоководных рыб, лучи парных или спинного плавников удлинены и превращены в органы осязания (рис. 53), органы вкуса развиты в ротовой полости, на усиках (налим) и на лучах плавников (тригла).

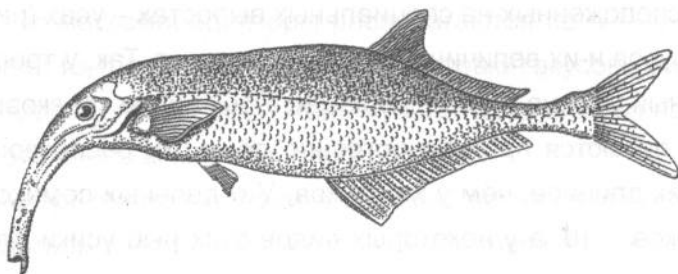


Рис. 52. Вытянутое рыло *Gnathonemus* sp. (по Солдатову, 1928)

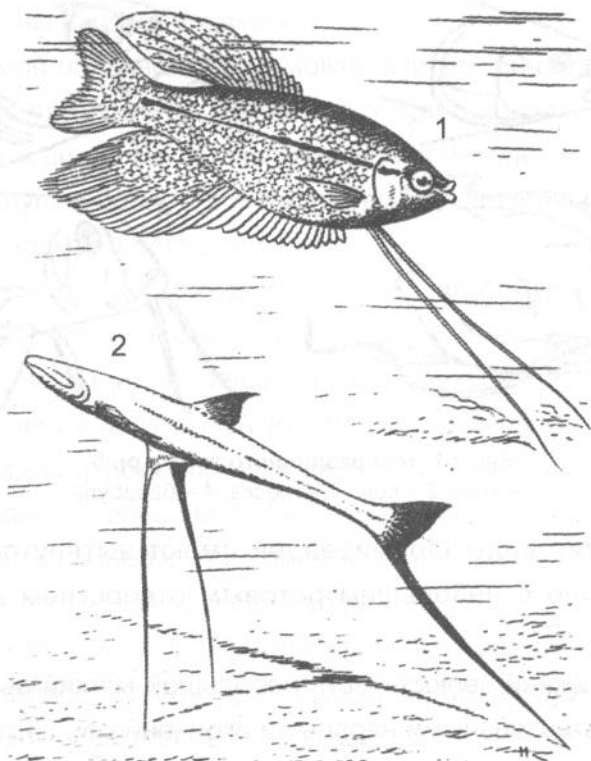


Рис. 53. Удлиненные лучи плавников, служащие органами осязания
1 - гурами, 2 - бентозаурус.

Таким образом, у хищных рыб и планктофагов ведущую роль в отыскании пищи играют органы зрения, а у бентофагов - органы осязания и вкуса.

Анализ многочисленных примеров показывает, что посредством функций анализаторов, которыми наделен организм, осуществляются его контакты со средой обитания и гомеостаз.

Эволюция, как прогрессивный процесс развития, ведет к тому, чтобы эти контакты были оптимальными. А все то, что не укладывается в такие требования, уходит из жизни безвозвратно.

Какая же система первой реагирует на действие агента, нарушающего гомеостаз? Это ретикуло-эндотелиальная система (РЭС). Она свойственна всем рыбам независимо от их происхождения и систематического положения, стоит как «форпост» и реагирует первая в цепи реакций, возникающих под действием повреждающего фактора и первая отражает повреждение тканей. Наконец, эта система доступна для контроля.

Ретикуло-эндотелиальная система у рыб находится на высоком функциональном уровне. Она сходна, но не идентична этой системе у гомойотермных животных. Различие в том, что у рыб имеются фагоцитирующие активные клетки, играющие роль опорного эпителия в жабрах. Кроме того, у рыб скопления пигментированных макрофагов произвольно разбросаны в паренхиме печени, почек и селезенки. Эти клетки обладают способностью к гипертрофии, приобретают округлую форму и фагоцитируют частицы, приносимые кровью. Также эти клетки имеют на своей поверхности участки для иммуноглобулинов и комплементов.

У высших костистых рыб скопления пигментирован-

ных макрофагов состоят из разного количества клеток – от нескольких штук до очень большого их числа. Они образуют округлые островки диаметром от 40 до 1000 мкм. Обычно края таких островков ровные, а иногда создается впечатление, что вокруг образовалась капсула или тонким слоем собрались лимфоциты.

Клетки внутри скоплений – преимущественно макрофаги с неправильными трудно различимыми контурами и пузыревидными ядрами. Их цитоплазма содержит вещество, имеющее окраску от черной до желтоватой, или фагоцитированные организмы. Размеры этих клеток от 10 до 30 мкм. Среди них могут попадаться и настоящие меланоциты. Это более мелкие (7-15 мкм) клетки с цитоплазмой, плотно заполненной гранулами, имеющими окраску от коричневой до черной. Клеточные пигменты расположены внутри мембраны, окружающей вакуоли.

Обычно окраска скоплений пигментированных макрофагов у высших рыб желто-коричневая. Их распределение в паренхиме печени, селезенки и почек (головной и задней) случайное, но чаще всего они лежат ближе к кровеносным сосудам. При некоторых патологических процессах скопления макрофагов находятся также в стенках кишечника, в брызжейке и соединительной ткани.

Скопления макрофагов могут различаться внешне в зависимости от вида рыб, что связано с их эволюцией. У лососевых такие скопления мельче, их форма менее правильная, они кажутся более темными. У высших костистых рыб в скоплениях имеются как макрофаги, так и меланоциты. Последние преобладают у лососевых, в отличие от содержания скоплений у высших костистых рыб.

Пигменты рыб

Пигменты, содержащиеся в макрофагах, представлены гемосидерином, цероидом и меланином.

Гемосидерин представляет собой эндогенную, возникшую из гемоглобина, форму запасного железа. Следовательно, он является естественным и важным компонентом метаболизма гемоглобина. При разрушении эритроцитов гемоглобин распадается на железо, биливердин и глобин. Железо в виде ферритина или связанное с трансферритинами в макрофагах сохраняется в селезенке, либо переносится в ткани, в которых формируются эритроциты. Там оно входит в состав гемосидерина, образуя в цитоплазме коричневые и черные гранулы. Наличие его в селезенке, как рыб, так и теплокровных животных – явление нормальное.

Избыточное накопление этого пигмента или обнаружение его в других органах известно под термином гемосидероз и является по существу метаболическим, но в большинстве случаев он вызывается внезапным снижением содержания гемоглобина. Гемосидероз наступает обычно после гемолитической анемии.

Меланин – пигмент, который является комплексным полимером точно не установленного строения. Он образуется из аминокислоты тирозина или из катехоламин-эпинефрина. Содержится в кожных покровах большинства животных и вызывает коричневую или черную окраску. У рыб меланин содержится в меланоцитах, меланофорах и макрофагах. Точно не известно, являются ли все три типа клеток меланогенными. Скорее всего, это можно сказать о двух первых типах клеток, а макрофаги меланосомы приобретают.

Интересно отметить, что относительно большие количества меланина чаще образуют скопления у холодолюбивых

рыб или у особей, выдерживаемых в холодной воде. Х.С. Кош-тоянц (1950) считает, что клетки, содержащие меланин, играют важную роль в организме в процессе терморегуляции. По-видимому, меланин выполняет две функции: защитную и деструктивную. Защитная функция меланина сходна с витамином Е, который является электронным донором и взаимодействует с предшественником свободного радикала. Меланин может адсорбировать свободные радикалы или препятствует течению цепных реакций свободных радикалов, предохраняя клетку от активных веществ, образуемых в процессе липидного окисления. Его присутствие в клетках, осуществляющих накопление насыщенных липидов, само собой разумеется. В то же время, защитная функция приписывается меланин-содержащим клеткам рыб, расположенным в тканях и органах, особенно в почках, селезенке и печени. Они также связаны с пероксидазно-медиаторной бактерицидной системой, обеспечивающей адсорбцию свободных радикалов, способствуя, таким образом, снижению повреждения тканей хозяина. Усиление активности свободно-радикальных процессов и увеличение токсичных продуктов метаболизма липидов снижает стойкость эритроцитов.

Цероид или липофусцин. Это желтовато-зеленый аутофлюоресцентный пигмент, продукт распада липидов в процессе их окисления и деструкций тканей. Значительное количество этого пигмента наблюдается у рыб при недостатке витамина Е или при прогоркании жиров.

Каротиноид – «дыхательный» пигмент желтоватых и красноватых тонов. Важной функцией каротиноидов в тканях животных является создание совместно с миоглобином внутриклеточного депо кислорода, позволяющего этим клеткам компенсировать малую скорость поступления кислорода в них

в условиях гипоксии, вызванной патологическими изменениями (старение) или обитанием при низком парциальном давлении кислорода.

Исходя из этих предположений, связь каротиноидов с процессами размножения может быть понята как приспособительная реакция организма, направленная на максимальную выживаемость потомства в условиях возможного дефицита кислорода в среде обитания (Соин, 1967). Чем в менее благоприятных условиях дыхания развивается икра, тем она более ярко окрашена. Наиболее богато обычно развита пигментация у икры фитофильных и литофильных рыб. Фитофильные рыбы размножаются среди растительности, откладывая икру в стоячей или слабо текущей воде на вегетирующие или на отмершие растения. При этом условия дыхания очень сильно варьируют. К этой группе принадлежит сазан, лещ, окунь, щука и многие губаны и другие.

Литофилы размножаются на каменистом грунте обычно в реках, на течении или на дне олиготрофных озер и прибрежных участков морей, обычно, но не всегда, в благоприятных условиях дыхания. К этой группе относятся осетровые, (с их черной, богатой меланином икрой), обыкновенный усач, подусты и лососи. Так, из дальневосточных лососей (с их богатой каротиноидами икрой) при наиболее благоприятном кислородном режиме развивается икра горбуши, имеющая весьма слабо развитую пигментацию. Наиболее ярко, в малиново-красный цвет, окрашена икра нерки, обычно закапывающей икру в грунт озер в местах выхода ключей, где вода бывает бедна кислородом. Слабо развита пигментация у пелагической икры камбал, трески, многих сельдей и др., развивающаяся в толще воды, богато насыщенной кислородом.

Вторая функция каротиноидов – антиокислительная. Мы

говорили о том, что ход лососевых рыб на нерест происходит из моря в реки. Картина эта, о чем уже шла речь, удивительно необычная и яркая. Спокойно текла река. Вдруг она забурлила. Это сплошной лавиной пошла по реке рыба. Косяки наткались на препятствия. Рыба прыгает через камни, выскакивая из воды на 2-3 м. Преодолевая завалы из упавших в воду деревьев, она идет низом, протискиваясь между ними у самого дна, и верхом - выставляя плавники из воды, рыба движется полчищами, словно солдаты плечом к плечу. Она стремится в верховья реки.

Что же дает возможность лососевым один раз в жизни, в период нереста – икрометания, приспособиться к существованию в пресной воде.

Московские биофизики установили, что во время своего путешествия к месту нереста, не питаясь, эти рыбы растрачивают почти весь жир, накопленный в морской воде. При переходе из соленой воды в пресную окисление жира в клетках идет очень быстро и может привести к гибели. Чтобы этого не случилось, Природа снабдила лососевых в большом количестве веществом, которое не дает быстро окисляться жиру в клетках. Этот окислитель – каротин. Вот почему мясо рыб красное. При изучении тканей кеты и горбуши было замечено, что изменение сверхслабого свечения зависит от содержания в клетках каротина.

В итоге следует еще раз напомнить, что скопления висцеральных макрофагов, «нафаршированных» пигментами, обладают свойствами, делающими их пригодными для наблюдения за состоянием здоровья рыб. Макрофаги первыми вступают в соприкосновение с чужеродными антигенами и удаляют эндо- и экзогенные токсические вещества, концентрируя их в определенных тканях. Они накапливают пигменты, наличие которых

отражает начало патологического процесса, включая деструкцию тканей.

Мы вернулись к функциональным особенностям РЭС, которая стоит на страже гомеостаза живущего организма. Однако при всей уникальности этой системы, защита организма осуществляется и рядом других комплексов, начиная с их поверхностных образований. Функция последних также направлена на сохранение жизни.

Но, прежде всего, о хроматофорах и изменении окраски у рыб. Хроматофоры подразделяются на несколько типов. Наиболее обычные и заметные - меланофоры. Широко распространены также ксантофоры, содержащие желтый пигмент; эритрофоры – красный, иридофоры – белый пигмент. Кроме того, у многих рыб хроматофоры содержат мелкие скопления мерцающих плоских кристаллов, которые придают им зеленовато-синюю окраску. Эти хроматофоры получили название иридосом (Проссер, 1978).

Наблюдаемые у рыб реакции на свет и темноту, а также на белый и черный цвета фона, в основном обусловлены активностью меланофоров. На ранних стадиях развития у рыб обнаружен период первичных реакций на свет: они темнеют на свету и светлеют в темноте. Глаза в этих реакциях не принимают участия, поскольку еще не функционируют.

Вторичные реакции после вылупления уже обусловлены раздражением органов зрения. Первичные ответы при этом остаются, но вторичные – доминируют. У ряда видов рыб стадия первичных реакций не отмечена (фундулюс, гамбузия и др.). Замена первичных цветовых реакций вторичными отмечена у молодых особей окуня и лососей. Интересно, что у многих видов рыб, у которых в норме имеются вторичные реакции на свет, после ослепления проис-

ходит возвращение к первичным реакциям.

Вторичные световые реакции у рыб, как упоминалось выше, полностью зависят от глаз. В этих реакциях участвуют нервные пути, идущие от глаз в центральную нервную систему, а оттуда или к эндокринным железам, которые действуют на хроматофоры путем выделяющихся в кровь гормонов, или через эфферентные нервные пути прямо к хроматофорам, где нервными окончаниями выделяются химические медиаторы. Гуморальные и нервные механизмы во многих случаях могут действовать совместно.

У рыб вещества, циркулирующие в крови, обычно действуют совместно с нервной системой на вторичные реакции меланофоров, возникающие в ответ на световые раздражения. У более примитивных позвоночных, таких как круглоротые и пластинчатожаберные, имеющих только безнейронные хроматофоры, реакция обусловлена одним действием гормонов. В то же время многочисленные исследования, проведенные на рыбе фундулус (карпозубые), показали, что у нее преобладает нервный механизм управления меланофорами. Изменение окраски происходит очень быстро: через одну-две минуты достигается почти максимальное изменение цвета. На этом основании была выдвинута гипотеза, согласно которой гуморальная регуляция филогенетически является более древней по сравнению с нервной, появившейся в более поздний период эволюционного развития костистых рыб. Прямая нервная регуляция, обеспечивающая более быструю реакцию на цвет фона, стала возможной благодаря тому, что изменения самих меланофоров стали более быстрыми.

Значительно меньше, чем о меланофорах, известно о регуляции эритрофоров, ксантофоров, иридофоров и иридосом.

Изменение окраски, обусловленное перемещением пигментов, а также изменением их количества в особых органах хроматофорами, обнаружены у многих пластинчатожабрных и костистых рыб. Эти изменения окраски в большинстве случаев представляют собой характерное адаптивное приспособление животного к цвету фона посредством функциональной связи между органами зрения и хроматофорами.

Итак, хроматофорной системе можно приписать несколько функций:

- 1) защитная и агрессивная окраска;
- 2) терморегуляция;
- 3) защита от интенсивного освещения;
- 4) брачная расцветка.

Теперь целесообразно вернуться к защите организма его поверхностными образованиями. К ним можно отнести слизь, кожу, чешую, жучки осетровых, различные шипы (в том числе с ядовитыми железами), электрические органы и т.п.

Секреторный аппарат кожных покровов рыб

Особенности экологии разных видов рыб обуславливают разнообразие функционального значения слизистого вещества, которое выделяется на поверхность тела одноклеточными кожными железами. Изучение было начато с морфологии клеток, способов выделения секретов, его химического состава у хрящевых и костистых рыб. Несомненный интерес представляет изучение секреторного аппарата эпидермиса хрящевых ганоидов (осетровых). Это одна из древнейших групп рыб, время происхождения которых сравнимо с акуловыми рыбами.

Экология многих видов различных групп рыб является переходной формой от обитания в пресной воде к морской. Строение секреторного аппарата осетровых оставалось долго не исследованным, хотя оно и представляет большой

интерес как в аспекте изучения эволюции секреторного аппарата, так и закономерностей изменений, связанных с особенностями экологии.

В то же время было выяснено, что у костистых одноклеточные железы эпидермиса, продуцирующие на поверхность кожи слизь, бывают нескольких типов. Железистые клетки очень разнообразны по своим размерам, форме, тонкой структуре, количеству и качеству выделяемого секрета. По химическому характеру секретиремого вещества все кожные железы костистых рыб делятся на две большие группы: первая группа - собственно «слизистые» мукополисахаридного состава; вторая - белковые железы, которые помимо химического состава секрета различаются по целому ряду морфологических признаков (по форме, местоположению в эпидермисе, способу выведения секрета и т.д.) (Калюжная, 1978).

У осетра и севрюги были обнаружены секреторные клетки двух типов: слизистые и белковые.

Секрет слизистых клеток содержит нейтральные и кислые мукополисахариды. В организме эти вещества выполняют защитную функцию (характерную для кислых мукополисахаридов). Слизь осетровых играет значительную роль при переходе из морской воды в пресную, так как в ней естественно повышается осморегуляционная и бактерицидная функции слизи. Белковые железы в эпидермисе осетровых, в отличие от костистых рыб, морфологически не обособлены. В эпидермисе осетра белковый секрет продуцируется в сферических клетках, а у севрюги – в грушевидных. У костистых же рыб и в сферических, и в грушевидных клетках вырабатывается секрет только мукополисахаридного состава. Естественно, что и выделение секрета на поверхность тела у осетровых осуществляется иначе, чем у костистых рыб. У осетровых он поступает

на поверхность тела прямо из железы, в то время как у костистых рыб белковый секрет всегда выделяется в межклеточное пространство, а уж затем на поверхность тела. Интересно, что относительное количество желез у осетра гораздо больше, чем у севрюги. Этот факт пытаются объяснить различием в экологии молоди осетра и севрюги. Молодь севрюги скатывается в море в возрасте от нескольких недель до нескольких месяцев, а молодь осетра при достаточных кормовых ресурсах держится в реке до двух-трех лет.

Стерлядь по своей экологии отличается от первых двух видов осетровых, что и нашло отражение в строении секреторного аппарата. В эпидермисе ее имеются железы только одного типа – сферические, секрет которых мукополисахаридного характера, причем нейтральные мукополисахариды преобладают. Из литературных источников известно, что они способны образовывать растворы высокой вязкости, т.е. придавать большую плотность слизистому веществу, что улучшает его защитные свойства. Живет стерлядь в реках на местах с быстрым течением, поэтому для нее важна гидродинамическая функция слизи, осуществляемая нейтральными мукополисахаридами.

Рассуждения эти кажутся вполне справедливыми, но они проведены без учета жилой формы осетра. Обитает он в реках (в настоящее время в Волге) и по экологии близок к стерляди. Очень вероятно, что секреторный аппарат его кожных покровов близок к данному виду пресноводных осетровых и определяется не систематикой вида, а его экологией.

Известно, что у рыб, обитающих в мутных реках, вырабатывается ряд приспособлений, снижающих негативное влияние взвеси на организм. Так, у лопатоноса и голецов немахи-

лус произошло резкое уменьшение размера глаз, за счет чего сократилась незащищенная поверхность, которая могла быть повреждена взвесью. Малоглазость гольцов связана еще и с тем, что они, как донные рыбы, ищут пищу главным образом органами осязания. В процессе онтогенеза у них идет относительное уменьшение глаз, но появляются усики, чем и определяется переход на донное питание (Ланге, 1950).

Взвесь в воде затрудняет дыхание рыбы, тем не менее, выделяемая кожей слизь быстро осаждает взвешенные в воде частицы. Американскому чешуйчатнику лепидозирен коагулирующие свойства слизи помогают жить в иле водоемов Чако. Быстрое осаждение мути приводит к тому, что рыба как бы окружена футляром с чистой водой. Это предохраняет жабры от забивания.

Оригинально использование слизи некоторыми рыбами, живущими в Индийском океане. Перед сном такая рыбка выпускает изо рта клейкую прозрачную слизь, в которую сама же и «закутывается» как в «ночную рубашку». Спрятавшись в темные места, рыбы спят в слизистом застывшем «коконе», прекратив за его пределами общение со средой (в чистоте и безопасности). Утром ночное одеяние сбрасывается.

Интересен способ использования слизи у рыбы протоптерус аннектенс, которая создает себе кокон, чтобы пережить периоды засухи. Обитает она в водах субтропической Африки в районе о. Цейлон. По мере исчезновения воды, слизь вокруг рыбы затвердевает, образуя вокруг нее подобие защитного футляра. У головы остается отверстие, через которое она дышит. Живет протоптерус в это время лишь за счет собственных резервов – накопленного в теле жира. Так эта удивительная рыба дожидается возвращения воды. Стоит кокону оказаться в воде, и она вновь оживает.

Оригинальная рыба, живущая в Красном море, не плавает. Дно песчаных лагун местами покрывается какими-то странными стеблями, поднимающимися вверх. Они медленно колышутся. Только вблизи можно разглядеть, что это живые организмы. У них большие глаза, рот, жаберные крышки и крошечные грудные плавники. Все говорит о том, что это рыбы. Покачиваясь, небольшие существа открывают рты и захватывают проносимых водой мелких животных - планктон. Малейшие колебания воды, небольшой всплеск – и рыбы исчезают, словно растворяются, не оставляя никаких следов на песчаном грунте.

