

597
CSO

Л. С. СМИТ

ВВЕДЕНИЕ В ФИЗИОЛОГИЮ РЫБ



Dr. Lynwood S. Smith

Л.С.СМИТ

Dr. Lynwood S. Smith

INTRODUCTION TO FISH PHYSIOLOGY



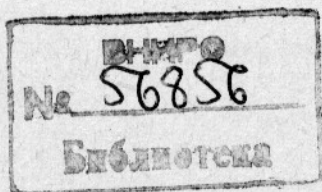
© 1982 T.F.H. Publications, Inc.

597
C50

Л. С. СМИТ

ВВЕДЕНИЕ В ФИЗИОЛОГИЮ РЫБ

Сокращенный перевод с английского
канд. биол. наук В. И. ЛАПИНА



Москва Агропромиздат 1986

ББК 28.693.32
С50
УДК 597-11

Научный редактор канд. биол. наук А. А. Яржомбек

Смит Л. С.

С50 Введение в физиологию рыб/Сокращ. пер. с англ. В. И. Лапина. — М.: Агропромиздат, 1986. — 168 с.: ил.

В книге американского ученого описаны общие принципы работы органов и систем органов у рыб. Основное внимание уделено осморегуляции, дыханию, пищеварению, эндокринной системе. Приведены данные об изменении физиологических показателей рыб под действием стресса и болезней.

Предназначена для ихтиологов и рыбоводов.

С $\frac{4002030000 - 476}{035(01) - 86}$ 465-86

ББК 28.693.32

©1982 T. F. H. Publications, Inc.
© Перевод на русский язык
ВО "Агропромиздат", 1986

Физиология — наука о функциях, т. е. о специфической деятельности организма, его органов и систем. Физиология изучает работу органов дыхания, пищеварения, кровообращения, органов, осуществляющих осморегуляцию, обеспечивающих иммунитет, приспособление к меняющимся условиям обитания, обмен веществ и т. д. Существование физиологии рыб как отдельной науки обусловлено своеобразием условий обитания и большим хозяйственным значением рыб. Знание пищевых потребностей рыб, процессов пищеварения, характера использования пищи на рост необходимо для организации эффективного выращивания пресноводных и морских рыб в искусственных условиях, для интенсификации рыбоводства, предусмотренной Продовольственной программой СССР.

В предлагаемой читателям книге известной американской исследовательницы физиологии рыб д-ра Линвуд Смит из Колледжа рыбного хозяйства Вашингтонского университета в простой и доступной форме изложены результаты исследований физиологии рыб, которые могут быть полезны в практической работе при выращивании морских и пресноводных рыб в искусственных условиях. Имя Л. Смит уже известно советским специалистам. В 1981 г. в издательстве "Легкая и пищевая промышленность" вышла написанная ею в соавторстве с двумя другими американскими учеными книга "Стресс и болезни рыб". Она является также соавтором популярного "Практического справочника по анатомии и физиологии дальневосточных лососей" (1975). Перу Л. Смит принадлежит также большое число научных статей, посвященных прежде всего лососям, а также другим морским и пресноводным рыбам.

Основная часть данных, приведенных во "Введении в физиологию рыб", касается лососевых рыб — важнейшего объекта американской аквакультуры. В СССР также в больших масштабах занимаются разведением и выращиванием лососевых рыб для реализации в виде пищевой продукции, а также для поддержания естественных запасов.

При отборе глав для перевода принимались во внимание полнота охвата сведений, а также степень изученности предмета. На этом основании в русский перевод включены главы по осморегуляции, дыханию, пищеварению, работе желез внутренней секреции. Особый интерес представляет глава, посвященная прикладной физиологии, в которой излагаются данные о физиологической реакции рыб на стресс, о механизмах изменений, происходящих в организме рыб под действием стресса, о показателях токсичности и состоянии здоровья рыб.

