

В. А. ПЕГЕЛЬ

**ФИЗИОЛОГИЯ
ПИЩЕВАРЕНИЯ РЫБ**

Москва - 1950

ТРУДЫ
ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
имени В. В. КУЙБИШЕВА

Том 108

Серия биологическая

Проф. В. А. ПЕГЕЛЬ

ФИЗИОЛОГИЯ
ПИЩЕВАРЕНИЯ РЫБ

ИЗДАНИЕ ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
ТОМСК – 1950

Ответственный редактор проф. В. Т. Макаров
Редактор тома проф. Б. Г. Иоганзен

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Проф. В. Т. Макаров (отв. редактор, ректор университета), проф. В. А. Пегель (зам. отв. редактора), проф. С. У. Строганов (ученый секретарь), проф. А. П. Бунтин, проф. В. Д. Кузнецов, проф. П. П. Купарев, доц. Н. Ф. Бабушкин, доц. М. С. Горохов, доц. А. И. Данилов, доц. А. М. Лейкин, проф. Б. Г. Иоганзен, доц. Н. А. Нагинский, проф. И. М. Разгон, доц. А. А. Скворцова, доц. Х. И. Шварц, А. П. Бородавкин.

СВЕТЛОЙ ПАМЯТИ

*дорогому учителю профессору
Бориса Ивановича Баяндурова
посвящает свой труд*

Автор

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая работа является результатом более чем десятилетних исследований автора по физиологии пищеварения рыб. Выбор этой проблемы диктовался задачами, стоящими перед советской сравнительной физиологией, и возник под влиянием работ и идей эволюционной физиологии, разрабатываемых и широко пропагандируемых в нашей стране на основе славных научных традиций, идущих от И. М. Сеченова и И. П. Павлова, К. А. Тимирязева и И. В. Мичурина и других корифеев отечественной передовой биологической науки.

За последние 20 лет в Советском Союзе, благодаря трудам в первую очередь Л. А. Орбели и Х. С. Коштоянца, прочно завоевало место эволюционное направление в сравнительной физиологии. Во всю ширь встала задача проводить сравнения отдельных физиологических отклонений у различных представителей животного мира не статически, а с учетом истории развития функций, и не изолированно, а в целом организме при его нормальной жизнедеятельности в конкретной среде обитания.

В истории мировой физиологической науки великому русскому ученому И. П. Павлову принадлежит честь быть новатором в разработке и широком применении метода хронического изучения физиологических отклонений в организме как целом с его взаимоотношениями с окружающей средой.

Работы И. П. Павлова относятся главным образом к изучению физиологии высших животных и близки по своим задачам к физиологии и патологии человека. Но павловский принцип научного исследования остается в полной силе для строго объективного и глубокого сравнительно-физиологического изучения функций и, в частности, физиологии пищеварения у низших позвоночных животных.

После анализа довольно обширной литературы, содержащей весьма противоречивый фактический материал по физиологии пищеварения холднокровных позвоночных животных, нам стало ясно, что в этой области сравнительной физиологии существует застой, вызванный изолированным изучением отдельных частей организма, и в отрыве его от окружающих условий жизни.

Очевидно, что изучение физиологии пищеварения у этих групп животных и использование их, как объекта для сравнения с другими животными для понимания истории развития функций, не может быть эффективным без применения метода изучения отдельных функций при жизни всего организма в естественной среде его обитания.

Поиски такого рода метода натолкнули автора на мысль использовать для этой цели известные в физиологии метловские палочки, которые могут, находясь в пищеварительном тракте, являться объективным показателем одновременно его моторной и ферментативной актив-

ности при жизни животного. Пробные эксперименты на лягушках и особенно на рыбах увенчались успехом, послужив основанием для целой серии опытов. По мере изучения вопроса наметились пути дальнейшего усовершенствования методики, осуществление которой расширяло эксперимент и углубляло выводы.

Наиболее удачным объектом для применения указанной методики прижизненного изучения пищеварения оказались рыбы, вследствие чего на них и было сосредоточено основное внимание. Подробное знакомство с литературой по физиологии пищеварения рыб показало, что этот вопрос далеко не ясен и вследствие ограниченности применяемой методики требует во многих случаях проверки имеющегося фактического материала. Рыбы, как объект исследования, оказались удобными еще и потому, что они, с одной стороны, имеют определенное практическое значение, а с другой, — по систематическим признакам, строению органов и образу жизни представляют большое разнообразие. Это делает их весьма интересными с точки зрения сравнительно-физиологических исследований, особенно если учесть, что рыбы являются пойкилотермными животными и находятся на первых ступенях зоологической лестницы позвоночных животных.

Предлагаемая работа состоит из двух частей. Первая носит обзорный характер и, насколько возможно, более или менее полно освещает состояние вопроса по физиологии пищеварения рыб. Вторая часть посвящена в основном собственным экспериментальным исследованиям автора.

При составлении первой части была поставлена задача дать обзор по возможности всей существующей литературы по данному вопросу. Может быть, в ней следовало бы остановиться только на более новых исследованиях или же тех, которые имеют непосредственное отношение к экспериментальному разделу настоящей работы. Однако детальное ознакомление с литературой показывает, что старые исследования очень часто перекликаются с работами последнего времени как по постановке вопросов, так и по использованию методики и, решая одни и те же проблемы, мало чем отличаются друг от друга по окончательным выводам. Кроме того, нам казалось, что анализ всей основной литературы лучше вскрыет тот уровень, на котором находится сейчас изучаемый предмет, и даст возможность полнее сделать обобщения и наметить пути дальнейших исследований. Наряду с этим была соблюдена известная пропорция: литература, имеющая близкое отношение к нашим исследованиям, обсуждается более подробно, чем остальная. В заключении первой части дается подробный анализ и ряд выводов по приведенной литературе.

Вторая часть работы посвящена серии опытов, которые базируются на предлагаемой автором методике прижизненного изучения некоторых сторон пищеварения и процесса добывания и приема рыбой пищи. Новая методика, несомненно, оправдала себя. С ее помощью внесены поправки в прежние представления, добыты новые факты и расширены возможности дальнейшего изучения, значительно углубляющие наши знания не только по пищеварительной функции у рыб, но и вообще по сравнительной физиологии пищеварения.

Говоря о всей работе в целом, следует подчеркнуть, что она является первой попыткой подведения итогов исследований, систематически проводимых в течение многих лет в одном направлении. Поэтому, естественно, как и во всяком большом начинании, в ней могут быть недостатки, указания на которые автор примет с благодарностью и учтет в своей дальнейшей научной деятельности.

В. А. Петель

ЧАСТЬ I

Обзор литературы по физиологии пищеварения рыб

Нижеприведенный обзор литературы представляет собой краткое изложение содержания или основных выводов оригинальных работ по физиологии пищеварения рыб. При составлении настоящей сводки имелось в виду охватить по возможности всю литературу, касающуюся этого вопроса, независимо от ее отношения к нашим непосредственным экспериментальным исследованиям.

Весь фактический материал распределен так, чтобы он мог дать более или менее полную характеристику современных знаний по всем отделам пищеварительной системы рыб. Поэтому предлагаемый обзор касается отдельно полости рта и пищевода, желудка, кишечника, пилорических придатков, поджелудочной железы и печени. Кроме того, выделены разделы, дающие характеристику механизма образования и отделения пищеварительных соков, скорости переваривания пищи и ее усвоения, влияния температуры на пищеварение и вопрос об „идентичности“ пищеварительных ферментов холоднокровных и теплокровных животных.

В заключение даются подробный критический анализ цитируемой литературы и некоторые выводы автора, базирующиеся на уже опубликованном другими исследователями фактическом материале.

1. Полость рта и пищевод

Значение полости рта в питании и пищеварении рыб заключается в захватывании и удерживании пищи и отчасти в ее предварительной обработке перед проглатыванием. Для многих рыб характерно наличие хорошо выраженной специализации к роду пищи. В их кишечнике часто находят однородное содержимое. Наблюдения показывают, что такие рыбы питаются определенным видом пищи, выбирая ее как бы поштучно. Некоторые исследователи считают, что в этом выборе меньше всего играют роль вкусовые свойства пищи, а скорее ее величина и удобство заглатывания. Однако существуют мнения, отрицающие прямой выбор рыбой пищи и приписывающие однообразие содержимого кишечника однородности пищевого материала в районе питания рыб.

Весьма существенную роль, определяющую характер потребляемой пищи, играет строение ротового и жаберного аппарата. Для многих рыб, питающихся мелкими организмами, на избирательную способность пищи влияет структура жаберных дуг, образующих как бы специальный фильтрующий прибор, через который проходит вода, а пища опре-

деленной величины задерживается в полости рта и проглатывается. При очень небольших пищевых объектах питания проглатывание пищи наступает после ее накопления в достаточном количестве в полости рта. Для рыб, питающихся крупными объектами, жаберный аппарат не имеет указанного значения, поскольку его тычинки расположены редко. Таким образом, существует определенная связь между строением жаберного аппарата и величиной потребляемой рыбой пищи.

На избирательную способность пищи влияет и строение рта, захватывающего пищу. Так, например, у карповых и родственных им рыб строение полости рта обеспечивает отыскивание пищи в твердом грунте. Зубы выполняют различную функцию: у хищных они удерживают пищу, глоточные зубы карповых служат для отжимания пищи и раздавливания ее твердых частей и т. д. Полость рта нередко участвует в активной обработке пищи, заключающейся в очистке ее от грязи и воды. Некоторые рыбы предварительно обрабатывают пищу деснами, устраняя тем самым приставшие к ней инородные частицы. В этом случае пища вместе с грязью выбрасывается несколько раз и снова захватывается. В конце концов она совсем очищается от примесей. Такой процесс обработки свойствен ершу, угрю, колюшке и некоторым другим рыбам. У них пища в кишечнике находится в чистом виде. Но такая „чистоплотность“ присуща далеко не всем рыбам. Часто в желудке вместе с пищей находится много инородного материала в виде грязи и ила. Большое значение в очистке пищи от воды и грязи принадлежит фильтрующему приспособлению жаберного аппарата.

Таким образом, если у высших животных главное назначение полости рта заключается в смачивании пищи слюной, то у рыб, наоборот, существуют приспособления, которые позволяют отфильтровывать и отжимать от пищи излишнюю воду. Да и в такого рода приспособлении имеется потребность далеко не у всех рыб. Для хищных рыб, питающихся крупными объектами, значение полости рта заключается только в захватывании пищи, ее удержании и проглатывании. Последнему способствует у всех рыб слизь, вырабатываемая слизистыми клетками ротовой полости¹⁾.

Полученные до сих пор немногочисленные данные о роли ротовой полости и пищевода в пищеварении у рыб весьма противоречивы.

Кнауэте (Knauthe, 1891, 1897, 1897a, 1897b) всесторонне изучая питание и пищеварение рыб, не обнаружил в слизистой полости рта фермента, превращающего вареный крахмал в сахар. В то же время Гаак (Haak) указывает на наличие пепсинообразного фермента в „слюнной“ железе миноги.

Вундш (1937) пишет, что в полости рта у рыб выделяется только слизь, вырабатываемая слизистыми клетками. Ссылаясь на работы Фудаковского (Fudakowski) и Цандера (Zander), он указывает, что так называемые слизистые железы нёба карповых рыб имеют своим назначением способствовать акту глотания.

¹⁾ Не считаем нужным касаться здесь теории осмотического питания растворенными в воде органическими веществами, так как существующая критика ее вполне убедительна и не оставляет сомнения в отсутствии практического значения для рыб осмотического типа питания.

Что касается пищевода, то Гомбургер (Homburger, 1877), а также и Кнауते обнаружили в экстракте его слизистой оболочки амилитический фермент. Декер (Decker, 1887), находя там то щелочную, то кислую реакцию, установил пептическое действие на сырой фибрин в присутствии 0,1% раствора соляной кислоты.

Юнг и Фурман (Jung et Fuhrmann, 1900) указывают на нейтральную реакцию в слизистой пищевода у салахий и полное отсутствие ферментов, расщепляющих белки. Только в отдельных случаях им удалось обнаружить в слизистой пищевода фермент, действующий на крахмал.

Бидерман (Biedermann, 1911) высказывает большое сомнение относительно возможности образования в пищеводе соляной кислоты и протеолитического фермента. По поводу данных Декера он делает предположение о мнимом переваривании карминового фибрина, поскольку окрашивание раствора могло произойти под действием соляной кислоты, в присутствии которой изготовлялся экстракт из слизистой пищевода.

2. Желудок

Изучению ферментов и кислоты, а также месту их образования в желудке у позвоночных в конце прошлого столетия было посвящено много специальных исследований. Сводки литературы по этому вопросу дают Юнг (Jung, 1889), Вейнлянд (Weinland, 1901), Краненбург (Kranenburg, 1902) и Бидерман (1911). В них указывается на присутствие главных и обкладочных клеток в слизистой желудка у позвоночных и, в частности, у низших позвоночных животных. В настоящее время нет никаких сомнений в том, что главные клетки вырабатывают пепсин (базофильные клетки), а обкладочные клетки — соляную кислоту (ацидофильные, богатые ядрами покровные клетки): Оба эти вида клеток были найдены у млекопитающих, птиц, рептилий и амфибий. Что касается рыб, то, несмотря на существующую еще неясность в строении их желудочных желез, не подлежит сомнению, что у них в желудке образуются пепсинообразный фермент и кислота. Последнее подтверждается значительным числом исследований.

Остановимся вначале на данных, касающихся образования кислот в желудочном отделе пищеварительного тракта рыб.

Тидеман и Гмелин (Tiedemann et Gmelin, 1827) исследовали содержимое желудков на лакмусовую бумажку у форели и некоторых карповых (*Barbus*, *Leuciscus*, *Alburnus*). Кислая реакция отсутствовала в желудках молодых рыб. В наполненных желудках взрослых рыб всегда была сильная положительная реакция на кислоту. Авторы делают предположение о наличии в желудке рыб уксусной и соляной кислот.

Рабюто и Папильон (Rabuteau et Papillon, 1873) указывают на наличие у скатов (*Raja*) кислого желудочного сока, содержащего соляную кислоту.

Ришо (Riche, 1878, 1878a) пытался получить чистый желудочный сок у некоторых рыб путем выдерживания промытого водой желудка

при 40°C. В таких условиях из желудка за несколько часов собиралось небольшое количество слизи, показывающей наличие избытка свободного хлора. Исследования проводились на *Raja clavata*, *Squatina angelus*, *Scyllium catulus* и *Scyllium canicula*. Очень кислая реакция всегда была в желудке у свежих или только что убитых рыб, спустя же некоторое время она делалась щелочной. Ришо предполагает, что последнее связано с забрасыванием в желудок скатов содержимого кишечника и, в частности, желчи. По его данным, кислотность во время переваривания выше, чем натошак. Для костистых рыб им отмечалось увеличение кислотности пропорционально наполнению желудка пищей.

Де кер (1887) также находил реакцию на лакмус слизистой желудка свежескрытой форели кислой, но не всегда, а иногда и нейтральной или даже щелочной. Различия в реакции между фундальной и пилорической частями не имеется. Им также отмечалось увеличение кислотности по мере наполнения желудка пищей.

Вейнлянд (1900, 1901) исследовал желудочный сок главным образом у селахий. Он получал его из желудка при помощи стеклянного сифона как до, так и после искусственного кормления, а также после длительного голодания. В качестве корма применялись фибрин, крахмальная мука, ракообразные, моллюски. Откачанный желудочный сок у голодной акулы (*Scyllium catulus*) был в большинстве случаев чистым, с желто-розовым оттенком и сильно кислой реакции на синюю конговую бумагу. У скатов (*Raja* и *Torpedo*) сок был бесцветным и очень слизистым. Вейнляндом было показано, что желудочный сок скатов как во время пищеварения, так и натошак часто бывает щелочным. Он обнаружил зависимость реакции желудочного содержимого скатов от характера пищи. Чаще щелочная реакция получалась при кормлении рыб рачками и крабами. В опытах на *Raja asterias* при питании крабами и рыбами в $\frac{2}{3}$ случаев получалась щелочная реакция, пища же из ракушек и фибрина вызывала обычно только кислую реакцию. Однако изменение реакции Вейнлянд склонен объяснить не прямым влиянием пищи на сок, а особенностью строения желудка скатов, который в отношении реакции сока обуславливает двоякого рода секрецию. Исходя из данных Лейдига (Leydig, 1852), Саппея (Sappey, 1880), Майера (Maeyer, 1888) (цит. по Бидерману, 1911), которые описали мышечные сфинктеры в сосудах различных органов и, в частности, желудка ската, Вейнлянд сделал предположение, что у последнего в венах подслизистой желудка имеются сфинктеры, при закрытии которых кровь в сосудах застаивается, что обуславливает отделение только щелочного секрета. Расслабление сфинктеров приводит к циркуляции крови и выделению кислого секрета.

Вейнлянд подробно изучал качественный состав желудочного сока у *Scyllium*, *Torpedo ocellata* и *Raja asterias*. Он поставил под сомнение солянокислую природу желудочного сока рыб. Критикуя работу Ришо, Вейнлянд указывает на ряд методических недостатков в его опытах и, в частности, на использование им не чистого желудочного сока, а экстракта из мукозы. Вейнлянд в чистом желудочном соке голодающей акулы *Scyllium* и свежепойманных селахий, кроме общего содержания хлора нашел SO_3 , P_2O_5 и основания Na, K, Mg и NH_3 .

Он обнаружил наличие в желудочном соке HCl , H_2SO_4 и H_3PO_4 , но при вычислении установил, что остаток натрия превышал наблюдаемое количество в соке хлора (избыток его был равен 0,03 г на 100 куб. см желудочного сока, что находится в пределах возможной ошлбки). Поэтому Вейнлянд приходит к выводу, что у исследуемых им рыб в желудочном соке свободной соляной кислоты нет, и он сделал предположение о наличии там органической кислоты неизвестной пока что природы.

Херверден (Herwerden, 1908), действительно, нашел в чистом желудочном соке *Scyllium* летучую органическую муравьиную кислоту, но в очень незначительном количестве по отношению к HCl . Он указывает, что для рыб не было сколько-нибудь точно доказано, что кислое содержимое желудочного сока зависит от соляной кислоты и что более поздние исследователи (после Ришо), делая указания на кислотность желудочного сока рыб, исходили из соляной кислоты, не подвергая сомнению ее наличия в желудочном соке.

Херверден в своих опытах в течение нескольких недель ежедневно брал желудочный сок у больших экземпляров голодающих *Scyllium catulus* посредством стеклянной трубочки, вводимой в рот животного. Голодающие рыбы выделяли ежедневно небольшое количество содержащего слизь желудочного сока, который действовал подобно пепсину. Откачанный желудочный сок давал у голодающих *Scyllium* на лакмусовую и конговую бумажку и на флороглюцин-ванилин кислую реакцию. При пересчете на HCl кислотность желудочного сока составляла 0,08—0,1% при титровании $\text{N}/10$ NaOH в присутствии метилоранжа. Во время пищеварения у этой акулы кислотность равнялась 0,4—0,5%. Положительная реакция с флороглюцин-ванилином позволила Хервердену предполагать о наличии свободной соляной кислоты, но данные Шниттена (Schnytten, 1899), показавшие возможность подобной реакции со стороны некоторых органических кислот (щавелевая кислота $\text{N}/1000$, лимонная кислота $\text{N}/100$), заставили его поставить дополнительные исследования. Для этого Херверден использовал метод определения соляной кислоты Сьоквиста (Sjöquist), несколько усовершенствованный позднее.

Херверден на основании многочисленных вариаций своих опытов установил, что методика Сьоквиста вполне достаточна для доказательства присутствия в желудочном соке селакхий соляной кислоты и даже для приблизительного количественного ее определения. Утверждение Вейнлянда о наличии в желудочном соке рыб органической кислоты побудило Хервердена подвергнуть дистилляции чистый желудочный сок *Scyllium*. Для получения большого количества жидкости в желудок акулы вводилась посредством зонда морская вода и через 5 часов выкачивалась обратно. Кислотность такого сока равнялась 0,08—0,1%, как это было получено раньше для голодающих рыб. При дистилляции часть сока дистиллировалась вместе с быстро улетучивающейся кислотой, которая не содержала хлора и окрашивала красную бумагу конго в синий цвет, но не давала заметной реакции с флороглюцин-ванилином, которая получалась с оставшейся в колбе жидкостью. Херверден указывает, что улетучивающаяся кислота является

ся чистой муравьиной кислотой. Таким образом, у акул, не принимавших пищи, была обнаружена Херверденом, наряду с соляной кислотой, муравьиная кислота. Дальнейший анализ показал, что 100 куб. см дестиллята нейтрализовались 2 куб. см N/100 NaOH, в то время как такое же количество основного желудочного сока требовало для нейтрализации 22 куб. см N/100 NaOH. Последнее дало основание считать, что органической кислоты, по отношению к соляной кислоте, в исследуемом желудочном соке очень мало и что первая не является основным показателем реакции желудочного сока. Далее, Херверденом отмечается, что поскольку у исследуемых объектов не представлялось возможным получить чистый желудочный сок во время пищеварения, то остается без ответа и вопрос о выделении какой-либо другой органической кислоты у нормально питающихся рыб.

У всех исследованных Херверденом селакхий—*Scyllium canicula*, *S. catulus*, *Mustelus laevis*, *Squatina vulgaris*, *Heptanchus cinereus*, *Torpedo ocellata*, *T. marmorata*, *Raja clavata*, *R. punctata*, *Acanthias vulgaris*—была обнаружена, как во время пищеварения, так и вне его, кислая реакция содержимого желудка. Исключение представляли два экземпляра *Raja clavata*, содержимое желудка которых составляли ракообразные и слизь. У других семи скатов, у которых кроме ракообразных в пищевой кашице находились частицы рыб, реакция оказалась явно кислой. Приведенные результаты совпали с данными Вейнлянда, который также при питании ската ракообразными находил часто в желудке щелочную реакцию. Он это связывал, как указывалось выше, с своеобразной функцией так называемых сфинктеров сосудов слизистой оболочки желудка ската.

В своих опытах Хервердену часто приходилось констатировать, что у селакхий лишь кардиальный отдел реагирует кисло, а пилорический имеет нейтральную реакцию. Он также отмечал, что напрасно было бы искать как у селакхий, так и костистых, в пилорическом отделе клеток желез кардиальной части, для которых характерно присутствие ацидофильных ядрышек и структура которых не может быть сравниваема полностью ни с деломорфными, ни с аделоморфными клетками желез высших позвоночных.

По данным Хервердена, в желудке костистых рыб не всегда бывает кислая реакция. В наполненном пищей желудке реакция чаще или щелочная, или нейтральная и реже слабо-кислая. Им определена свободная соляная кислота в концентрации—от 0,014 до 0,1%, у *Cyclopterus lumpus*, *Gadus morrhua*, *Uranoscopus scaber*. Кислое содержимое отмечено на дне желудка у *Conger vulgaris*, *Sphaego branchus*, *Box salpa*. В совершенно пустом желудке кислая реакция обнаружена у *Zenopsis faber*, *Corrina nigra*, *Scorpaena scrofa*, *S. ustulata*, *Gobius paganellus*, *Trachinus draco*, *Copola rubescens*. Нейтральная реакция содержимого желудка была у *Mugil chelo*, *M. auratus*, *Lophius piscatorius*, *Gadus Solea impar*, *Gobius paganellus*, *Scorpaena ustulata*, *Pleuronectes platessa*, *Cepola rubescens*. У этих костистых рыб, кроме кефали, питающейся водорослями, найдены в желудке ракообразные и мелкие рыбы. Щелочная реакция во время пищеварения была констатирована у *Pleuronectes platessa*, *Rhombus maximus*, *Solea impar*, *Box salpa*, *Gobius paganellus*, *Ophidium barbatum*, *Conger myrus*, *Pagellus erythrinus*.

В заключение Херверден приходит к выводу, что кислотность желудочного сока у костистых гораздо ниже, чем у селахий.

После того как Соренсен (Sørensen, 1909), а вслед за ним и целый ряд других исследователей показали значения концентрации водородных ионов для физиологических процессов и, в частности, для ферментов, и когда было введено понятие оптимума рН, все предшествующие работы, в которых применялось обычное титрование, уже перестали иметь прежнее значение, и вопрос о природе кислоты желудочного сока не стал столь актуальным.

Херверден и Рингер (Herwerden und Ringer, 1911) определили у селахий в желудочном соке $\text{pH} = 1,69$ и считали, что такая кислотность не может быть обусловлена органической кислотой. Рингеру специально выработанной методикой удалось подтвердить наличие в желудочном соке рыб соляной кислоты.

Сулима (1919) на фистульных акулах (*Scyllium catulus*) нашел в содержимом желудка кислую реакцию. При этом свободная соляная кислота им не была обнаружена.

Фонк (Vonk, 1927) исследовал в различных отделах пищеварительного тракта щуки, карпа, акулы, леща и др. реакцию содержимого во время пищеварения. Для определения рН он пользовался электрометрическим методом. Попытка искусственного кормления с последующим взятием сока с помощью сифона ему не удалась, и поэтому карпы в аквариуме предварительно кормились ячменной мукой, а щуки подвергались исследованию сразу после поступления из естественных водоемов. Рыбы вскрывались, производилось приблизительное, несколько произвольное, определение стадии пищеварения и для анализа реакции отдельные участки пищеварительного тракта перевязывались. В результате исследований установлено колебание рН у щуки от 4,5 до 5,8. В этом случае не удалось показать различие рН от стадий пищеварения. Только в пустом желудке иногда реакция была щелочной (рН 7,7) или нейтральной. Содержимое желудка акулы *Acanthias* показало колебания рН от 2,3 до 3,2. У *Trachinus* в желудке в разгаре пищеварения $\text{pH} = 5,4$, а в начале 8,2. Из приведенных данных видно, что кислотность желудочного сока у акулы выше, чем у щуки.

Результаты исследования Фонка на рыбах показывают, что кислотность у щуки в желудке меньше, чем у млекопитающих, у *Acanthias* же она совпадает с последними. По данным Фонка, оптимум рН деятельности пепсина у *Acanthias* недалеко уходит от фактической кислотности в желудке. В первом случае рН 2,2—2,5, во втором 2,3—3,2. Последнее имеет место и у теплокровных. Известно, что оптимум рН пепсина млекопитающих находится в пределах 1,4—2,8. Если сравнить оптимум рН пепсина с условиями рН в желудке во время пищеварения, то больших отклонений не будет.

В другой работе Фонк (1929) сравнивал оптимум рН пепсина акулы, щуки, лягушки, черепахи и свиньи. Оптимум оказался одинаковым и равнялся в среднем 2. В то же время содержимое желудка щуки во время пищеварения имеет рН 4,5—4,7, т. е. не соответствующий оптимуму действия пепсина. Фонк для этого случая высказывает предположение о наличии более низкого рН в самой слизистой и о компенсации недостаточной кислотности содержимого желудка щуки

высокой концентрацией его фермента. Последнее обстоятельство обеспечивает пищеварение при менее благоприятном рН. Возможно, что с этим связана значительная продолжительность переваривания пищи у щуки (3—5 дней). У акулы имеет место сочетание высокой кислотности с небольшой концентрацией пепсина.

Макэй (MacKay, 1929) исследовал рН в желудке у бельдюги (*Zoarces anguillaridis*) как при голодании, так и после приема пищи. Одновременно для сравнения ставились опыты с другими рыбами, имеющими хорошо выраженный желудок и пилорический сфинктер. Пищевым объектом служили морские членистоногие, устрицы, камбала и алкоголь. Сок для определения извлекался из желудка с помощью зонда. рН измерялся методом Фельтона (Felton). У голодающих и накормленных рыб реакция в желудке в среднем приближалась к нейтральной, достигая иногда щелочной (до рН 8,5). Щелочность желудочного сока автор объясняет забрасыванием в желудок содержимого из 12-перстной кишки. Дача алкоголя приводила к появлению кислого желудочного сока. У других рыб (*Raja erinacea*, *Fundulus heteroclitus*, *Paralichthys dentatus*, *Melanogrammus*, *Clupea harengus*, *Cyclopterus lumpus*, *Cottus gröenlandicus*) реакция в пустом желудке была нейтральная или слегка кислая (рН колебался от 4,0 до 7,4, в большинстве случаев от 6,2 до 6,8).

Во время пищеварения рН находился в пределах 2,2—5,5 (а в большинстве случаев 2,2—2,8). Макэй на основании приведенных данных считает, что пищеварение в желудке у бельдюги протекает несколько иначе, чем у других рыб. Он предполагает, что у *Zoarces anguillaridis* пепсин, в сравнении с трипсином, играет второстепенную роль.

Карзинкин (1932) определял НСІ в пищеварительном тракте некоторых рыб. Подопытным рыбам давался вареный куриный белок, окрашенный конгоротом. Во всех случаях белок переваривался, но окраска не менялась. На основании этого автор считает, что у карася (*Carassius carassius*), плотвы (*Rutilus rutilus*), леща (*Abramis brama*) и верховки (*Leucaspis delineatus*), не имеющих желудка, отсутствует минеральная кислота и пищеварение происходит без солянокислого пепсина. Такие же результаты получились и с окунем (*Perca fluviatilis*), у которого имеется достаточно хорошо выраженный желудок.

В приведенных выше работах, касающихся определения реакции желудочного сока у рыб, или совсем не учитывались или только отчасти принимались во внимание этапы пищеварения и качество потребляемых кормов. В то же время, как мы уже отчасти видели из предыдущих работ, эти моменты сплошь и рядом определяют характер реакции желудочного сока у рыб. От последнего, в свою очередь, зависит активность пепсина, то-есть основной процесс желудочного пищеварения.

В значительной мере этот пробел восполнила Карпевич (1936) в своей работе по изучению реакции пищеварительных соков во время пищеварения у морских рыб: бычка (*Cottus scorpius*), трески (*Gadus callarias*), сайды (*Gadus virens*) и речной камбалы (*Pleuronectes flesus*). Последняя, в отличие от первых, является мирнопитающей рыбой и имеет слабо выраженный желудок и пилорический сфинктер. Реакция содержимого желудочно-кишечного тракта определялась как вне акта

пищеварения, так и в различные периоды переваривания пищи. Исследование проводилось при питании качественно различным кормом: молодью трески, сайды и сельди, ракообразными, моллюсками. Реакция химуса определялась во всех отделах пищеварительного тракта. Пробы брались главным образом после вскрытия рыбы; иногда сок из желудка добывался пипеткой. Определение рН проводилось электрометрическим способом с хингидроном. Вне акта пищеварения в желудке у подопытных рыб имелось небольшое количество слизи, рН которой для бычка колебался от 5,77 до 7,67 (средняя 6,77), для камбалы—6,3. Таким образом, вне акта пищеварения реакция в желудке была близка к нейтральной точке. Кормление рыб, у которых хорошо выражен желудочный отдел, рыбной пищей вызывает отделение кислого желудочного сока. У бычка вскоре после приема пищи образуется большое количество прозрачного густого сока с рН от 3,25 до 4,25. Через 5 часов сок начинает мутнеть и разжижаться. Последнее происходит благодаря началу переваривания покровов пищи, что приводит к некоторому защелачиванию сока. В течение остальных 6 суток пищеварения пища обильно смочена соком. Реакция содержимого желудка все время кислая и имеет колебания рН в пределах 3,38—2,88. Наибольшая кислотность приходится на 4 сутки (рН = 2,88). У сайды пищеварение в желудке идет при слабокислой реакции. В первые сутки пищеварения рН = 5,53, на 4 сутки достигает 3,5, а затем происходит постепенное повышение рН. Весь процесс пищеварения заканчивается за пять суток. В последнем случае под опытом находилась молодь сайды, у которой во время пищеварения в желудке отсутствует свободный сок. Этим объясняется некоторое отличие характера изменения реакции у сайды от бычка; то же является типичным и для молоди трески.

Кормление подопытных рыб сельдью вызывает выделение более кислого сока, чем пища, состоящая из других рыб.

В противоположность рыбной пище гаммарусы у всех подопытных рыб с хорошо выраженным желудком дают реакцию более щелочную, чем в пустом желудке. В первые часы пищеварения реакция остается нейтральной или слабощелочной. К 14 ч. а.м., когда наполнение желудка равняется 88% рН достигает 7,8; затем идет медленное повышение кислотности, достигая наивысшей точки (рН 3,03) к концу 3 суток, когда в желудке остается 9% пищевой кашицы. Наблюдаемое защелачивание связано с поступлением в желудок морской воды (рН = 8) вместе с гаммарусами. То, что отделяющий я желудочный сок имеет более кислую реакцию, чем пищевой комок, показывает изменение окраски гаммарусов на его поверхности. Они свой зелено-серый цвет меняют на оранжево-красный. В пищевой комок желудочный сок проникает медленно и плохо смачивает его. Это зависит или от слабой секреции, или от большой адсорбционной способности пищи.

У камбалы в пустом желудке сока бывает мало. После поступления пищи он начинает отделяться, что заметно по покраснению гаммарусов на поверхности пищевого комка. В первые 30 минут в желудке рН = 6,95, к концу 6-го часа наступает защелачивание до рН = 7,5. Дальше кислотность повышается и достигает своего максимального значения (рН 3,8) уже тогда, когда в желудке остается незначительное

количество пищи. За 36 часов желудочное пищеварение заканчивается. В это время там pH равняется 6,17. У камбалы пища в кишечник поступает из желудка через слабо развитый сфинктер в недостаточно разрушенном виде.

Изложенным выше материалом в основном исчерпываются сведения об образовании, концентрации и природе кислоты в желудочном отделе пищеварительного тракта у рыб.

По ферментам желудочного сока рыб проведено относительно большое число исследований, которые, однако, не лишены некоторой доли противоречий.

Спалланцани (Spallanzani, 1785) (цит. по Бидерману, 1911) первый провел экспериментальные исследования желудочного пищеварения у рыб. Объектом его исследования были представители костистых рыб. Он помещал в желудок живых угрей тонкостенные, наполненные мясом трубки и, вскрывая через несколько дней рыб, обнаруживал, что трубки покрыты густой темной слизью и имеют переваренное частично или целиком содержащееся в них мясо. Исследуя степень переваривания рыб, находившихся в желудке щуки, Спалланцани пришел к выводу, что в каудальной части желудка переваривание идет быстрее, чем в переднем его отделе, расположенном около глотки.

В дальнейшем Фик и Муризиер (Fick и Murisier, 1874), а затем и Гоппе-Зейлер (Hoppe-Sayler, 1877) изучая вопрос об идентичности ферментов холоднокровных и теплокровных животных, показали, что вытяжки из слизистой желудка щуки и форели переваривают белок и, в частности, фибрин.

Лухау (Luchau, 1877, 1878), занимаясь также проблемой идентичности ферментов холоднокровных и теплокровных животных, показал, что слизистая оболочка желудка щуки, судака, лосося, окуня обладает пептическим действием. Он не нашел энзима в кислой среде переднего отдела кишечника у безжелудочных карповых.

Наличие пептического фермента в желудке рыб подтверждают и данные Ришо и Муррю (Richet et Mourrut, 1878, 1880).

Ришо (1878, 1878а) нашел у *Scyllium* в кислом содержимом желудка сильнодействующий пепсин, но кислая слизь пустого желудка оказалась бедна пепсином.

Крукенберг (Krukenberg, 1878, 1882) установил в глицериновом экстракте свежей слизистой оболочки желудка пепсин у следующих сельдахий: *Scyllium canicula*, *Mustelus vulgaris*, *Acanthias vulgaris*, *Squatina angelus*, *Torpedo marmorata*, *Raja clavata*, *Raja miraletus*, *Raja schultzei*, *Trygon pastinaca*. Им же был найден пепсин в глицериновом экстракте из желудка эмбрионов *Acanthias*. Крукенберг даже высказывает мнение, что у некоторых костистых рыб (*Zeus faber*, *Scomber scomber*, *Deutex vulgaris*, *Sargus rondeletii*, *Trachinus draco*) в пилорический отдел заходит „зона образования трипсина“. Бидерман (1911), критикуя работы Крукенберга, главным образом с точки зрения методической, не согласен с указанным предположением, поскольку не доказана способность слизистой кишечника образовывать трипсин. У целого ряда рыб, изученных Крукенбергом, по гисто-

логическим данным в пилорическом отделе железы отсутствуют и имеется только поверхностный эпителий.

Также Бидерман не согласен с утверждением о наличии у некоторых селажий (*Scyllium canicula*, *Mustelus vulgaris*) в кишечнике пепсинообразующего участка, продолжающегося из желудка.

Декер (1887) утверждает, что и при отсутствии специальных желез под действием слабой соляной кислоты клетки поверхностного эпителия могут отделять секрет, содержащий пепсин. Эти клетки небольшой величины, при секреции превращающиеся из цилиндрической в бокаловидную форму. Им установлено в экстрактах из всех отделов пищеварительного тракта (в пищеводе, фундальном и пилорическом отделах желудка, в пилорических отростках, средней и конечной кишке, клоаке) наличие энергичного действия пепсина на окрашенный кармином фибрин у всех исследованных им рыб (окунь, щука, форель, угорь, судак, карп, вьюн). Бидерман (1911) находит такой вывод ошибочным. По его мнению, Декер принял за пепсиновый эффект действие соляной кислоты.

Юнг (1889) отмечал отсутствие протеолитического действия желудочного сока рыб в нейтральной и щелочной среде. Он считал, что протеазы желудка акул соответствуют пепсину млекопитающих, но имеют некоторую особенность; так, свернувшийся куриный белок ими переваривается очень медленно. Селлье (Sellier, 1899) (цит. по Хервердену, 1908) подтвердил данные Юнга об идентичности белкового фермента желудка селажий с пепсином высших животных.

Юнг и Фурман (1900) исследовали желудочное пищеварение у селажий (*Scyllium*, *Acanthias*, *Lemna*, *Caleus*, *Carcharias*). По их наблюдениям, в желудке всегда было кислое содержимое (слизь или пищевая масса). Кислый желудочный сок этих рыб хорошо переваривал белки до пептонов, нейтральным или щелочным соком белки не переваривались. Экстракт на соляной кислоте из слизистой пилорического отдела (*Scyllium*, *Acanthias*) растворял фибрин, но не доводил его до пептонов. На этом основании указанные исследователи считают, что пилорический отдел желудка селажий не имеет настоящих желудочных желез и не образует пепсина.

Вейнлянд (1900, 1901) исследовал у акул и скатов желудочный сок, который добывался с помощью сифона, как у голодных рыб, так и после их кормления различной пищей. Желудочный сок у акул всегда был кислый и жидкий, у скатов — слизистый и в большинстве случаев щелочной реакции. Под опытом находились следующие рыбы: *Torpedo*, *Raja*, *Squatina*, *Mustelus*, *Acanthias*. Профильтрованный и подкисленный до 1,2—2,2% HCl сок переваривал фибрин до альбумоз и пептонов при 15—20° за 1—4 часа. Вейнлянд указывает, что как чистый желудочный сок, так и экстракт из слизистой всех селажий (не только у *Raja*) переваривает пищу и в щелочной среде, но значительно медленнее. Щелочный сок (при прибавлении 1,5—1,9% раствора соды) переваривал фибрин до альбумоз при 20—25°С за 2—5 суток, тогда как в кислой среде — за несколько часов. Вейнлянд больше склонен приписывать ферменту желудочного сока селажий трипсическую природу. Бидерман же думает, что действия желудочного сока в щелочной среде следует объяснить деятельностью бактерий.

Кнауте (Knauthe, 1907) получил из белка под действием желудочного сока окуня при 16° за 12 час. 80,4% пептонов и 100%—при 18—20°C за 1 час 30 мин.

Херверден (1908) исследовал протеолитическое действие желудочного сока и экстракта из слизистой желудка у *Scyllium* и у некоторых костистых рыб на меттовские палочки, наполненные свернувшейся кровяной сывороткой (применение яичного белка затруднялось его медленной перевариваемостью). Для качественного определения фермента оказался достаточным фибрин, окрашенный в светозеленый цвет. Наилучшее переваривание наступило при 0,5—1% HCl. Дальнейшее повышение кислотности замедляло переваривание. Еще при 2% HCl фермент продолжал быть активным, но при 4% его действие прекращалось. Херверден показал, что соляную кислоту можно заменить молочной или уксусной кислотами. Последние давали оптимальный эффект при их концентрации около 0,5%. В опытах Хервердена не происходило переваривание белка в щелочной среде. Очень часто его не было и при нейтральной реакции. Задержка в переваривании при нейтральной реакции наблюдалась и у некоторых костистых рыб, например, у *Lophius piscatorius*. При этом уже 0,2% HCl было вполне достаточно для значительного повышения активности фермента. В своих опытах Херверден пользовался следующей методикой: 20 г слизистой оболочки желудка рыб, снятой во время пищеварения, погружались в 200 куб. см 0,5% HCl. После 24-часового стояния жидкость отфильтровывалась. Затем бралось 6 куб. см фильтрата, к которому прибавлялось 4 куб. см дистиллированной воды. В раствор погружалась трубочка, наполненная свернувшейся кровяной сывороткой. Затем все помещалось в термостат на определенное время. В случае необходимости реакция испытуемого экстракта делалась нейтральной или щелочной. Хервердену удалось у некоторых костистых рыб (*Slenius*, *Crenilabrus*), которые не имеют настоящего желудка, экстрагировать из кишечного тракта, примыкающего к пищеоду, активно действующий при щелочной реакции энзим. Херверден также определял у селакхий переваривающую силу пелсины отдельно в пилорическом и кардиальном отделах. Результаты исследования показали, что пепсическое действие экстракта пилорического отдела ничтожно в сравнении с таковым кардиального отдела. В связи с этим было высказано предположение, что наличие слабого действия экстракта пилорической части определяется действием фермента, проникшего из кардиального отдела. Херверден отмечает, что в пилорическом отделе как селакхий, так и костистых рыб, до сего времени не обнаружены клетки желез кардиального отдела.

Гаммарстен (Hammarsten, 1908) высказал предположение, что у рыб пепсин не является вполне идентичным пепсину высших позвоночных, так как у щуки экстракт слизистой оболочки в 0,2%-растворе HCl при температуре инкубатора очень скоро разрушается, в противоположность теплокровным животным.

Ракоши (Rakochi, 1913) также не признает полного сходства пепсического действия желудочного сока щуки с пепсином теплокровных.

Полиманти (Polimanti, 1912) изучал распределение ферментов в пищеварительном тракте рыб методом Гомбургера (1877). Метод этот заключается в приведении в соприкосновение со слизистой агаровых столбиков. В эти агаровые столбики дифундирует энзим, который затем извлекается путем растворения столбиков в воде. Объектом исследования были: *Scyllium canicula*, *Box salpa*, *Congervulgaris*. Присутствие пепсина определялось по способу Метта. В желудке его оказалось больше в тех местах, где дольше задерживается пища.

Сулима (1919), наблюдая за ходом пищеварения в желудке и кишечнике у акулы (*Scyllium catulus*), обнаружил преобладание в пилорической части желудка трипсина пищевого, связанного, видимо, с забрасыванием из кишечника поджелудочного сока.

Боданский и Розе (Bodansky и Rose, 1922) экстрагировали слизистую желудка у *Squalis acanthias*, *Pristis pectinatus*, *Torpedo galvani* и у некоторых костистых. Им удалось обнаружить фермент, расщепляющий коагулированную желатину; оптимум расщепления находился при $pH = 3$.

Фонк (1927) обнаружил у целого ряда рыб в желудке пепсин и, в частности, он приготавливал очищенный препарат пепсина из слизистой желудка *Acanthias vulgaris*, используя для этого метод Пекельгаринга (Pekelharing, 1896—1902). Полученный препарат растворялся в HCl различной концентрации. Активность пепсина определялась колориметрическим методом Грюцнера (Grützner, 1874—1911). Субстратом служил окрашенный кармином фибрин. Оптимум действия очищенного препарата пепсина этой акулы оказался при pH 2,29—2,44.

Фонк (1929) отмечает, что наличие у высших позвоночных животных в желудке пепсина (присутствие которого сомнительно у беспозвоночных) является фактом идущей все дальше специализации энзимов и дифференциации в их локализации. Рыбы в этом отношении находятся на первой ступени, так как у них желудок недостаточно развит, в нем нет разделения на главные и обкладочные клетки, и вообще существуют рыбы, у которых желудок вовсе отсутствует.

Макэй (1929) изучил состав ферментов в различных отделах пищеварительного тракта у бельдюги. Действие ферментов испытывалось в алкогольных и глицериновых экстрактах. По данным Макэй, пепсиноподобный фермент у бельдюги действует очень медленно и то лишь в сильно кислой среде (pH 1,6—2,0). Так как во время нормального пищеварения pH в желудке бельдюги колеблется в пределах от 5,4 до 8,2, то, видимо, пепсиновое пищеварение у этой рыбы почти отсутствует. Одновременно был обнаружен в содержимом желудка крепкий протеолитический фермент, хорошо действующий при pH 6,4—8,2. Но поскольку он не был обнаружен в экстрактах слизистой желудка, то Макэй считает его трипсиноподобным ферментом, поступающим в желудок из двенадцатиперстной кишки.

Батль (Battle, 1934) установил у неполовозрелой сельди (*Clupea harengus*) в желудочном соке пепсин.

Из работы Карпевич (1935) также следует, что на активность пепсина рыб влияет реакция желудочного сока, а последняя зависит во многом от характера пищи. У рыб с хорошо обособленным желудком (треска, бычок, сайда) ведущая роль в расщеплении белка принад-

лежит пепсину, так как их основная пища (состоящая из рыб) слабо защелачивает желудочный сок.

У рыб с недостаточно развитым желудком (камбала), пища, состоящая из беспозвоночных, значительно защелачивает желудочный сок. Первые порции ее выбрасываются почти в нетронутым виде. В дальнейшем рН уменьшается, но явно недостаточно для нормальной активности пепсина. Поэтому пища этих рыб в основном подвергается перевариванию с помощью трипсина, особенно первые порции. Трипсин у камбалы действительно обладает высокой активностью. По мнению Карпевиц такой характер питания в эволюции может привести к исчезновению пепсина и, вместе с этим, к исчезновению морфологически обособленного желудка. Отсюда, повидимому, камбала является переходной формой по типу питания и характеру пищеварения между безжелудочными рыбами и рыбами, обладающими резко выраженными желудками.

Что касается химозина, то большинство исследователей, изучавших этот фермент в желудке рыб, пришли к положительным выводам. Так, Херверден (1908), в противоположность данным Сулливана (Sullivan, 1907), который в желудочном соке у селяхий химозина не нашел, обнаружил в экстракте слизистой желудка этих же рыб при нейтральной и слабощелочной среде сычужный фермент. Полиманти (1912) находил химозин в желудке *Scyllium canicula*, *Vox salpa*, *Conger vulgaris* в тех же местах, где обнаруживался пепсин. Баденский и Розе (1922) также нашли у некоторых селяхий и костистых рыб в нейтральном желудочном соке химозин.

В отношении способности желудочного сока рыб переваривать хитиновые части животных были получены отрицательные результаты Херверденом (1908). Он их в значительном количестве обнаруживал в конечной кишке. Однако уже в желудке они меняют свою консистенцию, превращаясь в тонкие бумагообразные кожурки. Такое превращение хитиновых элементов происходит и *in vitro* под действием раствора кислоты, одинаковой концентрации с желудочным соком.

Вопрос о присутствии в желудочном соке рыб других пищеварительных ферментов также изучался рядом авторов. По данным Ришо (1878а, 1878б), желудочный сок *Scyllium* и *Acanthias* не содержит фермента, действующего на углеводы, так как в его опытах крахмальный клейстер не осаживался. Те же отрицательные результаты получил Юнг (1889) при изучении желудочного сока у *Callius* и *Lamna*.

Вейнлянд (1900, 1901) нашел, как в желудочном соке, так и в экстракте слизистой оболочки *Raja*, фермент, действующий на крахмал. Диастатический фермент был обнаружен и в желудочном соке голод ющих скатов, что исключало возможность проникновения фермента из пищи, в частности, состоящей из ракообразных. Интересно отметить, что раствор крахмала с вытяжкой из слизистой желудка ската не давал в кислой среде положительной тромеровской реакции. Вейнлянд делает предположение, что амилолитический фермент появляется у ската в связи со сменой реакции в желудке (см. выше). Он действует в щелочной среде, а в кислой или разрушается или совсем не образуется.

По данным Хервердена (1908), диастатический фермент отсутствует в кислом желудочном соке и в экстрактах слизистой оболочки у *Scyllium*.

Крахмал, растворенный в воде и введенный посредством зонда в желудок, немедленно выбрасывается оттуда рвотными движениями. Это же отмечал Вейнланд. Хервердену удалось задержать крахмал в желудке путем растворения его в морской воде, но в извлеченной спустя несколько часов из желудка массе сахара не обнаруживалось. Такой же результат был получен и с гликогеном на пробу Фелинга. В этих опытах было замечено, что гликоген и крахмал вызывают появление в желудке большого количества слизи. Херверден указывает, что ему не удалось подтвердить опыта Вейнланда, который нашел амилолитический фермент в щелочном желудочном соке ската. В опытах Хервердена содержимое желудка рыб имело кислую реакцию. Им была обнаружена амилаза в желудке *Mustelus vulgaris* во время переваривания ракообразных, но в этом случае не было уверенности в том, что фермент не занесен вместе с пищей.

Полиманти (1912) также не нашел в желудке рыб амилолитического фермента.

Макэй (1929) обнаружил лишь очень слабое действие амилазы в экстракте слизистой желудка бельдюги. Батль (1934) нашел у неполовозрелой сельди в желудочном соке амилазу.

По поводу липолитического фермента желудка рыб имеются в литературе следующие данные.

Радеке (Radecke, 1899) (цит. по Хервердену, 1908) нашел во время пищеварения жир в поверхностном эпителии желудка у *Scyllium* и *Pristiurus*. Отсутствие его у голодающих рыб дало ему возможность сделать предположение о наличии переваривания и всасывания жира в желудке. Исследования Радеке носили чисто гистологический характер.

Херверден (1908) подтвердил данные Радеке в опытах с введением прованского масла или эмульсии яичного желтка в желудок долго голодавших рыб (от 10 до 14 дней). В поверхностном слое эпителия и в лимфатических узлах у подопытных селезих и костистых, убитых в полном разгаре пищеварения, были обнаружены в большом количестве капельки жира. Херверден указывает на возможность объяснения этого явления жировой дегенерацией, вызванной предварительным длительным голоданием рыб. Аналогичные соображения высказывались и другими исследователями. И действительно, Херверден обнаружил с помощью осмиевой кислоты в эпителии слизистой желудка голодающих *Scorpena* капельки жира. Однако он считает, что присутствие большого количества капелек жира в субмукозе, между мускулатурой и особенно в лимфатических сосудах у рыб во время разгара пищеварения и отсутствие этой картины у голодающих рыб дает серьезное основание думать о наличии всасывания жира и расщеплении его в желудке рыб. Для подтверждения высказанной точки зрения Херверден поставил ряд экспериментов. Он смешивал желудочный сок или глицериновый экстракт слизистой желудка с эмульсией яичного желтка. Нейтрализованная смесь помещалась в термостат при 38°C на несколько часов, а затем титровалась N/10 NaOH. Некоторые опыты были поставлены по методике Volhard'a в том виде, как ее применял Fromme, с учетом некоторых изменений Stade (см. Хервердена, 1908). В этих опытах, с применением желтка куриного яйца, результаты получались не всегда положительные. Более ясный результат был получен

при применении в качестве субстрата монобутирина. В последнем случае анализ значительно упрощался, так как не было необходимости извлекать эфирный экстракт. Приготовленная глицериновая вытяжка из слизистой желудка *Raja*, *Acanthias*, *Gadus* и *Cyclopterus* в количестве 5 куб. см смешивалась с 10 куб. см 1% водного раствора монобутина и после нагревания в термостате при 38° С в течение нескольких часов титровалась N/10 NaOH в присутствии фенолафталена. Контрольные опыты ставились с кипяченым экстрактом из слизистой желудка.

Итоги опытов Хервердена показали, что как у костистых, так и у селахий, в глицериновом экстракте слизистой желудка находится энзим, способный расщеплять монобутирин. Например, для смеси монобутина с экстрактом слизистой желудка *Raja* потребовалось на нейтрализацию 1,3 куб. см N/10 NaOH, тогда как на такую же кипяченую смесь пошло только 0,1 куб. см щелочи. Та же картина наблюдалась и в опытах с другими селахиями. Среди костистых рыб липолиз был обнаружен у *Cyclopterus* и у *Gadus*. В опытах с нейтральными, щелочными и кислыми экстрактами слизистых желудков рыб Херверден констатировал, что кислая реакция оказывала в меньшей степени тормозящее действие на липолиз, чем нейтральная и, особенно, щелочная реакция. У *Gadus*, например, добавление кислоты усиливало липолиз в сравнении с нейтральной смесью, а щелочная полностью прекращала расщепление жира. Экстракт кардиальной области желудка *Acanthias* дал более активное действие на жир, чем пилорическая часть. Менее убедительные результаты в этом направлении получены с *Cyclopterus*.

Таким образом, Херверден считал, что одновременно с пепсином в слизистой оболочке желудка селахий и костистых образуется энзим, расщепляющий жир. Остается лишь неясным вопрос в отношении размера всасывания жира в желудке, в сравнении с кишечником. Поскольку в опытах Хервердена нередко получался отрицательный результат в расщеплении жира желудочным соком с повышенной кислотностью, то он высказал предположение, что по крайней мере у селахий в наивысшей точке пищеварения липолиз либо отсутствует, либо весьма незначителен. Херверден предупреждает, что проводить аналогию между рыбами и высшими животными в отношении роли желудка в резорбции жира нельзя, так как селахии имеют больший по величине желудок и пища там задерживается более продолжительное время. Следует учесть также, пишет он, что функция спиральной кишки и действие сока поджелудочной железы на продукты переваривания желудка еще мало изучены у рыб.

Полиманти (1912) также нашел в желудке рыб липолитический фермент, образующийся в одинаковых с пепсином местах. Он в своих исследованиях применял агаровые столбики, которые при соприкосновении со слизистой оболочкой вбирают в себя сок, содержащий фермент.

Сулима (1919) не обнаружил в желудочном соке *Scylium catulus* липолитического фермента. В своих опытах он применял в качестве субстрата прованское масло и яичный желток.

Макэй (1929) видел лишь незначительное действие липолитического фермента в желудке бельдюги.

Батль (1934), изучая процесс пищеварения у неполовозрелой сельди путем фиксации ее в формалине и исследования содержимого желудочно-кишечного тракта под микроскопом, пришел к выводу о наличии у рыб в желудочном соке липазы.

* *

Скорость и характер переваривания пищи в желудке рыб изучены слабо. По этому вопросу имеется всего лишь несколько работ.

Юнг и Фурман (1900) отмечают, что летом переваривание в желудке у *Scyllium* происходит в течение 10—12 часов, максимум 36 часов. В опытах Вейнлянда (1900, 1901) над *Scyllium stellare* в зимнее время пища задерживалась в желудке при 12—15° С до 7 дней, а крупная пища переваривалась лишь за 18 дней. У *Raja* и *Torpedo* корм в желудке оставался до двух недель. Такая задержка объясняется узким просветом пилорического сфинктера селахий, который пропускает в кишку только жидкую массу пищи.

Сулима (1919), применяя фистульную методику, установил продолжительность переваривания одной порции пищи у акулы до 5 суток. При этом в желудке протекала вся работа по разжижению пищи. В кишечник переходили уже растворенные белковые продукты.

По Фонку (1927), у щуки переваривание длится 3—5 суток.

Батль (1934) исследовал пищеварительный процесс у неполовозрелой сельди, которая получала обычный для нее корм в условиях аквариума, а затем через 5—7 часов фиксировалась в формалине. Содержимое различных отделов пищеварительного тракта изучалось под микроскопом. Автор на основании своих исследований установил, что пища в переднем отделе желудка только частично переваривается и более основательно обрабатывается лишь в пилорическом отделе. Затем вязкая жирная каша из частицами хитина и богатая бактериальной флорой поступает в пилорические придатки желудка и кишечника. Хитин на протяжении всего кишечника не переваривается.

Карпевич и Бокова (1936, 1937) изучали темпы переваривания пищи у бычка (*Cottus scorpius*), трески (*Gadus callarias*), сайды (*Gadus virens*)—хищных морских рыб, с резко обособленным желудком и хорошо выраженным пилорическим сфинктером, а также у речной камбалы (*Pleuronectes flesus*)—мирной питающейся рыбы, со слабо выраженным желудком и пилорическим сфинктером. Под опытом находились рыбы от 17 до 34 см длиной (от 78 до 125 г веса).

В качестве пищевого материала служили сеголетки трески, сайды и сельди, а также гаммарусы (*Gammarus locusta*) и моллюски (*Mytllus edulis*, *Tellina baltica*). Рыбы получали корм в аквариумных условиях и съеденное количество определялось по взвешиванию остатков пищи после окончания жора.

Путем вскрытия рыб и взвешивания пищи, находящейся в пищеварительном тракте, определялся индекс наполнения (отношение веса пищи к весу тела); по потере в весе пищи в процессе пищеварения учитывалась степень переваривания (разрушения) пищи. О последней судили еще по морфологическим изменениям пищи. Опыты ставились при температуре 6—8° С.

Наблюдения показали, что рыбы с резко обособленным желудком могут захватывать большое количество рыбной пищи. Наполнение желудка пищей по отношению к весу тела может значительно колебаться в зависимости от различных условий, в частности, от величины пищевого объекта и возраста подопытной рыбы. Так, например, при питании гаммарусами как хищных, так и мирных рыб, наполнение желудка не бывает большим. Прекращение жора, по видимому, совпадает с наполнением желудка пищей. Срок наступления следующего приема пищи зависит от величины первоначального наполнения желудка и от быстроты пищеварения. У рыб с хорошо обособленным желудком начало вторичного приема пищи наступает через 1—2 суток, у рыб со слабо выраженным желудком—через 14—15 часов. Вторичное питание начинается только после перехода значительной массы пищи из желудка в кишечник.

Карпевич и Бокова указывают на возможность искусственного кормления рыб, причем последнее не оказывает влияния на характер последующего пищеварения. У всех исследуемых рыб вне акта пищеварения в желудке свободного сока нет и реакция приближается к нейтральной (рН 6,77). После окончания жора желудок обычно бывает туго набит пищей, что препятствует в течение первых суток ее перемешиванию.

Выделяющийся желудочный сок сразу после поступления пищи оказывает действие только на ту ее часть, которая прилегает к слизистой. Он в процессе пищеварения медленно проникает вглубь пищевого комка. У рыб с резко обособленным желудком при рыбной пище выделяется прозрачный, но густой, весьма кислый сок (рН около 2). Под его действием первое время у пищевого объекта разрушаются только покровные ткани, и лишь к концу 3 суток нарушается общий габитус. За пять или шесть суток пищеварение в желудке заканчивается. По мере разрушения тканей желудочный сок становится в большинстве случаев жидким и хорошо смачивает пищу, образуя с ней кашу. Лишь у молодых рыб в это время отсутствует свободный желудочный сок. Смешивание сока с пищей приводит в первое время к его защелачиванию, а затем кислотность повышается и становится близкой к рН = 3. Конец пищеварения в желудке совпадает с нейтральной реакцией желудочного сока.

Гаммарусы в желудке превращаются к концу вторых суток в перетертую массу красного цвета, а к концу третьих суток там можно найти только небольшое количество хитиновых остатков. При переваривании гаммарусов свободного желудочного сока не бывает и пища слабо им смочена. В начале пищеварения желудочный сок немного защелачивается (рН 7,2), но ко вторым суткам рН приближается к 3.

У рыб с слабо обособленным желудком (речная камбала) при питании гаммарусами с самого начала в желудке много сока (рН 6,89—7,5). Спустя 3 часа после приема пищи наступает массовая эвакуация ее в кишечник (до 37%) почти в неразрушенном виде. В дальнейшем количество свободного желудочного сока уменьшается и рН опускается до значения около 4. Гаммарусы принимают красно-оранжевый цвет и многие становятся пустыми. Разрушение их идет за счет белковой части тела, хитиновые шкурки остаются целыми. За 36 часов желудок осво-

бождается полностью от пищи, количество сока уменьшается, а рН увеличивается. При питании камбалы моллюсками разница наблюдается в более быстрой эвакуации из желудка полуразрушенной пищевой массы (за 14—16 часов).

Карпевич и Бокова отмечают, что на скорость переваривания пищи в желудке оказывает влияние повторное питание, которое задерживает разрушение ранее принятой пищи. Это, видимо, определяется тем, что вторичная порция увеличивает процент наполнения желудка, а также связывает часть желудочного сока, затрудняя его доступ вглубь пищевого комка.

3. Кишечник

Пищеварительная функция среднего и заднего отдела кишечника рыб изучалась, главным образом, в направлении определения реакции и ферментного состава в его содержимом или экстракте из слизистой оболочки.

По данным Ришо (1878, 1878а), у акул *Scyllium* и *Acanthias* в кишечнике, как правило, наблюдалась слабокислая реакция, а иногда нейтральная или щелочная; у ската *Raja*—всегда щелочная.

Более подробные исследования реакции среды в кишечнике приводит Фонк (1927). Он вскрывал рыб в разгар пищеварения и из их кишечника извлекал содержимое, в котором электрометрическим способом определялось рН. У всех подопытных рыб (щука, карп, *Trachilus*) Фонк установил в кишечнике во время пищеварения реакцию, близкую к нейтральной (рН 6,4—7,32). Он отмечает, что для ферментов, действующих в кишечнике (трипсин, эрипсин), оптимум рН не совпадает с действительной реакцией во время пищеварения.

Фонк показал, что оптимум действия экстракта кишечного сока *Cyprinus carpio* на глицил-глицин приближается к рН = 8, а редукция крахмала при рН от 5,1 до 7,9 тем меньше, чем больше рН.

Наиболее подробные исследования изменения рН в желудочно-кишечном тракте во время пищеварения рыб провела Карпевич (1936). Ее исследования показали, что у бычков вне акта пищеварения для верхнего отдела кишечника рН = 7,35, для нижнего отдела—7,31. У камбалы в верхнем отделе кишечника рН = 8,17, в нижнем—8,29.

Продолжительное голодание повышает щелочность кишечного сока.

При кормлении рыбной пищей рыб, обладающих хорошо выраженным желудком, реакция в кишечнике продолжает оставаться щелочной.

У бычка во весь период пищеварения реакция слабо щелочная. В верхнем отделе более кислая (рН от 6,83 до 7,53), чем в нижнем (рН 7,38—7,86); рН = 6,83 бывает только на 4-е сутки пищеварения.

У сайды реакция как в верхнем, так и в нижнем отделе кишечника более щелочная, чем у бычка, но также весь период пищеварения остается щелочной. В верхнем отделе кишечника рН равняется 7,93—6,95, в нижнем 8,07—7,47. В обоих случаях вначале среда более щелочная, а к концу пищеварения постепенно подкисляется. Изменения реакции в кишечнике трески сходны с бычком.

Формирование химуса кишечника бычка и сайды протекает неодинаково, чем, возможно, и объясняются различия в реакции: у первого химус в верхнем отделе кишечника разжижен, в нижнем же отделе сгущен. У сайды имеет место обратная картина. При питании указанных рыб гаммарусами щелочность кишечного содержимого выше. У бычков, например, в верхнем отделе в начале пищеварения рН 8,4, а к концу—6,58, в нижнем отделе рН колеблется от 8,46 до 7,28. Как при кормлении и рыбной пищей, так и гаммарусами, степень подкисления содержимого кишечника отражает реакцию в желудке. В желудке в процессе пищеварения реакция становится кислее, что заметно отражается на кишечнике. В желудке реакция более кислая при рыбной пище, чем при гаммарусной, что также находит отражение в кишечнике. Таким образом, род пищи существенным образом влияет на реакцию содержимого желудочно-кишечного тракта и, в частности, на реакцию кишечника. По мнению Карпевича, на пищеварение рыб влияют возрастные и видовые особенности рыб. Так, например, различие в реакции кишечного химуса бычков и сайды, возможно, определяется неодинаковой консистенцией химуса, которая в свою очередь зависит от особенностей секреторной и всасывающей способности кишечника и прилегающих к нему желез.

Что касается камбалы, у которой слабо выражен желудок и пилорический сфинктер и у которой в кишечник очень быстро поступает из желудка плохо переваренная пища, то у нее в верхнем отделе кишечника рН колеблется при питании гаммарусами от 8,2 до 7,58, в нижнем отделе—от 8,45 до 7,67. При питании моллюсками реакция в обоих отделах кишечника еще более щелочная.

Состав ферментов секрета слизистой кишки, а также их значение в пищеварении у рыб остается до сих пор, несмотря на сравнительно большое количество исследований в этом направлении, наиболее неясным вопросом.

Гамбургер (1877), изучая пищеварительные ферменты у карповых (*Tinca tinca*, *Abramis brama*, *Scardinius erythrophthalmus*), нашел в водном и щелочном экстракте из мукозы кишечника ферменты, переваривающие фибрин, осахаривающие крахмал и разлагающие прованское масло. В экстракте слизистой, подкисленном HCl, указанные ферменты не проявляли действия.

Лухау (1877, 1878) нашел в глицериновом экстракте различных отделов слизистой кишечника некоторых карповых рыб (*Cyprinus carpio*, *Carassius*, *Blicca*, *Tinca*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Abramis brama*) энергичное действие на фибрин в нейтральной, щелочной или очень слабо кислой среде. В выпаренной жидкости, после переваривания фибрина, было обнаружено много кристаллов лейцина и тирозина. Последнее указывало на присутствие трипсина. Этот же экстракт хорошо переваривал крахмал до сахара, но на прованское масло не действовал.

У большинства исследованных рыб отдельные участки кишечника действовали по разному. Как правило, у всех сила переваривания постепенно уменьшалась от переднего отдела кишечника до конечной кишки. В качестве показателя активности ферментов использовалось время переваривания. Оно для различных отделов колебалось от 1,5

до 24 часов. Диастатический фермент, в отличие от других, на всем протяжении кишечника показывал почти одинаковую силу.

Крукенберг (1878, 1882) на основании своих исследований пришел к выводу о наличии у ряда селакхий в глицериновом экстракте слизистой среднего отдела кишечника пепсиноподобного фермента; то же самое и у *Tinca tinca*. У других костистых рыб и особенно у *Cyprinus carpio* найден в мукозе кишечника трипсиноподобный фермент.