Оказалось, что эти необычные рыбы – родственники морских угрей конгрид. Назвали их трубочными угрями. Угорь роет в грунте трубку-нору длиной 30-50 см. выделяемый рыбой особый слизистый секрет скрепляет стенки песчаной трубки, становящейся постоянным местом пребывания угря и надежно защищающей его от врагов. В тихую погоду этот угорь высывается из жилья наполовину или даже больше, но обязательно оставляет в трубке хвост. Стоит появиться врагу – рыба мгновенно прячется и забрасывает вход струей песка. На песчаном дне не остается никаких следов норки.

Слизистые железы, характерные для водных организмов, обеспечивают не только улучшение гидродинамических характеристик тела, но выполняют и другие функции. У основания колючек и шипов расположены специализированные ядовитые железы, ведущие свое происхождение от слизистых желез кожи. Сочетание в ядовитом аппарате ранящего приспособления с железой, вырабатывающей смертоносный секрет, можно наблюдать у скатов, скорпеновых и других рыб. Это пример совершенной формы «индивидуального средства химической защиты».

У скорпены, обитательницы Атлантического и Тихого океанов, в основании колючих лучей плавников под кожей расположены железы – мешочки с ядом. При надавливании на шип оболочки железистых клеток лопаются. Если наступить на рыбу, зарывшуюся в гальку либо ил, шипы вонзаются в ногу, а яд попадает в рану. В результате нога распухнет, а человек может даже умереть. Правда, местные жители употребляют эту рыбу в пищу, предварительно умело обработав ее.

Скорпена обладает еще одним замечательным защитным свойством. Она меняет свою окраску в зависимости от окружающей среды и способна становиться то коричневой, то зеленой.

Другой тип концентрации ядов – надорганизменный, популяционный – связан с локализацией токсинов преимущественно во внутренних органах тела, особенно в половых (Орлов, Гелашвили, Ибрагимов, 1990). Неслучайно концентрация токсинов у таких рыб максимальна в период нереста. Это можно трактовать как адаптацию, направленную на поддержание численности популяции. Примером могут служить представители семейства карповых, имеющие ядовитые половые продукты (маринка, осман, обыкновенный усач). Отравление вызывает икра османов и усачей, а у маринки, к тому же, и брюшина.

Совершенно неповторимый способ защиты у маленькой рыбки пардахирус марморатус, направленный против страшных, зубастых и кровожадных, ловких и быстрых хищников – гигантов морей – акул. Как рассказывает Н.П. Колпаков, эта рыбка-невеличка, плоская как камбала, живет в Красном море, кишачем акулами. Она совершенно не боится «грозы морей», которая ничего с ней поделаться не может. Уже попав в пасть хищницы, рыбка выпускает молочно-белый яд, действующий

мгновенно, парализующий челюсти акулы в считанные доли секунды, так что в результате рот ее остается открытым. Ошеломленный прожорливый враг в панике исчезает не в состоянии какое-то время захлопнуть пасть. При возобновлении попытки проглотить добычу яд срабатывает с потрясающим эффектом.

Каждый пример, демонстрирующий работу секреторного аппарата эпидермиса - индивидуальный вариант адаптации вида к окружающей обстановке. При этом секрет, выражаясь по-разному (коагуляция взвеси, ядовитые свойства слизи, строительный материал из нее и т.д.), осуществляет свою основную роль – защитную. А такое защитное приспособление, как колючки, не только оборонительное оружие, но и средство визуального увеличения размеров рыбы, что делает ее менее доступной для поедания хищниками. У тихоокеанских подкаменщиков при растопыривании жаберных крышек ширина головы увеличивается более чем вдвое. Подобный способ защиты приводит к тому, что вооруженные им рыбы уходят от преследования хищников, будучи меньших размеров, чем невооруженные (Никольский, 1971). Колючки и шипы, снабженные или не снабженные ядовитыми железами, обычны у медленно плавающих донных и придонных рыб. У пелагических рыб такие защитные средства развиваются гораздо реже и чаще в хвостовой области. Это связано с тем, что донные рыбы обороняются на месте, а пелагические стремятся избежать встречи с хищником.

Некоторые рыбы, нападая или защищаясь, могут генерировать электрический ток. Еще древним грекам было известно, что рыбы странным образом могут воздействовать на человека, вызывая у него шоковое оцепенение. Объясняли это явление за счет действия какого-то яда, не связывая никоим

образом с электричеством. Нельзя не рассказать историю, превратившуюся уже в легенду, как европейцы – первые завоеватели Америки, - в поисках золота в истоках Амазонки в непроходимых лесах и болотах нашли свою смерть. «Отряд достиг цепочки соединенных между собой мелких луж. Но индейцы, - проводники–носильщики, - категорически отказались войти в воду. В глазах их отражался ужас. Один из европейцев пошел вперед, но едва он сделал несколько шагов, как с нечеловеческим криком рухнул навзничь. Два товарища, бросившиеся ему на помощь, в ту же секунду оказались в грязи, опрокинутые тем же невидимым противником. Лишь через час их спутники решились войти в воду и вынести на сушу товарищей. Все трое пострадавших остались живы, но у них были парализованы ноги. И только через несколько дней окончательно выздоровели...». Так европейцы впервые узнали о «подводной электростанции», находящейся в теле довольно крупной рыбы – пресноводного угря. Теперь эту рыбу называют электрический угорь. Длина ее 1,5-2,0 м, масса – 15-20 кг.

На языке южноамериканских индейцев угорь называется арима, что значит «лишающий движения». Он поражает жертву, разряжая в нее всю силу своей батареи. Разряд может достигать 300 вольт и валит с ног крупное животное. Мелкие животные погибают мгновенно.

Электрический орган - есть измененная мускульная ткань. Такие органы расположены у угря вдоль всего тела как на голове, так и по бокам туловища и являются одновременно органами нападения и защиты.

Электрические угри - ночные животные. Когда болота пересыхают, они зарываются в ил и сидят там, пока не наступит сезон новых дождей.

В Средиземном и других морях земного шара водятся

довольно крупные скаты. Римляне две тысячи лет назад знали, каким удивительным образом эти рыбы добывают себе пищу. Они не гонялись за своей добычей, не нападали на нее из засады. Скаты спокойно плавали в толще воды, а неосторожно приблизившиеся к нему мелкая рыбка или осьминог тут же умирали. Охотник подбирал свою добычу и спокойно плыл дальше. Римляне предполагали, что скат при нападении, или заметив пищу, выделял в воду какое-то ядовитое вещество. «Яд» через кожу действовал и на человека, только для него он не был смертелен. Прикоснувшийся к рыбе ощущал удар, рука невольно отдергивалась. Этот «яд» римские врачи считали полезным. И только сравнительно недавно тайна скатов была разгадана. То, что римляне определяли как яд, было электричеством. У них, как и у угря, мышечная ткань преобразовалась в электрический орган. Почти у всех скатов эти органы располагаются в области хвоста. Электрический же скат производит особенно сильный разряд.

К электрическим рыбам принадлежат также звездочет (живет у берегов Северной Америки), клюворылые рыбы Африки (слонорылы), а также ряд видов гимнотовидных рыб, производящих слабые токи. Биологическое значение слабых токов этих рыб долгое время оставалось загадкой. Но сейчас предполагают, что они могут воспринимать искажение образующегося вокруг их тел электрического поля и таким образом обнаруживать препятствия или добычу.

У электрического сома электрический орган - мышечная железа. У ската и у сома сила электрического разряда достигает 70 вольт. Иннервация электрического органа осуществляется 8-10-ми парами висцеральных черепно-мозговых нервов. После нескольких разрядов рыба на какое-то время теряет способность продуцировать электричество (Никольский, 1971).

Около 150 лет назад уже было известно, что нильская щука имеет электрические органы. Эта рыба выглядит необычно. Вдоль всей ее спины проходит постоянно колеблющийся плавник. Нильские щуки передвигаются не с помощью движений хвоста, как большинство других рыб, а с помощью волнообразного колыхания спинного плавника. Их тело не изгибается змееобразно из стороны в сторону. Они одинаково легко могут двигаться как вперед, так и назад, и без труда обходят все препятствия, встречающиеся на пути. Обитают эти щуки в мутных илистых реках и по ночам охотятся на мелких рыбешек. В таких условиях от зрения мало пользы. Естественно, возникли предположения, что какое-то другое чувство помогает нильской щуке ловить добычу и избегать препятствий. Видимо, и нильская щука, и другие рыбы, обладающие электрическими органами, используют их для обнаружения различных препятствий.

Органы чувств, которыми пользуется рыба для восприятия электрического поля, находятся в кожных покровах головы и очень напоминают органы боковой линии. Они представляют собой крошечные ямки, наполненные желеобразной массой, на дне которых расположены рецепторы. У нильской щуки очень толстая кожа и поэтому плохо проводит электричество, в то время как желеобразное содержание ямок представляет собой хороший проводник и играет роль дополнительного органа, собирающего и концентрирующего электрический ток. В конце концов выяснилось, что имеющиеся у скатов ампулы Лоренцини - есть органы чувств и являются электрическими рецепторами (Бертон, 1972). Как и сенсорные органы, расположенные на голове нильской щуки, эти ампулы представляют группу чувствительных клеток, которые находятся на дне канала, заполненного желеобразным содержимым. Такого

рода органы, чувствительные к электричеству, обнаружены у африканского слонорыла и американской ножегалки. До сих пор совершенно не известно, каким образом рыба использует информацию, получаемую от воспринимающих электрическое поле органов для обнаружения точного положения предмета. Как считает Р. Бертон (1972), часть мозга, связанная с органами электрического чувства, велика по размеру и должна быть способна производить анализ очень сложной информации, поступающей от них.

Рыба-нож имеет специальный электрический орган возле кончика хвоста. Пятясь, эта рыба залегает в ямки, а для исследования их использует электрические импульсы, идущие от хвостовой части.

Работа мозга несколько облегчается благодаря особому способу, как указывалось выше, передвижения электрических рыб, у которых тело вытянуто по прямой линии и почти неподвижно. Вряд ли это простое совпадение – развитие специфического способа плавания у электрических рыб, принадлежащих к различным систематическим единицам. Сходство развилось на конвергентной основе. А способ передвижения не искажает картину электрического поля. В результате упрощается анализ приходящей в мозг информации.

Электрическое чувство – это совершенно «новое чувство», о котором полвека назад не было известно. Исследование его привело к открытию рецепторного органа нового типа. Это чувство в корне отличается от всех других и его развитие связано с тем, что электрические рыбы живут в совершенно чуждом нам мире. Когда у нильских щук обнаружили способность воспринимать слабые токи, было открыто еще одно загадочное чувство – восприятие магнитного поля. Обращает на себя внимание тот факт, что примитивно организованные животные

реагируют на слабое магнитное поле. Даже филогенетически далекие организмы «сбиваются с курса», если поместить около них магнит (прудовики, плоские черви, простейшие). Но до сих пор не найдено никакого специализированного органа чувств или рецептора, которые реагировали бы на магнитное поле. Загадка не только в том, почему многие животные ориентируются с помощью магнитного поля, но и в том, как они воспринимают это поле.

Возвращаясь к способам защиты, следует сказать, что укрытием от хищников у многих рыб служит также панцирь, иногда достигающий довольно мощного развития. В одних случаях он образуется из разросшихся чешуй, в других – это костные пластинки. Но функция у всех подобных образований одна и та же – защитная. Естественно, что рассмотренные приспособления рассчитаны на оборону не только от хищных рыб, но и от других хищных организмов.

Тело рыб покрыто чешуей. Эти жесткие метамерные пластинки кожного скелета также выполняют защитную функцию. Чешуя ископаемых бесчелюстных и рыб имеет мезодермальное происхождение. Она образована костной тканью, располагается на теле животного правильными диагональными рядами по ходу коллагеновых волокон кожи. Помимо защитной, чешуя выполняет опорно-двигательную функцию. В филогенезе низших первичноводных позвоночных животных (круглоротые, рыбы) исходной является плакоидная чешуя ископаемых телодонтов и хрящевых рыб, представленная дентиновыми шипами и зубами, периодически сменяющимися по мере роста животного. Космоидная, ганоидная, циклоидная и ктеноидная чешуи костистых рыб – сложные филогенетические производные исходного типа. Эти чешуи, характеризующиеся циклическим ростом с образованием годичных колец, позволя-

ют определить возраст рыбы.

В составе рыбного Царства есть и такие, которые являются совершенно безобидными существами, но своим образом и поведением способны уstrasшить хищников. Так, у Африканского побережья был обнаружен морской «еж» неизвестного вида. У этих животных иглы часто бывают ядовитыми. Прошло несколько минут и «еж» на глазах у наблюдателя распался. Каждая его иголочка оказалась маленьким морским сомиком. Наблюдатель был крайне удивлен. Через минуту над сомиками нависла тень хищной рыбы, и они мгновенно образовали большой клубок, головами внутрь, а заостренными хвостиками наружу. Миг! – и рыбки превратились в настоящего морского ежа («А кто его знает, может быть иголки этого шарика ядовиты?» - и хищник исчез).

Созданные эволюцией различные защитные приспособления действуют не только в борьбе с живыми врагами. Существуют организмы (прошедшие выборку через бесчисленные поколения) с формой защиты, способной по ряду качеств противостать неблагоприятным факторам среды обитания (резкие перепады температуры, солёности, кислородные заморы, засуха и т.д.)

Так, на Цейлоне совершенно оригинальным образом решен вопрос выживания у одного из видов ползающих рыб. Они выбирают из пересыхающих рек на берег и интуитивно ползут по сухой земле к тому месту, где могут найти воду. Иногда эти рыбы преодолевают расстояния свыше полутора километров и могут прожить на суше больше недели. А вода, предохраняющая от пересыхания жабры, заранее накоплена и хранится в многочисленных извилинах и ячейках костей головы.

В пересыхающих пойменных водоемах у Нила живет

рыба протоптер, способная создавать вокруг тела кокон из слизи и ждать, когда с приходом дождей низину вновь заполнит вода. Наблюдения показали, что эта рыба может оставаться живой в своей капсуле и дышать воздухом до четырех лет. Суданцы и угандийцы ловят ее в воде на удочку и сетями, а когда вода испаряется и дно высыхает, «рыболовы» идут тихо по плотному грунту, прислушиваясь, не издаст ли рыба где-нибудь характерные для нее звуки. А, услышав, немедленно раскапывают землю мотыгой. Какова же может быть добыча в этом слизистом коконе? Размер некоторых протоптеров достигает двух метров, а весят они около 50 килограммов.

ГЛАВА 5. РАЗВИТИЕ, СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ГОЛОВНОГО МОЗГА У РЫБ

По мере усложнения организмов, зародившихся на Земле, а, соответственно, и их связей с окружающей обстановкой, появились первые анализаторы. Они стали координировать функции органов и процессы, налаживая и обеспечивая контакты животных со средой обитания.

Естественный отбор, проявляясь как микроэволюция, ни на миг не прекращал свою сортировочную деятельность, «добиваясь» от живых существ все более высокого совершенства. Развившаяся за миллионы лет система анализаторов нуждалась в специальном «пульте дистанционного управления». Началось формирование ГОЛОВНОГО МОЗГА. Одной из его задач стало моментальное реагирование на поступающие от анализаторов сигналы и быстрая оценка их в качестве ответной реакции. Целенаправленные действия «нового» органа защитили животное от хаоса поступков. Таким образом, центром координации действий и поступков организма стал головной мозг. Конечно, это «новообразование» прошло путь бесчисленного множества трансформаций. А от многих выбракованных промежуточных стадий не осталось и следа. Но микроэволюция продолжается и поныне.

Как же развивался этот орган – глава всему, - и как у рыб он выглядит сейчас?

У рыб, как и у всех позвоночных, головной мозг появляется путем расширения переднего конца нервной трубки.

Спинной мозг

У позвоночных нервная трубка дифференцировалась на спинной и головной мозг. В процессе филогенетического развития происходит все более обширное расширение

связей между спинным и различными отделами головного мозга.

У рыб, в связи с рядом морфо-физиологических преобразований, как в двигательном аппарате, так и в воспринимающих приборах, приуроченных к условиям жизни в водной среде, возникают качественно новые восходящие и нисходящие проводящие пути. У хрящевых и костистых рыб формируются такие важные для позвоночных нисходящие пути, которые связывают спинной мозг с важнейшими структурами центральной регуляции движения: вестибулярным аппаратом и мозжечком (вестибуло-спинальный и цереброспинальный тракты).

Развитие спинного мозга, как в филогенезе, так и в онтогенезе, указывает на ведущее значение периферии, связанной с двигательной активностью животного, в формировании строения и функций центральной нервной системы. В качестве примера можно привести морского петуха, у которого имеются пять парных вздутых спинной стенки передней части спинного мозга. Это полностью соответствует пяти парам нервов, направленным к передним лучам грудного плавника, которые способны к самостоятельному движению.

Строение спинного мозга у электрических рыб характеризуется наличием в определенных его сегментах особых ганглиозных клеток, которые дают начало специальным нервным волокнам, направляющимся к электрическим органам. При этом важно отметить, что если электрические органы имеют мышечное происхождение, то нервы электрических органов начинаются в моторных клетках спинного мозга. В тех случаях, когда электрические органы имеют кожное происхождение, нервные волокна, идущие к ним, относятся к висцеральным эфферентным волокнам. Эти данные, с одной стороны, важны для доказательства зависимости строения спинного мозга от

его периферических связей, а с другой стороны, иллюстрируют важный вывод Дарвина о том, что о происхождении тех или других органов или их систем можно судить по способу иннервации.

Характерной особенностью спинного мозга некоторых рыб является наличие в нем нейро-секреторных элементов. В частности, у хрящевых рыб имеется богатое снабжение нейро-секреторных элементов спинного мозга кровью. На каждую такую клетку спинного мозга ската приходится от 4 до 5 капилляров. Электрическое раздражение спинного мозга вызывает у рыб заметное увеличение числа секреторных гранул в нейро-секреторных клетках.

При рассмотрении структуры и функций спинного мозга всех позвоночных животных следует иметь в виду, что этот отдел центральной нервной системы (ЦНС) является ярким выражением сегментарного устройства аппарата ЦНС. Метамерность хорошо выражена на ранних этапах филогенетического развития хордовых, а также на ранних стадиях зародышевого развития, когда с определенными метамерами тела связаны чувствительно-двигательными нервными путями определенные сегменты спинного мозга.

В процессе филогенетического развития происходит все более обширное расширение связей спинного мозга с различными отделами головного мозга.

Продолговатый мозг

Его появление в филогенезе позвоночных животных означает не только расширение сегментарного нервного аппарата, представленного уже в спинном мозгу, но и зарождение первичного надсегментарного аппарата. Он регулирует как процессы в сегментах спинного мозга, так и процессы, управляемые вегетативной нервной системой. Функциональное зна-

чение продолговатого мозга определяется также наличием в нем проводящих путей, соединяющих спинной мозг с различными отделами головного мозга. Нервы, отходящие от ядер продолговатого мозга, имеют непосредственное отношение к регуляции таких жизненно важных процессов, как кровообращение, дыхание и пищеварение. Ядра всех нервов имеют различное расположение и разную степень развития в ряду позвоночных. Основные его области и десять черепно-мозговых нервов формируются на ранних стадиях эволюции. Особенно велико у рыб число висцеральных, сенсорных и вкусовых волокон в лицевом нерве. Важным компонентом X-го черепно-мозгового нерва у низших позвоночных является боковая линия. Изменения в сенсорных системах отражаются в центрах продолговатого и среднего мозгов. Ядра всех нервов имеют различное расположение и разную степень развития в ряду позвоночных животных. Данные сравнительной анатомии отмечают изменения в расположении ядер разных эфферентных систем продолговатого мозга в зависимости от филогенетического положения животного.

Особенно показательным в этом отношении является филогенетическое развитие и перемещение ядра подъязычного нерва. У рыб в языке еще нет своей мускулатуры - этот орган движется вместе со всем висцеральным аппаратом. В составе языкоглоточного нерва у рыб, в качестве соматических чувствующих элементов, главное место занимают волокна, связанные с боковой линией. У наземных животных в связи с утратой боковой линии эти волокна исчезают.

Соответствующие филогенетические изменения описаны и для блуждающего нерва, который берет начало в продолговатом мозгу. У рыб этот нерв явно делится на два крупных отдела – боковой и жаберно-кишечный. При переходе к назем-

ным условиям жизни полностью исчезает боковой нерв, а с утратой жаберного аппарата редуцируются и жаберные ветви жаберно-кишечного нерва. Исключение составляют ветви, которые иннервируют мускулатуру глотки и гортани.

Исключительная роль в осуществлении функций продолговатого мозга принадлежит группе ядер, расположенных *area statica* или *area acustico-lateralis*. Это ядра нервов боковой линии и вестибулярного нерва. Данная область продолговатого мозга имеет большое значение для осуществления сложных реакций координации движений рыб и для перераспределения тонуса туловищной мускулатуры. С филогенетической точки зрения особенно важно, что мозжечок, специализированный по координации движений, возникает на стадии круглоротых из слияния ядер нервов боковой линии и вестибулярного аппарата, то есть является производным *area statica*.

Особенное значение в составе продолговатого мозга имеет группа ганглиозных клеток, объединенных в своеобразную нервную сеть и описанных как «сетевидное образование» (*formatio reticularis*). Ретикулярная формация начинается еще в спинном мозгу. У рыб сетевидное образование находится в тесной связи с афферентными волокнами вестибулярного нерва и нервов боковой линии, но, вместе с тем, получает волокна со стороны среднего мозга и мозжечка. У рыб в составе сетевидного образования происходит дифференцировка особых клеточных структур – клеток Маутнера. Функциональное значение этих гигантских ганглиозных клеток определяется тем, что в их дендритах сходятся афферентные пути из разных областей: вестибулярного ядра и *n. acusticus*, из органа боковой линии, тройничного нерва, а также мозжечка и коры среднего мозга. Кроме того, от этих клеток отходят гигантские маутнеровские волокна, входящие в состав ретикулярно-спи-

нального тракта.