Бидерман (1911) ставит под большое сомнение все опыты Крукенберга и его выводы.

Ришо (Riche, 1882) не нашел в экстракте средней кишки рыб ферментов, действующих на фибрин, крахмал и жир.

Дакер (1887) обнаружил, так же как и Крукенберг, во всех отделах слизистой кишечника рыб пепсиноподобный эффект. Он действовал на сырой фибрин, окрашенный кармином, экстрактами слизистой различных отделов кишечника (средний отдел, конечный, клоаку, пилорические придатки), приготовленными на 0,1% раствора HCl. Бидерман по поводу этих результатов справедливо замечает, что здесь просто соляная кислота растворяла кармин, создавая ложное впечатление о расщеплении фибрина.

Кнауэте (1891, 1897, 1897а, 1897б) исследовал у карповых различные участки слизистой кишечника на пищеварительные ферменты. Экстракты готовились на содовом растворе и иногда на растворе соляной кислоты. Щелочной раствор всех отделов кишечника хорошо переваривал фибрин и осахаривал крахмал. Жировой фермент определялся в присутствии прованского масла. Экстракты слизистой кишечника зимних карпов дали отрицательную реакцию на липазу. Положительный липолитический эффект получался у карпов, которые предварительно кормились и находились в теплой воде. Возможно, что в этом случае обнаруживаемая кислота в экстракте образовалась из тканевого жира. Кроме того, Кнауэте предполагал, что в кишечном соке карпов имеется фермент, действующий на целлюлозу, так как при естественном кормлении оболочка зерен и внутренняя ее часть как в средней, так и в конечной кишке, частично лишалась своей целлюлозы. Кнауэте также наблюдал, что при фильтровании экстракта слизистой кишечника через фильтровальную бумагу последняя частично растворялась. Однако предположение Кнауэте в отношении целлюлазы в исследованиях Мюллера (Müller, 1901) не подтвердилось.

Бендуа (Bondouy, 1899) изучал у ряда рыб экстракт слизистой средней кишки и не обнаружил в нем трипсического, амилолитического и липолитического действия.

Селье (Sellier, 1899) нашел в средней кишке рыб ферменты, переваривающие фибрин в нейтральной, щелочной или очень слабокислой среде и крахмал—в щелочной среде.

Крюгер (Krüger, 1904) обнаружил у многих костистых рыб, и, в частности, у *Cadus morhua*, в экстракте слизистой тонкой кишки „эрепсиновое действие“, не указывая, однако, в чем оно заключается.

Сулливан (1907) пытался найти у селакхий ферменты, действующие на конечные продукты расщепления крахмала: мальтазу, инвертазу, а также протеазу и липазу. Ему не удалось обнаружить эти

ферменты ни в экстрактах слизистой кишечника, ни в вытяжках спирального клапана.

Кнауэте (1907) показал наличие в слизистой кишечника карповых белкового, жирового и углеводистого ферментов. При этом средний отдел кишки действовал на различные питательные вещества значительно сильнее, чем задний.

Полиманти (1912) изучал распределение ферментов в слизистой желудочно-кишечного тракта *Scyllium canicula*, *Box salpa*, *Conger vulgaris*. Для этой цели он применял агаровые столбики. Последние при соприкосновении со слизистой кишечника впитывали в себя ферменты, которые затем переходили в раствор при растворении агара.

Таким способом Полиманти обнаружил энтерокиназу, которая постепенно убывала от дуоденума к анусу, и эрепсин, количество которого, наоборот, увеличивалось от средней к конечной кишке (эрепсин определялся колориметрически по Вернеру). Других ферментов Полиманти не искал.

Фонк (1927) исследовал действие экстракта слизистой кишечника карпа при pH—8 на фибрин, окрашенный spiritblau. В течение 5 дней положительного действия не было. На пептон Витте реакция удавалась, но во много раз слабее экстракта поджелудочной железы, активированного кишечным соком. На дипептид (глицил-глицин) кишечный экстракт действовал хорошо, в то время как экстракт поджелудочной железы не оказывал никакого влияния. В результате сравнительных исследований Фонк устанавливает одинаковую силу действия эрепсина щуки и карпа (у лягушки немного меньше).

На основании своих исследований Фонк приходит к выводу, что в кишечнике рыб практически нет трипсина, а есть эрепсин, который отсутствует (или его очень мало) в поджелудочной железе.

Более подробно Фонк исследовал слизистую кишечника рыб на углеводистые ферменты. Определяя у карпа амилитический фермент в экстракте слизистой кишки с помощью иодометрического титрования, Фонк обнаружил его присутствие, но в 80—90 раз слабее, чем в экстракте поджелудочной железы. В то же время кишечная амилаза карпа оказалась в 16 раз сильнее, чем щуки.

Исходя из того, что амилаза кишечника действует значительно слабее амилазы поджелудочной железы, Фонк приходит к выводу об адсорбционной ее природе. Незначительная разница амилитического действия в переднем и заднем отделах кишечника, по мнению Фонка, не противоречит его выводу. Небольшая длина кишечника карпа (около 80 см) дает возможность энзиму поджелудочной железы равномерно распределяться вдоль слизистой всей кишки. Фонк продолжает настаивать на своем выводе и тогда, когда им было получено более сильное амилитическое действие конечного отдела кишки в сравнении с передним, после изолированного промывания водой слизистых оболочек обоих отделов.

Кишечная амилаза щуки оказалась в 3 раза слабее амилазы ее поджелудочной железы. Сравнение соотношения силы амилазы кишечника и поджелудочной железы карпа и щуки дает более высокий показатель для последней. Такое различие в соотношении сил кишечной

и поджелудочной амилазы Ф онк объясняет неодинаковой адсорбционной способностью слизистой кишечника обеих рыб.

Опыты на миногах показали очень незначительное присутствие амилазы в кишечнике, что, по мнению Ф онка, соответствует паразитическому образу питания этих рыб.

Исследуя экстракт слизистой переднего и заднего отделов кишечника карпа на мальтазу, Ф онк обнаружил ее более слабое действие в конечном отделе. Переваривающая сила кишечной мальтазы оказалась в 10 раз слабее мальтазы поджелудочной железы. На этом основании Ф онк приходит к выводу об отсутствии в слизистой кишечника карпа мальтазы. У щуки последняя вовсе не была обнаружена.

Ф онк считает, что если связывать наличие тех или других ферментов с присутствием или отсутствием в слизистой кишечника рыб настоящих желез, то надо прийти к выводу о выработке эрепсина и энтерокиназы у них недифференцированными клетками эпителия кишечника. Поскольку же мальтаза и инвертаза, а также и амилаза образуются либеркюновыми железами, которых нет у рыб, постольку и с морфологической точки зрения вполне обосновано отсутствие в кишечнике рыб ферментов, действующих на углеводы. Последнее Ф онк подтверждает исследованиями Ф аллуаза (Folloise, 1904, 1905), данные которого он приводит в своей работе. Ф аллуаз соскабливал у собаки два слоя со слизистой кишки: один с поверхности толщиной до 0,5 мм, другой до мускульного слоя. Из обеих порций готовились экстракты, которые испытывались на содержание энзимов. Оказалось, что в обоих слоях слизистой находится одинаковое количество эрепсина; энтерокиназы больше в верхнем слое, а амилазы, мальтазы и инвертазы — в нижнем. Таким образом, эрепсин частично, а амилаза, мальтаза и инвертаза полностью образуются в нижних слоях, то-есть в либеркюновых железах.

Однако следует заметить, о чем пишет Ф онк, что вопрос о существовании либеркюновых желез или крипт, как элементов, выделяющих пищеварительный сок, до настоящего времени окончательно не решен. Многие исследователи в свое время высказывали мнение, что кишечные крипты — не настоящие железы, а очаги регенерации поверхностных эпителиальных клеток (Биццоццо, Штер, Оппель, Майер, О. Гертвиг и др.). Однако Панетом были описаны особые зернистые клетки, содержащие в протоплазме настоящие секреторные гранулы и располагающиеся обычно на дне кишечных крипт в тонкой кишке. Эти клетки встречаются далеко не у всех животных. Так, например, их не нашли у настоящих хищников, в том числе у кошки и собаки; нет их, по видимому, у свиней. В то же время у некоторых холоднокровных животных они найдены, как, например, у ящерицы. Не так давно Кордье (Cordier, 1926) описал хромоаргентофильные клетки в либеркюновых железах. Эти клетки встречаются в большом количестве у всеядных, травоядных и хищных животных. У холоднокровных их пока не найдено. Значение указанных клеток пока не выяснено.

Ф онк, отрицая предположение Вальдшмидта-Лейца о доработке клетками кишечника неполноценных эрепсина и энтерокиназы, образующихся в поджелудочной железе, считает, что путь эволюции в этом случае идет только в направлении распределения фермен-

тов между железами. У рыб, например, карбогидразы сконцентрированы только в поджелудочной железе. Между последней и кишечными железами распределяется только трипсин и эрепсин. Такое распределение в отношении карбогидраз остается преимуществом млекопитающих. Фонк, далее, указывает на наличие определенного соотношения между мальтазой и амилазой в слизистой кишечника и поджелудочной железе. У карпа в поджелудочной железе мальтазы в 25 раз больше, чем в кишечнике. У щуки ее не найдено ни в той, ни в другом. На этом основании между мальтазой и амилазой устанавливаются определенные соотношения. У карпа много амилазы в поджелудочной железе, поэтому легко доказать присутствие там и мальтазы. У лягушки только в 3 раза меньше амилазы, и поэтому в поджелудочной железе еще можно обнаружить мальтазу, а в кишечнике уже нельзя. У щуки амилазы в 1000 раз меньше, чем у карпа, в силу чего мальтазу не представляется возможным обнаружить ни в поджелудочной железе, ни в кишечнике. У тех рыб, у которых много в поджелудочной железе мальтазы, переваривание углеводов в кишечнике идет, видимо, только за счет сока поджелудочной железы.

При изучении пищеварительных ферментов млекопитающих не обращалось большого внимания, пишет Фонк, на количественное распределение ферментов в пищеварительном тракте, хотя видно, что поджелудочная железа является главным местом образования амилазы, а кишечник — мальтазы и сахаразы. Кишечник гораздо сильнее действует на мальтозу, чем на крахмал. У рыб же, если больше амилазы в поджелудочной железе, то меньше мальтазы в кишечнике.

Проводя сравнительный анализ, Фонк (1927, 1937) приходит к выводу, что в отношении карбогидраз рыбы занимают промежуточное место между беспозвоночными и позвоночными животными. Он отмечает, что у беспозвоночных найдены пищеварительные соки, в которых содержатся все энзимы, тогда как у млекопитающих белковые и углеводистые ферменты вырабатываются различными железами, расположенными вдоль пищеварительного тракта. В последнем случае энзимы, начинающие пищеварение, топографически предшествуют заканчивающим его. В то же время у рыб места образования амилазы и мальтазы пространственно не разделены.

После Фонка состав ферментов в кишечнике изучал Макэй (1929), по данным которого у бельдюги (*Zoarces anguillaris*), а также у целого ряда других рыб (*Raja erinaela*, *Fundulus heteroclitus*, *Clupea harengus*, *Cyclopterus lumpus*, *Cottus groenlandicus*) в средней кишке имеется сильно действующая амилаза. Протеолизический фермент в этом участке отсутствует.

Коштоянц и Коржуев (1934) изучали теплоустойчивость и температурный оптимум трипсина у различных рыб (треска, окунь, плотва, щука). Для исследования готовился глицериновый экстракт из слизистой кишечника и поджелудочной железы. Ферментативная активность определялась по методу Гросса (субстрат — 1% казеин). Авторы установили у всех подопытных рыб наличие трипсина в слизистой кишечника.

Батль (1934) утверждает, что слизистая кишечника неполовозрелой сельди вырабатывает высокой активности амилазу и липазу.

К сходным результатам пришел Мальцан (1935). Он изучал слизь кишечника карпа и нашел там активно действующий протеолитический и липолитический ферменты.

Карпевич и Бокова (1936, 1937) в экстрактах слизистой кишечника трески, сайды и бычка обнаружили трипсиноподобный фермент, активный в щелочной среде.

Все приведенные выше исследования касались, главным образом, вопроса о ферментативном составе кишечного сока рыб. Что же касается изучения самого характера пищеварения в кишечнике, то по этому вопросу можно указать на работы Панкритиуса, Сулимы, а также Карпевич и Боковой.

Панкритиус (Pancritius, 1885, 1889) обнаружил на всем протяжении кишечника карпа способность переваривать пищу, которая убывает к концу кишечника. Он отмечает, что у хорошо откормленных карпов, при наполнении всего кишечника, в конечном отделе пища не переваривается. На этом основании дается практическое предложение — в прудовом хозяйстве карпов следует кормить чаще, но понемногу.

Сулима (1919), применяя фистульную методику, на *Scyllium catulus* установил, что в кишечный тракт из желудка пища поступала уже вполне переработанная и прозрачная. Кишечник в дальнейшем расщеплял растворенные в желудке белки и в асывал их. Кишечный сок имел слабокислую или щелочную реакцию. Поскольку содержимое желудка поступало в кишечник очень небольшими порциями, расстилаясь на значительной поверхности слизистой, то спиральная часть кишки во время пищеварения всегда казалась пустой.

Исследованиями Карпевич и Боковой (1936, 1937) на рыбах с резко выраженным желудком (бычок, сайда, треска) и слабо выраженным желудком и пилорическим сфинктером (речная камбала) показано, что у первых в случае рыбного питания (молодь трески, сайды и сельди) весь процесс пищеварения длится около 6 суток. Небольшие порции пищи, но уже сильно разрушенные, поступают из желудка в кишечник в самом начале пищеварения. За все время пищеварения кишечник заполнен гомогенной серой массой, которая в верхнем отделе кишечника значительно разжижена кишечным соком. Начиная от среднего отдела пищевая кашица сгущается, превращаясь к концу кишечника в отдельные каловые комочки. Формированию каловых масс у бычков способствует отделение из слизистой кишечника белковых пленок, обволакивающих пищевые массы. Сайда в этом отношении представляет исключение, так как у нее более плотная гомогенная масса в верхнем отделе кишечника при дальнейшем передвижении постепенно разжижается. После полной эвакуации пищи из желудка она еще задерживается в кишечнике около 12 часов. Реакция в кишечнике все время щелочная (рН около 7, 8), последняя в верхнем отделе менее выражена из-за поступления кислого желудочного хилуса.

При питании гаммарусами весь период пищеварения длится около трех суток. В кишечник пища поступает в небольшом количестве, начиная с первых часов ее пребывания в желудке. Через 12 часов в кишечнике можно обнаружить совершенно разрушенную оранжевую, красного или розового цвета гомогенную массу. Содержимое кишечника в верхнем отделе сильно разжижено, в нижнем — образуются грязножелтого

цвета каловые массы, состоящие из остатков хитина. У сайды только в начале пищеварения появляется в кишечнике свободный сок, а затем пищевая масса приобретает вид гомогенной густой массы. Реакция в верхнем отделе кишечника в начале пищеварения более щелочная, чем в нижнем, в силу поступления из желудка щелочной пищевой массы. Затем рН постепенно увеличивается в каудальном направлении.

У рыб со слабо выраженным желудком (речная камбала) при питании гаммарусами и моллюсками весь период пищеварения длится 2—2,5 суток. Пища почти в неизменном виде начинает переходить из желудка в большом количестве (до 37% при питании гаммарусами и 53% при питании моллюсками) через 1,5—3 часа. Уже через 10 часов весь кишечник заполнен пищевой массой, которая теперь в значительной степени оказывается разрушенной. Первые порции кала появляются через 15—18 часов.

У речной камбалы в пустом кишечнике всегда находится много слабощелочного сока. При поступлении пищи щелочность увеличивается, и только на 20-й час пищеварения наступает заметное подкисление содержимого.

Таким образом, характер пищеварения в кишечнике рыб с резко выраженным желудком и у рыб со слабо выраженным желудком значительно отличается. У последних основная доля пищеварения падает на кишечник, тогда как у первых в кишку поступает сильно измельченная и в значительной мере переваренная пищевая масса.

4. Пилорические придатки

Многие исследователи в различное время пытались установить роль пилорических придатков для пищеварения у рыб.

В конце XVIII ст. впервые Спалланцани (1875) (цит. по Бидерману, 1911) указывал, что пилорические придатки рыб всегда наполнены соленоватым белым слизистым соком, который, по его мнению, образуется из маленьких железок слизистой этих мешочков и поступает в кишечник.

Ратке (Rathke, 1826), говоря о значении пилорических придатков для пищеварения, признавал за ними как секреторную функцию, так и способность к всасыванию питательных веществ в кровь и лимфу.

В связи с тем, что в тот период времени „диффузная“ поджелудочная железа у рыб не была еще описана, существовало мнение, что пилорические придатки являются как бы заместителями поджелудочной железы (Кювье, Меккель, Мюллер, Брандт и др.).

Клод Бернар (Cl. Bernard, 1856), наоборот, считая, что поджелудочная железа должна у рыб существовать, отвергал предположение о пилорических придатках как заместителях поджелудочной железы. Он опытным путем показал, что кислый сок пилорических придатков не оказывает действия на жиры, которое должно быть свойственно поджелудочному соку.

Мильн-Эдвардс (Milne-Edwards, 1860) (цит. по Бидерману, 1911), сравнивал пилорические придатки по функции с либеркюновыми железами.

Эдингер (Edinger, 1876) (цит. по Бидерману, 1911) считал пилорические придатки резорбирующей частью кишечника. Он наблюдал расширение придатков в период пищеварения и всасывания пищи.

Крукенберг (1878, 1882) исследовал глицериновые вытяжки слизистой пилорических придатков в присутствии тимоловой и салициловой кислот. Он нашел диастазу, трипсин и пепсин у *Acipenser sturio*, *Lophius piscatorius* и др., а пепсин и трипсин у *Trachinus draco*, *Scarpaena scrofa* и *Zeus faber*, пепсин (а не трипсин) у *Umbrina cirrhosa*, *Uranoscopus scaber*, *Chrisophius aurata*. Были обнаружены трипсин и диастаза, но не было найдено пепсина у *Dontex vulgaris*. Одно трипсиноподобное действие дали экстракты из слепых придатков *Alosa finta* и *Trigla hirudo*. У *Bops vulgaris* был найден трипсин при отсутствии пепсина.

Совокупность всех пилорических придатков Крукенберг называет „пилорической железой“ или „трипсинообразующим органом“. По его мнению там, где нет поджелудочной железы, пилорические придатки в щелочной среде обеспечивают дальнейшую переработку содержимого кишечника, как бы помогая энзимам последнего переваривать пищу. Однако Крукенберг все же говорит, что едва ли пилорические придатки имеют большое пищеварительное значение. Физиологическая роль их выделений главным образом направлена в сторону образования из пищи, поступающей в кишечник, более скользкой и компактной массы.

Что касается реакции содержимого пилорических придатков, то Крукенберг, в противоположность Кл. Бернару, который считал там реакцию кислой, находит ее у *Lophius piscatorius* нейтральной.

Бланшар (Blanchard, 1883) прежде всего критически относится к данным Крукенберга, указывая на сомнительность такого разнообразия комбинаций ферментов в пилорических придатках у разных рыб.

Сам Бланшар исследовал пилорические придатки у *Alosa finta*, *Merluccius vulgaris*, *Gadus merlangus*, *Trachinus draco*, *Trigla pini*, *Trigla lineata*, *Trachurus trachurus* и *Zeus faber*. По его данным, секрет пилорических придатков энергично переваривал вареный крахмал и белок, но не действовал на жиры. Фибрин лучше расщеплялся в щелочной или нейтральной среде, что указывало на трипсиновую природу белкового фермента.

В противоположность Крукенбергу, Бланшар у исследуемых видов рыб обнаружил щелочную реакцию в пилорических придатках, кислая же реакция появлялась только после смерти рыб.

Стерлинг (Stirling, 1884) констатировал трипсин в пилорических придатках у *Gadus morhua*.

Бондани (1899) поставил весьма тщательные опыты по определению энзимов в слизистой пилорических придатков. Он очищал поверхность пилорических придатков от ткани поджелудочной железы и растирал их с песком в воде с хлороформом. Отфильтрованный экстракт переваривал фибрин и крахмал в щелочной или нейтральной среде, жиры не переваривались. Такие результаты были получены у *Cottus bubolius*, *Mugil chelo*, *Cyclopterus lumpus*, *Rhombus maximus*, *Celus luscus*, *Salmo trutta m. fario*.

У *Lophius piscatorius*, имеющего два пилорических придатка, содержащих тягучую нейтральную жидкость, ферменты не были обнаружены.

Бидерман (1911) в сводке по пищеварению рыб, говоря о функции пилорических придатков, отмечает, что несмотря на большое количество работ по этому вопросу, функциональное значение пилорических придатков еще неясно. Учитывая их анатомическое строение и топографическое расположение, а также их величину и количество, можно, по его мнению, сделать два предположения, которые не исключают друг друга. Во-первых, благодаря тому, что пилорические придатки увеличивают поверхность кишечника и могут служить местом для скопления пищевой массы, их можно признать за приспособления для всасывания, и, во-вторых, не исключена возможность их секреторной деятельности, направленной на образование соков, могущих переваривать пищу. То и другое имеет аналогию с функцией подобных образований в средней части кишечника насекомых. Точно так же и у моллюсков в „печени“, согласно неопубликованным данным Якобсхагена, на которые ссылается Бидерман, не только образуется пищеварительный секрет, но и происходит всасывание. Далее, Бидерман указывает, что все ранее опубликованные работы не исключают возможности присутствия в пилорических придатках адсорбированных ферментов желудочной железы.

Фогт и Юнг (Vogt u. Jung), а также Видерсгейм (Wiedersheim) (цит. по Бидерману, 1911) признают за пилорическими придатками приспособление кишечника для увеличения своей поверхности и придают им примерно такое же значение, как спиральной складке у сельдалий.

Видерсгейм указывает на наличие у *Polypterus* только одного пилорического придатка при хорошо развитой спиральной складке; наоборот, *Lepidosteus* имеет много придатков, а спиральную складку лишь в зачаточном состоянии.

Укажем здесь на отмеченное Либертом (Libert, 1913) (цит. по Фонку, 1927) технологическое значение пилорических придатков. Он предполагает, что ферменты придатков имеют значение при процессе созревания сельдей во время засола. В случае их отсутствия рыба делается твердой и непригодной к употреблению в пищу.

Плэн (Plehn, 1915) и Катанео (Cattaneo, 1922) не склонны приписывать пилорическим придаткам какой-либо специфической роли. Они считают их просто гипертрофированными складками кишечника, выполняющими секреторирующую и всасывающую функцию не в большей степени, чем другие отделы кишечника.

Бодайский и Розе (1922) в водно-глицериновом экстракте пилорических придатков *Lutianus aja* обнаружили переваривание в щелочной среде желатины и крахмала. Исследователи делают общий вывод о наличии в пилорических придатках *Lutianus* основных энзимов, которые встречаются в поджелудочной железе высших позвоночных животных.

Оя и Хатанакэ (Оя и Hatanaka, 1927) обнаружили у японской скумбрии (*Scomber japonicus*) в пилорических придатках фермент, сходный с трипсинем поджелудочной железы.

Фонк (Vonk, 1927) в сводной работе по пищеварению рыб пишет, что почти все авторы, работавшие над изучением пищева-

нительной функции пилорических придатков и кишечника, не изучали у своих подопытных рыб одновременно ферментный состав поджелудочной железы. Такое положение оставалось даже и после того, как была найдена у всех рыб поджелудочная железа и установлено наличие в кишечном соке млекопитающих сахаразы, лактазы и мальтазы. На этом основании, по мнению Ф он ка, вся существующая литература по пищеварению придатков и среднего отдела кишечника весьма противоречива. Наиболее полные исследования в этом направлении Б л а н ш а р а, С т е р л и н г а, Б о н д а н и, устанавливающие в слизистой пилорических придатков трипсин и амилазу, не исключают предположения об адсорбционной природе этих энзимов из сока поджелудочной железы. Тем более это кажется правдоподобным, что Б о н д а н и указывает на значительно более высокую активность трипсина пилорических придатков в случае присутствия ткани поджелудочной железы между пилорическими придатками. Трудность обнаружения липазы является причиной, по мнению Ф он ка, того отрицательного результата, который обычно получали многие исследователи при поисках липолитического фермента в пилорических придатках. Наличие пепсина в последних Ф он к объясняет исключительно его адсорбцией из окружающей пищеварительного сока.

Ф он к, далее, отмечает противоречивость данных о реакции содержимого пилорических придатков. Одни авторы находят там реакцию слабощелочной, другие—слабокислой. Непостоянство реакции, по мнению Ф он ка, зависит от реакции содержимого кишечника, проникновение которого в слепые придатки кишки Ф он к считает вполне доказанным.

К о ш т о я н ц и К о р ж у е в (1934), исследуя глицериновый экстракт слизистой пилорических придатков трески и окуня, обнаружили его действие на казеиновый субстрат при рН 7,0 — 7,1.

Б а т т л е (1934) на основании своих исследований по пищеварению у неполовозрелой сельди приходит к выводу о продуцировании в пилорических придатках высокой концентрации амилазы и липазы, а также трипсина, причем последний, по мнению автора, вырабатывается только в пилорических придатках.

К а р п е в и ч и Б о к о в а (1936, 1937) установили у бычка, сайды и грески, при рыбном питании, в пилорических придатках большое количество кишечного сока вместе с творожистой, бесструктурной массой, сходной с химусом кишечника. Реакция этой массы обычно колебалась от 6,54 до 8,02 рН.

В конечном итоге нельзя не согласиться с мнением В у н д ш а (1937), который указывает на отсутствие достаточной ясности в значении пилорических придатков для пищеварения рыб, несмотря на многочисленные исследования, проведенные различными авторами в этом направлении.

5. Поджелудочная железа

По вопросу о роли поджелудочной железы в пищеварении рыб к настоящему времени накоплен значительный фактический материал.

К л о д Б е р н а р (1856) предполагал существование поджелудочной железы у рыб задолго до ее анатомо-гистологического описания. Рас-

щепление жиров и крахмала кишечным соком он приписывал секрету поджелудочной железы.

Крукенберг (1878, 1882) считал, что поджелудочная железа у селяхий начинает функционировать только в позднем возрасте, так как у молодых экземпляров трипсиновое действие ему не удалось обнаружить. Также не был найден диастатический фермент у взрослых *Scyllium canicula* и *Acanthias vulgaris*. Крукенбергу удалось доказать в вытяжке брыжейки трипсическое действие у *Trigla hirudo*, *Zeus faber*, *Crenilabrus pavo*, *Lophius piscatorius*, *Caranax irachurus* и *Sargus rondeletii*.

На этом основании он высказал предположение о наличии в мезентерии рыб особой панкреатической железы, независимо от ее присутствия в слизистой кишечника и печени. У карповых, по его мнению, поджелудочная железа тесно связана с сильно развитой печенью и представляет вместе с последней особый орган, который он назвал „гепатопанкреас“.

Ришо (1882) соглашался только с наличием диастатического фермента в поджелудочной железе у *Acanthias* и *Cyprinus*.

Юнг (1889) сомневался в наличии трипсиноподобного фермента поджелудочной железы на том основании, что экстракт pancreas не всегда переваривал белки. В то время еще не знали об энтерокинзе.

Кнауते (1896, 1907) подробно исследовал гепатопанкреас карповых. Он приготавливал экстракт из гепатопанкреаса путем ее измельчения и настаивания на глицерине с известковой водой. Полученный осадок растворялся в хлороформе и смешивался с раствором соды. Этот экстракт показывал сильное трипсическое действие, которое еще более увеличивалось при прибавлении желчи. Сама желчь белков не расщепляла. Экстракт гепатопанкреаса хорошо действовал на крахмал. Вполне возможно, что в этом случае образование сахара шло за счет разложения гликогена печени. Кнауते даже предполагал, что гепатопанкреас содержит фермент, действующий на целлюлозу. Он не исключал возможности появления сахара из бумаги во время фильтрования экстракта железы. Кнауते наблюдал, что оболочки прошедших через кишечник рыб зерен часто бывают лишены целлюлозы. Кнауते также обнаружил действие вытяжки гепатопанкреаса на жир, усиливавшееся в присутствии желчи.

Юнг (Yung, 1898) получил определенное действие экстракта поджелудочной железы акул *Scyllium catulus* и *Lamna cornubica* на крахмал и жиры, но фибрин переваривался не всегда. Протеолитическое действие поджелудочной железы активировалось экстрактом из селезенки.

Галленд (Culland, 1898) нашел у форелей ясную разницу в микроструктуре „покойной“ и „работающей“ поджелудочной железы.

Селлье (1899) установил, что экстракт поджелудочной железы рыб активируется лучше всего экстрактом спирального клапана и хуже вытяжкой из слизистой самого кишечника.

Мюллер (1901) проверил данные Кнауते о наличии в экстракте гепатопанкреаса целлюлозы. По полученным данным, количество сахара не увеличивалось в экстракте гепатопанкреаса после пропускания его через фильтровальную бумагу. Отрицательные результаты были

получены и с кишечным соком. Таким образом, вопрос об использовании карпами растительной пищи в значительной степени остался открытым.

Крюгер (1904) обнаружил протеолитический, амилитический и липолитический ферменты водной вытяжки поджелудочной железы у *Gadus morhua*. Протеолитическое действие он определял с помощью жеттовских белковых палочек, липолитическое — в присутствии прованского масла, смешанного с раствором лакмуса, который окрашивался в красный цвет в случае появления жирных кислот. Для качественной реакции на сахар использовалась Фелингова жидкость.

Салливан (1907), так же как и Селлье (1899), нашел, что протеолитическое действие экстракта поджелудочной железы лучше активируется вытяжкой спирального клапана, чем слизистой кишечника.

Фонк (1927) подробно исследовал трипсический фермент поджелудочной железы *Acanthias vulgaris*, *Esox lucius* и *Cyprinus carpio*. Экстракт поджелудочной железы акулы в присутствии фибрина за четыре дня при 38° давал сильную биуретову реакцию. В фильтрате оказались альбумозы, пептоны и аминокислоты; кроме того, были обнаружены кристаллы тиразина и лейцина. Положительный результат получился при действии экстракта на пептон Витте. Для сравнения трипсического действия поджелудочной железы различных рыб Фонк определял время начала растворения фибрина, окрашенного spiritblau. У акулы и щуки интенсивная окраска появлялась через 3 часа, у карпа — через 24 часа (то же и у лягушки). На этом основании Фонк считает, что у щуки и акулы действие трипсина в 6—8 раз сильнее, чем у карпа (и лягушки). Несколько меньшие различия установлены для эреспина: Фонк, ссылаясь на ряд авторов, отмечает, что среди млекопитающих подобного рода расхождения также имеют место.

У акулы и щуки трипсин нуждается в активировании кишечным соком. Это объясняется, по мнению Фонка, тем, что экстракт из поджелудочной железы готовился спустя 8 часов после смерти рыбы и значительное время хранился в глицерине.

Далее, было показано, что неактивированный экстракт поджелудочной железы карпа начинает переваривать фибрин только через 48 часов. Возможно, что здесь имеет место автоактивирование. В присутствии кишечного сока для этого достаточно только 3,5 часа. При этом кишечный сок требуется в очень небольшом количестве, в сто раз меньше количества экстракта поджелудочной железы. Активирование протекает лучше в нейтральной среде.

Опираясь на исследования Хемилля (Hamill) и Вальдшмидт-Лейца (Waldashmidt-Leitz, 1924), которые установили идентичность киназы всех позвоночных животных, Фонк во всех своих опытах применял для активирования энтерокиназу одного кишечного экстракта. На пептон Витте неактивированный экстракт поджелудочной железы оказывал более слабое действие, чем активированный. В указанном случае даже один экстракт слизистой кишечника переваривал пептон, но в два раза слабее неактивированного экстракта поджелудочной железы.

Дишпептиды (глицин-глицин) экстракт поджелудочной железы карпа не расщеплял, слабый эффект получался и у акулы. По мнению Фонка,

можно доказать сильное действие фермента на целый белок, там, где имеется налицо зрепсин. Выше мы видели, что поджелудочная железа акулы действует на фибрин в 6—8 раз сильнее, чем у карпа.

Дальше Ф онк изучал глицериновый экстракт из поджелудочной железы некоторых рыб на присутствие амилазы. Определение силы фермента велось по методу Ш ор ля (Schoorl), который основан на частичном восстановлении за 24 часа при 38° определенного количества раствора Фелинга с известным количеством меди. Использовался также и метод Вольгемута (Wohlgemuth). Результаты опыта на карпе показали, что при pH около 7 образовалось из крахмала до 80% сахара. По Вольгемуту, сила фермента равнялась 160 амилитическим единицам.

Кроме того, Ф онк показал наличие в поджелудочной железе карпа наряду с амилазой и мальтазы, поскольку в растворе вместе с мальтозой присутствовала и глюкоза. Более слабый амилитический фермент был обнаружен в экстракте поджелудочной железы щуки.

Аналогичные результаты, т. е. присутствие значительно более слабой амилазы, чем у карпа, были получены в опытах с экстрактом поджелудочной железы *Acanthias vulgaris*.

Ф онк предполагает существование зависимости между количеством энзима и родом пищи. У всеядного карпа в поджелудочной железе в 1000 раз больше амилазы, чем у хищной щуки и акулы. У лягушки, например, много амилазы и мальтазы потому, что ее личинки питаются растительной пищей. Такого рода связь отмечается Ф онком и для млекопитающих. Среди них у травоядных амилаза представлена лучше, чем у плотоядных. Имеющиеся отступления для быка, по мнению Ф онка, зависят от особенности пищеварения, связанного с брожением.

На основании результатов своих исследований Ф онк сделал общий вывод об ограниченном содержании амилазы в поджелудочной железе хищных рыб. Но имея в виду присутствие значительного количества в мясной пище гликогена, он предположил существование гликогеназы. Однако опыты в этом направлении дали отрицательный результат. Им же было замечено, что амилаза рыб более активна в присутствии раствора поваренной соли.

Выше отмечалось, что в поджелудочной железе карпа присутствует также и мальтаза. Специальные опыты показали, что ее меньше, чем амилазы, в 10—25 раз. В экстракте поджелудочной железы щуки мальтазы не оказалось. В поджелудочной железе карпа сахара обнаружена только в виде следов.

Для определения липолитического фермента у акулы и карпа Ф онк готовил экстракт поджелудочной железы по методу Розенгейма (Rosenheim, 1910). Субстратом служило олеиновое масло. У акулы липолитическое действие было обнаружено только в присутствии $MgCl_2$. Последнее согласуется, как отмечает Ф онк, с данными Пекельгеринга (Pekelhariing, 1912), по которому $MgCl_2$ является одной из самых сильных активирующих солей. У карпа Ф онк не мог обнаружить липолитического действия экстракта поджелудочной железы.

Бабкин (Babkin, 1929) нашел в алкогольной вытяжке поджелудочной железы скатов (*Raja brinacea*, *R. diaphaneus* и *R. stabuliforis*) протеолитический, амилолитический и липолитический ферменты. Трипсин в тканях железы оказался в виде протрипсина. Активирование фермента производилось экстрактом из слизистой двенадцатиперстной кишки на физиологическом растворе (0,9% NaCl).

Бовале (Beauwalet, 1933) находит действие липазы поджелудочной железы рыб одинаковым с высшими позвоночными животными, так как после предварительного эмульгирования жиры расщепляются липазой рыб до глицерина и жирных кислот.

Наконец, Коштоянц и Коржув (1934) в работе, касающейся изучения теплоустойчивости ферментов различных животных, показали действие экстракта поджелудочной железы целого ряда рыб на казеин.

Условия реакции среды, при которой наиболее активно действуют ферменты поджелудочной железы изучали Оя, Кавакави и Сузуки (Oya, Kawakawi и Suzuki, 1927). Они показали, что у японского угря (*Anguilla japonica*) амилаза имеет оптимум рН 6,5, трипсин 7—8.

Бабкин и Бови (Babkin and Bowie, 1928) на *Fundulus heteroclitus* (безжелудочная рыбка) изучали содержимое кишечника и обнаружили там трипсин, амилазу и липазу, образующиеся поджелудочной железой. Среда, в которой они действуют, определяется желчью, имеющей рН 7,0—7,2, и кишечной слизью (рН 8,8—9,2).

Более подробные исследования в этом направлении проведены Фонком (1927). Действие очищенного экстракта поджелудочной железы акулы на фибрин, окрашенный spiritblau, определялось колориметрическим методом. рН измерялся электрометрически. Опыты показали наилучшее переваривание фибрина при рН 8,2. Оптимум амилолитического действия экстракта поджелудочной железы карпа протекал при рН 6,5. Сила последнего фермента определялась иодометрическим титрованием по Шорлю (Schoorl).

Оптимум рН ферментов в условиях различных температур оставался постоянным (в пределах 6—6,5). При одинаковой продолжительности опыта рН и сила ферментов увеличивалась с повышением температуры. Оптимальная зона действия амилазы щуки Фонком установлена при рН 6,5—7,0. Оптимум рН мальтазы колебался в пределах от 6,61 до 7,14.

Полученные данные на амилазе рыб Фонк сравнивает с таковыми у высших позвоночных животных. По данным многочисленных исследователей, на которых ссылается Фонк, у млекопитающих оптимальная рН для амилолитического фермента поджелудочной железы равняется 6,0—6,8.

По Бабкину (1929) панкреатический сок скатов обладает нейтральной реакцией (рН 6,6—7,2).

6. Печень

Для определения роли печени в пищеварении рыб ряд исследователей работал над изучением ферментного состава в печеночных экстрактах и желчи. Но то, что печень многих рыб часто очень тесно переплетается с поджелудочной железой, создавало определенные труд-

ности для такого рода исканий и сплошь и рядом приводило к противоречивым результатам.

Так, например, Гомбургер (1877) обнаружил действие водного и щелочного экстракта печени, а также желчи *Tinca tinca*, *Abramis brama*, *Scardinius erythrophthalmus* на фибрин, крахмал и прованское масло.

Крукенберг (1878, 1882) в водных вытяжках печени *Squatina angelus* и *Mustelus vulgaris* не нашел трипсического действия, обнаружив только следы диастазы. Экстракт печени карпа в нейтральной и щелочной среде хорошо переваривал белок.

Кнауте (1891, 1897, 1897а, 1897б) также исследовал экстракт печени карпа и нашел сильное трипсическое действие, которое усиливалось желчью.

Крюгер (1904) обнаружил в экстракте печени *Gadus morhua* очень слабое протесолитическое действие. Исследование желчи на различные ферменты у ряда рыб привело к отрицательным результатам.

Позднее Кнауте (1907) исследовал ферментативный состав желчи у карповых и нашел сильнодействующий сахарофицирующий энзим, наличие пептонизации и расщепление жира. Было обнаружено также активирующее действие желчи на ферменты печеночно-поджелудочной вытяжки.

Фонк (1927) также установил в желчи карпа наличие амилолитического фермента, которого оказалось больше, чем в кишечнике, и меньше, чем в поджелудочной железе. В отношении мальтозы был получен отрицательный результат.

Бабкин и Бови (1928) обнаружил в желчи фундулюса (*Fundulus*) все основные ферменты.

Макэй (1929, 1929а) подробно исследовал рН и ферменты желчи у различных рыб (*Fundulus heteroclitus*, *Zoarcetes anguillaris*, *Raja erinacea*, *Cottus groenlandicus*, *Clupea harengus*, *Cyclopterus lumpus*). У всех показатель рН оказался различным, но не меньше 5,4 и не более 7,6 (при голодании колебался от 5,8 до 7,0, во время пищеварения от 5,4 до 5,8); у бельдюги (*Zoarcetes anguillaris*) рН желчи находился в пределах 5,6—5,8 при голодании и 4,7—6,3 во время пищеварения. Эти данные показывают, что рН желчи рыб значительно меньше, чем у млекопитающих, у которых показатель рН ниже 7 встречается редко.

Пищеварительных ферментов в желчи Макэй не нашел. Он положительные результаты Бабкина и Бови объяснил примешиванием к желчи ферментов поджелудочной железы. В вытяжке из печени обнаружена липаза и амилаза. Фермента, действующего на белки, там не оказалось.

Цвет желчи у рыб светло- и темнозеленый, иногда изумрудный или желто-зеленый.

Есть указания на то, что при длительном голодании рыб желчь может застаиваться в пузыре и иногда переходить в кровь, приводя к развитию желтухи. Однако последняя быстро исчезает, как только рыба начинает принимать пищу.

Что касается общего химического состава печени и желчи рыб, то, по данным Плэна (1815), процесс накопления гликогена и жира и состав последнего не отличаются существенно от печени высших позвоночных животных. Нормальный печеночный жир щуки и лосо-

севых по результатам микрохимического анализа состоит из сложных эфиров глицерина и сложного эфира холестерина, а также фосфатов. Состав жиров и их физиологическое значение у различных рыб неодинаковы. Различия могут быть не только видовые, но и индивидуальные, в зависимости от условий обитания, питания и т. д.

О качественном составе жиров печени рыб имеются указания у Мильо (Millot, 1928). Им отмечаются, главным образом, нейтральные жиры, при небольшом количестве холестерина и фосфорсодержащих липоидов.

Пучков (1941) отмечает непостоянство веса печени в зависимости от сезона. У ручьевой форели колебание ее веса находится в пределах от 2,5 до 4,5%, у радужной форели—от 1 до 2,5%.

По данным Хозакава (Hosakawa, 1927), Хатакеяма и Окамура (Hatakeyama и Okamura, 1928) (цит. по Бидерману, 1911), Макэя (1929б) и ряда других авторов, желчь рыб имеет холевую кислоту, а у карповых встречается и таурохолевая.

7. Механизм образования и отделения пищеварительных соков

По вопросу о механизме образования и отделения пищеварительных соков у рыб в литературе имеется весьма скудный материал.

Ришо (1878, 1878а) объяснял механизм образования желудочного сока у рыб следующим образом. Сначала под действием пищи рефлекторно отделяется мукозой желудка соляная кислота, которая затем растворяет верхний слой слизистой оболочки, образуя тем самым настоящий желудочный сок. Такое предположение основывалось на появлении клеток эпителия над поверхностным слоем слизистой оболочки желудка после нагревания рыбы в течение нескольких часов при 40°C.

Декер (1887) считал, что у рыб пепсин выделяется под действием слабого раствора соляной кислоты, причем это происходит на всем протяжении пищеварительного тракта, и допускал возможность образования такого сока не только железами, но и клетками эпителия.

Весьма своеобразен механизм изменения реакции в желудке у скатов, о котором уже упоминалось выше.

Вейнлянд (1901), как уже отмечалось, пришел к выводу, что у скатов сфинктеры вен подслизистой желудка, влияя на приток крови, меняют реакцию желудочного сока. Он, впрыскивая спорынью, вызывающую сокращение сфинктеров, менял кислую реакцию желудочного сока на щелочную. Восстановление кислой реакции в этом случае происходило через 3—5 дней. Исследование слизистой желудка под микроскопом показало совпадение изменения просвета сосудов с реакцией содержимого желудка. Сокращение сфинктеров приводило к застою крови в сосудах и выделению щелочного секрета, а расслабление сфинктеров, улучшавших кровообращение, способствовало выделению кислого секрета.

На стимулирующее действие крахмала и гликогена для образования в желудке слизи у *Scyllium* указывают наблюдения Хервердена (1908).

Бидерман (1911), имея в виду наблюдения Вейнлянда, установившего зависимость реакции желудочного сока от характера пищи и, в частности, щелочной — от питания рачками и крабами и кислой — от питания ракушками, фибрином и рыбой, высказывает предположение о роли в этом специфических составных элементов пищи и особенно углеводов рачков и крабов, которые способствуют появлению щелочной реакции и образованию амилотического фермента.

Маквэй (1929) видел в алкоголе специфический раздражитель для отделения кислого желудочного сока у бельдюги.

Бабкин (1929) и он же в работе совместно с Бови (1928) изучал характер секреции поджелудочного сока у скатов (*Raja arinacea*, *R. diaphanus* и *R. stebuliforis*). По его данным у голодающих рыб сок отделяется непрерывно, но в небольшом количестве, значительно увеличиваясь под действием соляной кислоты и секретина. Пилокарпин не стимулировал работу железы. Поступление желчи в кишку скатов, по наблюдениям Бабкина, идет непрерывно. Под действием 0,36% HCl и нейтрального раствора пептона Витте, введенных в двенадцатиперстную кишку, секреция желчи увеличивалась. У фундулюса выделение желчи не стимулируется ни соляной кислотой, ни механическим раздражением кишечника. Пилокарпин вызывает выделение желчи и поступление в кишку сильно щелочной слизи.

Бабкин и Фридман (Babkin and Friedmann, 1934), а также Бабкин, Чейсен и Фридман (Babkin, Chiasson and Friedmann, 1935) наблюдали у скатов непрерывную секрецию желудочного сока в пустом желудке. Этот „голодный“ сок выделяется в небольшом количестве и имеет кислую реакцию. Перерезка блуждающих и симпатических нервов, а также инъекция в кровь атропина и гистамина не сказывались на отделении желудочного сока, тогда как раздражение симпатического нерва и введение адреналина тормозило его. Разрушение спинного мозга вызывало длительную „паралитическую“ секрецию.

В итоге исследований Бабкин приходит к выводу, что желудочная секреция скатов не находится под влиянием нервных и гуморальных факторов, а зависит от характера циркуляции крови в сосудах брюшной полости.

Почти одновременно Унгар (Ungar, 1935), экспериментируя на *Acanthias*, *Scyllium* и *Torpedo*, пришел к другим результатам. По его данным, гистоамин и ацетилхолин увеличивают секрецию желудочного сока, атропин же снижает ацетилхолиновый эффект.

Марголин (1940) находит, что секреция пищеварительных желез у рыб замедляется во время голодания. Им отмечено влияние питания на переваривающую силу амилотического и протеолитического ферментов у зеркального карпа. Для сравнения брались экстракты слизистой кишечника от накормленных подсолнечным жмыхом и у голодных рыб (сеголеток зеркального карпа). Оказалось, что экстракт слизистой кишечника ненормальных рыб богаче углеводным ферментом в 1,5 раза, а белковым — в 1,3 раза. Автор предполагает, что при отсутствии пищеварения происходит накопление ферментов в клетках, чем и объясняется их повышенная активность. Марголин отмечает, что этот

факт согласуется с данными Савича (1921), который показал обеднение ферментами кишечного сока собаки по мере его отделения.

8. Скорость переваривания пищи и ее усвоение в пищеварительном тракте рыб

По этому вопросу можно указать только на отрывочные сведения, имеющиеся в литературе.

Кнауте (Knauth, 1897в, 1898, 1901а) занимался изучением перевариваемости отдельных кормов пищеварительными соками рыб (желудка, гепатопанкреаса). Результаты ряда его опытов сводятся к тому, что у рыб углеводы перевариваются на 76—92%, жиры на 84—96%, и сырой протеин до 92%. Была показана также зависимость интенсивности переваривания от качества пищи и, в случае искусственных кормов, от характера их приготовления.

Кнауте отмечает связь переваривания кормов от интенсивности питания; так, например, на 100 г люпина у карпа при умеренном питании переваривается белка 35,2 г, жира 5,4 г, углеводов 16,8 г; при сильном питании соответственно: 22,1, 3,6 и 10,4 г, а при очень сильном питании—18,9, 3,4 и 8,8 г. Таким образом, по мере увеличения интенсивности питания уменьшается степень переваривания.

Далее Кнауте (1907) нашел, что у карповых в отдельных участках кишечника переваривание пищи протекает по разному. Оно постепенно уменьшается, начиная от передней кишки (включая печеночно-поджелудочный сок) и кончая задней. В среднем во всех отделах пищеварительного тракта в 1 грамме кровяной муки из 922 мг азотистых веществ переваривается 588 мг; в рыбной и рисовой муке—из 432 мг азотистых веществ и 394 мг безазотистых веществ—соответственно переваривается 273 мг и 311 мг; в маисе из 106 мг и 680 мг—49 мг и 491 мг.

Ван-Слайк и Уайт (Van Slyke and White, 1911) (цит. по Фовку, 1927) изучали степень переваривания мяса у акул через определенный промежуток времени. Рыбы кормились определенным количеством мяса и убивались через 6, 12, 24, 48 и 72 часа. После этого часть кишечного тракта отделялась лигатурой и содержимое его центрифугировалось. Химические анализы показали, что в кишечнике содержится мочевины, которая не является продуктом пищеварения, а поступает вместе с щелочью. Через 6 часов в желудке находилось много разжиженного вещества, в котором было найдено 75% азота. Авторы предполагают, что остальные 25% уже успели всосаться в желудке. К концу 12-го часа переваренный и непереваренный белок обильно переходит в кишечник, в котором обнаружено до 45% общего азота. За 24 часа азота исчезает до 70%. В желудке от 65 до 85% азота находится в растворенном состоянии; пептоны—в стадии ди- и трипептидов. Дальше этого расщепление в желудке не идет. Через 4 дня весь азот в желудочно-кишечном тракте исчезает. Авторы предполагают, что пищеварение у акул в сравнении с млекопитающими (собакой) протекает в 8 раз медленней, видимо, из-за низкой температуры (20°). Других различий в пищеварении они не видят.

Вольгемут (Wohlgemuth, 1916) изучал скорость прохождения и переваривания пищи в зависимости от ее характера. Под опытом на-

ходились форели. В качестве корма употреблялись: дафнии, личинки мух, рыбное мясо, креветки, селезенка, печень. Результаты исследования показали наличие зависимости от рода пищи, скорости ее прохождения и переваривания. Например, наибольшая скорость была при питании рыб *Cladocera* (3,5—4,5 часов), наименьшая—при питании печенью (7—8 час.).

Шейринг (Scheuring, 1928) указывает на два основных фактора, изменяющих скорость прохождения пищи по желудочно-кишечному тракту рыб (исследования проводились на вьюне): температуру и степень наполнения кишечника. Так, например, при температуре от 20 до 21° пища в количестве 0,1251 г переваривается за 10 часов; 0,1546 г—за 11 час. Или, например, 0,1483 г пищевого вещества переваривалось за 11 час. 30 мин., а 0,0642 г за 8 час. 15 мин. Эти данные были получены посредством просушивания и взвешивания собранного кала со дна аквариума. Правда, приведенным только что данным Шейринг не придает большого значения, поскольку они носят предварительный характер и не являются вполне показательными, но все же он склонен благодаря им признать наличие неодинакового времени переваривания различных количеств пищи при одинаковых температурах.

Шольц (Scholz, 1932) указывает на зависимость скорости переваривания пищи от величины наполнения желудка. При наполнении до 24% у щуки пищеварение длится 6½ суток и переваривается пища до 66%.

Карзинкин (1932, 1935) посвятил целый ряд исследований вопросу о скорости продвижения пищи через пищеварительный тракт у рыб при различных условиях. Для этой цели им использовались плотва (*Rutilus rutilus*) различного возраста (мальки, одно-, двух- и трехлетки), сеголетки зеркального карпа, верховка, окунь, карась, лещ, глофагус (аквариумная рыба). Опыты проводились в аквариумах при систематическом контроле за температурой и содержанием кислорода в воде. В качестве пищевого материала использовались мелкие хирономиды (*Chironomus thummi*, *Ch. plumosus*, *Endochironomus* и *Tanypus*). Скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту определялась при помощи учета времени кормления и времени выхода каловых масс.

Карзинкин устанавливает зависимость скорости прохождения пищи от количества съеденного корма и интенсивности питания. Он указывает, что для установления этой зависимости нужно учитывать выход не только первой, но и последующей порции пищи. Для этой цели им в качестве корма выбирались трудноперевариваемые и хорошо различаемые друг от друга как в качественном отношении (*Endochironomus* и *Tanypus*), так и по величине (целые или половинки *Chironomus plumosus*) объекты питания. Качественные и количественные различия вышедших каловых масс определялись под микроскопом. Для мальков плотвы величина отдельной пищевой порции колебалась от 2 до 4 мм и кормление проводилось в интервалах от одной до нескольких минут; трехлетки кормились *Ch. plumosus* величиной от 0,04 до 0,006 г, с интервалом в одну минуту. Порции пищи в кишечнике не перемешивались и передвигались в той же последовательности, в какой скармливались рыбе. Опыты показали, что последующие порции всегда

находятся в кишечнике дольше. Например, у мальков при промежутке времени в 17 мин. от кормления первой до последней порции пищи (за это время дано 4 порции) первая вышла через 1 час. 7 мин., а последняя—через 4 часа 48 мин. Трехлетке плотвы за 10 мин. было скормлено шесть порций. Первая вышла через 13 час. 29 мин., а последняя—через 15 час. 05 мин. и т. д.

В опытах на карповых были получены такие же результаты: первый *Chironomus* проходит через кишечник быстрее последующих. При малом количестве корма последний *Chironomus* дает замедление по сравнению с предыдущим. Последующее питание усиливает перистальтику. При увеличении количества поступающих порций ускоряется выход первой порции. При кормлении плотвы двумя порциями, первая пребывала в кишечнике 17 час., при кормлении тремя порциями—14 час. 20 мин., а при 125—9 час. 50 мин. Если кормить рыб одной порцией, но различной величины, то с увеличением порции, как будто, отмечает Карзинкин, увеличивается время пребывания пищи в кишечнике. При уменьшении времени в интервалах между питанием у плотвы и карпов в выходе последующих порций наблюдались задержки. Последующие порции выходят все медленнее. По мере насыщения появляются более длительные перерывы в питании. В связи с этим последующие порции начинают себя вести, как первые, т. е. ускоряют выход, и тем больше, чем длиннее интервал. Такая же картина наблюдается и при искусственных задержках в питании без наступления естественного насыщения.

При кормлении зеркальных карпов крупными *Ch. plumosus* (в среднем 28,4 мг каждая) и мелкими (*Ch. thummi*) в случае насыщения их продолжительность прохождения первых была на 25% меньше, чем вторых. По мнению Карзинкина, здесь причина лежит в качественно-количественном отличии корма. Насыщение крупным мотылем идет быстрее, чем мелким, а отсюда различная степень наполнения кишечника пищей.

Карзинкин, ссылаясь на неопубликованную работу Яблонской, пишет, что у карпов крупные *Ch. plumosus* и небольшие *Ch. thummi*, при их равенстве в сыром весе (0,5 г), дают неодинаковый результат. Скорость прохождения всей массы *Ch. thummi* больше.

На сеголетках зеркального карпа (весом 3,62 г и длиной 5 см) при кормлении мелким мотылем (*Ch. thummi*), содержащим воды до 83%, белка от 52 до 59%, неорганических веществ (зольность) от 5 до 12%, была обнаружена зависимость скорости прохождения пищи от степени насыщения. В данном случае насыщение определялось отказом рыб от еды при наличии корма в аквариуме. Насыщение у различных рыб было неодинаково и колебалось в пределах от 8 до 55 съеденных экземпляров *Chironomus*. Перерывы в еде равнялись 20—30 мин. При недостаточном наполнении кишечника, в случае образования искусственных перерывов в еде, скорость прохождения увеличивается пропорционально количеству съеденной пищи (время уменьшается в 3 раза). Например, при скудном корме (10 экз. *Ch. thummi*) средняя скорость прохождения пищи равняется 30 час. 14 мин., при обильном корме (33,16 ед. корма) средняя скорость равняется 9 час. 59 мин.

Карзинкин обращает внимание на имеющее место различие между скоростью прохождения корма у голодной и сытой рыбы. В первом

случае пища долго задерживается (и даже лучше усваивается), во втором случае проходит скорее. Если рыба потребляет малое количество корма, вследствие насыщения, то это малое количество не проходит медленнее, чем ранее съеденный корм.

На скорость прохождения пищи существенное влияние оказывает ее качество. Так, например, у мальков плотвы определенное количество *Ceriodaphnia* проходит кишечник за 3 часа 20 мин., а такое же количество *Chironomidae* (*Tanytus*)—за 4 часа 53 мин. и т. д. У одно-двухлеток дождевые черви проходят за 9 час. 45 мин., а гусеницы капустницы за 5 час. 06 мин.

Исследования Карзинкина также устанавливают определенную зависимость скорости прохождения пищи у рыб от возраста. При питании одним кормом (*Chironomidae*) у плотвы различных возрастов получилась обратная зависимость, т. е. чем больше возраст рыбы, тем медленнее продвижение как первой, так и последующих порций пищи. Например, у июльских мальков при длине тела 1,3—1,4 см продолжительность пребывания первой порции в среднем равняется 2 час. 23 мин., а последующей—4 час. 44 мин., у августовских мальков (длина тела 1,9—2,1 см) соответственно—4 час. 42 мин. и 8 час. 0,4 мин. У взрослых (трехлеток), при длине тела 7—10 см, корм находился в кишечнике от 7 час. 54 мин. до 13 час. 28 мин.

Кроме описанных выше результатов, касающихся скорости прохождения пищи у безжелудочных рыб, Карзинкин изучал этот вопрос на рыбах, имеющих желудок и, в частности, у щуки. Он отмечает, что изучение желудочных рыб в этом направлении встречает большие затруднения, так как порции пищи перемешиваются в желудке. Учитывая время появления каловых масс и высчитывая среднее время пребывания в пищеварительном тракте отдельных порций пищи, Карзинкин приходит к выводу об отсутствии закономерной связи между средней продолжительностью прохождения пищи и возрастом, а также и длиной рыбы. При одном возрасте и длине щуки разные корма продвигаются с неодинаковой скоростью по желудочно-кишечному тракту. Наиболее быстро проходят *Ceriodaphnia*, медленнее всего—*Sida*.

Карзинкин также изучал степень усвояемости пищи плотвой (1—3-летками) при кормлении обильным и скудным кормом. Пищевым материалом служили хируномиды и гусеницы белянки. Опыты ставились в условиях аквариума. Рыбам задавалось определенное количество корма, сухой вес которого, а также собранного со дна аквариума кала, определялся путем высушивания в термостате до постоянного веса. Каловая масса дополнительно исследовалась под микроскопом для подсчета содержащихся в ней остатков организмов. В опытах с аквариумной рыбкой *Geophagus* в экскрементах определялся жир по окраске суданом. За величину скудного корма принималось в среднем 3,6 штук *Chironomus* в день (сухой вес 1 экз. *Chironomus* равнялся 0,00175 г), за величину обильного корма—57,8 шт. *Chironomus*. Абсолютный вес скудного корма равнялся 0,06 г, а обильного—0,1 г.

В итоге получилось, что усвояемость сухого веса *Chironomus* при малом корме была около 88,68%, а при обильном—85,55%, т. е. меньше на 3,13%. Если же принять неусвояемость одного *Chironomus* при скудном корме за 100%, то разница неусвояемости при обильном

корме будет составлять 27%. При этом наблюдения показали, что более крупные *Chironomidae* усваиваются лучше, чем мелкие.

Общий итог проделанной работы указывает на более слабое усвоение обильного корма.

Далее Карзинкин (1935) останавливается на изучении усвояемости различных кормов мальками щуки. Они, как известно, желудочные рыбы, сначала „мирные“, а затем хищные. Под наблюдением находились молодь в возрасте от 9 до 122 дней с момента начала активного питания (спустя 10 дней после выхода из икринок). Во время опыта в аквариумах температура поддерживалась 19—20°. Мальки получали корм по возможности до полного насыщения, т. е. до появления длительного перерыва в еде, иногда, для мелких мальков, до трехкратного насыщения — в целях накопления большого количества каловых масс. Взрослым малькам давалась определенная норма, так как у них обычно не наступало полного насыщения. Усвоение пищи учитывалось общим весовым методом и сразу для нескольких подопытных рыб вместе.

Для различных возрастов мальков (от 9 до 40 дней) при кормлении однородной пищей (*Cyclops*) процент усвояемости повышается с возрастом; так, у 9-дневных она равняется 59,7%, а у 40-дневных — 94,6%. По мнению Карзинкина, это происходит потому, что у старших возрастов (40-дневных) не наступает полного насыщения и они находятся в состоянии некоторого голодания, а в этом случае, как следует из прежних наблюдений, пища усваивается лучше. У 36-дневных мальков насыщение наступает с трудом (очень кратковременные перерывы в еде), в силу чего у них усвояемость несколько ниже и равняется 89,7%. Лучшая усвояемость у крупных мальков объясняется еще изменением ферментативной деятельности в пищеварительном тракте. У мальков до 47 дней их жизни не происходит декальцинации в желудке рыбных костей, а у 122-дневных щук кости перевариваются полностью.

В опытах по изучению усвояемости разнообразных кормов мальками щуки установлены некоторые различия, но не в больших пределах. Таким образом, у мальков в возрасте от 17 дней усвояемость пищи довольно высокая и колеблется, за малым исключением, в пределах от 82 до 92%.

Одновременно Карзинкин изучал усвояемость различных кормов мальками щук одного возраста. В качестве пищевого материала использовались 10 различных представителей, куда входили водные беспозвоночные и мальки некоторых рыб. Оказалось, что последние по усвояемости были значительно выше ракообразных (89—92%). Наиболее низкая усвояемость наблюдается при кормлении *Daphnia pulex* (57%). На основании определения процента усвояемости различных кормов Карзинкин предложил таблицу эквивалента кормовых масс.

Манн (Mann, 1935) исследовал целый ряд вопросов, связанных с перевариванием и усвоением пищи у рыб. Под опытом находились плотва, карась, линь, окунь, радужная форель и колюшка. Объектом питания служили многие беспозвоночные животные. Опыты проводились при температуре 12—14°C. Переваривание определялось путем

вскрытия рыб с последующим морфологическим и химическим анализом содержимого пищеварительного тракта. Усвоение азотистых веществ учитывалось на основании определения азота в корме и каловых массах. Уменьшение азота каловых масс в воде за 60 часов не превышает 2%. Результаты исследования показали, что наибольший процент использованных веществ дает насекомое *Siphylurus* (91,55%) и на последнем месте стоит мясо моллюска *Planorbis* (76%). Лучшее корм усваивается форелью и окунем, хуже всего лием. Различный корм пребывает в кишечнике разное время; дольше всего — *Anabolia* и *Siphylurus* (80 час.) и меньше всего *Daphnia* (30 час.). Расщепление азотистых веществ у желудочных рыб совершается постепенно в течение всего времени пищеварения, у безжелудочных же рыб вначале пищеварение идет более интенсивно.

Мальтцан (1935), изучая питание и пищеварение карпов, приходит к выводу, что существенной разницы во времени прохождения различных кормов по кишечнику нет. Также почти не влияет на время пребывания пищи в кишечнике возраст рыбы.

Карпевич и Бокова (1936, 1937) изучали скорость переваривания пищи у различных морских рыб (бычка, трески, сайды и камбалы) в условиях аквариума. Морфологические исследования изменений рыбной пищи в желудке рыб с хорошо выраженным желудком (треска, бычок и сайда) показали ее постепенное разрушение и полный переход в кишечник в среднем за 6 суток. Процент потери в весе пищевого комка оказался зависящим от его величины. При прочих равных условиях переваривание идет скорее с меньшим наполнением желудка. При этом весовое количество разрушенной пищи бывает почти одинаково, а процент переваривания резко отличается. Из этого вытекает не только зависимость переваривания от величины пищевого комка, но и то, что у одинаковых рыб при прочих равных условиях переваривается приблизительно одинаковое количество пищи.

Карпевич и Бокова на основании своих наблюдений приходят к выводу, что интенсивность переваривания у исследуемых рыб делится на две фазы: первая фаза — „эффективное переваривание“, когда переваривается легко разрушаемая часть пищи (покровы и мышцы пищевой рыбы) и вторая фаза — „остаточное переваривание“, когда разрушаются трудно перевариваемые части пищи (кости, хрусталики, отолиты). У бычков, сайды и трески при рыбном питании в первую фазу разрушается до 80% всей массы пищи. Это происходит примерно в течение 3-х суток (у бычка за 1-е сутки 26,4%, 2-е сутки 27,4%, за 3 суток 16,1%). Вторая фаза длится 2 — 3 суток.

При питании гаммарусами эффективное переваривание длится 2 суток, остаточное — 1 сутки (за 1-е сутки уходит пищи из желудка примерно 23%, за 2-е сутки — 93%).

У рыб со слабо выраженным желудком (камбала) при питании гаммарусами эффективное переваривание осуществляется в течение первых суток при потере в весе пищи свыше 80%, остаточное переваривание продолжается остальные 1,5 суток.

Полученные результаты показывают, что пищеварение протекает по-разному у рыб с хорошо и слабо выраженными желудками. У первых пища в желудке задерживается значительно дольше, благодаря чему

основной процесс пищеварения в нем и завершается, у вторых же в желудке пища находится недолго и переваривается там только частично.

Резко бросается в глаза различный характер пищеварения в зависимости от рода пищи. Рыбная пища переваривается дольше и вызывает образование большого количества свободного и резко кислого сока, гаммарусная пища переваривается быстрее и при отсутствии свободного сока с менее кислой реакцией. По сравнению с гаммарусами быстрее перевариваются моллюски.

Карпевич и Бокова предполагают, что упитанность пищевого объекта оказывает влияние на темпы переваривания. Взрослая сельдь, как наиболее жирный пищевой объект, оказывает тормозящее действие на первую фазу пищеварения. Тощие пищевые объекты, наоборот, удлиняют вторую фазу, так как имеют больший процент трудно перевариваемого остатка.

Заметным образом сказывается на пищеварении и возраст подопытных рыб. У молодых или более мелких рыб переваривание идет быстрее. Указанную зависимость авторы склонны объяснять главным образом поступлением в желудок меньшего пищевого комка и наличием большей площади соприкосновения слизистой желудка с пищей. Величина воспринимаемого пищевого комка увеличивается с возрастом, чем и объясняется более замедленное пищеварение у взрослых рыб по сравнению с молодью.

Наличие значительного колебания процента переваривания пищи, особенно во вторые и третьи сутки (например, у бычка от 38 до 70%), авторы склонны также объяснять главным образом зависимостью степени переваривания от величины пищевого комка.

Бокова (1938) исследовала скорость переваривания пищи у взрослой воблы (15—19 см длины тела). В данном случае под скоростью переваривания понималось количество времени, необходимое для эвакуации кишечника. Опыты ставились в аквариумах. Момент окончательной эвакуации пищи из кишечного тракта определялся по выходу экскрементов. Наблюдения показали, что на скорость переваривания существенное влияние оказывала температура среды: чем выше последняя, тем быстрее пища покидала кишечник (при 2—5° за 30 часов, а при 26° - за 8 часов).

Кроме этого Бокова изучала скорость переваривания при различной степени наполнения кишечника пищей: при максимальном одновременном потреблении пищи (8—10% к весу тела), среднем (2—5%) и минимальном (0,7%). Результаты исследований не дали существенных различий в скорости переваривания в зависимости от количества принятой пищи. Бокова указывает, что ее данные совпадают с выводами Манна и Шейринга, но находятся в противоречии с результатами исследований Карзинкина, по которому при малом количестве корма у зеркального карпа пища задерживается в кишечнике значительно большее время, чем при обильном корме. Указанные расхождения Бокова объясняет состоянием продолжительного голодания и малым наполнением пищей кишечника зеркального карпа, так как даваемый корм в опытах Карзинкина был незначительным, особенно если учитывать способность этой рыбы к частому жору. Бокова считает, что продолжительное голодание и малое напол-

нение кишечника пищей у безжелудочных рыб задерживает выход кала (на что указывает и Манн).

По данным Боковой, качество пищи оказывает влияние на скорость эвакуации кишечника. Мизиды задерживаются дольше, чем дрейссены. Эти различия автором объясняются химическим составом и калорийностью объектов питания.

Бокова на основании своих исследований над воблой показала, что повторный прием пищи совпадает с передвижением первых порций пищи во вторую половину кишечника. Первая порция кала выходит через 2 часа. Поэтому через 4 часа после начала кормления вобла должна взять вторую порцию (при 26° пища покидает кишечник за 8 час.), которая несколько ускоряет выход каловых масс. По мнению Боковой, рыба будет брать повторную пищу при любой температуре по прошествии половины времени, необходимого для эвакуации. На основании последнего можно определять число потреблений пищи рыбой в сутки.

Бокова (1940) исследовала далее использование пищи воблой. Для этой цели делался анализ пищи: определялось содержание воды, азота, жира и золь в крабах, дрейссенах, мизидях и гаммарусах. Оказалось, что пищевое значение первых несравнимо ниже, чем последних двух. Использование пищи воблой учитывалось по разнице между съеденным кормом и калом. Выщелачивание кала в воде принимается равным 1—2% за 60 часов (по Манну).

Основные результаты исследований Боковой могут быть сформулированы в следующем виде:

1. Использование воблой пищи зависит от химического состава последней. Дрейссены, в состав которых входит 87,27% золь, 9,87% белка и 0,68% жира, усваиваются в среднем на 28,3%. [При этом результаты опытов по общему усвоению, скорости переваривания (количество времени, необходимое для эвакуации кишечника) и суточному потреблению (по разнице в весе скорлупенного корма и кала) получились близкие]. Гаммариды, содержащие 33,2% золь, 75,81% белка и 9,77% жира, усваиваются в среднем на 72,7%. Мизиды, содержащие 21,47% золь, 58,7% белка, 8,12% жира, усваиваются на 83,8% (процент усвоения азота ракообразных значительно выше процента усвоения по весу).

2. Процент усвоения азота для исследуемой пищи является наибольшим по сравнению с общим усвоением и равен для дрейссен 83,5%, для гаммарид 91,9 и для мизид 25,7%. У воблы процент общего усвоения дрейссен значительно увеличивается с повышением температуры воды, а также он выше в весеннее время. Неполное кишечника почти не влияло на степень усвояемости. Так, например, при наполнении кишечника до 1% относительно к весу тела средний процент усвоения по сухому весу равняется 32,0, при наполнении кишечника от 1 до 5% усваивалось 31,65% пищи, а при наполнении кишечника от 5 до 9% — пища усваивалась на 36,43%. Такие результаты получались при условии отсутствия у рыбы до опыта длительного голодания.

В опытах с разнообразной пищей было замечено, что процент усвоения повышается по мере уменьшения удельного веса балласта в

виде раковин и хитина. Так, лучше усваиваются мизиды, как обладатели более нежного покрова.

Карпевич (1941) в экспериментальной работе на рыбах Черного моря (ерш, султанка и глосса) отмечает наличие зависимости скорости переваривания от количества и качества пищи. Все подопытные рыбы имеют желудок, который у глоссы, в отличие от ерша и султанки, выражен слабее. Длина тела рыб колебалась от 11 до 15 см. Температура воды в аквариумах держалась около 22—24°. Скорость переваривания учитывалась по выходу экскрементов.

Полученные данные на ершах отчетливо показывают, что скорость переваривания тем меньше, чем больше пищи в желудке или его процент наполнения (отношение веса пищи к весу тела рыбы). При среднем наполнении (5—6%) желудок освобождается за 50 часов, кишечник за 60—68 часов. Карпевич находит, что ее данные не противостоят указаниям Карзинкина и Манна, отметившим обратную зависимость скорости переваривания от количества потребляемого корма, так как они изучали скорость продвижения пищи по кишечнику у безжелудочных рыб. Карпевич считает, что последние могут потреблять корма больше, чем в состоянии переварить и усвоить в единицу времени. В то же время у желудочных рыб количество пищи строго ограничивается объемом желудка и активностью пепсина.

Повторный прием пищи у ерша начинался через 10—12 часов. Эффективная фаза желудочного переваривания у него заканчивалась через 24—25 часов.

Опыты на султанке показали, несмотря на хорошо выраженный у нее желудок, сходство пищеварения с рыбами, имеющими слабо выраженный желудок. Она берет часто, но немного пищи, и через 1 час после еды уже 43% ее перебрасывается в кишечник в почти неизменном виде. Полное освобождение кишечника от гаммарусной пищи наступает через 9—12 часов.

У глоссы, имеющей слабо выраженный желудок, характер пищеварения напоминает султанку. У ней отмечена значительная зависимость процента наполнения желудка и скорости переваривания от характера пищи.

Карпевич путем сравнения веса сухих порций пищи и каловых масс приходит к выводу, что эффект переваривания и усвоения не одинаков для различных пищевых веществ. При этом существует совпадение степени усвоения со скоростью переваривания.

Итоги исследования всех подопытных рыб указывают на то, что один пищевой комок переваривается во столько раз быстрее другого, во сколько раз первый меньше второго. Кроме того, сравнительные данные показывают, что отношение величины пищевых комков одинакового качества, но различных по весу, и отношение скоростей их переваривания—почти совпадают (отношение веса пищи у глоссы, состоящей из гаммарусов, к весу той же пищи у султанки равно 3,2, отношение же их скоростей переваривания равно 3,0). В связи с этим Карпевич считает, что единица поверхности слизистой оболочки кишечника рыб в единицу времени выделяет в среднем какое-то определенное количество ферментных единиц. Общее количество переваренного материала определяется величиной поверхности слизистой обо-

лочки желудка и кишечника рыб. Неодинаковое переваривание различных пищевых объектов автор объясняет различием их калорийности. Богатство жира и белка удлиняет срок переваривания. Автор приводит сравнительные данные между скоростью переваривания черноморских рыб со сходными рыбами Баренцова моря. У последних срок пищеварения оказывается увеличенным в два и более раза. Это различие, видимо, связано с неодинаковой температурой среды обитания рыб. Карпевич делает ряд выводов без особого обоснования, как, например, в отношении причин неодинакового усвоения различного качества пищи.

Марголин (1940), отмечая факт значительной гибели в зимовальных прудах более мелкого по весу посадочного рыбного материала, поставил задачу выяснить при низкой температуре (2°C) активность пищеварительных ферментов у разных групп зеркального карпа, отличающихся друг от друга величиной тела. Под наблюдением были сеголетки карпа весом от 20 до 30 г (I группа), от 15 до 20 г (II группа) и от 10 до 15 г (III группа).

Итоги исследования не дали ясной зависимости активности ферментов от веса сеголеток. Переваривающая сила кишечника у особей II группы была несколько больше, чем у I, но ферменты гепатопанкреаса не показали таких различий. Те же отношения характерны и для III группы.

Экспериментальные исследования по всасыванию пищи в желудочно-кишечном тракте рыб весьма скудны, хотя Вундш (1937) находит, что всасывание у них существенно не отличается от высших позвоночных животных; различия имеются лишь морфологического характера в сети капилляров и лимфатических сосудов, обусловленные отсутствием ворсинок и наличием различных складок и углублений в слизистой оболочке.

Однако следует указать на детальные исследования Хервердена (1908), который, обнаружив капельки жира в субмукозе, между мускулатурой и особенно в лимфатических железах желудка селажий, а также и у костистых рыб после кормления их жиром или эмульсией желтка, пришел к выводу, что у селажий резорбционная способность слизистой желудка лучше развита, чем у других позвоночных. Он объясняет это наличием у селажий сравнительно короткой спиральной кишки и сильно развитого желудка, в котором пища задерживается продолжительное время.

Наконец, Карзинкин (1932) изучал место всасывания белка в кишечнике верховки, плотвы (1—2-летки) и мальков карася. Для этой цели рыбы помещались в аквариум, в воде которого растворялась краска цианоль. Последняя, как указывает Карзинкин, по данным Кедровского всасывается одновременно с белком. В качестве корма употреблялся вареный белок куриного яйца, окрашенный цианолем. Определение места всасывания производилось после вскрытия кишечника и промывания его. Микроскопические наблюдения обнаруживали в местах всасывания зеленовато-синеватую окраску, а микроскопическая картина показала наличие мелких зернышек краски в вакуолях клеток слизистой оболочки. В местах наибольшего всасывания окраска принимала зеленый цвет. Согласно проведенным наблюдениям

Карзинкин приходит к выводу, что местом наибольшего всасывания белка является последнее колено кишки, отступя на 5 мм от заднепроходного отверстия. При длине кишечника в 40—70 мм участок эффективного всасывания равняется 5—13 мм. Вверх от этого места интенсивность окрашивания уменьшалась. Резкой границы между всасывающей и невсасывающей поверхностью нет. Пищевод и передняя часть кишки не окрашиваются, так же как и участок перед анусом. Карзинкин считает, что наиболее энергичное всасывание у некоторых рыб происходит на $\frac{1}{7}$ — $\frac{1}{6}$ части всей длины пищеварительного тракта.

Что касается характера моторной функции желудочно-кишечного тракта и ее регуляции, то, по мнению Пучкова (1941), у рыб она совершается так же, как и у теплокровных животных. Ссылаясь на Мальцана (1935), он отмечает наличие в кишечнике карпа маятниковобразных и перистальтических движений. Вегетативные яды и различные химические вещества (адреналин, хлористый барий и др.) оказывают на кишечник рыб действие, аналогичное действию на кишечник высших позвоночных.

По данным Атиаса (Athias, 1920), изолированная полоска кишечника гнусов в питательном растворе совершает периодические сокращения в течение нескольких дней.

Бабкин и Фридман (1934) показали, что у хрящевых рыб раздражение вагуса усиливает движение желудка, а раздражение симпатического нерва или сильное раздражение вагуса приводит к сокращению привратника.

В лаборатории Коштоянца (при участии автора настоящей работы, 1934) было показано, что тонкая кишка рыб (карась) на всем своем протяжении дает положительную реакцию на пилокарпин. У лягушки действие пилокарпина сужено в пределах пищевода и желудка. Опыты ставились на изолированной кишке по методу Магнуса.

На пищеварение в целом и, в частности, на переваривание, продвижение, усвояемость и всасывание пищи у рыб не могут не оказывать влияния различные внешние и внутренние факторы, в том числе температура среды, режим кислорода в воде, сезонные изменения, прием пищи, величина рыбы, ее возраст и т. д. О значении некоторых из них в той или иной степени уже упоминалось. Что касается температуры, то ее роль особенно подробно изучалась многими исследователями, почему рассмотрению литературы по этому вопросу мы отводим специальный отдел в настоящей работе.

В отношении большинства других факторов, если не считать общих указаний, имеется лишь весьма ограниченное число прямых исследований.

Так, Карзинкин (1935) изучал влияние недостатка кислорода на скорость прохождения пищи по кишечнику сеголеток зеркального карпа. Подопытные рыбы помещались в аквариум, в котором вода имела явный дефицит кислорода. В силу этого рыбы плавали у поверхности воды и все время заглатывали воздух. Для того, чтобы карпы в этих условиях питались, их предварительно заставляли голодать. Наблюдения показали, что у таких рыб выход первых порций кало-

вых масс происходил чрезвычайно быстро—в два раза быстрее, чем в свежей воде. Карзинкин отмечает, что его исследования в этом направлении не претендуют на точность, так как количественных определений кислорода и рН воды не производилось.

Карпевич и Бокова (1936) в работе по изучению темпа переваривания у морских рыб указывают, что при наличии 80% кислорода в воде не наблюдалось каких-либо отклонений от нормы поведения рыб. При 40—45% кислорода подопытные рыбы (треска, сайда, бычки) начинали впадать в анабиотическое состояние и при дальнейшем понижении кислорода погибали. Влияние недостатка кислорода на пищеварение проверялось на бычках. Последние предварительно (двое суток) содержались в нормальных условиях, а затем переносились в условия недостатка кислорода. После чего они погибли на четвертые сутки. Вскрытие показывало резкую задержку пищеварения на стадии первых двух суток.

Марголин (1940) исследовал изменчивость активности пищеварительных ферментов (амилазу и трипсин) у сеголеток зеркального карпа в зависимости от сезона. Ферменты экстрагировались глицерином из слизистой кишечника и сила их определялась по Гроссу и Вольгемуту. Автор предполагал, что продолжительное пребывание рыб в зимовальных прудах без питания должно каким-то образом сказаться на их пищеварительной функции. Экстракт слизистой кишечника как предварительно накормленных, так и голодных сеголеток (от 10 до 30 г весом), испытывался на ферментативную активность при 22 и 2°C. Итоги исследования ясно показали нарастание активности ферментов к концу зимы и началу весны (февраль, апрель).

9. Влияние температуры на пищеварение рыб

Экспериментальных работ, посвященных изучению влияния температуры на интенсивность приема пищи, немного. К ним относятся исследования Хосзеева (Hathaway, 1927) на американских пресноводных рыбах: *Eupomatus gibbosus*, *Lepomis incisor* и большеротом черном окуне (*Micropterus salmoides*). Подопытные рыбы содержались в аквариумах с определенной температурой. В качестве пищевого материала применялись земляные черви. Рыбы получали определенное количество по весу червей, остатки которых на следующий день собирались со дна аквариума, просушивались на фильтровальной бумаге и взвешивались. Затем давалась новая порция пищи и т. д. Рыбы взвешивались до начала опыта и один раз в неделю в последующее время. Вода в аквариумах подвергалась аэрации путем непрерывного потока воздушных пузырьков и сменялась два раза в неделю. Многие рыбы первые одну-две недели находились при температуре 20°C, а затем три-четыре недели при 10°C. Они, как правило, вновь помещались в аквариум с температурой 20° на одну-две недели. В других случаях испытания начинались при 10°.

Количество съеденной пищи у подопытных рыб в разные дни недели значительно колебалось, в силу чего размер съеденной пищи на каждый день вычислялся в процентах по отношению к весу тела из величины пищи, потребленной за неделю. Так, например, мелкие экзем-

пляр *Eupomatus gibbosus*, весом от 13,5 до 14,5 г, съедали при 20° от 5,9 до 6,6, а крупные рыбы, весом от 68 до 86,5 г,—от 1,4 до 2,1 количества пищи за день в процентном отношении к весу тела. При переводе рыб в аквариум с температурой воды 10° в первую неделю потребление пищи уменьшилось до $\frac{1}{3}$. Последующие четыре недели пребывания рыб при 10° давало за день съеденной пищи 27% того количества, которое было при 20°.

После возвращения рыб в воду с температурой 20° происходило немедленное усиление питания и в первую неделю оно удваивалось, достигая почти исходной величины. В течение следующей недели потребление пищи стало больше, чем было в начале опыта при 20°. Если опыты начинались с 10°, то соответственно уменьшалась интенсивность питания, которая увеличивалась при повышении температуры до 20°. В случае длительного пребывания рыб при температуре 10° (в течение нескольких недель) наблюдалось постепенное падение интенсивности питания. Во время опытов с указанными температурами рыбы чувствовали себя хорошо и, как правило, не теряли в весе. Были отдельные факты, когда рыбы при 10° несколько уменьшались в весе вследствие плохой интенсивности питания. Имело место и повышение веса—в случае увеличения потребления пищи, которое наблюдалось при 20°.

Из работы Хосзеева вытекает и то, что мелкие рыбы потребляют больше пищи по отношению к весу тела, чем крупные. Он также считает, что нет ничего удивительного в утроенном и учетверенном потреблении пищи рыбой при изменении температуры их тела на 10°, если при этом происходят изменения в общей активности животного.

Шейринг (1928) провел над вьюном наблюдения за количеством потребляемой при разных температурах пищи. Рыбы одинаковой величины содержались в аквариумах при определенных температурах воды и кормились в течение одной недели рачками. Результаты получились следующие: при температуре 22—23° рыбой в среднем съедалось 10,900 г, при 15—16° 11,935 г и при 8—9° 11,616 г. На основании этих данных Шейринг считает, что при средних температурах (15—16°) пища рыбами воспринимается лучше и эта температура является, следовательно, оптимальной.

Бокова (1938) показала, что при повышении температуры воды аквариума суточное потребление пищи у воблы увеличивается. При температуре воды 1—5° оно равняется 0,49%, при 5—10° 3,5%, при 10—15° 7,8% и при 15—20° 12,67% к весу рыбы.

Что касается влияния температуры среды обитания на пищеварение рыб, то этому разделу было уделено гораздо больше внимания со стороны значительного числа исследователей.

Фик и Муризи (1874), изучая влияние температуры на ферменты теплокровных и холоднокровных животных, нашли у щуки и форели более активную их деятельность при низких температурах, чем при высоких.

Гоппе-Зейлер (1877) установил на экстракте слизистой желудка щуки оптимум переваривания фибрина при 20° С. В его опытах понижение температуры постепенно уменьшало активность фермента.

Лухау (1878), исследуя протеолитический энзим слизистой оболочки щуки, судака, лосося и окуня, нашел его более активным при 40°, чем при 15° С.

Крукенберг (1878, 1882) отрицает более энергичное действие ферментов при низкой температуре. Он изучал переваривающее действие глицеринового экстракта слизистой оболочки желудка щуки и акулы при низких (2—4°) и высоких (40°) температурах и наблюдал замедленное действие при первых.

Ришо (1878, 1878а) в своих опытах на селяхиях показал, что желудочный сок действует одинаково энергично как при 20°, так и 40° С. Высокие температуры повышают количество кислоты в желудочном соке.

Юнг (1889) считал, что протеазы желудка акул имеют оптимум действия при 40° С.

Кнауते (1897в, 1898) изучал оптимум активности диастатического фермента поджелудочной железы карпа и нашел его равным 23° С.

Бендуа (1899) показал, что трипсин пилорических отростков *Gadus merlangus* в щелочной среде действует на фибрин лучше при 40°, чем при обычной температуре, и что его активность остается еще и при 70°, исчезая полностью при 80°.

Крюгер (1904) оспаривал данные Кнауते (1897в) на том основании, что последний пользовался не поджелудочной железой, а гепатопанкреасом, в которой расщепление печеночного гликогена энзимом печени могло привести к ошибке. Кроме того, правильность методики Кнауते вызывала сомнение еще и потому, что для сравнения действия различных температур применялись нетождественные экстракты. По данным же Крюгера, у многих костистых рыб действие трипсина проявляется лучше при 28°, чем при 19°.

В другой работе Кнауте (1907) пришел к выводу, что при температуре от 0 до 5° С пищеварительные железы карповых не отделяют ферментов. При температурах от 6 до 8°С аппетит и пищеварительный процесс весьма понижены. Кнауте указывает, что оптимальной температурой для этого является 25°, хотя уже при незначительном повышении ее наступает у рыбы „тепловой столбняк“. В то же время оптимальной температурой для энзима типа трипсина карповых является 35—37° С.

Оя, Кавакави и Сузуки (1927) нашли для амилазы поджелудочной железы японского угря (*Anguilla japonica*) оптимум при 36—37° С (при оптимальной рН 6,5), для трипсина 40°С (при оптимальной рН 7—8).

Фонк (1927), исследуя оптимум рН действия очищенного экстракта поджелудочной железы *Acanthias* на фибрин, нашел его равным 8,2 как при 37°С, так и при 27°С. При этом наблюдалось некоторое различие в характере кривой действия фермента при разных рН. При 27° кривая опускалась как в кислую, так и в щелочную сторону менее круто, чем при 37°. Фонк считает, что разрушающее действие щелочей на фермент при низких температурах (27°) проявляется в меньшей степени, чем при высоких. Фонк изучал также оптимум рН действия амилазы поджелудочной железы карпа за 4½ часа при разных температурах (38°, 27°, 16°, 5° и 0°С). Во всех случаях оптимум рН оказался равным 6—6,5. При 0° в опытах Фонка переваривание имело место

(рН 6,6). На основании своих исследований Ф онк приходит к выводам следующего характера: при одинаковой рН продолжительности времени сила фермента тем больше, чем выше температура. При очень сильной кислотности (рН 4—5) температура в 38° дает меньший эффект, чем другие температуры (27 и 16,5°).

Шейринг (1928) поставил ряд опытов с влиянием температуры на скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту рыб, имея в виду выяснить степень следования этого процесса правилу Вант-Гоффа. В качестве объекта исследования был выбран вьюн (*Misgurnus fossilis*). Для освобождения кишечника от остатков пищи рыбы перед опытом в течение 3 дней не получали пищи, находясь в аквариуме при температуре воды 12—15°C. После этого рыбы помещались в аквариумы с испытуемой температурой. В качестве корма служили гаммарусы, дождевые черви и *Euchytraeidae*. Пища давалась в умеренном количестве—0,2% по отношению к весу тела. Рыбы, как правило, были весом 48—50 г. Учет скорости прохождения пищи проводился по времени от момента съедания рыбой корма до выхода из анального отверстия остатков пищи, укутанной в мешочек слизи. Первая серия опытов была доставлена в пределах температур от 7 до 20°C. Полученные результаты представлены в следующей таблице:

Температура воды в аквариуме	7°	8°	10°	14°	19°	20°
Время прохождения пищи (в часах)	36—46	35	25—35	20	8—12	7—10

Ряд опытов проведен с температурой от 20 до 21°, от 10,5 до 11,5° и при 7,5°C. Результаты показывают, что при температуре 20—21°C продолжительность времени, которое протекает между едой и выходом кала, равняется в среднем 10—11 час., при 10,5—11,5° 31 часу, при 7,5°—86 часам. На основании вышеприведенных данных Шейринг считает, что этот процесс бесспорно следует правилу Вант-Гоффа, так как при повышении температуры от 10 до 20°, от 10,5—11,5 до 20—21° и от 7 до 14°C происходит ускорение продвижения пищи в два—три раза. Шейринг указывает, что, таким образом, его опыты находятся в согласии с данными Крога и других исследователей, изучавших газообмен у холоднокровных животных, а также с исследованиями Хосзэвеля по питанию рыб. В то же время Шейринг отмечает, в соответствии с утверждением Крога (1916), что весь биологический процесс не может следовать правилу Вант-Гоффа, так как он в большей или меньшей мере связан с определенными оптимальными температурными границами, и при понижении или при повышении температуры за пределы оптимума жизненные процессы начинают протекать иначе.

Такую картину наблюдал Шейринг в опытах с высокими и низкими температурами. При 27—30°C рыбы чувствуют себя плохо и выбрасывают схваченную пищу. На этом основании Шейринг считает эти температуры высшими границам для жизни данного вида рыб. При 7—8°C наблюдались большие колебания в сроках прохождения пищи по кишечнику. Шейринг думает, что эти температуры близки к низ-

ким температурным границам. Наконец, на основании микроскопических исследований кала рыб, Шейринг установил, что при низких температурах пищеварение протекает не так полно, как при средних и высоких температурах. Так, при 7°C были обнаружены в испражнениях остатки мускулов дождевых червей.

Ганко (Hanko, 1929) указывает, что у форелей, водящихся в холодной воде, пищеварение прекращается при 18°C, у карпов, водящихся в теплой воде, подобное явление наступает при значительно более высокой температуре.

Карзинкин (1932), на основании полученных им данных по влиянию температуры воды на скорость прохождения пищи у рыб, пришел также к выводу о приложимости в этом случае правила Вант-Гоффа. Карзинкин пишет, что с изменением температуры на 10° скорость прохождения пищи меняется в среднем в 2 раза, что находится в согласии с исследованиями Хосзэвея и Шейринга. В опытах Карзинкина объектом исследования была плотва (двух- и трехлетки), пищевым материалом служили *Chironomus plumosus*, дождевые черви, гусеницы капустницы. Пища давалась в течение десяти минут отдельными порциями—через каждую минуту по 0,02 г. Учет скорости прохождения пищи по кишечному тракту определялся по времени выхода каловых масс как от первой, так и от последней съеденной порции. В опытах с двухлетней плотвы при определении скорости выхода пищи по первой порции получилось в среднем 19 ч. 55 м. при 10° и 8 ч. 20 м. при 20°. Разница равнялась 11 ч. 35 м. В другом случае при кормлении дождевыми червями при 18—20° время равнялось 9 ч. 45 м, а при кормлении гусеницами—6 часам при 19—22° или 5 час. 0,6 мин. при 23—25° и 10 часам 10 мин. при 17—19°.

Карзинкин исследовал также вопрос о зависимости от температуры выхода первой и последней порции съеденной пищи. Результаты получились следующие:

При t° 20—21°C	первая порция прошла кишечник за	8 ч. 0,6 мин
	вторая	за 12 ч. 33 мин.
		Разница 4 ч. 27 мин.
При t° 16—17°C	первая порция прошла кишечник за	13 ч. 00 мин
	вторая	за 17 ч. 56 мин
		Разница 4 ч. 56 мин.

Из приведенных данных вытекает, что при разных температурах промежутки времени между выходом первой и последней порции пищи не меняются, меняется только абсолютное время. Следовательно, под влиянием температуры продвижение первой и последней порции одинаково замедляется или ускоряется. Кроме того, из данных Карзинкина следует, что чем ниже температура, тем медленнее продвигается пища по кишечному тракту рыбы.

В другой своей работе Карзинкин (1935) изучал зависимость скорости прохождения пищи по кишечнику от температуры у сеголе-

ток карпа. Пищевым объектом служил *Chironomus plumosus*. Полученные данные представляются в следующем виде:

Температура воды	10°	10,4°	12,3°	15,7°	21°	21,5°
Средняя скорость прохождения пищи по кишечнику в {часах	19,17	19,42	13,14	9,24	8,44	8,10

На основании приведенных данных Карзинкин делает вывод, что при повышении температуры на 10° (с 10 до 21,5°) скорость меняется в два раза. Однако изменение температуры с 10 до 15,7° (увеличение на 5,7°) приводит к ускорению больше чем вдвое. Дальнейшее увеличение температуры дает ускорение только на 20%. Карзинкин, ссылаясь на свои прежние работы, а также на других авторов, указывает, что скорость пищеварительного процесса не подчиняется точно закону Вант-Гоффа, а лишь в известной степени следует ему.

Коштоянц и Коржуев (1934) изучили оптимум и теплоустойчивость фермента в глицериновом экстракте слизистой кишечника, пилорических отростков и поджелудочной железы у трески, окуня, щуки. Был установлен для всех испытуемых рыб оптимум действия фермента около 40° при продолжительности опыта в 24 часа. Однако авторы считают, что температурный оптимум и длительность переваривания тесно связаны между собой и для рыб по мере приближения к естественному сроку переваривания температурный оптимум будет приближаться к температуре тела.

Для определения теплоустойчивости глицериновые экстракты пищеварительных желез рыб подвергались действию высокой температуры (65°) в различные промежутки времени. После этого они испытывались на активность при 40° за 24 часа. Ниже приводятся некоторые средние показатели теплоустойчивости фермента слизистой кишечника испытуемых рыб:

Название рыб	% переваривания после действия высокой температуры в течение				
	0 час. (свеж. экстракт)	24 ч.	48 ч.	72 ч.	96 ч.
Окунь	100	51,4	37,7	22,6	19,1
Щука	100	53,0	23,0	9,8	11,5
Треска	100	20,8	16,0	7,5	5,0

Итоги исследования указывают на незначительную теплоустойчивость пищеварительных ферментов рыб. Кроме того, среди рыб устойчивость ферментов к температуре не одинакова; так, у трески (арктическая форма) она ниже, чем у щуки и окуня. Видимо, условия среды обитания оказывают в этом случае значительное влияние.

Следует здесь же заметить указания авторов на то, что трехмесячное стояние экстракта на льду изменений в переваривающей силе не вызывало.

Симада Хийоси (Schimada Hiyoshi, 1935) установил у представителя тресковых минтая (*Theragra chalcogramma*) оптимум температуры протеазы и амилазы желудка, пилорических придатков, печени и кишечника равным 31—35°.

По данным Мальтцана (1935) влияние температуры на скорость прохождения пищи по кишечнику карпа в основном подчиняется закону Вант-Гоффа.

Никольс (Nichols, 1936) (цит. по Карпевич и Боковой, 1937), приходит к выводу, что с повышением температуры увеличивается секреторная деятельность желез, активность ферментов и моторика пищеварительного тракта, приводящие к ускорению переваривания пищи.

Бокова (1938), изучая на вобле в условиях аквариума скорость переваривания пищи (время прохождения пищи по кишечнику), установила следующую зависимость этого процесса от температуры при питании моллюсками (дрейсенами):

	Температура воды						
	2—5°	2—7°	9—11°	13—15°	16—18°	20°	26°
Скорость переваривания в часах	30	31	22	22	12	9	8

Из приведенных данных следует, что с повышением температуры необходимое для эвакуации кишечника время сокращается. Кроме того, Бокова показала, что суточное потребление пищи увеличивается с повышением температуры. Далее, исследованиями Боковой (1940) было установлено, что процент общего усвоения воблой моллюсков при 7—15° остается почти неизменным. В интервале 15—20° кривая повышается, а в пределах 20—26° она опять держится около одного уровня. Процент усвоения азота остается постоянным при всех указанных температурах.

Марголин (1940) изучал влияние низких температур на переваривающую силу пищеварительных ферментов зеркального карпа в связи с разработкой вопроса о питании рыб во время зимования. Под опытом находились сеголетки карпа весом от 10 до 30 г. Ферменты экстрагировались глицерином из слизистой кишечника и гепатопанкреаса. Испытанию подвергались амилитический и протеолитический ферменты по методу Гросса (трипсин) и Вольгемута (амилаза). Активность ферментов определялась при 22°, 8° и 2°. Итоги исследования показали, что переваривающая сила белкового и углеводистого ферментов падает одинаково при понижении температуры. При понижении температуры с 22° до 8° активность уменьшается в 2,5 раза (остается 43%, по отношению к t 22°, при которой переваривающая сила принята за 100%). Дальнейшее понижение температуры до 2° уменьшает активность фермента только в 1,5 раза (сохраняется 30%). Приводим для иллюстрации средние данные по амилитическому ферменту:

Температура	22°	8°	2°
Активность фермента . . .	47	20	14

Цифровой материал показывает, что при низких температурах активность ферментов понижается в два—три раза.

10. Вопрос об «идентичности» пищеварительных ферментов холоднокровных и теплокровных животных

Если вопрос о наличии в желудке рыб пепсинообразного фермента, действующего на белки, не встречает возражений со стороны подавляющего числа исследователей, то вопрос о его идентичности с пепсином высших позвоночных животных продолжает быть спорным. Эта проблема не ограничивается рамками сравнения пепсина высших животных с таковым только рыб. Она ставит задачи изучения сходства и различия пищеварительных ферментов пойкилотермных и гомойотермных позвоночных животных.

Литературные данные в этом направлении весьма многочисленны и противоречивы. Исследователи, разрабатывавшие этот вопрос, вели главным образом сравнение ферментов по линии отношения их к окружающей температуре, отчасти к реакции среды и к природе перевариваемого субстрата. Для подробного ознакомления с характером проводимых работ и с их результатами приведем соответствующую литературу в хронологическом порядке.

Фикк и Муризиер (1874) получили более сильное действие энзима желудка холоднокровных животных (щука, форель, лягушка) при низких температурах (около 0°) и менее энергичное при высоких, чем у теплокровных животных (свиньи, собаки).

Гоппе-Зейлер (1877), экспериментируя с экстрактом слизистой желудка щуки, установил максимальное переваривание фибрина при 20°. Постепенное падение температуры до 0° уменьшало активность фермента, в то время как у теплокровных животных (собака) оптимум действия фермента лежит около 40°.

Лукау (1878) нашел, что протеолитический энзим слизистой оболочки желудка щуки, судака, лосося и окуня действует сильнее при 40°, чем при 15°. Но в то же время было обнаружено, что пепсин теплокровных перестает действовать при низких температурах.

Ришо и Мурру (1880) получили при 32° действие желудочного сока собаки на белок значительно слабее, чем при 40°C, тогда как у *Lophius* эти различия были менее резко выражены. При этом они все же нашли, что пепсин холоднокровных и теплокровных обладает одинаковым оптимумом действия.

Крукенберг (1882) исследовал глицириновый экстракт слизистой желудка щуки, *Mustelus vulgaris* и свиньи и наблюдал во всех случаях замедленное действие на фибрин при низких температурах (2—4°) и повышение активности ферментов при 40°. Глицириновый экстракт от *Lophius* при 40° сильнее переваривал, чем при 30°. Поэтому Крукенберг считал неправильным представление о более энергичном действии ферментов рыб при низкой температуре. Ему в многочисленных исследованиях по пищеварению у рыб не приходилось наблюдать ни разу преимуществ действия ферментов при 20°, в сравнении с 40°. Имеющиеся факты более сильного действия ферментов рыб при низких температурах им объясняются повышенной концентрацией их в сравнении с теплокровными животными.

Декер (1887) обнаружил очень медленное действие экстракта слизистой желудка щуки на свернувшийся белок.

Юнг (1889) считает, что протеза желудка акул соответствует пепсину млекопитающих и имеет оптимум действия около 40° .

Тамман (1892) (цит. по Коштоянцу и Коржуеву, 1934) поддерживает вышеприведенный взгляд Крукенберга.

Гаммарстен (1908) не получил переваривания белковых меттовских палочек и вареного фибрина с помощью экстракта слизистой желудка щуки в 0,5% HCl при температуре термостата, в то же время при комнатной температуре меттовские белковые палочки, хотя медленно, но переваривались. Слабую перевариваемость вареного яичного белка щучьим пепсином Гаммарстен объясняет плохой устойчивостью пепсина щуки к высоким температурам, особенно в кислой среде. На основании этого он считает пепсин холоднокровных и теплокровных животных неидентичными.

Ракоши (1913), исследуя пепсин щуки и свиньи, установил неодинаковое отношение этих ферментов к белковому субстрату, увязав это со специфичностью ферментов холоднокровных и теплокровных животных. Он отрицал положение Гаммарстена о том, что слабое переваривание яичного белка ферментом щуки объясняется его плохой теплоустойчивостью. Им, однако, отмечалась недостаточная теплоустойчивость пепсина щуки. Для установления отношения пепсина к различным температурам Ракоши ставил опыты на экстрактах слизистой желудка собаки и щуки. При низкой температуре экстракт от щуки действовал в несколько раз сильнее, чем экстракт собаки. После двухчасового стояния при 39° пепсин щуки постепенно уменьшал активность, чего не было с пепсином собаки. Для сохранения одинаковых условий опыта в оба экстракта добавлялось по равному количеству кипяченого настоя слизистой от собачьего и щучьему и наоборот. Действие пепсина измерялось колориметрически посредством применения в качестве субстрата высушенного кормяного фибрина.

Петрунькин (1921) нашел более резкое уменьшение активности липазы свиньи при понижении температуры от 30° до 0° , чем у щуки.

Мюллер (Müller, 1922), не обнаружив различия температурного оптимума ферментов теплокровных и холоднокровных животных, пришел к выводу, что этот вопрос может быть решен только после изучения химической структуры ферментов.

Фонк в монографии по пищеварению рыб (1927) отмечает единодушие большинства исследователей в вопросе о различном действии температуры на пепсин млекопитающих и рыб. Он пишет, что согласно данным Фикка, Муриэра и Гоппе-Зейлера следует считать максимальное действие пепсина рыб в пределах от 15° до 40° ; при низких температурах, и в частности при 0° , рыбный пепсин лучше переваривает, чем пепсин млекопитающих. Поскольку более подробное действие температуры на фермент не исследовалось, то по мнению Фонка его оптимум для различных промежутков времени может лежать между 15° — 40° . Однако Фонк считает, что вопрос об идентичности ферментов холоднокровных и теплокровных животных не может быть в настоящее время разрешен из-за недостатка фактического материала, а главным образом из-за отсутствия учета при

разрешении этого вопроса роли реакции среды и оптимума последней. Кроме того, на благоприятное решение этой проблемы должно оказать существенное влияние применение очищенных от примесей ферментов. Ф онк, ссылаясь на Соренсена (Sørensen, 1909), указывает, что по данным последнего концентрация свободных водородных ионов производит на энзим гораздо большее действие, чем общая кислотность раствора. Соренсен, а также Михаэлис и ряд других авторов определяли для многих энзимов оптимум рН, но оказалось, что этот оптимум рН не является постоянным и зависит от времени действия фермента, что в свою очередь связано с температурой. Все это, пишет Ф онк (рН, время, появление продуктов переваривания), нельзя не учитывать при сравнительно-физиологических исследованиях ферментов. Ф онк сам исследовал активность пепсина при различной рН у *Acanthias vulgaris* и свиньи. Получение и очистка пепсина в обоих случаях производились одинаково по Пекельгарингу (Pekelharing), а в качестве показателя степени переваривания окрашенного кармином фибрина использовался колориметрический метод Грюцнера (Grützner). Итоги исследования показали оптимум рН действия пепсина свиньи равным 2,5 (при показателе колориметра—6,12), оптимум рН у *Acanthias vulgaris*—равным 2,44 (при показателе колориметра—4,75). В последнем случае фермента было взято в два больше и время действия на субстрат было в 15 раз дольше (3 часа). Согласно полученным данным, Ф онк приходит к выводу, что оптимум рН действия пепсина свиньи и акулы совпадает.

Ф онк считает, что его данные по оптимуму рН пепсина свиньи подтверждаются другими исследователями, изучавшими оптимум рН пепсина млекопитающих. Он приводит результаты исследования Соренсена (Sørensen), получившего оптимум рН равным 1,6—1,8 при действии на ацидоальбумин, Михаэлиса и Давидсона (Michaelis и Davidsohn), получивших результат 1,4 при действии на эдестин, Рингера (Ringer), установившего оптимум рН равным 2,05—2,41 при действии пепсина на фибрин и т. д. Кроме того, Ф онк отмечает, что многие исследователи показали перемещение оптимума рН к более кислой среде при увеличении времени опыта. Ф онк также установил, что пепсин *Acanthias* действует слабее пепсина свиньи в 5 раз. В том случае, если в опыте применялось равное количество сухого пепсина, то одинаковое действие на фибрин получалось за разное время. Пепсин свиньи действовал за 25 мин., *Acanthias*—за 125 мин. Ф онк при сравнении ферментов этому факту не придает значения, объясняя его специфичностью строения слизистых оболочек, вносящих различные примеси в экстракты. Ф онк указывает, что по данным Гезельшапа (Gesellschaft, 1915) такое же различие имеет место между слизистой желудка собаки и свиньи. Далее, Ф онк показал, что у щуки в желудке во время пищеварения кислотность меньше (рН 4,5—5,8), чем у млекопитающих. У *Acanthias* рН в желудке равняется 2,3—3,2, т. е. кислотность выше, чем у щуки и более сходна с млекопитающими. Ф онк (1929) нашел одинаковый оптимум рН пепсина (около 2) для щуки, акулы, лягушки, черепахи и свиньи. Он отмечает, что для щуки установленный оптимум пепсина не соответствует реакции среды в желудке во время пищеварения.

Кроме того, Ф онк (1927) исследовал действие очищенного экстракта поджелудочной железы *Acanthias* и свиный на фибрин в щелочной среде. Оптимум рН действия фермента *Acanthias* и свиный оказался одинаковым, т. е. равным 8,2 при показании колориметра 7,0. Сравнение кривых действия экстрактов при различных рН показало, что у *Acanthias* она опускается более круто к щелочной среде, чем у свиный. Расхождение данных многих авторов по оптимуму рН фермента поджелудочной железы для различных животных (от 7,4 до 11) Ф онк объясняет применением разных субстратов и неодинаковым временем опыта. Фактор времени имеет значение, поскольку трипсин постепенно подвергается разрушению в щелочной среде.

Ф онк указывает, что его данные совпадают с результатом исследований Лонга и Халла (Lang und Hull, 1917), которые нашли для фибрина оптимум действия трипсина млекопитающих равным 8,6 (за 3 часа при 40°). Рингер (Ringer, 1921) же нашел оптимум рН трипсина равным 11,3 за 11 минут продолжительности опыта.

На основании своих исследований Ф онк (1927, 1929, 1937) приходит к выводу об идентичности пищеварительных ферментов позвоночных и в частности трипсина *Acanthias* и млекопитающих. Имеющая место небольшая разница кривых активности ферментов зависит от специфических примесей в экстрактах. Большая теплоустойчивость трипсина млекопитающих объясняется Ф онком также наличием примесей в экстрактах поджелудочной железы, которые могут изменить свойства ферментов.

Беррилл (Berrill, 1929) и Нэгельс (цит. по Коштоянцу и Коржуеву, 1934) нашли, что температурный оптимум пищеварительных ферментов холоднокровных животных лежит около 40° при длительности опыта в 24—26 часов. Более продолжительное переваривание приближает оптимум к естественной температуре обитания животных. Они считают, что температурный оптимум и длительность переваривания являются величинами, тесно друг с другом связанными и друг от друга зависящими.

Коштоянц и Коржуев (1934) в работе о температурном оптимуме и теплоустойчивости ферментов теплокровных и холоднокровных животных изучали протосолилитический фермент в глицериновом экстракте различных отделов пищеварительного тракта трески, окуня (слизистая кишка и пилорических придатков), шуки (слизистая кишка и поджелудочной железы), а также собаки и курицы (поджелудочная железа). Спределение активности фермента проводилось в основном по методу Гросса. Результаты опытов показали, что при 40° за 1 час активность фермента собаки выше, чем трески и окуня. При низких температурах (22°) за 24 часа картина получилась обратная. В результате исследования активности ферментов собаки (поджелудочная железа), окуня и трески (слизистая кишка) за 24 часа при различных температурах в пределах от 0 до 65° с интервалом через каждые 10° был установлен для всех одинаковый температурный оптимум около 40°. Однако авторы, ссылаясь на выше упомянутые работы Беррилла и Нэгельса и в согласии с основными результатами их исследований и выводами о температурном оптимуме переваривания у холоднокровных животных и зависимости последнего от длительности пе-

реваривания, считают, что у рыб по мере приближения кестественному сроку переваривания температурный оптимум будет приближаться к температуре тела, обусловленной средой обитания.

Для определения теплоустойчивости ферментов глицериновые экстракты пищеварительных желез помещались в термостат при 60° на время от 24 до 96 часов. Через определенные промежутки времени экстракты испытывались на активность при 40° за 24 часа. Результаты исследования показали, что наименьшая теплоустойчивость ферментов наблюдается у рыб, наибольшая—у собаки и курицы. Среди рыб также устанавливаются различия в теплоустойчивости: так, у трески (арктическая форма) она ниже, чем у щуки и окуня.

Подводя итоги работы, авторы приходят к выводу, что нельзя говорить о полной тождественности ферментов различных животных имея в виду значительные различия в температуре среды их обитания. Поскольку эволюция позвоночных животных шла от холоднокровных к теплокровным, то и ферменты должны были эволюционировать в этом же направлении. Поэтому, с одной стороны, ферменты теплокровных и холоднокровных животных должны иметь общие свойства, указывающие на их общее происхождение, но, с другой стороны, естественно, в процессе эволюции должны были возникнуть и черты отличия. Основная задача исследования и заключается в том, чтобы показать те и другие стороны. В данном случае к общим показателям, свойственным теплокровным и холоднокровным животным, относится совпадение оптимума активности пищеварительных ферментов при 40° за 24-часовой промежуток времени. К специфическим особенностям ферментов холоднокровных животных относятся их более высокая активность при низких температурах и меньшая при высоких и более слабая теплоустойчивость, чем у теплокровных животных.

Укажем здесь на работу Боковой (1934) из лаборатории Коштоянца по вопросу о морфологических изменениях в скелетной мышце рыб и амфибий под влиянием желудочного сока теплокровных и холоднокровных животных. Испытания велись в пробирках с натуральным желудочным соком собаки и солянокислым экстрактом слизистой желудка трески и окуня. Итоги исследования показали, что желудочный сок холоднокровных действует на мышцу рыб и амфибий менее эффективно, чем желудочный сок теплокровных. По данным этого исследователя, мышечная ткань оказывает значительное сопротивление действию пищеварительного сока холоднокровных животных. Видимо, поэтому в желудке рыб объекты питания долго сохраняются в хорошем состоянии и от момента поглощения пищи до начала ее переваривания существует какой-то скрытый период.

Чесли (Chesley, 1934) изучал влияние температуры на амилазу черепахи и человека и установил различный оптимум. Для рыб температурный оптимум амилазы был ниже, чем у черепахи, а у последней ниже, чем у человека. Автор отмечает, что температурный оптимум фермента меняется в зависимости от соотношения концентрации субстрата и длительности переваривания. Он также нашел, что активность амилазы холоднокровных животных и, в частности, рыб при низких температурах (3,5°) выше, чем у человека. В то же время высокая температура понижает активность их фермента.

Мордашов (1934) нашел оптимум рН и температуры протеаз поджелудочной железы и печени лягушки тождественным теплокровным животным.

Коржув (1936) продолжил в лаборатории Коштоянца исследования теплоустойчивости пищеварительных ферментов холоднокровных и теплокровных животных. Он подчеркивает, что для решения вопроса об идентичности ферментов важным условием является правильный выбор объекта исследования, учет его экологии, а также выбор показателя для сравнения. Последним, по его мнению, должна быть температура.

Подводя итоги ранее проведенным исследованиям по этому вопросу, Коржув отмечает, что ферменты холоднокровных животных с повышением температуры выше температуры среды обитания рыб усиливают свою активность, но до известных пределов, обычно до 40°. После этого начинается ослабление деятельности ферментов, связанное с разрушением их под действием высокой температуры. Активность ферментов холоднокровных животных при низких температурах выше, а теплоустойчивость при высоких ниже, чем у теплокровных животных. Опыты Коржуева проводились на южной (черноморской) и арктической треске, а также на лягушке и черепахе. Указанные объекты исследования были выбраны с учетом различных условий обитания близких по систематическим признакам — трески черноморской (*Cadus euxinus*) и арктической (*C. morrhua*). Первая имеет в море температурный оптимум обитания примерно около 10—12°C, вторая — более низкий. Черепаха и лягушка взяты как представители, занимающие промежуточное положение в эволюционном ряду и обладающие более резкими колебаниями температуры тела, чем рыбы. Для сравнительного изучения влияния температуры на ферменты готовились глицериновые экстракты у рыб из целого кишечника (из-за малой величины рыб), у черепахи и лягушки — из поджелудочной железы. Субстратом для действия ферментов служил 3% казеин. рН среды равнялась 8,0. Опыты ставились в термостате при 40 и 60°. Сначала испытывалась активность ферментов свежего экстракта при 40°, а затем после его пребывания в термостате при 60° в течение 24, 48 и 72 часов. Результаты опытов показывают, что у всех подопытных животных инактивация фермента происходит по мере удлинения времени их пребывания в условиях высокой температуры. При этом обнаружена различная скорость инактивации ферментов, указывающая на неодинаковую теплоустойчивость их. Автор приводит сводную таблицу данных о скорости инактивации трипсина различных позвоночных животных. Эти данные, выраженные в процентах по отношению к переваривающей силе свежего экстракта, представлены в виде кривой, показывающей изменение переваривающей силы фермента под влиянием высокой температуры у различных животных. Кривая наглядно иллюстрирует большую скорость инактивации ферментов у холоднокровных животных, чем у теплокровных. При этом среди холоднокровных на первом месте находятся рыбы (треска, окунь, щука), обитающие при низкой температуре. Среди последних треска из Баренцова моря имеет меньшую теплоустойчивость, чем треска из Черного моря. Промежуточное положение между теплокровными и холоднокровными занимают ферменты амфибий и рептилий.

Таким образом, получается, что чем выше температурный режим животного, тем меньше скорость инактивации его ферментов, а, стало быть, тем выше его теплоустойчивость.

В связи с тем, что птицы и млекопитающие обладают наивысшей постоянной температурой тела и самой высокой теплоустойчивостью ферментов, автор приходит к выводу, что последняя связана с появлением теплокровности, которая возникла в конце мезозоя в связи с похолоданием климата. У появившихся тогда животных с постоянной температурой тела температурный режим ферментов не изменялся, у животных же с переменной температурой тела происходили физико-химические изменения свойств ферментов в соответствии с температурными условиями среды. Таким образом, Коржуев отрицает идентичность пищеварительных ферментов теплокровных и холоднокровных позвоночных животных.

Отметим еще основные выводы по затронутому вопросу ряда авторов, цитируемых в работе Коштоянца и Коржуева (1934). Так, Рязанцев, изучая свойства пепсина щуки, окуня, лягушки, теленка и собаки, пришел к выводу о более сильном действии ферментов рыб при низких температурах в сравнении с теплокровными животными. Флауман и Клуг показали, что пепсин теплокровных продолжает действовать и при 0° . А Селье и Салливан нашли одинаковый оптимум пепсина холоднокровных и теплокровных животных (около 40°).

Значительный интерес представляет сравнительно-биохимическая работа Пятницкого (1937). Вначале он, на основании сравнения оптимума рН, кривой активности рН, температурной кривой активности при оптимальной рН и теплоустойчивости пепсина лягушки, собаки и человека, пришел к выводу о сходстве препаратов пепсина холоднокровных и теплокровных животных. В дальнейшем, однако, он изменил свою точку зрения, изучая солянокислые экстракты из слизистой желудка лосося, осетра, севрюги, белуги, судака, сома, щуки, свиньи, собаки и кролика, а также пепсина лягушки и человека. Для определения активности ферментов был использован в несколько модифицированном виде способ Метта. Опыты показали наличие у всех пепсинов одинакового оптимума рН и одинакового отношения к различным белкам. Температурный же оптимум при одинаковой рН (1,6—1,9) оказался разным (при длительности опыта в 10 часов): у рыб 40° , лягушки 45° , у человека 50° , так же как и теплоустойчивость. Последняя у пепсина рыб была меньше, чем у лягушки, а у лягушки меньше, чем у человека. Пятницкий показал, что кривая теплового инактивирования для всех пепсинов зависит от рН. Смешивание экстрактов мало изменяло характер кривых теплового инактивирования.

Далее, был установлен интересный факт, показывающий, что пепсин дельфина, у которого температура крови $38,5^{\circ}$, был менее теплоустойчив, чем пепсин свиньи, и более в этом отношении приближался к пепсину лягушки, чем к пепсину рыб. Поэтому Пятницкий считает, что изменчивость пепсина не стоит в прямой зависимости от теплокровности или холоднокровности животного, а связана с более глубокими причинами эволюции белка. Пятницкий рассматривает пепсин состоящим из собственно белкового носителя и специфической ак-

тивной группы. Последняя едина у всех животных, а белковый носитель специфичен для каждого вида. В качестве дополнительного подтверждения белковой природы пепсина Пятницкий приводит открытый им факт отсутствия пепсина и химозина в слизистой желудка во время нереста у осетровых рыб и лосося. Он думает, что отсутствие ферментов связано с мобилизацией голодающим организмом рыб белков тела для образования белков половых продуктов.

Наконец, считаем уместным здесь отметить целый ряд работ Благовещенского и его сотрудников (Сукерник, Вадова, Стратницкий) (1936, 1937, 1938, 1938а, 1939), проведенных в направлении изучения качественных различий ферментов, имеющих различное происхождение. Исходя из того, что качество фермента определяется его способностью понижать величину энергии активации катализируемых им реакций, Благовещенский изучал скорость реакций ферментов, главным образом, растительного происхождения, при различающихся друг от друга температурах. Энергия активации вычислялась по уравнению Аррениуса, имеющему вид:

$$\mu = \ln \frac{k_2}{k_1} \cdot R \frac{T_1 - T_2}{T_2 - T}$$

где R —газовая константа, равная 1,986 малых калорий; T_1 и T_2 —абсолютные температуры, при которых изучается реакция; k_1 и k_2 —скорости реакций при этих температурах. Отношение $\frac{k_2}{k_1}$ —при разности

абсолютных температур в 10° представляет известный коэффициент Вант-Гоффа (Q_{10}). Энергия активации (μ) выражается в малых калориях.

В итоге значительного числа исследований Благовещенский приходит к выводу, что ферменты одного наименования, но разного происхождения, обнаруживают различия в значениях Q_{10} и μ катализируемых ими реакций. При этом он находит для филогенетически молодых растений показатель энергии активации ниже, чем для филогенетически более старых. По его мнению, филогенетическое старение, подобно индивидуальному, характеризуется уменьшением энергетического потенциала организмов, что связано с ухудшением качества ферментов. Последнее определяется все более увеличивающейся потребностью в притоке внешней энергии для перевода в возбужденное состояние граммолекулы субстрата.

Было обнаружено также, что ферменты (инвертин) растений, близких в систематическом отношении, не сильно разнятся между собой по теплоустойчивости.

В этом направлении были проведены работы для каталазы крови теплокровных и холоднокровных животных (Благовещенский и Вадова, 1937). В числе объектов исследования находились: морская свинка, кролик, собака, кошка, медведь, лягушка, черепаха и многие другие животные. Оказалось, что ферментные реакции у различных видов животных и различных возрастов имеют не одну и ту же величину энергии активации. При этом родственные формы обнаруживают близкие значения μ . Молодые животные, в отличие от старых, дают очень низ-

ние показатели энергии активации (то же самое было получено для растений в целом ряде других исследований).

У холоднокровных животных (лягушка, черепаха), если при 0° константа скорости распада перекиси водорода не меняется в течение всего времени реакции, то при 10° она в начальный период существенно отличается от последующих моментов опыта. Наблюдалось постепенное падение μ . Последнее связано, по мнению авторов, с сильным разрушением каталазы крови представителей холоднокровных животных при 10°. Таким образом, для действительной оценки энергии активации каталазы крови холоднокровных животных следует учитывать скорость реакции в самые первые моменты опыта. Конечные результаты или средние величины дают заниженные показатели.

В других работах было показано отсутствие влияния степени очистки ферментного препарата на значение Q_{10} и μ , а также и то, что всякие отклонения от наиболее благоприятных условий действия ферментов сказываются на энергии активации в сторону увеличения ее показателя (отравление фермента солями серебра, изменение концентрации водородных ионов).

Не лишен практического значения факт установления связи между энергией активации ферментов и холодостойкостью растений. Более низкое качество ферментов при понижении температуры будет осуществляться с гораздо меньшей скоростью образование низкомолекулярных, осмотически активных веществ, повышающих сопротивляемость растений к низким температурам. Закалка таких растений дает некоторый положительный эффект в смысле повышения холодостойкости, поскольку за это время, хотя и при малой скорости, все же происходит накопление некоторого количества продуктов распада.

11. *Заклучение по литературному обзору*

Предыдущий подробный и по возможности полный обзор существующей литературы по физиологии пищеварения рыб нельзя оставить без критических замечаний и ряда прямых или косвенных выводов, основанных на уже добытом фактическом материале.

О физиологической стороне питания рыб, касающейся механизма приема пищи, на основании имеющихся данных можно составить представление только в самых общих чертах и то не без некоторой доли смелых предположений.

Потребность к еде, или „аппетит“ рыб прежде всего определяется степенью наполнения пищей переднего отдела пищеварительного тракта и скоростью ее эвакуации. Следует отметить, что последняя не всегда совпадает с интенсивностью переваривания. Согласно исследований Боковой, Карпевич, Карзинкина и ряда других, рыбы в этом отношении могут быть разделены на три основных группы.

К первой группе относятся рыбы, у которых существуют большие интервалы времени между приемами пищи. Сюда входят представители с хорошо обособленным желудком и резко выраженным пилорическим сфинктером. У рыб этой группы пища переходит в кишечник лишь после значительного разрушения. У бычка и трески, например, вторичный жор наступает после переваривания в желудке до 97%

рыбной пищи, что совершается почти за двое суток. Эти сроки для различных рыб указанной группы значительно варьируют, в зависимости от видовых особенностей и экологических условий жизни.

Ко второй группе следует причислить рыб со значительно более короткими промежутками времени между отдельными актами приема пищи. Эти рыбы имеют слабо выраженный желудок и пилорический сфинктер, благодаря чему там пища недолго задерживается и плохо переваривается. Обычно у них вторичное питание совпадает во времени с началом поступления первых порций пищи из желудка в кишечник. У речной камбалы, например, вторичный жор гаммарусов начинается через 14—15 часов. Сюда относятся главным образом „полухищные“ или „мирные“ рыбы, питающиеся по большей части небольшими пищевыми объектами.

К третьей группе принадлежат рыбы с очень короткими интервалами времени между приемами пищи, могущие в течение продолжительного срока питаться почти непрерывно. Сюда относятся безжелудочные рыбы, у которых пища почти не задерживается в переднем отделе кишечника и непрерывно продвигается вдоль пищеварительного тракта, подвергаясь на пути перевариванию. Для указанной группы рыб часто свойственен „пасущийся“ характер питания с захватыванием при этом обычно мелких по величине частичек пищи.

Внутри выделенных трех групп рыб возможны и переходные стадии.

Исходя из анализа фактов, объясняющих вторичный прием пищи, можно сделать предположение, что „аппетит“ у рыб определяется ослаблением механического раздражения, вызываемого растяжением пищей переднего отдела кишечника. Чем дольше он находится в растянутом или наполненном состоянии, тем продолжительнее время отсутствия потребности в питании. Опираясь на теорию И. П. Павлова (1932) о пищевом центре, имеющую в своей основе широкое общебиологическое значение, мы считаем возможным физиологическую причину прекращения приема пищи у рыб объяснять наличием торможения соответствующих участков центральной нервной системы рефлекторным путем, вызванного механическим раздражением пищей со стороны переднего отдела пищеварительного тракта.

Что касается второй части теории И. П. Павлова, имеющей отношение к торможению и возбуждению пищевого центра химическими пищевыми веществами крови, которые определяют отсутствие аппетита и после значительной эвакуации пищи из желудка, то для рыб она едва ли имеет существенное значение. Такой вывод может быть обоснован строгим совпадением появления потребности питания у рыб с определенным уменьшением объема пищи в переднем отделе кишечника. Трудно себе представить, чтобы у рыб со слабо выраженным желудком, а особенно у совсем не имеющих его, кровь была все время „голодной“, при почти непрерывно идущем пищеварении. Нам кажется, что на той стадии развития центральной нервной системы, на которой находится она у рыб, пищевой центр наиболее чувствителен только к раздражениям рефлекторного характера, поступающим от механических агентов из переднего отдела кишечника. К пищевым химическим раздражителям крови этот центр остается еще мало или со-

всем нечувствительным. Высокая чувствительность пищевого центра к химическим раздражителям крови присуща только более развитой нервной системе высших позвоночных животных, обладающих корой полушарий мозга, которой нет у рыб. По мнению И. П. Павлова, пищевой центр находится в различных этажах центральной нервной системы, в том числе в подкорковой области и в коре больших полушарий мозга. В последней он представлен наиболее полно и более совершенными нервными элементами.

Если признать, что пищевой центр отвечает на два рода указанных раздражителей в связи с его двойной природой, т. е. признать этот центр состоящим из двух специфических участков, — одного, воспринимающего нервные раздражения через механические агенты, а другого — через химические, то тогда, в соответствии со сказанным выше, последний у рыб должен отсутствовать или быть очень слабо развитым. В то же время нельзя сказать, чтобы и пищевой центр рыб, воспринимающий механические раздражения, был достаточно хорошо выражен. Если у высших позвоночных для его торможения достаточно присутствия небольшого количества пищи в желудке и начала отделительной работы пищеварительных желез, то у рыб только наполнение и сильное растяжение переднего отдела пищеварительного тракта может привести к заметному угнетению пищевого центра и, как следствие, к прекращению питания. Последнее не всегда легко достигается у рыб даже при значительном наполнении желудка. Об этом свидетельствуют наблюдаемые факты чрезмерной жадности рыб. Хищные рыбы часто заглатывают пищу сверх меры, что иногда приводит к изрыганию ее обратно. Существует немало и других примеров обжорства рыб.

Наличие постоянного „аппетита“, в той или иной мере выраженного, у многих рыб можно объяснить слабостью тормозного процесса в их центральной нервной системе. Фролов (1938), подробно изучавший условно-рефлекторную деятельность рыб, отмечает, что активное внутреннее торможение для них дается с трудом и не обнаруживает стойкости, последовательное торможение никогда не бывает длительным, угасание отличается волнообразным характером. То же самое характерно и для молодого возраста высших позвоночных животных. По мнению Фролова, инертность примитивной высшей нервной деятельности рыб сближает ее с подкорковой деятельностью высших позвоночных.

В этом плане представляют большой интерес наблюдения в лаборатории И. П. Павлова (1932) на собаках с удаленными задними частями больших полушарий. И. П. Павлов указывает, что ослабление процессов задерживания является обыкновенным результатом повреждения больших полушарий. У такой собаки, с ослабленной задерживающей системой, однократная дача небольшой порции пищи приводит к сильному возбуждению, которое на работе слюнных желез выражается в длительном слюноотделении (более $1\frac{1}{2}$ часов), а постепенное ее затухание протекает волнообразно, то ослабевая, то усиливаясь. У нормальной собаки однократное кормление небольшой порцией пищи вызывало очень кратковременное возбуждение и слюноотделение. Собака быстро успокаивалась, и отделение слюны через 5 ми-

нут полностью прекращалось. Здесь физиологические показатели аппетита выражены неодинаково. В первом случае он более стоек.

Таким образом, у рыб пищевой центр, определяющий потребность в питании и перерывы между едой, слабо выражен и находится, видимо, в зачаточном состоянии.

Кроме указанных причин, лежащих в основе механизма возникновения потребности к питанию рыб, существует целый ряд условий как внутренних, так и внешних, от которых зависит также и интенсивность и периодичность потребления пищи. Для рыб, как холоднокровных животных, к этой группе условий прежде всего относится температура среды. Последняя в значительной степени определяет суточную и сезонную интенсивность питания. Повышение или понижение ее за определенные границы, которые не одинаковы для различных групп рыб, приводит к более или менее длительным перерывам в питании. В границах оптимальной температурной области по мере повышения температуры потребность к еде у рыб увеличивается. Влияние температуры на питание рыб, видимо, определяется прямым воздействием ее на организм и, прежде всего, на нервную систему, возбудимость которой ослабляется при понижении температуры и усиливается при ее повышении. Отношение различных рыб к температуре неодинаково. Это зависит от тех экологических условий, которые исторически сложились для конкретного вида. Арктические формы являются холодостойкими и питаются при более низких температурах, чем тропические. Соответствующих фактов в литературе имеется достаточное количество.

„Аппетит“ рыб также очень чувствителен к различного рода другим условиям среды обитания. Сюда можно отнести режим кислорода в воде, концентрацию солей и т. д. Целый ряд внутренних факторов может резко сказываться на питании. Сезонная периодичность в приеме пищи, которая не всегда связана с температурой, голодание рыб в нерестовой период продолжают оставаться пока не совсем ясными явлениями.

Высокая чувствительность питания рыб к различным внешним и внутренним факторам и отсутствие объяснений физиологической природы этих явлений должно стимулировать исследователей к дальнейшему изучению этих вопросов.

Вторым этапом в питании рыб, после появления потребности к пище, является акт реакции на пищу и добывание ее. Если для нас более или менее ясно, что наполнение у рыб передней кишки ослабляет или полностью прекращает „аппетит“, то физиологические причины, приводящие к отысканию и схватыванию пищи при появлении признаков голода пока что не вполне ясны.

Для высших позвоночных животных мы знаем, что в основе этого явления сначала лежит деятельность пищевого центра, который вызывает инстинктивный стимул к активному, но „слепому“ поиску источника питания, а затем все накапливающийся опыт на базе условно-рефлекторного механизма создает основу для прямого выбора нужной организму пищи. Вполне возможно, что у рыб в основе акта питания (поиски пищи, выбор и схватывание ее) лежат элементы указанного механизма.

Физиологической и анатомической базой для этого у рыб является активно существующий анализаторский прибор, который, как и у других позвоночных животных, состоит из воспринимающих элементов — органов чувств и связанных с ними клеток головного мозга. Органы чувств у рыб развиты хорошо и их роль в питании весьма велика. Наблюдения многих авторов показывают, что рыбы при добывании себе пищи руководствуются зрением, обонянием, вкусом, осязанием, слуховым аппаратом и органом боковой линии. Но степень развития каждого из них неодинакова у различных рыб и обусловлена образом их жизни и видовыми отличиями. По классификации Шейринга (Scheuring, 1920), а также Вундера (Wunder, 1927) рыб можно разделить на несколько групп по степени развития и участия в питании тех или других органов чувств, при этом отмечается согласованность их действий в выполнении указанного акта. Так, например, для щуки наибольшее значение приобретает зрение и боковая линия, последняя дает возможность ощущать колебания воды, вызванные движением добычи; для карпа — главным образом, вкус и в меньшей степени зрение. Возможно, что так называемое вкусовое ощущение является не чем иным, как чувством осязания. Участие последнего в питании приобретает наибольшее значение для „пасущихся“ рыб. У сома главную роль выполняют органы вкуса и обоняния. Вундер считает, что часть органов чувств служит для сигнализации и руководства и в меньшей степени для контроля. Видимо, основным контролирующим органом чувств является вкус или осязание и обоняние, то-есть те рецепторы, с которыми происходит непосредственный контакт пищи. Вундш (1937) указывает, что часто стимулом для схватывания пищи является ее движение. Некоторые рыбы берут только движущиеся объекты. В этом случае, надо полагать, они руководствуются главным образом зрением, которое здесь в большей степени будет сигнализирующим и в меньшей степени контролирующим чувством. У каждого индивидуума роль отдельных органов чувств может приобретать различное значение для питания в зависимости от внешних условий. Некоторые рыбы при одних температурах преимущественно питаются подвижными организмами в верхних слоях воды и тем самым больше руководствуются зрением, а при других собирают пищу со дна, выбирая ее больше за счет применения органов осязания или вкуса. Температура может вообще повышать или понижать остроту ощущений у рыб.