Роль первичного надсегментарного аппарата по отношению к спинному мозгу играет и так называемая олива продолговатого мозга. Это ядро хорошо развито уже у хрящевых рыб и подробно изучено в отношении строения и связей у акул. Не так явно выражено это ядро у костистых рыб. У отдельных особей, отличающихся высокой плавательной активностью, имеется добавочное ядро оливы, это связано с развитием мускулатуры хвоста и туловища рыб и с усложнением их рефлекторной деятельности.

Специфической особенностью строения продолговатого мозга у электрических рыб является разрастание его двигательной области. Это приводит к образованию пары крупных электрических долей. Считается, что электрические доли в продолговатом мозгу служат своеобразным центром синхронизации разряда отдельных электрических пластинок, расположенных в электрическом органе и имеющих спинно-мозговую иннервацию от разных мотонейронов.

Влияние воспринимающих приборов внутренних органов на рефлекторную деятельность спинного и продолговатого мозга четко выявляется при анализе роли плавательного пузыря рыб. Опыты Василенко и Коштыянца (1936) показали, что повышение давления внутри пузыря вызывает резкое движение всех плавников, а также реакцию со стороны сердца и дыхательных мышц. Когда в естественных условиях увеличивается давление воды на рыбу, ее хвостовой плавник делает движение книзу, чтобы она могла всплыть, а грудной плавник – вращательные движения, чтобы она могла подняться головой вверх. При повышении давления стенки плавательного пузыря растягиваются. При этом раздражаются многочисленные нервные окончания, заложенные в стенках пузыря, и импуль-

сы по блуждающему нерву направлены в ЦНС. После перерезки вагосимпатического нерва повышение давления внутри плавательного пузыря уже не вызывает движения плавников. Эти данные говорят о том, что плавательный пузырь является рецепторным органом, связанным с продолговатым и спинным мозгом, и что отсюда могут осуществляться рефлексы на скелетную мускулатуру (как и на другие органы).

Особое место в активности продолговатого мозга занимает стимуляция дыхательного центра. Доказана непосредственная связь между ритмической биоэлектрической активностью клеток дыхательного центра карпа и ритмическими дыхательными движениями жабр. При закрывании жаберной щели электрические разряды максимальны по величине.

Свидетельством зависимости ритмической дыхательной активности от уровня процессов обмена веществ мозга являются результаты опытов с адаптацией рыб к разным температурам. У золотой рыбки при температурной адаптации происходит изменение уровня потребления кислорода мозгом и ритма дыхательных движений жабр.

У рыб (как и у всех позвоночных) в дыхательном центре эфферентные пути различны для разных групп. У акулых дыхательные моторные волокна идут в основном в X-ом и частью в VII-ом черепно-мозговом нерве. У скатов правая и левая половины заднего мозга регулируют дыхание отдельно. У костистых рыб ритмические электрические волны, соответствующие частоте дыхания, зарегистрированы здесь же в продолговатом мозгу (золотая рыбка-карась серебряный). У карпа разряды отдельных дыхательных единиц обнаружены в области, расположенной на уровне слуховых бугорков. Дыхательный центр у рыб, как и у животных, не имеющих диафрагмы, служит и глотательным центром, а его эволюция связана с

движениями пищевода и голосовой щели.

Наиболее важная функция продолговатого мозга заключается в регуляции равновесия посредством сложно организованных вестибулярных центров. Если у акулы перерезать VIII-ой черепномозговой нерв или повредить с одной стороны продолговатый мозг, то рыба будет плавать по спирали, поворачивая в направлении оперированной стороны. При этом глаза у нее будут отклоняться в ту же сторону. Грудной и брюшной плавники на оперированной стороне будут подниматься, а на противоположной - опускаться, спинной плавник выгнется в интактную сторону.

Моторные импульсы в продолговатом мозгу генерируются не только множеством мелких нейронов, но (у костистых рыб) также и большими нейронами, в частности - маутнеровскими клетками. Они обеспечивают быстрое сгибание тела и хвоста, что позволяет рыбе делать резкие броски вверх (о чем упоминалось нами выше). Однако этих клеток нет ни у акул, ни у донных рыб. Обычно акула хватается добычу с поверхности воды, повернувшись брюхом вверх.

Низшие животные, у которых головной мозг перерезан непосредственно перед продолговатым, сохраняют почти нормальную локомоцию. Основные – дыхательный и сердечнососудистый рефлекс при этом не нарушаются.

Организация слуховых ядер в продолговатом мозгу у разных рыб имеет различную степень сложности. Электрические реакции на звуковые раздражители были в свое время зарегистрированы в слуховой доле у карпа и трески.

Эти данные являются иллюстрацией положения И.П. Павлова, что подкорка непрерывно оказывает влияние на функциональное состояние коры больших полушарий. И.М. Сеченов (1882) характеризовал дыхательный центр как

особую чувствительную поверхность для коры больших полушарий.

Мозжечок

Это отдел головного мозга со специфической макро- и микроскопической структурой. Филогенетически он является областью взаимодействия афферентов от вестибулярных рецепторов и органов боковой линии, нисходящих волокон от среднего мозга и восходящих – от спинного мозга, связанных с реакциями позы и равновесия.

Сравнительные эколого-морфологические данные являются свидетельством того, что степень развития мозжечка находится в полной зависимости от условий жизни животных. В первую очередь от степени и характера их двигательной активности. У донных и малоподвижных рыб этот орган гораздо меньше развит, чем у рыб, обладающих большей подвижностью: у хищных и пелагических планктоноядных. Отмечено также, что у крупных видов акул мозжечок развит лучше, чем у маленьких (рис. 54.).

На рисунке видно, что в то время как кора корпуса у крупных акул сильно развилась соразмерно величине тела, аурикулярная часть мозжечка, получающая импульсы от органов боковой линии и вестибулярной системы, мало изменилась

В отличие от круглоротых, у которых мозжечок представлен в виде пластинки, у рыб он состоит из двух основных отделов: тела и заслонки мозжечка. Эти структуры вариабельны по своим размерам. У хрящевых рыб они представляют собой очень крупные образования. У костистых рыб эти структуры значительно меньше.

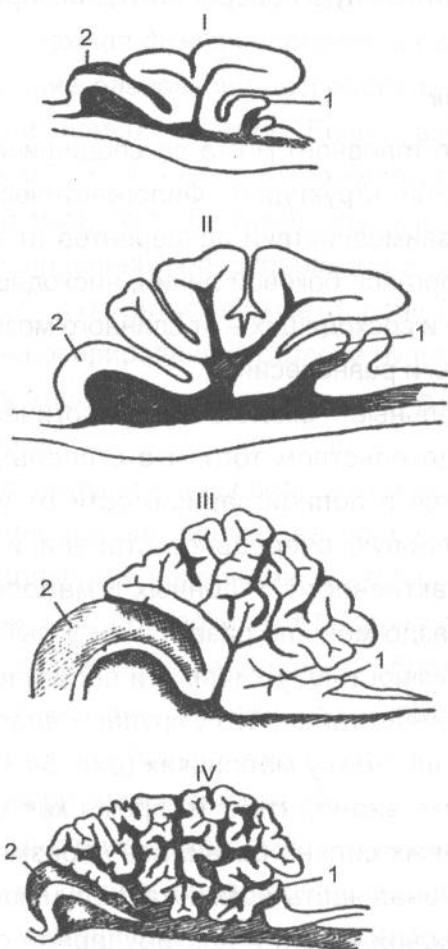


Рис. 54. Разрез через мозжечок разных по величине акул

I - мелкие, II-III - средние, IV - крупные.

1 - переход аурикулы в корпус мозжечка; 2 - tectum opticum.

Аурикулярные доли мозжечка рыб являются гомологами мозжечковой пластинки у круглоротых и представляют собой филогенетически древнюю часть мозжечка, а тело и заслонка появляются у рыб уже как новообразование. Тело мозжечка тесно связано с функциями туловищной мускулатуры и широко изменяется в размерах в зависимости от возраста и ак-

тивности рыб. Величина заслонки также наблюдается в значительных пределах.

В микроскопической структуре мозжечка рыб уже отчетливо выделяются основные элементы, которые характерны для структуры этого органа всех позвоночных: молекулярный, ганглиозный и зернистый слои. В ганглиозном слое находятся специфические для структуры мозжечка гигантские клетки Пуркинье, дендриты которых расположены по всему молекулярному слою. Благодаря наличию особых клеток – зерен в зернистом слое, а у высших костистых рыб – корзинчатых клеток в молекулярном слое, клетки Пуркинье разных слоев при помощи своих нейритов связаны между собой. Они представляют единую систему, которая дает начало центробежным путям мозжечка, образующимся из дендритов клеток Пуркинье.

В мозжечке рыб, в отличие от высших позвоночных, отсутствуют внутримозжечковые ядра, которые появляются только у рептилий. Но у акул на поверхности мозжечка обнаружены группы клеток, от которых отходят эфферентные волокна. У костистых рыб в задней нижней части тела мозжечка расположено гомологичное образование. Эти примитивные ядра тесно связаны с вестибулярным полем продолговатого мозга и являются древними формами тех образований, которые в виде типичных ядер мозжечка представлены у высших животных.

Афферентные связи тела с крышей и основанием среднего мозга, а также гипоталамусом, имеют большое значение для мозжечка рыб. К нему по этим путям направляются импульсы, возникающие в зрительном и слуховом воспринимающих органах и в боковой линии. По этим путям в мозжечок направляются импульсы от расположенного в промежуточном мозгу сосудистого образования. Вероятно, оно играет значи-

тельную роль в координации движения рыб.

Степень развития мезенцефало-мозжечкового тракта находится в глубокой связи с условиями жизни рыб. Этот тракт особенно сильно выражен у пелагических рыб (летучая рыба, сарган, скумбрия и др.) благодаря большему развитию у них органов зрения. Таким образом, у рыб мозжечок включен в сложную систему восприятия и передачи импульсов от жизненно важных воспринимающих органов.

Эфферентные пути мозжечка рыб, как и у других круглоротых, заканчиваются в моторной области продолговатого мозга и в среднем мозгу. И у хрящевых, и у костистых рыб получают свое дальнейшее развитие центробежные пути от мозжечка к продолговатому мозгу. Эти важнейшие для функций мозжечка пути сохраняются в дальнейшем филогенезе позвоночных.

Особое значение приобретают также эфферентные связи мозжечка рыб со средним мозгом. В основании среднего мозга хрящевых и костистых рыб обнаружено скопление ретикулярных элементов, которые связаны с координацией движения глаз и всего тела. Эти образования среднего мозга рыб рассматриваются как зачаток красного ядра высших позвоночных. Мозжечок связан с теми отделами мозга, которые воспринимают раздражения внешней среды (первичные зрительные и слуховые центры). У поперечноротых и костистых рыб после удаления мозжечка наступали глубокие изменения в структуре тектума, ядрах глазодвигательного нерва (Заварзин, 1941).

Из сравнительно-морфологических данных следует, что роль мозжечка в физиологии рыб очень сложна и участие в регуляции движений является главной, но не единственной его функцией.

Еще в 1866 году группа ученых под руководством Вульпиана, работая на карпах, пришла к выводу, что нарушения в движениях наступают, если при удалении мозжечка повреждается продолговатый мозг.

У хрящевых рыб мозжечок играет большую роль в регуляции тонуса мускулатуры туловища. При половинном удалении аурикулярных долей мозжечка у акул наступает резкое сгибание тела в сторону операции. Это указывает на то, что у хрящевых рыб удаление доли мозжечка ведет к гипертонии мышц.

В то же время у костистых рыб после полного удаления мозжечка наступает падение тонуса мускулатуры и дискоординация движения. Оперированные рыбы делают круговые движения то в одну, то в другую сторону. При половинном удалении у них мозжечка наблюдаются круговые движения по направлению к оперированной стороне. У караса с удаленным мозжечком выделены три периода состояния: 1 период – травма после операции; 2 – недостаточность функции мозжечка; 3 – компенсация функций. У костистых рыб восстановление функций мозжечка происходит в срок, равный приблизительно трем неделям.

Интересно, что у хрящевых рыб (акулы, скаты) при очередном удалении частей мозжечка было выделено три типа нарушений (Карамян, 1955). Первый тип наступает при удалении тела мозжечка без латерального ядра. При этом нет видимых двигательных нарушений. Однако зрение, тактильно-болевая чувствительность и восприятие колебаний воды заметно нарушены. Второй тип нарушений наступает при удалении тела вместе с ножками мозжечка. Здесь, наряду с нарушениями сенсорной сферы, отчетливо видны нарушения движений в виде дискоординации плавания. Третий тип возникает при полном удалении тела мозжечка и его аурикулярных

долей и характеризуется резко выраженными явлениями выпадения тонической и статокINETической деятельности акул. У этих очень подвижных хищников с активными двигательными реакциями и сильно развитыми воспринимающими приборами удаление мозжечка ведет к большим нарушениям.

Иные результаты получены у скатов. У них после частичного удаления мозжечка никаких нарушений функций не выявляется. Полное удаление органа дает только незначительное нарушение в двигательной сфере, что связано с особенностями жизни этих рыб. Скаты малоподвижны, ведут донный образ жизни и благодаря обширным плавникам могут сохранять более устойчивое положение, поэтому мозжечок у них относительно мало развит.

Подтверждением является различная степень развития мозжечка у того или иного вида костистых рыб. У высоко активных, таких как окунь и щука, удаление мозжечка вызывает очень резкие изменения. У них нарушается координация движения и плавание носит беспорядочный характер (полностью отсутствует тактильная чувствительность на болевые ощущения).

У ершей, относящихся к донным малоподвижным хищникам, после удаления мозжечка отмечаются меньшие изменения.

У камбалы, ведущей образ жизни, близкий к скату, мозжечок развит также слабо. Эти данные показывают, что степень нарушений двигательных и сенсорных реакций находится в зависимости от степени развития мозжечка и его функционального значения у представителей различных экологических групп. Иначе, степень развития мозжечка у рыб определяется их образом жизни.

Одновременно, процесс образования условнорефлек-

торных реакций рыб нарушается при полном или частичном удалении мозжечка. Условный рефлекс у них с удаленным мозжечком вырабатывается на звонок и свет при большем числе сочетаний, чем у здоровых особей. Кроме того, эти рефлексy крайне неустойчивы. Рефлексy, которые были выработаны до удаления мозжечка, после операции исчезают, а те, которые через некоторое время установились, имеют непостоянный характер. Эти примеры дают основание шире трактовать роль мозжечка у рыб.

Мозжечок костистых рыб является местом замыкания условных рефлексов с органа (боковой линии), воспринимающего вибрации инфразвуковых и низких звуковых частот (до 25 гц).

Также при удалении мозжечка в организме рыб наступают различные трофические нарушения. Это могут быть изъязвления частей тела, выпадение лучей плавников, чешуи, или быстрая утомляемость, астения нервных центров, что, в конечном итоге, приводит к гибели безмозжечковых рыб.

Сравнительно меньшую тяжесть последствий удаления мозжечка у многих рыб по сравнению с другими позвоночными можно объяснить тем, что значительную роль в регуляции тонуса мускулатуры и координации движений у рыб и амфибий играют специальные ядра продолговатого мозга.

У рыб, в отличие от высших позвоночных, могут сохраняться движения и при перерезке головного мозга на уровне продолговатого.

Основные признаки нарушений локомоторной функции рыб при удалении или разрушении целостности мозжечка следует отнести, прежде всего, к нарушению связей мозжечка и вестибулярных ядер.

Имеет место также взаимодействие между мозжечком и

промежуточным мозгом. Ясно, что у него множественные связи с различными отделами головного мозга, особенно имеющими отношение к движению. Мозжечок имеется у всех позвоночных, но эволюционировал он меньше, чем любой другой отдел головного мозга.

Средний мозг

На путях эволюции и функций головного мозга исключительное значение имело формирование и развитие среднего мозга. Появление этого отдела центральной нервной системы было связано с развитием функций зрения. Это важный интегративный центр у низших позвоночных. И у акул, и у костистых рыб дорсальная его часть (тектум) получает конечные волокна зрительной системы. У рыб крыша среднего мозга насчитывает пять клеточных слоев, и некоторые клетки напоминают пирамидные клетки коры млекопитающих.

Впервые средний мозг с чертами строения, характерными в основном для позвоночных животных, появляется у круглоротых.

У акул развитие среднего мозга достигает более высокого уровня в связи с более интенсивным развитием оптического нерва и вторичных путей к продолговатому и спинному мозгу. На этой стадии возникают связи среднего мозга с мозжечком.

У ганоидных и костистых рыб происходит дальнейшая дифференцировка среднего мозга. На этой стадии развития имеются два отдела: тектум и тегментум. У этих структур широкие афферентные и эфферентные связи. В области тегментума расположены ядра черепных нервов. К тектуму подходят волокна оптического тракта и отходят эфферентные волокна к мозжечку и двигательным ядрам продолговатого мозга.

У костистых рыб раздражение различных участков зрительных долей вызывает двигательные реакции плавников,

туловища и глаз. Разные участки зрительных долей рыб характеризуются и разной хронаксией. У бычка хронаксия точки, возбуждение которой вызывает выпрямление переднего спинного плавника, равна 0,0002 сек., а точки, возбуждающейся боковыми движениями хвоста - 0,0003 сек. У форели электрическое раздражение среднего мозга вызывает уже движение глаз, головы и тела. Следовательно, здесь сенсорные и моторные органы перекрываются. Освещение глаза приводит к повышению частоты ритмических волн в крыше среднего мозга у трески и карася. Возможно, что в этих реакциях участвует и таламус.

У хрящевых рыб раздражение зрительных долей в области средней линии вызывает сокращение мускулатуры хвоста, а раздражение передней половины долей – движение больших грудных плавников. После повреждения зрительных долей наступает резкое падение тонуса плавников. При разобщении связей спинного и продолговатого мозга со средним мозгом выявляется повышенная ритмическая активность плавников у рыб. Это свидетельствует о тормозном влиянии среднего мозга на двигательные центры продолговатого и спинного мозга.

Все эти данные говорят о важной функции среднего мозга в центральной регуляции двигательных актов и у костистых рыб. Средний мозг у них является ведущим центром регуляции движений. А у хрящевых рыб, по-видимому, в центральной регуляции движений принимает участие и передний мозг.

О важной роли среднего мозга у рыб можно судить по закономерностям формирования и сохранения условнорефлекторных реакций на свет. Как у акул, так и у костистых рыб условные рефлексы на свет могут быть выработаны и сохранены в результате удаления переднего мозга при одновременном сохранении зрительных долей среднего мозга. При удалении

же среднего мозга ранее выработанные условные рефлексы на свет исчезают. Из этого следует, что образование временных связей у рыб может происходить и без участия переднего мозга, на уровне среднего мозга, а также мозжечка для разных видов анализаторов. Речь идет не только о морфологической стороне вопроса, но также и о качественных особенностях типа временных связей, которые вырабатываются на данном уровне развития. Необходимо отметить, что временная связь у поперечноротых и ганоидов носит характер «суммационного рефлекса».

Имеются экспериментальные данные, говорящие о роли среднего мозга в регуляции окраски рыб. Так, удаление глаз у гольянов приводит к резкому потемнению тела. Удаление же тектума приводит к слепоте, но потемнения рыб не вызывает. Вместе с тем изъятие тектума после удаления глаз вызывает осветление тела рыб. То есть, функция среднего мозга в регуляции пигментации рыб имеет приспособительное значение.

Можно сказать, что средний мозг играет ведущую роль в нервно-рефлекторной деятельности, включая многогранную функцию, имеющую приспособительное значение у рыб: Однако в дальнейшей эволюции позвоночных функциональное значение этого отдела мозга сужается, и он включается в общую систему центральной нервной регуляции, где ведущую роль уже приобретает развивающийся передний мозг.

Промежуточный мозг

У различных позвоночных, как по филогенетическому формированию, так и по физиологическому значению этот орган не является однородным образованием. Состоит он из трех частей, которые имеют различное происхождение и играют у них неоднозначную роль.

В составе развитого промежуточного мозга выделяют

дорсальную часть, куда входит теменной орган (эпиталамус, эпифиз); среднюю часть, включающую в себя зрительные бугры или таламус; и вентральную или базальную часть, в которую входит так называемая подбугровая часть – гипоталамус.

Филогенетическое формирование промежуточного мозга связано со средним мозгом и находится в зависимости от развития переднего мозга.

К числу древних образований промежуточного мозга относится теменной орган низших позвоночных (рыб) и расположенная в области двуххолмия шишковидная железа (эпифиз), имеющая общность происхождения с теменным органом в фило- и онтогенезе.

Функция теменного органа рыб пока не ясна. Морфологические данные говорят о чертах его сходства с глазом позвоночных. Прослеживается тенденция к образованию линзообразных структур, которые находятся между рецепторными клетками и их отростками.

В опытах на гольянах было показано, что у них имеется истинное теменное пятно (третий глаз), местное освещение которого вызывает потемнение тела. При удалении эпифиза эта реакция хроматофоров сохраняется. Было сделано предположение, что свет возбуждает чувствительные клетки, которые находятся в эпителии желудочка промежуточного мозга (Пучков, 1954).

В области расположения теменного органа, в задней части крыши промежуточного мозга находится еще одно древнее образование этого органа – уздечка или поводок - это пара ганглиев, связанных между собой комиссурой. У рыб они соединяются специальными путями с теменным органом. При выяснении физиологической роли уздечки были установлены связи этой области промежуточного моз-

га с обонятельными структурами головного мозга.