Другая часть анализаторской деятельности связана с функцией нервных элементов головного мозга. Исследования ряда авторов, в том числе Фролова (1925, 1928, 1938, 1941), Булла (1935), над условными рефлексамы рыб показывают, что не смотря на отсутствие у них элементов настоящей коры (неопаллиума), они образуются хорошо. Условные рефлексы у рыб по способу их возникновения и исчезновения принципиально ничем не отличаются от таковых у высших позвоночных животных. У рыб вполне доказана возможность образования временных связей. Однако у них, судя по характеру возникновения дифференцировки, условного тормоза, отставленного рефлекса существует значительная инертность высшей нервной деятельности. В опытах с искусственными условными раздражителями показа-

но, что у рыб недостаточно хорошо удерживаются условные рефлексы: это свидетельствует о незначительной роли памяти на этой ступени развития нервной системы. Активное внутреннее торможение не бывает длительным, угасание отличается волнообразным характером. В то же время у рыб достигает значительного развития дифференцировочная способность, особенно к натуральным раздражителям, имеющим существенное значение для них в естественной обстановке. По данным Булла, рыбы различают повышение температуры на $0,1^\circ$ изменение тока воды, ее соленость и т. д. Если принять во внимание последнее, то возникает предположение о возможном существовании у рыб наиболее выраженной аналитической способности к небольшой группе естественных раздражителей, свойственных относительно однородной водной среде обитания. В этом, возможно, в значительной степени и заключается специфичность и примитивность высшей нервной деятельности рыб. Рыбы неодинаково хорошо образуют условные рефлексы на различные раздражители. По данным Фролова, свет является более активным агентом для них, чем механические колебания окружающей среды. Поэтому нам кажется, что степень чувствительности рыб к различного рода раздражителям не может быть одинакова и определяется их биологией. Таким образом, есть основания предполагать, что у рыб нет высокоразвитой дифференцировочной способности к многочисленным агентам внешней среды. Рыбы способны хорошо различать весьма ограниченное количество раздражителей, характеризующих основные, но весьма простые признаки пищи. Сюда можно отнести движение, величину, запах, твердость, колебание воды. Эти признаки не являются сугубо специфичными для пищи, в силу чего возможны частые ошибки в ее выборе, но для поправки на это существуют контрлирующие чувства в виде осязания, вкуса и отчасти обоняния. При этом условия обитания рыб — их место и время питания — не могут не сказываться на остроте их дифференцировочной способности к тем или другим раздражителям. Поэтому одни рыбы преимущественно руководствуются во время питания движущимися предметами, другие — их запахом и т. д. Последнее обстоятельство нельзя не учитывать при подборе раздражителей для работы с условными рефлексами на рыбах.

В конечном итоге, опираясь на присутствие у рыб хорошо развитых органов чувств и способность их нервной системы образовывать временные связи, нам кажется возможным признать в основе механизма реакции рыб на пищу условно-рефлекторную деятельность.

Что касается пищеварительной роли полости рта рыб, то здесь и на основании существующего материала (правда, весьма скудного), и по аналогии с другими позвоночными животными, вряд ли можно ожидать сколько-нибудь заметного изменения пищи. Захваченная рыбой пища без какой-либо существенной обработки проглатывается. Согласно исследованиям Кнауте, Фудакковского и Цендера, в слюистой полости рта рыб отсутствуют пищеварительные ферменты. В этом отношении особняком стоит работа Гаака, в которой указывается на наличие в „слюне“ миноги пепсинообразного фермента. Специфический характер питания последней не исключает правдоподобности отмеченного факта.

Дальнейший ход пищеварения у рыб заключается в поступлении через пищевод почти неповрежденной пищи прямо в передний отдел кишечника или в желудок.

Существующие данные о присутствии в слизистой пищевода разнообразных ферментов (амилолитического и протеолитического, типа пепсина) весьма сомнительны. Данные Гамбургера, Кнаута, Декера, Юнга и Фурмана требуют тщательной проверки. Видимо, они обнаруживали ферменты, проникшие в пищевод из желудка. Реакция среды пищевода также, по всей вероятности, находится под влиянием желудочного содержимого, поскольку многие исследователи наряду с нейтральной и щелочной реакцией часто находили там кислую среду.

Передний отдел пищеварительного тракта у рыб представляет собой значительный интерес как с точки зрения морфологической, так и физиологической. В его строении имеется ряд отличий от высших позвоночных животных. Среди рыб встречаются представители безжелудочные или со слабо развитым желудком и пилорическим сфинктером. В настоящем желудке, который характерен для многих видов рыб, видимо, железы не имеют типичных для высших позвоночных главных и обкладочных клеток. Кроме того, и не все такие желудки являются абсолютно одноклеточными. Нередко среди них можно встретить некоторые физиологические черты различия. Все это говорит о том, что рыбы находятся на первой ступени дифференцировки переднего отдела кишечника позвоночных. У них можно проследить постепенные переходы от самой простой передней кишечной трубки, через только что начинающийся формироваться желудок, до настоящего желудка, очень сходного с желудком высших позвоночных животных. В силу этих причин желудочное пищеварение у рыб, несмотря на более интенсивное его изучение по сравнению с другими отделами, продолжает оставаться не вполне ясным. Полученный фактический материал если и отмечает ряд типичных сторон желудочного пищеварения у рыб, то он одновременно указывает и на его разнообразие, ставя ряд новых задач для дальнейших исследований.

Основным препятствием для более или менее полной характеристики желудочного пищеварения у рыб является ограниченное число исследованных представителей и не всегда тщательное изучение вопроса.

На основании данных подавляющего большинства исследователей, работавших над изучением состава ферментов в желудочном соке у рыб, не возникает никакого сомнения о наличии в нем пепсинообразного фермента. Пепсин желудка рыб действует только в кислой среде, при этом у селажий при более высокой концентрации кислоты, чем у костистых. Оптимальная зона пепсина находится между 0,5—1,0% HCl. Повышение кислотности понижает его активность, при 4% HCl он полностью перестает действовать. При нейтральной и, особенно, щелочной реакции пепсин не действует. Многие исследователи наблюдали расщепление пепсином до альбумоз и пептонов фибрина, вареного куриного яичного белка, желатины. Фонком было получено аналогичное действие очищенного препарата пепсина, выделенного из слизистой желудка *Acanthias vulgaris*. Пепсин рыб, особенно селажий, по характеру своего действия в основном тождествен пепсину млекопитающих. Он лишь несколько слабее расщепляет вареный яичный белок и быстрее,

разрушается в термостате в 0,2% HCl. У всех исследуемых рыб со слабо выраженным желудком в желудочном соке пепсин имеется, но только он в слабодиссоциированной или даже щелочной среде, характерной для желудочного пищеварения этих рыб, сильно замедляет или совсем прекращает свое действие.

Отдельные исследования, которые были проведены в разное время на присутствие протеолитического фермента в пилорическом отделе желудка, указывают на наличие в нем слабого действия пепсина и трипсина. Видимо, и в этом и в другом случае речь идет не о собственном ферменте пилоруса, а о поступлении его или из кардиальной части желудка или из кишечника. Возможно, что сам пилорический отдел не образует ферментов, хотя в этом направлении достаточно точных исследований не проводилось. Правда, есть указания на существование в пилорическом отделе „зоны образования трипсина“, заходящей из кишечника (Крукенберг), или на возможность образования пепсина не только специальными железами, но и особыми эпителиальными клетками, которые встречаются почти во всем кишечнике и в том числе в пилорусе (Деккер), или о наличии особого пепсина, образующегося в пилорическом отделе, который растворяет белки, не доводя их до альбумозов и пептонов (Юнг и Фурман). Но все эти весьма неопределенные исследования, касающиеся ферментов пилорического отдела желудка, являются результатом несовершенной методики (основанной на экстрагировании слизи), не позволяющей дифференцировать собственные ферменты изучаемого отдела от поступающих и адсорбируемых из других частей пищеварительного тракта. Таким образом, вопрос о возможности образования в пилорическом отделе протеолитических ферментов пока что не может считаться решенным.

Из отрывочных данных некоторых авторов и более систематических исследований Вейнлянда, Хервердена, Фонка и Каревич о характере реакции и ее природе в переднем отделе кишечника рыб можно составить в настоящее время следующее представление. У безжелудочных рыб в передней кишке не образуется кислоты, в силу чего, если проводить аналогию с высшими позвоночными животными, там не может быть пищеварения с участием пепсина. У желудочных рыб как в экстракте слизистой, так и в чистом желудочном соке и содержимом желудка установлено присутствие соляной кислоты и в небольшом количестве органической муравьиной кислоты. Вопрос о возможности образования клетками слизистой желудка во время пищеварения других кислот остается не решенным, так как у рыб до сих пор, при наличии в желудке пищи, не удалось получить чистого желудочного сока. У всех ли рыб слизистая желудка способна образовывать кислоты—сейчас неясно, поскольку под наблюдением находилось ограниченное число объектов. Если же исходить из данных Карзинкина, то на этот вопрос можно дать отрицательный ответ, так как у окуня в желудке он не обнаружил соляной кислоты. Однако, прежде чем согласиться с Карзинкиным, необходимо его выводы подвергнуть тщательной проверке.

В настоящее время одно несомненно, что не только у различных видов, но и у представителей одного и того же вида рыб реакция в желудке непостоянна. Одни исследователи указывают на увеличение кислотности пропорционально количеству находящейся в желудке пищи, дру-

гие отмечают самую разнообразную картину, не укладывающуюся в рамки какой-либо ясно выраженной закономерности. У акул натошак и, как правило, во время пищеварения, в желудке реакция кислая, близкая к 0,4 — 0,5%. У скатов натошак и во время пищеварения реакция желудочного содержимого часто щелочная. У исследованных представителей костистых рыб реакция в желудке как во время пищеварения, так и вне его может колебаться в довольно широких пределах. Она бывает нейтральной, слабокислой, щелочной и кислой. Такого рода непостоянство реакции для скатов (*Raja*) объясняется наличием мышечных сфинктеров в венах подслизистой желудка, регулирующих приток крови и, тем самым, реакцию желудочного сока. Застой крови приводит к отделению щелочного секрета. Специфичен ли этот механизм только для скатов или он в той или иной степени представлен у других рыб, а может быть, и у других позвоночных, неясно. Вполне возможно, что изменение кровообращения в подслизистой желудка не только рыб, но и других позвоночных животных, играет существенную роль в изменении концентрации кислоты желудочного сока. У скатов же это только наиболее ярко выражено в виде специальных морфологических образований типа сфинктеров. Многие исследователи объяснение непостоянству реакции среды желудка находят во влиянии различного качества пищи. Рыбная пища, например, чаще обуславливает кислую среду в желудке, пища из рачков — щелочную. Защелачивание содержимого желудка при питании гаммарусами объясняется поступлением вместе с ними щелочной морской воды. Начало переваривания пищи, связанное с разрушением ее покровов, также приводит к понижению кислотности желудочного содержимого. Но для различных рыб влияние качества пищи не в одинаковой степени сказывается на реакции желудочного сока. У одних реакция в желудке устойчивая и почти всегда кислая как во время пищеварения, так и вне его (типичным представителем этой группы является акула). У других реакция непостоянная и претерпевает значительные колебания от начала до конца одного периода пищеварения (сюда относятся многие костистые рыбы).

Учитывая последнее, а также ряд других особенностей, можно разделить рыб на ряд групп по характеру желудочного пищеварения, определяемых степенью кислотности желудочного сока. К одной из них следует отнести селахий, которых можно противопоставить значительному числу костистых рыб, обладающих хорошо выраженным желудком. У первых кислотность желудочного сока значительно выше, чем у вторых. Этот факт указывает на различие в характере желудочного пищеварения среди рыб с хорошо обособленным желудком. Подтверждение сказанному мы находим в исследованиях Ф он ка, которые четко разграничивают желудочное пищеварение акулы и шуки. У первой кислотность желудочного сока выше; она колеблется между рН 2,3—3,2. У шуки желудочный сок имеет рН 4,5—5,8. Кислотность желудочного сока акул почти тождественна с таковой высших позвоночных, у которых рН колеблется между 1,55—2,82. Такое различие рН желудочного сока акулы и шуки кладет значительный отпечаток на ход всего желудочного пищеварения, поскольку, по данным Ф он ка, оптимум рН деятельности пепсина *Acanthias* недалеко уходит от фактической кислотности в желудке. То же имеет место и у млекопитающих. У шуки же

содержимое желудка во время пищеварения имеет рН, не соответствующую оптимальному действию пепсина, для которого она также близка к 2. У акулы характерна постоянная кислотность в желудочном соке до и после приема пищи. У щуки, а особенно у многих других костистых рыб с хорошо обособленным желудком, реакция вне акта пищеварения близка к нейтральной точке. К последней группе можно отнести также бычка, треску и сайду. Ф он к для щуки высказывает вполне вероятное предположение о возможной компенсации недостатка кислоты более высокой концентрацией фермента. Однако расхождение оптимума рН пепсина с фактической рН в желудке удлиняет у щуки срок желудочного пищеварения. У акулы имеет место, по мнению Ф он к а, сочетание высокой кислотности с незначительной концентрацией пепсина.

К другой группе относятся рыбы со слабо развитым желудком, у которых, как правило, кислотность желудочного сока очень низкая и пищеварение в желудке идет или в нейтральной среде или слабощелочной и даже щелочной. Здесь пища играет значительную роль в защелачивании среды. У этих рыб пищеварение резко отличается от рыб с хорошо выраженным желудком. Для первых пепсиновое пищеварение в сравнении с трипсиновым играет второстепенную роль. Указанный характер пищеварения Макэй находит у бельдюги, а Карпевич у камбалы, в отличие от бычка, трески и сайды. Такой тип пищеварения, по мнению Карпевич, в эволюции может привести к исчезновению пепсина и вместе с ним морфологически обособленного желудка. На этом основании она причисляет камбалу по типу питания и характеру пищеварения к переходной форме, помещая ее между безжелудочными рыбами и рыбами, обладающими резко выраженным желудком. Если базироваться на рассуждениях Карпевич, то можно прийти к выводу, что путь эволюции желудочного пищеварения у рыб идет к постепенному его исчезновению, так как переходные формы имеют тенденцию к утрате пепсина и морфологических признаков желудка. Такой вывод требует, конечно, более веских обоснований.

О различии пищеварения и, в частности, реакции в кардиальном и пилорическом отделах можно говорить только на основании исследований Хервердена на селажиях. По его данным, кислая реакция бывает только в кардиальном отделе, а пилорический отдел имеет всегда щелочную среду. Он считал, что это связано с морфологическими особенностями, поскольку в слизистой пилорического отдела как селажий, так и костистых, не встречается клеток с ацидофильными зернышками, типичных для кардиального отдела, которые в свою очередь не сравнимы ни с деломорфными, ни с аделоморфными клетками высших позвоночных.

Таким образом, уровень современных наших знаний об основном характере пищеварения в переднем отделе кишечника рыб дает возможность ориентировочно наметить несколько его типов.

Первый тип пищеварения, свойственный безжелудочным рыбам, осуществляется в отсутствие кислоты и пепсина.

Второй тип пищеварения встречается у рыб со слабо выраженным желудком, где желудочное или, что то же, пепсиновое переваривание играет второстепенную роль, а преимущественное значение принадлежит трипсиновому, то-есть кишечному пищеварению.

Третий тип пищеварения наиболее ясно выражен у селяхий, содержимое желудка которых все время показывает кислую реакцию (как натошак, так и во время пищеварения), достигающую наиболее высокой концентрации в присутствии пищи, причем ее рН соответствует оптимуму рН пепсина. Этот тип пищеварения стоит близко к характеру желудочного пищеварения высших позвоночных.

Четвертый тип пищеварения характерен для щуки, у которой кислое содержимое чаще можно наблюдать только во время пищеварения. Концентрация кислоты в желудке щуки ниже таковой у акулы и млекопитающих и рН содержимого не соответствует оптимуму рН пепсина. Для этого типа характерно затяжное желудочное пищеварение.

Пятый тип пищеварения характеризуется значительным непостоянством реакции в желудке как во время пищеварения, так и вне его. Она может быть нейтральной, щелочной, слабо кислой и кислой. Этот вид пищеварения находится в большой зависимости от рода пищи, употребляемой рыбой. Он характерен для всеядных рыб и может быть противопоставлен типичным хищникам, объединяемым в третьем и четвертом типах пищеварения.

Последние три типа пищеварения наблюдаются у рыб, обладающих хорошо выраженным желудком.

* *
*

Вторым ферментом, который абсолютное большинство исследователей констатируют в нейтральном или слабощелочном желудочном соке селяхий и костистых рыб, является химозин, или сычужный фермент. Интересно то, что Полиманти находил химозин в слизистой желудка там, где обнаруживался пепсин. Этот факт в известной мере согласуется с мнением И. П. Павлова о присутствии в желудочном соке одного фермента (сычужно-пептического), способного расщеплять белки и свертывать молоко.

По поводу наличия амилолитического фермента в желудочном соке или экстрактах из слизистой желудка рыб данные весьма противоречивы. Ряд старых исследователей и некоторые новые отмечают в щелочном желудочном соке энзим, действующий на крахмал. В то же время не менее убедительные результаты, отрицающие присутствие амилазы в желудочном соке, были получены другими авторами. Противоречивость результатов исследований, оставляющая этот вопрос открытым, объясняется методическими недостатками. Амилолитический фермент может попадать в желудок рыб или из кишечника вместе с его содержимым, или из пищевого материала, который при переваривании может внести свой энзим в содержимое желудка. Окончательное решение вопроса о наличии в желудочном соке рыб амилазы представляет интерес и с сравнительно-физиологической точки зрения, так как в желудочном соке высших позвоночных ее нет.

Фермента, способного переваривать хитиновые образования животных, в желудочном соке рыб не найдено. Превращение их в бумагообразные кожурки происходит под действием соляной кислоты.

Что касается липазы, то по мнению всех исследователей, работавших в этом направлении (за исключением только Сулимь), она об-

разуется в кардиальном отделе желудка селакхий и костистых рыб и действует лучше всего в кислой среде. Нейтральная и слабощелочная реакция угнетает ее или даже полностью прекращает расщепление жира. Высокая кислотность также тормозит липолиз, в силу чего Херверден высказывает мнение об отсутствии расщепления жира у селакхий в наивысшей точке желудочного пищеварения.

Несмотря на то, казалось бы вполне определенное мнение в пользу образования липазы желудочными железами рыб, мы считаем этот вопрос далеко не решенным. Методика, применяемая различными авторами для доказательства липолиза в желудке и наличия жироращепляющего энзима в желудочном соке рыб, не является безупречной. Обнаружение капелек жира в клетках слизистой и подслизистой желудка с помощью гистологических методов не может считаться абсолютным критерием в решении этого вопроса, а глицериновые экстракты слизистой желудка, в которых удалось Хервердену констатировать липазу, не гарантируют от присутствия адсорбированного фермента, попавшего туда из кишечника, тем более что в опытах Хервердена не во всех случаях картина липолиза была ясно выражена. Кроме того, та дискуссия о липазе желудочного сока высших позвоночных животных, которая продолжается до сих пор, указывает на необходимость дальнейших исследований в этом направлении не только на рыбах, но и на других животных. Не вдаваясь в подробности этого вопроса, отметим только, что в противовес целому ряду исследователей, устанавливающих липазу в желудочном соке изолированного желудочка собаки (см. Бабкин, 1927), в том числе и в опытах Тумасса (1940), которые были проведены в самое последнее время, Болдырев (Boldyreff, 1911), Стюарт и Болдырев (1935) на основании тщательно поставленных опытов неоднократно отрицали липолитическую способность чистого желудочного сока и высказывали недоумение по поводу утверждения о противоположном. Интересно отметить, что якобы существующая липаза в желудочном соке собаки разрушается под действием пепсина и соляной кислоты, тогда как по данным Хервердена, она у рыб наиболее благоприятно действует именно в кислой среде. В этом свете важно учесть замечания Клементи (Clementi, 1923), который приписывает липолитическое действие желудочного сока его соляной кислоте. Во всяком случае, изучение липазы желудочного сока рыб должно быть продолжено с применением более точной и объективной методики. Вопрос этот, несомненно, заслуживает внимания, поскольку он приобретает важное сравнительно-физиологическое значение в связи с неясностью его для желудочного пищеварения всех позвоночных животных.

Таким образом, пока что можно говорить только вполне определенно о наличии в желудочном соке рыб пепсинообразного фермента и соляной кислоты. Не исключена возможность, что первый обладает сычужно-протеолитическим действием. В этом отношении пищеварение в желудке рыб имеет принципиальное сходство с высшими позвоночными животными. Что же касается других ферментов (амилазы и липазы), то этот вопрос для рыб остается открытым и требует дальнейших исследований.

Для характеристики других сторон пищеварительной функции желудка можно, пожалуй, сослаться только на исследования Карпевиц и Боковой, дающие более или менее цельное представление об этом вопросе. Данные других авторов, касающиеся главным образом времени пищеварения в желудке, весьма разнообразны. Для акул, например, указывается срок пищеварения от 36 часов до 18 суток, для щуки—до 5 суток. Колебания сроков зависят, видимо, от многих причин, как чисто физиологических, так и экологических. Сюда может относиться качество пищи, температура среды обитания и т. д. Но все же этот вопрос требует более систематического изучения на значительном числе представителей, для того, чтобы наметить в этом отношении более четкие черты сходства и различий среди отдельных групп рыб. Большинство исследователей также отмечает, что у рыб с хорошо выраженным желудком, особенно у акул, основное переваривание происходит в желудке, в кишечник же пища переходит в разжиженном виде.

Карпевиц и Бокова резко разграничивают характер желудочного пищеварения между рыбами с разной степенью обособленности желудка от кишечника. У рыб с хорошо выраженным желудком и пилорическим сфинктером (бычки, сайда и треска) почти весь процесс пищеварения протекает в желудке. Желудочный сок, вначале густой, но прозрачный и сильно кислый, начинает действовать с поверхности пищевого комка и, постепенно проникая во внутрь, разрушает его полностью за 5 суток. Эвакуация в кишечник разжиженной пищи идет постепенно. У рыб со слабо развитым желудком (речная камбала) пища за 36 часов покидает желудок в почти неразрушенном виде. Исходя из морфологических изменений пищи в желудочно-кишечном тракте и уменьшения ее веса Карпевиц и Бокова устанавливают две фазы пищеварения. Первая фаза—„эффективное переваривание“, когда перевариваются легко разрушаемые части пищи, и вторая фаза—„остаточное переваривание“,—когда разрушаются трудно перевариваемые части пищи. У рыб с обособленным желудком обе фазы протекают в желудке, у рыб со слабо выраженным желудком они заходят и в кишечник. Сроки пищеварения и продолжительность отдельных его фаз зависят также от качества и количества пищи.

По данным Карпевиц и Боковой, желудочный сок у рыб всегда начинает отделяться после поступления пищи. Вне акта пищеварения реакция в желудке близка к нейтральной. После окончания жора желудка всегда туго набит и в нем пища в течение первых суток не переваривается. Прекращение жора совпадает с наполнением желудка пищей. Начало вторичного приема пищи наступает после перехода в кишечник ее значительной массы. У рыб со слабо выраженным желудком это происходит гораздо раньше.

Этим, собственно, и ограничиваются наши сведения о желудочном пищеварении у рыб. Они далеко не исчерпывают вопроса, так как касаются только некоторых представителей этой группы животных с учетом лишь отдельных морфологических особенностей строения пищеварительной системы и экологических условий жизни.

Что касается механизма отделения желудочного сока, то здесь сведения настолько скудны и отрывочны и касаются столь ограниченного

чила объектов, что говорить об этом вопросе применительно к рыбам вообще не представляется возможным. Старые исследования Ришо и Декера, приписывавшие соляной кислоте роль возбудителя отделения пепсина, основаны на поверхностных наблюдениях и догадках. Влияние крахмала и гликогена на образование в желудке слизи, замеченное Херверденом, не обосновано специальными экспериментальными исследованиями. Стимулирующее действие алкоголя на секрецию кислого желудочного сока бельдюги, наблюдаемое в опытах Макэя, заслуживает внимания и представляет интерес в связи с аналогичным действием его на отделение желудочного сока у высших позвоночных. Своеобразный механизм смены реакции в желудке с помощью особых мышечных сфинктеров вен, изменяющих кровообращение, как это описано у скатов, не является неправдоподобным и не встречает возражений, но в то же время и нет оснований распространять его на других рыб.

Наблюдения различных авторов, констатирующие роль качества пищи для реакции желудочного сока, скорее указывают на прямое влияние пищи, чем на значение ее специфических составных частей для возбуждения желудочных желез, как это имеет место у высших позвоночных. Во всяком случае прямых исследований в этом направлении не проводилось.

Значительный интерес представляют чисто экспериментальные исследования на скатах, проведенные Бабкиным совместно с другими авторами. Наблюдения показали наличие непрерывной секреции желудочного сока вне акта пищеварения. Так называемый „голодный сок“ отделяется в небольшом количестве и имеет кислую реакцию. Последнее отличает скатов от высших позвоночных животных, у которых в отсутствие раздражителей желудочные железы находятся в покое. В какой степени отмеченный у скатов факт свойствен другим рыбам, сейчас трудно сказать. Если учесть указания целого ряда исследователей на отсутствие кислой реакции в желудке вне акта пищеварения у некоторых рыб, то можно предполагать, что это явление не имеет широкого распространения среди рыб. Существует, например, мнение, что у костистых рыб, в противоположность хрящевым, желудочный сок не выделяется во время голодания (Брем, 1939). Однако, такое заявление преждевременно, так как специальному изучению этот вопрос подвергался.

Далее, исследования Бабкина указывают на тормозящее действие симпатической нервной системы и адреналина на желудочную секрецию скатов и отсутствие влияния на нее перерезки блуждающего и симпатического нерва, а также введения в кровь атропина и гистамина (хотя Унгар у акул и скатов видел стимулирующее действие гистамина и ацетилхолина и снижение атропином ацетилхолинового эффекта). Разрушение спинного мозга вызывает паралитическую секрецию. На этом основании Бабкин приходит к выводу, что ни нервная система, ни гуморальные раздражители не оказывают влияния на желудочную секрецию скатов, а что последняя зависит лишь от циркуляции крови в сосудах брюшной полости. Эти данные представляют значительный сравнительно-физиологический интерес, так как ничего подобного мы не наблюдаем у высших позвоночных. Пучков в своей

книге по физиологии рыб справедливо отмечает, что исследования Бабкина над механизмом отделения желудочного сока и прежние наблюдения Вейнлянда имеют точки соприкосновения. Последний, применяя спорынью (симпатикотропное вещество), вызывал секрецию щелочного желудочного сока, первый же раздражением симпатического нерва прекращал секрецию, защелачивая тем самым желудочный сок.

Двигательная функция желудка хрящевых рыб, которую изучали Бабкин и Фридман, находится под контролем симпатической и парасимпатической нервной системы, поскольку раздражение блуждающего нерва приводит к усилению моторики желудка, а действие симпатического нерва или сильное раздражение вагуса вызывает сокращение привратника.

Наблюдения некоторых исследователей и, в частности, Карпевич и Боковой, не обнаруживших разницы в желудочном пищеварении при искусственном и естественном кормлении, дают возможность предполагать об отсутствии у рыб „психической секреции“ желудочного сока. Видимо, центральная нервная система у них принимает участие только в акте поиска пищи, но не в подготовке пищеварительного тракта к приему пищи. Изучение этого весьма важного и интересного раздела физиологии пищеварения рыб и, в частности, желудка находится сейчас в зачаточном состоянии, в силу чего не представляется возможным делать какие-либо общие выводы о механизме работы пищеварительных желез. Нужны дальнейшие исследования в этом направлении на возможно большем числе представителей рыб для накопления фактического материала.

О роли желудка во всасывании пищи можно судить только по весьма поверхностным наблюдениям Хервердена, который, обнаружив во время пищеварения капельки жира в субмукозе и лимфатических железах желудка селакхий и некоторых костистых, пришел к выводу о способности всасывания жира слизистой желудка этих рыб. Для селакхий такого рода явление, не свойственное высшим позвоночным, Херверден считает важным приспособлением в силу наличия у них сравнительно короткой спиральной кишки и большого желудка, в котором пища задерживается длительное время. Такая функциональная однородность по отношению к всасыванию всего пищеварительного тракта рыб, при условии подтверждения ее дополнительными исследованиями, указывает на эволюцию этой функции у позвоночных животных в направлении постепенного сужения места резорбции до пределов тонкой кишки.

* * *

Наши представления о пищеварительной функции следующего за желудком отдела, а у безжелудочных рыб всего пищеварительного тракта, еще менее определены. Особенно это касается состава ферментов слизистой самого кишечника, в том числе в передней части кишечной трубки у безжелудочных рыб, который, видимо, ничем принципиально не отличается от среднего отдела кишечника. Из литературы нам известно, что значительное число исследователей подробно

изучали ферментный состав в различного рода экстрактах (водных, щелочных, слабокислых, глицериновых) слизистой кишечника различных рыб (салахий и костистых, а также желудочных и безжелудочных). Сравнение результатов, полученных различными авторами, обнаруживает ряд противоречий, которые заключаются, с одной стороны, в полном отрицании каких-либо пищеварительных ферментов в кишечных экстрактах рыб, с другой стороны, в констатации почти всех или даже всех известных энзимов, действующих на белки, жиры и углеводы и на ряд продуктов их расщепления. Отдельные авторы ограничиваются указанием только на некоторые ферменты. Однако на общем фоне отсутствия единодушия по этому вопросу все же остается впечатление о возможном присутствии в экстрактах слизистой кишечника рыб ферментов, действующих в нейтральной, щелочной и слабокислой среде на белки и их продукты расщепления (ферменты типа трипсина и эрепсина) на полисахариды и дисахариды (ферменты типа амилазы и мальтазы), а также энтерокиназы. Но даже, признавая за полную достоверность результаты исследований, отмечающих наличие указанных ферментов, мы не имеем сколько-нибудь прочной гарантии, что эти ферменты не являются продуктами деятельности желудочных желез или поджелудочной железы и присутствуют в слизистой кишечника только в виде адсорбированных веществ. Не чем иным, как последним, можно объяснить данные Круженберга и отчасти Декера, констатирующих присутствие в кишечнике салахий пепсинообразного фермента.

Фонк в своих исследованиях сделал попытку преодолеть эти трудности и дать более объективную картину ферментного состава кишечного сока некоторых рыб. При решении этого вопроса он исходил из сравнения концентрации фермента в экстрактах кишечника с таковой поджелудочной железы. Результаты такого рода исследования привели Фонка к выводу об адсорбционной природе карбогидраз кишечника карпа и щуки.

Отрицание образования амилазы, мальтазы и инвертазы в кишечнике рыб Фонк подкрепляет еще отсутствием у них либеркюновых крипт. Хотя, как на это указывает и сам Фонк, вопрос о месте образования ферментов в кишечнике даже для высших позвоночных животных не решен окончательно, но все же, согласно классическим исследованиям школы И. П. Павлова на фистульных собаках, нет никаких сомнений, что у высших животных кишечный сок способен переваривать целый ряд пищевых веществ.

Мы склонны признать вышеупомянутый сравнительный метод Фонка как несомненный шаг вперед по отношению к ранее существовавшим методам, но не можем согласиться с тем, что он окончательно решает вопрос о составе ферментов в кишечном соке исследуемых им представителей позвоночных. Присутствие там фермента небольшой переваривающей силы необязательно должно указывать на его адсорбционную природу. Он, естественно, должен быть менее активным в сравнении с ферментом, образуемым такой мощной пищеварительной железой, какой является pancreas. Подтверждение этому мы находим у млекопитающих. У них кишечная амилаза значительно слабее ами-

лазы поджелудочной железы, хотя она присутствует как самостоятельный фермент в кишечном соке.

По данным Ф онка, из протеолитических ферментов в кишечнике карпа и щуки образуется только эрепсин. Ф онк, кроме того, показал в экстракте кишечника исследуемых рыб присутствие энтерокиназы. Опираясь на исследования Ф аллуаза, он считает возможным образование эрепсина и энтерокиназы приписать недифференцированным клеткам кишечного эпителия. Последние выводы Ф онка, кажутся вероятнее, но все же не решают окончательно вопроса и требуют подтверждения с помощью других, более совершенных методов.

Далее Ф онк отмечает различный состав ферментов и их неодинаковую силу в пищеварительных железах у карпа и щуки—рыб, которые отличаются строением пищеварительного тракта и биологией. Им также указывается на небольшое количество амилазы у миноги в связи с ее паразитическим образом жизни. Ф онк, имея в виду влияние питания на состав ферментов, пишет, что исследование состава ферментов и их силы в пищеварительном тракте *Vox bops*, чуть ли не единственного представителя рыб, исключительно питающегося растительной пищей, могло бы окончательно решить вопрос о распределении диастазы между различными пищеварительными железами рыб.

Вопрос о значении рода питания для деятельности пищеварительных желез был поставлен и в значительной степени разработан И. П. Павловым. Благодаря проведенным в его лаборатории исследованиям стало, например, известно, что белковая диета увеличивает силу протеолитического фермента панкреатической железы. И. П. Павлов считал, что такого рода изменения могут наследственно закрепляться. Установлен и целый ряд других подобных фактов. Так, Коштоянц показал, что величина сокоотделения желудочных желез у собаки находится в связи с характером пищи. Длительный белковый режим увеличивает количество сока, силу его белкового фермента и т. д. Все это показывает, что продолжительная однородная пищевая диета меняет существенным образом характер работы пищеварительных желез. В таком плане этот вопрос приобретает очень важное общебиологическое значение. Коштоянц (1937), отмечая существование сезонности в питании животных, считает, что она не может не вызвать ритмичности в деятельности пищеварительного тракта в целом. Он указывает на факты изменения состава ферментов в зависимости от типа питания животных. Так, например, у трипанозомы (паразит крови) в связи с ее специфическим образом питания, выпадает целый ряд ферментов. В других случаях, наоборот, имеют место приспособительные явления в эволюции пищеварительных желез, приводящие к новообразованию особых веществ и ферментов. Например, в слюнных железах кровососущих форм появляются вещества, задерживающие свертывание крови. В лаборатории Коштоянца его сотрудниками был обнаружен в зобе пиявок „парализатор“ собственных протеолитических ферментов. Это новообразование объясняется особенностью питания, связанного с необходимостью долговременного хранения крови в виде запаса в зобе. Выработка „парализатора“, по мнению Коштоянца, определяется специфической особенностью эволюции пищеварительного процесса кровососущих форм.

В этом свете дальнейшее изучение пищеварительной функции рыб может дать в руки экспериментатора факты, позволяющие делать более широкие сравнительно-физиологические выводы. Здесь может идти речь не только о работе пищеварительных желез и составе ферментов, но и об изменениях морфологического характера. Так, например, существуют указания на наличие зависимости у рыб длины кишечника от рода употребляемой пищи. Последнее находит подтверждение и в экспериментальных исследованиях. Пучков приводит наблюдения Ижеса и Моравека (Hykes et Moravek, 1933), которые отмечают развитие более короткого кишечника у аквариумных рыбок, питавшихся мясным порошком, чем у получавших растительный корм.

Таким образом, качество пищи нельзя не признать за фактор, оказывающий существенное влияние на формирование всего пищеварительного тракта, без учета которого немислимо объективное изучение всего комплекса функции пищеварения. К сожалению, этот вопрос на рыбах изучен очень слабо. Этим в значительной степени объясняется противоречивость фактического материала по физиологии пищеварения у рыб. Поэтому, подводя итоги проведенным исследованиям по составу ферментов кишечника рыб, трудно сейчас сказать что-либо определенное. Если исходить только из данных Фонка, то следует признать, что клетки слизистой кишечника способны вырабатывать лишь эрепсин и энтерокиназу. Остальные же ферменты, констатируемые в экстрактах слизистой кишечника, являются адсорбированными ферментами из сока поджелудочной железы. Насколько эти выводы правильны, должны показать дальнейшие исследования.

Реакция среды кишечника рыб зависит от целого ряда условий. Она в значительной степени определяется строением пищеварительного тракта, и, в частности, присутствием или отсутствием желудка. Среди желудочных рыб тоже имеются отличия, зависящие от степени дифференцировки его. Род пищи также сказывается на pH содержимого кишечника. Рыбный корм обуславливает более кислую среду, чем гаммарусный. В общем реакция в кишечнике рыб близка к нейтральной или слабощелочной, редко—к слабокислой. Вне акта пищеварения она всегда щелочная. У желудочных рыб щелочность усиливается (до $\text{pH}=8$ и более) по мере увеличения срока голодания. Акт приема пищи и ее переваривания приводит к понижению pH в большей степени в начальном отделе кишечника, чем в его конечной части. В начальном отделе реакция может достигать слабокислого значения. Здесь сказывается поступление кислого желудочного содержимого. По этой же причине в начале пищеварения реакция более щелочная, чем к концу. В последнем случае она нередко может быть слабокислой. Среди желудочных рыб различия в реакции определяются еще неодинаковой всасывающей и секреторной способностью кишечника и примыкающих к нему желез. Так, например, от этого зависят отличия в реакции между бычком и сайдой. У акул в кишечнике наблюдали часто слабокислую реакцию. У *Raja* она всегда щелочная. У рыб со слабо выраженным желудком щелочность содержимого кишечника более высокая.

По данным Фонка оптимум pH ферментов кишечника рыб не совпадает с действительной реакцией во время пищеварения. Величина

pH в кишечнике выше оптимальной величины pH соответствующих ферментов, что дает возможность ферментам действовать достаточно эффективно и при других условиях реакции. У высших позвоночных животных, по мнению Фонка, реакция среды в кишечнике больше соответствует оптимуму действующих там ферментов.

Несмотря на то, что вопрос о значении продуктов расщепления пищи для реакции среды в кишечнике изучен плохо, все же их влияние, как у высших позвоночных животных, так и у рыб достаточно заметно.

Существующий фактический материал показывает, что колебания pH среды не остаются безразличными для кишечного пищеварения. Фонк указывает, что у карпа кишечная мальтаза расщепляет тем меньше, чем больше pH (в пределах pH от 5,1 до 7,9). По его данным оптимум pH не зависит от продолжительности опыта и температуры (как и у млекопитающих).

Таким образом, на основании довольно подробных исследований Фонка и Карпевич реакции содержимого кишечника у различных рыб как во время пищеварения, так и вне его, можно установить различные типы пищеварения у рыб соответственно тем, которые мы отметили при анализе этого вопроса в разделе о желудочном пищеварении.

Общий характер пищеварения в кишечнике у рыб резко отличается, прежде всего, степенью обособленности желудка от кишечника. В этом отношении наиболее подробную характеристику кишечного пищеварения мы можем встретить только в исследованиях Боковой и Карпевич. По их данным у рыб с хорошо выраженным желудком и пилорическим сфинктером в кишечник попадает гомогенная пищевая каша. Следует указать на черты различия кишечного пищеварения и внутри групп рыб, обладающих резко выраженным желудком. По данным Сулима, у акулы в кишечный тракт пища из желудка поступает очень небольшими порциями, притом уже вполне переработанная и прозрачная. В силу того, что такой кишечный химус растягивается на значительной поверхности слизистой, спиральная часть кишки всегда во время пищеварения кажется пустой. Другой тип кишечного пищеварения встречается у бычка, у которого разжиженная масса заполняет весь средний отдел кишечника, сгущается в среднем отделе и в конце кишечника превращается в отдельные каловые комочки. Последние формируются с помощью белковых пленок, отделяемых слизистой кишечника. Третий тип характерен для сайды, у которой в начале кишечной трубки находится плотная гомогенная масса, постепенно разжижающаяся при дальнейшем продвижении.

Время пребывания пищи в кишечнике зависит от ее качества. Рыбная пища задерживается дольше, чем гаммарусная и т. д.

У рыб со слабо выраженным желудком на долю кишечного пищеварения приходится основная переработка пищи, так как она с самого начала пищеварения поступает туда из желудка в большом количестве и почти в неразрушенном виде. Пустой кишечник таких рыб всегда заполнен большим количеством сока слабощелочной реакции.

Для безжелудочных рыб кишечное пищеварение является единственным способом переработки пищи, и этим они резко отличаются от вышеописанных групп рыб.

В связи с неодинаковым значением кишечника для пищеварения у различных групп рыб естественно возникает предположение о различии у них в силе и, может быть, в составе кишечных ферментов. Этот вопрос в таком виде еще не ставился, а он имеет значительный сравнительно-физиологический и даже практический интерес. Рыбы представляют особую группу позвоночных, у которых встречаются представители с пищеварительным трактом, лишенным желудка. Такое явление среди других животных и, в частности у млекопитающих в норме не имеет места, а поведение кишечника при оперативном удалении желудка не подвергалось достаточному экспериментальному исследованию. В связи с этим возникает вопрос: приобретает или нет у безжелудочных животных кишечник, как в историческом, так и в индивидуальном развитии, новые свойства, компенсирующие в какой-то степени отсутствие желудка (здесь нужно иметь в виду и роль поджелудочной железы), или он остается неизменным и пищеварение для его нормального завершения требует вмешательства внешних агентов, в виде особого состава пищи, вносящей с собой нужную долю ферментов или способную перевариваться уже имеющимися ферментами без предварительной обработки в желудке? Что касается рыб, то о роли ферментов, вносимых вместе с пищей, до настоящего времени ничего неизвестно.

Не лишено интереса указание на наличие у рыб внутриклеточного пищеварения, которое якобы заключается в том, что клетки эпителия слизистой выпускают амёбовидные отростки и захватывают пищевые частицы внутрь.

О механизме отделения кишечного сока у рыб в литературе совершенно нет никаких указаний. Выяснение этой стороны кишечной функции помогло бы осветить вопрос о происхождении механизма кишечного сокоотделения у высших позвоночных животных. Сейчас неясно, является ли механическое раздражение как возбудитель кишечных желез филогенетически старым или молодым механизмом. Для научной организации питания рыб, особенно в прудовых хозяйствах, роль механических раздражителей в пище также не является второстепенной проблемой.

Только на основании отдельных наблюдений можно сделать косвенное предположение о некоторых сторонах механизма кишечной секреции. Так, судя по данным Марголина, секреция ферментов клетками кишечника у рыб во время голодания более замедлена, чем при питании, поскольку экстракты кишечника в первом случае более энергично переваривают углеводы и белки.

Экспериментальные исследования моторной функции кишечника рыб ограничиваются отдельными работами, которые отмечают только сходство ее с высшими позвоночными (наличие маятникообразных и перистальтических движений, одинаковое отношение к вегетативным ядам, хорошо выраженная автоматия). Однако трудно предполагать, чтобы здесь дело ограничивалось только сходством без каких-либо различий, специфических для рыб, находящихся на первой ступени зоологической лестницы развития позвоночных животных. Точно так же указания Вундша об отсутствии у рыб чего-либо отличного от высших позвоночных в механизме всасывания пищи в кишечник основано не более

как на предположении. Он сам отмечает у них целый ряд особенностей в строении стенок кишечника, в том числе и отсутствие ворсинок. Здесь нужно иметь в виду, что морфологические различия предполагают существование различий функционального характера. Исследования Карзинкина, ставившего целью определить место всасывания пищи в кишечнике рыб, приводят к маловероятным выводам. По его данным, место наибольшего всасывания у исследуемых им рыб (верховка, плотва, карась) находится, при длине всего кишечника в 40—70 мм, на участке 5—13 мм, т. е. на $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{7}$ последней части всей длины пищеварительного тракта.

Пилорические придатки, представляющие собой часть средней кишки, изучались на состав пищеварительных ферментов не менее интенсивно, чем другие отделы желудочно-кишечного тракта рыб. Но в то же время ни по одному отделу в процессе изучения не обнаружилось столько противоречий и разнообразия мнений, как по поводу их пищеварительного значения. Одни авторы находили в экстрактах слизистой пилорических придатков ферменты, встречающиеся во всех участках пищеварительной системы, как-то: трипсин, амилазу, липазу и даже пепсин. Некоторые исследователи приписывали им функцию поджелудочной железы, поскольку тогда она не была еще известна для всех рыб. Высказывалось мнение об образовании пилорическими придатками слизи, делающей скользкой пищевые массы, поступающие в кишечник, причем в этом усматривалось их основное значение. Ряд авторов находил там только некоторые ферменты: или трипсин и амилазу, или только трипсин. Другие отрицали возможность образования в пилорических придатках ферментов и оставляли за ними исключительно функцию приспособления кишечника в смысле увеличения поверхности, сходную по значению со спиральной складкой селахий, способствующей лучшему всасыванию пищи. Бидерман, критически рассматривая фактический материал по этому вопросу, считает допустимым сохранение за пилорическими придатками и функции, связанной с увеличением всасывающей поверхности кишечника, и способности выработки собственных ферментов для переваривания пищи. Отдельные исследователи считают пилорические придатки частью кишечника и функционально их полностью отождествляют с последним. В отношении реакции среды пилорических придатков существуют самые разнообразные мнения. Там находят и кислую, и щелочную, и нейтральную реакцию. Содержимое пилорических придатков обычно соответствует кишечнику. В них, как правило, находится много кишечного сока вместе со слизью и с творожистой бесструктурной массой, сходной с химусом кишечника. В зависимости от рода пищи характер химуса может меняться в том же направлении, как и в кишечнике.

Подводя итоги исследованиям пищеварительной функции пилорических придатков, нельзя не прийти к выводу, что большинство авторов все же склонно приписывать им способность вырабатывать все основные ферменты. Следует отметить, что на это указывает и целый ряд работ, опубликованных в последние 20 лет. Фактическим данным огромного большинства исследователей, работавшим в этом направлении, нельзя не доверять. Трудно было бы представить себе другие результаты о составе ферментов в вытяжках из слизистой отростков

или о реакции среды их содержимого, имея в виду близкое соседство желудка, поджелудочной железы и самого кишечника. Все, что образуется в последних, легко проникает и адсорбируется на слизистой пилорических придатков и переходит в приготовляемый из них экстракт. Поэтому вполне справедливы замечания ряда исследователей о противоречивости существующих данных и отсутствии ясности в значении пилорических придатков для пищеварения рыб, несмотря на многочисленные работы, проведенные различными авторами в этом направлении. Нам кажется, что пока метод экстрагирования в том виде, в каком он применялся до сих пор, не будет изменен или заменен другим, этот вопрос не может быть окончательно решен. Другое предположение, казалось бы наиболее вероятное, о значении пилорических придатков для всасывания пищи в кишечнике, также не идет дальше гипотез, основанных на сравнениях с другими аналогичными образованиями. В то же время знание функции этого органа является безразличным для составления цельного представления о пищеварении у рыб, тем более, что пилорические придатки в развитом виде являются специфическим образованием кишечника рыб и встречаются далеко не у всех их представителей.

Результаты многочисленных исследований по определению состава пищеварительных ферментов в поджелудочной железе различных рыб также не лишены противоречий. На первом этапе изучения этого органа одной из основных причин разногласий было отсутствие знаний об энтерскиназе. Кроме того, трудности возникали из-за особенности в расположении поджелудочной железы у многих рыб. Она часто представляет не компактное образование, а диффузную массу, расположенную вдоль кишечника, брыжейки и внутри печени. Последнее обстоятельство даже приводило к отрицанию существования у многих рыб поджелудочной железы. Свообразие в расположении поджелудочной железы дало основание для целого ряда рыб называть ее „гепатопанкреас“ и определять состав ферментов в вытяжках одновременно из обоих органов.

В силу указанных обстоятельств, особенно из-за отсутствия учета роли энтерскиназы, наличие белкового фермента в поджелудочной железе многими исследователями отрицалось. Часто не находили в экстрактах поджелудочной железы жирорасщепляющего энзима. После того как была открыта энтерскиназа, присутствие в поджелудочной железе рыб протеолитического фермента стало очевидным. Энтерокиназа у рыб установлена как в слизистой спиральной кишки, слизистой кишечника, так и в других органах и, в частности, в селезенке. Вытяжка из спиральной складки оказалась наиболее активной. Было также констатировано стимулирующее действие желчи на липолитический фермент. Возможно, что из-за отсутствия учета последнего обстоятельства не всем авторам удалось обнаружить этот фермент в вытяжках поджелудочной железы. В отношении амилитического фермента существует почти единодушное мнение большинства исследователей о его высокой активности в поджелудочной железе всех рыб. Кнауте также высказал мнение о присутствии в гепатопанкреасе карповых целлюлазы, действующей на оболочки проходящих через кишечник зерен растений. Но это предположение не подтвердилось Мюллером, в

силу чего вопрос о степени использования карпами растительной пищи сейчас окончательно еще не решен.

Присутствие в поджелудочной железе рыб трех основных ферментов подтверждено в самое последнее время целым рядом исследователей (Фонк, Бабкин, Коштоянц). Фонк особенно подробно изучал ферменты поджелудочной железы у представителей различных групп рыб (акулы, щуки, карпа). В его опытах с экстрактами поджелудочной железы и гепатопанкреаса были обнаружены у всех исследованных им рыб ферменты, действующие на белки, углеводы и отчасти на жиры. Он обнаружил расщепление белков до альбумоз, пептонов и аминокислот. Исходя из этих данных, протеолитический фермент поджелудочной железы рыб следует считать трипсической природы. Сила действия этого фермента оказалась у различных рыб неодинаковой. У акулы (*Acanthias*) и щуки он активнее в 6 раз, чем у карпа. Согласно данным Фонка, следует считать, что трипсин в поджелудочной железе рыб не находится в виде трипсиногена, так как в присутствии кишечного сока как самих рыб, так и других животных он действует во много раз энергичнее. Факт переваривания у акулы белков до аминокислот и действие экстракта поджелудочной железы на дипептиды дает основание признать наличие в поджелудочной железе этой рыбы эрепсина. У карпа последний не был обнаружен. По данным Фонка, амилаза присутствует в поджелудочной железе карпа, щуки и акулы. При этом она наиболее активно действует на крахмал у первого. У карпа была, кроме того, найдена мальтаза (в 25 раз меньше амилазы). У щуки мальтазы не оказалось. Действие липазы Фонк обнаружил у *Acanthias* в присутствии $MgCl_2$, у карпа ее не оказалось.

На основании своих исследований Фонк приходит к выводу о различном составе ферментов поджелудочной железы у рыб в зависимости от их рода питания. У хищных рыб (щука и акула) трипсин более активен, чем у всеядного карпа. Первые имеют эрепсин, тогда как у последнего он отсутствует. У карпа амилазы больше в 1000 раз, чем у хищных акулы и щуки, у которых нет мальтазы. Фонк справедливо отмечает, что неодинаковая сила ферментов поджелудочной железы при питании рыб различной пищей наблюдается и у высших позвоночных животных.

Несмотря на весьма подробные и тщательные исследования Фонка, в них все же имеет место ряд недоработок и преждевременных выводов. Отсутствие у карпа в поджелудочной железе липолитического фермента более чем сомнительно, если еще учесть возможность его отсутствия в кишечном соке. Данные Фонка о пониженной активности трипсина в поджелудочной железе карпа еще не дают основания распространять их на всех всеядных рыб, и, в частности, на безжелудочных. Белковое пищеварение у этих рыб, если и происходит в меньших размерах, чем у хищных, то нужно иметь в виду, что у последних существует желудок с пепсинообразным ферментом, где осуществляется основное пищеварение, а в кишечнике происходит лишь доработка. У безжелудочных рыб единственное место, где может перевариваться пища—это кишечник, в слизистой которого также, по данным Фонка, нет ферментов, действующих на целый белок, а лишь присутствует эрепсин.

В работе Фонка по пищеварению рыб проходит красной нитью мысль о зависимости состава ферментов и их силы от рода воспринимаемой пищи. Такая точка зрения не вызывает сомнений, но она не должна устранять или подчинять себе все другие факторы. Нам кажется, что при изучении этого вопроса не следует упускать из вида различия в строении желудочно-кишечного тракта и, в частности, у желудочных и безжелудочных рыб.

Метод экстрагирования при изучении состава ферментов поджелудочной железы становится более объективным, чем в случае изучения экстрактов слизистых желудка и кишечника. В экстракте из поджелудочной железы не могут находиться адсорбированные ферменты других пищеварительных соков. Однако здесь выдвигаются на первый план другие обстоятельства. Сюда следует отнести возможность появления дополнительных ферментов из самой ткани поджелудочной железы, обычно не присутствующих в чистом соке. Таким ферментом, могущим создать ложное впечатление о его наличии в поджелудочном соке, может быть энтерокиназа, которую обнаруживают и в других органах, не имеющих отношения к пищеварению. Поскольку часто экстрагированию подвергается не только поджелудочная железа, а вместе с нею и печень, то присутствие элементов последней не может не повлиять на активность ферментов первой. Здесь особенно важно учесть открытые Коштоянцом и его сотрудниками „парализаторы“ пищеварительных протеаз в зобу кровососущих пиявок. Такого рода „парализаторы“ могут встречаться в клетках различных тканей для защиты их от переваривания собственными ферментами. Возможно, что пониженная активность или полное отсутствие отдельных ферментов в экстрактах поджелудочной железы связано с появлением там указанных „парализаторов“ или антиферментов. Кроме того, и сам факт нарушения структуры железистых клеток при приготовлении из них экстрактов, может привести к изменению активности ферментов, как это, предполагают, имеет место с некоторыми дыхательными ферментами. Было бы весьма желательно для проверки уже полученных данных по составу ферментов и их активности в экстрактах поджелудочной железы поставить опыты с чистым поджелудочным соком, изливающимся непосредственно в кишечник. При этом такого рода исследования было бы важно провести многократно, на одних и тех же экземплярах, при их жизни, имея в виду возможность периодических изменений состава сока. Нам кажется, что работы в этом направлении вполне возможны, но при условии применения другой методики для изучения пищеварения у рыб.

В настоящее же время на основании уже проведенных исследований можно ориентировочно считать, что поджелудочный сок рыб содержит протрипсин, активируемый энтерокиназой кишечного сока, эрепсин, липазу, амилазу и мальтазу и что степень активности этих ферментов у отдельных рыб зависит от характера их питания. Вопрос же экспериментального изучения значения поджелудочной железы и качественно-количественного состава ее ферментов в зависимости от строения желудочно-кишечного тракта рыб, для наиболее резко отграниченных типов (безжелудочных, со слабо выраженным желудком и желудочных) следует считать задачей будущих исследований. Можно не без осно-

ваний предполагать, что наибольшее значение поджелудочная железа приобретает у безжелудочных рыб; второе место она занимает у рыб со слабо выраженным желудком и менее решающая роль принадлежит ей у рыб с хорошо обособленным желудком.

Что касается условий реакции среды, при которой наиболее активно действуют ферменты поджелудочной железы, то здесь мнения исследователей в основном сходятся. Оптимум рН для всех ферментов находится в пределах реакции кишечного сока и желчи, для которых рН у различных рыб колеблется от 6,5 до 9. Согласно исследований целого ряда авторов, наиболее вероятной оптимальной рН для трипсина будет 7 и 8 (по Ф он ку—8,2), а для амилазы—в пределах от 6,5 до 7. Оптимум рН для эрепсина при действии на дипептид = 8,7 (по Ф он ку). Таким образом, наилучшая активность ферментов поджелудочного сока имеет место в слабокислой и слабощелочной среде. Аналогичную картину отмечают и для ряда высших позвоночных животных. По данным Ф он ка, у млекопитающих кривая активности рН трипсина падает менее круто, что, по его мнению, связано только с влиянием примесей. Поджелудочный сок скатов, по данным Ба б ки на, имеет реакцию, близкую к нейтральной. Ф он к указывает, что рН оптимум ферментов в условиях различных температур остается постоянным. При одной рН и одинаковой продолжительности опыта сила ферментов становится тем больше, чем выше температура.

В отношении механизма и характера отделения поджелудочного сока у рыб наши сведения очень ограничены. Мы здесь по существу имеем только одно исследование Ба б ки на и его сотрудников, констатирующих у скатов слабую непрерывную ее секрецию, которая увеличивается под действием соляной кислоты и секретина. По их данным, пилокарпин не влияет на работу железы. Дальнейшие исследования в этом направлении представляют большой интерес, особенно для костистых рыб и, в частности, для безжелудочных, у которых не образуется соляной кислоты, являющейся у высших позвоночных возбудителем поджелудочного сокоотделения.

Значение печени для пищеварения рыб изучено плохо. Констатация в экстрактах печени протеолитического, амилалитического и липолитического ферментов должна быть отнесена за счет поджелудочной железы, поскольку оба эти органа у исследуемых рыб переплетены между собой. Изучение экстрактов печени, обособленной от поджелудочной железы, давало, как правило, отрицательный результат на ферменты. Исследования желчи на пищеварительные ферменты дают самые противоречивые результаты; так, у карпа, по К на у те, в желчи обнаружены ферменты, действующие на белки, углеводы и жиры, и констатировано ее активирующее действие на ферменты. По данным Ба б ки на и Бо ви, те же ферменты найдены в желчи фундулюса. То же показал и Го м бу р г е р для целого ряда других рыб. К р ю г е р, а также Ма к э й у многих рыб и в том числе, у фундулюса не нашли ферментов в желчи, а по данным Ф он ка, у карпа там имеется только амилалитический фермент. Такое разнообразие результатов оставляет открытым вопрос о составе ферментов в желчи и ее участии в пищеварении рыб. рН желчи рыб, о которых мы можем судить только по данным Ма к э я, неодинакова у различных рыб и колеблется в

пределах от 5,4 до 7,6. Во время пищеварения показатель рН понижается. Из приведенного материала следует, что реакция желчи рыб более кислая, чем у млекопитающих. По данным Бабкина, у скатов непрерывное поступление желчи в кишечник усиливается соляной кислотой и пептоном Витте. У фундулюса выделение желчи не стимулируется ни соляной кислотой, ни механическим раздражением кишечника. Пилокарпин способствует поступлению желчи в кишку. Таким образом, имеющийся фактический материал, с одной стороны, указывает на отсутствие однообразия в механизме поступления желчи в кишечник рыб, а с другой стороны, указывает на необходимость дальнейших исследований этого вопроса.

* *
*

Переваривание и усвоение пищи в желудочно-кишечном тракте рыб идет довольно полно. У карпа, по данным Кнауте, питательные вещества (белки, жиры и углеводы) перевариваются в пределах от 76 до 92%. При этом белки дают самый высокий процент усвоения. Примерно та же картина для белков отмечена у акул Ван-Слайком и Вайтом. Для воблы процент усвоения азота, по данным Боковой, колеблется от 83,5 до 95,7% и находится в зависимости от рода пищи.

Если судить по результатам переваривания основных питательных веществ, то каких-либо принципиальных различий у рыб от высших позвоночных животных не наблюдается. Значительное отличие имеет место только в скоростях пищеварения. Для акулы такой срок при питании мясом приближается к 3—4 суткам (Ван-Слайк), для щуки от 2 до 5 суток (Гюбнер, Фонк), а по данным других авторов этот срок может быть еще меньше (Вальтер, Смолян). Для бычка, сайды и трески при рыбном питании время пищеварения длится от 5 до 7 суток (Карпевич и Бокова). По данным этих же исследователей, у речной камбалы при питании гаммарусами он не более 3 суток и т. д.

Одной из существенных причин, удлиняющих срок пищеварения, особенно в сравнении с высшими позвоночными, является температура. Но среди рыб не менее важное значение для скорости переваривания и усвоения пищи приобретает целый ряд других факторов. Соответственно накопленному фактическому материалу сюда следует отнести влияние возраста, строения желудочно-кишечного тракта, качественные и количественные различия потребляемой пищи и т. д.

Влияние возраста рыб на скорость пищеварения и усвоения пищи подробно изучал Карзинкин. По его данным, у плотвы чем больше возраст, тем медленнее идет продвижение по кишечнику как первой, так и последующих порций пищи. Следует отметить, что Карзинкин при подведении итогов своих исследований почему-то не принимал во внимание длину тела (а, стало быть, и длину кишечника) подопытных рыб. Наши пересчеты его цифрового материала показали, что на единицу длины тела рыбы (1 см) скорость прохождения пищи по кишечнику имеет другую зависимость. Так, длина тела июльской плотвы в два раза меньше августовской и время переваривания тоже почти в два раза меньше. Августовская плотва меньше трехлеток почти в пять раз, а время пребывания пищи короче только в два раза. В то же время у июль-

ских мальков на 1 см кишечника скорость прохождения последующих порций равна примерно 3 час. 23 мин., для августовских—3 час. 50 мин., а для трехлеток—1 час. 28 мин. Таким образом, на единицу длины тела у мальков (июльских и августовских) различий в скорости передвижения пищи нет, а в сравнении со взрослыми рыбами у них пища продвигается в два раза медленнее. Исследования Карзинкина на желудочных рыбах (щука) показывают отсутствие зависимости от возраста и длины рыбы средней продолжительности пребывания пищи. Опыты с усвоением однородной пищи мальками щук различных возрастов показали наличие прямой зависимости. Карзинкин объясняет повышенное усвоение пищи старшими возрастными их недостаточным насыщением и пребыванием в связи с этим постоянно в состоянии некоторого голодания. Вторым фактором, способствующим лучшему перевариванию у взрослых щук, является, по Карзинкину, усиление активности ферментов. У карпов, по данным Мальтцена, нет возрастных изменений во времени пищеварения. Карпевич и Бокова нашли у молодых рыб, обладающих желудком, повышенную интенсивность пищеварения. По их мнению здесь играет роль незначительный объем пищевой массы, потребляемой этими рыбами. Таким образом, материал по пищеварению у различных возрастных групп рыб не лишен противоречий и пока не дает нам оснований делать окончательные выводы. В этом направлении еще не было достаточно точных и тщательных исследований. На основании существующих фактических данных можно было бы в первом приближении высказаться за обратную зависимость скорости пищеварения от возраста рыб. Кроме прямых указаний на это следует еще принять во внимание необходимость более полного усвоения пищи молодыми рыбами, у которых имеет место интенсивный рост и повышенный обмен веществ. Не лишено правдоподобности мнение о более длительном пребывании пищи у молодых рыб и лучше ее усвоением из-за более выгодного у них соотношения между величиной пищевого комка и поверхности слизистой пищеварительного тракта, чем у взрослых организмов.

На значение строения желудочно-кишечного тракта для скорости переваривания пищи у рыб указывает целый ряд исследований. Поверхностное знакомство с ними приводит к выводу, что у рыб с хорошо выраженным желудком пища дольше пребывает в пищеварительном тракте, у рыб со слабо выраженным желудком—меньше, а у безжелудочных—еще меньше. Но более тщательный анализ фактов затрудняет окончательное решение поставленного вопроса, так как при этом существенную роль играют интенсивность питания, качество и количество потребляемого корма. Было бы преждевременно думать, что для желудочных рыб условия пищеварения требуют более длительного пребывания пищи, или у безжелудочных рыб за более короткий срок одна и та же пища переваривается одинаково время с желудочными рыбами. Было бы более правильным полагать, что конечный результат пищеварения и усвоения у всех рыб, в соответствии с их физиологическими особенностями (роста, накопления веществ и т. д.), должен быть одинаковым. Для достижения последнего в строении желудочно-кишечного тракта должны быть приспособления, обеспечивающие различное участие его отделов в пищеварении. У желудочных рыб пища дольше

задерживается в желудке и там, в основном, переваривается. У рыб же со слабо выраженным желудком основное пищеварение происходит в кишечнике. На особенности пищеварения желудочных и безжелудочных рыб указывают исследования Манна, который находит у желудочных рыб постепенное расщепление азотистых веществ в течение всего времени пищеварения, а у безжелудочных рыб—более интенсивное в начале пищеварения. Кроме того для карповых устанавливает постепенное падение скорости переваривания от начального отдела кишечника к его концу. Даже среди рыб с хорошо обособленным желудком встречается вид пищеварения, приближающийся по характеру к рыбам со слабо выраженным желудком. Такой факт отмечен Карпевич для султанки. Все это разнообразие данных в конечном счете приводит к мысли о необходимости тщательного и всестороннего экспериментального изучения вопроса о значении строения желудочно-кишечного тракта для переваривания и усвоения пищи рыбой.

В отношении влияния качества пищи на скорость усвоения и продвижения ее по пищеварительному тракту мнения исследователей не расходятся. Общим итогом из многочисленных наблюдений по этому вопросу является установление различия в степени переваривания и усвоения кишечником рыб применяемых в опытах пищевых объектов. Для иллюстрации сказанного нет необходимости перечислять то разнообразие пищевых продуктов, которые в той или иной степени отличаются по скорости переваривания и степени усвоения. Достаточно указать, что рыбная пища пребывает более продолжительный срок в пищеварительном тракте и лучше усваивается (до 92%), чем пища из ракообразных (Карпевич и Бокова). Среди последних встречаются представители, которые усваиваются только на 57% (Карзинкин). По данным Манна, усвоение азота в различных пищевых веществах идет неодинаково. Бокова отмечает более полное усвоение в пище азота, в сравнении с общим усвоением. Она же указывает, что процент усвоения повышается по мере уменьшения удельного веса балласта в виде раковин и хитина.

Если для нас теперь абсолютно ясно различное отношение пищеварительного тракта рыб к качеству пищи, то вопрос о причинах неодинакового усвоения, и особенно скорости продвижения ее по кишечнику, остается открытым. Большинство исследователей ограничивается констатацией факта влияния качества пищи на пищеварение, не объясняя причин этого явления. Только Карпевич и Бокова видят эту причину в химическом составе и калорийности пищевых объектов. Нам кажется, что такое объяснение, хотя и очень общего характера, еще допустимо для понимания процесса усвоения пищи, но пока что не обосновано в отношении скорости прохождения ее. Если первое больше связано с активностью ферментов и всасывающей функцией кишечника, то второе зависит, как известно, от его моторики. Смешение этих двух понятий как в вопросе изучения скорости пищеварения (продвижения пищи), так и для объяснения причин различного усвоения пищеварительным трактом качественно неодинаковых пищевых веществ, недопустимо.

По поводу влияния количества пищи на скорость пищеварения (продвижения) и усвоения ее у рыб в литературе имеются значитель-

ные противоречия. На этот счет существуют три точки зрения. Согласно исследованиям Карзинкина, скорость прохождения пищи и ее усвоение находятся в обратной зависимости от количества пищи: чем меньше пищи в кишечнике рыб, тем медленнее она переваривается и тем больше усваивается. Под его наблюдением были безжелудочные рыбы. Карзинкин считает, что исследования в этом направлении нужно вести с учетом выхода не только первых, но и последующих в питании порций пищи. Согласно его данным, последующие порции всегда дольше находятся в кишечнике. При интервалах питания в несколько минут выход каловых масс дает интервалы в несколько часов. Увеличение при питании количества поступающих порций ускоряет выход первой порции. Так, например, при кормлении плотвы двумя порциями, первая пребывает в кишечнике 17 часов, тремя—14 час. 20 мин. и 125-ю—9 час. 50 мин. При уменьшении времени в интервалах между поглощением отдельных порций у плотвы и карпа наблюдается задержка в выходе последующих порций. При появлении более длительных перерывов в еде, в связи с наступлением насыщения, последующие порции начинают вести себя, как первые, т. е. ускоряется их выход, и тем в большей степени, чем длительнее перерывы в питании. То же самое наблюдается и при искусственных перерывах, без наступления насыщения. В случае недостаточного наполнения кишечника, которое получается при искусственных перерывах в еде, т. е. при малом корме, пища дольше задерживается, чем при обильном питании и наполнении кишечника. Отсюда—у голодной рыбы пища дольше задерживается и лучше усваивается, а у сытой—быстрее проходит и хуже усваивается. Но малое количество корма на фоне насыщения не проходит медленнее, чем ранее съеденный корм. Карзинкин указывает, что если кормить рыб одной порцией, но разной величины, то с ее увеличением как будто удлиняется время пребывания пищи в пищеварительном тракте. При кормлении рыб одной массой пищи, но состоящей из мелких или крупных организмов, первые проходят быстрее. Степень усвоения обильного и малого корма у плотвы неодинакова. Первый по отношению ко второму не усваивается на 27%. Абсолютная же разница составляет только 3,13%. Более крупные экземпляры пищи (*Chironomidae*) усваиваются лучше, чем мелкие.

К тем же выводам приходит и Кнауэте в опытах на карпах, у которых переваривание белков, жиров и углеводов падает по мере повышения интенсивности питания или увеличения массы пищи в кишечнике.

Другие результаты получили Карпевич и Бокова. В одной серии опытов на рыбах с хорошо и слабо выраженным желудком (бычок, треска, сайда, речная камбала) они установили зависимость от величины пищевого комка процента потери его в весе. По их данным, переваривание идет скорее с меньшим наполнением желудка. Однако при значительном отличии процента переваривания, весовое количество разрушенной пищи бывает почти одинаковое, вне зависимости от величины пищевого комка. В итоге получается, что у одинаковых рыб переваривается приблизительно одинаковое количество пищи. Они также установили, что дополнительное поступление пищи в желудок при последующем питании задерживает разрушение первых порций пищи.

В другой работе Карпевич, также на желудочных рыбах (ерш, султанка, глоса) показала, что скорость переваривания тем меньше, чем больше пищи в желудке или больше процент его наполнения. Исследователь считает, что его выводы не противоречат данным Карзинкина, так как последний изучал скорость переваривания на безжелудочных рыбах, которые, по мнению Карпевич, могут потреблять корма больше, чем способны переваривать и усвоить его в единицу времени. У желудочных же рыб количество пищи строго ограничивается объемом желудка и активностью фермента. Далее было показано, что отношение пищевых комков одинакового качества, но различных по весу, и отношения скоростей их переваривания почти совпадают. По этому поводу Карпевич пишет, что единица поверхности слизистой оболочки кишечника рыб в единицу времени выделяет в среднем какое-то определенное количество ферментативных единиц. Отсюда величина поверхности слизистой оболочки желудочно-кишечного тракта определяет общее количество переваренного материала. Данные Шейринга по вьюну показывают также, что больший объем пищи дольше задерживается в кишечнике. Правда в его опытах различия во времени были небольшие, но в то же время и пищевые порции мало отличались по весу.

Наконец, особая точка зрения высказывается Боковой на основании исследования скорости пищеварения у воблы (безжелудочная рыба). Согласно ее выводам, различия в количестве пищи не сказываются существенным образом на скорости ее переваривания. Несоответствие своих результатов исследований с данными Карзинкина Бокова объясняет состоянием продолжительного голодания и малым наполнением пищей кишечника подопытных рыб у Карзинкина. Бокова считает, что предварительное длительное голодание и малое наполнение кишечника пищей у безжелудочных рыб задерживает выход кала. Далее, Бокова показала, что прием вторичной порции пищи несколько ускоряет выход экскрементов. При этом повторный прием пищи совпадает с передвижением первых порций пищи во вторую половину кишечника.

Таким образом, получается довольно разнообразная картина. Исходя из данных одних авторов, можно считать, что пищеварительный тракт рыб пропускает пищу тем скорее, чем ее больше там находится. По результатам исследований других авторов получается наоборот — пища в кишечнике задерживается дольше, если ее больше, и наконец, третья точка зрения состоит в том, что количество пищи не сказывается на времени ее пребывания в кишечнике рыб. Учитывая указанную противоречивость, некоторые авторы пытаются ее сгладить предположениями, которые в свою очередь требуют экспериментальных обоснований. Карпевич считает, что у желудочных рыб большого объема пища должна дольше перевариваться, а у безжелудочных — быстрее, так как последние в противоположность первым, по ее мнению, могут потреблять корма больше, чем способны переваривать. Но прежде всего требуется доказать, что это действительно имеет место и несвойственно желудочным рыбам и что у последних количество пищи строго ограничивается объемом желудка и активностью фермента (пепсина). Из данных же Карпевич следует, что у некоторых рыб с хорошо

обособленным желудком (не говоря уже о рыбах со слабо выраженным желудком), как, например, у султанки, первые порции пищи, попавшие в желудок, долго там не остаются, а перебрасываются в кишечник, не подвергаясь действию желудочного сока. С другой стороны, результаты исследования Боковой (на вобле), показывающие незначительное влияние на усвоение степени наполнения кишечника, не вяжутся с выводами Карпевич в отношении того, что безжелудочные рыбы могут погреблять больше корма, чем переваривать. Кроме того, поскольку передвижение пищи по кишечнику определяется его моторной функцией и, в частности, перистальтикой, то высказанное предположение о принципиально различном отношении пищеварительного тракта желудочных и безжелудочных рыб к количеству пищи должно предполагать различие в отношении кишечника этих рыб к раздражителям.

Одинаковое отношение двигательной функции кишечника рыб к разному количеству пищи, которое следует из опытов Боковой на вобле, лишено вероятности. Возможно, что выход последних порций экскрементов не был точно учтен. При таком выводе объяснить одинаковый результат усвоения различного количества корма можно только изменением активности ферментов, что менее вероятно, чем предположение об удлинении срока переваривания по мере увеличения количества пищи. Что касается опытов Карзинкина, то они настолько детализированы и притом в столь узких границах как в интервалах времени питания, так и в весовых и поштучных единицах пищевых объектов, что трудно определить границы скудного и обильного корма. Исследования Карзинкина касаются не столько скорости пищеварения или продвижения пищи в зависимости от ее величины, сколько влияния на скорость выхода первых порций последующих порций питания. В его опытах показана определенная зависимость перистальтики нижележащих участков кишечника от состояния переднего отдела. Видимо, по мере усиления раздражения последнего массой поступающей пищи, моторная активность первых увеличивается. Если интервал времени между поглощениями отдельных порций пищи уменьшается, то выход последующих порций задерживается. Надо полагать, что уменьшение промежутков времени в питании все больше стирает границы между первыми и последующими порциями, в результате чего речь уже может идти о более или менее однородном в количественном отношении питании. Что касается степени усвояемости пищи в зависимости от ее величины, то по данным Карзинкина, разница в усвоении малого и обильного корма настолько незначительна, что больше оснований говорить об отсутствии различия, чем о его существовании.

Таким образом, вопрос о влиянии количества пищи на пищеварение рыб (передвижение и усвоение пищи) еще далеко не решен и находится в стадии дискуссий и необходимости дальнейшего накопления фактического материала. Особенно это касается вопроса о скорости продвижения пищевых масс по кишечнику. Сущствующая же точка зрения на одинаковый результат усвоения при наполнении желудочно-кишечного тракта различным количеством пищи нам кажется достаточно убедительной.

Из факторов, влияющих на равнообразные стороны питания и пищеварения рыб, особого внимания заслуживает температура. Рыбы явля-

ются холоднокровными животными, обитателями водной среды. В силу того и другого, температура их тела почти совпадает с температурой окружающей среды. Поэтому всякое изменение последней влечет за собой перемену в интенсивности всех жизненных отправлениях рыбы и, в том числе, функции пищеварения.

Согласно наблюдениям различных исследователей, является совершенно бесспорным, что активность питания у рыб возрастает по мере увеличения температуры. При этом некоторые авторы отмечают здесь закономерность, которая в определенных температурных границах подчиняется правилу Вант-Гоффа. В этом направлении наиболее полно проведены экспериментальные исследования Хосзе веем. Его опытные рыбы увеличивали интенсивность потребления пищи при 20° и уменьшали в условиях 10°. Длительное пребывание в низких температурах постепенно понижало количество потребляемого корма. Постепенное увеличение потребления пищи наблюдалось при длительном пребывании рыб при 20°. Интересно отметить, что в различных температурах, меняющих интенсивность питания, изменения в весе тела рыб почти не наблюдалось. Постепенное увеличение приема пищи при повышении температуры с 1 до 20° показала и Бокова для воблы.

Не может быть никаких сомнений и в том, что для определенных групп рыб, а, может быть, и для каждого вида существуют строго очерченные температурные границы питания как в области низких, так и высоких температур. Температурный интервал возможного питания рыб, видимо, зависит главным образом от происхождения рыб и экологических условий обитания. Отдельные наблюдения в этом направлении указывают, что северные и южные формы по-разному относятся к низким и высоким температурам. При этом значение температуры настолько важно, что она определяет часто интенсивность питания или его полное прекращение на несколько месяцев. Более слабым местом в изучении этого вопроса является установление точных высоких и низких температурных границ для питания различных рыб, а также влияние на них различных условий. В связи с этим не совсем ясно определено понятие температурного оптимума питания, особенно для естественных условий обитания: или под ним следует понимать определенную температурную зону, в пределах которой возможно питание рыб с разной интенсивностью, или наивысшую температуру, при которой интенсивность питания достигает максимума, или же какую-то другую среднюю величину. Так, например, согласно результатам своих опытов Шейринг находит, что вьюн при 15—16° съедает пищи больше, чем при 22—23° и 8—9°. Поэтому для вьюна он считает оптимальной температурой питания 15—16°. Является ли для этой рыбы температура 16° оптимальной, после которой начинает падать интенсивность жизненных процессов, трудно сказать. Скорее всего, что это не так. Отсутствуют также прямые наблюдения за изменением питания в зависимости от предварительных температурных условий жизни. Предварительный температурный режим не может не сказаться на пороге чувствительности рыб и установлении новых температурных границ питания, что в естественных условиях может иметь место при смене времени года и даже дня и ночи.

Остается открытым вопрос о механизме действия температуры на интенсивность питания. Здесь можно иметь в виду как прямое ее влияние на органы, воспринимающие пищу, так и косвенное—через изменение чувствительности систем, регулирующих и координирующих функциональные отправления всего организма в целом. Важно было бы также разграничить роль температуры и других внешних и внутренних факторов, влияющих на интенсивность потребления пищи рыбой по сезонам и в различное время суток.

Влияние температуры на процессы пищеварения у рыб подробно изучалось многими исследователями. В отношении ферментов общий вывод, к которому приходят все авторы, заключается в констатации прямой зависимости их активности от температуры. Отличия в результатах исследований имеют место только в определении крайних границ и оптимальной температуры. Можно встретить в оригинальных работах указания на оптимальную переваривающую силу отдельных ферментов из экстрактов слизистых оболочек желудочно-кишечного тракта и ткани поджелудочной железы некоторых рыб при 20, 25, 35 и 40°. Отмечают также, наряду с постепенным повышением активности ферментов при повышении температуры, отсутствие различий в промежутке между 20 и 40°. Неоднократно можно встретить указания на неодинаковые показатели температурного оптимума для разных ферментов. Отмечен и такой факт, что при понижении температуры активность всех пищеварительных ферментов идет на убыль одинаково, но не равномерно: сильнее в области высоких, чем низких температур. Таким образом, если положительное решение вопроса об увеличении активности пищеварительных ферментов рыб с повышением температуры не вызывает никаких сомнений, то проблема оптимальной температуры для всех вообще и для отдельных ферментов в частности продолжает оставаться окончательно не решенной. Коштоянц в совместной работе с Коржуевым, имея в виду в значительной степени эту сторону вопроса, указывает пути возможного разрешения существующих противоречий. Авторы показали, что пищеварительные ферменты целого ряда рыб при продолжительности опыта в 24 часа имеют оптимум деятельности при 40°. В то же время указывается, что время воздействия фермента на субстрат, равное естественному сроку переваривания, приближает оптимум активности ферментов к температуре тела рыб. Далее было показано, что теплоустойчивость ферментов различных рыб далеко неодинакова и тем меньше, чем ниже температура среды их обитания. Таким образом, для установления оптимальной температуры пищеварительных ферментов рыб временному фактору должно придаваться большое значение. Из сказанного следует также, что температурный оптимум пищеварительных ферментов у различных рыб не может быть одинаковым и что в этом вопросе, наряду с временным фактором, имеют значение и экологические условия обитания животного. Видимо, длительное действие среды в определенном направлении вызывает довольно глубокие изменения в структуре ферментов. Возможно, что изменения касаются не всех ферментов в одинаковой степени, поскольку их роль для различных рыб, в зависимости от строения пищеварительного тракта и рода питания, не равнозначна. В связи с этим вполне допустимы различия в оптимальных температурах ферментов. Однако в этом

направлении сколько-нибудь тщательных исследований не проводилось. При изучении этого вопроса следует иметь в виду влияние различных посторонних примесей, могущих присутствовать в экстрактах, а также и влияние рН среды. Согласно исследованиям Фонка, оптимум рН фермента при разных температурах остается одним и тем же, но при разных рН показатели его активности в различных температурных условиях непостоянны. Высокая кислотность понижает эффект переваривания при 38° сильнее, чем при более низких температурах. Разрушающее действие на фермент щелочей сказывается сильнее при высоких температурах.

Обсуждаемый вопрос тесно связан с одной из общих проблем эволюционной физиологии, касающейся сходства и различия пищеварительных ферментов теплокровных и холоднокровных животных. Анализируя довольно многочисленную литературу, посвященную этому вопросу, следует отметить значительное преобладание мнений в пользу отрицания сходства ферментов этих двух групп животных. В то же время, при наличии такого единодушия, существуют большие разногласия в отношении критерия, определяющего специфичность ферментов. Чаще всего можно встретить указания на отличия в оптимальной температуре активности ферментов теплокровных и холоднокровных животных, или, при наличии одного оптимума, на различия в переваривающей силе ферментов при низких и высоких температурах, концентрации ферментов, неодинаковой степени переваривания субстрата и, в частности, белка, или в большей или меньшей степени сопротивляемости пищевого субстрата тому или другому ферменту, в реакции среды, во времени действия ферментов и, наконец, в теплоустойчивости их.

Фонк, подробно изучавший этот вопрос, считает, что существующее разнообразие мнений по поводу показателей различий ферментов основано на отсутствии учета роли реакций среды и ее оптимума, времени действия, наличия продуктов переваривания и влияния примесей, сопутствующих ферментам, находившихся в экстрактах из различных желез. Учитывая в своих опытах все это, Фонк приходит к выводу об идентичности протеолитических ферментов акул и млекопитающих. Неодинаковый оптимум действия ферментов холоднокровных и теплокровных животных и различие в их теплоустойчивости, которое констатируется многими авторами, Фонк объясняет применением различных субстратов, содержащих примеси, могущие изменить свойства ферментов, а также неодинаковой их концентрацией у теплокровных и холоднокровных. Фонк не предполагает о существовании у последних в структуре ферментов каких-либо существенных отличий.

Совсем к другому выводу приходит Пятницкий, который нашел у дельфина, имеющего температуру тела 38,5°, пепсин более устойчивый к температуре, чем у рыб. Он считает, что изменчивость пепсина не стоит в прямой зависимости от теплокровности или холоднокровности животных, а кроется в более глубоких причинах эволюции белка.

Нам кажутся наиболее вероятными те обобщения, к которым приходит Коштоянц на основании работ, проведенных им и его сотрудниками. Наряду с отрицанием полной тождественности пищеварительных ферментов холоднокровных и теплокровных животных, он предполагает между ними и черты сходства. Имея в виду эволюцию

позвоночных животных от холоднокровных к теплокровным, Коштоянц считает, что показателем общности происхождения ферментов тех и других животных является их одинаковый оптимум активности при 40° за 24 часа, а специфической особенностью ферментов, приобретенной в процессе эволюции, является неодинаковая их активность при разных температурах и различная теплоустойчивость. По мнению Коштоянца, основным критерием для сравнения сходства ферментов теплокровных и холоднокровных должно являться их отношение к температуре, как основному фактору, определяющему различия между этими двумя группами животных. Только такая постановка вопроса может правильно ориентировать исследование в этом направлении и привести к объективному разрешению стоящей проблемы. Однако, несмотря на ясность общей линии дальнейших исследований в современной литературе продолжает стоять целый ряд вопросов, которые требуют изучения. Особенно это касается выяснения значения примесей. Ряд авторов склонен из-за этого решение проблемы сходства и различия ферментов оставить до окончательного выяснения их химической структуры и возможности получения ферментов в чистом виде. Надо также еще иметь в виду совершенно другую постановку вопроса Благовещенским о сущности различного отношения к температуре ферментов одного наименования, но разного происхождения. По его мнению, филогенетическое старение, подобно индивидуальному, характеризуется уменьшением энергетического потенциала организмов, связанного с ухудшением качества ферментов.

Очень слабо освещен вопрос в литературе о значении температуры для секреторной деятельности пищеварительных желез.

Здесь мы имеем только отдельные указания на повышение вместе с температурой отделительной функции желез, основанные в большей степени на косвенных наблюдениях и предположениях. Скудность сведений по этому вопросу связана, очевидно, с отсутствием соответствующей методики исследования.

Вопросу зависимости от температуры скорости пищеварения у рыб посвящено несколько подробных исследований (Шейринг, Карзинкин, Бокова и ряд других). Все авторы для этой цели использовали методику учета срока пребывания пищи в кишечнике по установлению времени кормления и выхода каловых масс. Основные результаты всех исследований оказались одинаковыми. Они указывают на увеличение скорости продвижения пищи по кишечнику с повышением температуры. При этом в большинстве случаев констатируется подчинение этого процесса в известных температурных границах правилу Вант-Гоффа, т. е. увеличение скорости пищеварения в 2—3 раза при повышении температуры на 10°. Наряду с этим встречается ряд указаний на то, что за пределами определенной оптимальной температурной области у рыб имеют место нарушения в питании. У вьюна, например, при 27—30° захватываемая пища выбрасывается обратно, а при 7—8° в скорости прохождения пищи по кишечнику наблюдаются большие колебания. По мнению Шейринга, для этой рыбы указанные температуры являются пограничными для жизни. Неисключена возможность значительных изменений скоростей пищеварения и в границах оптимальных температур. Так, по данным Карзинкина, у рыб

наблюдаются случаи увеличения скорости продвижения пищи по кишечнику более чем в 2 раза при изменении температуры с 10 до 15,7°. В последнем случае приходится говорить о явном несоответствии правилу Вант-Гоффа уже в условиях обычной для жизни рыб температуры. Нам кажется, что использование температурного коэффициента (Q_{10}), характеризующего зависимость скоростей химических реакций от температуры, для таких сложных физиологических процессов, как питание и пищеварение, в которых принимает участие целый ряд органов и систем, по меньшей мере неосторожно. Здесь, в конечном итоге, мы являемся свидетелями явной вульгаризации сложных жизненных процессов, сведения их до закономерностей простых химических реакций. Если попытки применения правила Вант-Гоффа, при изучении работы отдельных органов с целью установления химической природы их деятельности, встретили справедливую критику (Ельцина, 1940), то тем более недопустимо применение этого правила к акту питания, который является одним из важнейших жизненных процессов и выполнение которого связано с поведением всего организма в целом. Нельзя ограничивать акт питания рамками химических закономерностей, хотя бы и в зоне оптимальных для животного температур. Совершенно о другом должны говорить наблюдаемые закономерности в жизнедеятельности холоднокровных организмов и, в частности, рыб в условиях различных температур, даже если они на первый взгляд и совпадают с правилом Вант-Гоффа. Трудно себе представить, чтобы у животного с переменной температурой последняя не вызвала в его жизненных отправлениях закономерных изменений. В противном случае их существование было бы невысказано. Но установление определенной закономерности для деятельности отдельных органов или одной стороны какой-нибудь комплексной функции не сможет вскрыть ее сущности. Этот вопрос необходимо рассматривать по крайней мере одновременно для нескольких сторон деятельности всей системы, направленной к выполнению одной задачи. Если их отношение к температуре будет тождественно, то смысл закономерности приобретает понятное значение для организма в целом. В этом свете представляют большой интерес указания на нарушение при крайних низких и высоких температурах акта питания и появление больших колебаний скорости прохождения пищи по кишечнику. Эти нарушения, видимо, не определяются еще вредным действием температуры на организм в целом, так как он продолжает существовать и при дальнейшем согревании и охлаждении, а вызывается появлением неодинакового отношения к температуре отдельных сторон деятельности одной сложной функции. Не менее интересен факт изменения скорости выхода первых и последних порций пищи при повышении температуры, с сохранением одного интервала времени между ними (Карзинкин). Заслуживает большого внимания комплексное рассмотрение влияния повышения температуры на все основные стороны пищеварения (секреторной деятельности желез, активности ферментов, моторики кишечника, переваривания пищи) (Никольс). К сожалению, в последнем случае не отмечается степень усиления каждой из этих функций. Сюда же относятся факты, констатирующие одновременное увеличение скорости пищеварения и потребления пищи при повышении температуры. При

этом, с нашей точки зрения, заслуживают большого внимания указания на одинаковый процент общего усвоения пищи рыбой в пределах $7-15^{\circ}$ и $20-26^{\circ}$, при незначительном изменении в границах от 15 до 20° . Для азота же отмечено одинаковое усвоение при всех упомянутых выше температурах (Бокова). Последний факт наиболее отчетливо демонстрирует одинаковое отношение к температуре скоростей переваривания, продвижения и всасывания пищи в кишечнике.

Что касается температурных границ и оптимума для скорости пищеварения, то надо полагать, что и то и другое у различных рыб будет неодинаковым и должно определяться, главным образом, условиями обитания. Нельзя не согласиться с Ганко, указывающим на различные температурные пороги прекращения пищеварения у форели и карпа в связи с различными естественными температурными условиями их обитания.

Из других внешних факторов, влияющих на пищеварение, следует отметить содержание в воде кислорода, но его значение пока окончательно не выяснено. Исследования Карзинкина находятся в противоречии с данными Каревич и Боковой. По первому, недостаток кислорода ускоряет продвижение пищи по кишечнику, по данным вторых—его дефицит приводит к резкому замедлению.

* * *

Подводя в общих чертах итоги основной литературе по физиологии пищеварения рыб, приходится констатировать, что при наличии значительного фактического материала, касающегося состава ферментов в различных отделах пищеварительного тракта рыб, механизм отделения пищеварительных соков и моторная функция кишечника остаются почти неисследованными. Кроме того, та огромная работа, которая проведена многочисленными исследователями на протяжении более чем ста лет по изучению пищеварительных энзимов рыб, вследствие встречающихся на каждом шагу противоречий в самом фактическом материале, не приблизила сколько-нибудь этот вопрос к окончательному решению. Больше того, и в наши дни продолжается это топтание на месте, а новые факты, то подтверждающие, то отрицающие ранее высказанные положения, все больше и больше затемняют общую картину.

При строго критическом анализе всего материала возникают серьезные затруднения для объективного составления более или менее полной характеристики физиологии пищеварения рыб. Почти по всем вопросам можно говорить только предположительно, с некоторой долей вероятности. Часто без субъективной оценки того или иного исследования нельзя склониться к выбору нужного факта из целого ряда противоречащих ему. Иногда же представление о явлении основывается на единственном случае, описанном в литературе. Возможно, что и аналогия с высшими животными, для которых твердо установлены основные понятия по физиологии пищеварения, не редко предопределяет решение соответствующих вопросов для рыб. Все это в той или иной степени находит отражение в учебных пособиях по зоологии, ихтиологии и физиологии, дающих характеристику физиологической части пищеварения рыб.

Сказанное свидетельствует о том, что изучение физиологии пищеварения у рыб уже давно переживает кризис, вызванный ограниченностью методов исследований.

Способ экстрагирования слизистых оболочек пищеварительного тракта в том виде, в каком он применялся и продолжает сейчас применяться для решения целого ряда вопросов, изжил себя и требует усовершенствования. А отсутствие до самого последнего времени работ в направлении разработки новых методов ограничивало возможность изучения целого ряда других сторон функции пищеварения у рыб. Таким образом, несмотря на сравнительно большую историю разработки вопроса физиологии пищеварения рыб, этот раздел сейчас продолжает находиться в стадии накопления фактов. В связи с этим в настоящее время глава о пищеварении в физиологии рыб не может сколько-нибудь полно и эффективно участвовать в разработке проблем эволюционной физиологии. Сравнение пищеварения рыб с таковым высших позвоночных не может быть полноценным, поскольку в последнем случае много ясного, а в первом почти всё основано на предположениях.

В работах Фонка имеется попытка дать сравнительно-физиологический анализ процесса пищеварения. Он, констатируя недостаточность наших знаний о пищеварительной функции поджелудочной железы и кишечника рыб, стремился преодолеть ограниченность существующих методов исследования данного вопроса. Путем сравнения активности различных ферментов в экстрактах слизистой кишечника и ткани поджелудочной железы, Фонк приходит к выводу об адсорбционной природе ряда ферментов, открытых ранее в кишечнике. Затем, на основании сравнения силы ферментов и их места нахождения у различных рыб и у высших позвоночных, он считает, что у рыб пищеварение в своих главных чертах проходит так же, как и у млекопитающих. Различия он видит в строении желудочных желез, отсутствии желез в кишечнике у рыб, наличии у рыб безжелудочных представителей. Он отмечает различия и в активности ферментов рыб и млекопитающих. Так, пепсин более активен у щуки, в сравнении со свиньей. Отличия он видит и в относительной длительности пищеварения, которая у рыб более продолжительна и определяется внешней температурой. Из представителей рыб наибольшее сходство в пищеварении с млекопитающими Фонк находит у акул как по силе ферментов, так и по оптимуму их действия. Среди рыб различия наблюдаются, по его мнению, между хрящевыми и костистыми, которые как бы делят пищеварение рыб на два типа.

Как уже отмечалось выше, Фонк находит, что рыбы по распределению ферментов в различных участках пищеварительного тракта занимают как бы промежуточное положение между беспозвоночными и высшими позвоночными животными. Если у первых могут быть случаи нахождения всех ферментов в одном месте, а у вторых они вырабатываются различными железами, расположенными вдоль всего пищеварительного тракта, то рыбы, напоминая в основном высших позвоночных, по распределению карбогидраз приближаются к беспозвоночным.

Приведенные сравнительно-физиологические наброски Фонка более основаны на догадках, чем на фактах, и не идут дальше рабочей

гипотезы. Выделение рыб в особую группу по распределению пищеварительных ферментов требует более основательных доказательств. Кроме того, последнее утверждение не считается с фактом присутствия в одном месте, т. е. в поджелудочной железе высших позвоночных всех основных ферментов (трипсина, эрепсина, химозина, амилазы, мальтазы, лактазы, и липазы), могущих обеспечить полное переваривание пищи.

Наличие ряда особенностей в строении пищеварительного тракта у рыб должно указывать на некоторую функциональную его специфичность, но физиологические доказательства этому весьма неопределенны.

Нам кажется, что сейчас не настало еще время для окончательных теоретических обобщений в сравнительно-физиологическом разрезе по вопросу о ферментном составе и их распределении в пищеварительном тракте животных и, в частности, о том месте, которое занимают в этом вопросе рыбы. Слишком мало для этого проверенного и прочно установленвшегося фактического материала не только по рыбам, но и другим низшим позвоночным животным. Без устранения этих пробелов невозможны широкие сравнительно-физиологические и биохимические выводы. Для рыб необходимо уточнить состав ферментов в отдельных участках пищеварительного тракта и особенно для кишечника на большом материале, с учетом всех особенностей морфологического и экологического характера.

Однако нельзя сказать, чтобы факты по физиологии пищеварения рыб совсем не могли служить предпосылкой для отдельных сравнительно физиологических обобщений. Так, упомянутые выше весьма интересные выводы Х. С. Коштыянда о путях эволюции пищеварительных ферментов отчасти базируются на рыбах, но этот вопрос имеет более широкое значение и касается проблемы сходства и различия ферментов холоднокровных и теплокровных животных.

Таким образом, основной задачей ближайших исследований по физиологии пищеварения рыб должно являться дальнейшее накопление и проверка уже добытых фактов на базе усовершенствования старых методов исследования и разработки новых.

ЧАСТЬ II

Исследования автора по физиологии пищеварения рыб

Наши экспериментальные исследования по физиологии пищеварения рыб состоят из следующих основных разделов:

1. Разработка методики прижизненного изучения пищеварения.
2. Изучение двигательной функции и состава пищеварительных ферментов в различных участках кишечника.
3. Определение зависимости активности ферментов и моторики пищеварительного тракта от количества и качества пищи.
4. Изучение влияния температуры на активность пищеварительных ферментов, моторную функцию кишечника и интенсивность приема пищи.

1. Методика и объект исследования

Применяемой в наших опытах методике определения ферментативного состава пищеварительных соков рыб, а также исследования у них других сторон деятельности кишечного тракта мы придаем особо важное значение.

Методическая сторона вопроса физиологического эксперимента почти всегда является решающим этапом в выполнении поставленной задачи. При этом удача научных открытий и их значимость, а также широкие перспективы дальнейших исследований всегда были связаны с оригинальностью и простотой применяемого метода. Такого рода примеры в истории физиологической науки встречаются почти на каждом шагу. Если взять раздел физиологии пищеварения у высших животных, то единственным и неповторимым образцом в этой области будут гениальные работы школы академика Ивана Петровича Павлова (1924). Не преувеличивая можно сказать, что к началу его научной деятельности глава пищеварения в физиологии животных и человека была почти не разработанной. Проводившиеся до Павлова исследования базировались на примитивной методике получения экстрактов из органов пищеварения или выкачивания зондом содержимого пищеварительного тракта, а также на острых опытах, которые не давали полной уверенности в объективности полученных фактов и слишком сужали возможности познания многосторонней и сложной деятельности всего комплекса вопросов пищеварения. С другой стороны, применяемые до Павлова хронические методы наблюдения, основанные на фистульной методике (Басов, Гейденгайн) были в значительной мере случайными и не получили дальнейшего развития. Только Павлов сумел понять значение этого метода и довести его до совершенства. Фистульный метод Павлова, будучи простым и легко доступным,

оказался совершенным потому, что с его помощью стало возможно изучение основных отделений пищеварительной системы на организме как целом при его нормальной жизнедеятельности.

Таким образом, оперативно-хирургический метод дал возможность школе Павлова в течение ряда лет шаг за шагом объективно нарисовать сложную картину деятельности основных пищеварительных желез собаки и открыть широкие перспективы для дальнейших исследований в этом направлении. Последнее уже нашло свое отражение в трудах целого ряда советских физиологов и прежде всего в многочисленных работах И. П. Разенкова (1948) и его учеников. Разработанный Павловым метод хронического исследования пищеварительной функции приобрел универсальное значение. Он не без успеха применяется для познания функции пищеварения у значительного числа представителей наземных позвоночных животных.

Что касается рыб, то изучение их физиологии очень часто требует особого подхода в связи с их водным образом жизни.

Состояние наших знаний по физиологии пищеварения рыб охарактеризовано достаточно подробно выше. Мы не можем сказать, что в этой области делалось мало. Наоборот, если судить по числу работ, то их окажется больше чем достаточно. В то же время, учитывая встречающуюся на каждом шагу противоречивость полученных различными авторами данных и значительную односторонность решаемых ими проблем, приходится говорить все же об ограниченности сведений по физиологии пищеварения рыб. Объяснение этому, нам кажется, нужно искать в дефекте той методики, которая лежала в основе всех предыдущих исследований в этой области. В самом деле, что в основном изучалось и как изучались до сих пор процессы пищеварения рыб? Главный вопрос, который стоял многие десятилетия перед исследователями, был вопрос о ферментном составе пищеварительных соков, вырабатываемых отдельными участками желудочно-кишечного тракта рыб. Конечно, это задача первой необходимости, но трудности ее решения упирались в своеобразие объекта исследования, а отсюда — в выбор методики.

На всем протяжении истории изучения этого предмета до наших дней мы неизменно встречаемся с неизбежным применением метода приготовления экстрактов из слизистых оболочек, а иногда из всех вместе взятых слоев, слагающих толщу желудочно-кишечного тракта рыб. Полученные таким образом настои на разнообразных растворителях служили для испытания активности ферментов.

Излагая выше состояние наших знаний по физиологии пищеварения рыб, мы, как правило, характеризовали те методы, которыми пользовались авторы в своих исследованиях. Остановимся здесь для иллюстрации только на некоторых.

Так, например, Декер (1887) готовил на 0,1% растворе соляной кислоты экстракты из слизистых различных отделов пищеварительной трубки многих костистых рыб и испытывал их на субстрате, состоящем из сырого фибрина, окрашенного кармином.

Кнауэте (1891—1907) готовил экстракт из мелко растертого гепатопанкреаса карповых, который настаивал на глицерине с известковой водой. Обработанная затем хлороформом и раствором соды смесь отфильтровывалась и испытывалась на переваривание различных пищевых веществ (мясная мука и т. д.).

Крюгер (1904) получал водный экстракт поджелудочной железы *Gadus morhua* и испытывал его на белок (в метловских палочках), на прованское масло и на крахмал. Появление жирных кислот определялось по изменению цвета лакмуса, находящегося в масле, а образование сахара — реактивом Фелинга.

Херверден (1908) изучал глицериновый экстракт слизистой желудка *Raja* и *Acanthias* на липолитический фермент при действии на 1% раствор монобутирина, который титровался n 10 NaOH.

Фонк (1927), Коштоянц и Коржув (1934) готовили глицериновые экстракты из различных отделов желудочно-кишечного тракта рыб, а Коржув (1936) приготавливал экстракт прямо из целого кишечника рыб.

Это далеко не полный перечень работ, использовавших метод экстрагирования для изучения состава и активности пищеварительных ферментов у рыб.

Широкое применение этого метода в подобного рода исследованиях вызывалось отсутствием чего-либо другого, более совершенного. Но его дефективность для решения целого ряда вопросов довольно резко бросается в глаза и не требует особых доказательств. Приготовление экстрактов из слизистой кишечника или из какой-либо другой ткани, отделяющей пищеварительный сок, наряду с внесением всевозможных примесей, не гарантирует от обнаружения и изучения свойств ферментов, не имеющих никакого отношения к составу секрета изучаемого органа или ткани.

Успешное разрешение проблемы очистки ферментов от примесей и получение их в чистом виде сможет устранить только часть недостатков в этом методе.

Ограниченность обсуждаемого метода в применении его к изучению физиологии пищеварения у рыб заключается еще и в том, что определение активности ферментов и влияние на нее всевозможных факторов возможно только в условиях пробирки, изолированно от организма.

Сознание недостатков метода использования экстрактов для изучения пищеварения у рыб и желание приблизить условия опыта к более естественной обстановке, заставляло некоторых исследователей искать других путей в этой области.

Еще Спалланцани (1785) пытался применить стеклянные трубочки, набитые мясом, для определения характера пищеварения в желудке живых рыб. Указанные трубочки вкладывались в желудок через глотку и спустя некоторое время, после умерщвления рыб, вынимались для анализа.

Ришо (1878) для получения чистого желудочного сока промывал дистиллированной водой желудка живых или только что убитых рыб. Появление небольшого количества слизи кислой реакции увеличивалось после предварительного нагревания желудка до 40°. Сам автор пришел к выводу, что образуемый сок появляется в результате самопереваривания поверхностного слоя слизистой желудка.

Вейндянд (1900—1901) получал желудочный сок с помощью стеклянного сифона у голодных и накормленных акул и скатов.

Поддьянти (1912) прикладывает к отдельным участкам слизистой желудочно-кишечного тракта агаровые столбики, которые впитывают в

себя отделяемые соки. Затем агар растворялся, и ферменты выходили в раствор, где они определялись по их действию на тот или иной субстрат.

Дальше такого рода попыток поиски новых методов для получения натуральных пищеварительных соков не пошли. Они же сами по себе были настолько примитивны и грубы, что часто приводили к неправильным выводам о ферментном составе отдельных участков пищеварительного тракта рыб.

Наряду с этим был выполнен ряд более удачных работ, базировавшихся на методике, дающей возможность изучать пищеварение при жизни рыб в условиях, близких к естественным. Сюда относятся группа исследований и в том числе Кнауте (1907) по определению степени переваривания и усвоения пищи в различных участках пищеварительного тракта, Карпевич и Боковой (1934, 1936, 1937) по изучению темпов переваривания пищи, ее продвижения и изменения pH среды в отдельных участках желудочно-кишечного тракта. В указанных случаях накормленные рыбы через известный промежуток времени вскрывались, и застигнутый этап пищеварения фиксировался тем или иным способом (химическим, макро- и микроморфологическим, весовым и т. д.). Не лишена известной новизны методика определения скорости продвижения пищи по кишечнику у рыб, сущность которой заключается в учете времени от начала поглощения корма до выхода его остатков из анального отверстия (Шейринг, 1923, Карзинкин, 1932, 1935 и др.). Можно указать на применение гистологического метода, которым пользовались Радеке (1889), Херверден (1908) и некоторые другие исследователи для определения редорбции жира эпителием слизистой желудка.

Перечисленные методы, хотя и ограничивают круг вопросов, подлежащих разрешению и очень часто страдают неточностью, но они все же значительно расширяют наши возможности для более полного познания функции пищеварения у рыб.

Попытка применения других методов, получивших широкое распространение в физиологии высших позвоночных животных, как, например, метод Магнуса для изолированной кишки, мы встречаем в работе Коштоянца, Музыкантова и Митрополитанской (1934) и у некоторых других авторов. Бабкин (1928, 1929, 1934) в условиях острого опыта изучал влияние нервной системы на моторную и секреторную функцию желудка ската. Наконец, Сулима (1919) применил фистульную методику для исследования пищеварения в желудке и кишечнике у акул. Он даже пытался получить изолированный маленький желудочек по Павлову. Но все такого рода попытки или были оставлены из-за постигшей их неудачи, или только находятся в начальной стадии разработки.

Если говорить о неудачах в использовании методов, применявшихся ранее для других животных, то нам кажется, что основная причина здесь заключается в отсутствии учета специфики всех сторон жизнедеятельности изучаемого организма. Разработанный Павловым метод для исследования процессов пищеварения у высших позвоночных животных, в частности для собак, не может быть перенесен полностью на всех животных и особенно на рыб. Вряд ли Сулима добился успеха на

маленьком изолированном желудочке акулы, если бы даже эта операция ему и удалась в полной мере.

Мы при выработке методики изучения физиологии пищеварения рыб руководствовались в принципе павловским подходом к решению поставленной задачи—наблюдением в условиях хронического опыта на целом организме, по возможности при его нормальной жизнедеятельности,—но старались при этом учесть специфику изучаемого нами организма. Нам нужен был метод, который в условиях, максимально приближающихся к нормальной жизнедеятельности рыб, дабы объективные показатели некоторых сторон их пищеварительной функции; метод, который позволил бы испытывать активность натуральных пищеварительных соков, а не экстрактов из слизистых, находящихся в пробирке; метод, дающий возможность изучать влияние различных внешних факторов не на изолированные от организма отделы пищеварительного тракта и продукты его жизнедеятельности, а естественно связанные с ним; наконец, метод, который должен был быть простым и в то же время не исчерпывающим себя на разрешении одного или немногих вопросов, а представляющий широкие перспективы для дальнейших исследований, даже, может быть, не только на рыбах, но и на других животных, близких к ним по ряду признаков.

В настоящее время мы имеем достаточно фактов, дающих право утверждать, что поставленную задачу нам в значительной степени удалось разрешить и что предлагаемый метод удовлетворяет в основном перечисленным выше требованиям. Мы понимаем, конечно, что только им нельзя решить всех вопросов столь сложной деятельности пищеварительной системы, но думаем, что для изучения некоторых сторон этой функции он вполне пригоден и является полезным дополнением к числу уже существующих методов.

Разработанная автором методика очень проста. Сущность ее заключается в пропускании у живой рыбы через ее нормальный или измененный хирургическими приемами пищеварительный тракт стеклянной трубочки, наполненной тем или другим веществом, способным подвергаться воздействию ферментов пищеварительных соков. Нетрудно заметить, что таким способом представляется возможность одновременно учитывать двигательную и переваривающую активность кишечника.

Для более полной характеристики методики остановимся подробнее на ее деталях.

Предлагаемая методика разработана на сибирском ельце (*Leuciscus leuciscus baicalensis*), о биологии и строении пищеварительного тракта которого подробно будет сказано ниже. Сейчас укажем только, что это небольшая пресноводная безжелудочная рыбка, кишечник которой представляет собой трубку, делающую две петли на всем своем протяжении.

Упомянутые выше стеклянные капилляры, предназначенные для пропускания их через кишечник рыб, представляют собой ни что иное, как известные меттовские палочки, предложенные в лаборатории И. П. Павлова Меттом (1889). Меттовские или так называемые белковые палочки употреблялись для определения силы действия пепсина и трипсина, а затем, по предложению Глинского и Вальтера

(1897), в виде крахмальных палочек—для определения силы амилолитического фермента. Для наших целей мы готовили меттовские палочки главным образом из белка куриного яйца, плазмы крови, крахмала, густо подкрашенного метиленовой синькой, и из топленного свиного сала.

Белковые палочки готовились по-разному. Вначале, прямо в капилляр, диаметром 2—2,5 мм, натягивался ртом белок куриного яйца. Наполненные белком трубочки погружались в воду, нагретую до 95°. В силу того, что изготовленные таким образом палочки содержали значительное число воздушных пузырьков и недостаточно хорошо переваривались, вследствие высокой концентрации белка, способ их приготовления был несколько изменен. Свежий куриный белок без примесей желтка собирался в фарфоровую чашечку и освобождался от оболочек при помощи многочисленных надрезов ножницами всей белковой массы. Для этой же цели белок пропускался через двойной слой марли. К процеженному белку прибавлялась $\frac{1}{10}$ часть физиологического раствора. Полученная смесь фильтровалась через фильтровальную бумагу в течение суток. Далее, для удаления пузырьков воздуха фильтр помещался в эксикатор с пониженным давлением, достигаемым выкачиванием воздуха водоструйным насосом. Спустя 15—20 часов белок извлекался из эксикатора и набирался в стеклянные капилляры, диаметром около 2 мм, которые тут же опускались в воду, нагретую до 90—95°C. В горячей воде палочки находились 5 минут, затем концы их заклеивались менделеевской замазкой и помещались в сосуд с водой для хранения. В таком виде белковые палочки были готовы к употреблению.

Наиболее удобными для наших целей были белковые палочки из кровяной плазмы. Способ их приготовления был проще и они легче переваривались протеолитическими ферментами рыб. Добытая кровь из сонной артерии собаки или кролика, или просто из надреза уха у последнего, центрифугировалась в течение 3—5 мин. Затем плазма насасывалась в капилляры, в которых она свертывалась в горячей воде. Палочки заготавливались впрок и сохранялись так же, как и предыдущие. Крахмальные палочки изготовлялись путем натягивания в капилляры горячей массы, приготовленной путем нагревания и непрерывного помешивания стеклянной палочкой 4% водного раствора крахмала с некоторым количеством метиленовой синьки. Присутствие последней было необходимо для более четкого определения границы переваривания крахмала. Изготовленные крахмальные палочки на концах закрывались менделеевской замазкой и хранились в холодной воде. Их пригодность для употребления сохранялась в течение 2—3 дней. Жировые палочки приготавливались из свиного сала. Растопленный жир натягивался в капилляры и хранился в застывшем виде на холоду.

В отдельных случаях мы готовили желатиновые палочки, для чего раствор желатины определенной концентрации набирался в капилляр, где она застывала и обычным путем сохранялась некоторое время.

Палочки непосредственно перед опытом нарезались с помощью мелкого напильника на кусочки длиной 0,5—0,6 см и, после легкого стачивания острых краев тем же напильником, помещались в часовое стеклышко с небольшим количеством воды для предупреждения от подсыхания краев находящегося в трубочках вещества. Вслед за этим

наступала „зарядка“, т. е. введение палочки в пищеварительный тракт рыб. Для этого рыба левой рукой извлекалась из сосуда с водой, а правой, с помощью пинцета, который на концах имел небольшие углубления в виде желобков для укрепления палочки, через полость рта и глотку вводилась палочка в передний отдел кишечника рыб. Признаком осуществления этого акта являлось ощущение специфического звука, вызываемого соприкосновением концов пинцета с глоточными зубами. Затем пинцет раскрывался и резким движением вынимался. После этого рыба помещалась на 10—15 минут в отдельный сосуд с водой для проверки удачи „зарядки“. Такой контроль необходим, так как иногда рыба выбрасывает палочку обратно. Это происходит от того, что во время вытаскивания пинцета в некоторых случаях палочка следует за ним и оказывается в глотке или полости рта. Вообще благоприятный исход „зарядки“ удается после некоторой тренировки. При отсутствии опыта возможны даже случаи прободения кишечника пинцетом.

Дальше устанавливается наблюдение за моментом выхода палочки из анального отверстия или через строго определенное время определяется место ее нахождения в кишечнике после умерщвления рыбы и ее вскрытия. С помощью миллиметровой линейки и лупы устанавливается число миллиметров переваренного субстрата в покинувшей кишечник или извлеченной из него стеклянной трубочки.

Для изучения влияния пищи на моторику и переваривающую силу ферментов кишечника рыба предварительно, перед введением палочки, получает естественным или искусственным путем пищу. В последнем случае ей с помощью пинцета или другого специального приспособления вводят, так же как и палочку, в передний отдел кишечника определенную порцию корма. В том случае, когда требуется установить влияние на указанные стороны пищеварительного процесса каких-либо внешних факторов, в частности, температуры, то „заряженные“ рыбы помещаются в соответствующие условия, например, в аквариумы с различной температурой воды, в которых они и находятся до выхода палочки из анального отверстия. Другие детали методики, имеющие частный характер, будут изложены ниже при описании соответствующих опытов.

Вторая часть предлагаемой методики заключается в искусственном нарушении целостности пищеварительного тракта рыбы. Последнее делалось с целью выяснения значения его отделов в общем процессе пищеварения. Для этого у рыб перевязывался желчный проток и на фоне прекращения поступления желчи в кишечник пропускалась через него палочка. В других случаях выводился в кожную рану просвет кишки. С помощью последнего приема представлялась возможность испытывать моторную и ферментативную активность отдельно для краниального и каудального отделов пищеварительной трубки. Подробное описание указанных операций будет приведено в следующем разделе. Здесь еще только отметим, что последующее изучение физиологии пищеварения рыб мы не мыслим без дальнейшего совершенствования методики, пути которого нам до некоторой степени уже сейчас ясны. Они должны идти в двух направлениях. Во-первых, по линии поисков и изготовления новых субстратов, которые в температур-

ных границах жизни рыб могли бы удерживаться в стеклянных капиллярах и расщепляться ферментами, действующими на промежуточные продукты переваривания питательных веществ.

Во вторых, по линии совершенствования хирургических приемов, которые дали бы возможность в более широких пределах варьировать изменения в самом желудочно-кишечном тракте рыб для дифференцированного его изучения, а также для воздействия на другие органы и ткани с целью изучения в условиях хронического опыта их роли в пищеварении рыб. Выполнение последней задачи идет рука об руку с воздействием на организм рыб различных фармакологических веществ.

Кроме основной методики, которой было посвящено предыдущее изложение, мы в нашей работе для разрешения некоторых дополнительных вопросов пользовались другими методами, подробная характеристика которых дается при описании соответствующих экспериментов.

Остановимся на краткой характеристике объекта исследования.

В качестве основного объекта исследования был избран, как уже указывалось выше, сибирский елец (*Leuciscus leuciscus baicalensis*), принадлежащий семейству *Cyprinidae* (карповых). Наш выбор этой рыбы обусловился некоторыми благоприятными для эксперимента ее особенностями. Сюда прежде всего относятся: изобилие ельца в р. Томи—ближайшем от нас водоеме, удобство содержания его в массовом количестве в аквариумах из-за неприхотливости и небольшого размера, значительная выносливость его к неблагоприятным условиям и особенно к различным экспериментальным воздействиям, в том числе и хирургическим вмешательствам, простота строения пищеварительного тракта, что на первых порах для разработки нашей методики представляло большие удобства. Все эти преимущества взяли верх над одним существенным недостатком,—малым размером тела ельца, что создавало нам большие затруднения при выполнении некоторых операций, необходимых для постановки хронических опытов.

Приведем краткую характеристику биологии сибирского ельца, согласно данным ряда литературных источников (Берг, 1932; Романова, 1949; Дрягин, 1948; Сальдау, 1949 и др.).

Leuciscus leuciscus baicalensis широко распространен в Обском бассейне. Он одинаково хорошо обитает в горных и быстрых, и медленно текущих таежно-равнинного типа реках, а равно и в озерах, начиная от типично горных до степных. Будучи в основном пресноводной рыбой, он встречается в небольшом количестве и в озерах с соленостью до 0,5‰.

Вид *Leuciscus leuciscus* (сибирский елец является его подвидом) распространен во всех реках бассейна Балтийского моря и Ледовитого океана от Камы до Печоры, реках бассейна Черного моря от Дуная до Дона включительно. Длина его может достигать 250 мм, а вес до 0,5 кг. Почти все представители рода *Leuciscus* являются типичными пресноводными рыбами. В кишечнике ельцов находят водных личинок, насекомых, поденок, фриганид, а иногда икру и мальков других рыб. Молодь питается растительными организмами и мелкими водяными личинками.

Разнообразие условий обитания сибирского ельца приводит к образованию, наряду с низкоспинной формой, высокоспинной формы. Для некоторых водоемов характерна рыба с полунижним ртом, в отличие от конечного рта типичного ельца. Окраска тела и плавников не лишена значительных вариаций. У ходового ельца плавники во время нереста ярко окрашены в оранжево-красный цвет, в то время как у постоянно обитающего в реке они слегка красноваты или даже прозрачны. Елец пойменных озер, в отличие от речного, — темнее.

Массовых передвижений ельца не наблюдается, если не считать миграции на короткое расстояние вверх по реке к месту нереста.

Величина промыслового ельца в р. Томи колеблется от 9 до 18 см. Максимальные размеры ельца достигают 23 см (в Нарымской Оби). Вес его колеблется соответственно в пределах от 30 до 223 г. Половых различий в росте не наблюдается. Ельцы могут достигать 9-летнего возраста. При этом в разных проточных водоемах и в зависимости от сезона встречаются различные возрасты. Старые ельцы преимущественно держатся в Оби, в Томи летом встречаются рыбы до трех лет, а весной и осенью — более старые возрасты.

Характер питания ельца до некоторой степени зависит от возраста. Сеголетки потребляют до 95% пищи, состоящей из планктона; годовики начинают потреблять 30% бентоса (главным образом, хирономид). Озерная молодь питается преимущественно зоопланктоном (главным образом, *Cladocera*), а обитатели текучих вод фитопланктоном. Различия зависят от изобилия соответствующего корма. Взрослый елец сразу после вскрытия реки, передвигаясь к месту нереста, поедает пищу в небольшом количестве, но весьма разнообразную (различных представителей *Chironomidae*). После спада воды в пойменных водоемах он питается зообентосом, главным образом *Chironomidae*, затем *Diatomeae*. На втором месте стоят моллюски. В Нарымской Оби ельца считают бентофагом. В Телецком озере в желудке ельца находили моллюсков, личинок ручейников, воздушных насекомых, детрит, водорослей, семена высших растений. В р. Томи мальки до 9 мм длины летом питаются главным образом *Pediastrum*, а большей величины (17,6—21,2 мм длины) — личинками *Chironomidae*.

Данные о значении температуры для питания ельца отсутствуют. Половой зрелости елец в р. Томи достигает в возрасте 2, а иногда 3 лет, в других водоемах лишь к 3 и даже к 5 годам. Его плодовитость на 1 г веса тела колеблется от 85 до 113 икринок. Нерест ельца в р. Томи начинается с конца апреля, достигая максимума в половине мая, и продолжается всего несколько дней при температуре воды от 5 до 7,5°.

Промысловое значение ельца в водоемах Обского бассейна колеблется от 7 до 45% по отношению ко всей добыче рыб в отдельных районах. Максимальный промысел приходится на р. Томь.

По описанию Берга (1932) представители вида *Leuciscus leuciscus* имеют невысокое тело, покрытое средних размеров чешуей. Грудные плавники небольшие. Рот нижний, вершина его находится на уровне нижнего края глаза. Глоточные зубы гладкие, без зазубрин. Лоб выпуклый; рыло короткое, длина его меньше ширины лба. Жаберные тычинки — короткие и немногочисленные (6—9).

Специального описания строения пищеварительной системы ельца в литературе не нашли. По нашим наблюдениям, его пищеварительный тракт представляет безжелудочную простую кишечную трубку с диаметром в начальном отделе у экземпляров средней величины не более 1 см, который постепенно уменьшается в каудальном направлении. Кишка на всем своем протяжении в передней ее части образует два колена. Небольшой отрезок передней кишки, идущий в каудальном направлении, сначала загибается в сторону головы, а затем вскоре вновь поворачивается и без каких-либо изгибов доходит до анального отверстия. Длина кишки на 0,5—1 см короче всей длины тела рыбы. В самом начале кишки, отступая от глотки не более как на 0,5 см, впадают в нее с дорзальной стороны протоки поджелудочной железы и желчного пузыря. Печень представляет собою довольно объемистый орган, нежная ткань которого расположена основной своей массой с правой стороны, покрывая почти весь передний отрезок кишки, вместе с обоими коленами. Желчный пузырь в наполненном состоянии зеленовато-темного цвета и хорошо виден на поверхности печени с правой стороны. Его размеры сходны со средней величины горошины. Пустой желчный пузырь скрыт в массе печени.

Благодаря любезности Л. Н. Жинкина, взявшего на себя труд просмотреть гистологическое строение кишечника ельца, мы можем дать краткую характеристику гисто-морфологической стороны вопроса.

Для исследования были взяты кусочки кишки сразу за местом впадения желчного протока, затем в средней части кишечника и в начале последней ее четверти. Фиксация производилась с помощью жидкости Ценкера. Парафиновые срезы окрашивались гематокилином с эозином.

Внимательный просмотр препаратов показал следующее. В исследованных участках кишечника отсутствуют продольные складки. В переднем отделе имеются глубокие крипты, которые к заднему концу постепенно становятся все более мелкими. Эпителиальные клетки слизистой кишки—высокие, призматические, их кутикулярные коймы выражены отчетливо. В различных участках крипт высота клеток неодинаковая: сверху они большие и сходные с клетками, обращенными в просвет кишки. В глубине крипт эпителиальные клетки несколько ниже. Между клетками призматического эпителия находится большое количество бокаловидных клеток, число которых еще больше в задних отделах кишечника. Стенка кишки от переднего к заднему концу постепенно истончается. Т. propria состоит из тонковолокнистой соединительной ткани и редко разбросанных клеточных элементов. Muscularis mucosa не развита. Подслизистая оболочка, так же как и мышечная стенка, сильно истончается в задних отделах кишечника.

Поджелудочная железа диффузная и располагается преимущественно на дорзальной, заходя и на латеральные стороны кишечника, а также позади и особенно впереди желчного протока. На срезах, прошедших около желчного протока, обнаружено большое количество мелких протоков поджелудочной железы, которые сливаются в короткий и толстый основной проток, открывающийся в кишечник или рядом с протоком желчного пузыря или в нижний его отдел. Основной проток поджелудочной железы располагается обычно каудальнее (позади) желчного протока.

2. Ферментный состав и двигательная функция в различных участках пищеварительного тракта ельца

Одной из существенных особенностей нашей методики является возможность параллельного изучения активности пищеварительных ферментов и моторики кишечника рыб. Стеклянные капилляры, заполненные тем или иным субстратом, во время нахождения в кишечнике одновременно подвергаются действию ферментов и мускулатуры, вследствие чего содержимое палочек переваривается по мере продвижения их по кишечнику.

В настоящем разделе наших исследований мы поставили перед собой прежде всего задачу установить на всем протяжении кишечника состав пищеварительных ферментов, учитывая при этом присутствие и отсутствие в нем пищи. Последнее дало возможность решить вопрос о поступлении пищеварительных соков и их переваривающей силе во время голодания и питания рыбы. Не менее важным было учесть время воздействия ферментов на субстрат.

Для решения поставленной задачи мы отбирали только что пойманных в реке ельцов, величиной около 12 см и размещали их в аквариумы по 5 штук в каждом. Наблюдения велись летом (июнь—август). Температура воды колебалась в пределах от 8 до 15°C. Повышение ее происходило постепенно и одновременно во всех аквариумах. Вода менялась два раза в сутки; первый раз—всегда перед началом опыта. После десятидневного голодания рыбы „заряжались“ палочками, содержащими различный субстрат (белок, крахмал и жир). Рыбы, находившиеся в одном аквариуме, получали одноименные палочки, и учет времени выхода последних из кишечника, а также степени переваривания их субстрата производился по мере появления палочек на дне аквариума.

Час выхода палочек устанавливался с точностью до 30 мин.

Определение присутствия в кишечнике протеолитического фермента производилось с помощью белковых палочек, изготовленных по способу, указанному в описании методики. Результаты исследований приведены в таблице 1.

Таблица 1

Показатели переваривания белков в кишечнике ельца при голодании

№ серий опытов	Вид палочек	Число подопытных рыб	Количество опытов	Время в часах (от—до) пребывания палочек в кишечнике	Переваривающая сила фермента в мм (от—до)
1	Белковая (из белка куриного яйца)	5	50	9—12	2,8—3,2
2		5	50	8—12	2,5—3,3
3		5	50	8—13	2,9—3,1
	Итого . . .	15	150	10	2,9
4	Белковая (из кровяной плазмы) .	6	60	10—12	3,0—3,5
5	Белковая (из желатин) . . .	5	55	9—12	4,5—5,0

Из приведенных в таблице данных следует, что в кишечнике ельца во время голодания имеется протеолитический фермент, действующий на белок куриного яйца, фибрин и желатину, причем, переваривающая сила его возрастает в том же порядке.

Определение амилолитического фермента в кишечника ельца производилось с помощью крахмальных палочек, приготовленных при нагревании из 4% раствора крахмала, интенсивно окрашенного метиленовой синькой. Результаты опытов приведены в таблице 2.

Таблица 2

Показатели переваривания крахмала в кишечнике ельца при голодании

№ серий опытов	Вид палочек	Число подопытных рыб	Количество опытов	Время в часах (от—до) пребывания палочек в кишечнике	Переваривающая сила ферментов в мм (от—до)
1	Крахмальная . . .	5	45	9—13	4,0—5,0
2		5	50	9—12	3,8—4,5
3		5	50	8—12	3,8—4,3
	Итого . . .	15	145	10	4,0

На основании данных, приведенных в этой таблице, можно с уверенностью говорить о присутствии в кишечнике ельца во время голодания амилолитического фермента.

Для определения липолитического фермента готовились специальные жировые палочки из растопленного свиного сала, густо окрашенного раствором синего лакмуса.

В таблице 3 приведены результаты наших исследований на фермент, переваривающий жиры.

Таблица 3

Показатели переваривания жира в кишечнике ельца при голодании

№ серий опытов	Вид палочек	Число подопытных рыб	Количество опытов	Время в часах (от—до) пребывания палочек в кишечнике	Переваривающая сила ферментов в мм (от—до)
1	Жировая	5	45	8—13	1,5—2,0
2		5	50	10—11	1,0—2,0
3		5	48	9—10	1,5—2,0
	Итого . . .	15	143	10	1,5

Цифровой материал таблицы отчетливо показывает присутствие в кишечнике ельца во время голодания липолитического фермента. Показателем присутствия фермента, действующего на жиры, являлось также розовое окрашивание краев палочек, происходившее под действием образующихся жирных кислот на синий лакмус.

Для более наглядной иллюстрации результатов наших исследований по составу ферментов в кишечнике голодающего ельца приводится итоговая таблица 4.

Таблица 4

Наличие переваривания белков, жиров и углеводов как показатель присутствия протеолитического, липолитического и амилитического ферментов в пищеварительном тракте ельца при голодании

Вид палочек	Число подопытных рыб	Количество опытов	Время в часах пребывания палочек в кишечнике (среднее)	Переваривающая сила ферментов в мм (средняя)
Белковая (из белка куриного яйца)	15	150	10	2,9
Крахмальная	15	145	10	4,0
Жировая	15	143	10	1,5

Таким образом, наши данные по изучению состава ферментов и их активности в кишечнике ельца при его голодании дают нам основание констатировать непрерывное поступление в полость кишечника во время отсутствия в нем пищи соков, содержащих три основных фермента: протеолитический (действующий на свернутый белок куриного яйца, плазму крови и желатину), амилитический (действующий на вареный крахмал) и липолитический (действующий на свиное сало). При этом различные субстраты перевариваются не с одинаковой интенсивностью. Из белков более устойчивым является куриный белок, второе место занимает фибрин и легче всего переваривается желатина. Сравнение степени переваривания белка (куриного), жира и крахмала показывает, что наибольшей устойчивостью к расщеплению обладает жир, затем—белок и наименьшей—крахмал.

Естественно, возникал вопрос, как долго может продолжаться „голодная“ секреция и не затухает ли она постепенно в случае длительного отсутствия питания. Наши опыты после двухмесячного голодания ельцов не отметили ослабления ферментативной активности, что иллюстрируется нижеприлагаемой таблицей.

Таблица 5

Переваривающая сила ферментов пищеварительного тракта при продолжительном голодании ельца

Вид палочек	Число подопытных рыб	Количество опытов	Время в часах (от—до) пребывания палочек в кишечнике	Переваривающая сила ферментов в мм (от—до)	Примечание
Белковая (из белка куриного яйца)	5	52	10—11	2,5—5,0	Ельцы не получали пищи 2 мес.
Крахмальная	5	50	11—13	4,0—5,0	
Жировая	5	50	9—12	1,0—2,0	

Факт непрерывной „голодной“ секреции пищеварительных соков, в том числе и поступления желчи, присутствие которой в кишечнике обнаруживается по окрашиванию краев субстрата палочек, особенно белковых, значительно облегчало нам методическую сторону изучаемого вопроса. Мы имели возможность провести целый ряд исследований по пищеварению на голодающих рыбах.

Наконец, не безынтересно было проследить активность пищеварительных ферментов в присутствии пищи в кишечнике. Для изучения этого вопроса ельцам за час до введения палочек вкладывалось с помощью пинцета в передний отдел кишечника 0,2 г мяса. Остальные условия опыта были аналогичны выше описанным. Результаты кормления не замедлили сказаться на времени пребывания палочек в кишечнике и переваривающей силе ферментов. То и другое увеличилось. Еще эффективнее получились результаты при пропускании палочки на фоне присутствия в кишечнике значительной массы пищевого материала. Для этой цели мы использовали рыб, только что пойманных в реке корчажками, где они до отказа набивали свой кишечник жмыхом. В последнем случае длительность пребывания палочек в кишечнике достигала до двух суток и соответственно увеличивалась степень их переваривания.

Результаты наших исследований в этом направлении сведены в таблице 6.

Таблица 6

Влияние приема пищи на срок и силу переваривания в пищеварительном тракте ельца

№ серии опытов	Содержимое кишечника		Число подопытных рыб	Количество опытов	Температура воды в аквариумах в °С.	Время в часах (от—до) пребывания палочек в кишечнике	Переваривающая сила ферментов в мм (от—до)
	Пища	Палочки					
1	Мясо — 0,2 г	Белковая (из белка куриного яйца)	5	20	8—15	15—19	3,0—3,5
2		Крахмальная	5	20	8—15	14—19	4,5—5,5
3		Жировая	5	20	8—15	15—19	1,5—2,5
4	Жмых (наполнен весь кишечник)	Белковая	10	10	8—15	54—60	3,5—5,0
		Крахмальная	10	10	8—15	52—60	6,0
		Жировая	10	10	8—15	56—62	2,5—3,0

Из таблицы видно, что по мере увеличения количества пищи в кишечнике срок пребывания палочки удлиняется и степень переваривания усиливается. В данном случае активность ферментов зависела от времени их воздействия на субстрат. Большая продолжительность пребывания палочек в кишечнике приводила к увеличению срока действия ферментов. Что касается двигательной функции кишечника, то она, как это вытекает уже из сказанного, если не на всем его протяжении,

то в некоторых отделах, по мере увеличения пищевой массы, замедляется.

Все вышеприведенные опыты показали, что при температуре 8—15° время пребывания палочки в кишечнике при голодании равно в среднем 10 часам, при малом корме (0,2 г) 15—19 часам, а при обильном корме—около 60 часов.

К более подробному рассмотрению зависимости активности ферментов и моторики кишечника от количества, а также качества пищи, мы вернемся позднее, в разделе, специально посвященном этому вопросу.