Напрямую с развитием формы и функции уздечки связано филогенетическое формирование зрительных бугров (таламуса). Уже у поперечноротых, а в особенности у двоякодышащих рыб, намечается организация зрительных бугров. Возникновение этих морфологических структур из среднего мозга у двоякодышащих рыб точно указывает на зависимость формирования таламуса от новых условий жизни, связанных с переходом от водной среды обитания к наземной. В новых условиях жизни важны такие виды сигнализации, как зрительная и слуховая, поэтому у рыб, а особенно у амфибий, интенсивно развивается афферентная система зрительных и слуховых рецепторов. Это обстоятельство и явилось мощным стимулом развития средней части промежуточного мозга – таламуса.

В области нижней стенки таламуса образуется непарный полый выступ-воронка, который представляет собой также одну из древних составных частей промежуточного мозга.

У всех рыб воронка образует оплетенный кровеносными сосудами особый орган, получивший название сосудистого мешка. В его полости находятся клетки с булавовидными волосками. По всем признакам они представляют собой рецепторы. Считается, что их функция – восприятие скорости поступательного движения у рыб.

В структуре промежуточного мозга позвоночных обращает внимание наличие секреторных элементов различного рода, которые содержат нейроглию и обильно снабжаются кровью. Уже у рыб выделяют особый отдел промежуточного мозга – паразенцефалон, расположенный в крыше III-го желудочка. У ряда ганоидных и костистых рыб в этом отделе мозга образуются выросты, покрытые эпителием и снабженные капиллярами, получающими иннервацию от симпатической нервной

системы. Вдоль стенки третьего желудочка у различных рыб обнаружены обильно снабженные сосудами скопления клеток эпандимы. Эти клетки содержат белковые вещества и гранулы, что свидетельствует о происходящих в них секреторных процессах. Такие же нейросекреторные элементы были обнаружены и в хвостовой части спинного мозга хрящевых рыб.

О тесной взаимосвязи между нейросекреторными элементами гипоталамуса и гипофиза говорят структурные изменения этих органов у рыб в различные сезоны (Зайцев, 1955). Активация нейро-секреторной деятельности ганглиозных клеток в боковом ядре гипоталамуса щуки всегда происходит одновременно с возбуждением секреторной деятельности железистых клеток гипофиза и наиболее четко выявляется во время нереста. Сезонные изменения у сазана выражаются в обильной васкуляризации области скопления ганглиозных клеток, фрагментации клеток и их ядер, появлении вакуолей внутри цитоплазмы и их ядер, изменении в тигроиде и появлении характерных капель нейросекрета. На основании гисто-физиологических наблюдений можно прийти к выводу, что структурные и функциональные связи ядер гипоталамуса с гипофизом лежат в основе нейро-гуморальной регуляции процесса размножения у исследованных рыб.

На основании современных данных можно говорить о двух формах связи гипоталамуса и гипофиза. Связь гуморальная, которая осуществляется через специальную сосудистую систему, и нервная, реализующаяся через прямые эфферентные связи.

Вопрос о функциональных взаимоотношениях гипоталамуса и гипофиза, происходящих при стрессе, изучал на рыбах Е. Skramlic (1955). Автор пришел к выводу, что эта реакция является общей для всех животных.

Морфо-физиологическое единство гипоталамуса и гипофиза, проявляющееся в их тесном функциональном взаимодействии, выделяет гипофиз из ряда других желез внутренней секреции. Эта железа является гуморальным звеном сложной нервно-рефлекторной регуляции функций важнейших желез внутренней секреции: половых и щитовидной. Воздействия разного рода внешней и внутренней среды через соответствующие афферентные пути сначала возбуждают гипоталамус. Отсюда нервно-гуморальным путем осуществляется влияние на гипофиз, возбуждение которого сопровождается выделением специфических гормонов, стимулирующих деятельность желез внутренней секреции. Иными словами, гипофиз с его эндокринной функцией является звеном не только безусловных, но и условных рефлексов.

Передний мозг

В онтогенезе центральная нервная система является производной переднего мозгового пузыря. Эта часть мозга имеет форму парного выступа и преобразуется в полушария головного мозга. Задняя часть мозгового пузыря дает начало промежуточному мозгу. В филогенезе позвоночных передний мозг проходит очень сложный путь морфо-физиологических преобразований. Уже у круглоротых в составе головного мозга различают передний мозг с характерными особенностями строения. Здесь находится первичный обонятельный центр, и отсюда направляются нервные пути, связывающие передний мозг круглоротых с промежуточным и средним мозгом.

У рыб мантия переднего мозга представляет собой конечную инстанцию вторичных обонятельных волокон, направляющихся от обонятельной луковицы.

В настоящее время получены данные о конечном мозге костистых рыб, морфология которого эквивалентна конечному мозгу высших позвоночных. Например, каудальные отделы паллиума этих рыб соответствуют медиальному и дорсальному паллиуму более высоко организованных позвоночных (Пуцина, Вараксин, Романов, 2003).

У хрящевых и двоякодышащих рыб мантия усложнена в строении. Наряду с примитивной мантией появляется ее особая область, которая становится центром для вторичных и третичных обонятельных волокон, так называемая первичная мантия – зачаток гиппокампа.

Удаление переднего мозга у акул и костистых рыб не вызывает легко различимых нарушений позы и локомоторных реакций. У рыб с этим удаленным отделом мозга наблюдаются почти нормальная спонтанная активность, скорость нахождения и схватывания пищи и избегание неприятных раздражителей. При этом у них сохраняются только простые рефлекторные реакции и обнаруживается меньшее разнообразие движений жаберных крышек и глаз, снижена также тенденция к образованию стай. Удаление переднего мозга у строящей гнездо корюшки не ведет к нарушению в позе, не изменяет пищевых или плавательных реакций, но гнезда получаются незаконченными. Ушастый окунь с удаленным передним мозгом медленно обучается и редко начинает драку, хотя раздражение может спровоцировать агрессивную реакцию. У двоякодышащих рыб желудочки переднего мозга расширены.

В составе переднего мозга рыб существует область, не имеющая отношения к обонятельному аппарату. Расположена она между передним и промежуточным мозгом. У ганоидных рыб это так называемые полосатые тела, кото-

рые занимают главную массу головного мозга. Нужно сказать, что у водных позвоночных с самого начала образования переднего мозга начали складываться два механизма реакций: 1) врожденные безусловные рефлексы, которые вырабатывались в опыте всего вида; 2) условные рефлексы, фиксирующие индивидуальный опыт. Таким образом, уже на уровне рыб намечаются некоторые основные черты строения конечного мозга, которые в филогенезе позвоночных будут иметь дальнейшее развитие.

Различия животных в способности вырабатывать условные рефлексы отражают изменения в уровнях организации центральной нервной системы. У рыб условные реакции вырабатывались в опытах с использованием в качестве раздражителя цвета, формы, звука (Коштоянц, 1950). Эти реакции сохранялись в течение нескольких недель. При выработке обонятельных условных реакций использовали обучение в лабиринте. Возможно, что именно этот тип обучения играет важную роль в миграциях осетровых, лососевых и других рыб к местам выклева. У бычка можно вырабатывать условные реакции, закрыв ему один глаз, а затем этот рефлекс будет выполняться, если первый глаз открыть, а второй закрыть. Следовательно, головной мозг осуществляет и межочулярный перенос. В степени эффективности этого переноса существуют значительные межвидовые различия.

У рыб функция переднего мозга (главным образом полосатого тела) весьма различна. Например, цихлиды после удаления всего переднего мозга способны распознать пол другой особи, изучают новую территорию, но не могут откладывать или оплодотворять икру, а также собираться в стаю, а у гуппи сохраняется способность спариваться. Хе-

михромис даже спустя 19 месяцев после повреждения полосатого тела не охраняет свою икру. Удаление переднего мозга у колюшки не приводит к нарушениям поведения или потере способности различать цвета и форму при соответствующем обучении, а после удаления мозжечка эта рыба обучается и сохраняет приобретенные навыки. У золотой рыбки вырабатывали рефлексы второго порядка. Сначала рефлекс на зрительный раздражитель с пищевым подкреплением, затем – на обонятельное раздражение амилацетатом со зрительным подкреплением. После удаления части крыши среднего мозга рефлексы второго порядка исчезали. Таким образом, крыша среднего мозга служит местом образования условной связи. Для обучения и сложного поведения необходимо и полосатое тело и крыша среднего мозга.

Спор об относительном значении врожденного и приобретенного поведения вероятно прекратится с признанием того, что обе формы поведения неразделимы. Запечатление специфических реакций – на родителей, пищу или хищника – происходит на очень ранних и специфических стадиях развития, а сложные реакции образуются из простых действий. Однако никакое запечатление или усложнение поведения не может происходить без предсуществующей структуры. Нервные структуры, которые позволяют внешним раздражителям устанавливать новые комбинации реакций, имеют преимущество при естественном отборе. Животные сильно различаются по способности менять характер поведения, стереотип, устанавливающийся на ранних стадиях развития. У насекомых поведение более стереотипно, чем у рыб, а у рыб более стереотипно, чем у млекопитающих. Нервная организация до какой-то стадии развития определяется генетически, но передача «врожденного» характера

поведения от одного поколения к последующему не обязательно осуществляется генетическими механизмами, часто это происходит путем запечатления (например, места кладки икры, характера заботы родителей о потомстве, запаха реки, где родился) и в результате обучения. Основной результат выработки условного рефлекса у низших животных заключается в определении того, когда и где осуществится заранее выработанная реакция, т.е. в выявлении сигналов приближения и избегания. У высших животных эту же роль с успехом играет увеличение способности к обучению, а у человека – развитие познавательной способности.

Долгое время оставался неясным вопрос, чувствуют ли рыбы изменение температуры? Ответ нашли ученые Гарвардского университета, поставив остроумный эксперимент. В аквариуме, где жили рыбы, был установлен специальный рычаг, нажатие на который приводило к добавлению в аквариум струйки холодной воды. В течение секунды она снижала температуру воды на половину градуса С. После некоторой тренировки рыбы при повышении общей температуры воды в аквариуме стали нажимать на рычаг, производя охлаждение воды до оптимального уровня. Этот пример показывает, что рыбы не только пассивно зависят от окружающих условий, но могут активным образом воздействовать на среду своего обитания.

Мозг животных сформировался из органа обоняния. Запахи были хороши в начале развития, но потом природа попала в затруднительное положение. Обонятельные раздражители в отличие от звуковых, зрительных и вкусовых всегда конкретны и не поддаются обобщению, абстрагированию. Поэтому способность мозга человека к абстракции и обобщению не могла сформироваться на основе запахов,

природа которых не способствует развитию высших форм рассудочной деятельности.

В результате, в процессе эволюции произошла смена фундамента, на котором строилось развитие мозга, и зрительный анализатор в этом процессе стал вытеснять обонятельный. Природа «передумала».

Особенность работы мозга состоит именно в том, что он способен менять деятельности, заканчивающиеся качественно очерченными эффектами, с невероятной быстротой, в зависимости от скорости синтеза существующей в данный момент обстановки. Смена деятельности основана на том, что мозг имеет фактически безграничные возможности формирования новых комбинаций. Это орган, который был создан в процессе эволюции таким образом, что он всегда развивался с опережением текущих событий действительности.

С переходом на круглогодичное размножение организм получил постоянный источник гормональной энергии, которая могла расходоваться на различные виды деятельности, в том числе и на умственные. Внимание, исследовательский инстинкт более развит у животных с повышенными умственными способностями, служащими основой зарождения интеллекта. Можно предположить, что круглогодичное размножение является прогрессивным фактором эволюции и, вероятно, становление человека связано с ним.

Регенерация

Удивительное свойство живого – возрождение, восстановление, обновление (ткани органа, участка тела или целиком всего организма), возникшее в процессе эволюции и идущее в «одной упряжке» с естественным отбором, проводя его (сортировку и выбраковку), Природа устойчиво сохраняет «це-

лесообразно развившееся».

У животных низкой ступени развития регенерация возможна на организменном уровне. Хорошо известен классический пример восстановления гидры из отдельных кусочков ее тела (1/200 часть), который 260 лет назад наблюдал швейцарский натуралист Абрам Трамбле. Но, чем выше эволюционная ступень животного, тем сложнее регенерация, а иногда она просто носит более частный характер (фрагментарный). Хорошо известны случаи регенерации конечностей и хвостов у земноводных и рептилий, когда восстанавливаются и обновляются ткани, органы или вообще части тела. Правда, на протяжении последних 100-150 лет в специальных многочисленных исследованиях указывалось, что нервные волокна в центральной нервной системе не регенерируют, хотя прерванные аксоны образуют коллатерали, растущие на короткие расстояния.

Однако новые наблюдения за процессом регенерации выявили возможности ее стимуляции при повреждении нервных волокон.

Рассматривая данные о восстановительных процессах в центральной нервной системе у костистых рыб можно сделать следующие выводы:

1. Спинной мозг у некоторых видов обладает способностью к физиологической и морфологической перестройкам, которые могут привести к регенерации после перерезки этого органа на разных уровнях (рис. 55, 56). Среди многочисленных факторов, препятствующих регенерации спинного мозга, нужно упомянуть смещение позвонков (рис. 57), слишком большой разрыв между проксимальным и дистальным концами мозга и врастание в промежутки между ними соединительной ткани, мешающей росту аксонов.

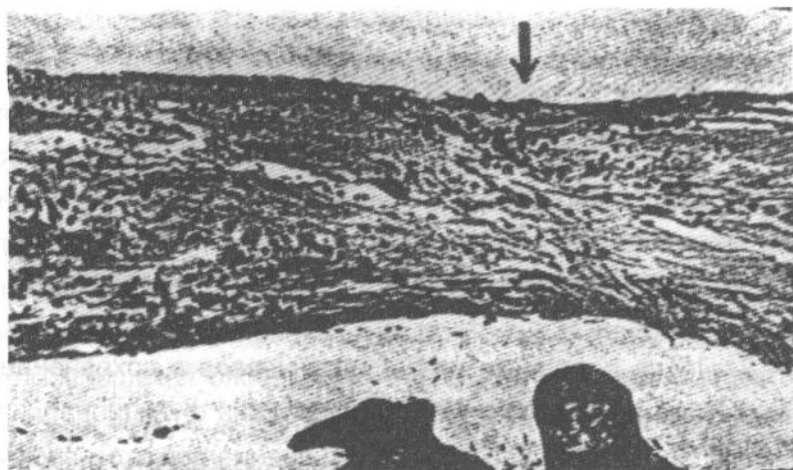


Рис. 55. Регенерация спинного мозга взрослой особи *Oryzias latipes*
(микрофото Цугэ и Хандзава, 1937)

Стрелкой показано сужение в месте перерезки спинного мозга.

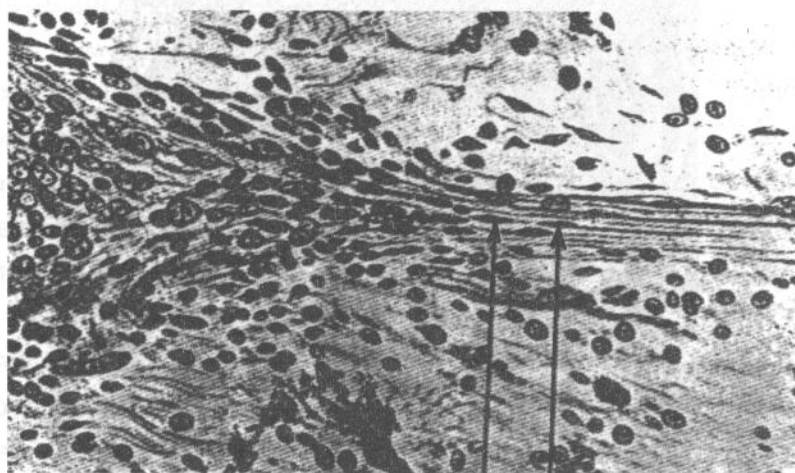


Рис. 56. Регенерация спинного мозга взрослой особи *Lebistes reticulatus* спустя 17 дней после полной перерезки (Кирше, 1950)

Стрелками указаны вновь образовавшиеся пучки нервных волокон с клетками неврилеммы.



Рис. 57. Смещение позвонков у терпуга после перерезки спинного мозга

2. После перерезки зрительных нервов с сохранением кровоснабжения глазного яблока, возможна функциональная и морфологическая регенерация. Но зрение при этом восстанавливается примерно в половине случаев (рис. 58).



Рис. 58. Срез через переднюю часть глаза *Fundulus* спустя 124 дня после перерезки зрительного нерва и питающих его кровеносных сосудов и зрительного нерва (Микрофото Мэтьюз, 1933)
 1 - радужная оболочка, 2 - скопление пигмента из дегенерировавшей зрительной части сетчатки, 3 - слепая часть сетчатки.

Сетчатка регенерирует только в передней части глаза.

3. Согласно современным данным, регенерация спинного мозга у рыб обусловлена пролиферацией клеток эпендимы центрального канала, которые превращаются в нейробласты, а затем в крупные нормальные ганглиозные клетки. Они дают начало волокнам, врастающим в противоположную культю спинного мозга. Регенерация сетчатки и зрительного нерва, как правило, обусловлена активностью слепой части, из которой образуется вся новая сетчатка. Нервные волокна из вновь образовавшихся слоев ганглиозных клеток могут врастать в периферическую и центральную культю зрительного нерва. Ход этих волокон можно проследить до хиазмы и далее.

Доказана возможность функциональной и морфологической регенерации с восстановлением зрения после пересадки глаз, но после такой операции удачные результаты наблюдаются гораздо реже, чем после простой перерезки зрительного нерва.

Чем объяснить успешную регенерацию спинного мозга у костистых рыб и отсутствие ее у млекопитающих? Дело в том, что у рыб, как и у других низших форм животных, клетки эпендимы центрального канала даже во взрослом организме обладают эмбриональными свойствами, а у человека эти клетки вполне дифференцированы.

У организма главными интегративными системами являются нервная и эндокринная, которые функционально тесно связаны между собой. Нервные клетки выполняют обычно двойную функцию – проводят возбуждение и секретируют нейро-эндокринные вещества. Это ацетилхолин, норадреналин, которые играют важную роль во внешнейнейронных синапсах и нейро-мышечных соединениях. Кроме того, особые группы нервных клеток специализируются в качестве источников

нейросекреторных веществ. Они переносятся кровью и функционируют как истинные гормоны, выделяемые типичными клетками эндокринных желез. Примером таких нейрогормонов служит активное вещество уротензин, выделяемое скоплением клеток каудальной области спинного мозга рыб – урогипофизом.

Очевидно, что эндокринная система тесно взаимодействует с нервной системой и частично развивается из нее. Такое соподчинение этих двух систем лежит в основе высокоэффективного механизма биологической координации.

ГЛАВА 6. ЭНДОКРИННЫЕ МЕХАНИЗМЫ

В животном царстве в основе возникновения нейрогормональной регуляции лежит регуляторная химическая коммуникация. Она осуществляется специфическими биологически активными веществами, которые оказывают направленное воздействие на соответствующие мишени. Эта коммуникация характерна для всего животного мира, а ее наиболее древним проявлением был хемотаксис, свойственный даже бактериям (Поленов, Кулаковский, 1988).

У простейших регуляторные вещества пептидной и моноаминовой природы выделяются прямо в окружающую среду. У примитивных многоклеточных животных, не обладающих нервной системой (трихопласт и губки), вещества такой же химической природы вырабатываются в относительно специализированных клетках и выделяются в медленно и пассивно циркулирующую тканевую жидкость. С появлением примитивной нервной системы развиваются уже нейроны при сохранении еще регуляторной химической коммуникации. В филогенезе периферические эндокринные железы возникают из протогормональных регуляторных элементов.

Начиная от рыб и дальше вверх по эволюционному стволу к высшим животным, в артериях, идущих от мозга, усложняется структура рецепторов, увеличивается разнообразие их форм и плотности расположения вдоль артерий. Нарастает концентрация холин- и адренергических нервных проводников. При этом уменьшается концентрация в сосудистых стенках хромоафиноцитов, меланоцитов и тканевых базофилов, которые удаляются от гладких мышечных клеток в наружные слои артерий. Такие гранулосодержащие клетки образуют в совокупности местный эндокринный аппарат сосудистых стенок. Ответная реакция артерий зависит от топографии, плот-

ности расположения и взаимодействий между аксонами и местными эндокринными клетками.

Между эндокринными органами и центральной нервной системой существует непрерывное взаимодействие. Мозг прямо или косвенно оказывает влияние на эндокринную систему. Но существует и обратная зависимость: гормоны тоже влияют на функции центральной нервной системы. Так, во время нереста самка бойцовой рыбки положительно реагирует на ухаживания самца, хотя в другой период те же действия со стороны самца были бы восприняты ею индифферентно или враждебно. То, что один и тот же сигнал вызывает совершенно разные поведенческие реакции, обусловлено гормональными эффектами. Их можно воспроизвести путем инъекции соответствующих гормонов.

Центральная нервная система играет важную роль в регуляции эндокринных функций. Как показали исследования, доминирующую роль в этой регуляции играет область головного мозга, называемая гипоталамусом. К этой регуляторной системе относятся также смежные с гипоталамусом участки мозга, а именно, супраоптическое и паравентрикулярное ядра.

Гипоталамус расположен в основании мозга непосредственно над гипофизом и позади хиазмы, образуя дно третьего желудочка. Он осуществляет нервную регуляцию ряда функций, в частности, температуры тела, потребления воды и пищи.