* *

Наши предыдущие исследования, установившие присутствие в пищеварительном тракте ельца протеолитического, амилитического и липолитического ферментов, оставляли открытым вопрос о конкретном месте их образования. Естественно предполагать, что ферменты, действующие на белки, углеводы и жиры, могут образоваться в печени (и поступать в кишечник вместе с желчью), а также в поджелудочной железе и клетках слизистой самого кишечника. Отсюда возникла вторая экспериментальная задача—локализовать место образования указанных трех ферментов в пищеварительной системе ельца и, тем самым, установить роль ее отделов для пищеварения.

В поисках путей решения этого вопроса мы пытались найти способ поочередной изоляции от кишечника секрета печени (желчи) и поджелудочной железы, с тем, чтобы на фоне их поочередного отсутствия пропускать через кишечник наши палочки. Небольшая величина рыбы и значительная масса рыхлой консистенции печени, которая почти сплошь покрывает передний отдел кишечника, а также присутствие жировой ткани и диффузное расположение поджелудочной железы очень затрудняли выработку необходимой нам методики. Попытки прямого отыскания протоков желчного пузыря и поджелудочной железы с последующей перевязкой их у входа в кишечник не дали положительных результатов. Проток желчного пузыря и проток поджелудочной железы впадают в абдоминальную часть переднего отдела кишечника, совсем близко от места его соединения с глоткой. Для того, чтобы подойти операционным путем к этим протокам, нужен не только разрез вдоль почти всей брюшной области, но и боковые разрезы недалеко от жаберных крышек. Кроме того, отыскание протоков приводит к сильному повреждению ткани печени и обильному кровотечению. Если в конце концов перевязка ductus choledochus и удается, то рыбы гибнут или во время операции, или же вскоре после окончания ее. Многочисленные попытки, отнявшие большое количество времени, окончательно убедили нас в невозможности таким путем добиться желаемых результатов. Нужен был другой прием, который вскоре и был найден.

Способ, при помощи которого нам теперь удастся в течение короткого времени накладывать лигатуру на d. choledochus у самого его входа в кишечник, заключается в следующем. Елец вынимается из сосуда с водой и завертывается в обильно смоченное и слегка выжатое полотенце с таким расчетом, чтобы оно не прижимало жаберных крышек. Операция проводится без применения какого-либо наркоза. Необходимые хирургические инструменты можно стерилизовать простым погружением в спирт. Однако наша практика показала, что для рыб

строгое соблюдение всех правил антисептики и асептики не является обязательным. После фиксации рыбы брюшная полость с помощью скальпеля и ножниц вскрывается. Далее пинцетом с загнутыми почти под прямым углом концами подводятся под передний отдел кишки, отступя 2 см от глоточной ее части, две нитки. Одной ниткой, держа ее за оба конца, кишка подтягивается вверх, а у другой нитки ее конец, расположенный ближе к экспериментатору, захватывается тем же пинцетом и пропускается под кишку в самой ее передней части, прилегающей к глотке. Последнему способствует подтягивание вверх кишки, осуществляемое, как уже указывалось, первой ниткой. Таким образом, вторая лигатура, пропущенная под кишку в двух участках, располагается с обеих сторон ductus choledochus, покрытого массой печени, через которую только небольшая часть желчного пузыря выглядывает наружу. Образовавшаяся петля располагается вдоль кишки,

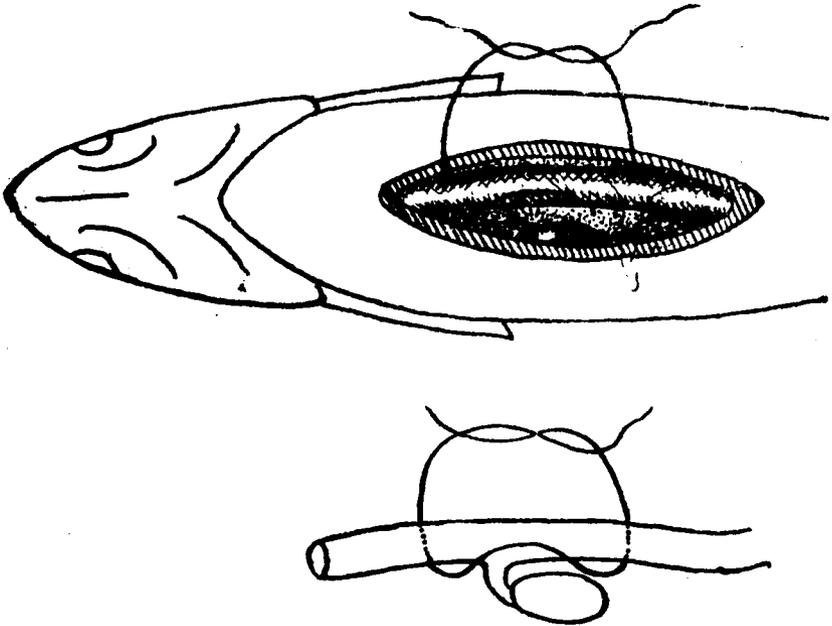


Рис. 1. Схема операции наложения лигатуры на ductus choledochus у ельца

углубляясь в небольшую щель между продольной частью кишки и покрывающей ее печенью. Далее свободные концы этой петли, находящиеся по другую сторону кишки, подтягиваются и соединяются для образования узла. По мере затягивания последнего петля углубляется в пространство между печенью и кишкой и, отделяя ее от последней, доходит до протока пузыря и плотно перетягивает его у самого устья. Для прочности завязывается второй узел, и свободный конец лигатуры отрезается. Операция заканчивается зашиванием брюшной полости непрерывным швом. Схема операции наложения лигатуры на d. choledochus ельца иллюстрируется рисунком 1.

Тотчас после операции рыба переносится в аквариум. Первое время, не более одного часа, елец плавает на спине, а затем принимает нормальное положение и ничем не отличается по своему поведению от неоперированных рыб. Бывает и так, что рыба сразу принимает нормальное положение и хорошо плавает.

Таким образом, нам удалось разработать методику, дающую возможность в короткий срок, без нанесения каких-либо серьезных травматических повреждений, очень точно, но в то же время „вслепую“ перетягивать ductus choledochus у самого его устья и, тем самым, прекращать поступление желчи в кишечник рыбы. Однако следует предупредить, что для успешного выполнения указанной операции, несмотря на ее простоту, требуется известная тренировка экспериментатора.

Аналогичную операцию для перевязки протока поджелудочной железы нам пока осуществить не удалось. Трудности возникают из-за небольших размеров, почти микроскопической величины ductus wirsungianus.

Переходим к описанию опытов по изучению моторики и активности ферментов кишечника ельца на фоне прекращения поступления в него желчи.

На другой день после операции в кишечник через полость рта, как это описано в разделе о методике, вводились одна за другой три палочки: белковая (приготовленная из белка куриного яйца), крахмальная и жировая, а затем рыбы размещались в аквариумы по пять штук в каждый. Температура воды в течение дня постепенно изменялась с 8 до 15°C. Смена воды проводилась два раза в сутки. Под опытом находилось 10 ельцов одинакового размера (длина тела 15 см). Первые 2—3 дня рыбы по внешним признакам ничем не отличались от нормальных. На 3-й и 4-й день у всех подопытных рыб на брюшной стороне кожа, обычно отчетливо белая, начинала слегка желтеть. Желтая окраска с каждым последующим днем делалась все интенсивнее, распространяясь и на бока. Почти одновременно с этим у всех рыб, но с разной интенсивностью, увеличивалась брюшная область. Особенно это заметно было с боков, если смотреть на рыбу сверху. Начиная с 7-го дня после операции ельцы один за другим погибали, предварительно перевертываясь на спину и плавая в таком положении несколько часов. При этом, чем дольше рыбы жили, тем сильнее у них увеличивалось брюшко и тем интенсивнее желтела их кожа. Вскрытие погибших рыб неизменно показывало наличие растянутого до ненормальных размеров переднего отдела кишечника, от начальной его части в области глотки до первого колена изгиба и только иногда за изгибом в самом его начале. Вздутие кишки объяснялось нахождением в ней большого количества густой, зеленоватого цвета слизи, количество которой иногда достигало до 5 куб. см.

Во время вскрытия кишки эта слизь сплошной массой вываливалась в подставленное часовое стеклышко и ее трудно было разделить на отдельные части из-за большой плотности. Жидкости в этой общей массе присутствовало немного. Слизь издавала слабый, но неприятный запах. На лакмус она показывала слабощелочную реакцию. Палочки,

вложенные в начале опыта в передний отдел кишки, оставались на месте и слабо переваривались. Все десять подопытных ельцов, находящихся одновременно под наблюдением, показали качественно одинаковую картину. Можно было говорить только о различиях количественного характера, определяемых, видимо, сроком наступления смерти.

Остановимся подробнее на характеристике результатов опытов по группам рыб со сходной картиной развития указанных симптомов. Три рыбы погибли на 6 сутки при признаках ясного пожелтения брюшной кожи и умеренного вздутия боковых частей брюшка. Вскрытие показало наличие в растянутой передней кишке смеси разжиженной и густой массы слизи зеленоватого цвета и слабощелочной реакции. Все палочки были обнаружены в самом начале кишки. За 144 часа пребывания палочек в кишке белковые переваривались на 1,0—1,5 мм, крахмальные на 1,0—2,0 мм и жировые показали лишь следы переваривания в виде порозовения краев от изменения цвета синего лакмуса, в который окрашивался жир перед его всасыванием в капилляр.

Пять следующих ельцов погибли на 9 сутки (в среднем через 216 часов) с интенсивно выраженными признаками пожелтения кожи брюшка и боков и их резкого вздутия. Вскрытие показало сильное расширение передней кишки вплоть до колена первого изгиба. Из надрезанной кишки выходила густая зеленоватого цвета слизь щелочной реакции с неприятным запахом. Все палочки также обнаружены в начальном отделе кишки со слабыми показателями переваривания. Белковые палочки переварились на 2,0—2,2 мм, крахмальные палочки переварились на 2,0—3,0 мм, жировые палочки имели только следы переваривания и слабое розовое окрашивание по краям.

Два последних ельца погибли на 14-е сутки. У одного за день до смерти снаружи от анального отверстия тянулся слизистый тяж около 5 см длиной, очень скользкий, так что его нельзя было взять в руки (такого рода явления нам приходилось наблюдать еще два раза в последующих опытах и каждый раз это происходило у рыб, которые после перевязки пузырярного протока жили продолжительное время). Вскрытие брюшной полости показало аналогичную картину с вышеописанной. Лишь у вышеупомянутого ельца брюшко было не так раздуто и содержало относительно мало слизи. Видимо, она проскочила в каудальную часть кишки и была выброшена наружу. У другого ельца брюшная полость и бока были сильно растянуты, а кишечник туго набит густой, зеленоватого цвета, неприятно пахнущей слизью. При разрезе кишки слизь в виде сплошной массы вываливалась наружу и ее с трудом можно было скальпелем разделить на части. Кожа живота, боков и даже спинной области была интенсивно-желтой. Палочки находились у обеих рыб в передней кишке. За все это время (312 часов) белковые палочки переварились у обеих рыб только на 2 мм, крахмальные на 3 мм, жировые — на 0,2 мм.

Приводим ниже сводную таблицу результатов всех опытов (см. табл. 7).

При вскрытии рыб всегда проверялась степень удаchi перевязки протока. У всех десяти рыб проток оказался туго перетянутым у самого входа в кишку.

Таблица 7

Влияние перевязки протока желчного пузыря (прекращение поступления желчи в кишечник) на моторику кишечника, переваривающую силу ферментов и развитие желтухи у ельца

День гибели рыб после перевязки желчного протока	Количество рыб	Интенсивность пожелтения кожи к концу опыта	Количество слизи в передней кишке к моменту вскрытия	Вид палочек	Место нахождения палочек	Величина переваривания палочки в мм
6-ой	3	Отчетливая	Немного	Белковая Крахмальная Жировая	В начале передней кишки	1,2 1,7 Следы
9-й	5	Сильная	Много	Белковая Крахмальная Жировая	В начале передней кишки	2,0 2,5 Следы
14-й	2	Резкая	Очень много	Белковая Крахмальная Жировая	В переднем отделе кишки	2,0 3,0 0,2

Здесь очень важно отметить следующее обстоятельство, которое является дополнительным аргументом, подтверждающим наши выводы. Кроме упомянутых 10 рыб мы имели под наблюдением еще 2 ельца, оперированных тем же способом. Одновременно с первыми у этих ельцов за весь опытный период не было обнаружено каких-либо существенных признаков, отличающих их от нормальных рыб. Первый раз у них палочки вышли на третьи сутки, с высокими показателями переваривания. В последующее время палочки покидали кишечник в нормальные сроки. Кроме того, у этих двух рыб не появлялось признаков пожелтения кожи и расширения брюшной области. Они продолжали жить долго спустя после того как другие оперированные рыбы погибли.

Послеоперационная рана на животе у них совершенно зажила и почти исчезли ее следы. Спустя месяц рыбы были убиты. Вскрытие показало, что во время выполнения этой операции второй конец нитки, который должен был быть продет под кишку за протоком, попал ближе его и перевязка прошла впустую. Тогда нам стала ясна причина длительной жизни этих рыб и отсутствия у них других признаков, вызываемых истинной перевязкой желчного протока. Приведенные только что случайные наблюдения были проверены следующими специально поставленными опытами.

Пяти ельцам, оперированным по тому же способу, но с нарочито неполной затяжкой лигатуры вокруг протока, на другой день были введены в передний отдел кишечника три палочки (белковая, крахмальная и жировая). Как первые дни после операции, так и долго позже, оперированные рыбы по поведению и другим внешним признакам ви-

чем не отличались от нормальных. После первой „зарядки“ палочки вышли на третьи сутки (через 59 — 70 час.) с несколько уменьшенным показателем переваривания. На четвертые сутки рыбы были вновь „заряжены“. Теперь палочки, так же как и в последующее время, продвигались по кишечнику в нормальные сроки и хорошо переваривались. Полученные данные в этой серии опытов приводим в таблице 8.

Таблица 8

Моторика кишечника и переваривающая сила ферментов после операции мнимой перевязки протока желчного пузыря у ельца

Последующий день мнимой перевязки протока желчного пузыря	Число подопытных рыб	Вид палочек	Время в часах пребывания палочек в кишечнике (среднее)	Переваривающая сила ферментов в мм (средняя)	Температура воды °С	Примечание
3-й	5	Белковая	70	1,5	8—15	У всех рыб отсутствовало пожелтение жели и вздутые брюшной области
		Крахмальная	61	2,0		
		Жировая	68	Следы		
5-й	5	Белковая	12	3,0	8—15	
		Крахмальная	14	4,0		
		Жировая	13	1,5		
30-й	5	Белковая	14	2,9	8—15	
		Крахмальная	11	4,2		
		Жировая	14	1,5		

Из наблюдений и данных таблицы видно, что мнимая перевязка общего желчного протока приводит к ослаблению моторики кишечника и активности ферментов только в первые два-три дня после операции. Видимо, операционная травма сама по себе может лишь временно задержать или ослабить поступление желчи и, возможно, поджелудочного сока в кишечник и не вызывает каких-либо существенных изменений в организме рыбы, могущих привести ее к летальному исходу.

Наши наблюдения дают возможность говорить еще о нединаковой интенсивности поступления желчи из пузыря в пустой и наполненный пищей кишечник. Желчный пузырь у голодных рыб всегда наполнен желчью и резко выделяется на фоне печени, и его никогда нет на поверхности печени, если рыбы вскрываются в присутствии значительного количества пищи в их пищеварительном тракте. Поступление же небольших порций желчи в кишечник во время голодания обнаруживается по окраске краев субстрата палочек в цвет желчи, а также присутствием ее в слизи.

Таким образом, итоги наших опытов в этом направлении показывают несомненное значение желчи для моторики и переваривающей активности ферментов кишечника ельца. То и другое в отсутствии желчи задерживается. Только резким ослаблением двигательной функции в переднем отделе кишечника можно объяснить большое накопление там

слизи, а слабое переваривание субстратов палочек — ее значением для активирования ферментов поджелудочного сока. (Наши пробы в пробирке прямого действия желчи на белковые, крахмальные и жировые палочки не дали положительного результата переваривания). Кроме того, желчь, видимо, играет некоторую антисептическую роль для содержимого кишечника. И, наконец, на основании интенсивной окраски кожи в желтый цвет можно предполагать, что прекращение поступления желчи в кишечник приводит к развитию у ельцов желтухи, которая и является основной причиной быстрой гибели рыб.

* *

Вторым этапом наших исследований в направлении определения роли различных отделов кишечника в пищеварении у ельцов явилось изучение состава ферментов и активности моторики для начальной части краниального отдела кишки, включающего поступление секретов поджелудочной железы и печени (желчи) и остальной, идущей в каудальном направлении пищеварительной трубки.

Вначале мы предполагали приблизиться к решению этого вопроса с помощью наложения лигатур на определенные участки кишечника. Для этой цели вскрывалась на небольшом промежутке брюшная полость и перетягивалась ниткой нужный нам отрезок кишки, причем предварительно туда вкладывалась одна из наших палочек. Палочки можно было вкладывать и через полость рта в переднюю кишку, после предварительной перевязки ее где-нибудь в одном месте. Через определенное время рыбы вскрывались и палочки извлекались для определения степени переваривания. Указанную методику мы использовали только для последнего случая. Лигатура на кишечник накладывалась немного ниже места впадения протоков желчного пузыря и поджелудочной железы. Вместе с палочкой помещалось в кишечник 0,2 г мяса. Рыбы вскрывались через 10 и 20 час. Эта операция протекала настолько быстро, что рыбы в первые 10—15 минут совершенно оправлялись, и, судя по внешним признакам, все время опыта чувствовали себя хорошо. Опыты проводились при температуре 8—15°C. Итоги исследования сведены в таблице 9.

Таблица 9

Переваривающая сила ферментов в изолированном с помощью лигатуры переднем отделе кишечника ельца

Число подопытных рыб	Пища, вложенная в кишечник	Вид палочек	Время в часах пребывания палочек в переднем отделе кишки	Переваривающая сила ферментов в мм
4	Мясо — 0,2 г	Белковая (из кровяной плазмы)	10	3,0
		Крахмальная	"	5,0
		Жировая	"	1,5
4	Мясо — 0,2 г	Белковая	20	5,0
		Крахмальная	"	6,0
		Жировая	"	3,5

Данные таблицы показывают, что в самом начале передней кишки происходит весьма интенсивное и, видимо, основное переваривание, так как за тот же срок при прохождении палочки через весь кишечник результаты переваривания остаются почти теми же. Здесь следует только учесть, что в этом начальном участке кишки при нормальном пищеварении палочка не задерживается столь продолжительное время, а продвигается вдоль кишки. Кусочки мяса, вложенные вместе с палочками, изменялись под действием ферментов по-разному, в зависимости от срока их пребывания в кишечнике. За 10 час. мясо переваривалось только с поверхности, а за 20 час. оно уже представляло рыхлую массу, легко расплывающуюся при прикосновении стеклянной палочки. Указанная методика, однако, нас не могла полностью удовлетворить. Она, прежде всего, не позволяла вести систематических наблюдений на одном животном; во-вторых, исключалась возможность сочетания наблюдений за активностью ферментов и моторикой кишечника.

В дальнейшем была разработана другая методика, позволяющая изолировать отдельные участки кишки и изучать их функцию отдельно друг от друга в хроническом опыте. Для этой цели рыба оперировалась следующим способом. Елец вынимался из воды и заворачивался во влажное полотенце. Вдоль брюшной части, отступая на 0,5 см краниальнее анального плавника, делался разрез кожи величиной до 1,5 см. Затем с помощью загнутых концов пинцета из брюшной полости извлекался наружу небольшой участок передней кишки, примыкающий к области первого колена изгиба кишечника.

В дальнейшем ход операции может идти в двух направлениях. В одном случае делается сначала небольшой поперечный надрез кишки, через края которого прошиваются нитки, необходимые в дальнейшем для удерживания концов кишки на поверхности. Дальше поперечный надрез доводится до полного рассечения кишки на две части. Затем оба конца отдельными швами прикрепляются к коже по краям ее разреза, а свободное пространство между двумя концами кишки, путем наложения шва, закрывается кожей. В результате получается картина, с наружной стороны очень напоминающая кишечную фистулу Тири-Велла (рис. 2).

В другом случае делается продольный надрез кишки длиной до 1 см, края которого пришиваются отдельными швами к ране. Здесь образуются также два дополнительных отверстия, разделяющих кишку на короткую краниальную, включающую в себя протоки желчного пузыря и поджелудочной железы, и длинную каудальную часть, с той лишь разницей, что теперь между этими участками остается мышечный мостик (рис. 3).

Выполнение каждого варианта операции требует не более 10 — 15 минут, и ельцы переносят ее хорошо. Очень часто сразу после операции рыбы принимают в воде нормальное положение тела, и их поведение в последующие дни ничем не отличается от контрольных. У нас такие рыбы жили месяцами и одинаково с нормальными интенсивно питались.

Для изучения активности ферментов и двигательной функции обоих отделов кишечника под наблюдением находилось 18 ельцов, из них 10

с полным и 8 с частичным разрезом кишки. Опыты проводились в летнее время (июнь — август). Рыбы находились в аквариумах по 4—5 в

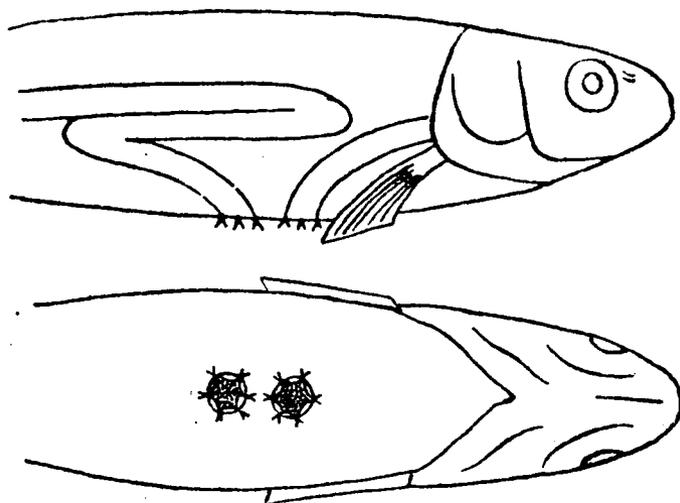


Рис. 2. Схема операции полной изоляции друг от друга переднего и среднего отделов кишечника у ельца.

каждом, при температуре воды 10—15°. Размеры ельцов подбирались одинаковые (около 15 см длины тела). Подопытным рыбам одновре-

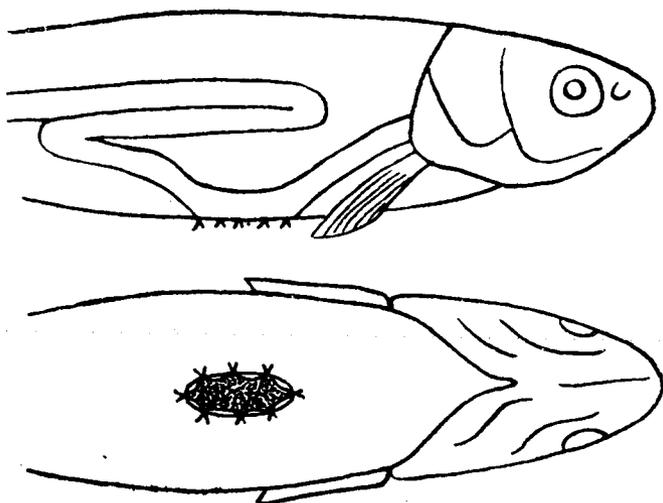


Рис. 3. Схема операции частичной изоляции друг от друга переднего и среднего отделов кишечника у ельца.

менно вводилось по одной палочке: в передний отдел через ротовое отверстие и прямо в выведенный под кожу конец каудальной части кишки. При этом первая палочка замечалась зарубкой на стекле,

сделанной напильником, для того, чтобы можно было в одном аквариуме одновременно учитывать моторную и переваривающую силу в обоих участках пищеварительного тракта рыб. Палочки применялись трех родов: белковые (из плазмы крови), крахмальные и жировые (крахмальные, интенсивно окрашенные метиленовой синькой, а жировые — синим лакмусом). Поскольку палочки вводились в каждый отдел кишечника по одной, то была установлена очередность их применения. Палочки одного рода участвовали в опыте через два дня на третий (если они оставались в кишечнике не более суток). Во всех случаях к опытам приступали на следующий день после операции.

Результаты наших исследований представлены в таблицах 10 и 11.

Таблица 10

Переваривающая сила ферментов и двигательная активность в полностью изолированных друг от друга краниальном и каудальном участках пищеварительного тракта ельца

После-операционный день	Серия опытов	Количество рыб в каждой серии	Вид палочек	Краниальный участок кишки		Каудальный участок кишки			
				Время в часах пребывания палочки в кишечнике	Переваривающая сила ферментов в мм	Время в часах пребывания палочки в кишечнике	Переваривающая сила ферментов в мм		
2-й	1	5	Белковая	20-24	2,0-2,5	19-26	0,3-0,5		
4-й			Крахмальная	15-18	3,0-3,5	15-19	1,5-2,0		
5-й			Жировая	12-15	0,5-1,0	10-13	следы		
6-й			Белковая	12-14	3,0-4,0	11-15	0		
7-й			Крахмальная	10-14	3,5-4,0	10-12	1,0-1,5		
8-й			Жировая	11-12	0,2-1,0	10-11	0		
9-й			Белковая	10-11	2,8-3,5	11-13	0		
10-й			Крахмальная	9-12	3,0-4,0	10-12	1,0-1,2		
11-й			Жировая	12-13	0,5-1,2	11-14	0		
12-й			Белковая	10-14	3,0-3,5	9-13	0		
13-й			Крахмальная	10-14	3,0-3,5	11-13	1,0-1,5		
14-й			Жировая	11-12	0,8-1,0	11-14	0		
2-й			2	5	Белковая	20-27	3,0-3,8	21-26	1,0-1,2
4-й					Крахмальная	10-13	4,0-4,5	11-15	2,0-2,5
5-й	Жировая	10-14			0,5-0,8	11-12	следы		
6-й	Белковая	9-12			2,5-3,5	11-13	0		
7-й	Крахмальная	12-13			3,8-1,0	11-13	1,5-2,0		
8-й	Жировая	11-13			0,5-1,0	10-12	0		
9-й	Белковая	10-12			3,0-3,5	10-11	0		
10-й	Крахмальная	9-12			3,0-4,5	12-14	1,0-1,5		
11-й	Жировая	12-13			0,3-1,0	11-12	0		
12-й	Белковая	10-12			3,5-4,0	10-12	0		
13-й	Крахмальная	10-12			4,0-4,5	10-14	1,5-2,0		
14-й	Жировая	12-13			0,5-0,8	11-13	0		

В таблице 10 приведен материал, полученный на рыбах, у которых краниальный и каудальный отделы пищеварительного тракта полностью разобщены друг от друга; в таблице 11 — на рыбах, у которых оба отдела кишечника имеют связь между собой через мышечную пере-мычку.

Таблица 11

Переваривающая сила ферментов и двигательная активность в частично изолированных друг от друга в краниальном и каудальном участках пищеварительного тракта сельца

Последовательный день	Серия опытов	Количество рыб в каждой серии	Вид палочек	Краниальный участок кишки		Каудальный участок кишки			
				Время в часах пребывания палочки в кишечнике	Переваривающая сила ферментов в мм	Время в часах пребывания палочки в кишечнике	Переваривающая сила ферментов в мм		
2-й	1	4	Белковая	18—28	2,0—3,5	16—25	0,5—0,9		
4-й			Крахмальная	13—20	3,5—4,0	12—14	2,1—2,5		
5-й			Жировая	10—12	1,0—1,2	8—10	0		
6-й			Белковая	11—13	3,0—3,5	6—7	0		
7-й			Крахмальная	12—14	3,2—4,2	7—8	0,5—2,0		
8-й			Жировая	10—12	0,5—1,0	8—10	0		
9-й			Белковая	9—11	1,5—3,0	6—9	0		
10-й			Крахмальная	10—12	3,5—4,0	8—10	1,0—1,5		
11-й			Жировая	9—13	1,0—1,2	7—9	0		
12-й			Белковая	10—12	2,8—3,5	6—8	0		
13-й			Крахмальная	11—14	3,8—4,5	7—9	1,5—2,0		
14-й			Жировая	10—11	0,5—1,0	6—7	0		
2-й			2	4	Белковая	21—30	3,0—4,0	20—28	1,0—1,5
4-й					Крахмальная	11—14	3,5—4,5	10—11	1,5—2,5
5-й	Жировая	11—14			1,0—1,3	7—8	следы		
6-й	Белковая	15—16			2,5—3,5		0		
7-й	Крахмальная	12—13			4,0—4,5	10—12	1,0—2,0		
8-й	Жировая	11—14			1,0—1,5	9—10	0		
9-й	Белковая	10—12			3,0—3,5	8—10	0		
10-й	Крахмальная	11—13			3,8—4,5	7—10	2,0—2,5		
11-й	Жировая	10—12			0,5—0,8	8—9	0		
12-й	Белковая	12—14			3,5—4,0	8—9	0		
13-й	Крахмальная	12—14			3,0—4,0	7—9	1,5—2,0		
14-й	Жировая	10—13			0,5—1,0	7—8	0		
							8—10		

При сравнении помещенных в таблицах 10 и 11 показателей переваривающей силы ферментов нельзя найти каких-либо принципиальных различий. В каждом отделе кишечника, как при полной, так и частичной его изоляции, качественные и количественные свойства ферментов не меняются. Данные обеих таблиц дают одинаковую характеристику качественного и количественного состава ферментов отдельно для каудальных и краниальных участков пищеварительной трубки сельца. Приводим сред-

ние показатели переваривающей силы ферментов для обоих участков кишечника на основании данных таблиц 10 и 11 (не включая данных опытов первых четырех дней) (см. табл. 12).

Таблица 12

Средние показатели переваривающей силы ферментов отдельно для крапнального и каудального (полностью и частично разобценных друг от друга) участков пищеварительного тракта ельца

Число опытных дней	Количество подопытных рыб	Вид палочек	Переваривающая сила ферментов в мм (среднее)	
			Для крапнального участка кишки	Для каудального участка кишки
10	18	Белковая	3,1	0
		Крахмальная	3,8	1,5
		Жировая	1,1	0

Анализ цифрового материала, представленного во всех трех таблицах, дает нам полное право считать, что в переднем отделе пищеварительного тракта ельца имеются все три основных фермента: протеолитический, амилолитический и липолитический, которые, видимо, образуются главным образом в поджелудочной железе. В остальной части кишечника из трех упомянутых ферментов встречается только один амилолитический, образуемый клетками слизистой оболочки кишки и уступающий по силе своего действия амилазе поджелудочной железы.

Последний факт для нас представляет особый интерес, в связи с отрицанием Фонком (1927) способности слизистой кишечника рыб вырабатывать фермент, действующий на крахмал. Фонк, как это подробно изложено выше, объясняет присутствие небольшого количества амилазы в экстрактах слизистой кишечника адсорбцией фермента из сока поджелудочной железы. На основании наших данных адсорбцией можно объяснить только присутствие в слизистой кишечника ферментов, действующих на белок (куриного яйца, кровяной плазмы) и жир (свиное сало). Эти ферменты в изолированной кишке первые 5 дней еще обнаруживают следы своего присутствия, тогда как в последующее время они целиком исчезают. Видимо, за эти дни остатки адсорбированных ферментов вместе со слизью удаляются из кишечника. Совершенно по другому ведет себя фермент, переваривающий крахмал. Крахмальные палочки неизменно (как это видно из таблиц 10, 11 и 12) в течение 13 дней показывали одинаковый результат активности амилолитического фермента.

Для подкрепления установленного факта и в связи с дискуссионностью вопроса мы продолжили наши опыты с рыбами 2-й серии (см. табл. 10). Через каудальную часть кишки этих рыб, полностью разобценной от крапнального отдела, в течение последующих 45 дней почти ежедневно пропускались крахмальные палочки. Результаты наблюдений полностью подтвердили наши первоначальные выводы (см. таблицу 13).

Таблица 13

Переваривающая сила амилалитического фермента в каудальном отрезке кишки альца на протяжении 60 дней после полной изоляции ее от краниального участка»

Послеоперационный день	Серия опытов	Количество рыб	Вид палочек	Каудальный конец кишки	
				Время в час. пребывания палочки в кишечнике	Переваривающая сила фермента в мм
15-й	2	5	Крахмальная	10-11	1,0-2,0
20-й				10-12	1,0-1,5
25-й				10-12	1,5-2,0
30-й				11-12	1,5-2,5
35-й				13-14	1,0-2,0
40-й				10-11	1,0-1,5
45-й				11-13	1,5-2,5
50-й				9-12	1,8-2,0
55-й				12-14	1,5-2,0
60-й				10-12	1,5-2,5

Таким образом, совершенно ясно, что фермент кишечника рыб, по крайней мере альца, действующий на крахмал—не адсорбционной природы, а образуется клетками слизистой оболочки. За два месяца на фоне непрерывного выделения слизи кишечником никакое адсорбированное вещество там не могло бы удержаться. Для полного очищения кишечника от адсорбированных ферментов достаточно всего лишь 5—6 дней, как это видно из наших данных, приведенных выше.

При сравнении продолжительности времени пребывания палочек в краниальном и каудальном отделе кишечника как при полном, так и частичном разобщении их друг от друга, бросается в глаза ряд интересных фактов (см. табл. 10 и 11). Прежде всего сумма времени пребывания палочек в обоих отрезках кишечника значительно превышает это время в нормальном (неразобщенном) кишечнике. Далее, скорость прохождения палочки по каудальному отрезку кишки, связанному перешейком с краниальной его частью, имеет тенденцию к увеличению в сравнении с тем же участком, но полностью разобщенным с передним отделом.

Для иллюстрации сказанного приводится сводная таблица средних показателей, взятых из таблиц 1, 10 и 11 (см. табл. 14).

При составлении сводной таблицы не учитывалось время пребывания палочек первые четыре дня после операции, когда влияние последней еще продолжало сказываться на моторике кишечника, угнетая ее.

Для объяснения полученного фактического материала нам кажется наиболее вероятным следующее предположение. В нормальной кишке не во всех ее отделах одинаково выражена перистальтика—в начальной части она слабее, чем в последующих. Вполне возможно, что на ускорение нижележащих участков влияет вышерасположенный отдел, особенно при его возбуждении. В случае их полного разобщения стимулирующее действие передней кишки прекращается, а при сохранении частичной связи оно до некоторой степени сохраняется. Не исключена возможность и обратного действия снизу вверх, так как в изолирован-

ном переднем отделе моторика несомненно ослаблена. Там палочка задерживается такое же время, какое она пребывает во всей кишке у неоперированных рыб. Нам кажется возможным провести здесь некоторую параллель между кишечной и сердечной мускулатурой. У лягушки, например, венозный синус определяет частоту ритма нижележащих участков сердца. Их разобщение, как известно, замедляет ритм пред-

Таблица 14

Двигательная активность пищеварительного тракта ельца как целого, так и отдельных его участков, полностью или частично разобщенных между собой.

Время в часах пребывания палочки						
В целом кишечнике	Только в кра- вальной части, не связанной с кау- дальной	Только в каудаль- ной части, не свя- занной с кра- вальной	Сумма	Только в кра- вальной части, свя- занной мышечной перемычкой с кау- дальной	Только в каудаль- ной части, связан- ной мышечной пе- ремычкой с кра- вальной	Сумма
8—13	9—15	9—15	18—30	9—14	6—10	15—21

сердий и желудочка. Такая аналогия тем более допустима, что оба органа имеют достаточно хорошо выраженную автоматию и сходное функциональное назначение, обеспечивающее проталкивание содержимого.

Изучение функционального градиента кишечника давно интересует многих исследователей. Коштоянц (1934) на основании большого фактического материала, добытого им и его учениками, выдвигает понятие „функциональных сфинктеров“, разобщающих участки кишечника с высокой и низкой частотой ритма сокращения. В противоположность мнению других авторов он считает, что частота сокращений не имеет характера равномерного падения, а выражается в повторяющейся смене областей с большей частотой областями меньшей частоты.

Затронутый вопрос не является специальным предметом нашего исследования, но использование в дальнейшем предлагаемой нами методики не может не представлять интереса для изучения функционального градиента и взаимоотношения отдельных участков кишечника рыб. С ее помощью имеется возможность вести наблюдения на целом кишечнике и его отдельных частях, связанных с организмом при его почти нормальной жизнедеятельности. В таких условиях допустимо изучение роли отдельных элементов сложного комплекса морфологического градиента, как, например, градиента иннервации со стороны симпатической и парасимпатической нервной системы и т. д. Первые шаги в этом направлении уже сделаны. Мы приступили к опытам по изучению влияния ряда фармакологических веществ (атропина, адреналина, пилокарпина) на моторику кишечника рыбы. Палочки пропускаются через весь кишечник на фоне инъекции под кожу или в брюшную полость, а также при введении *per os* прямо в кишечник указанных веществ разной концентрации. Нам представляется, что подобного рода исследо-

вания не лишены сравнительно физиологического интереса, особенно в свете экспериментальных работ и теоретических высказываний Коштоянца (1931а), а также данных, добытых на высших животных Савичем (1937).

Выяснение роли центральной нервной системы для пищеварительной функции рыб также представляет значительный интерес. Ряд опытов в этом направлении был проведен в нашей лаборатории Ладыгиной.

На фоне удаления у рыб (ельцов) переднего мозга пропускались через кишечник палочки, содержащие различные питательные вещества. Сама операция удаления переднего мозга при некоторой тренировке удается легко, и „децеребрированные“ рыбы по своему поведению ничем не отличаются от контрольных и живут в условиях аквариума месяцами. Для контроля, кроме совершенно нормальных рыб, находились под наблюдением и рыбы, у которых имитировалась децеребрация путем вскрытия черепной коробки в области переднего мозга, без удаления последнего. Первые результаты исследований, хотя еще только ориентировочные, дают возможность сделать некоторые предварительные выводы. У ельцов, лишенных переднего мозга, первые 10—15 дней, как правило, палочки находятся в кишечнике более продолжительное время, чем у контрольных. В последующие дни и недели различия стираются. Активность ферментов зависит от времени пребывания палочек в кишечнике. У контрольных рыб (с поврежденной и неповрежденной черепной крышкой) кишечник ведет себя одинаково.

Для иллюстрации ниже приводятся данные одной из серий опытов (см. табл. 15).

Таблица 15

Влияние удаления переднего мозга на перистальтику и переваривающую силу ферментов кишечника ельца

День опыта	Децеребрированные			Контрольные			Температура воды в°С
	К-во рыб	Время в час. пребывания палочки в кишечнике (среднее)	Переваривающая сила фермента в мм(средняя)	К-во рыб	Время в час. пребывания палочки в кишечнике (среднее)	Переваривающая сила фермента в мм(средняя)	
2-й	5	19	5	6	12	4,5	8
5-й		16	4		11	4,0	8
10-й		14	4		12	3,0	8
15-й		9	2		8	1,5	12
20-й		7	2		7	1,5	12

Если последующие исследования на более обширном материале подтвердят полученные данные, то можно будет высказать предположение об отсутствии влияния удаления переднего мозга ельца на моторику кишечника. Слабый тормозной эффект, обнаруживаемый вначале, следует отнести за счет механического раздражения промежуточного мозга, вызванного актом экстирпации переднего мозга.

Дальнейшие опыты в указанном направлении на рыбах, как нам кажется, должны приобрести определенное значение, имея в виду

исследования К. М. Быкова (1947) и его школы, данные Усевича (1941) в направлении изучения взаимоотношения коры головного мозга и внутренних органов у высших животных и человека, а также сравнительно-физиологические работы Б. И. Баяндурова (1949) и его учеников над изучением роли переднего мозга в регуляции трофики организма.

3. Влияние количества и качества пищи на активность ферментов и моторику пищеварительного тракта ельца

В приведенном выше материале, характеризующем качественный состав ферментов кишечника ельца, отмечалось, что присутствие пищи в пищеварительном тракте удлиняет срок пребывания в нем палочки и усиливает переваривание его содержимого (см. табл. 6).

В настоящем разделе работы мы подробно остановимся на этом вопросе, приведя все полученные до сих пор данные в нашей лаборатории по активности ферментов и моторики кишечника рыб в зависимости от количества и качества пищи.

Наши исследования в этом направлении проводились по той же методике, что и предыдущие. Объектом служили ельцы, имеющие 14—15 см длины и 30—40 г веса. Перед опытом рыбы выдерживались без пищи в чистой водопроводной воде до 5 суток. Последнее было необходимо для полного очищения кишечника от естественной пищи. После этого мы приступали к непосредственному опыту, который заключался в кормлении рыбы пищей определенного качества и веса, с последующим введением в пищеварительный тракт белковой палочки. Мы испробовали несколько способов кормления рыбы. Менее удачным являлся способ искусственного введения пищи с помощью пинцета. При таком способе рыба часто выбрасывала некоторое количество пищи обратно и трудно было точно учесть массу введенного корма. Этот прием был нами вскоре оставлен. Небольшая часть опытов поставлена с искусственным кормлением при помощи особо сконструированного шприца. В шприц, состоящий из стеклянной трубочки с вытянутым концом и стеклянного поршня, помещалась определенной консистенции пища, с учетом процента содержания в ней воды. Узкий конец стеклянной трубочки вводился в глотку вынутой из воды рыбы, и легким давлением поршня помещалось в кишечник ельца точно определенное количество пищи. Большинство опытов проводилось с естественным кормлением в аквариуме небольшими порциями заранее приготовленной и точно отвешенной пищи. Главными продуктами питания были хлеб и живые дождевые черви. В отдельных случаях применялись сухие дафнии, порошок из говяжьего мяса и некоторые другие вещества. Хлебный корм готовился из растертых в порошок сухарей французской булки, к 5 г которых прибавлялось 7,5 куб. см воды. Из приготовленного комочка навешивались небольшие порции, определенное количество которых скармливалось каждой рыбе. В том случае, когда необходимо было сравнить действие хлеба и дафний, последние растирались в порошок и смешивались с 2,5 куб. см воды. Такая полужидкая пища при помощи шприца вводилась рыбе в пищевари-

тельный тракт. Аналогично готовился корм из говяжьего мяса, а также и смешанная пища. Черви скормливались свежими, в виде небольших кусочков. Иногда рыбы в течение определенного времени получали неограниченное количество пищи. В качестве корма употреблялись почти все вышеназванные продукты. Процентное содержание воды в пище определялось высушиванием ее в сушильном шкафу и взвешиванием на аналитических весах до постоянного веса.

Спустя 1 час после кормления рыбы „заряжались“ палочкой. Белковая палочка готовилась способом, указанным выше.

В данном случае белковая палочка применялась для исследования переваривающей силы пищеварительных соков и скорости перистальтики кишечника при жизни рыбы и при ее питании как качественно, так и количественно различной пищей. Для удобства кормления и более точного учета времени выхода палочки рыбы помещались в аквариумы по два экземпляра. В основном опыты проводились на одних и тех же рыбах. Иногда для контроля опыты повторялись на новых рыбах, не бывших в эксперименте. Температура воды в аквариуме измерялась несколько раз в сутки. Из-за отсутствия возможности иметь постоянную температуру на все время опыта мы довольствовались определенными ее колебаниями в течение суток.

Исследования проводились в различные периоды года. Учитывая последнее обстоятельство сравнительные опыты ставились одновременно.

Для определения активности переваривания и скорости перистальтики кишечника при питании ельца различным количеством однородной пищи было поставлено несколько серий опытов. Вначале наблюдения велись при температуре 8—15°. В качестве корма применялся хлеб, приготовленный указанным выше способом.

Приводим результаты опытов (см. табл. 16).

Таблица 16

Влияние количества однородной пищи на моторную активность и переваривающую силу пищеварительного тракта ельца при температуре 8—15°С

Пища	Количество скормленной пищи в мг	Время в часах пребывания палочки в кишечнике	Переваривающая сила фермента в мм	Температура среды во время опытов в °С	Количество опытов	% содержания воды в пище	Месяц
Хлеб	20	20	2,0	8—15	15	53	Февраль
"	50	25	2,3	8—15	15	50	"
"	100	28	2,9	8—15	19	56	Март
"	150	37	3,3	8—15	16	54	"

Из данных таблицы видно, что чем больше пищи, тем длиннее срок пребывания палочки и выше переваривающая сила.

Аналогичные опыты, но при более высокой температуре (16—19°С), дали несколько другой результат. Итоги второй серии опытов приведены в таблице 17.

Из таблицы следует, что при сравнительно высоких температурах изменения в количестве скормленной пищи в пределах от 50 до 150 мг не дают различий во времени пребывания палочки в пищеварительном тракте. Небольшое удлинение срока произошло только в присутствии 200 мг хлеба. Что касается переваривающей силы, то она постепенно повышается по мере возрастания массы пищи в кишечнике. Повидимому, при высоких температурах на общем фоне повышенной пери-

Таблица 17

Влияние количества однородной пищи на моторную активность и переваривающую силу пищеварительного тракта ельца при температуре 16—19°C

Пища	Количество скормленной пищи в мг	Время в часах пребывания палочки в кишечнике	Переваривающая сила фермента в мм	Температура среды во время опыта в °C	Колич. опытов	% содержания воды в пище	Месяц
Хлеб	50	23	2,4	16—19	14	52	Апрель
"	100	24	2,7	16—19	14	50	"
"	150	23	3,3	16—19	12	53	"
"	200	27	3,6	16—19	10	49	"

стальтики кишечника происходит понижение его дифференцировочной способности к незначительным изменениям силы раздражителя. Чувствительность кишечника в отношении его двигательной функции остается постоянной в пределах небольших колебаний количества пищи (от 50 до 150 мг). В то же время ферментативная активность продолжает пропорционально возрастать. Последнее связано или с усилением секреции, что вызывается нарастанием химических раздражителей, или же, повышением концентрации ферментов, благодаря их адсорбции пищей.

В связи с неодинаковым отношением двигательной функции пищеварительного тракта рыбы к малым и большим количествам пищи было интересно проследить моторику кишечника, а также и активность его ферментов при обильном питании. Для этой цели мы использовали ельцов, только что выловленных в реке корчажками. У таких рыб всегда весь кишечник бывает плотно наполнен жмыхом, служащим для них приманкой. Такие ельцы, одинакового размера, размещались в четыре аквариума по пять экземпляров в каждом. В первый день рыбы только из одного аквариума „заряжались“ белковыми палочками, во второй—рыбы из другого аквариума и т. д. Ясно, что с каждым последующим днем количество пищи в кишечнике уменьшалось и палочки попадали каждый раз в неодинаковые условия в отношении массы пищи, содержащейся в кишечнике. В этой серии опытов температура воды поддерживалась в пределах 16—19°C. Результаты исследования сведены в таблице 18.

Таблица 18

Влияние изменения количества однородного корма (жмыха) при одноразовом обильном питании на моторную активность и переваривающую силу пищеварительного тракта ельца

День „зарядки“ после обильного одноразового питания	Количество подопытных рыб	Время в часах пребывания палочки в кишечнике (среднее)	Переваривающая сила фермента в мм (средняя)	Температура воды в °С
1-й	5	78	6,0	16—19
2-й	5	38	5,0	16—19
3-й	5	19	3,0	16—19
4-й	5	14	2,0	16—19

Из данных таблицы видно, что с каждым последующим днем время пребывания палочки в кишечнике уменьшалось, тоже происходило и с переваривающей силой. Поскольку пища в кишечнике постепенно убывала, постольку мы здесь должны констатировать прямую зависимость скорости перистальтики кишечника от массы находящейся там пищи, а переваривающую силу—от времени ее пребывания в кишечнике.

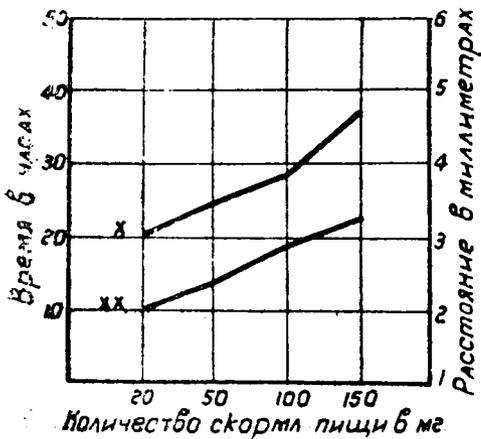
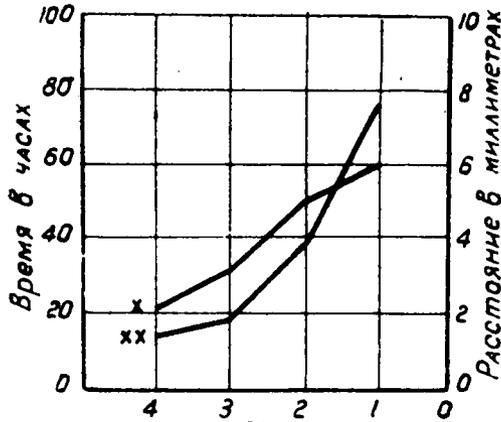


Рис. 4. Влияние количества однородной пищи (хлеб) на моторную активность (перистальтику) и переваривающую силу (активность ферментов) пищеварительного тракта ельца.

x — время пребывания палочки в кишечнике
xx — переваривающая сила ферментов.

Подводя общие итоги изучению влияния количества пищи на перистальтику кишечника и переваривающую силу его ферментов, мы приходим к одному основному выводу о наличии прямой зависимости той и другой стороны деятельности пищеварительного тракта ельца от массы пищи. Короче говоря, чем больше однородной пищи в кишечнике, тем медленнее она передвигается и тем интенсивнее переваривается. Особенно это наглядно видно на кривых, составленных на основании данных таблиц 16 и 18 (рис. 4 и 5).

Для определения влияния качества пищи на ферментную активность и моторику кишечника ельца в наших опытах сравнивалось действие кормов, состоящих из хлеба, дождевых червей и дафний. Пища готовилась по указанному выше способу с последующим определением в ней воды. Различным рыбам или тем же самым, но в разные



День зарядки после однократного обильного кормления.

x — Переваривающая сила ферментов.

xx — Время пребывания палочки в кишечнике.

Рис. 5. Влияние изменения количества однократного корма (жмых) при однократном обильном кормлении на моторную активность (перистальтику) и переваривающую силу (активность ферментов) пищеварительного тракта ельца.

дни, скармливалась в аквариуме или вводилась искусственно с помощью шприца одинаковая по весу, но отличная по качеству пища, и спустя час в передний отдел кишечника помещалась белковая палочка. Затем, при прочих равных условиях, велись наблюдения за временем выхода палочки и устанавливалась степень ее перевариваемости. Полученные результаты приведены в таблице 19.

Данные таблицы показывают, что моторная активность кишечника и переваривающая сила ферментов не одинаковы при кормлении рыб различными продуктами. Максимальная продолжительность пребывания палочки и наибольший показатель переваривания приходится на хлебную пищу; второе место занимает дафнии, последнее — черви.

Опыты с кормлением рыб *ad libitum* различными кормами в аквариумах и последующее введение через определенное время палочек в кишечник показало аналогичную зависимость от рода пищи (см. таблицу 20).

Таблица 19

Влияние качества пищи на моторную активность и переваривающую силу пищеварительного тракта ельца

Пища	Количество скормленной пищи в мг	Время в часах пребывания палочки в кишечнике	Переваривающая сила фермента в мм	Температура среды во время опыта в °С	Количество опытов	% содержания воды в пище	Месяц
Хлеб	100	30	3,2	10—16	34	55	Октябрь
Черви	100	22	2,5	10—16	41	74	"
Хлеб	150	26	3,3	16—17	12	53	Март
Черви	150	20	3,0	16—17	14	73	"
Хлеб	50	24	2,7	16—19	14	52	"
Черви	50	18	2,3	16—19	11	71	"
Хлеб	100	41	3,0	8—10	20	—	Январь
Дафнии	100	33	2,8	8—10	24	—	"
Хлеб	200	44	3,3	10—15	30	—	Февраль
Дафнии	200	37	2,4	10—15	22	—	"
Хлеб	500	55	4,0	8—12	50	—	Январь
Дафнии	500	48	3,5	8—12	10	—	"

Остается пока что не ясной причина слишком слабой переваривающей силы при питании ельцов сухими дафниями. Насыщения рыб последними не наступает из-за того, что дафнии держатся на поверхности воды в виде маленьких частичек, и для того, чтобы их набрать в ошутимом

Таблица 20

Моторная активность и переваривающая сила пищеварительного тракта ельца при естественном питании (ad libitum) качественно различной пищей

Пища	Количество скормленной пищи в мг	Время в часах пребывания палочки в кишечнике	Переваривающая сила фермента в мм	Температура среды во время опыта в °С	Количество опытов	% содержания воды в пище	Месяц
Хлеб	ad libitum	30	2,2	12—13	49	—	Август
Черви	"	21	2,0	12—13	46	—	"
Дафнии	"	23	0,86	12—13	15	—	"

для рыб количестве, нужно продолжительное время и затрата значительной энергии. Кроме того, собирание дафний по одной с поверхности связано с одновременным заглатыванием воды. Возможно, что это обстоятельство в известной мере влияло на уменьшение активности ферментов.

Из приведенной выше таблицы 19 видно, что в применяемых качественно различных продуктах содержится неодинаковое количество сухого вещества и воды. При этом процент последней ниже в тех продуктах, которые более продолжительный срок задерживают палочку в кишечнике. Так, например, черви имеют 71—74%, а хлеб 52—55% воды. На основании сравнения процента содержания воды в применяемых продуктах и скорости прохождения палочки по кишечнику нам казалось, что основным фактором, определяющим активность моторики в зависимости от рода пищи будет ее плотность. Для проверки высказанного предположения мы поставили опыты с кормлением рыб качественно различной пищей (хлеб, черви), но содержащей одинаковое количество воды или, что то же, применяли такие весовые отношения пищи, которые обеспечили одинаковое содержание в них плотных составных частей. Результаты этих опытов приведены в таблице 21.

Таблица 21

Моторная активность и переваривающая сила пищеварительного тракта ельца при питании качественно различной пищей (хлеб, черви), содержащей одинаковое количество плотных веществ

Пища	Количество скормленной пищи в мг	Время в часах пребывания палочки в кишечнике	Переваривающая сила фермента в мм	Температура среды во время опыта в °С	Количество опытов	% содержания воды в пище	Месяц
Хлеб	20	21	2,0	8—15	15	58	Март
Черви	50	20	2,1	8—14	9	60	"

Как видно из таблицы, при этих условиях разнородная пища дала одинаковый результат. 20 мг хлебной пищи и 50 мг червей, при содержании одинакового количества в них воды, показали одно время пребывания палочки в кишечнике и одинаковую переваривающую силу.

Опыты в этом направлении были продолжены. Рыбы кормились смешанной пищей, составленной из равных количеств мясного и хлебного или хлебного и крахмального порошка. Навески готовились из мякиша, содержащего примерно одинаковое количество воды. Итоги исследования приведены в таблице 22.

Полученный материал наглядно показывает, что пищевые вещества, состоящие из различных компонентов, но содержащие одинаковое количество плотных веществ, не меняют срока пребывания палочки в кишечнике и величину переваривающей силы ферментов.

Значение плотных веществ для скорости продвижения пищи по кишечнику достаточно ясно видно еще из опытов, в которых рыбы получали одинаковый корм, но с примесью песка (см. таблицу 23).

Таблица 22

Моторная активность и переваривающая сила пищеварительного тракта ельда при питании качественно различной пищей (смесь хлеба, мяса и крахмала), содержащих одинаковое количество плотных веществ

Пища	Количество скормленной пищи в мг	Время в часах пребывания палочки в кишечнике	Переваривающая сила фермента в мм	Температура среды во время опыта в °С	Количество опытов	% содержания воды в пище	Месяц
Хлеб+мясо	100	24	2,7	11—16	16	56,2	Апрель
Хлеб	100	25	3,0	11—17	19	53,0	..
Хлеб+крахмал	100	27	2,9	8—14	13	57,0	Март
Хлеб	100	26	2,9	8—14	11	54,0	Февраль

На основании данных таблицы 23 следует, что присутствие песка в хлебе удлиняет срок пребывания палочки в кишечнике, тогда как

Таблица 23

Влияние балласта в пище (песка) на моторную активность и переваривающую силу пищеварительного тракта ельда

Пища	Количество скормленной пищи в мг	Время в часах пребывания палочки в кишечнике	Переваривающая сила фермента в мм	Температура среды во время опыта в °С	Количество опытов	% содержания воды в пище	Месяц
Хлеб+песок	100+50	28	2,4	16—17	24	35	Май
Хлеб . . .	150	21	3,0	16—17	12	53	..
Хлеб . . .	100	22	2,5	16—19	14	50	..
Хлеб+песок	50+50	25	2,1	11—15	15	20	..
Хлеб . . .	50	23	2,2	11—15	15	40	..

переваривающая сила несколько ослабляется. В данном случае степень активности ферментов как бы возрастает пропорционально количеству присутствующих питательных веществ, а не продолжительности их пребывания в кишечнике. Мы склонны объяснить повышенную перевариваемость увеличением концентрации ферментов за счет впитывания пищеварительных соков хлебной кашицей. Последнее должно быть менее выражено в присутствии песка.

Таким образом, приведенные выше экспериментальные данные дают нам основание прийти к выводу о наличии влияния качества пищи на двигательную и ферментативную активность пищеварительного тракта у ельца. При этом основным показателем качества пищевых веществ является содержание в них плотных составных частей. Чем больше последних, тем продолжительнее время пребывания пищи в кишечнике и тем интенсивнее ее переваривание. Имеющие место отклонения от прямой зависимости между активностью ферментов и количеством плотных веществ (удлиняющих время пищеварения), возможно, зависят от их адсорбционных свойств.

4. Влияние температуры на прием пищи, активность пищеварительных ферментов и двигательную функцию кишечника ельца

Рыбы являются типичными представителями пойкилотермных водных животных. Температура их тела почти точно соответствует температуре окружающей среды. Они не могут понижать свою температуру ниже температуры окружающей их воды, так как лишены возможности терять воду испарением. Повышенная же температура тела, возникшая в силу тех или других внутренних причин, не может долго удерживаться вследствие теплопроводности и конвекции. Кроме того, вода, как среда обитания рыб, обладает целым рядом свойств (высокая удельная теплоемкость, подвижность), благоприятных для поддержания постоянства температуры. На этом основании незначительная разница между температурой рыб и окружающей ее средой, отмечаемая многими исследователями, становится понятной.

Кестнер и Плаут (Kestner u. Plaut, 1924) в своей сводке приводят более старую литературу по этому вопросу. Так, Фибих (Fibich, 1905) отмечает у форелей в состоянии покоя температуру тела, соответствующую температуре окружающей среды, и лишь при повышении обмена веществ, вызванного движением, создается возможность ее повышения почти на 3°. По его же данным, у карпа и леща при краснухе, простуде и фурункулезе температура тела может повышаться на 1—2° выше температуры окружающей среды.

По мнению Креля и Зетбира (Krehl u. Soetbeer, 1899), инфекционные болезни изменяют температуру рыб вследствие прямого действия токсинов.

Фибих, а также Кнауте (Knauth, 1896) отмечают легкое повышение температуры (до 0,8°) при приеме рыбой пищи. У жирных рыб, тело которых плохо проводит тепло, температура часто выше на 1,5—3,0° температуры воды.

Гэни (1944) в статье о температуре тела пойкилотермных животных цитирует новые данные, указывающие на еще менее выраженные отличия температуры тела рыб от температуры окружающей среды. Он ссылается на работу Симпсона (Simpson, 1908), который у трески (*Gadus morrhua*) весом около 10 кг нашел превышение температуры только на 0,7°. Нильсен (Nielsen, 1938) не мог обнаружить разницы в температурах более чем на 0,1°. Роджерс и Льюис (Rogers a Lewis, 1916), измеряя температуру в желудке золотых рыбок, нашли, что она выше окружающей среды только на 0,07°.

Следует отметить, что изменение температуры окружающей среды ведет к соответствующему повышению или понижению ее у рыбы. Поэтому повышение температуры окружающей среды усиливает интенсивность обмена веществ, увеличивает потребление пищи и ее переваривание. Понижение температуры приводит к противоположным результатам. В том и другом случае вес рыбы может удерживаться на одинаковом уровне.

Значительное число наблюдений показывает, что изменение температуры тела рыбы за оптимальные границы приводит к прекращению приема пищи, пищеварения, резкому замедлению обмена веществ и дыхания. Угри, например, при 4—6° впадают в состояние зимней спячки, у форели то же самое наблюдается при 2°. В таком состоянии рыбы живут за счет своего жира и мышечной ткани, при этом вес их тела уменьшается. При понижении температуры ниже 0° рыбы погибают после замерзания соков тела. По данным Бородин (Borodin, 1934), Гудкова и Платова (1936) возвращение рыб к жизни возможно при условии промерзания только поверхностней ткани, что достигается охлаждением не в воде, а на воздухе. На срок переживания рыбы в низких температурах влияют запасы кислорода в плавательном пузыре. Калабухов (1935) считает, что для переохлаждения рыб необходимым условием является равномерное охлаждение всего тела, возможное при очень медленном понижении температуры.

Перехожу к изложению наших данных, полученных при изучении влияния температур окружающей среды на акт приема пищи и пищеварения у рыб.

а) Изучение влияния температуры на интенсивность приема пищи и условные рефлексы в связи с выяснением механизма акта добычания и схватывания пищи рыбой

Основная цель настоящего исследования заключалась в установлении, главным образом, крайних температурных границ приема пищи и условно-рефлекторной деятельности рыб. Мы предполагали, что выяснение отношения к температуре этих двух процессов может отчасти пролить свет на механизм реакций и схватывания рыбой пищи и подкрепить выше высказанное автором предположение по этому вопросу.

Кроме того, нам попутно удалось заметить ряд других сторон в питании рыб, определяемых температурой окружающей среды, которые, как нам представляется, хотя и выходят за рамки чисто физиологических исследований, не лишены некоторого интереса для прикладной ихтиологии.

В наших опытах мы помещали рыб в аквариумы по три экземпляра в каждый и предварительно приучали их при комнатной температуре (15—16°) брать пищу, брошенную на поверхность воды. Рыбы вскоре не только переставали бояться приближения экспериментатора к аквариуму, наоборот, подплывали к поверхности воды при его появлении. Далее с помощью секундомера устанавливалось „латентное время питания“ рыб. Под последним мы понимаем промежуток времени от момента соприкосновения пищевого вещества с поверхностью

воды до момента схватывания его рыбой. Одной рукой экспериментатор бросает с определенной высоты пищу, а другой включает и выключает секундомер. После установления фона, т. е. латентного времени питания рыб при комнатной температуре ($15-16^\circ$), производится постепенная (в течение 1 часа) с помощью сифона смена воды в аквариуме на более теплую или холодную. Затем в течение нескольких часов время от времени определяется латентное время питания рыб при новой температуре. Обычно в один опытный день испытывалась одна температура, не считая предварительного установления фона. Последний для контроля иногда проверялся еще в конце опыта. Мы день за днем испытывали одну температуру за другой. В одной серии опытов шло постепенное понижение температуры начиная от „оптимальной“. В другой серии опытов температура таким же образом повышалась. Для контроля велись наблюдения при изменении температуры от минимума до максимума в продолжение одного опытного дня.

Весь цикл таких наблюдений был проведен дважды. Один раз в августе, другой—в феврале. В первом случае под опытом находилось 6 ельцов и 3 карася (по 30—40 г весом каждый), во второй серии—3 ельца и 3 карася такого же веса. Как уже указывалось выше, рыбы распределялись по 3 экземпляра на аквариум. В качестве пищевого материала служили главным образом кусочки живых червей и в одном случае сухие дафнии. Ниже приводятся результаты исследований отдельно для каждого вида рыб.

На ельцах ставились опыты с конца июля до середины сентября. Наблюдения велись параллельно в двух аквариумах, в которых находилось по 3 рыбки. На каждую температуру отводился один опытный день, с предварительным установлением фона латентного времени питания на комнатную температуру ($15-16^\circ$). За все время испытывались температуры в границах от 3 до 27° . В опытах с ельцами пищевым материалом служили кусочки дождевых червей и высушенные дафнии.

Основные итоги исследования, проведенные в августе, сведены в таблице 24, которая отражает протокольный материал наблюдений за ельцами на протяжении всего времени.

Из приведенного протокола видно, что ельцы при температуре воды $15-16^\circ$ весьма активны. Они непрерывно плавают и быстро реагируют на брошенных червей, схватывая их в среднем через 0,5 сек.

Понижение температуры с 15 до 3° постепенно замедляет плавательные движения рыб и их реакцию на корм. Если вначале ельцы больше держатся в верхних слоях воды, то при понижении температуры их местопребывание в вертикальном направлении все понижается. На этом же уровне они начинают брать и падающих на дно червей. При $7-8^\circ$ рыбы плавают, главным образом, в нижних слоях воды и хватают корм около самого дна или при его соприкосновении с последним. Латентное время питания при этих температурах равняется 2 сек. Здесь же наблюдаются отдельные случаи, когда рыбы схваченный кусочек пищи выбрасывают обратно, а затем берут его снова. При 5° ельцы, находясь в нижних слоях воды, вяло передвигаются и на падающих червей реагируют не всегда одинаково. Если червь упал далеко, то возникшая вначале пищевая двигательная реакция может уга-

Таблица 24

Изменения реакции ельда на пищу, определяемые временем от момента соприкосновения с поверхностью воды пищевого объекта до появления реакции рыбы на него (латентное время питания), при различных температурах (августовские опыты)

Месяц	Температура среды в °С	Продолжительность опыта в часах	Корм	Латентное время питания в секундах	Общее поведение рыб
Август	3	4	Черви	—	Рыбы на дне аквариума неподвижны; на червя, падающего около головы, не реагируют или отплывают в сторону.
	4	4	„	5	В отдельных случаях рыбы делают попытку приблизиться к падающему червя, но реакция быстро затухает. В остальном поведение не меняется.
	5	3	„	5	Рыбы вяло передвигаются. На падающих недалеко червей реагируют, но берут их не всегда и не сразу. Иногда взятую пищу выбрасывают.
	6	4	„	3	Медленно передвигаются в нижних слоях воды. На упавшего на дно червя реагируют всегда, но не доплывают до него, если он упал далеко.
	7	3	„	2	Рыбы активно передвигаются в нижних слоях воды, не всплывая на поверхность. Падающих червей берут сразу около дна или на дне на любом расстоянии.
	8	5	„	2	Берут корм всегда на лету у дна. Иногда выбрасывают его обратно.
	9	2	„	1,5	Подвижность рыб несколько увеличена. Хватают пищу в средних слоях воды аквариума.
	10	1	„	1	Начинают активно плавать по всему аквариуму. Хватают пищу на лету и собирают со дна.
	11—12	3	„	1	Тоже
	13—14	2	„	0,5	Подвижность рыб увеличивается. Берут червя в момент погружения его в воду.
	15—16	5	„	0,5	Рыбы очень подвижны и хватают червей моментально на перебой.