Гипоталамус играет важнейшую роль в эндокринной системе, так как он регулирует функцию гипофиза, который называют «главной» эндокринной железой в организме. Регуляторное воздействие на нейрогипофиз осуществляется по нервным путям, а на аденогипофиз – через специальные

кровеносные сосуды, называемые портальной системой гипофиза.

В нейросекреторных клетках хрящевых рыб обнаружена сходная топография вазотоцинергических элементов. Нейросекреторные клетки, содержащие иммунореактивный вазотоцин, находятся исключительно в преоптическом ядре.

Щитовидная железа построена из многочисленных фолликулов, связанных друг с другом секреторным эпителием и содержащих богатый йодом коллоид. Высота эпителиальных клеток изменяется в прямой зависимости от активности железы. Секрет выделяется или в просвет фолликулов, или прямо в кровь. Коллоид содержит высокомолекулярный белок (700000) – йодтиреоглобулин.

В щитовидной железе накапливаются поступающие с пищей неорганические соединения йода. Затем они окисляются до свободного йода и включаются в белок. Йодированные соединения тиронина сочетаются друг с другом, образуя ряд тиронинов – диодтиронин, трийодтиронин и тироксин (тетрайодтиронин).

При переносе кровью молекулы гормона адсорбируются на глобулинах и альбуминах плазмы, которые служат его носителями.

Известно, что щитовидная железа регулирует метаморфоз у некоторых костистых рыб, в частности, у угрей и камбаловых (Von Hagen, 1936). У других рыб изменение содержания свободного тироксина влияет на скорость роста и форму тела.

У низших позвоночных, как и у высших, тиреотропный гормон, от деятельности которого зависят развитие и секреторная активность щитовидной железы, вырабатывается гипофизом. Примечательно, что влияние щитовидной железы

на рост и развитие костистых рыб установлено твердо, но нет убедительных данных относительно ее влияния на общую интенсивность обмена веществ у рыб вообще.

Как показывают эксперименты по введению гормона щитовидной железы, он не влияет на потребление кислорода у гуппи и карасей. Воздействие тиомочевины также не вызывает существенного изменения потребления кислорода у фундулов, в то время как у бермудской рыбы-попугая эффект обратный.

Введение аналога тироксина малькам акулы повышало интенсивность обмена по сравнению с контролем, а тироксин не давал эффекта.

У осетров определено содержание тироксина в икре, эмбрионах и личинках на разных этапах развития. Наличие тироксина обнаружено уже на стадии оплодотворенной яйцеклетки. В процессе эмбрионального развития (до вылупления) уровень гормона снижается в десять раз. Динамика тироксина носит волнообразный характер с минимальным значением для стадии массового вылупления предличинок. К моменту начала их активных дыхательных движений происходит подъем уровня гормона. Пик тиреоидной активности (возрастание в 40 раз по сравнению с исходным уровнем) наблюдается в период массового перехода на экзогенное питание (одиннадцатые сутки), а в дальнейшем, в возрасте двадцати суток, снижается в два раза (Бойко, Чихачев, 1990).

Имеются данные, что у рыб щитовидная железа выполняет еще и другие функции. Она принимает участие в регуляции содержания гликогена в печени, а также в осморегуляции (Fontaine, Fontaine, 1957). У эвригаллиных рыб наблюдается усиление активности щитовидной железы при повышенном содержании соли в среде. Увеличение ее активности у колюш-

ки обуславливает связанную с размножением миграцию из соленой воды в пресную.

Активность щитовидной железы характеризуется фотопериодическими изменениями.

Реакция железы при адаптации к изменениям температуры у разных рыб различна. У большинства из них отмечается повышение активности железы при воздействии высоких температур, но у форели и ильной рыбы, как у гомойотермных животных, активность железы повышается при низкой температуре (Hirsch, Coxe, 1958).

Нейрогипофиз как эндокринная железа, отличается от других. Он образуется выпячиванием дна III-го мозгового желудочка и сохраняет связь с головным мозгом в течение всей жизни. Это нейросекреторная железа, выделяющая два гормона: антидиуретический и окситоцин.

Антидиуретический гормон стимулирует всасывание воды в дистальных почечных канальцах и вызывает сокращение артерио-венозных капилляров.

Окситоцин вызывает нерестовые реакции. У рыб (и амфибий) имеется и другой гормон – аргенин-вазотоцин. Известны еще три гормона: мезотоцин обнаружен у примитивных костистых рыб, изотоцин найден у костных ганоидов и костистых рыб и глумитоцин – у скатов. Число известных нейрогипофизарных пептидов позволяет выдвигать гипотезы относительно их эволюции.

Урогипофиз. Это нейросекреторный эндокринный орган, который находится в каудальной области спинного мозга костистых рыб. Нейросекреторные клетки спинного мозга (клетки Дальгрена) соединены волокнистым трактом с нейрогемальным органом – урогипофизом. Хотя у костистых рыб этот орган хорошо выражен, у акул он отсутствует, что

возможно отражает их примитивность.

Изучение морфологии спинного мозга осетровых показало, что строение его в каудальной области изменяется по сравнению с туловищной (Саенко, 1970). У костистых рыб наблюдается сходная картина. Такое изменение строения спинного мозга связано с присутствием каудальной нейросекреторной системы. У осетровых замечены клетки, отличные от обычных нейронов, напоминающие секреторные клетки каудальной системы костистых рыб. Морфология этих клеток говорит о том, что и у осетровых они также вырабатывают секреторное вещество, которое транспортируется по волокнам к окончаниям, где накапливается и освобождается.

Как и у костистых, эта система состоит из трех звеньев: секреторные клетки, волокна и окончания – место выведения секрета. Однако надо отметить, что каудальная нейросекреторная система осетровых отличается некоторой примитивностью и своеобразием. Если у костистых эта система занимает незначительный участок мозга (несколько позвонков), то у осетровых каудальная система расположена на обширной области мозга (весь хвостовой стебель). Нейросекреторные клетки в спинном мозге осетровых не сгруппированы в скопления, как у костистых, а лежат поодиночке, рассеянные в толще мозга. Это относится и к окончаниям, которые тоже занимают обширную площадь поверхности мозга на том же участке, что и клетки (рис. 59).

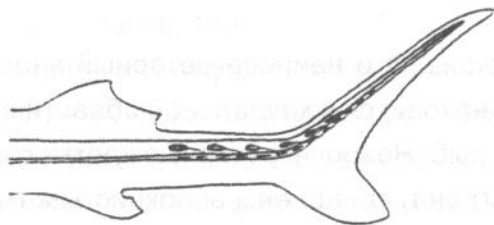


Рис. 59. Схема расположения каудальной системы осетровых (Саенко, 1970)

Другой особенностью каудальной системы осетровых является отсутствие специального органа накопления и выведения секрета – урогипофиза, характерного для костистых рыб. Окончания, которые выполняют эту функцию у осетровых, в отдельных случаях могут уходить за пределы мозга, располагаясь между слоями оболочки и образуя массы неправильной формы. Однако, такие случаи редки. Вероятно, эти структуры могли бы послужить тем материалом, из которого в дальнейшей эволюции могло бы возникнуть образование типа урогипофиза. У осетровых такие явления носят характер исключения и не могут быть названы урогипофизом, так как еще не имеют структуры последнего.

Секреторные клетки осетровых также имеют некоторые отличия, касающиеся формы ядра и включений. Если ядра нейросекреторных клеток костистых рыб имеют многочисленные зазубрины, доли и лопасти, то ядра этих клеток у осетровых в целом более округлые. В отличие от костистых, у осетровых в нейросекреторных клетках каудальной области гораздо чаще встречаются оптически пустые вакуоли и в значительно большем количестве.

Морфологический анализ и сравнение строения системы гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы (ГНС) у осетровых и костистых рыб, а также других позвоночных, позволили выделить примитивные черты в организации этой системы. Как показал профессор Н.Л. Гербильский, осетровые, наряду с примитивными чертами организации, имеют много признаков сходства с амфибиями и стоят ближе к основному стволу эволюции позвоночных, чем костистые рыбы.

По мнению большинства исследователей урогипофиз участвует в осморегуляции. Отмечено его влияние как на перенос натрия, так и на задержку воды в организме. Уро-

гипофиз костистых рыб содержит вещество, вызывающее сокращение изолированного мочевого пузыря (радужная форель), кроме того в этом органе обнаружены гипер- и гипотензивные агенты.

Соматотропные гормоны (СТГ) представляют собой белки с молекулярным весом 25-50 тыс., состоящие из длинных разветвленных или коротких прямых цепей. Каждый белок наиболее активен по отношению к животному того вида, из которого он получен. Имеются данные о том, что эти гормоны образуются в оранжевых ацидофильных клетках дистальной части аденогипофиза.

СТГ или гормон роста в нормальных условиях стимулирует рост молодых животных, ускоряя синтез белка и подавляя распад аминокислот. В результате в организме задерживается азот, повышается содержание воды и солей и снижается количество жира. Этот гормон также способствует усиленному росту костей. Он стимулирует пролиферацию хряща и рост костей в длину.

У рыб молекулы гормона роста сопоставимы по размеру с самыми мелкими молекулами гормона высших позвоночных. Рыбам этот гормон необходим для роста в длину (Swift, 1954). О регуляции секреции гормона роста известно мало. Вероятно, за это ответственен гипоталамус.

Тиреостимулирующий (ТСГ) или Тиреотропный гормон (ТТГ). Это гликопротеид с молекулярным весом 10000, вырабатываемый базофильными клетками. Основная его роль заключается в стимуляции функции щитовидной железы. Гормон повышает содержание коллоида в клетках и стимулирует выделение тироксина. Он способствует увеличению фолликулярных клеток, поглощению ими йода и синтезу тироксина.

Тироксин вызывает набухание жировой клетчатки и

мышц, расположенных в глазнице. Поэтому характерным симптомом тиреотоксикоза является экзофтальм.

Накопление воды и жира происходит и в других частях тела – в крови и скелетных мышцах, но там оно не так заметно.

Гормон щитовидной железы подавляет секрецию тиреостимулирующего гормона, также как адреналин и кортикостероиды. Этим объясняется понижение активности щитовидной железы при стрессе, вызванном различными факторами. Однако холод оказывает противоположное действие.

Таким образом, в естественных условиях стресс стимулирует выделение адренокортикотропных гормонов (АКТГ) и, в то же время, подавляет секрецию ТСГ. Холодовой стресс составляет исключение – он стимулирует образование обоих гормонов.

Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) - гликопротеид, вырабатывается базофильными клетками. Он стимулирует рост фолликулов в яичнике у самок и способствует сперматогенезу у самцов.

Лютеинизирующий гормон (ЛГ) – гликопротеид, вырабатывается базофильными клетками. Он стимулирует у самок секрецию яичниками эстрогена и прогестерона, а у самцов – секрецию семенниками андрогенов. Секреция гонадотропных гормонов направляется гипоталамусом. Активность же его, в свою очередь, регулируется содержанием половых гормонов в крови, а также другими факторами, такими как свет, температура, присутствие особей другого пола и раздражение половых органов.

Гормоны и размножение

Гонадотропины ФСГ и ЛГ встречаются у всех позвоночных животных. В отсутствие гонадотропинов, например после удаления гипофиза у молодых самок, приостанавливает-

ся развитие яичников, а у взрослых особей они уменьшаются в размерах. При этом наступает гибель уже образовавшихся фолликулов. Вводя свежую ткань гипофиза, можно вызвать преждевременное икротетание у некоторых рыб. У яйцеживородящей рыбы *Snasterodon* после введения гипофизарной ткани от других рыб нерест происходит более чем на две недели раньше обычного. У бразильских рыб *Pimelodus* и *Prochilodus*, которые мечут икру после сильных дождей, следующих за периодом засухи, икротетание и оплодотворение можно было вызвать и во время засухи. Реакция наступала через 1-3 дня после внутримышечной инъекции ткани гипофиза, взятой у тех же видов.

Как известно из опытов (Hasler и др., 1939), у форелей внутрибрюшинное введение свежей или высушенной в ацетоне ткани гипофиза карпа вызывало созревание икры и молок на 6-7 недель раньше обычного нерестового сезона. У миноги после введения мочи беременной женщины наблюдалось увеличение размеров ооцитов и яичников и преждевременное половое созревание. У рыбы *Fundulus* удаление гипофиза приводит к атрофическим изменениям в яичниках и семенниках. Если осенью гипофиз удалить, то нормального увеличения гонад весной не происходит. Пересадка гипофизов взрослых рыб, производимая в течение месяца с интервалами в 3 дня, вызывает у неполовозрелых особей обоего пола значительную активацию половых желез. При этом у самцов наступают изменения пигментации, характерные для брачного сезона. Вероятно, у фундулюс нерест регулируется самим гипофизом.

Андрогены. Главная их роль состоит в стимуляции развития и функционирования придаточных органов мужской половой системы. От них зависит особенность телосложения,

драчливость, брачная окраска и изменение размеров гоноподий у некоторых рыб. Многие из этих признаков проявляются только в брачный период.

Основным источником андрогенов служат семенники. Они извлекают из циркулирующей крови малоактивные андрогены и превращают их в более активные вещества. Образуются андрогены в клетках интерстиция семенников. Исчезновение или редукция зачаткового эпителия семенных канальцев под действием рентгеновских лучей не сопровождается атрофией интерстициональной ткани семенников. Их андрогенная активность при этом сохраняется. У колюшки существует тесная связь между годичным циклом дифференцировки интерстициальных железистых клеток и циклом развития вторичных половых признаков и форм поведения (окраска тела, выделение слизи для постройки гнезда и брачное поведение). У этого вида не обнаружено никакой связи между последними признаками и сперматогенной активностью. Можно предположить, что местом образования тестикулярных андрогенов служат интерстициальные клетки. Однако андрогены образуются не только в семенниках, но и в яичниках.

Мало данных о накоплении андрогенов в организме. Обычно они быстро разрушаются в печени, поэтому их постоянный уровень в крови может поддерживаться только при непрерывной секреции. Но у некоторых рыб из семейства *Roe-siliidae* андрогены, введившиеся в течение нескольких часов, продолжали действовать на протяжении многих дней. Андрогенная активность в крови, оттекающей от печени, гораздо ниже, чем в крови, поступающей в этот орган. При этом из андрогенов образуются совсем неактивные вещества и андрогены с более слабым действием, например андростерон и обычные эстрогены. Все эти продукты выводятся через почки.

Была детально изучена связь между андрогенами, развитием мужских органов (гоноподиев) и малой величиной тела у самцов рыб из семейства Poeciliidae (Turner, 1942).

После кастрации превращение анального плавника в гоноподий сейчас же прекращается. У кастрированных самцов или нормальных самок под действием андрогенных гормонов развиваются мужские признаки, типичные для данного вида. Для последовательных этапов развития гоноподия требуется постепенное повышение концентрации гормона. Обычно гоноподий развивается под влиянием андрогенов, концентрация которых в крови постепенно возрастает в результате активности семенников. Для нормального развития на каждой его стадии нужна некоторая оптимальная концентрация андрогенов. Избыточное его количество подавляет рост и вызывает преждевременную дифференцировку.

Эстрогены образуются в яичниках у всех позвоночных. Они также найдены и в семенниках, где источником эстрогенов (как и андрогенов) служат интерстициальные клетки. Эстрогены удалось получить также и из надпочечников. В живом организме они очень быстро инактивируются. Разрушение их происходит преимущественно в печени. Кровь, содержащая эстрогены, пройдя через печень, оказывается почти лишенной гормона.

Изменения, вызываемые эстрогенами в органах и тканях, отличаются большим разнообразием, что обусловлено различием в степени чувствительности отдельных клеток и тканей к этим гормонам.

Эти изменения легко обратимы. Они касаются целого ряда вторичных и добавочных половых признаков, которые у многих видов изменяются в течение цикла размножения.

Эндокринным «центром» регуляции размножения сле-

дует признать гипофиз – основной источник гонадотропных гормонов. У самок гипофиз, выделяющий фолликулостимулирующий гормон (ФСГ), стимулирует развитие фолликулов и интерстициальной ткани яичников, что приводит к усиленной секреции эстрогенов. Повышение концентрации эстрогенов в крови способствует дальнейшему развитию яичников.

Функция яйцеклетки своеобразна и заключается в том, чтобы дать начало новому организму. Яйцеклетки рыб имеют общие особенности строения, характерные для представителей разных классов и типов животных. Однако у рыб имеются и некоторые особенности строения цитоплазмы. Например, у поверхности яиц осетровых и всех костистых рыб расположены кортикальные тельца, в субкортикальном слое – пигментные гранулы. Ооциты рыб содержат большое количество желточных включений (Гинзбург, 1968). Как и у всех позвоночных животных, у рыб яйцевые оболочки в зависимости от происхождения делятся на первичные, которые являются производными ооцита; вторичные – из фолликулярных клеток; третичные оболочки образуются за счет секреторной деятельности желез яйцевода (Nelson, 1953).

Энергетический обмен в оогенезе животных имеет большое значение, так как от его уровня и характера зависят энергообеспечение в процессах вителлогенеза и созревания, общее функциональное состояние яйцеклеток, их готовность и способность к оплодотворению.

У рыб, как и у других позвоночных животных, энергообмен осуществляется путем сочетания анаэробного и аэробного его типов (Крепс и др., 1959). Накопление ооцитами энергии, необходимой для зародышевого развития – важная сторона их метаболизма. В период роста ооцитов рыб одновременно с увеличением их массы многократно повышается скорость по-

требления кислорода (Озернюк, Зотин, 1983). По мере созревания ооцитов происходит снижение потребления кислорода (Nakano, 1953). Однако скорость потребления кислорода ооцитами значительно выше, чем у овулировавших яиц (Гош, 1981). Одновременно, со снижением дыхания, во время созревания ооцитов происходит падение уровня АТФ.

Таким образом, овуляция яйцеклеток у рыб приводит в основном к снижению энергообмена. Созревание ооцитов и овуляция яиц сопровождается перестройкой регуляторных механизмов углеводного обмена.

Постепенное перезревание яиц в полости тела самок приводит к потере функциональной полноценности яйцеклеток, снижению энергообмена и оплодотворяемости яиц.

Перезревание яиц вызывает необратимые изменения в энергетических системах, и, следовательно, в их способности к оплодотворению, так как процессы оплодотворения и раннего дробления очень энергоемки. Клеточное деление больше зависит от окислительного фосфорилирования, чем от дыхания (Браше, 1951). Этот вывод согласуется с тем, что оплодотворяемость яиц и выживаемость эмбрионов снижаются почти синхронно и эквивалентно уменьшению эффективности окислительного фосфорилирования.

Нарушение сопряженности этих процессов отмечено и при старении соматических клеток. Несмотря на функциональные различия соматических и половых клеток, у них много общего с процессом перезревания гамет (Жукинский, 1981).

Установлено, что возраст самок оказывает влияние на энергетический обмен ооцитов и овулировавших яйцеклеток рыб. По-разному изменяются интенсивность дыхания, анаэробного гликолиза, эффективность окислительного фосфорилирования, активность АТФ-азы в ооцитах молодых и ста-

рых самок. Так, в ооцитах старых самок процессы дыхания и анаэробного гликолиза протекают менее интенсивно, чем у молодых. Но эффективность окислительного фосфорилирования и активность АТФ-аз цитохромоксидазы, наоборот, в ооцитах старых самок намного выше, чем у молодых особей. Исключение составляет только интенсивность процесса дыхания, которая в овулировавшей икре старых самок протекает намного быстрее.

Полостная жидкость. Овулировавшая икра рыб погружена в полостную жидкость, которая оказывает на яйца защитное действие. Яйцеклетки, погруженные в полостную жидкость, сохраняют способность к оплодотворению намного дольше, чем в любой другой среде. Понижение температуры увеличивает этот срок. Яйцеклетки севрюги и осетра более чем у других рыб устойчивы к действию воды, однако в полостной жидкости способность яиц к оплодотворению еще более высока, чем в воде (Гинзбург, 1968). Замечено, что у вьюна под действием температуры окружающей среды молекулы ДНК в половых клетках могут из нормального состояния летом обратимо переходить в суперскрученное зимой.

В зависимости от строения женского полового аппарата полостную жидкость называют по-разному: целомическая, полостная, овариальная. У разных рыб различное строение женского полового аппарата. У акулообразных, двоякодышащих, хрящевых ганоидов и у ильной рыбы яйца овулируют в полость тела и выводятся через Мюллеров канал, который служит яйцеводом.

У панцирной щуки и большинства костистых рыб яичник имеет форму полого мешка. У рыб из отряда угреобразных, а также у вьюна (карпообразные) яйцеводы дегенерируют, и яйца из яичника поступают в полость тела, затем через воронку или

половую пору выводятся наружу.

Органические вещества и неорганические соли, растворенные в полостной жидкости, оказывают влияние на яйцеклетку в виде осмотического давления. При этом неорганические вещества, которые в большинстве случаев распадаются на несколько ионов, влияют намного сильнее, чем органические, которые в основном находятся в растворе в виде молекул.

Высокое содержание воды (88-89 %) в полостной жидкости рыб объясняется ее важностью для жизни гидробионтов в целом, в том числе и для клеток. Вода в теле рыбы необходима как среда, в которой протекают физико-химические и физиологические процессы, а также как вещество, участвующее в химических и физико-химических реакциях. Для жизнедеятельности клеток и тканей необходимо определенное количество воды. При его уменьшении наблюдаются нарушения белков цитоплазмы, специфические для каждой клетки.

Кроме защитного действия полостная жидкость выполняет роль питательной среды. Выявлена положительная корреляция между выживаемостью икры и личинок лосося, содержанием глюкозы и билирубина в ней, а также отрицательная корреляция между выживаемостью эмбрионов и активностью лактатдегидрогеназы (ЛДГ). В полостной жидкости стальноголового лосося обнаружены мочевая кислота, холестерин, альбумин, щелочная фосфатаза и лактатдегидрогеназа.

Определена связь между содержанием метаболитов полостной жидкости и оплодотворяемостью овулировавшей икры, полученной от одних и тех же производителей. Наряду с метаболитами в полостной жидкости выявлены никотинамидные коферменты.

Качество овулировавших яйцеклеток могут характеризовать не только параметры энергообмена яиц, но и компоненты полостной жидкости, отцеженной от тех же самок. Здесь обнадеживает такой показатель, как общее содержание никотинамидных коферментов. Полярнографический метод определения этого показателя позволяет сделать его экспрессным. Не меньший интерес представляет поиск связи между концентрацией ионов полостной жидкости и овулировавшей икрой, а также выживаемостью зародышей.

Сперматозоиды – высокодифференцированные клетки, которые имеют специфическое строение и функцию. Основная их роль состоит в активации яйца, побуждая его к развитию, а также в снабжении его гаплоидным ядром. Состоят сперматозоиды из головки, средней части и хвоста.

Головка – депо наследственного вещества генов, средняя часть и хвост выполняют двигательную функцию. В средней части сконцентрированы митохондрии. Они снабжают клетки энергией и обладают полным набором ферментов кофакторов и веществ, необходимых для окислительного фосфорилирования.

Сперматозоиды рыб в зякуляте неподвижны и активизируются мгновенно только при попадании в воду. В основе процессов их жизнедеятельности лежат механизмы, при помощи которых свободная энергия химических реакций становится доступной для подвижности спермий.

Анализ литературы по энергетическому обмену сперматозоидов позволяет заключить, что в спермиях рыб (как и у других животных) протекают два процесса – дыхание и гликолиз, но скорость их разная (Гош, 1985).

Ученые произвели расчет по количеству поглощенного кислорода и образовавшейся молочной кислоты за определен-

ный отрезок времени (Крепс и др., 1959). Данные показали, что дыхание превалирует над гликолизом (в 4,3 раза у карпа, в 4,5 раза у леща и в 4,1 раза у белого амура). Гликолиз важен для пополнения энергии у спермий, особенно когда они находятся в неподвижном состоянии.

Спермиальная жидкость. Клетки организма в результате циркуляции крови и лимфы постоянно омываются жидкостью, которая снабжает их питательными веществами и кислородом. Сперматозоиды же находятся в спермиальной жидкости. Их концентрация в значительной степени определяется способом осеменения. У рыб, размножающихся путем выведения половых продуктов в воду, сперматозоиды в эякуляте неподвижны и свободно взвешены в спермиальной жидкости. У рыб с внутренним осеменением спермии продвигаются по половым путям самки, будучи склеенными в большие агрегаты.

В сперме рыб с наружным способом оплодотворения спермиальная жидкость является продуктом секреции семенников. Исключение составляют рыбы из отряда окунеобразных, у которых имеются еще добавочные железы – непарные семенные пузырьки. Продуцируемый ими секрет смешивается со спермой. У некоторых бычков и морских собачек обнаружена еще одна добавочная железа (островки между семеносными ампулами). У харациновых рыб роль добавочной железы выполняет железистый эпителий выводного протока семенника. У рыб, не имеющих добавочных желез, спермиальная жидкость жидкая. Разбавление спермий жидкостью зависит от времени нереста и изменяется в течение нерестового сезона. Выделение спермиальной жидкости увеличивается в период созревания спермиев и продолжается в течение нерестового сезона. На интенсивность выделения жидкости у рыб влияет частота выметывания спермы, а также период нереста.

Спермиальная жидкость разбавляет густое скопление сперматозоидов и создает условия для их выживания от нескольких часов до двух суток.

Состав жидкости, как и спермий, содержит минеральные вещества, различные метаболиты, ферменты, коферменты. Различие только в их количестве. Содержание этих параметров в количественном отношении в спермиях, как правило выше, чем в жидкости. Исключение составляют ионы натрия, концентрация которых в жидкости выше.

Содержание метаболитов (лактата, альфа-кетоглутарата), никотинамидных коферментов НАД, НАД-Н, НАДФ и НАДФ-Н в спермиальной жидкости может характеризовать качество спермы. Особенно важен показатель содержания никотинамидных коферментов.

Обнаружены общие черты и различия в изменении показателей энергетического обмена при перезревании овулировавших яйцеклеток и старении сперматозоидов. И у тех, и у других снижается интенсивность дыхания, нарушается синтез и окисление метаболитов цикла Крепса, снижается уровень окисленных форм и повышается содержание восстановленных форм никотинамидных коферментов, накапливается молочная кислота. Но у одних и тех же видов рыб старение яйцеклеток может происходить намного быстрее, чем старение спермий.

Поэтому наилучшая оплодотворяемость икры и выживаемость эмбрионов у рыб при сочетании между собой зреловозрастных производителей и худшая – при сочетании старых производителей с молодыми. Яйцеклетки, отцеженные от зреловозрастных производителей, трансформируют в процессе дыхания больше энергии, необходимой развивающемуся зародышу, чем яйцеклетки, полученные

от молодых или от старых производителей. По мере развития зародышей дыхательный коэффициент снижается, т.е. усиливается расход белков и липидов.

Знание свойств яйцеклеток и сперматозоидов, полостной и спермиальной жидкостей, закономерностей оплодотворения у разных видов рыб поможет улучшить биотехнику их разведения.

Дыхание зародышей рыб. Оплодотворение оказывает разное влияние на дыхание яйца: в одних случаях оно усиливается, в других – ослабляется, а иногда совсем не изменяется (Браше, 1961). Интенсивность потребления кислорода зародышами изучена на разных видах рыб: потребление кислорода зародышами, рассчитанное на эмбриона в единицу времени, в основном увеличивается в течение развития (Нейфах, 1960). Однако кривые, характеризующие скорость поглощения кислорода зародышами рыб, различаются между собой. В одних случаях они имеют вид плавной восходящей кривой (вьюн, карп), в других – выявлены подъемы и спады. Некоторые авторы объясняют эту неравномерность в скорости потребления кислорода зародышами «критическими периодами» в развитии рыб (Трифонова, 1949; Рыжков, 1966). А.А. Нейфах (1960) показывает, что в первые часы оплодотворения потребление кислорода яйцеклетками остается на том же уровне, что и в неоплодотворенных яйцах. Но после 6-7 часов развития наблюдается подъем использования кислорода зародышами и в течение 8-10 часов остается на одном уровне. Предполагается, что ядро контролирует функцию дыхательного аппарата клетки, в том числе синтез ферментов и построение структур, которые их содержат.

Иные результаты получены при интенсивности дыха-

ния у эмбрионов форели. Сразу после оплодотворения яйцеклетки наблюдается резкое увеличение поглощения ею кислорода, которое после первого дня развития сменяется более плавным увеличением интенсивности дыхания. После 10 дней кривая потребления кислорода эмбрионами форели резко поднимается вверх.

Исследования Р.И. Татарской с соавторами (1958), проведенные на осетровых рыбах, показали непрерывное, но неравномерное увеличение интенсивности дыхания. Авторы считают, что этот процесс в эмбриогенезе осетровых рыб обусловлен только цитохромной системой.

Установлено, что промежуточные этапы развития эмбрионов характеризуются, как правило, постепенным усилением усвоения кислорода. Переход к активному питанию также сопровождается повышением потребления кислорода личинками. Наблюдения показали, что в эмбриональный период и, частично, постэмбриональный, в период дифференцировки и развития различных органов кровообращения и ЦНС происходят скачкообразные изменения окислительно-восстановительных процессов и всего обмена в целом.

Выяснено, что у эмбрионов наблюдается общая тенденция к повышению интенсивности газообмена на каждом последующем этапе развития (Трифоновна, 1949; Рыжков, 1966). Но в ранний постэмбриональный период этот процесс на каждом последующем этапе незначительно замедляется (Винберг, 1956). «Критические периоды» характеризуются преобладанием дифференциации органов и ослабленным ростом, определенным комплексом биохимических показателей.

Предполагается, что повышение уровня дыхания в ранний период эмбриогенеза обусловлено увеличением функциональной нагрузки дыхательных ферментов, что

достигается за счет лучшего контакта с субстратами и увеличения их количества.

Таким образом, механизм регуляции дыхания зародышей нуждается в дополнительном изучении. Проведение таких исследований на рыбах связано с методическими трудностями. Сложно определить массу изолированного зародыша. На примере птиц было показано, что субстраты используются в таком порядке: глюкоза – белки – липиды. Немного позже на основании исследований, проведенных на рыбах (Юровицкий и др., 1972), была предложена иная схема последовательного использования энергетических субстратов яиц зародышами рыб.

Согласно этой схеме основным источником энергии овулированных ооцитов является гликолиз, в меньшей степени – цикл трикарбоновых кислот. После оплодотворения яиц на ранних стадиях развития эмбрионов основным источником энергии становится цикл трикарбоновых кислот, затем гликолиз, а использование липидов остается под вопросом. В процессе раннего онтогенеза используются те же источники энергии, включая и липиды. На более поздних стадиях онтогенеза энергия для развития эмбрионов пополняется за счет цикла трикарбоновых кислот, окисления липидов и, в меньшей степени, за счет гликолиза.

ГЛАВА 7. ИНТЕГРАЦИЯ РАЗЛИЧНЫХ СИСТЕМ И ОРГАНОВ У РЫБ

Значительный интерес представляют постепенно возникающие связи между системами и органами по ходу их развития в процессе онтогенеза рыб и филогенеза позвоночных. Особое внимание заслуживают исследования ритмических движений, на ранних стадиях развития у эмбрионов хрящевых рыб. Наблюдая ряд видов этих рыб, было установлено, что у эмбрионов существует такая ранняя стадия развития, когда их движения осуществляются с помощью ритмических сокращений мышц без участия нервной системы, т.е. движения имеют миогенный характер. По наблюдениям J. Harris и H. Whiting (1954) движения зародышей акулы (длина тела около 3,6 мм) происходят ритмически, с интервалом 3-4 сек. Эти движения миотомов предшествуют появлению ритмических сокращений сердечной мышцы эмбриона. Такая короткая фаза движения продолжается у зародышей акулых рыб 2-3 дня. Эти авторы показали, что миомеры, входящие в состав миотомов, которые расположены вдоль ното хорда, неоднородны как морфологически, так и с функциональной стороны. Эти миомеры различаются между собой по степени развития миофибрилл. В передних сомитах они хорошо развиты с поперечной исчерченностью. В них-то ритмически и возникает возбуждение, вызывающее распространяющуюся сократительную волну и в прилежащих миомерах. Тот миомер, в котором возникает волна сокращения, был назван «инициатором» - пейсмекером.

Для миогенной фазы движений хрящевых рыб характерно не только возникновение сократительной волны, но и тип распространения ее от миомера к миомерам в различных сомитах. Это так называемое миомиальное распространение возбуждения, которое осуществляется без участия специаль-

ных нервных проводящих путей.

Явления, подобные распространению сократительной волны вдоль миотома в миогенную фазу наблюдаются в ряде других случаев, когда ритмический сократительный акт носит безнервный характер. Это касается ранних эмбриональных стадий, когда такие сокращения осуществляются не только в специализированных элементах - миотомах. Так, Т. Yamamoto (1936) описал сократительную волну, распространяющуюся вдоль поверхности оплодотворенной икры рыб *oryzias latipes*. Причинами ритмических сокращений эмбриональных мышц до формирования нервной регуляции их деятельности могут быть особенности обмена этих мышц, а также изменения химических показателей среды.

В результате исследования эмбриональных мышечных движений костистых рыб был сделан вывод, что на стадии, когда еще не созрели связи двигательных центров спинного мозга с соответствующими воспринимающими элементами через афферентные пути, их возбуждение происходит под влиянием продуктов обмена веществ организма, т.е. под влиянием химических факторов внутренней среды.

Среди этих факторов важное значение для метаболизма тканей и химизма среды обитания водных животных имеет колебание содержания углекислоты и кислорода. Приведенная форма регуляции движения эмбрионов костистых рыб качественно отличается от описанной выше формы ритмической двигательной активности эмбрионов хрящевых рыб на ранних стадиях развития, когда эти движения имеют чисто миогенный (аневральный) характер. Это важно для эмбриогенеза преобразование функций происходит по мере все большего развития связей развивающегося зародыша с условиями окружающей среды. Это приводит к морфо-физиологическому

развитию периферических воспринимающих приборов, а в связи с этим и тех афферентных путей, которые от этих воспринимающих органов направляются уже к центрам спинного и продолговатого мозга.

Так, появление первых рефлекторных двигательных реакций у зародышей акулловых рыб совпадает с появлением нейрофибрилл в нервах органа боковой линии.

В экспериментах на эмбрионах костистых рыб наблюдается следующий порядок эффективности различных раздражителей: тактильные, вибраторные и проприоцептивные раздражения и, наконец, вращение и реакция на свет.

Важно отметить, что новая форма регуляции движения (нервно-рефлекторная) не только является ведущей системой в регуляции ответных реакций зародыша на воздействие внешней среды, но и подчиняет себе целиком ритмику спонтанных движений эмбриона. Это определяет качественно новую рефлекторную форму двигательного поведения животных в онтогенезе.

В анализе разбираемой проблемы большое значение приобретает эволюционный вывод Л.А. Орбели (1938) - в процессе функционального развития существенно важную роль играет нервная система, которая угнетает ранние формы деятельности, устраняет автоматизмы различного рода и полностью подчиняет себе мышечную ткань. Вначале нервная система воздействует в адаптационно-трофическом смысле, а затем в пусковом, полностью ликвидирует автоматизм.

ГЛАВА 8. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НАУЧНЫХ ДОСТИЖЕНИЙ

Удивительно верно сказала в недавнем прошлом Л.А. Душкина (1998): «...научные достижения, даже очень перспективные сегодня, завтра теряют свою новизну, если не находят практического воплощения и лишены дальнейшего совершенствования». Беда в том, что запасы Мирового океана не безграничны, и пользоваться богатствами Природы бесконечно, не восстанавливая их и не давая ничего взамен, - это уничтожение облика родной Планеты, которая кормит нас со времен собирательства кореньев. Но заметное истощение водных ресурсов беспокоило человека уже давно. Разведение и выращивание морских и пресноводных гидробионтов имеют давнюю историю, которая уходит вглубь веков (Душкина, 1998). Правда, процессы эти сложны своей многогранностью и множественностью подходов. Желательно, чтобы теоретические разработки завершались переходом к практике. Иначе, поток информации молекулярно-биологических, биохимических, генетических уровней должен находить выход в практику. И этой информации уже достаточно для того, чтобы освоить искусственное разведение лососевых и осетровых рыб - самых ценных промысловых видов.

В 1836 году в Шотландии впервые вырастили из икринок молодь лосося. А в 1868 году в России родилось осетроводство. И те, и другие рыбы обладают уникальным свойством - хомингом, т.е. способностью нереститься только в той реке, где родились сами из икринки. Ради этого они способны преодолеть огромные расстояния с невероятными природными препятствиями. Но, преграды, поставленные человеком, оказались непреодолимыми. Гидроэлектростанции на крупных реках отрезают осетровым путь к нерестилищам; нерестили-

ща лососевых на мелководных речках забиваются отходами лесосплавов, отравляются сточными водами, стоящих на берегу городов. Тем не менее лососевые и осетровые рыбзаводы к концу девяностых годов прошлого столетия (200 рыбо-водных заводов) выпускали ежегодно 130 млн осетровых и более миллиарда лососевых мальков (Рылов, 1989).

Но из выпущенных нескольких десятков тысяч лососевых рыбешек в море вернется не более десятка.

Оказавшись в реке, молодь обладает очень низкими адаптивными возможностями. Они не знают, как убегать от хищников. Наедаюсь на заводах искусственными кормами, в условиях реки рыбы не умеют ловить насекомых, рачков, личинок. Многие гибнут в морской воде, т.к. стремительно сносятся течением в море и не успевают до конца пройти процесс смолтификации – сложной перестройки всего организма при переходе от пресноводного образа жизни к морскому. Сносимые к морю течением, они не умеют ему сопротивляться, использовать для отдыха укрытия (камешки, ямки, растительность), где всегда есть застойные участки.

Заводская молодь медленно, с трудом приобретает навыки общения с естественными условиями окружающей среды, способность к адаптации у таких рыб снижена. Полученная ими скудная информация приводит и к недоразвитию мозга. Исследования ученых показали, что существует поразительная разница между мозгом дикой и заводской молоди. У речных он весит больше, чем у заводских. У осетрят – в основном за счет переднего мозга. В мутной илистой воде реки, буквально ползая по дну, они ориентируются с помощью обонятельных рецепторов, связанные с передним мозгом. Вот почему он сильнее развит у диких осетрят. У пестрянки же мозг сильнее развит за счет среднего. В прозрачной чистой воде каме-

нистых речек и морей молоди лососей надежнее всего служит зрение, а обработка зрительной информации ведется как раз в среднем мозге.

Таким образом, у промышленных рыбок развивается как бы «скудоумие» за счет информационной бедности среды, где проходит их детство.

Перед учеными встал вопрос, как же повысить адаптивные возможности мальков? Нейробиологи много работают с природными веществами, выделенными из мозга животных - пептидами, которые состоят из нескольких аминокислот. Микроскопические их дозы регулируют практически все поведение животного, особенно память, внимание и способность к обучению.

В опытах с пестрянками и мальками осетров использовались аналоги коротких фрагментов гипофизарного адренокортикоидного гормона, вазопрессина, а также аналоги тафцина, биологически активного фрагмента иммуноглобулина. Судя по поведению рыб, эти вещества значительно усиливали адаптивные способности молоди. В организмах хладнокровных рыб ферменты, расщепляющие пептиды, работают медленнее, чем у теплокровных, а поэтому их действие более длительное. Благодаря такой особенности пептиды помогают малькам в первые дни скатывания по рекам, за это время благотворное действие пептида на мозг еще не иссякнет. Вещества вносятся в бассейн прямо в воду, перед их выпуском. Рыбы получают пептиды через кровеносные сосуды жабр.

Снижение адаптационных возможностей происходит также в результате искаженного генетического отбора на рыбзаводах.

Кроме того, рыбоводы отдают предпочтение раскормленным особям, исходя из того, что, чем больше весят вы-

пускаемые в реку мальки, тем выше качество продукции. А в реке свои законы. Там выживают шустрые, поджарые мальки, быстрее удирающие от хищников, умеющие подолгу обходиться без пищи.

Молекулярно-генетические эксперименты ученых (Рылов, 1989) подтвердили, что генетический аппарат мелких подвижных рыб намного ближе к дикому типу. Как считают исследователи, в самом ближайшем будущем такое положение может привести к экологической катастрофе. Мало того, что в реках и морях будут плавать совсем другие осетры и лососи, чем жившие там тысячелетиями. «Загрязнение» природных популяций неполноценными мальками из рыбозаводов может привести к вырождению осетровых и лососевых рыб! Авторы поддерживают эту группу ученых. Изучив 54 разнообразных показателя (в том числе поведенческие, нейроанатомические, биохимические, гематологические и др.), исследователи пришли к выводу, что недоразвитие нервной системы и порочное формирование всего организма искусственных мальков бесспорно доказано.

Естественно, что при таком резком нарушении баланса между речной и заводской молодью еще в конце прошлого столетия начались поиски технологий, способствующих повышению жизнестойкости искусственно полученной молодежи и расширяющих их адаптационные возможности.

Изучение производителей осетровых заводского и естественного происхождения выявило, что эта разница сохраняется у них и в зрелом возрасте. Оценка факторов гуморального и клеточного иммунитета показала, что средний уровень циркулирующего иммунного комплекса (ЦИК) в крови заводских самок на 50% выше, чем у естественных. Это указывает на напряженное состояние иммунной системы у первых. Анализ

крови у осетров искусственных поколений установил увеличение процента эозинофилов, диагностирующих повышение воспалительных процессов или патологическое нарушение иммунитета. У особей естественного происхождения отмечено увеличение нейтрофилов на фоне нормального содержания эозинофилов. Это свидетельствует о более высокой сопротивляемости организма этих рыб (Корниенко, Кожин, Воловик, Макаров, 1998; Рудницкая, Житенева, Клименченко, 2000; Рудницкая, Клименченко, 2000; Рудницкая, Бугаев, 2001.) Содержание половых гормонов, регулирующих созревание и нерестовое поведение, также различно у производителей разного происхождения. Уровень эстрадиола и тестостерона в крови самок заводских поколений в два раза ниже, чем у самок естественной генерации. У половины самок искусственного происхождения в полости тела находилась овариальная жидкость. Аналогичных явлений в группе естественных самок не наблюдалось.

В условиях загрязнения экосистемы Азовского моря осложняется проблема сохранения и воспроизводства осетровых рыб. Большинство промышленных отходов, попадающих в воду, это вещества с ярко выраженными нейротропными свойствами. Их повреждающее воздействие на нервную систему и поведение рыб становится неизбежным. Возникает потребность в четком представлении о поведении осетровых рыб, в меняющихся условиях среды. В связи с этим, закономерен интерес к такой форме поведения, как нерестовые миграции осетровых рыб.

Исследования последних лет показали, что у лососевых существенным моментом хоминга является способность к запечатлению химических веществ, которая тесно связана с гормональными перестройками в «критический» период их постнатальной жизни. В дальнейшем это определяет

хоминг идущих на нерест рыб. У осетровых данная сторона поведения исследована слабо. Это вызвало необходимость заняться изучением определения уровня чувствительности осетровых к химическим веществам; изучить их особенности к долговременной памяти на химические вещества, а также влияние на обонятельную память осетров некоторых токси-кантов. Н.Б. Бойко (1996) установлено, что осетр обладает высокой чувствительностью к химическим веществам, сопоставимой с чувствительностью лососевых рыб. Запечатление запаха происходит в наилучшей степени при переходе на экзогенное питание. Этот результат вполне закономерен, если учесть, что морфологическая основа для восприятия обонятельных сигналов у предличинок осетра до перехода на активное питание еще отсутствует.