Продолжение таблицы 24

Месяц	Температура среды в °С	Продолжительность опыта в часах	Корм	Латентное время питания в секундах	Общее поведение рыб
Август	19—20	4	..	>0,5—1	Активность движения и питания еще выше.
	21—22	4	..	0,5—1	Рыбы непрерывно плавают, но питание несколько замедлено.
	23—25	3	..	1—2	Рыбы сильно возбуждены, часто всплескиваются на поверхность воды. Иногда перевортываются на спину, но затем выравниваются. Между возбуждением наблюдаются небольшие периоды покоя. В отдельных случаях рыбы пытаются схватить падающего червя, но часто промахиваются.
	26—27	30 м.	..	—	Одни рыбы возбуждены, другие неподвижны. При движении часто перевортываются на спину. Дыхание около 200 в 1'. На пищу не реагируют.
	2	2	Дафнии	—	На падающих дафний и находящихся на поверхности воды не реагируют. Рыбы находятся на дне.
	3	2	..	—	Тоже
	4	2	..	—	Тоже
	5	2	..	—	Подвижность рыб увеличивается.
	6	2	..	—	Тоже
	7	2	..	—	Тоже
	8—9	2	..	10	Рыбы начинают медленно собирать дафний с поверхности воды.
	10—11	2	..	5	При падении дафний на поверхность воды двигательная реакция рыб на них появляется через 2—3 сек., а собирать их они начинают с поверхности через 5".
	12—13	2	..	3—4	После падения дафний на поверхность воды рыбы поднимаются за ними через 3—4".
	14—15—16	2	..	2	Рыбы активно плавают. Берут дафний с поверхности.
	17—18	2	..	1	Тоже
	19—20	2	..	1	Тоже
21—22	2	..	1—1,5	Подвижность рыб увеличивается.	
23	2	..	—	На дафний рыбы перестают реагировать.	

снуть. В этом случае рыба останавливается на полпути своего движения к пище. При 5° все чаще наблюдаются случаи выбрасывания обратно схваченной пищи. Время от времени рыбы собирают кусочки червей, лежащие на дне аквариума. При 4° ельцы держатся около самого дна и большую часть времени почти неподвижны. На падающих червей иногда реагируют слабым движением вперед. Но эта реакция, наступающая примерно через 5 сек. после прикосновения кусочка червя к поверхности воды, быстро затухает. Понижение температуры до 3° приводит к еще большему падению активности и полному исчезновению реакции рыбы на пищу, даже если она падает около головы рыбы или попадает прямо на нее.

Повышение температуры воды выше 15° вызывает общее увеличение активности рыб и уменьшает латентное время питания. При $19-20^{\circ}$ ельцы непрерывно и быстро двигаются в вертикальном и горизонтальном направлении и хватают пищу в момент ее соприкосновения с водой за время меньше 0,5 сек. При температурах, превышающих 20° , в пределах $21-22^{\circ}$, подвижность рыб возрастает, но латентное время питания несколько увеличивается, достигая 1 сек. В температурных границах от 23 до 25° , особенно при последней, возбудимость рыб превосходит норму. Ельцы часто всплывают на поверхность, иногда перевертываются на спину. За периодом сильного возбуждения время от времени наступает состояние покоя, когда рыбы становятся неподвижными. Иногда они пытаются схватить падающего червя (латентное время $1-2''$), но обычно это делается неудачно, они не попадают в цель. При $26-27^{\circ}$ ельцы все чаще из состояния чрезмерного возбуждения переходят к покою, как правило, перевертываясь на спину. Дыхание у них становится учащенным. Всякая реакция на пищу прекращается. Через некоторое время рыбы впадают в состояние теплового оцепенения.

Опыты такого же порядка, но с применением в качестве пищевого материала высушенных дафний, дали другие показатели латентного времени питания. Причиной этого является другой характер пищи. Кусочки червей по величине значительно превышали отдельные экземпляры дафний и, будучи тяжелее их, быстро опускались на дно, тогда как дафнии плавали на поверхности воды. Применение дафний при средних температурах ($15-16^{\circ}$) дало латентное время питания около 2 сек. Дальнейшее понижение температуры резко увеличило этот срок и при 9° он уже приблизился к 10 сек. При 7° , когда рыбы находились больше в нижних слоях воды, реакция их на падающие и плавающие на поверхности воды дафнии прекратилась.

При повышении температуры до 20° латентное время равнялось 1 сек., а при 22° —1,5 сек. Полное прекращение реакции на дафний наступало при 23° .

Далее были проведены наблюдения за латентным временем питания при непрерывном изменении температуры в течение одного опытного дня. При этом ставилась задача проследить изменение уровня температурного порога питания в зависимости от понижения и повышения температуры. Итоги исследования в этом направлении сведены в таблицах 25 и 26.

Таблица 25

Влияние постепенного понижения и повышения температуры на латентное время питания ельда (время от момента соприкосновения с поверхностью воды пищи до появления реакции рыбы на нее)

Месяц	Температура среды в °С	Продолжительность опыта (от—до)	Корм	Латентное время питания в сек.	Общее поведение рыб
Август	19	10 ч. 30 м.	Черви	0,5	Рыбы очень активны, червь схватывается с поверхности воды моментально.
	15	11 ч. 00 м.	„	0,5	Тоже
	10	11 ч. 30 м.	„	1	Рыбы плавают активно, ловят пищу на лету.
	4	12 ч. 30 м.	„	3—5	Рыбы реагируют на пищу и часто берут ее, когда она падает недалеко от головы; иногда на пути к пище останавливаются.
	3	13 ч. 00 м.	„	—	Рыбы почти неподвижны, на пищу не реагируют.
	2	13 ч. 30 м.	„	—	Тоже
	4	14 ч. 20 м.	„	—	Тоже
	5	15 ч. 00 м.	„	5	Рыбы медленно передвигаются. На падающего червя реагируют, но не всегда берут его.
	10	16 ч. 00 м.	„	2—3	Рыбы плавают вяло. Хватают пищу только около дна.

Таблица 26

Реакция ельда на пищу при постепенном изменении высоких температур

Месяц	Температура среды в °С	Продолжительность опыта (от—до)	Корм	Латентное время питания в сек.	Общее поведение рыб
Август	20	11 ч. 5 м.	Черви	0,5	Подвижность рыб высокая, червей берут с поверхности воды.
	25	12 ч. 20 м.	„	—	Рыбы возбуждены, часто всплывают на поверхность. На падающих червей не реагируют, со дна их не собирают.
	25	12 ч. 30 м.	„	1—2	Рыбы ведут себя менее возбужденно. В отдельных случаях пытаются схватить падающего червя, но безуспешно.
	27	12 ч. 40 м.	„	—	Возбуждение рыб часто сменяется полным покоем. При движении переворачиваются, но снова выплывают. Дыхание 200 в 1'. На пищу не реагируют.

Из таблицы 25 видно, что постепенное изменение температуры от 19° до 3° в течение 2,5 часов не дает каких-либо различий в поведении рыб и латентного времени питания в сравнении с предыдущими исследованиями. Здесь также питание прекращается при 3°. Повышение температуры с 2° до 10° в течение 2,5 часов сдвигало температурный порог питания. Теперь рыбы начинали брать пищу только при 5°, а не при 4°, как это бывает в случае понижения температуры. Рыбы ведут себя менее активно и при 10°. Они берут пищу не за 1 сек., как это имело место в первой серии опытов, а за 2—3 сек.

В случае повышения температуры (от 20 до 27°) в течение 35 мин. картина поведения рыб в основном сохраняется прежней, т. е. такой, какой она бывает при длительном и изолированном применении этих температур (см. табл. 26).

В другой серии опытов, поставленных на ельцах в феврале, отличия от августовских опытов наблюдались только в крайних температурах. Из таблицы 27, представляющей собой часть протокольных записей, видно, что прекращение питания рыб в зоне низких температур наступает при 2°, а не 3°, и с другой стороны, при высоких температурах это происходит при 25°, а не при 27°, как в августовских опытах.

Таблица 27

Изменение реакции ельца на пищу (латентного времени питания) при различных температурах (февральские опыты)

Месяц	Температура среды в °C	Продолжительность опыта в часах	Корм	Латентное время питания в секундах	Общее поведение рыб
Февраль	2	3	Черви	—	Рыбы неподвижны, реакция на пищу нет.
	3	2	„	5	Появляется попытка взять червя, упавшего недалеко от головы, но двигательная реакция на пищу быстро затухает.
	4	2	„	5	Рыбы вяло передвигаются.
	18—20	2	„	0,5	На падающих не далеко червей реагируют, но берут их не всегда и не сразу. Иногда пищу выбрасывают обратно.
	23	2	„	1—2	Подвижность высокая, пищу хватают моментально.
	25	1	„	—	Подвижность еще больше.
					На пищу реагируют быстро.
				Резкое возбуждение часто сменяется покоем.	
				Дыхание до 200 в 1'.	
				На пищу не реагируют.	

Подводя итоги опытам по изучению влияния температуры на интенсивность приема пищи ельцами, мы считаем возможным сделать следующие выводы:

1. Активность питания ельцов, определяемая временем от момента появления пищи на поверхности воды до момента ее скватывания рыбой (латентное время питания), находится в прямой зависимости от температуры окружающей среды: чем выше температура, тем быстрее реакция на пищу, т. е. тем короче латентное время питания.

2. Температура воды влияет на общее поведение ельцов и в особенности на их подвижность. Последняя замедляется при понижении температуры. Начиная с 9° ельцы постепенно погружаются в более глубокие горизонты воды. В зоне $2-4^{\circ}$ рыбы находятся в состоянии покоя или совершают вялые движения недалеко от дна. Повышение температуры увеличивает активность ельцов, и при $23-25^{\circ}$ она достигает максимума. При $25-27^{\circ}$ за короткое время наступает тепловой удар.

3. Интенсивность питания ельца или его латентное время зависит, в пределах одних и тех же температур, от рода пищи. На „тяжелую пищу“, падающую сразу на дно (дождевые черви) рыбы реагируют быстрее, латентное время питания короче и температурные границы питания шире, чем при „легкой пище“, плавающей на поверхности воды (сухие дафнии).

4. Крайние температурные границы питания „тяжелой пищей“ (когда сохраняется только реакция на пищу) находятся при 3 и 25°C . Зона реального питания ельца дождевыми червями (когда пища скватывается и удерживается в кишечнике) находится между 7 и 22° . При этом между $7-9^{\circ}$ питание происходит преимущественно донной пищей. Крайние температурные границы питания ельца „легкой пищей“ (сухие дафнии) находятся при 8 и 22°C . Примерно между этими температурами располагается и зона реального питания.

Таким образом, при низких температурах, находясь близко около дна, рыбы не имеют доступа к плавающей на поверхности пище, тогда как падающий на дно корм находится в поле их активной деятельности. В связи с этим возможно, что ярусность питания ельцов в естественных условиях в различное время года может зависеть отчасти от прямого воздействия на организм рыбы температуры среды.

Более короткое латентное время питания дождевыми червями, в сравнении с дафниями, при средних температурах можно объяснить большими размерами частичек пищи и движением их на встречу рыбам при опускании на дно. Оптимальной температурой питания ельцов (любой пищей), при которой высокая подвижность сочетается с минимальным латентным временем питания, является $19-20^{\circ}\text{C}$.

5. Порог питания ельцов при низких температурах в условиях аквариума зависит от направления изменения температуры: от более высокой к низкой или наоборот. В первом случае, т. е. при понижении температуры, крайняя граница питания устанавливается при 4° , а при повышении температуры от минимальной—при 5° . В последнем случае (при повышении температуры) латентное время питания несколько увеличивается.

б. На температурные границы питания ельцов влияет время года: летом (август) эти границы находятся в пределах от 4 до 25°, а зимой (февраль)—от 3 до 23°, т. е. во время зимнего сезона в условиях аквариума границы питания сдвигаются к более низким температурам.

* *

Одновременно с ельцами изучалось влияние температуры и на активность питания карасей (*Carassius carassius*). Оба представителя относятся к одному семейству карповых (Cyprinidae), но несколько отличаются по условиям обитания. Ельцы водятся в речной системе водоемов, караси — преимущественно в замкнутых водоемах озерного типа. В силу этого последние в естественных условиях обитания приурочены к более высоким температурам, чем первые.

Всего под опытом было 3 карася, весом около 40 г каждый. Одни и те же рыбы служили объектом исследования как в августе, так и в феврале. Методика и условия опыта точно соответствовали описанным выше для ельцов. В качестве пищевого объекта здесь применялись только дождевые черви. Основные данные, полученные на карасях, приведены в таблице 28, которая составлена из протокольного материала всего периода наблюдений.

Из анализа цифровых показателей таблицы 28 вытекает, что активность реакции карасей на пищу, так же как и ельцов, увеличивается по мере повышения температуры. Однако в общем поведении и в реакции на пищу у представителей этих групп рыб имеются и черты различия. Караси менее подвижны. Они больше находятся в нижних горизонтах воды, особенно при низких температурах, и начинают подниматься к поверхности воды за пищей только при 12°. У них больше чем у ельцов выражена тенденция к питанию кормом, находящимся на дне, особенно в зонах низких и высоких температур. Латентное время питания в районе оптимальных температур у карасей также несколько увеличено. Последнее зависит в значительной степени от того, что они, поднимаясь вверх навстречу падающей пище, не сразу берут ее, а следуют за ней некоторое время книзу.

Наиболее характерной особенностью карасей, в отличие от ельцов, является их питание в крайних границах низких и высоких температур. Караси перестают реагировать на пищу при 4°, тогда как ельцы — при 3° (августовские опыты). В области высоких температур у карасей самое короткое латентное время питания приходится на 25°, тогда как у ельцов — на 20°. Караси еще продолжают реагировать на пищу при 30° и даже отчасти при 33°, тогда как для ельцов таким температурным пределом является 25°. При низких температурах (до 7°) караси гораздо чаще выбрасывают взятую со дна пищу; то же наблюдается и при крайних высоких температурах (30—33°).

Начиная с 30° караси непрерывно и очень быстро плавают около дна аквариума, при 33° их подвижность еще больше возрастает. В это время тело карасей располагается по отношению ко дну аквариума под углом 45°. Они как бы бороздят своим рылом по поверхности дна, создавая впечатление желания зарыться в несуществующий ил. При 35° у карасей появляются сильные порывистые движения в горизонтальном и вертикальном направлениях. Они часто выплескиваются на

Таблица 28

Изменение реакции караса на пищу (латентного времени питания) при различных температурах

Месяц	Температура среды в °С	Продолжительность опыта в часах	Корм	Латентное время питания в секундах	Общее поведение рыб
Август	4	2	Черви	—	Караси первое время несколько возбуждены, но через 10 мин. успокаиваются и опускаются на дно. На падающих червей не реагируют, со дна их не берут.
	5	3	"	3—4	Начинают плавать около дна аквариума, иногда поднимаясь к поверхности воды, как бы для заглатывания воздуха. Упавших на дно червей берут через 3—4", но обычно выбрасывают их обратно сразу или через некоторое время.
	6	5	"	3	Также плавают около дна аквариума, иногда поднимаясь к поверхности воды как бы для заглатывания воздуха. Упавших на дно червей берут через 3—4", но обычно выбрасывают их обратно сразу или через некоторое время.
	7	4	"	2—3	Иногда берут червей в момент их падения на дно, чаще уже — на дне. Нередко корм выбрасывается обратно.
	8	4	"	2	Хватают пищу в момент падения ее на дно. Передвигаются во всех направлениях до средней зоны воды аквариума, но больше держатся у дна.
	9	2	"	2	Тоже.
	10	3	"	2	Чаще берут червей на лету около дна.
	11	4	"	2	Тоже.
	12	8	"	1—2	Активно передвигаются до поверхности воды, но больше держатся у дна. При падении пищи на поверхность поднимаются за ней вверх.
	13—14	5	"	1—2	Тоже.
	15—16	4	"	1	Активность движения рыб увеличивается. Появление пищи на поверхности воды вызывает резкое движение вверх.
	17—18	4	"	1—0,5	Быстрота движения за пищей увеличивается.
	19—20	4	"	1—0,5	Тоже.

Месяц	Температура средн в °С	Продолжительность опыта в часах	Корм	Латентное время питания в секундах	Общее поведение рыб
Август	25	3	Черви	0,5	Активность плавательных движений и быстрота схватывания пищи еще увеличиваются.
	27	3	"	1—2	Рыбы несколько возбуждены. На пищу реагируют хуже.
	30	3	"	2—3	Очень быстро двигаются около дна вдоль аквариума. Пищу на лету не берут. При падении ее на дно хватают, но часто выбрасывают обратно. Находящихся на дне червей берут, но очень редко заглатывают, чаще выбрасывают обратно. Дыхание учащенное.
	33	1	"	—	Очень быстро передвигаются вдоль дна аквариума, как бы бороздя рылом по его поверхности. На падающих червей не реагируют. Проплывая мимо лежащих червей, иногда их хватают, но сейчас же выбрасывают.
	35	45 м.	"	—	Сильные порывистые движения в горизонтальном и вертикальном направлениях. Рыбы часто всплывают к поверхности воды. Иногда перевортываются на спину. На пищу не реагируют.
Февраль	3	4	"	—	Рыбы слабо подвижны и находятся у дна аквариума. На пищу реакции нет.
	4	4	"	3—4	Вялые плавательные движения около дна аквариума. Пищу берут после ее падения на дно, но тотчас или спустя некоторое время ее выбрасывают.
	28—29	3	"	2—3	Очень быстро двигаются около дна. Пищу берут при падении ее на дно, но часто выбрасывают обратно.
	30	1	"	—	Резкие плавательные движения. Периодически всплывают на поверхность воды. Иногда перевортываются на спину. На пищу не реагируют.

поверхность воды, иногда переворачиваются на спину. Опыты на карасях в феврале показали понижение температурных границ питания. Рыбы реагировали на пищу при 4°, а не при 5°, как это было в августе. В зоне высоких температур реакция на пищу прекращалась при 30°, тогда как в августе это происходило отчасти даже при 33°. Здесь мы имели закономерность, аналогичную наблюдавшейся в опытах с ельцами.

Наблюдения на карасях с постепенным изменением температуры в один опытный день подтвердили результаты, изложенные выше для ельцов. Понижение температуры в течение 1 час 45 мин. с 18 до 4° привело к прекращению реакции на пищу при 4°. Изменение температуры в другом направлении, т. е. повышение ее от минимума, привело к установлению новой границы питания при низких температурах. Теперь караси начинали реагировать на пищу только при 7—10°. Поэтому у карасей, как и у ельцов, порог реакции на пищу при низких температурах также зависит от направления изменения температуры. При ее понижении температурная граница питания расширяется, а при повышении сужается. Сказанное иллюстрируют данные таблицы 29, составленной из отдельных типичных мест протокольных записей.

Таблица 29

Влияние постепенного понижения и повышения температуры на латентное время питания карася

Месяц	Температура среды в °С	Продолжительность опыта (от — до)	Корм	Латентное время питания в секундах	Общее поведение рыб
Август	18	12 ч.00 м.	Черви	1—0,5	Поднимаются за пищей к поверхности.
	15	12 ч.30 м.	„	1	Тоже.
	10	12 ч.45 м.	„	2	Чаще берут пищу на лету, но иногда собирают ее только со дна.
	5	13 ч.15 м.	„	3—4	Берут пищу после ее падения на дно. Иногда выбрасывают ее обратно и вновь съедают, и так несколько раз. Рыбы иногда всплывают к поверхности как бы для заглатывания воздуха.
	4	13 ч.45 м.	„	—	Рыбы неподвижны у дна. Дыхание редкое. На пищу не реагируют.
	7	14 ч.15 м.	„	—	Подвижность рыб слабая. Пищу не берут.
	10	15 ч.00 м.	„	4	Пищу берут только спустя некоторое время после ее падения на дно.
	15	16 ч.00 м.	„	1—2	Пищу берут на лету.

Месяц	Температура среды в °С	Продолжи- тельность опыта (от — до)	Корм	Лагентное время питания в секундах	Общее поведение рыб
Август	4	10 ч.00 м.	Черви	—	Рыбы неподвижны. На пищу не реагируют.
	5	11 ч.00 м.	„	—	Тоже.
	7	12 ч.00 м.	„	—	Начинают медленно плавать вдоль дна. Пищу берут иногда со дна.
	10	13 ч.00 м.	„	2—3	Берут червей во время их падения на дно.
	15	14 ч.00 м.	„	1—2	Берут падающих червей на лету.
	20	11 ч.00 м.	Черви	1—0,5	Берут пищу на лету и собирают ее со дна.
	25	11 ч.15 м.	„	1,5—2	Тоже.
	25	11 ч.40 м.	„	1,5—2	Тоже.
	20	12 ч.15 м.	—	—	—
	25	12 ч.30 м.	—	—	—
	30	12 ч.50 м.	Черви	3	Быстро плавают вдоль всего дна аквариума, как бы бороздя рылом по дну. Пищу на лету не берут, со дна иногда собирают, но сейчас же выбрасывают ее. Дыхание резко учащенное.
Август	25	11 ч.00 м.	Черви	—	—
	33	11 ч.45 м.	„	—	Рыбы очень быстро плавают вдоль дна аквариума, как бы бороздя по нему рылом (тело по отношению к дну аквариума находится под углом 45°).
					Пищу на лету не берут, иногда хватают ее со дна, но сейчас же выбрасывают.
	25—30	12 ч. 5 м.	„	—	—
	35	13 ч.00 м.	„	—	Сильно возбуждены, часто всплескиваются на поверхность и переворачиваются на спину.
	35	13 ч.10 м.	„	—	Рыбы неподвижны. Дыхание неравномерное. На пищу не реагируют.

Таким образом, опыты на карасях, подтверждая, с одной стороны, основные данные, полученные на ельцах, с другой стороны, показывают, что карась имеет несколько иные температурные границы реак-

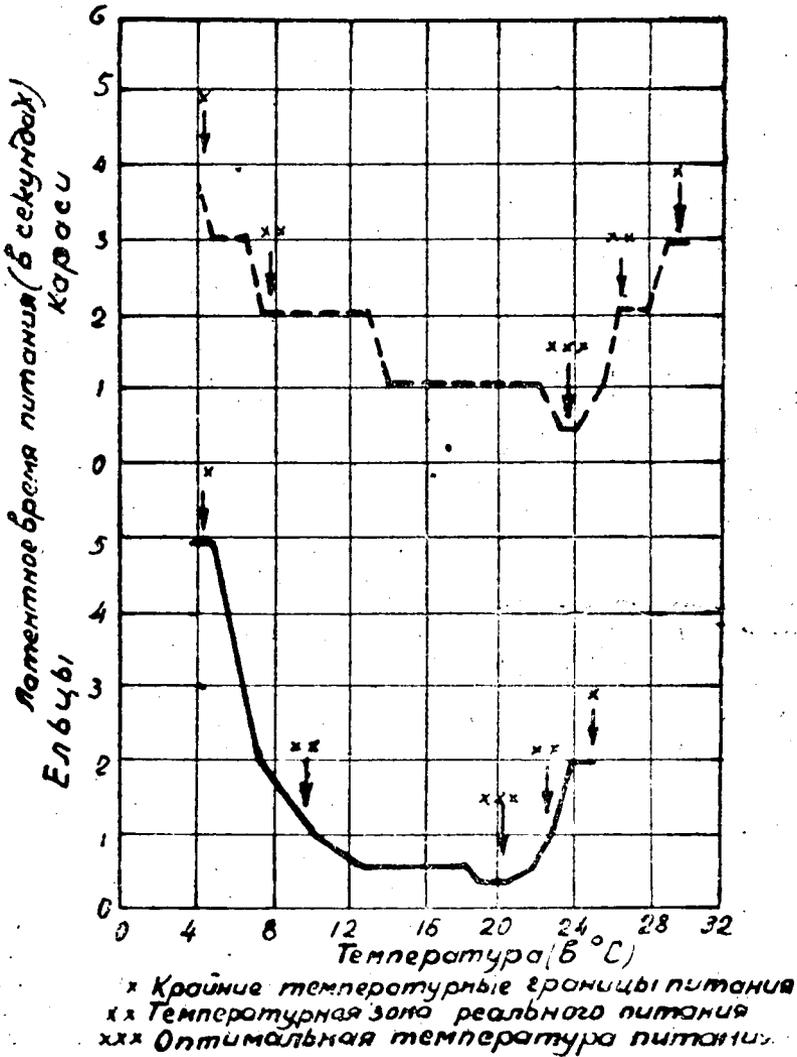


Рис. 6. Крайние и оптимальные температурные границы питания ельца и карася.

ции на пищу. Крайними температурными границами питания карася, по опытам в августе, будут 5° и 30° (у ельца 4° и 25°). Зона реального питания карася лежит между 8—27° (у ельца между 7—22°). Оптимальной температурой питания карася является 25° (у ельца 20°). Для сравнения приводятся кривые интенсивности питания ельца и карася червями при различных температурах (рис. 6).

* *
*

Переходим к опытам с условными рефлексамн.

Можно допустить, что у рыб по аналогии с высшими позвоночными животными, в основе механизма реакции на пищу лежит нервный процесс и, в частности, условно-рефлекторная деятельность. Одним из показателей этого может быть одинаковое отношение обоих процессов к температуре среды.

Для проверки предполагаемой зависимости от температуры функции нервной системы и реакции рыбы на пищу мы параллельно с описанными выше наблюдениями по питанию поставили опыты с условными рефлексамн на рыбах.

Сам по себе факт возникновения „привычек“ у рыб давно известен, но применению павловского объективного метода условных рефлексов на рыбах и выработки для этой цели специальной методики мы обязаны Фролову (1925, 1938, 1941). Его опыты на некоторых морских и пресноводных рыбах, как уже отмечалось выше, показали возможность выработки у них оборонительных условных рефлексов на световые и звуковые раздражители. Одновременно Фроловым отмечены и некоторые особенности в образовании у рыб условных рефлексов, дифференцировки и условного тормоза. Из работ Булла (1935), который методом условных реакций исследовал у рыб сенсорную деятельность, для нас представляет особый интерес факт дифференцирования рыбами изменения температуры воды на $1/10^{\circ}\text{C}$. Автор, опираясь на свои многолетние исследования, отмечает, что костистые рыбы способны образовывать простые условные рефлексы не хуже, чем собаки. Отставленные рефлексы у рыб, по его данным, не удаются.

Для выработки у рыб условного рефлекса мы использовали два рода специальных установок. Одна—в том виде, в каком предложил ее Фролов, с той лишь разницей, что вместо электрического тока, служащего безусловным раздражителем, применялась пища, которая помещалась в особый с выдвижным дном ящичек-кормушку, расположенную на некотором расстоянии от поверхности воды аквариума. После того, как вспыхивала электрическая лампочка, экспериментатор с помощью шнура выдвигал дно кормушки, и корм (кусочки дождевых червей или сухие дафнии) падал в воду. Кормушка автоматически закрывалась при помощи резинки, прикрепленной к ее дну. В силу указанного приспособления кормушка могла легко применяться много раз в течение опыта без добавления в нее корма. Таким способом условный раздражитель—электрический свет—подкреплялся пищей. Двигательная реакция рыб на пищу или только на свет регистрировалась с помощью воздушной передачи. Последняя осуществлялась посредством двух соединенных между собой резиновой трубкой полиграфов Марей. Один находился над водой и воспринимал движения рыбы с помощью нитки с серфином, соединенным со спинным плавником. Другой располагался около кимографа, на закопченной ленте которого писчик полиграфа регистрировал движения рыбы. Для наблюдения за поведением рыбы и включения раздражителей экспериментатор находился за перегородкой. Схема описанной установки изображена на рис. 7.

Вторая установка была сконструирована автором в следующем виде. Рыба помещалась в сосуд-камеру, представляющую собою стеклянную трубку, по своему диаметру и длине немного превышающую объем рыбы. Последняя в камере не могла плавать и поворачиваться, но в то же время стенки сосуда не стесняли плавников и давали возможность рыбе находиться в свободном положении. Через камеру непрерывной

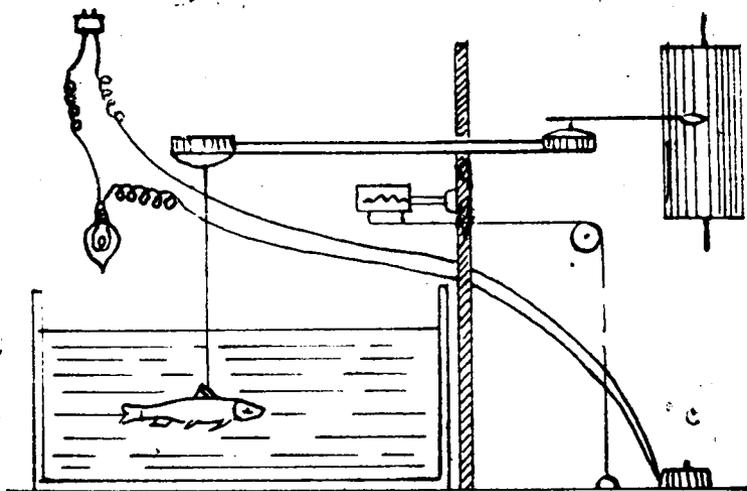


Рис. 7. Схема установки для выработки и регистрации у рыб пищевого двигательного условного рефлекса.

струей протекала вода. Последняя поступала в узкий конец камеры из бутылей и вытекала через трубочку, вставленную в пробку, закрывающую широкое отверстие камеры. Для раздражения рыбы электрическим током, применявшимся в качестве безусловного раздражителя, один электрод погружался в воду через боковое отверстие камеры; другим электродом служил прикрепленный к хвостовому плавнику рыбы серфин, тонкая проволока от которого проходила через водосточную трубку и направлялась к источнику электрического тока. Указанная проволока одновременно использовалась для регистрации движения рыбы через рычажок Энгельмана. В качестве условного раздражителя применялся электрический свет. Для этого лампочка подвешивалась над камерой внутри деревянного ящика, поставленного вверх дном. Последний изолировал рыбу от посторонних зрительных раздражений. Для наблюдения за рыбой в ящике имелся „глазок“. Экспериментатор с помощью обычных приспособлений зажигал свет и пускал электрический ток, а на законченной ленте кимографа рычажок отмечал двигательную реакцию рыб. Из-за небольшой величины подопытных рыб и их резких и сильных движений при раздражении, серфин под тяжестью рычага часто срывался с хвостового плавника, поэтому величину двигательной реакции мы часто определяли на-глаз, пользуясь регистрацией лишь время от времени для контроля. Температура пропускаемой через камеру воды изменялась с помощью перек-

лучения тока воды из бутылей, которые заранее наполнялись водой разной температуры. На пути движения воды около входа в камеру помещался термометр, по показаниям которого судили о температуре воды, поступающей к рыбе. Для более ясного представления установка в виде схемы изображена на рис. 8. В ней не показан ящик с „глазком“, прикрывающий сосуд-камеру с рыбой.

Под опыты с условными рефlekсами были взяты 4 ельца и 2 карася из той же группы рыб, которые испытывались на активность питания при разных температурах (см. выше).

На ельцах выработывался пищевой двигательный (пищевой двигательный) и оборонительный условный рефлекс (см. схемы установок на рис. 7 и 8). Для каждого случая использовалось по 2 экз. рыб. На карасях—только оборонительный условный рефлекс, с помощью установки, изображен-

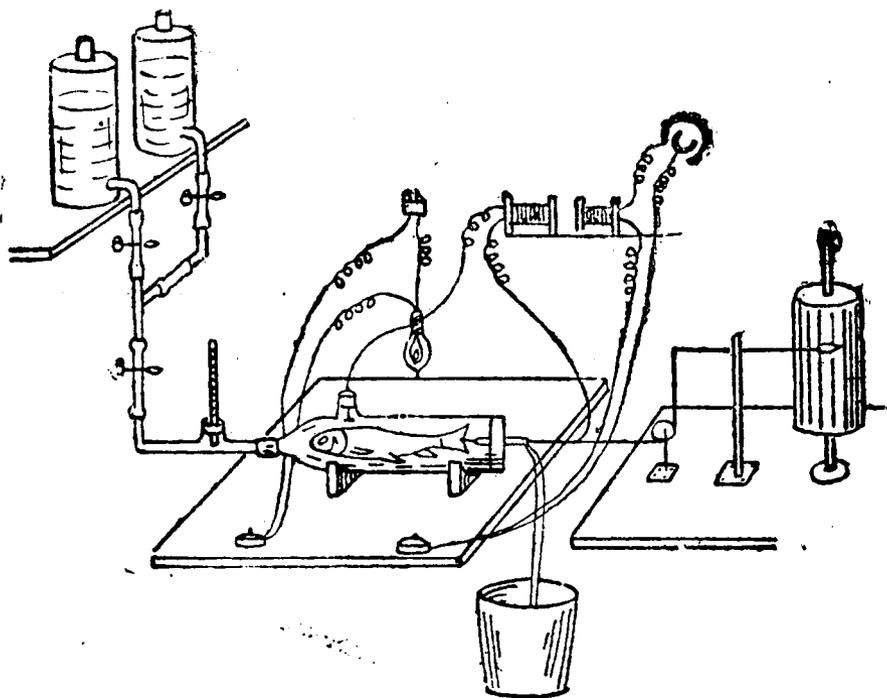


Рис. 8. Схема установки для выработки и регистрации у рыб оборонительного условного рефlekса.

ной на рис. 8, т. е. с применением в качестве безусловного раздражителя электрического тока. Как в том, так и в другом случае условный рефлекс выработывался при комнатной температуре ($15-16^{\circ}$), и только после его закрепления он испытывался на фоне различных температур (высоких и низких). При выработке оборонительного условного рефlekса условный раздражитель (электрический свет) за 1 сек., а в случае пищевого рефlekса за 5 сек. предшествовал безусловному раздражителю. Промежутки времени между сочетаниями колебались, как правило, от 2 до 5 мин. (при применении электрического тока в ка-

естве безусловного раздражителя) и 10—15 мин. (при пищевых раздражителях). Перед началом выработки условных рефлексов свет испытывался на индифферентность. Опыты ставились в августе и феврале.

Задача исследования, как отмечалось уже выше, заключалась в установлении для условного рефлекса рыб границ низких и высоких температур с целью сравнения последних с температурными границами реакции рыбы на пищу.

Переходим к изложению результатов опытов с оборонительным условным рефлексом на ельцах, основные моменты которых представлены в таблице 30. Последняя является сводкой наиболее типичных выдержек протокола всех опытов, проведенных на одном ельце. Результаты исследования на другом ельце почти совпадают, в силу чего протокольные данные о нем не приводятся.

Таблица 30

Изменение силы и порога оборонительного условного рефлекса у ельца при разных температурах

Дата	Время	Температура в°С	Условный раздражитель	Безусловный раздражитель	Время присоединения безусловного раздражителя	Величина безусловного рефлекса	Латентное время условного рефлекса	Величина условного рефлекса	Число сочетаний	Примечание
2/VIII	2 ч. 30 м.	15	Эл. св.	—	—	—	—	0	—	Проба на индифферентность
	" 33 м.	"	"	—	—	—	—	0	—	
	" 35 м.	"	"	—	—	—	—	0	—	
	" 40 м.	"	"	—	—	—	—	0	—	
	" 45 м.	"	"	Эл. т.	1"	Сильн.	—	0	1	
	" 48 м.	"	"	"	"	"	1"	0	2	
" 53 м.	"	"	"	"	"	—	0	3		
" 56 м.	"	"	"	"	"	—	0	4		
3/VIII	2 ч. 0 м.	15	Эл. св.	Эл. т.	1"	Сильн.	1/2"	Оч. сл.	5	
	" 3 м.	"	"	"	"	"	—	0	6	
	" 8 м.	"	"	"	"	"	1/2"	Оч. сл.	7	
	" 10 м.	"	"	"	"	"	—	Оч. сл.	8	
	" 15 м.	"	"	"	"	"	—	0	9	
	" 18 м.	"	"	"	"	"	—	0	10	
" 22 м.	"	"	"	"	"	—	0	11		
4/VIII	12 ч. 5 м.	15	Эл. св.	Эл. т.	1"	Сильн.	1/2"	Оч. сл.	12	
	" 10 м.	"	"	"	"	"	—	0	13	
	" 13 м.	"	"	"	"	"	—	0	14	
	" 16 м.	"	"	"	"	"	—	0	15	
	" 20 м.	"	"	"	"	"	—	0	16	
" 23 м.	"	"	"	"	"	—	0	17		

Продолжение таблицы 30.

Дата	Время	Температура в °С	Условный раздражитель	Безусловный раздражитель	Время присоединения безусловн. раздражителя	Величина безусловного рефлекса	Латентное время условн. рефлекса	Величина условн. рефлекса	Число сочетаний	Примечание
5/VIII	14ч. 25 м.	25	Эл. св.	Эл. т.	1"	Средн.	1"	Оч. сл. 0	93	Рыба возбуждена. Иногда переверт. Усл. и безуслов. рефлексы слабо заметны на фоне возбуждения.
	" 30 м.	"	"	"	"	"	"	0	94	
	" 35 м.	"	"	"	"	"	1"	Оч. сл.	95	
	" 40 м.	27	"	"	"	Сл.	—	0	96	
	" 45 м.	"	"	"	"	"	—	0	97	
" 50 м.	15	"	"	"	Средн.	1"	Сл.	98	Рыба спокойна, редко дышит и лежит на боку.	
" 55 м.	"	"	"	"	"	1"	Средн.	99		
17/VIII	13ч. 10 м.	15	Эл. св.	Эл. т.	1"	Сильн.	1/2"	Сильн.	100	Рыбы неподвижны. Дых. 200 раз в 1 мин.
	" 25 м.	25	"	"	"	Средн.	"	Оч. сл.	101	
	" 30 м.	"	"	"	"	"	1"	Оч. сл.	102	
	" 40 м.	"	"	"	"	"	2"	?	103	
	" 45 м.	27	"	"	"	Сл.	—	0	104	
	" 50 м.	"	"	"	"	"	—	0	105	
	" 55 м.	15	"	"	"	Средн.	1"	Средн.	106	
10/II	9ч. 30 м.	15	Эл. св.	Эл. т.	1/2"	Сильн.	1/2"	Сильн.	41	
	" 35 м.	"	"	"	"	"	"	"	42	
	" 55 м.	5	"	"	"	Средн.	2"	Средн.	43	
	10ч. 10 м.	"	"	"	"	"	2"	Средн.	44	
	" 20 м.	2	"	"	1"	Сл.	2"	Сл.	45	
	" 25 м.	"	"	"	1"	Сл.	2"	Сл.	46	
	" 30 м.	"	"	"	"	Оч. сл.	—	0	47	
	" 33 м.	"	"	"	"	"	—	0	48	
	" 35 м.	"	"	"	"	"	—	0	49	
	" 40 м.	"	"	"	"	"	—	0	50	
	" 43 м.	15	"	"	"	Средн.	1"	Сл.	51	
19/II	11ч. 0 м.	15	Эл. св.	Эл. т.	1"	Сильн.	1/2"	Сильн.	107	
	" 10 м.	20	"	"	"	"	"	Сильн.	108	
	" 20 м.	25	"	"	"	Сл.	1"	Оч. сл.	109	
	" 25 м.	"	"	"	"	Оч. сл.	—	0	110	
	" 35 м.	"	"	"	"	"	—	0	111	
	" 43 м.	"	"	"	"	"	—	0	112	

Из протокольных данных, помещенных в таблице 30, видно, что проба на индифферентность показывает отсутствие у ельца двигательной реакции на зажигание электрической лампочки. Первые признаки условного рефлекса на свет появляются на 3-м сочетании в первый опытный день. Однако только на 6-й день или на 30-м сочетании при температуре 15° возникает прочный, хорошо выраженный оборонительный условный рефлекс на свет. В нашем протоколе он обозначен как „сильный“ (под „сильным“ ответом следует понимать величину рефлекса, выражающегося движением рычажка вдоль плоскости ленты киногорафа высотой около 15 мм, под „средним“—5—10 мм, под „слабым“—между 3—5 мм и под „очень слабым“—от 2 мм и меньше). Латентное время у сильного и прочного рефлекса, как правило, равняется 1/2 сек. На седьмой день, или на 37-ом сочетании, на фоне сильного и прочного условного рефлекса производится переключение тока воды с температурой в 15° на воду с более низкими температурами (10—5—3°). Время от времени на фоне постепенно охлаждающейся воды в камере с ельцом испытывается условный рефлекс. Последний по мере изменения температуры, начиная с 10° и почти до 3°, ослабевает. Его сила от средней переходит в слабую, а латентное время условного рефлекса увеличивается с 1/2 сек до 2 сек. При 3° условный рефлекс полностью исчезает. Одновременно уменьшается и сила безусловного рефлекса до очень слабого. Указанные изменения в условно-рефлекторной реакции рыбы при изменении температуры от 15 до 3° происходят за 1 час опыта. Если вслед за этим пустить ток теплой воды (15°), то спустя несколько минут условный рефлекс восстанавливается до исходной силы.

Такого рода действие низких температур на условный рефлекс ельца было получено и в другие опытные дни (см. протокольную запись от 9 и 10 августа в табл. 30).

Опыты с применением высоких температур дали следующие результаты. На фоне сильного условного рефлекса при 15° пропускается вода, нагретая до 20—25—27°. При температуре воды в камере около 20° условный рефлекс продолжает быть сильным. При 25° на фоне общей возбудимости рыбы он резко ослабляется или даже полностью исчезает; сила безусловного рефлекса также падает. При 27° рыба теряет устойчивость, часто перевертывается, тяжело дышит и совершенно не реагирует на условный раздражитель. На электрический ток сохраняется очень слабая реакция.

Понижение температуры до 15° через несколько минут восстанавливает условный рефлекс почти до прежней силы (см. данные протокола от 15 и 17 августа в таблице 30).

Аналогичные опыты в феврале показали полное исчезновение условного рефлекса у рыб при 2° и 25°, т. е. при более низких температурах, чем в августе (см. протокольную запись от 10 и 19 февраля в таблице 30).

Основные результаты опытов на ельцах, проведенные в аквариумных условиях (см. рис. 5) с применением пищи в качестве безусловного раздражителя, помещены в таблице 31. Таблица 31 содержит в себе отдельные выдержки из протокольного материала.

Таблица 31

Изменение силы и порога пищевого двигательного условного рефлекса у ельца при разных температурах

Дата	Время	Температура в °С	Условный раздражитель	Безусловный раздражитель	Время присоедин. безусловн. раздраж.	Величина безусловного рефлекса	Латентное время условного рефлекса	Величина условного рефлекса	Число сочетаний
15/VII	12ч. 0 м.	15	Эл. св.	Черви	5"	Сильн. (20 мм)	1"	Средн. (5 мм)	21
	" 5 м.	"	"	"	"	"	1"	6 мм	22
	" 20 м.	10	"	"	5"	"	1"	Средн. (4 мм)	23
	" 30 м.	"	"	"	"	"	1"	5 мм	24
	" 33 м.	"	"	"	"	"	1"	5 мм	25
16/VII	10 ч. 25 м.	10	"	"	"	Сильн. (25 мм)	1"	Сред. (5 мм)	26
	" 40 м.	5	"	"	"	Средн. (10 мм)	2"	Сл. (2 мм)	27
	" 45 м.	"	"	"	"	"	3"	Сл. (2 мм)	28
	" 55 м.	2	"	"	"	"	—	0	29
	11 ч. 0 м.	"	"	"	"	"	—	0	30
17/VII	10 ч. 0 м.	20	Эл. св.	Черви	5"	Сильн. (20 мм)	1"	Сильн. (10 мм)	31
	" 15 м.	25	"	"	"	Средн. (10 мм)	"	Средн. (4 мм)	32
	" 25 м.	"	"	"	"	Сл. (5 мм)	"	Оч. сл. (2 мм)	33
	" 30 м.	27	"	"	"	"	—	0	34
	" 35 м.	"	"	"	"	"	—	0	35
	" 38 м.	"	"	"	"	"	—	0	36
	" 41 м.	"	"	"	"	"	2	Сл. (2 мм)	37

Из приведенной таблицы видно, что пищевой условный рефлекс у ельца исчезает при тех же температурах, при которых исчезает и оборонительный условный рефлекс: в зоне низких температур—при 2°, в зоне высоких температур—при 27°.

Итоги опытов с влиянием температуры на оборонительный и пищевой условный рефлекс на ельцах дают основание считать, что температурные границы оборонительного и пищевого рефлекса совпадают. При низких температурах условные рефлексы исчезают при 2° (в феврале) и 3° (в августе), а при высоких соответственно при 25—27°. Здесь, как и в предыдущих опытах с изучением активности питания, влияние сезона имеется налицо.

Сравнивая результаты опытов, полученных на ельцах, с влиянием изменения температуры на активность питания и на условный рефлекс, мы видим, что температурные границы в обоих случаях сходны. Реакция ельца на пищу исчезает при 2—3° и 25—27° (см. предыдущие ис-

следования), при тех же температурах исчезает и условный рефлекс (2—3° и 25—27°).

Результаты исследования на карасях с условными рефлексами представлены в таблице 32, которая, так же как и предыдущая, представляет выборку из протокола опытов. В ней приводятся данные, полученные на одном карасе, поскольку они в основном сходны с показателями, полученными на другом экземпляре.

Таблица 32

Изменение силы и порога оборонительного условного рефлекса у карася при разных температурах

Дата	Время	Температура в °С	Условный раздражитель	Безусловный раздражитель	Время присоединения безусловного раздражителя	Величина безусловного рефлекса	Латентное время условного рефлекса	Величина условного рефлекса	Число сочетаний	Примечание							
2/VIII	10 ч. 55 м.	15	Эл. св.	—	—	—	—	0	—	Проба на индивидуальность.							
	11 ч. 0 м.										—	—	0	—			
	" 3 м.										—	—	0	—			
	" 7 м.										—	—	0	—			
	" 10 м.										—	—	0	—			
	" 15 м.										Эл. ток	1"	Сильн	0	1		
	" 18 м.										"	"	"	0	2		
	" 21 м.										"	"	"	0	3		
	" 25 м.										"	"	"	0	4		
	" 28 м.										"	"	"	0	5		
" 30 м.	"	"	"	0	6												
3/VIII	12 ч. 15 м.	15	Эл. св.	Эл. ток	1"	Сильн	—	0	7								
	" 18 м.										"	"	1/2"	Средн	8		
	" 21 м.										"	"	"	0	9		
	" 25 м.										"	"	"	0	10		
	" 30 м.										"	"	"	1"	Сл.	11	
	" 32 м.										"	"	"	—	0	12	
5/VIII	14 ч. 40 м.	15	Эл. св.	Эл. ток	1"	Сильн	1"	Средн	19								
	" 45 м.										"	"	1/2"	Сильн	20		
	" 48 м.										"	"	"	1/2"	Сильн	21	
	" 50 м.										"	"	"	1"	Средн	22	
	" 53 м.										"	"	"	1/2"	Сильн	23	
	" 58 м.										"	"	"	"	1/2"	Сильн	24
6/VIII	13 ч. 5 м.	15	Эл. св.	Эл. ток	1"	Сильн	1"	Сильн	25								
	" 8 м.										"	"	1/2"	"	26		
	" 13 м.										10	"	"	1"	"	27	
	" 15 м.										"	"	"	1"	"	28	
	" 20 м.										"	"	"	Средн	1/2"	Сл.	29
	" 23 м.										"	"	"	"	1/2"	Средн	30
" 25 м.	"	"	"	"	1"	Средн	31										

Продолжение таблицы 32

Дата	Время	Температура °С	Условный раз- дражитель	Безусловный раздражитель	Время присое- динения безус- ловного раз- дражителя	Величина безус- ловного реф- лекса	Латентное вре- мя условного рефлекса	Величина ус- ловного реф- лекса	Число сочета- ний	Примечание
14/VIII	11 ч. 55 м.	20	Эл. св.	Эл. ток	1''	Сильн	1/2''	Сильн	87	Рыба про- явл. беспок. Повышен. возбудим. Учащен. дыхание
	12 ч. 0 м.	"	"	"	"	"	1/2''	"	88	
	" 10 м.	25	"	"	"	"	"	"	89	
	" 15 м.	"	"	"	"	"	1''(?)	Ср.	90	
" 18 м.	"	"	"	"	"	"	1/2''	Сильн	91	
15/VIII	14 ч. 10 м.	20	Эл. св.	Эл. ток	1''	Сильн	1/2''	Сильн	92	Повышен. возбудим.
	" 20 м.	25	"	"	"	"	"	"	93	
	" 30 м.	30	"	"	"	Средн	1''	Средн	94	
	" 33 м.	"	"	"	"	Сл.	1)	?	95	
	" 36 м.	"	"	"	"	—	—	?	96	
	" 50 м.	20	"	"	"	Средн	1''	Средн	97	
2/II	14 ч. 0 м.	15	Эл. св.	Эл. ток	1''	Сильн	1/2''	Сильн	72	
	" 10 м.	10	"	"	"	"	1''	"	73	
	" 25 м.	4	"	"	"	Сл.	1''	Средн	74	
	" 30 м.	"	"	"	2''	"	2''	Сл.	75	
	" 33 м.	"	"	"	2''	Средн	2''	"	76	
	" 35 м.	"	"	"	2''	"	2''	"	77	
	" 40 м.	"	"	"	2''	"	2''	"	78	
	" 55 м.	3	"	"	3''	"	—	0	79	
	15 ч. 0 м.	"	"	"	"	"	—	0	80	
	" 3 м.	"	"	"	"	"	—	0	81	
7/II	10 ч. 0 м.	15	Эл. св.	Эл. ток	1''	Сильн	1/2''	Сильн	101	Услови. рефлекс на фоне по- вышен воз- буд. рыбы.
	" 15 м.	20	"	"	"	"	"	"	102	
	" 25 м.	25	"	"	"	Сл.	1''	Средн	103	
	" 27 м.	"	"	"	"	"	1''	Сл.	104	
	" 30 м.	"	"	"	"	"	1''	"	105	
	" 40 м.	28	"	"	2''	"	2''	"	106	
	" 45 м.	"	"	"	"	"	—	0	107	
	" 47 м.	"	"	"	"	"	—	0	108	

Из данных таблицы 32 следует, что караси вначале индифферентны к электрическому свету. Первые признаки условного рефлекса в августовских опытах появляются на второй день, или после 7 сочетаний условного и безусловного раздражителей. Прочный условный рефлекс появляется на 4-й день, или на 19 сочетаниях. Понижение температуры

1) На фоне общего возбуждения трудно определить величину условного и безусловного рефлекса.

воды с 15° до 10 и 5° постепенно снижает силу условного рефлекса, а при 4° он полностью исчезает (см. протокол от 9 и 11 VIII). Повышение температуры с 15 до 30° не вызывает заметных изменений в силе условного рефлекса и величине его латентного времени. При 30° на фоне общей повышенной возбудимости карасей трудно установить наличие условного рефлекса. Сила безусловного рефлекса заметно ослабевает. Опыты с высокими температурами на карасях показывают без сомнения одно, что при повышении температуры до 30° оборонительные условные рефлексы у них сохраняются.

Аналогичные опыты в феврале дали понижение температурного порога условных рефлексов. При низких температурах условный рефлекс исчезал при 3°, а в районе высоких температур—при 28°.

Итоги исследования на карасях показывают, что у последних условный рефлекс исчезает при 4° (в августе) и 3° (в феврале) и при 30° (в августе) и 28° (в феврале). Здесь, как и в предыдущих опытах на карасях с изучением реакции на пищу при разных температурах, сказывается сезонный фактор. Сравнение пороговых температур для условных рефлексов карасей и ельцов указывает на различие. У карасей условный рефлекс исчезает при более высоких температурах (3—4° и 28—30°), чем у ельцов (2—3° и 25—27°). Так же, как и в предыдущих опытах, различия следует объяснить неодинаковыми экологическими условиями обитания этих близких в систематическом отношении рыб.

Сравнивая результаты опытов, полученных на карасях, с влиянием температуры на интенсивность приема пищи и на условные рефлексы, мы видим, что температурные границы в обоих случаях сходны. Реакция карасей на пищу исчезает при 3—4° и 30° и условный рефлекс исчезает при 3—4° и, примерно, при 28—30°.

В конечном итоге наши исследования с условными рефлексам указывают на наличие хорошо выраженной зависимости нервной деятельности рыб от температуры окружающей среды. Основной же целью исследований в этом направлении являлось определение температурных границ условно-рефлекторной деятельности рыб для сравнения с таковыми реакции их на пищу. Результаты опытов показали полное совпадение температурных границ условно-рефлекторной деятельности и активного питания рыб как в зоне низких, так и высоких температур.

Полное совпадение температурных границ питания и условного рефлекса и параллельное изменение их интенсивности под влиянием температуры является одним из дополнительных аргументов в пользу условно-рефлекторной природы механизма реакции рыб на пищу.

б) Влияние температуры на активность пищеварительных ферментов и двигательную функцию кишечника ельца

Кроме изложенных выше исследований по физиологии пищеварения рыб мы провели с помощью той же методики целый ряд наблюдений за активностью ферментов и моторной функции пищеварительного тракта ельца в условиях различной температуры. Из приведенной выше литературы совершенно ясно, какое большое значение имеет температура окружающей среды для жизнедеятельности рыб, как представителей холоднокровных животных. Поэтому изучение влияния темпера-

туры на отдельные стороны пищеварительной функции рыб при их жизни должно представлять определенный интерес.

Остановимся вначале на результатах исследований, касающихся только зависимости двигательной функции кишечника ельца от температуры.

К решению этого вопроса мы шли следующим путем. Доставленная в лабораторию из реки рыба выдерживалась в течение 5 дней в аквариумах для очистки кишечника от остатков пищи. Спустя указанный срок рыбы „заряжались“ стеклянными трубочками с общим диаметром 2—2,5 мм и длиной 5—6 мм, т. е. последние вводились им с помощью пинцета через глотку в пищеварительный тракт. Затем, после предварительной проверки в отдельном сосуде с водой удачи проведенной „зарядки“, рыбы размещались по несколько экземпляров в аквариумы с опытной температурой. После этого рыбы через определенные промежутки времени убивались, их брюшная полость вскрывалась и определялось место нахождения стеклянной трубки. Пройденный трубочкой путь по кишечнику измерялся с помощью миллиметровой линейки. Определялось расстояние от глотки до места нахождения трубочки в кишечнике. Всего под опытом находилось около 200 ельцов. Вес их колебался от 16 до 58 г, длина тела от 11 до 19 см. Больше всего было рыб весом 30—50 г с длиной тела от 15 до 18 см.

Аквариумы с подопытными рыбами находились в различных помещениях, в каждом из которых поддерживалась определенная температура: 1—3° и 5—6° (ледник), 11—13° (подвал), 15—16° (лаборатория), 20° и 23—25° (специально приспособленный инкубатор).

Одновременно „заряженные“ ельцы выдерживались в указанных температурах неодинаковое время. Рыбы брались для вскрытия с целью установления места нахождения трубочек в кишечнике через 4, 8, 12 и 24 часа. Таким образом определялась скорость продвижения трубочек по кишечнику в одно время в условиях различных температур. Полученный материал за весь период исследования сведен в таблице 33.

В таблице 33 приведены данные, характеризующие моторику кишечника за определенные отрезки времени по каждой температуре в отдельности.

При температуре 1—3°, рыбы были мало подвижны и находились преимущественно на дне аквариума, на пищу они не реагировали. Определение места нахождения стеклянных трубочек в кишечнике спустя 4 часа от начала опыта показало во всех случаях ничтожное, а иногда и полное отсутствие их передвижения. Расстояние от глотки до места расположения трубочек в среднем равнялось 1,6 см. Амплитуда колебания расстояний находилась в пределах от 0,5 до 2,0 см. За 8 часов картина почти не изменилась. За это время трубочки передвинулись от 1,5 до 3 см или в среднем на 2 см. Более ощутимые результаты можно было наблюдать за 12 часов от начала опыта. Здесь у отдельных рыб трубочка продвинулась на 8—10 см, минимум на 3 см, а в среднем пройденный путь равнялся 5,4 см. За 24 часа у более чем половины подопытных рыб трубочки успели выйти из анального отверстия. В среднем за 24 часа пройденный путь равнялся 14,5 см.

Таблица 33

Влияние температуры на двигательную активность (перистальтику) пищеварительного тракта ельца

Температура в °С	Длина участка кишечника в сантиметрах, пройденного трубочкой за:				Примечание
	4 часа	8 часов	12 часов	24 часа	
1-3	2,0 1,5 1,5 2,0 2,0 1,0 2,0 2,0 1,0 0,5 2,0 1,5 2,0 — — —	2,0 2,5 2,5 1,5 2,0 2,5 2,0 3,0 2,5 2,0 — — — — — —	3,5 3,0 4,5 8,0 5,5 3,5 5,0 6,0 6,0 4,0 5,0 10,0 6,5 6,0 5,5 —	14,0 12,5 13,0 8,0 15,5* 16,5* 14,0 12,0 11,0 17,0* 16,0* 17,0* 14,0* 15,0* 16,5* 17,5* 18,5*	*Обозначает, что вскрытие произошло уже после того как трубочка вышла из кишечника. В этом случае за пройденный трубочкой путь принимается длина всего кишечника
Среднее	1,6	2,0	5,4	14,5	
5-6	1,5 2,0 2,0 3,5 6,0 2,0 3,0 3,5 5,0	10,5 7,0 5,5 8,5 6,5 7,0 6,0 8,0 5,5	12,0* 16,0* 12,5* 9,0 10,5 9,5 16,0 18,0* —	— — — — — — — — —	
Среднее	3,1	7,1	12,9	—	
10-13	9,0 6,0 10,0 10,0 11,0 10,0 8,0 10,0 7,0 8,0 6,0 10,0 11,0 11,0 10,0	8,0 6,0 12,0 12,5 11,0 14,0* 11,5 14,0* 13,0 10,5 14,5 9,5 13,0* 14,0 13,5	15,5 16,0 18,0* 15,0* 13,0 18,5* 15,5 17,0* 15,0* 18,5* 10,0 — — — —	— — — — — — — — — — — — — — —	
Среднее	9,1	11,8	15,5	—	

Продолжение таблицы 33

Температура в °С	Длина участка кишечника в сантиметрах, пройденного трубочкой за:				Примечание
	4 часа	8 часов	12 часов	24 часа	
15 — 16	10,5	14,5	16,5*		
	10,0	13,0	16,0*	—	
	11,0	14,0	15,0	—	
	10,0	15,5	13,0	—	
	11,0	16,0	17,0*	—	
	11,0	13,5	17,0*	—	
	—	14,0*	—	—	
	—	14,0*	—	—	
Среднее	10,5	14,3	15,7	—	
20'	13,0	14,5	—	—	
	15,5*	15,5*	—	—	
	13,0	15,0*	—	—	
	17,0*	16,0*	—	—	
	14,0	16,0	—	—	
Среднее	14,5	14,0	—	—	
23 — 25	7,0	—	—	—	
	15,5	—	—	—	
	14,0	—	—	—	
	16,0*	—	—	—	
	7,5	—	—	—	
	15,5*	—	—	—	
	15,0	—	—	—	
	13,0	—	—	—	
	10,0	—	—	—	
	14,0	—	—	—	
	17,0*	—	—	—	
	7,0	—	—	—	
	12,5	—	—	—	
	16,0*	—	—	—	
	15,0	—	—	—	
	13,5*	—	—	—	
	15,0	—	—	—	
	15,5*	—	—	—	
	15,5*	—	—	—	
	10,0	—	—	—	
	14,5	—	—	—	
	16,0	—	—	—	
	17,0	—	—	—	
	13,0	—	—	—	
	16,5*	—	—	—	
	15,0	—	—	—	
	9,0	—	—	—	
14,0	—	—	—		
16,0*	—	—	—		
13,5*	—	—	—		
14,0	—	—	—		
Среднее	13,8	—	—	—	

При 5—6° активность рыб была несколько выше, они медленно плавали в нижних слоях воды аквариума и даже изредка поднимались на поверхность; иногда пробовали брать пищу. За 4 часа трубочки продвинулись по кишечнику в среднем на 3,1 см (минимум 1,5 и максимум 6,0 см). За 8 часов трубочки оказались почти на половине пути, в среднем на расстоянии 7,1 см от глотки (от 5,5 до 10,5 см). За 12 часов у 50% рыб трубочки успели выйти из кишечника через анус, у остальных они были недалеко от анального отверстия. В среднем пройденное за 12 часов расстояние равнялось 12,9 см.

При 10—13° рыбы вели себя активно. Они плавали по аквариуму в различных направлениях, иногда всплескиваясь на поверхность воды. На пищу реагировали быстро. За 4 часа трубочки продвинулись по кишечнику от 6 до 11 см, в среднем на 9,1 см. За 8 часов средний путь равнялся 11,8 см. Три трубочки успели выйти через анус. Через 12 час. большинство трубочек было найдено на дне аквариума. В среднем пройденное расстояние равнялось 15,5 см.

При 15—16° активность рыб была несколько выше, чем при 10 и 13°. Скорость перистальтики за 4 часа определялась в среднем 10,5 см пройденного трубочками пути. За 8 часов трубочки продвинулись почти через весь кишечник, что в среднем составляло 14,3 см. За 12 часов большая часть трубочек была обнаружена на дне аквариума, так что средний путь, пройденный трубочками, можно только приблизительно считать равным 15,7 см.

При 20° рыбы были очень подвижны и жадно хватали брошенный им корм. Трубочки за 4 часа проталкивались по кишке в среднем на 14,5 см, а по истечении 8 часов многие оказались на дне. Поэтому среднее расстояние, равное 14,0 см, не точно характеризует скорость перистальтики кишки, так как путь, пройденный трубочкой за 8 часов, в ряде случаев определялся только длиной всего кишечника.

В условиях последней температуры, наряду с высокой моторной активностью кишечника, наблюдались отдельные случаи резкого замедления перистальтики, когда трубочки за 4 или 8 часов продвигались только на 3,5 см. Таким результатам обычно сопутствовали и некоторые отклонения от нормы в поведении рыб. По этой причине эти данные при подведении итогов во внимание не принимались.

При 23—25° рыбы были возбуждены и на пищу реагировали не всегда. За 4 часа трубочки продвигались по кишечнику в среднем на 13,8 см. У многих рыб они были обнаружены на дне аквариума. Наряду с этим были нередки случаи, когда трубочки обнаруживались на расстоянии 7—9 см от глотки или даже ближе. Такие факты встречались и у рыб, которые по внешним признакам не показывали каких-либо отклонений от нормального поведения. Но чаще их можно было констатировать в случае появления явных патологических признаков (общая вялость, учащенное дыхание, перевертывание на спину).

Для более наглядной иллюстрации полученных результатов привожу сводную таблицу средних показателей из табл. 33 (см. табл. 34).

Из приведенного материала прежде всего следует, что моторная функция кишечника при жизни рыб (ельца) находится в прямой зависимости от температуры окружающей среды. Чем ниже температура, тем медленнее продвигается трубочка по кишечнику, чем выше—тем

быстрее. Так, при температуре 1—3° весь путь от глотки до анального отверстия совершается за время около 24 часов, а при 5—6° для этого требуется немного более 12 часов; при 10—16° — около 12 часов, при 20° почти 8 часов, а при более высокой температуре (до 25°) у большинства рыб за 4 часа трубочка продвигается через весь пищеварительный тракт.

Таблица 34

Средние показатели двигательной активности (перистальтики) пищеварительного тракта ельца при разных температурах

Температура в °С	Средняя длина кишечника в сантиметрах, пройденная трубочкой за:			
	4 часа	8 часов	12 часов	24 часа
1—3	1,6	2,0	5,4	14,5
5—6	3,1	7,1	12,9	—
10—13	9,1	11,8	15,5	—
15—16	10,5	14,3	15,7	—
20	14,5	14,0	—	—
23—25	13,8	—	—	—

Ниже приводится диаграмма, иллюстрирующая скорость перистальтики кишечника ельца в одинаковые промежутки времени при различной температуре (рис. 9), которая наглядно показывает зависимость моторики кишечника от температуры.

За 4 часа За 8 часов За 12 часов За 24 часа

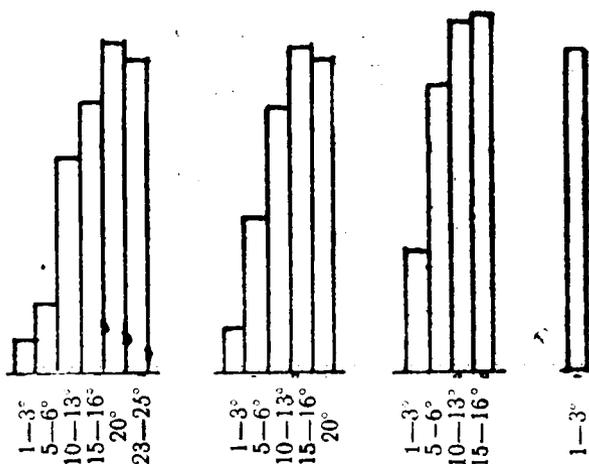


Рис. 9. Перистальтика кишечника ельца в одинаковые промежутки времени при различных температурах.

Если рассматривать скорость продвижения трубочки по кишечнику при одной температуре, то на передний план выступает значение времени фактора. Сказанное иллюстрируется диаграммой скорости перистальтики кишечника в различные промежутки времени при одинаковой температуре (рис. 10).

Так, например, при температуре $1-3^{\circ}$ трубочка проходит по кишечнику за:

4 часа	8 часов	12 часов	24 часа
1,6 см	2,0 см	5,4 см	14,5 см

Из диаграммы (рис. 10) также видно, что примерно один и тот же результат в продвижении трубочки по кишечнику получается при разных температурах только в неодинаковые промежутки времени.