Такие вещества, как хлорорганические пестициды, оказывают повреждающее действие с нарушением синаптической передачи в мозгу у лососевых и осетровых рыб, тем самым, нарушая поведение – хоминг.

На рыбах Азовского бассейна Н.Б. Бойко (2001, 2004) также выявлено воздействие эндокринных факторов на регуляцию адаптационных процессов в раннем онтогенезе осетровых. На ранних этапах развития эндокринологический фактор определяет индивидуальные и видовые адаптации. До начала функционирования мозговых нейросекреторных структур эндокринное влияние обеспечивается родительским запасом гормонов и продуктами активности тиреоидной и интерренальной ткани – тироксина и кортизона. Их запрограммированный выброс совпадает во времени с критическим этапом развития (незадолго до перехода к активному образу жизни). Этот период очень кратковременный – около часа. В результате эксперимента удалось увеличить наращивание массы личинок, до-

ведя ее к 17-му дню до 381 мг, против 227 мг в контроле. После обработки указанными гормонами впервые был проведен комплексный морфо-функциональный анализ состояния молоди. Особое внимание было уделено влиянию тиреоидных гормонов и кортизона на пластичность роста, тиреоидный статус и гематологические показатели. Опыты показали, что гормональная обработка личинок осетра в разные сроки раннего онтогенеза вызывала различные эффекты. В предличиночный период развития осетра обнаружено гормонозависимое изменение роста и клеточных форм иммунной защиты. Таким образом, в период, совпадающий с максимальными базовыми уровнями гормонов, происходит зависимое от тироксина улучшение морфофункциональных показателей молоди: стимуляция роста (как было сказано выше), выживаемости, защитных функций. Тогда как в личиночный период обнаружен противоположный эффект действующих доз тироксина и кортизола на рост массы, смертность и тиреоидный статус, а также однонаправленный эффект на систему клеточной защиты организма. В это время наблюдается потеря чувствительности к кратковременному изменению гормонального статуса. Зависимые от гормона изменения состояния клеточного иммунитета у подопытной молоди рассматриваются как целенаправленная настройка механизмов физиологического приспособления на определенные условия среды. Полученные результаты могут быть использованы в качестве основы для дальнейшей отработки схем корректирующего воздействия при выращивании качественной заводской молоди осетровых и других видов рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вкладывая в вышеизложенное давно известные истины, нельзя не сказать еще раз о том, что ПРИРОДА предъявляет высокие требования ко всему тому, что она зародила. И если эти условия не выдерживаются, эволюция на такой же строгой основе проводит естественный отбор.

Основной ЗАКОН ПРИРОДЫ - способность организмов воспроизводить потомство. Но просто потомство - этого еще недостаточно. Оно должно быть здоровым и способным, в свою очередь, оставлять после себя равноценно здоровое новое поколение. Непрерывающаяся цепочка поколений идет вперед, совершенствуясь и трансформируясь на протяжении миллиардов лет. Те группы животных, которые почему-либо на своем уровне не соответствуют требованиям естественного отбора, «выбраковываются» навсегда, как ветви, не вписавшиеся в эволюционное дерево. В то же время сохранившиеся виды или целые группы организмов продолжают, проявляя эволюционную пластичность, приспосабливаться таким образом, чтобы выдержать те меняющиеся условия среды обитания, которые возникают в Природе. Процесс этот очень долгий, но обеспечивающий развитие. Эволюционный прогресс, действуя и продвигаясь микроэволюционными шагами, и сегодня проявляется на всех уровнях.

Итак, первая задача у живущего поколения – воспроизвести себе подобных с наименьшими потерями, «пускаясь» для этого на различные «ухищрения» и проявляя заботу о развивающихся эмбрионах, а в ряде случаев и о подрастающем поколении.

Характерно, что эта задача проявляется как Закон и прослеживается у различных не родственных, филогенетически

далеко отстоящих групп рыб, зачастую сближающихся лишь на конвергентных основах.

Избранная нами схема для аналитического прослеживания Рыбного Царства - пластинчато-жаберные (акулы, скаты), хрящевые ганоиды (осетровые), костистые (большое разнообразие видов рыб) - подтверждает существование основной единой системы, где постоянно проявляются нюансы эволюционного поиска, ведущие по пути трансформации и прогресса. Другими словами, как мы сказали выше, во всем живом и сегодня заметны эволюционные следы. Причем они просматриваются на любом уровне взаимоотношений – между различными группами рыб и видовыми связями различного характера внутри группы. Так, отношения жертва и хищник стимулируют друг друга к развитию. Наибольшие шансы уцелеть от истребления и из года в год производить похожее на себя потомство имеют те особи, которые владеют совершенными двигательными возможностями. А хищники, если будут недостаточно проворны, рискуют умереть от голода. Одновременно жертва имеет и другие средства самозащиты: панцирные покровы, защитная окраска и т.п.

Рыбы обитают в исключительных условиях – водной среде, их локомоции связаны с плаванием, от «рождения» они были приспособлены к этому средству передвижения. Силы,двигающие рыбу вперед, возникли в результате волнообразного изгибания всего туловища, для этого нужна согласованная работа мышц всего тела и хвоста (парные плавники – рули глубины и направления).

Плавательные локомоции не прекращаются и тогда, когда рыба стоит на одном месте, даже во время сна. Исключение представляют некоторые охотничьи повадки акул, а также

щука, которая может полностью затаиваться, совершая затем нападение на проплывающую мимо добычу.

Упорядочению плавательной локомоции способствовало развитие сенсорной коррекции и контроль со стороны древней части центральной нервной системы позвоночных – спинного мозга – полностью построенного по сегментной системе. Все это содействовало настоящей централизации мозга – появлению головного мозга.

Развитие этого органа ускорило анализ информации, идущей в центральную нервную систему от анализаторов и ответную реакцию организма. Благодаря головному мозгу рыбы удивительно тонко приспособлены к своим условиям существования, водная среда является для них надежным фактором ориентации. Каждый вид рыб обладает индивидуальным набором средств восприятия окружающего его мира.

Выше нами много говорилось о классических анализаторах у рыб (зрение, обоняние, вкус, слух, боковая линия), издревле известных человеку. Несколько позже выявлен был электрический анализатор.

Большинство рыб пользуются электрическими органами для навигации. При каждом импульсе у такой рыбы вдоль ее тела распространяется слабый электрический ток, который все время корректируется с магнитным полем Земли. Правда, рыбы, способные создавать электрические разряды, используют их, как правило, для нападения и защиты.

Таким образом, функции сформировавшейся центральной нервной системы направлены на то, чтобы оценивать окружающую обстановку без ущерба для организма: вовремя добывать еду, спастись от хищника, находить партнера другого пола, правильно ориентироваться в стае, сохраняя при этом оптимизацию гомеостаза, воспроизво-

дить полноценное потомство.

Спустя сотни долгих миллионов лет трансформация Мирового океана почти завершилась, а водное население Земли увеличилось. Назревало время завоевания суши и воздуха, начиная с робких попыток вечно «шевелиющиеся» рыбы приближаться к этим стихиям. Эволюция, отойдя от шаблонов, но на основе старого фундамента, создавала новые варианты: появляются первые летучие рыбы и рыбы-ползуны, кистеперые, двоякодышащие.

Иными словами, отдельные группы рыб робко стремятся к освоению воздушной сферы, другие – выбраться на сушу. Но самые древние из них, прожившие сотни миллионов лет в воде, остаются в этой среде, не проявляя каких-либо признаков вымирания или попыток выбраться из нее. Так, акулы, освоив мало меняющуюся среду океанов – пелагиаль, живут здесь до сих пор.

Это далеко не примитивные организмы. Морфо-физиологические особенности их, обеспечивающие выживание, свидетельствуют о сложных биологических связях прочного адаптивного свойства, закрепленных естественным отбором. Господствуя в толще воды, акулы в достаточном количестве обеспечены пищей (планктон, различные виды рыб). Свое малочисленное потомство сохраняют путем деторождения, питая эмбрионов в утробный период «материнским молоком». Родившийся молодяк защищен от хищников своими размерами и быстрым ростом. Дети сразу же теряют контакт с матерью и ведут независимый от нее самостоятельный образ жизни. Когда-то появившись в пресной воде и позднее освоив океан, эти рыбы защищены от морской воды, как выше говорилось, своеобразной системой осморегуляции посредством использования мочевины.

Так формировалась основная ветвь хрящевых. Все то, что не соответствует КАНОНАМ ПРИРОДЫ, осталось в числе вымерших.

Хрящевые ганоиды – также очень древние, хотя появились позднее акул. Несмотря на некоторую примитивность и сохраняя ее до наших дней, они прекрасно адаптированы к своей среде обитания. Их половые клетки, развиваясь в гонадах, находятся в среде, далекой от морской воды. Хорошо развитые почечные клубочки надежно обеспечивают осмотическое постоянство в организме, отчего полостная жидкость ближе к воде пресных и солоноватых водоемов. Яйцеклетки осетровых рыб имеют несколько микропиле (до 6-8). Оплодотворение их на галечных нерестилищах с довольно быстрым течением этих участков рек повышает надежность данного процесса.

Акулы обладают наивысшей электрической чувствительностью среди всех известных электрочувствительных животных. Проявляется она и у осетровых (Бойко, Григорян, 1984). Для многих видов хрящевых ганоидов, также как и для костистых рыб, установлена тесная связь между местообитанием, спектром питания, морфологией головного мозга и развитием органов чувств. В отличие от мозга костистых рыб, у всех видов акул наиболее четко выражен конечный мозг. Функционально он связан, прежде всего, с обонянием и зрением хрящевых рыб.

В то же время костистые рыбы, геологически появившиеся позже, электрорецепторов за небольшим исключением (сомовые) не имеют. Костистые хотя и считаются более совершенными, но ряд их ветвей за прогрессом не «успели» и вымерли.

Не исключая и учитывая в целом видовую специфич-

ность по показателям крови, осетровые к земноводным стоят ближе, чем костистые.

Среда обитания костистых рыб по экологическим условиям очень разнообразна. Исследования структурной организации центральной нервной системы пластинчатожаберных и костистых рыб дают возможность отделить узкоприспособительные явления от общих прогрессивных признаков, определивших эволюцию мозга.

Закрепляясь естественным отбором в процессе исторического развития, эти изменения привели к формированию специфической для вида формы головного мозга. Эти же свойства во взаимодействии с филогенетическими факторами определяют и величину мозга и размеры его отделов. Важную роль в их развитии играют органы чувств, степень прогресса которых определяется их экологическим значением и функциональной нагрузкой в поисках пищи, полового партнера и защиты от врагов. Специфика периферических отделов анализаторов тесно связана с их центральными участками в головном мозгу. Этим определяется общее строение головного мозга и соотношение его частей, центров и проводящих путей. Этим и определяется влияние внешней среды на организм.

Но вот появился человек, очень долгое время не оказывающий какого-либо сознательного воздействия на ход эволюционных процессов в ПРИРОДЕ и сам полностью зависящий от них. Однако продукт эволюции – ХОМО САПИЕНС (человек разумный) – активно начал влиять на все живущее на ПЛАНЕТЕ. Изучая ЗАКОНЫ ПРИРОДЫ, но в своей практической деятельности не всегда считаясь с ними, он разрушил ряд внутривидовых, межвидовых связей, действующих внутри биоценозов, негативно изменив среду обитания гидробионтов

и доведя многие виды до полного исчезновения. Антропогенное влияние проявляет себя по-разному: загрязнение среды, строительство различных гидросооружений по берегам водоемов, переловы ценных видов и самое трудноустраняемое - браконьерское, хищническое ограбление бассейнов. Под прессом этих факторов находятся многие обитатели водной среды, в том числе осетровые, лососевые, сельдевые и др.

Понимая происходящее, ученые прилагают все усилия, чтобы сдержать разрушительные действия этих вредных процессов. Для чего постоянно идет коррекция выращивания качественной заводской молоди осетровых и других ценных видов рыб.

Не останавливаются работы, имеющие теоретическое значение. Изучаются основы хоминга и механизмы его действия для управления им. Идет поиск путей воздействия на это явление.

В сущности, прилагаются усилия, способствующие сохранению чистых линий видов, иначе они перестанут быть этими видами. Другими словами, стремления ученых направлены на соблюдение основного ЗАКОНА ПРИРОДЫ – сохранение вида путем пополнения его из поколения в поколение ему подобным потомством. Одновременно идет освоение технологии изолированного выращивания гибридных форм (бестер), с целью обеспечения людей товарной рыбой. Путем целесообразных интродукций расширяются ареалы различных видов (пиленгас, горбуша, китайский комплекс растительноядных рыб, нериес и др.) (рис. 60).

По мере накапливания информации, возникают все новые и новые проблемы. Еще многое остается загадкой, хотя ошеломляющие успехи сделаны в области молекулярной биологии, биологии популяций, сообществ и т.д.



Рис. 60. Вселенцы в Каракумском канале.
В правой руке толстолоб, в левой - амур.

Но ЧЕЛОВЕК, изучая ПРИРОДУ, и в то же время воздействуя на нее, является ее частью. Поэтому он не может не считаться с ее требованиями и обязан знать их. В связи с этим, пути и возможности науки неисчерпаемы. А мы не перестаем тому удивляться.

И не случайно гласит древнее изречение: «Удивление - мать науки»!!!

Как и стремление к неизведанному.

СЛОВАРЬ СПЕЦИАЛЬНОЙ ТЕРМИНОЛОГИИ

Абсолютный слух – способность определять высоту музыкальных звуков. Предъявляемый звук должен быть назван (или воспроизведен) сразу же, без обдумывания. Для обладателя абсолютного слуха каждая нота имеет свое «лицо». Важна не только правильность ответа, но и быстрота реакции. Сама природа абсолютного слуха и его исключительность пока остаются во многом неразгаданными.

Адаптация – процесс приспособления строения и функций организмов (особей, популяций, видов) и их органов к условиям среды. Адаптация физиологическая, совокупность физиологических реакций, лежащая в основе приспособления организма к изменению окружающих условий и направленная на сохранение относительного постоянства его внутренней среды – гомеостаза. Под влиянием повторных и относительно длительных экстремальных воздействий, совместимых с нормальной жизнедеятельностью, возникает адаптивная перестройка функций, которая раздвигает границы существования организма. Однако колебания условий среды, в которых может происходить физиологическая адаптация, имеют определенные пределы, характерные для каждого вида, а также для каждого данного организма. Механизмы, раскрывающие процесс физиологической адаптации, позволяют в определенной мере понять и явления приспособления организмов в ходе эволюции.

Аксон (нейрит) – отросток нервной клетки, по которому нервные импульсы идут от тела клетки к иннервируемым органам и другим нервным клеткам. От каждой нервной клетки (нейрона) отходит только один аксон. У некоторых животных (кальмары, рыбы) встречаются гигантские аксоны, толщиной

в сотни микрометров. Структура оболочек и диаметр аксона, составляющих нервное волокно, - факторы, определяющие скорость передачи возбуждения по нерву. Концевые участки аксона – терминали – ветвятся и контактируют с другими нервными, мышечными или железными клетками. Через эти контакты (синапсы) передается возбуждение. Нерв – это совокупность аксонов.

Архикортекс – древняя кора головного мозга.

Аурикулярная доля мозжечка – ушная доля мозжечка.

Афферентный – несущий к органу или в него. Применяется по отношению к нервам, сосудам. Например, афферентный или центростремительный нерв, - иначе, нерв, проводящий импульсы от периферии к мозгу.

Вестибулярный аппарат – сохраняет равновесие тела в пространстве при изменении положения тела. Центры вестибулярной функции связаны с мозжечком, ядрами глазодвигательных нервов и вегетативной системой, а также у высших позвоночных с корой больших полушарий головного мозга.

Гиппокамп - аммонов рог - парное образование в головном мозге позвоночных, основная часть архикортекса. Впервые появляется у двоякодышащих рыб и безногих земноводных. Гиппокамп земноводных надстраивается над гипоталамусом и дорсальным таламусом. Гиппокамп играет существенную роль в поддержании постоянства внутренней среды организма, участвует в высшей координации функций размножения и эмоционального поведения, а также в процессах обучения и сохранения памяти.

Гипоталамус - отдел промежуточного мозга; высший центр регуляции вегетативных функций организма и размножения; место взаимодействия нервной и эндокринной систем.

Задние отделы участвуют в регуляции иммуногенеза.

Гормон – вещество, которое выделяется отдельным органом или структурой и оказывает специфическое воздействие на другую структуру или функцию.

Девон – соответствует четвертому периоду палеозойской эры геологической истории Земли. Следует за силурийскими периодом и предшествует каменноугольному периоду. Время девона от 410 до 350 млн лет тому назад. Таким образом продолжительность девона около 60 млн лет.

Дистальный – расположенный дальше от центра тела. Например, кисть по отношению к предплечью. Или конец сосуда – отдел, удаленный от места отхождения сосуда.

Инстинкт – совокупность врожденных сложных реакций (актов поведения) организма, возникающих, как правило, почти в неизменной форме в ответ на внешние и внутренние раздражения. Механизм инстинкта согласно И.П. Павлову - безусловнорефлекторный, потому что понятия инстинкт и безусловный рефлекс он считал идентичными. Обычно инстинктом называют только сложные безусловные рефлексы (пищевой, оборонительный, половой и др.) в отличие от простых безусловных рефлексов (мигание, чихание, кашель и т.п.). По данным школы И.П. Павлова можно выделить следующие главнейшие инстинкты: пищевой (пищедобывание, захват пищи, накопление ее запасов и т.п.); оборонительный – как пассивнооборонительные реакции (убегание, «замирание», «затаивание»), так и активная защита при помощи зубов, когтей, рогов и т.п.; половой, включающий брачные игры, танцы, бои за самку, миграцию к месту нереста и др акты, завершающиеся спариванием; забота о потомстве (родительские) в виде постройки гнезда, запасения корма для молоди, ее кормления и обучения

защитным, охотничьим и др. приемам; групповые, составляющие основу взаимоотношения членов стада, стаи, роя, семьи и проявляющиеся в совместной обороне от врагов, постройке гнезда, преодолении пространства (миграции), в общей заботе о потомстве и т.п.

Каменноугольный период - начало определяется в 350 млн лет тому назад, длительность его составляет 65-75 млн лет; следует за девоном и предшествует пермскому.

Канон (от греческого норма, правило), свод положений, имеющих догматический характер.

Кембрийский период (из геологической истории Земли) – начался 570 млн лет назад. Продолжался 70 млн лет до ордовикского периода. Для раннего кембрия особенно характерны трилобиты и археоциаты. К этому времени в морях уже были такие беспозвоночные, как гастроподы, радиолярии, губки, брахиоподы, остракоды, кишечнополостные и др. В значительном количестве в водах морей присутствовали брюхоногие моллюски, черви, появились двустворчатые моллюски и очень примитивные головоногие. К концу кембрия были представлены почти все типы животного царства водных беспозвоночных. Очень заметную роль продолжали играть трилобиты.

Коллагеновые волокна – разновидность волокон соединительной ткани животных. Благодаря своей прочности выполняют механическую опорную функцию.

Коллатерали - короткие обходные пути. При повреждении кровеносного сосуда или нерва из соответствующих тканей восстанавливается обходной короткий путь, налаживающий функцию утраченного участка кровеносного сосуда (или нерва).

Конвергенция в биологии – схождение признаков в процессе эволюции неблизкородственных групп организ-

мов, приобретение ими сходного строения в результате существования в сходных условиях и одинаково направленного естественного отбора. Вследствие конвергенции органы, выполняющие у разных организмов одну и ту же функцию, приобретают сходное строение.

Купула – желеобразный бугорок боковой линии, в котором оканчиваются волосковидные отростки механорецепторов.

Локомоция – передвижение животных, связанное с активным перемещением в пространстве. В водной среде локомоции осуществляются изгибаниями всего тела (рыбы). Передвижение по воздуху летучих рыб представляет собой удлинённый планирующий прыжок, осуществляемый при помощи удлинённых грудных плавников. У рыб большая роль в управлении локомоциями принадлежит мозжечку.

Меловой период – его начало определяется в 135-137 млн лет, конец – в 65-67 млн лет тому назад; продолжительность его составляет около 70 млн лет; следует за юрским и предшествует третичному периоду.

Ордовикский период – подстилается кембрийским периодом и перекрывается силуром. Начало ордовика – 500 млн лет назад, длительность – 60 млн лет. В ордовике, как и в кембрии, господствовали бактерии. Из животных хорошо известны только обитатели морей, океанов, а также некоторые представители пресных и солоноватых вод. Существовали почти все типы и большинство классов морских беспозвоночных. Тогда же появились бесчелюстные рыбообразные – первые позвоночные. На дне мелководных морей, в прибрежных зонах и на отмелях жили многочисленные и разнообразные трилобиты, брахиоподы, иглокожие, мшанки, губки, пластин-

чатожаберные, брюхоногие и головоногие моллюски. К началу силура вымирают многие семейства брахиопод, кораллов, головоногих моллюсков и трилобитов, а также ряд своеобразных групп иглокожих, характерных только для ордовикского периода.

Осмоз – диффузия вещества, обычно растворителя, через полупроницаемую мембрану, разделяющую два раствора различной концентрации (или раствор и чистый растворитель). Мембрана выполняет роль перегородки, пропускающей малые молекулы растворителя, но непроницаемой для более крупных молекул растворенного вещества. Выравнивание концентраций по обе стороны такой мембраны возможно лишь при односторонней диффузии растворителя.

Осморегуляция – совокупность физико-химических и физиологических процессов, обеспечивающих относительное постоянство осмотического давления жидкостей внутренней среды (межклеточных жидкостей, лимфы, крови). Осморегуляция присуща всем пресноводным и наземным животным; среди морских организмов осморегуляцией обладают все позвоночные (кроме миксин), некоторые ракообразные. В основе физиологических механизмов осморегуляции лежит соответствующий рефлекс: изменение осмотического давления крови или межклеточной жидкости воспринимается осморцепторами; возникающие в них импульсы передаются в нервные центры, которые регулируют потребление воды и солей и их выделение осморегулирующими органами – нефридиями, почками, солевыми железами и др.

Осмотическое давление – обуславливает перенос растворителя через мембрану.

Проксимальный – расположенный ближе к центру тела. Например, плечо – проксимальный отдел по отношению к предплечью.

Регенерация - восстановление организмом утраченных или поврежденных органов и тканей. Регенерация дает материал и для решения ряда теоретических проблем, в том числе проблемы развития организма.

Сенсорные системы (анализаторы) – совокупность периферических и центральных нервных образований, воспринимающих и анализирующих информацию о действии на организм различных раздражителей. Сенсорные системы (С.с.) участвуют в адекватной реакции организма на изменение условий внешней среды, играют важную роль в поддержании внутренней среды организма – гомеостаза. Периферические отделы С.с. представлены специализированными структурами – рецепторами, которые воспринимают информацию о раздражителях. Они расположены на поверхности тела (в коже, слизистых оболочках), в глубине тела (например, механорецепторы), сердечно-сосудистой системы и могут входить в состав специализированных органов (например, глаз, ухо). Сигналы от рецепторов поступают в центральную нервную систему (ЦНС) по сенсорным (афферентным) нервам. Основная переработка сенсорной информации осуществляется в ЦНС, где формируется программа поведения, оценка результатов произведенного действия.

Силур – третий период палеозойской эры геологической истории Земли. Начало силура определяется в 440 млн лет тому назад, длительность его составляет около 30 млн лет, следует за ордовиком, предшествует девону. К началу силура сформировались все основные классы беспозвоночных и появились первые примитивные позвоночные: бесчелюстные

и рыбы. Из бесчелюстных - костнопанцирные и беспанцирные; из рыб - акантоды (панцирные).

Синапсы - специализированные функциональные контакты между возбудимыми клетками (нервными, мышечными, секреторными), служащие для передачи и преобразования нервных импульсов. Синаптические связи - главный механизм межнейронного взаимодействия – обеспечивают все основные проявления деятельности нервной системы, составляя один из наиболее существенных структурно-функциональных элементов мозга.

Тактильная чувствительность – разновидность осязания.

Таламус – зрительные бугры, наиболее молодая центральная часть промежуточного мозга.

Третичный период – его отложения залегают на породах мелового периода и покрываются антропогенными (четвертичными) породами.

Триас – следует за пермским и предшествует юрскому периодам. Начало триасового периода - 230 млн лет назад, конец - 195 млн лет назад, продолжительность составляет около 35 млн лет.

Хиазма - перекрест волокон зрительного нерва в головном мозгу.

Циркадные ритмы – циклические колебания интенсивности различных биологических процессов с периодом примерно от 20 до 28 часов. Часто к циркадным относят и суточные ритмы, наблюдающиеся у организмов в естественных условиях. В изолированном же помещении, где поддерживаются постоянное освещение или темнота, температура и т.д., период ритма, как правило, отклоняется от суточного. Если условия не меняются, период циркадного ритма стабилен. Эти

ритмы рассматривают как генетически закрепленную цикличность биологических процессов в организме. В результате создаются биологические ритмы или циклические колебания интенсивности и характера биологических процессов и явлений. Биологические ритмы дают возможность организмам приспособляться к циклическим изменениям окружающей среды (суточным, сезонным и др.). Биологические ритмы основаны на происходящих в организме строго периодических физико-химических процессах - «биологических часах». Изменения внешних условий служат сигналами времени, которые могут сдвигать фазы ритма.

Четвертичный период – антропогенный период – время становления и развития человека и человеческого общества, о ранних стадиях которого судят преимущественно по остаткам материальной культуры.

Эндокринные железы – железы внутренней секреции.

Эпендима – клетки ее выстилают стенки спинномозгового канала и желудочков головного мозга, выполняет разграничительную, опорную и секреторную функции.

Эпиталамус – часть промежуточного мозга (надбугорье), состоящая из эпифиза и ядер уздечки.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрияшев А.П.** Рыбы северных морей. СССР, Изд-во АН СССР, 1954.
- Бабурина Е.А.** Развитие глаз и их функций у осетра и севрюги. В кн: Работы по экологической морфологии рыб - М.: Изд-во АН СССР, 1957.
- Бабурина Е.А.** Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией - М.: Наука, 1972.
- Баранникова И.А.** Гистофизиологические основы внутрипопуляционной дифференциации у рыб/Обмен веществ и биохимия рыб - М.: Изд. «Наука», 1967. - С. 44-53.
- Бериташвили И.С.** Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение - М.: Изд-во «Наука», 1974.- 212 с.
- Бертон Р.** Чувства животных - М.: Изд-во «Мир», 1972.- 198 с.
- Бойко Н.Е., Чихачев А.С.** Динамика тироксина в раннем онтогенезе русского осетра /Экологические и морфофункциональные основы адаптации гидробионтов. Тез докл. Симпозиума, Л., 1990.- С.30.
- Бойко Н.Е.** Обонятельный импринтинг и влияние антропогенных факторов на поведение молоди осетра/Основные проблемы рыбного хоз-ва и охраны рыбохозяйственных водоемов Азовского бассейна. Ростов-на-Дону, «Полиграф», 1996.- С.278-289.
- Бойко Н.Е., Корниенко Г.Г.** Эндокринные факторы и регуляция адаптивных процессов в раннем онтогенезе осетровых рыб /Проблемы сохранения и рационального использования биоресурсов Азово-Черноморского бассейна. Материалы международной научной конференции. Ростов-на-Дону, 2001.- С. 22.
- Бойко Н.Е., Рудницкая О.А., Корниенко Г.Г.** Изучение последствий тиреоидных гормонов и кортизола на рост, тиреоидный статус и показатели крови личинок осетра //Современные проблемы физиологии

и биохимии водных организмов. Материалы международной конференции - Петрозаводск, 2004.- С. 18-19.

Брагинская Р.Я. Строение мозга различных видов рыб в связи с их способом питания. Докл. АН СССР. 1958. т. 59, № 6.

Браше Ж. Биохимическая эмбриология. – М.: Изд. ИЛ., 1961. – 327 с.

Василенко Ф.Д., Коштоянц Х.С. О рецепторной функции плавательного пузыря рыб // Физиол. журн. СССР. 1936, №20.- С.281-284.

Вернадский В.И. Научная мысль как планетарное явление - М.: «Наука» 1991.- 271 с.

Гош Р.И. Интенсивность энергетического обмена ооцитов и зрелых яиц тарани и леща /В кн: Разнокачественность онтогенеза у рыб - Киев: Наук. думка, 1981.- С. 49-61.

Гош Р.И. Энергетический обмен половых клеток и эмбрионов у рыб - Киев: Наук. Думка, 1985. – 148 с.

Гинзбург А.С. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии- М.: «Наука», 1968. – 358 с.

Дислер Н.Н. Особенности строения органов чувств боковой линии и их роль в поведении рыб. Тр. Сопещения по вопросам поведения и разведка рыб - Изд. АН СССР, 1955.

Дислер Н.Н. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб - Изд. АН СССР, 1960.

Дислер Н.Н. Система органов чувств боковой линии акулых рыб - М: «Наука», 1977.- 184 с.

Догель А.В. Строение ретины у ганоид. – Тр. Общества естествоиспытателей при Казанском университете, 1883, т.2, вып.6.

Душкина Л.А. Биологические основы марикультуры - М.: Изд-во ВНИРО, 1998. - С. 319.

Житенева Л.Д. Промысловая фауна рыб и рыболовство бассейна Черного моря по археологическим материалам / Автореф.дисс. на соис-

кание учен. степени к.б.н. - М., 1965. - С.17.

Житенева Л.Д. К ихтиофауне Чешской губы // Сб. «Гидробиологические исследования в прибрежных районах Баренцева моря», Тр. ММБИ - Изд-во «Наука» ЛО; вып. 17 (21), 1968. - С. 117-125.

Житенева Л.Д. Рыбы Кобякова городища (эпоха поздней бронзы I-III вв.н.э.)//Зоологический журнал - М., Т. XLVII, вып. 2, 1968.- С. 269-281.

Житенев А.Н. Эколого-морфологические особенности размножения пинагора *Cyclopterus lumpus* (L). 1970//Вопросы ихтиологии - т.10, вып.1(60). - С.94-102.

Житенева Л.Д., Рудницкая О.А., Калюжная Т.И. Эколого-гематологические характеристики некоторых видов рыб: Справочник. Ростов-на-Дону, 1997.- С. 149.

Жукинский В.Н. Субпорционность созревания, перезревания и выметывания икры у рыб в связи с исследованиями ее разнокачественности /В кн.: Разнокачественность онтогенеза у рыб - Киев: Наукова думка, 1981.- С. 7-36.

Заварзин А.А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы - Изд-во АН СССР М.-Л., Избр. тр., т. 3, 1941.

Заварзин А.А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных - Л.: Изд-во «Наука», 1976.- С.411.

Зайцев А.В. Вопросы нейро-сенсорной деятельности ганглиозных клеток гипоталамических ядер у щуки и сазана в связи с сезонным проявлением гонадотропной функции гипофиза. ДАН СССР. 1955, 101. С. 351-354.

Зеленский В.В. История развития стерляди / Тр. Общества естествоиспытателей при Казанском университете - 1880, т. 7. вып. 3; т.10 вып.2.

Калюжная Т.Ю. Морфо-функциональный анализ секреторного аппарата кожных покровов костистых рыб. Автореф. диссерт. к.б.н. Киев, 230

1978. с.25.

Карамян А.И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга - М.: Медгиз. 1956.

Козловский Д.А. Значение мутности рек в формировании ихтиофауны и формообразования у рыб //Зоол. Журн., 1953, т. 32, вып.6.

Коштянец Х.С. Основы сравнительной физиологии/М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.1., 1950.- 523 с.

Копани Т. Регенерация центральной нервной системы/ В кн.: Регенерация ЦНС - М.: Изд-во ИЛ, 1959.- С.7-19.

Корниенко Г.Г., Кожин А.А., Воловик и др. Экологические аспекты биологии репродукции - Ростов-на-Дону: Изд-во «Эверест», 1998.- С. 238.

Краюшкина Л.С. Функциональная морфология хлоридсекреторных клеток у рыб в связи с их эколого-физиологическим значением/ В кн: Обмен веществ и биохимия рыб - М.: Изд-во «Наука», 1967.- С. 65-73.

Крепс Е.М., Вержбинская Н.А. Обмен мозга в эволюции позвоночных – Изв. АН СССР. Сер. биол., 1959, № 6. - С.855-864.

Кроми В. Тайны моря - Л.: Гидрометиздат, 1971.- 268 с.

Куражковский Ю.Н. Основные экологические законы. Рекомендации к применению в практике природопользования - Теберда. Черкесск, 1988.- 16 с.

Куражковский Ю.Н. Библия Земли или Книга Севера/ Изд. 2-е дополненное - Ростов-на-Дону, 2001. - С. 251.

Ланге Н.О. Строение и развитие кишечника вьюновых / Тр.Ин-та морфологии животных АН СССР им.А.Н. Северцова, вып.3, 1950.

Лебедев В.Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР - М.: Изд-во МГУ. 1960.- С.402.

Лукин А.В. Основные черты экологии осетровых в Средней Волге. Тр. о-ва. естествоиспыт. при Казанском ун-те, т. LVII, вып. 3-4. 1947.

Макаров Э.В., Житенева Л.Д., Абросимова Н.А. Живые ископаемые близки к вымиранию. Научный очерк об осетровых - Ростов-на-Дону, 2000. - С.144.

Малюкина Г.А. Об анализаторе боковой линии рыб //Вопр. ихтиол., 5, 1955.- С.3-200.

Мягков Н.А. Морфологические особенности головного мозга акул различных экологических групп//Журн. Экология № 4, Изд-во «Наука», 1980.- С.99-104.

Наумов Н.П., Карташев Н.Н. Зоология позвоночных. М. «Высшая школа». 1979.- 333 с.

Нейфах А.А. Радиационная инактивация клеточных ядер как метод исследования их роли в развитии дыхания у зародышей рыб//Биохимия, 1960, 25, вып.4. - С. 658-668.

Никаноров Ю.И. Отличия в величине, окраске и клейкости икринок у озерной ряпушки – *Coregonus albula* (L.) различных стад Латвийской ССР//Зоол. Ж., т., 38, вып. 6, 1959.

Николайчук Л.А., Кузьменко А.А., Вронский А.А. Морфологическая функция локомоторного аппарата рыб/ В кн: Современная эволюционная морфология - Киев: «Наукова думка», 1991.- С.154-176.

Никольский Г.В. Частная ихтиология - М.:Изд-во «Высшая школа», 1971.- 471 с.

Озернюк Н.Д., Зотин А.И. Изменение интенсивности дыхания во время зародышевого развития невского лосося//Онтогенез. 14, № 5, 1983.- С.539-542

Орбели Л.А. Лекции по физиологии нервной системы - М.: Медгиз. 1938.

Орлов Б.Н. Гелашвили Д.Б., Ибрагимов А.К. Ядовитые животные и растения СССР - М.: Высшая школа, 1990.- 272 с.

Поленов А.Л., Кулаковский Э.В. Общие закономерности эволю-

ции нейросекреторных элементов и путей нейрогормональной регуляции у Metazoa/Тез. докл. III Всес. Конф. по нейроэндокринологии - Л., 1988. - С.187.

Проссер Л. Сравнительная физиология животных//М.: Изд-во "Мир", Т. 3, 1978.- 654 с.

Пучков Н.В. Физиология рыб - М., 1954.

Пуцина Е.В., Вараксин А.А., Романов Н.С. Нейронная организация конечного мозга кеты *Oncorhynchus keta* // Биология моря, т.29, № 6, 2003.- С.409-414.

Рудницкая О.А., Житенева Л.Д., Клименченко М.В. Гематологический мониторинг азовских осетровых /Осетровые на рубеже XXI века: Тез. докл. Междунар. конф., Астрахань, КаспНИРХ, 2000.- С. 186-187.

Рудницкая О.А., Клименченко М.В. Морфо-функциональные изменения в тканях кроветворных органов азовского осетра в современный период /Симпозиум «Экологические и морфо-функциональные основы адаптации гидробионтов», посвященного 100-летию со дня рождения проф. Н.Л. Гербильского - Санкт-Петербург, 6-7 дек., С. Пб. 2000.

Рудницкая О.А., Бугаев Л.А. Состояние репродуктивной системы, печени и крови у азовской севрюги в море //Тез. докл. VIII съезда гидробиол. общ-ва РАН. Т.2 - Калининград, 2001.- С.169-170.

Рыжков Л.Б. Закономерности изменения интенсивности газообмена в эмбриональный и ранний постэмбриональный периоды развития рыб.- В кн.: Докл. Всес. совещ. по экологии и физиологии рыб, Москва. : Наука, 1966, С. 120.

Рылов А.С. Школа для мальков // Ж. Наука и жизнь - М., 1989, № 2. - С.24-27.

Сабанеев Л.П. Жизнь и ловля пресноводных рыб - УССР. Киев: Госсельхозиздат, 1960. - 667 с.

Самрхин А.Ф. Поверхностные воды. Природа Ростовской облас-

ти, Ростовское областное книгоиздательство, 1940.- С.15-48.

Сбкин Ю.Н. К вопросу о внешней морфологии головного мозга осетровых //Вопр. ихтиологии, 1973, т.13, № 5 (82).

Сепп Е.К. История развития нервной системы позвоночных - М.: Медгиз, 1959.- 428 с.

Сергеев Б.Ф. Жизнь океанских глубин - М.: «Молодая гвардия», 1990.- 301 с.

Серков В.М. Степень эвригалинности некоторых видов рыб залива Петра Великого Японского моря //Биология моря, т.29, № 6, 2003.- С. 415-418.

Сеченов И.М. Гальванические явления в продолговатом мозгу лягушки / Избр. Произведения, т. II, сер. «Классики науки», 1882.- С. 622-661.

Смирнов А.И. Значение каротиноидной пигментации эмбрионально-личиночных стадий карповых рыб (Pisces, Cyprinidae)/ Докл. АН СССР, т.22, № 3, 1956.

Соин С.Г. Адаптивные особенности строения и развития икры и зародышей рыб, способствующие улучшению дыхания/ Вест. Моск. Ун-та, серия VI, № 1, 1962.

Соин С.Г. О дыхательном значении каротиноидного пигмента в икре лососевых рыб и других представителей отряда Clupeiformes // Зоол. ж., т. 35, Вып. 9, 1964.

Соин С.Г. Эмбриональные приспособления к дыханию у рыб и особенности их развития у байкальских бычков-подкаменщиков (Cottoidei) //Вопр. ихтиол, т. 2, вып.1 (22), 1966.

Соин С.Г. Эколого-морфологические данные о связи каротиноидов с процессом эмбрионального дыхания рыб/ В сб. « Обмен веществ и биохимия рыб» - М.: «Наука», 1967.- С. 340-350.

Татарская Р.И., Кафиани К.И., Конопкайте С.И. Некоторые фер-

менты фосфорного обмена и интенсивность дыхания и анаэробного гликолиза в эмбриональном развитии осетровых рыб // Биохимия, 1958, т. 23, вып. 4.- С. 527.

Токранов А.М., Орлов А.М. Уклонившиеся от «рыбьих стандартов» // Природа, № 8, 2005.- С.22-28.

Трифонов А.Н. Критические периоды эмбрионального развития/ Успехи соврем. Биологии, 1949, т. 28, № 1.-С. 154-158.

Философское наследие Ю.Н. Куражковского. Философские тетради Ю.Н. Куражковского/Под ред. Л.Д. Житеневой, О.А. Рудницкой- Ростов-на-Дону, 2007.- С. 319.

Юровицкий Ю.Г., Мильман Л.С., Озернюк Н.Д. Некоторые особенности регуляции гликолиза в ооцитах выюна //Онтогенез, 1972, т. 3, № 4.- С. 405-414.

Шмит-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда - Москва: «Мир», 1982.- 800 с.

Cahn P.H. (ed.) Lateral Line Detectors Bloomington, Indiana, University Press 1967.- 496 pp.

Delsman G. Der Ursprung der Vertebraten. Zool. Anz., 1913, Bd.41.

Dobbs G.H., III, Lin Y., Vries A.L. Agglomerularism in antarctic fish, //Science, v.185, 1974.- p. 793-794.

Fontaine M., Fontaine J.A. J. Physiol. Paris, 49, 169-173, 1957.

Galloway J.N., Likens G.E., Edgerton E.S. Acid precipitation in the northeastern United States: pH and acidity //Science, v.194, 1976.- 722-724.

Harris J., Whiting H. Structure and function in the locomotory system of the dogfish embryo. The myogenetic stage of movement.//J. Exp. Biol., 1954.- pp. 501-525.

Hasler A.D., Meyer R.K., Field H.M. Endocrinology 25: Hypophyseal gonadotropins of fishes. 1939.- P. 978-983.

Hirsch J.F., Coxe W.S. Neurophysiol., 21, 481-498, 1958.

Leivestadt H., Muniz I.P. Fish kill at low pH in a Norwegian river //Nature, v.259, 1976.- pp. 391-392.

Marshall E., Smith H. The glomerular development of the vertebrate kidney in relation to habitat - Buol. Bull., m.59, N 2, 1930.- pp.133-159.

Nakano O.R. Respiration during maturation and at fertilization of fish eggs //Embriologia. 1953, v.2.- pp.21-31.

Nelson L. Comparative embriology of the vertebrates -The Blakisto. Comp. New York: Poronto, 1953.- 982 p.

Skramlic E. Uber den "Stress" bei niederen Organismen, vor allem den Wirbellosen. Hubbl. Staz. Zool. 1955, Napoli, 27, P. 363-376.

Swift D.R. Nature, 173, 1954.- P. 1096.

Turner C.L. Physiol. Zool. 15: Gonadal hormones and secondary sex characters of fish. 263-280, 1942.

Von Hagen F. Zool. Jahrb. Abt. Anat., 61, 467-538, 1936.

Vulpian A. Lecons sur la Physiologie generale et compare du systeme nerveux. Paris. 1866.

Yamomoto T. /J. Fac. Sci. Tokyo Univ (Zool.), 2 147. 1936

Lissmann H.W. On the function and evolution of electric jrgans in fish. J. Exp.Biol., 35. 1958.- P.158-191.

Научное издание

Л.Д. Житенева, Э.В. Макаров,
О.А. Рудницкая, Н.Е. Бойко

КАНОНЫ ПРИРОДЫ В МИРЕ РЫБ

Редактор: Потапенко Е.С.

Художественный редактор, верстка: Потапенко Е.С.

Заказ №219. Подписано в печать 12.05.2008 г.

Формат 62х94 1/16. Бумага офсетная.

Печать офсетная.

Усл. печ. л. 7,5. Тираж 500 экз.

Типография ООО «Медиа-Полис»
г. Ростов-на-Дону, тел.: (863) 272-88-32,
e-mail: mediapolis@aanet.ru