Следует обратить внимание на то, что при $1-3^{\circ}$ скорость продвижения трубочек за 4 часа и за 8 часов отличается мало. Здесь низкие температуры, повидимому, оказывают тормозящее действие на началь-

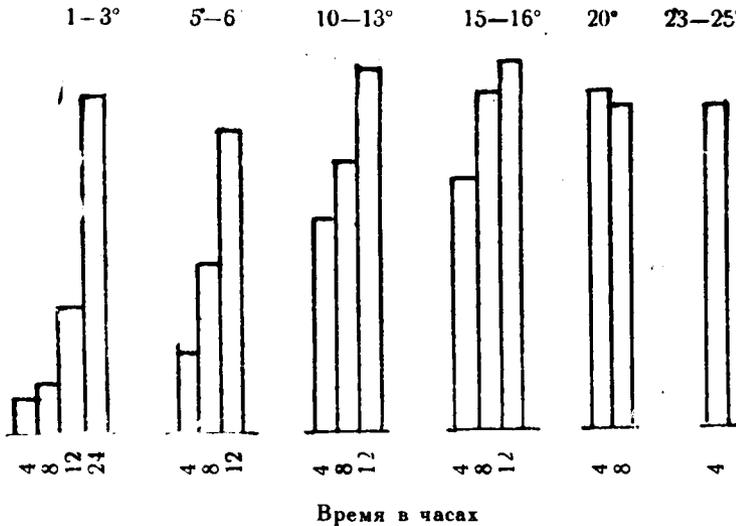


Рис. 10. Перистальтика кишечника ельда при одной температуре, но в разные промежутки времени.

ный отдел пищеварительного тракта. Аналогичное торможение отчасти имеет место и при крайних высоких температурах, когда за 4 часа трубочки иногда продвигаются только на несколько сантиметров. Последним отчасти можно объяснить уменьшение показателей моторной активности при $23-25^{\circ}$.

Здесь уместно отметить наличие высокой чувствительности двигательной функции кишечника рыб вообще ко всяким неблагоприятным условиям. Нам неоднократно приходилось наблюдать, хотя специальных исследований в этом направлении мы не проводили, что всякий раз, как только рыба показывает отклонения в своем поведении от нормы (учащенное дыхание, высокая возбудимость или чрезмерная вялость при высоких температурах и т. д.) продвижение трубочек по кишечнику или резко замедлялось, или они оставались на месте в самом начале пищеварительного тракта. То же самое имело место и при

дефиците кислорода в воде аквариума. Отметим также наши наблюдения, проведенные летом 1944 г., когда ельцы в реке Томи оказались в массовом количестве зараженными грибом *Saprolegnia* и *Myxosporidia*. Поступившие к нам в лабораторию рыбы, на вид здоровые и в опытах показывающие нормальную перистальтику кишечника, вдруг начинали задерживать выход палочек, сначала на несколько часов, затем на сутки и более. Оказалось, что ослабление моторики кишечника предшествовало внешним признакам заболевания рыб, так как вскоре на поверхности их тела начинали появляться грибок и язвочки. В таком состоянии у рыб, видимо, наступала полная атония кишечника, так как после их вскрытия трубочки всегда обнаруживались в начальном отделе пищеварительного тракта.

Надо полагать, что в наших опытах по изучению влияния температуры на двигательную функцию кишечника появляющиеся намеки на ослабление его моторики при крайних низких и высоких температурах указывают на их пограничность с оптимальной температурной областью жизнедеятельности ельца.

Что касается критерия оптимума моторной функции кишечника, то при решении этого вопроса следует исходить из двух показателей: температуры и времени. При этом нужно иметь в виду, что рыба является холоднокровным животным и может существовать в довольно широких температурных границах.

Под оптимальной температурой того или другого процесса или деятельности органа разумеют температуру, при которой получается наилучший результат и, в частности, для двигательной функции кишечника, максимальная скорость его перистальтики, обеспечивающая наиболее короткий срок прохождения через него пищи. По нашим данным, в этом случае оптимальная температура будет находиться между 20—25°. Она, видимо, могла бы увеличиться, если бы предел жизнедеятельности ельца имел более высокую температуру. Иначе говоря температурный оптимум деятельности отдельных органов холоднокровных животных будет до известной степени приближаться к той высокой температуре, которая находится на границе возможного существования организма.

Диаграмма на рис. 9 иллюстрирует температурный оптимум моторики кишечника ельца (12-и и 24-часовые опыты не могут здесь приниматься во внимание, так как применение более высоких температур лимитируется длиной кишечника).

Но поскольку холоднокровные животные и, в частности, рыбы могут жить в широких температурных границах и реже всего в предельно высокой, постольку наилучший эффект, соответствующий оптимальной температуре, будет получаться при любой температуре, в границах возможного существования организма, но в различные промежутки времени. Здесь уже решающее значение приобретает время, то наименьшее время, при котором получается наилучший эффект деятельности органа при данной температуре. Такое время приобретает оптимальное значение. Временной оптимум специфичен для каждой температуры. По нашим данным, для моторной функции кишечника ельца он равняется 24 часам при 1—3°; около 12 часов—при 13—16°; при 5—6° приблизительно 15 часам; 8 часам—при 20° и 4 часам—при 23—25°.

Диаграмма на рис. 10 иллюстрирует оптимальное время для моторики кишечника ельца при разных температурах.

Оптимальное время перистальтики кишечника будет находиться в пределах от 4 до 24 часов, если елец приурочен к месту обитания, в котором температура колеблется в пределах от 1 до 25°. Если же рыба приурочена к температуре 10—16°, то оптимальное время будет равняться приблизительно 12 часам. Последнее более вероятно для естественных условий обитания ельца, но здесь следует иметь в виду сезонные и суточные изменения оптимального времени в связи с колебанием температуры.

Исходя из наших данных, нам кажется возможным, зная температуру среды обитания рыбы и скорость перистальтики ее кишечника при различных температурах, определить оптимальное время перистальтики кишки для конкретных условий обитания.

В естественных условиях обитания ельца его кишечник может функционировать примерно в пределах от 3 до 20—23°. Однако последнее уже не может входить в понятие оптимальной температуры, а скорее должно быть названо „оптимальной температурной областью“ или „зоной“. Оптимальной температуры для рыб при их жизни в естественных условиях, как правило, нет, а есть оптимальная температурная область, которая для холоднокровных животных и, в частности, для рыб имеет более существенное и реальное значение. В этой оптимальной зоне эффект будет одинаковый при всех температурах, но в разное время. Время здесь выступает в качестве абсолютного и объективного показателя интенсивности процесса.

По нашему мнению, для естественных условий обитания холоднокровных животных и, в частности, для рыб интенсивность отдельных отделений организма, как например, моторики кишечника, лучше характеризовать оптимальным временем, которое определяет законченность процесса (весь путь, пройденный по кишечнику) в данной температурной обстановке.

* *

В другой серии опытов мы изучали влияние температуры одновременно на активность пищеварительных ферментов и двигательную функцию кишечника ельца.

Для этой цели через кишечник рыбы пропускались те же стеклянные трубочки, но не пустые, а наполненные свернутым белком куриного яйца (белковые палочки). Здесь срок пребывания палочки в кишечнике определялся не путем вскрытия рыб, как это делалось в только что изложенных опытах, а посредством установления времени выхода палочки из анального отверстия.

Поступившие в лабораторию рыбы предварительно выдерживались в течение 5 суток в аквариуме с чистой водопроводной водой для полного освобождения кишечника от остатков естественной пищи. Спустя указанное время ельцы искусственно кормились с помощью пинцета, которым через глотку вкладывались в кишечник рыбы три раза, с ча-

совыми промежутками, кусочки белого хлеба по 0,1 г каждый. Спустя еще час рыбы „заряжались“ белковыми палочками и размещались по аквариумам с различной температурой.

Не имея в своем распоряжении приспособлений, обеспечивающих поддержание абсолютно постоянной температуры, мы удовлетворялись такими условиями, при которых ее колебания были в пределах 1—2°. Так же, как и в предыдущих опытах, для низких температур мы пользовались ледником, где, помещая аквариумы на лед, удавалось достичь температуру, близкую к нулю (0,5°). Помещая аквариумы на более отдаленном расстоянии от льда, представлялось возможным установить температуру, близкую к 5°. В специальном подвальном помещении проводились опыты с 10°, около 15° было в нашей рабочей лаборатории. Остальные необходимые нам температуры (20 и 25°) мы устанавливали в приспособленном для этой цели инкубаторе. Таким образом, наши опыты с влиянием температуры на активность пищеварительных ферментов и моторику кишечника ставились при температурах: 0,5; 5; 10; 15; 20 и 25°C.

Поскольку перед нами стояла задача изучить одновременно влияние температуры на активность ферментов и перистальтику кишечника, постольку было важно по возможности точно улавливать момент выхода палочки из кишечника через анальное отверстие. Поэтому за временем появления белковых палочек на дне аквариума был установлен систематический контроль. Через каждые 2—10 часов (для высоких температур чаще, для низких реже) дно аквариума просматривалось и находящиеся там палочки вынимались.

Одновременно с фиксированием времени пребывания палочек в кишечнике определялось в трубочках с обоих концов количество миллиметров переваренного белка для характеристики активности протеолитического фермента. Установлению срока пребывания палочки в кишечнике способствовало предшествующее появление на дне аквариума остатков пищи.

Рыбы содержались по 5—6 экземпляров в одном аквариуме; иногда они, особенно в опытах с высокими температурами, рассаживались в отдельные стеклянные банки по 1—2 экземпляра. На каждую температуру ставилось несколько опытов в разное время года. Главная масса исследований приходится на зимние месяцы, небольшая часть проведена летом.

Большинство подопытных рыб имели вес около 50 г и примерно одинаковую длину тела. Всего под опытом находилось более 100 ельцов. Искусственное кормление и „зарядку“ палочками, а также пребывание в условиях различных температур ельцы переносили хорошо и большинство из них продолжали жить спустя несколько месяцев после прекращения опытов.

Итоги исследований приведены в сводной таблице 35, где наглядно по каждой температуре видно время пребывания белковых палочек в кишечнике и величина их переваривания, выраженная в миллиметрах.

Таблица 35

Влияние температуры на двигательную и ферментативную
активность пищеварительного тракта сельца

Температура в °C	Миллиметры переваренного белка в белковых палочках за время пробывания их в кишке (в часах)									
	10-15	15-20	20-24	24-30	36-40	40-48	48-60	72-80	110-120	120-130
0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	2,0	3,0
	—	—	—	—	—	—	—	—	1,0	4,0
	—	—	—	—	—	—	—	—	3,0	6,0
	—	—	—	—	—	—	—	—	4,0	2,0
	—	—	—	—	—	—	—	—	2,5	3,0
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,0
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,5
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,5
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3,5
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,5
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,8
5,0	—	—	—	—	—	—	—	—	2,5	2,8
	—	—	—	—	0,0	1,0	2,0	3,0	—	—
	—	—	—	—	—	0,0	5,0	2,0	—	—
	—	—	—	—	—	—	3,0	1,5	—	—
	—	—	—	—	—	—	2,5	2,5	—	—
	—	—	—	—	—	—	1,0	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	2,0	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	2,5	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	1,8	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	3,0	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	2,0	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	0,5	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	1,0	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	3,0	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	3,0	—	—	—
10,0	—	—	—	—	—	0,5	2,2	2,2	—	—
	—	—	0,5	—	2,5	1,5	2,5	—	—	—
	—	—	—	—	0,5	3,0	5,0	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	1,5	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	2,0	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	0,5	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	5,0	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	2,5	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	3,0	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	2,0	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	1,0	—	—	—
	—	—	0,5	—	1,5	2,5	3,0	—	—	—

Температура в °С	Миллиметры переваренного белка в белковых палочках за время пребывания их в кишечнике (в часах)									
	10—15	15—20	20—24	24—30	36—40	40—48	48—60	72—80	110—120	120—130
15,0	—	—	1,0	0,5	0,5	3,0	—	—	—	—
	—	—	1,8	1,0	1,0	—	—	—	—	—
	—	—	—	1,0	2,0	—	—	—	—	—
	—	—	—	2,0	0,5	—	—	—	—	—
	—	—	—	2,5	1,5	—	—	—	—	—
	—	—	—	1,8	2,0	—	—	—	—	—
	—	—	—	2,0	2,5	—	—	—	—	—
	—	—	—	3,0	1,0	—	—	—	—	—
	—	—	—	2,5	1,0	—	—	—	—	—
	—	—	—	5,0	2,0	—	—	—	—	—
	—	—	—	3,0	1,8	—	—	—	—	—
	—	—	—	1,0	1,5	—	—	—	—	—
	—	—	—	1,5	2,5	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	2,5	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	0,5	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	3,0	—	—	—	—	—
—	—	—	—	3,0	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	2,0	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	0,5	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	4,0	—	—	—	—	—	
20,0	—	—	1,4	2,0	1,7	3,0	—	—	—	—
	—	2,0	4,0	—	—	—	—	—	—	—
	—	1,5	2,5	—	—	—	—	—	—	—
	—	3,5	2,5	—	—	—	—	—	—	—
	—	1,0	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	2,8	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	0,5	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	3,0	—	—	—	—	—	—	—	—
25,0	—	1,9	3,0	—	—	—	—	—	—	—
	2,0	2,0	—	—	—	—	—	—	—	—
	2,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	3,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	2,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	2,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	2,0	2,0	—	—	—	—	—	—	—	

Средние показатели таблицы 35 сведены в таблицу 36.

Таблица 36

Средние показатели двигательной и ферментативной активности пищеварительного тракта ельда при разных температурах

Температура в °С	Миллиметры переваренного бека в бековых палочках за время пребывания их в кишечнике (в часах)										Время перевари- вания (в часах)
	10—15	15—20	20—24	24—30	36—40	40—48	48—60	72—80	110— 120	120— 130	
0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	2,5	2,8	130
5,0	—	—	—	—	—	0,5	2,2	2,2	—	—	80
10,0	—	—	—	—	1,5	2,5	3,0	—	—	—	60
15,0	—	—	1,4	2,0	1,7	3,0	—	—	—	—	40
20,0	—	1,9	3,0	—	—	—	—	—	—	—	20
25,0	2,0	2,0	—	—	—	—	—	—	—	—	15

При анализе полученных результатов (табл. 36) прежде всего бросается в глаза зависимость от температуры времени продвижения палочек по кишечнику. Чем ниже температура, тем дольше пребывают палочки в

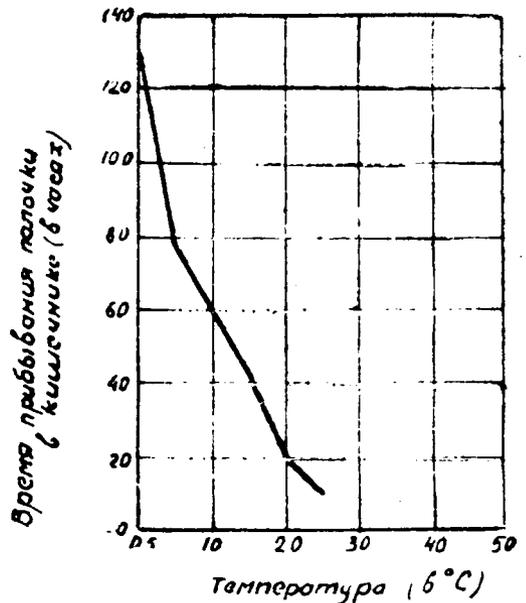


Рис. 11. Зависимость от температуры конечного результата пищеварения (продвижения и переваривания субстрата) в пищеварительном тракте ельда.

кишечнике ельда. При 0,5° палочки задерживаются в кишечнике до 130 часов, а при 25°—только 10—20 часов.

Сказанное хорошо иллюстрируется графически кривой на рис. 11, составленной на основании показателей таблицы 36.

Не менее наглядно эту зависимость можно показать если выразить скорость перистальтики кишечника процентом белковых палочек, прошедших пищеварительный тракт рыб (см. табл. 37).

Таблица 37

Скорость перистальтики кишечника, выраженная в процентах прошедших пищеварительный тракт белковых палочек

Время в часах Температура среды в °С	10—15	15—20	20—24	24—30	36—40	40—48	48—60	72—80	110—120	120—130
	0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	31
5,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10,0	—	—	6	—	13	68	65	20	—	—
15,0	—	—	5	36	56	3	—	—	—	—
20,0	—	70	30	—	—	—	—	—	—	—
25,0	89	11	—	—	—	—	—	—	—	—

Приведенный материал является дополнением к ранее изложенным данным, уже показавшим зависимость от температуры моторной функции кишечника ельца. Здесь еще с большей убедительностью продемонстрирован одинаковый результат перистальтики кишечника при разных температурах, но в неодинаковые промежутки времени. Палочки проходят равное расстояние, т. е. весь кишечник, при 0,5° за 130 часов, при 15°—за 60 часов, при 25°—за 10—15 часов.

Из сравнения данных предыдущих опытов и приведенных здесь следует, что оптимальное время пребывания в кишечнике содержимого зависит и от массы последнего. Палочка в пустом кишечнике находится меньше времени, чем в присутствии пищи. Сличая показатели таблиц 34 и 36, видим, что в первом случае наиболее продолжительное время нахождения палочки в кишечнике не превышает 24 часов, во втором—130 часов.

Вторым существенным выводом, который вытекает из наших опытов, является наличие прямой зависимости от температуры активности протеолитического фермента пищеварительного тракта ельца. Из приведенных выше таблиц 35 и 36 видно, что одинаковое переваривание белка в белковых палочках происходит в разные сроки: чем ниже температура, тем за более продолжительное время расщепляется белковый субстрат. За одинаковое время активность фермента тем выше, чем выше температура. Здесь, так же как и в опытах с двигательной функцией кишечника, резко выступает зависимость ферментативного процесса от времени. Одинаковый результат переваривания при различных температурах достигается в различные промежутки времени. Таким образом, степень активности ферментов лучше всего будет характеризовать временной показатель, который, в свою очередь, зависит от температуры. Чем выше температура, тем меньше нужно времени для переваривания определенной величины субстрата. На основании наших опытов оптимальное действие фермента при жизни ельца будет за 10—15 часов при 25° и за 130 часов—при 0,5°.

В опытах с пищеварением рыб необходимо обратить внимание еще на одно по нашему мнению весьма существенное обстоятельство. Из приведенного выше фактического материала следует, что белковая палочка

при 0,5° за 130 часов	переваривается на	2,8 мм
при 5,0° за 80 часов	„	на 2,2 мм
при 10,0° за 60 часов	„	на 2,5 мм
при 15,0° за 40 часов	„	на 1,7 мм
при 20,0° за 20 часов	„	на 1,9 мм
при 25,0° за 15 часов	„	на 2,0 мм

Отсюда мы видим, что при естественном выходе из кишечника белковых палочек в условиях различных температур результаты переваривания остаются близкими. В таблице 36 графа „Время переваривания (в часах)“ будет одинаково относиться и к срокам пребывания палочки в кишечнике, т. е. характеризовать одновременно моторную и ферментативную активность кишечника. Поэтому и кривая на рис. 11 является по существу графическим изображением зависимости от температуры и скорости перистальтики кишечника и активности находящегося там протеолитического фермента. Оба процесса будут характеризоваться одними временными показателями при разных температурах.

Таким образом, во взаимоотношениях ферментативной и моторной активности кишечника у ельца при разных температурах выявляется интересная закономерность. Незначительная пищеварительная сила ферментов при низких температурах компенсируется длительностью пребывания содержимого в кишечном тракте. При высоких температурах большая переваривающая сила ферментов ограничивается быстрой передвижением содержимого по пищеварительному тракту. В данном случае у рыб кишечник как бы является естественным регулятором степени переваривания при разных температурах, давая одинаковый количественный показатель пищеварения за счет удлинения или укорочения времени воздействия фермента.

Аналогичные результаты мы получили в другом месте при изучении влияния количества и качества пищи на моторику и ферментативную активность кишечника ельца (см. выше). Эти данные приведены в таблице 38.

Таблица 38

Моторная и переваривающая активность пищеварительного тракта ельца в различных температурных условиях

Пища	Количество скормленной пищи в мг	Время в ча- сах пребыва- ния белко- вой палочки в кишечнике	Перева- риваю- щая сила фермента в мм	Температу- ра среды во время опы- та в °С	Количе- ство опы- тов	% содер- жания во- ды в пи- ще	Месяц
Хлеб	100	24	2,7	16—19	14	50	Апрель
„	100	28	2,9	8—15	19	56	Март
„	50	23	2,4	16—19	14	52	Апрель
„	50	25	2,3	8—15	15	50	Март
„	150	23	3,3	16—19	12	53	Апрель
„	150	37	3,3	8—15	16	54	Март

Из показателей таблицы видно, что при одинаковом количестве однородной пищи в условиях различных температур срок пребывания палочки в кишечнике тем меньше, чем выше температура, ферментативная же сила остается одинаковой. Здесь также пониженная активность ферментов при низких температурах компенсируется продолжительностью пребывания пищи в кишечнике.

Таким образом, две основные стороны деятельности пищеварительной системы ельца—переваривание и продвижение пищи—находятся в таком отношении к температуре, которое обеспечивает при всех ее изменениях, в пределах возможного существования рыбы, одинаковый результат пищеварения.

5. Выводы

В заключение коротко резюмируем основные итоги собственных исследований по физиологии пищеварения рыб.

1. Предлагаемая автором методика прижизненного изучения у рыб пищеварительной функции заключается в пропускании через нормальный или измененный, с помощью хирургических приемов, пищеварительный тракт белковых, крахмальных и жировых палочек.

Методика дает возможность в хроническом опыте одновременно изучать и объективно оценивать моторную активность кишечника, качественный состав и силу ферментов в натуральных пищеварительных соках, поступающих в отдельные участки пищеварительной трубки; исследовать зависимость пищеварения от различных внешних условий (пищи, температуры и т. д.).

Предлагаемый метод не претендует на решение всех вопросов физиологии пищеварения рыб. Он может быть направлен на изучение только некоторых сторон этой весьма сложной функции, но его применение дает возможность поднять современный уровень исследований пищеварения у рыб на более высокую ступень и уточнить, а в ряде случаев пересмотреть уже добытые с помощью других методов факты.

2. Опыты, проведенные на сибирском ельце (*Leuciscus leuciscus baicalensis*) показали, что:

а) в пищеварительный тракт ельца поступает секрет, содержащий ферменты, действующие на белки, углеводы и жиры типа трипсина, амилазы и липазы;

б) пищеварительные соки отделяются непрерывно вне зависимости от присутствия или отсутствия пищи, в связи с чем можно предполагать наличие так называемой голодной секреции, которая не изменяется на протяжении длительного периода голодания;

в) степень переваривания ферментами различных субстратов не одинакова. Лучше всего разрушается крахмал, затем белок, на последнем месте находится жир. Из белков легче переваривается желатина, затем фибрин, хуже—белок куриного яйца.

3. Наблюдения за общим состоянием ельцов и их пищеварительного тракта, а также степенью перевариваемости находящихся в нем белковых, крахмальных и жировых палочек при исключении поступления желчи в кишечник после перевязки ductus choledochus показали следующее:

а) полное прекращение перистальтики в переднем отделе кишечника, приводящее к задержке в нем палочек и к накоплению значительного количества густой слизи. Последнее является причиной все прогрессирующего расширения передней кишки и всей брюшной полости;

б) значительное ослабление переваривания белкового, крахмального и особенно жирового субстратов палочек;

в) появление в кишечнике процессов гниения, приводящих к неприятному запаху слизи, скопившейся в передней кишке;

г) появление признаков желтухи, выражающейся во все нарастающем пожелтении кожи ельца, начиная с брюшной области. Развитие желтухи, а также задержка в передней кишке большой массы слизи, является, повидимому, основной причиной гибели рыб спустя некоторое время после перевязки протока.

Эти данные указывают на значение желчи в пищеварении рыб. Оно выражается: в стимуляции тонуса и моторики переднего отдела пищеварительного тракта, в активировании трипсина, амилазы и особенно липазы, в стимуляции секреторной функции поджелудочной железы и, наконец, в антисептической функции (предохранение от гниения содержимого кишечника).

Отсутствие собственных ферментов в желчи ельца, действующих на белки, крахмал и жиры, подтверждается специальными опытами анализа пузырной желчи.

4. Опыты с пропусканием через изолированные друг от друга крапильный (передний) и каудальный (средний и задний) отделы пищеварительного тракта белковых, крахмальных и жировых палочек показали:

а) наличие в передней кишке, в которую впадают протоки поджелудочной железы и желчного пузыря, ферментов типа трипсина, амилазы и липазы;

б) присутствие из указанных трех ферментов в средней и конечной кишке, в которую может поступать сок, вырабатываемый исключительно клетками слизистой кишечника, только амилитического фермента;

в) наличие собственной амилазы в слизистой кишечника, обнаруживаемой нашим методом, противоречит заключению Ф он ка относительно адсорбционной природы кишечных карбогидраз рыб. Его вывод основан на мало вероятном предположении, согласно которому незначительная сила амилитического фермента кишечного экстракта зависит от того, что кишечная амилаза адсорбирована в кишечнике из сока поджелудочной железы, а не вырабатывается им.

Признание Ф он ком места выработки амилазы в кишечнике животных только либеркюновыми железами, а эрепсина и энтерокиназы—недифференцированными клетками эпителия слизистой кишечника, является дополнительным его аргументом в пользу отсутствия кишечной амилазы у рыб, поскольку они не имеют либеркюновых желез.

Из высказываний Ф он ка остается неясно, почему у рыб кишечная амилаза не может быть значительно слабее поджелудочной амилазы, как это имеет место у млекопитающих, далее—почему у рыб эрепсин

и энтерокиназы способны вырабатываться недифференцированными клетками эпителия слизистой кишечника, а амилаза не может?

Наши данные, основанные на экспериментальном материале, а не на предположениях, опровергают выводы Ф он ка об отсутствии у рыб собственной кишечной амилазы.

5. Присутствие в переднем отделе кишечника ельца, куда впадают протоки поджелудочной железы и желчного пузыря, ферментов, действующих на белки, жиры и углеводы, и отсутствие всех трех в желчи и первых двух в кишечном соке, дает основание предполагать о наличии в поджелудочном соке рыбы трипсина, липазы и более активной, чем в кишечнике, амилазы.

6. Опыты на ельцах по изучению двигательной активности (перистальтики) всего пищеварительного тракта и его отдельных участков, с помощью определения времени пребывания там палочек, показывают наличие взаимного влияния отдельных участков пищеварительного тракта и стимулирующее действие передней кишки на моторику следующих за ней средней и задней.

Первое находит обоснование в увеличении общего срока пребывания палочек в полностью или частично разобщенных друг от друга передней и задней кишках, в сравнении с целым кишечником. Второе согласуется с фактом увеличения скорости перистальтики в задней кишке при ее неполном отделении от передней, в сравнении с задней кишкой, полностью разобщенной от передней. Такого рода влияние характерно для полостных органов, обладающих автоматией, и наиболее отчетливо выражено, как известно, в работе сердца.

7. Опыты на ельцах с пропусканием через их пищеварительный тракт белковых палочек, на фоне различного количества однородной пищи, приводят к следующим выводам:

а) время пребывания белковой палочки в пищеварительном тракте и степень ее переваривания возрастают пропорционально количеству съеденной пищи;

б) увеличение активности фермента, находится в прямой зависимости от времени пребывания палочек в кишечнике;

в) установленный на ельцах факт прямой зависимости времени пребывания содержимого кишечника от его массы находится в противоречии с существующими в литературе данными. В отношении безжелудочных рыб (к которым относится и елец) Кар з и н к и н установил обратную зависимость скорости пищеварения от количества пищи: чем меньше пищи, тем она медленнее продвигается по кишечнику и тем лучше усваивается. По данным Бо ко в о й, различия в количестве пищи не сказываются на скорости ее переваривания (продвижения). Несоответствие своих данных с Кар з и н к и н ы м Бо ко в а видит в слабом наполнении кишечника и длительном голодании подопытных рыб у Кар з и н к и н а, приводящим к задержке каловых масс.

Вывод Бо ко в о й об отсутствии влияния количества пищи на скорость ее продвижения по кишечнику мало вероятен. Кишечник не может одинаково реагировать на различную степень механического раздражения. Кроме того, одинаковая степень переваривания малого и обильного корма вряд ли возможна в один и тот же отрезок времени.

Основной причиной, приведшей как Карзинкина, так и Бокову к неправильным общим выводам, является недостаток в методике учета времени пребывания пищи в кишечнике по выходу каловых масс. При малом корме последние могут задержаться неопределенно долгое время или выходить незаметно вместе со слизью, которая, независимо от наличия или отсутствия пищи, периодически покидает кишку. При среднем наполнении кишечника или обильном корме время выхода последних порций остатков пищи можно пропустить или не дожидаться. При такой методике нет объективного критерия, который был бы одним и тем же при любых наполнениях кишечника.

8. Опыты на ельцах с пропусканием через их пищеварительный тракт белковых палочек на фоне одинакового количества, но разного качества пищи (хлеб, дождевые черви, дафнии, смесь хлеба с мясом, крахмалом и песком) с учетом содержания в них плотных составных частей, дают основание сделать следующие выводы:

а) моторная активность кишечника и переваривающая сила фермента неодинаковы при кормлении рыб различными продуктами. Наибольшее время пребывания палочки в кишечнике и ее максимальное переваривание приходится на хлебный корм, второе место занимают дафнии. Быстрее всего продвигаются и меньше перевариваются палочки при питании дождевыми червями;

б) различная реакция кишечника на качественно неоднородные пищевые продукты определяется плотностью пищи или процентом содержания в ней воды. Чем меньше воды или больше сухого остатка в пище, тем продолжительнее время пребывания палочки в кишечнике и тем интенсивнее идет ее переваривание.

На фоне питания дождевыми червями, содержащими наибольший процент воды, скорость перистальтики кишечника и степень переваривания оказываются наименьшими. Разнообразная в качественном отношении пища, но содержащая одинаковый процент воды, дает близкий результат скорости и интенсивности пищеварения (сравнение хлеба со смесью хлеба и мяса или хлеба и крахмала, или хлеба и дождевых червей).

Добавление к пище балласта в виде песка, увеличивающего плотность содержимого кишечника, также удлиняет срок пищеварения, но не дает пропорционального ему увеличения в степени переваривания;

в) активность фермента, выраженная в миллиметрах переваренного белка в белковых палочках, при качественно разнородной пище, в основном пропорциональна времени пищеварения;

г) полученный фактический материал на ельцах, указывающий на зависимость процесса пищеварения от качества пищи, находится в согласии с данными целого ряда исследователей, изучавших этот вопрос на других рыбах. Объяснение же причины неодинаковой скорости пищеварения мы имеем только у Карпевич и Боковой, которые находят ее в химическом составе и калорийности пищи. Такое толкование носит слишком общий характер и имеет скорее отношение к усвоению пищи, которое в основном определяется активностью ферментов и всасывающей функции кишки, а не к скорости продвижения пищи, обусловливаемой моторикой кишечника.

Последнее в значительной степени зависит от плотности пищи, что и нашло подтверждение в наших экспериментах на ельцах.

9. Опыты на ельцах по изучению активности питания с помощью определения быстроты схватывания пищи (латентного времени питания) в условиях различных температур приводят к следующим выводам:

а) активность питания ельца находится в прямой зависимости от температуры окружающей среды: чем выше температура, тем быстрее реакция на пищу.

Крайние температурные границы реакции ельца на пищу в области низких температур находятся около 3° , а в области высоких температур — около 25° . Оптимальной температурой питания является $19-20^{\circ}$. Между этими температурами интенсивность питания постепенно повышается, начиная с $5''$ латентного времени питания при 3° и кончая $0,5''$ — при $19-20^{\circ}$. Затем латентное время начинает возрастать до полного прекращения реакции на пищу при $25-27^{\circ}$. Параллельно с изменением интенсивности питания, в зависимости от температуры, меняется и общее поведение ельцов. В области низких температур, начиная с 9° , рыбы постепенно погружаются во все более глубокие горизонты воды аквариума и их подвижность резко падает. Повышение температуры увеличивает подвижность ельцов, которая достигает максимума при $25-26^{\circ}$. При 27° рыбы гибнут от теплового удара;

б) температурные границы реакции ельца на пищу в условиях аквариума и отчасти латентное время питания не постоянны и могут изменяться в зависимости от сезона, направления изменения температуры и от рода пищи.

Летом граница питания сдвигается в область высоких температур (она находится при 4 и 25°), зимой — в область низких температур (при 3 и 23°).

Направление изменения температуры (или предварительные кратковременные температурные условия содержания) меняют температурные границы питания. При понижении температуры порог питания устанавливается при более низкой температуре ($3-4^{\circ}$), а при ее повышении он увеличивается (до 5°).

В последнем случае имеет место и удлинение латентного времени питания, которое еще заметно при 10° .

Влияние рода пищи на температурные границы питания определяется ее тяжестью, т. е. способностью находиться на поверхности воды или опускаться на дно, и тесно связано с местом пребывания рыб в различных горизонтах воды при разных температурах. На „тяжелую пищу“ (дождевые черви) ельцы реагируют быстрее, латентное время питания короче и крайние температурные границы питания шире (между 3 и 25°), чем при „легкой пище“, плавающей на поверхности воды (высушенные дафнии). В последнем случае крайние температурные границы питания находятся между 8 и 22° . Отсутствие реакции на пищу при $3-8^{\circ}$ объясняется нахождением ельцов при этих температурах в нижних горизонтах воды.

При изучении температурных границ питания рыб следует принимать во внимание два понятия: 1) „крайние температуры границ питания“, при которых сохраняется только реакция на пищу (для ельца при питании „тяжелой пищей“ они находятся при 3 и 25°), и 2) „температурную зону реального питания“, когда пища схватывается и удерживается в кишечнике (такая зона для ельца находится в границах между 7 и 22°).

При потреблении „легкой пищи“ „крайние температурные границы питания“ и „температурная зона реального питания“ для ельца совпадают и находятся между 8 и 22°;

в) температурные границы питания рыб не одинаковы у различных представителей и зависят или от видовых особенностей или от экологических условий обитания.

Аналогичные опыты на золотых карасях, подтвердившие основные данные, полученные на ельцах, в то же время показали, наряду с целым рядом особенностей в поведении и характере питания их при низких и высоких температурах, наличие других температурных границ активного питания.

У карася крайние температурные границы питания оказались более расширенными в области высоких и несколько суженными в области низких температур. Если у ельца крайние температурные границы питания находятся при 3° и 25°, то у карася—при 4° и 30°. Имеют место отличия и в „зоне реального питания“, которая для карася лежит между 8—27°, а у ельца между 7—22°. Оптимальная температура питания карася равна 25°, тогда как у ельца она не превышает 20°.

10. Изучение на ельцах и карасях порога их условно-рефлекторной реакции при крайних низких и высоких температурах, для сравнения последних с температурными границами активного питания, дает основания сделать следующие выводы:

а) у рыб (ельца и карася) с повышением температуры сила пищевого и оборонительного условного рефлекса увеличивается, а латентное время уменьшается;

б) крайние температурные границы, при которых исчезает условно-рефлекторная деятельность (как пищевого, так и оборонительного характера) у ельца находятся при 2° (в феврале) и 3° (в августе) и при высоких температурах—соответственно при 25 и 27°. У карася при 4° (в августе) и 3° (в феврале), а при высоких температурах соответственно при 28 и 30°. Здесь налицо влияние сезонного фактора и, возможно, экологических условий обитания рыб;

в) у рыб (ельца и карася) существует одинаковое отношение к температуре пищевой реакции и условно-рефлекторной деятельности, которое выражается в параллельном изменении активности питания и силы условно-рефлекторной реакции при повышении и понижении температуры, а также в совпадении их крайних температурных границ. У ельца реакция на пищу и условные рефлексы исчезают при 2—3° и 25—27°. Аналогичные данные получены и на карасях.

Совпадение границ низких и высоких температур питания рыб и их условного рефлекса является одним из дополнительных аргументов в пользу условно-рефлекторной природы механизма реакции рыбы на пищу.

11. Опыты на ельцах по изучению влияния температуры на моторную и ферментативную активность их пищеварительного тракта, проведенные с помощью учета срока пребывания в нем белковой палочки и степени ее переваривания за это же время, дают основание сделать следующие выводы:

а) двигательная активность (перистальтика) пищеварительного тракта ельца находится в прямой зависимости от температуры. Чем ниже температура, тем медленнее продвигается палочка по кишечнику;

б) поступательное движение кишечника ельца при температурах от 0,5 до 25°, осуществляет продвижение содержимого через весь пищеварительный тракт. Одинаковый эффект моторики кишечника достигается при всех температурах, но в различные промежутки времени;

в) моторика кишечника проявляет высокую чувствительность к различным неблагоприятным для рыб условиям, выражая ее каждый раз в задержке или в полном прекращении продвижения содержимого по кишечнику. К таким условиям относятся крайне низкие и высокие температуры, являющиеся пограничными для жизни рыб, недостаток кислорода и некоторые инфекционные заболевания;

г) активность ферментов пищеварительных соков кишечника ельца находится в прямой зависимости от температуры: чем ниже температура, тем слабее действует фермент и тем больше требуется времени для переваривания.

Секреторная работа пищеварительных желез ельца и деятельность протеолитического фермента возможны в температурных границах от 0,5 до 25°;

д) одинаковый результат переваривания палочки при естественном ее продвижении через пищеварительный тракт ельца при температурах от 0,5 до 25° указывает на наличие одинакового отношения к температуре моторного и ферментативного процесса. Незначительная пищеварительная сила фермента при низких температурах компенсируется длительностью пребывания содержимого в кишечнике. Очевидно, что обе функции находятся в таком отношении к температуре, которое обеспечивает при всех ее изменениях одинаковый результат пищеварения;

е) благодаря согласованности во времени моторной и ферментативной активности пищеварительного тракта ельца основным критерием интенсивности пищеварения должен быть временной показатель — «оптимальное время», которое является специфичным для каждой температуры и характеризуют законченность процесса пищеварения.

12. Опубликованный до сего времени фактический материал по физиологии питания и пищеварения рыб далеко не достаточен для более или менее широких обобщений.

Наши взгляды на сущность физиологической стороны механизма питания рыб и на существование среди рыб пяти типов пищеварения следует рассматривать лишь как первую попытку обобщения. Ряд исследователей, стремящихся наметить пути эволюции пищеварительной функции рыб или не имеют достаточной фактической базы, или находятся в противоречии с фактами. Схема Фонка, устанавливающая промежуточное положение рыб между беспозвоночными и позвоночными животными по распределению карбогидраз в пищеварительном тракте, не согласуется с фактом наличия кишечной амилазы, установленного в наших опытах на ельцах. Предположение Каревич о тенденции к исчезновению пепсина и вместе с ним морфологически обособленного желудка у рыб со слабо выраженным желудком создает впечатление о безжелудочном пищеварительном тракте, как о явлении не первичном, а вторичном.

Для плодотворного решения сравнительно-физиологических вопросов нужно прежде всего исключить существующие противоречия в

фактическом материале, касающемся, например, амилазы и липазы желудка, ферментов кишечника, пилорических отростков, желчи и отчасти поджелудочной железы. Нужно значительно полнее изучить роль среды и в частности пищи для пищеварения и обратить серьезное внимание на характер пищеварения и особенно на роль ферментов в различных отделах пищеварительного тракта у рыб с различным типом его строения. Нельзя не указать на такие особенности в строении пищеварительного тракта у некоторых рыб, как на полное отсутствие желудка, которое не имеет места у других позвоночных, и на возникающий в связи с этим вопрос о характере отделения поджелудочного сока в отсутствие соляной кислоты.

Почти полное отсутствие знаний о механизме отделения пищеварительных соков и моторной функции желудочно-кишечного тракта у рыб ограничивает еще в большей степени сравнительно-физиологические обобщения.

Наши исследования показывают наличие значительного сходства роли желчи в пищеварении рыб и высших позвоночных животных. Как у первых, так и у вторых, желчь тонизирует мускулатуру кишки и усиливает его двигательную функцию, активизирует ферменты поджелудочного сока, дезинфицирует кишечник. С другой стороны, наряду со сходством обращают на себя внимание и некоторые черты различия. Значение желчи для моторики кишечника рыб выражено в большей степени. У ельца прекращение поступления желчи в кишечник полностью останавливает перистальтику переднего ее отдела. Другой особенностью рыб (елец) является наличие непрерывного поступления пищеварительных соков в кишечник (среди рыб раньше это было известно только для акул и скатов и отрицалось для костистых), тогда как у высших позвоночных может идти речь только о периодической секреции. Принципиальной особенностью в пищеварении рыб, в отличие от млекопитающих, является зависимость его в естественных условиях от температуры среды, к которой, как установлено нашими опытами, отдельные стороны пищеварения (моторная и ферментативная деятельность) коррелятивно приспособлены.

Наряду с этим, перед нами открываются большие возможности дальнейших исследований некоторых других сторон физиологии пищеварения рыб, что значительно облегчается имеющейся в нашем распоряжении методикой. Если говорить о ближайших перспективах, то можно указать на исследование роли нервной системы для деятельности пищеварительных желез и моторики желудочно-кишечного тракта, которые могут быть осуществлены с помощью пропускания через кишечник палочек, на фоне выключения или возбуждения различных отделов периферической и центральной нервной системы, с применением для этого хирургических и фармакологических методов; возможно изучение тем же способом пищеварения у различных представителей рыб, отличающихся как по строению пищеварительного тракта, так и по образу жизни и питания.

Перспективы дальнейших исследований еще более расширятся при условии усовершенствования хирургической техники на рыбах и приготовления субстратов палочек с расчетом возможности их переваривания разнообразными ферментами пищеварительного тракта рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабкин, Б.—Внешняя секреция пищеварительных желез. М.—Л., 1927.
- Баяндуров, Б.—Трофическая функция головного мозга. Москва, 1949.
- Берг, Л.—Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, часть I. Л.-д. 1932.
- Благовещенский, А. и Сукерник, М.—Коэффициенты вант-Гоффа и Аррениуса для сахарозы, отравленной ионами серебра. Бюлл. экспер. биол. и мед., т. II, 1936.
- Благовещенский, А.—О зависимости энергии активации от происхождения ферментов. Бюлл. экспер. биол. и мед., т. II, 1936.
- Благовещенский, А.—О различии ферментов одного наименования в зависимости от их происхождения. Биохимия, т. II, вып. 2, 1937.
- Благовещенский, А. и Вадова, А.—О качестве каталазы крови у теплокровных и холоднокровных животных. Бюлл. экспер. биол. и мед., т. III, 1937.
- Благовещенский, А.—Холодостойкость растений и качества ферментов. Природа, № 2, 1938.
- Благовещенский, А.—Биохимическая эволюция растений в связи с изменением качества ферментов. Усп. соврем. биологии, т. XI, в. 2, 1939.
- Бокова, Е.—Морфологические изменения в скелетной мышце различных животных (рыб, амфибий) под влиянием желудочного сока теплокровных и холоднокровных животных. Некоторые вопросы сравнительной физиологии (Сборник работ), 1934; Зоол. журнал, т. XIII, в. 1, 1934.
- Бокова, Е.—Суточное потребление и скорость переваривания корма воблой. Рыбное хозяйство, № 6, 1938.
- Бокова, Е.—Потребление и усвоение корма воблой. Вобла северного Каспия, ч. II, Труды ВНИРО, т. XI, 1940.
- Брем, А.—Жизнь животных, т. III. Рыбы, земноводные, пресмыкающиеся. Москва, 1939.
- Булл, Г.—Сенсорное различение у рыб, исследование методом условных реакций. Международный физиологич. конгресс. Тезисы сообщений, стр. 51, 1935.
- Быков, К.—Кора головного мозга и внутренние органы. М.—Л. 1947.
- Вальтер, А.—Выделительная работа поджелудочной железы. Дисс. 1897.
- Вундш, Г.—Питание, пищеварение и обмен веществ у рыб. В „Руководстве по кормлению и обмену веществ сельхоз. животных“, т. III, Сельхозгиз, 1937.
- Гудков, В. и Платов, Г.—Опыты по охлаждению рыбы. Рыбное хозяйство СССР, № 6, 1936.
- Гэни, Д.—Температура тела пойкилотермных животных (Перевод с английского Калабухова). Усп. совр. биологии, том XVII, в. I, 1944.
- Дрягин, П.—Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна. Извест. ВНИОРХ, т. XXV, в. II, Ленинград, 1948.
- Ельцина, Н.—Температурный коэффициент в биологии. Усп. совр. биологии, т. XII, в. I, 1940.
- Калабухов, Н.—„Анабиоз“ у животных при температуре ниже 0°. Условия переохлаждения организма животных. Зоол. журн., т. 14, 1935.
- Карзинкин, Г.—К изучению физиологии пищеварения рыб. Труды Лимнологической станции в Косине, Вып. 15, 1932.
- Карзинкин, Г.—К познанию рыбной продуктивности водоёмов. Сообщ. II. Изучение физиологии питания сеголеток зеркального карпа. Тр. лимнологич. станции в Косине, № 19, 1935.
- Карзинкин, Г.—К познанию рыбной продуктивности водоёмов. Сообщение IV. Продолжительность прохождения пищи и усвоение ее мальками *Esox lucius* L. Труды лимнологич. станции в Косине, № 20, 1935а.

Карпевич, А. — Об изменении реакции пищеварительных соков во время пищеварения у морских рыб. Физиол. журн. СССР, том XXI, вып. I, 1936.

Карпевич, А. — Скорость переваривания у некоторых рыб Черного моря. Зоол. журн., т. XX, в. 2, 1941.

Карпевич, А. и Бокова, Е. — Темпы переваривания у морских рыб (ч. 1-ая) Зоол. журн., т. XV, вып. 1, 1936.

Карпевич, А. и Бокова, Е. — Темпы переваривания у морских рыб (ч. 2-ая) Зоол. журн., т. XVI, вып. 1, 1937.

Коржуев, П. — Влияние высокой температуры на трипсин теплокровных и холоднокровных позвоночных животных. Физиол. журн., СССР, т. XXI, в. 3, 1936.

Коштоянц, Х. — Функциональный и морфологический градиент. Некоторые вопросы сравнительной физиологии (Сборник работ), 1934.

Коштоянц, Х. — Биология питания и типы пищеварения. Природа, № 7, 1937.

Коштоянц, Х. — О соотношении функций вегетативных и анимальных органов в свете их эволюции. М.—Л., 1937а.

Коштоянц, Х. — Основы сравнительной физиологии. М.—Л., 1940.

Коштоянц, Х. и Коржуев, П. — Материалы по сравнительной физиологии пищеварительных ферментов. Трипсин холоднокровных и теплокровных животных; температурный оптимум и теплоустойчивость его. Некоторые вопросы сравнительной физиологии. (Сборник работ лабор. сравн. физиол. животных Биол. ин-та им. К. А. Тимирязева, под ред. Х. С. Коштоянца. Медгиз, М. 1934; Зоол. журнал, том XIII, вып. 1, 1934).

Коштоянц, Х., Музыкантов В. и Митрополитанская, Р. — Физиологическая характеристика гладкой мускулатуры кишечника амфибий в различные периоды индивидуального развития. Некоторые вопросы сравнительной физиологии (Сборн. работ), 1934.

Марголин, Г. — Влияние низкой температуры на переваривающую силу пищеварительных ферментов зеркального карпа. Труды Воронежского отделения научно-исследовательского института прудового рыбного хозяйства, т. III, в. 2, 1940.

Мейснер, В. — Промысловая ихтиология. М.—Л., 1933.

Мэтт, С. — К иннервации поджелудочной железы. Дисс. СПб, 1889.

Мордашев, С. — Протеазы лягушки. Арх. биол. н. т. XXXIV, № 5—6, 1934.

Павлов, И. П. — Лекции о работе главных пищеварительных желез. Л. 1924.

Павлов, И. П. — Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных, 1932.

Пегель, В. — Моторная функция пищеварительной системы рыб в условиях различной температуры среды. Тр. Биолог. н. иссл. ин-та при Томск. университете, т. VI, 1937.

Пегель, В. — Некоторые данные о влиянии количества и качества пищи на пищеварение рыб. Тр. биологич. н. иссл. ин-та при Томск. университете, т. VII, 1940.

Пегель, В. — К вопросу о физиологии питания рыб. Тр. Томск. государств. университета, т. 97, 1946.

Пегель, В. — К физиологии пищеварения рыб. Доклады Акад. Наук СССР т. LVI, № 7, 1947.

Пегель, В. и Попов, Ф. — Влияние температуры на пищеварение холоднокровных позвоночных животных. Тр. Биолог. н. иссл. ин-та при Томском универс., т. IV, 1937.

Петрункин — Липазы тепло- и холоднокровных. Русск. физиол. журн., т. 4 1921.

Пучков, Н. — Физиология рыб. Пищепромиздат, М.—Л., 1941.

Пятицкиев, Н. — Об изменчивости пепсина. VI Всесоюзный съезд физиологов, биохимиков и фармакологов (Сборник докладов), 1937.

Разенков И. — Новые данные по физиологии и патологии пищеварения (лекции). Москва, 1948.

Романова, Г. — Питание пойменно-речных рыб среднего течения р. Оби. Труды Барабинского отд. ВНИОРХ, т. III, Новосибирск, 1949.

Савич и др. — Фармакологический анализ центральной регуляции кишечной секреции и моторики. VI Всесоюзный съезд физиологов, биохимиков и фармакологов. (Сборник докладов), 1937.

Сальдау, М. — Питание рыб Обь-Иртышского бассейна. Извест. ВНИОРХ, т. XXVIII, Ленинград, 1949.

Страгитцкий, К. — Термостабильность инвертина в зависимости от его происхождения. Бюлл. экспер. биолог. и медиц., т. V, 5—6, 1938.

- Страгитдкий, К — Температурный коэффициент инвертинов различного происхождения. Бюлл. экпер. биолог. и мед., т. V, вып. 5—6, 1938а.
- Стюарт, Ч. и Болдырев, В. — Ферменты желудочного сока и желудочного содержимого. Тезисы сообщений XV международного физиологич. конгресса. Биология, Л.—М. 1935.
- Суворов, Е — Основы общей ихтиологии. Ленинград, 1940.
- Сулима, А. — К пищеварению у рыб. Русск. физиологич. журн. т. 2, 1919.
- Тумасс, А. — Материалы к вопросу о желудочной липазе. Физиол. журн. СССР, т. XXVIII, вып. 6, 1940.
- Усевич, М. — Деятельность коры больших полушарий и работа внутренних органов. Труды физиолог. лабор. им. ак. И. П. Павлова, 1941.
- Фролов, Ю. — Сравнительная физиология условных рефлексов. Усп. совр. биологии, т. VIII, вып. 2, 1938.
- Фролов, Ю. — Условные двигательные рефлексы у пресноводных и морских рыб. Тр. физиолог. лабор. им. акад. И. П. Павлова, т. X, 1941.
- Athias, M. — Les mouvements automatiques de l'estomac et de l'intestin isolés des sélacilus. Compte. rendu Soc. Biol. v. 83, 1920.
- Babkin, B. — Studies on the pancreatis secretion in skates. Biol., Bul. vol. LVII, № 5, 1929.
- Babkin, B. and J. Bowic. — The digestive system and its function in *Fundulus heterodites*. Biol. Bull. Woods Hole, 54, N 3, 1928.
- Babkin, B., Chiasson A., and Friedmann M. — Factor determining the course of the gastric secretion in Elasmobranchs. J. biol. Board, Canada, v. 1, 1935.
- Babkin, B. and Friedmann. M. — The relation of the autonomic nervous system to the mobility and secretion of the stomach in Elasmobranchs. Amer. J. of Physiol., v. 109, 1934.
- Battle, H. — Digestion and digestive enzymes in the herring (*Clupea harengus*) J. Biol. Board, Canada (Бывш. Contr. to Can. Biol. a. Fish.), v. 1. N 3, 1934.
- Beauwalet, H. — Physiologie de l'hépatopancréas chez quelques téléosténes. Compt. rendu, Soc. Biol., v. 113, 1933.
- Bondouy, Ph. — Du rôle des tubes pyloriques dans la digestion chez les Téléosténes. Arch. de zool. exp. et gen., 3 Série. T. 7, 1899.
- Bernard, Cl. — Mémoire sur le pancréas, etc. Приложение к Compte rendu. T. I. Paris, 1856.
- Biederman, W. — Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung I Teil. Die Ernährung der Fische (In „Handbuch der vergleichenden Physiologie“, herausgegeben. Von H. Winterstein. B. 2, I Hälfte), Jena, 1911.
- Blanchard, K. — Sur les fonctions des appendices pyloriques. Bull. de la Soc. Zool. de France, T. 8, 1883.
- Bodansky, M., and Rose W. — Digestion in Elasmobranchs and Teleosts. Americ. Journ. of physiol., 62, 1922.
- Boldyreff, W. — Einige neue Seiten der Tätigkeit des Pancreas. Ergebnisse der Physiologie, 11, 1911.
- Borodin, N. — The anabiosis or phenomenon of resuscitation of fishes after being frozen. Zool. Jb., Bd. 53, 1931.
- Cattaneo, G. — Nuove ricerche su de appendici piloriche dei teleostei e sulla loro formazione. Atti Soc. Zig., 32, Genova, 1922.
- Chesley, L. — The influence of temperature upon the amylases of cold and warm blooded animals Biol. Bull., v. LXVI. N 3, 1944.
- Clementi, A. — L'azione del secreto del piccolo stomacho sulla tributirina e la natura lipoitico del succo gastrico. Arch. d'Physiol., 21, 1923.
- Cordier, R. — Recherches morphologiques et experimentales sur la cellule chromo-argentaffine de l'epithelium intestinal des vertébrés. Arch. de biol., T. 86, fasc. 3, 1926.
- Decker, F. — Zur Physiologie des Fischdarmes. Festschr. f. Kölliker. Leipzig, 1887.
- Fibich, St. — Beobachtungen über die Temperatur von Fischen, Zeitschr. f. Fischerei, Bd. 12, 1905.
- Fick und Murisier. — Ueber das Magenferment kaltblütiger Tiere würlz verhandl. d. Phys. med. Ges. N. F. Bd. 3, 1874.
- Froloff, J. — Bedingte Reflexe bei Fischen. Mitteilung I. Pflüger's Archiv für die Gesamte Physiologie, B. 208, H. 2, 1925.

- Froloff, J.—Bedingte Reflexe bei Fischen Mitteilung II. Pflüger's Archiv für die Gesamte Physiologie, B. 220, H. 3, 1928.
- Gulland, G.—The minute Structure of the digestive tract of the Salmon and the changes, which occur in it in fresh water. Anat. Anz., Bd. 14. N 17—18, 1898.
- Hanko, B.—Temperaturmaximum der Fische. Schweiz. Fischerei-Ztg., 37, 1929.
- Homburger, L.—Zur Verdauung der Fische. Zentralbl. f. d. med. Wiss., N 31, 1877.
- Hammarsten, O.—Zur Frage nach der Identität der Pepsin und der Chymosinwirkung. Zeitschr. f. Physiol. Chem., Bd. 56, 1908.
- Hathaway, E.—The relation of temperature and of the quantity of food consumed by fishes, Ecology, v. 8. 1927.
- Herwerden, M.—Zur Magenverdauung der Fische Zeitschrift f. Physiolog. Chemie (Hoppe-Seyler's). Bd. 56. H. 5 u. 6, 1908.
- Herwerden, M. und Ringer, W.—Die Acidität des Magensaftes von Scyllium Stellare. Hoppe-Seyler's Zeitschr. f. Physiol. Chemie, Bd. 75. 1911.
- Hoppe-Seyler, F.—Ueber Unterschiede im chemischen Bau der Verdauung höherer und niederer Tiere. Pflügers Arch, Bd. 14, 1877.
- Yung, E.—Recherches sur la digestion des poissons, Arch. d. zool. exper. et gen Sér. 3, T. 7, 1889.
- Yung, E.—Sur la fonction du pancréas chez les squales. Compte rendu Acad. de Sc., T. 127. Paris. 1898.
- Yung, E. et Fuhrmann O.—Recherches sur la digestion des poissons. Arch. de Zoologie Experiment. et Generale. Sér. 3. T. 8, N 2. 1900.
- Knauth, K.—Zur Biologie der Fische. Zool Anz. Jahrg., 14, 1891.
- Knauth, K.—Die Karpfenzucht. Neudamm, 1901.
- Knauth, K.—Zur Biologie der Süßwasserfische. Biolog. Zentralbl., 1896.
- Knauth, K.—Zur Untersuchung der Fischfüttermittel. Fischereiztg., Bd. 1, N 25, 1897.
- Knauth, K.—Ueber neue Futterausnützungsversuche an Karpfen. Fischereiztg. Bb. 2, N 4. 1897a.
- Knauth, K.—Die Verdauungsorgane des Karpfens. Fischereiztg., N 44, 1897b.
- Knauth, K.—Untersuchungen über Verdauung und Stoffwechsel der Fische. Z. f. Fischerei Bd. 5, 1897b.
- Knauth, K.—Untersuchungen über Verdauung und Stoffwechsel der Fische. Z. f. Fischerei. Bd. 6, 1898.
- Knauth, K.—Das Süßwasser. Neudamm, 1907.
- Kostner, O. u. R. Plaut—Physiologie des Stoffwechsels (In Winterstein's Handbuch der Vergleichenden Physiologie, B. 2, H. II), Jena. 1924.
- Kranenburg, W.—Arch. du Musée Teyler (Haarlem), Sér. II, 7, 1902. (L'urap. no Vonky).
- Krehl, L. und Soetbeer, K.—Wie gestaltet sich die Wärmeökonomie und der Wasserwechsel poikilothermer Wirbeltiere, etc. Arch. exp. Path. u Pharm. Bd. 40, 1899.
- Krüger, A.—Untersuchungen über das Pankreas der Knochenfische. Diss. Kiel, 1904.
- Krukenberg, C.—Zur vergleichenden Physiologie der Verdauung mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Fischen. Untersuch. a. d. Physiol. Inst., zu Heidelberg. Bd. 1, 1878.
- Krukenberg, C.—Zur Verdauung bei den Fischen. Untersuch. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg. Bd. 11, 1882.
- Luchau E.—Vorläufige Mitteilung über die Magenverdauung einiger Fische. Ztbl. f. d. med. Wiss., N 28, 1877.
- Luchau, E.—Über die Magen und Darmverdauung bei einigen Fischen Ynaug Diss. Königsberg, 1878.
- Mackay, M.—The Digestive System of the eel-pont (*Zoarces anguillaris*). Biol. Bul., Vol. LVI, N 1, 1929.
- Mackay, M.—Note on the bile in different fishes. Biol. Bul. Wools Hole, 56, 1929a.
- Maltzan, M.—Ernährungsbiologie und Physiologie des Karpfens. Zool. jhurn. Abt., allg. Zool., u. Phys. d. Tiere, Bd. LV, H. N 2. 1935.
- Mann, H.—Untersuchungen über die Verdauung und Ausnutzung der Stickstoffsubstanzen einiger Nährtiere durch verschiedener Fische, Zschr. Fisch. Bd. XXXIII, 1935.

- Millot, S.—Sur le rôle adipopexique du foie des vertébrés. C. r. Ass anat. 23. Reun. Prague, 1928.
- Müller, E.—Ein Beitrag zur Frage der Celluloseverdauung im Darmkanal. Pflüger's Arch. Bd. 83. 1901.
- Müller, E.—Bestehen Unterschiede in d. Pepsinverdauung d. Frosches und d. Warmblüter. Pflüg. Arch., Bd. 193, 1922.
- Nielsen, E.—Thermoelectric measurement of body temperature of mice and fishes. Acta med. Scand., Suppl. 90. 1938.
- Oya, T., Kawakawi, M. and Suzuki, S.—On the digestive ferment in the pancreas of *Anguilla japonica* J. Imp. Fish. Inst., 22, Tokyo, 1927.
- Oya, T. und Hatanaka, S.—On the proteolytic Enzyme in the pylorus caeca of *Scumber japonicus*. J. Imp. Fisch. Inst., 22, Tokyo, 1927.
- Pancritius, L.—Karpfenverdauung. Mitteil. d. Fischereivereins f. d. Provinz Ostpreussen, Königsberg, N 2, 1885.
- Pancritius, L.—Karpfenverdauung. Mitteil. d. Fischereivereins f. d. Provinz Ostpreussen. Königsberg, N 4, 1889.
- Plehn, M.—Zur Kenntnis der Salmonidenleber in gesunden und kranken Zustände, f. Fischerei, 17, 1915.
- Polimanti, O.—Untersuchungen über die Topographie der Enzyme im Magen-Darmrohr der Fische. Biochem. Z., 38, 1912.
- Rabuteau et Papillon—Observation sur quelques liquides de l'organisme des poissons, etc. Compte rendu, Acad. de Sc., T. 77, Paris, 1873.
- Rakochi, A.—Hechtpepsin u. Hundpepsin. Zschr. Physiol. Chemie., Bd. 85, 1913.
- Rathke, H.—Ueber die Leber und das Pfortadersystem der Fische. Müllers Arch. Bd. 11, 1826.
- Richet, Ch.—Des propriétés chimiques et physiologiques du suc gastrique chez l'homme et les animaux. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. 14, 1878.
- Richet, Ch.—Sur l'acide du suc gastrique. Comte rendu de l'Acad. des Sc., T. 88, Paris, 1878a.
- Richet, Ch. et A. Mourrut—De quelques faits relatifs à la digestion gastrique des poissons. Compte rendu, Acad. de Paris, T. 86, 1878.
- Richet, Ch. et A. Mourrut,—De quelques faits relatifs à la digestion gastrique des poissons. Compte rendu, Acad. de Paris, T. 90, 1880.
- Richet, Ch.—Quelques faits relatifs à la digestion chez les poissons. Arch. de Physiol. norm. et path., T. 10 1882.
- Rogers, C. a. Lewis, E.—The relation of the body temperature of certain cold-blooded animals to that of their environment. Biol. Bull. Woods Hole, 31, 1916.
- Scheuring, L.—Beebachtungen und Betrachtungen über die Beziehungen der Augen zum Nahrungserwerb bei Fischen. Zool. Tb. 38, Abt. allg. Zool. u. Physiol. 1920.
- Scheuring, L.—Beziehungen zwischen Temperatur u. d. Verdauungsgeschwindigkeit bei Fischen, Zeitschr. f. Fischerei, B. XXVI, H. 2, 1928.
- Schimada Higoshi—On the digestive ferments of *Theragra chalcogramma* (Pallas), Bull. Sap. Soc. Sci. Fich. V. IV, N 1, 1935.
- Scholz, C.—Experimentelle Untersuchungen über die Nahrungsverwertung des ein und Zweisömmerion Hechtes, Z. f. Fischerei B. XXX H. 4, 1932.
- Sellier, M.—Recherches sur la digestion des poissons. Trav. des Labor. de la Stat. Zool. d'Arcachon, 1899.
- Simpson, S.—The body temperature of fishes and other male animals, Proc. Roy. Soc. Edin, 28, 1908.
- Stirling, N.—On the ferments or enzymes of the digestive tract in fishes. Journ. of Anat and Physiol., Vol., 18, 1884.
- Sullivan, M.—The Physiology of the digestive tract of *Elasmobranchus*. Bull. of the Bureau of Fisheries, 27, 1907.
- Tiedmann et Gmelin.—Recherches expérimentales sur la digestion considérée dans les quatre classes d'animaux vertébrés. 2 Vols, Paris, 1827.
- Ungar, G.—Perfusion de l'estomac des sélagciens. Etude pharmacodynamique de la sécrétion gastrique Compte rendu, Soc. Biol., v. 119, 1935.
- Vonk, H.—Die Verdauung bei den Fischen. Z. f. vergl. Physiologie. Bd 5. H. 3, 1927.
- Vonk, H.—Das Pepsin verschiedener Vertebraten. Z. f. vergl. Physiol., Bd. 9.H.1, 1929
- Vonk, H.—The specificity and collaboration of digestive enzymes in Metozoa. Biol. Rev. V. 12. N 2, 1937.

Weinland, E.—Ueber das Auftreten zweier verschiedener Verdauungsssekrete im Magen der Rochen. Sitz., ber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol., H. 1. München, 1900.

Weinland, E.—Zur Magenverdauung der Haifische (I u II). Ztschr. f. Biol. Bd. 41, 1901.

Wohlgemuth, K.—Untersuchungen über die Verdaulichkeit verschiedener Blutfuttermittel. Allg. Fischereiztg., 40. 1916.

Wunder, W.—Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschieden Knochenfischarten. Z. vergl. Physiol., 6, 1927.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр
Предисловие	3
Часть I. Обзор литературы по физиологии пищеварения рыб	7
1. Полость рта и пищевод	7
2. Желудок	9
3. Кишечник	25
4. Пилорические придатки	32
5. Поджелудочная железа	35
6. Печень	39
7. Механизм образования и отделения пищеварительных соков	41
8. Скорость переваривания пищи и ее усвоение в пищеварительном тракте рыб	43
9. Влияние температуры на пищеварение рыб	54
10. Вопрос об „идентичности“ пищеварительных ферментов холоднокровных и теплокровных животных	61
11. Заключение по литературному обзору	69
Часть II. Исследования автора по физиологии пищеварения рыб	108
1. Методика и объект исследования	108
2. Ферментный состав и двигательная функция в различных участках пищеварительного тракта ельца	118
3. Влияние количества и качества пищи на активность ферментов и моторику пищеварительного тракта ельца	137
4. Влияние температуры на прием пищи, активность пищеварительных ферментов и двигательную функцию кишечника ельца	144
а) Изучение влияния температуры на интенсивность приема пищи и условные рефлексы в связи с выяснением механизма акта добывания и схватывания пищи рыбой	146
б) Влияние температуры на активность пищеварительных ферментов и двигательную функцию кишечника ельца	171
5. Выводы	186
Литература	194

К302734
 Сдано в производ. 3/VIII-1949 г.
 Подписано к печати 22 1950 г.
 Заказ № 3148

Знаков в печ. л. 56576
 Объем 12,5 п. л., авт. 17,83
 Тираж 750 экз.
 Цена 15 руб.

439168

Томский госуниверситет 1878



Почта библиотек 00966687