Несмотря на то что в последние годы выпущен ряд книг, посвященных физиологии рыб, есть основания надеяться, что книга Л. Смит "Введение в физиологию рыб" окажется полезной научным работникам, студентам рыбохозяйственных вузов, а также специалистам-практикам.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В этой книге в общих чертах описано, как функционируют органы и системы органов у рыб. Рыбы во многом являются типичными позвоночными животными. Вместе с тем водная среда обитания определяет специфику физиологических функций рыб, во многом отличающихся от физиологических функций высших позвоночных. Я постаралась в доступной форме изложить в книге оба вида физиологических функций, приводя в качестве примеров экспериментальные данные. В большинстве случаев эксперименты выполнялись на проходных и жилых лососях, поскольку лососевые являются наиболее изученной с физиологической точки зрения группой рыб. Для читателей, желающих получить более подробную информацию по любому из этих экспериментов, в конце книги приведен список литературы.

При написании книги я старалась не пользоваться сложной терминологией, хотя полностью избежать применения некоторых терминов оказалось невозможным. При необходимости уяснить основные понятия читатель может обратиться к руководству по физиологии позвоночных животных или даже по медицинской физиологии.

Я надеюсь, что эта книга окажется полезной для читателей. Она предназначена для студентов, специалистов рыбного хозяйства, а также для всех интересующихся рыбами, в том числе аквариумистов. Если данная книга поможет в какой-то степени понять функциональные возможности рыб и трудности, с которыми они сталкиваются в процессе осуществления своих жизненных функций, то задачу автора можно считать выполненной.

*Линвуд С. Смит
Сизл, шт. Вашингтон*

СРАВНЕНИЕ ВОДНОГО И НАЗЕМНОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ

Рыбы во многих отношениях являются типичными позвоночными животными. Физиологические функции домашних животных (собаки, кошки), сельскохозяйственных позвоночных животных и человека достаточно изучены. Жизненные функции рыб и наземных животных во многом сравнимы между собой, однако некоторые функциональные особенности рыб связаны исключительно с их жизнью в водной среде. Получить представление о жизни водных организмов значительно труднее, чем о наземных. Жизнь в воде слишком отлична от нашего наземного образа жизни, чтобы между ними можно было проводить аналогии.

Физические и химические свойства воды создают особые условия для водных организмов. Рыбы, быстро движущиеся в плотной среде, должны иметь обтекаемую форму тела. В то же время, обладая высокой плотностью, вода обеспечивает нейтральную плавучесть и позволяет рыбам легко менять положение тела. Большинство наземных животных обитают на поверхности, в то время как рыбы могут двигаться в трехмерном пространстве, что порождает проблемы ориентации и локации. Для животных, дышащих воздухом (в том числе и для некоторых рыб), доступно неограниченное количество кислорода, в то время как животные с водным дыханием имеют в своем распоряжении всего в 20 раз меньше кислорода, доступного им в воде, даже при условии ее насыщения. Из-за этого рыба вынуждена прокачивать через жабры тяжелую дыхательную среду, причем в относительно больших количествах из-за низкого содержания в ней кислорода.

Ниже приведены некоторые сравнительные данные относительно содержания кислорода в воде и воздухе. При стандартных температуре и давлении (0°C ; 760 мм рт. ст.) 1 л O_2 весит 1428 мг. Воздух приблизительно на 20% состоит из кислорода, т. е. в 1 л воздуха содержится 285 мг O_2 . При стандартных условиях в 1 л насыщенной воздухом воды содержится 14,6 мг O_2 , или 5,1% его содержания в воздухе. Растворимость O_2 в воде уменьшается с повышением температуры. Так, при 10°C в воде, насыщенной воздухом, содержится 11,3 мг $\text{O}_2/\text{л}$, при 20°C — 9,1 мг $\text{O}_2/\text{л}$, при 30°C — 7,5 мг $\text{O}_2/\text{л}$. Для растворенного в воде кислорода $10 \text{ мг } \text{O}_2 = 7 \text{ мл } \text{O}_2$ при любой температуре.

В органах, где осуществляется адекватный газообмен, происходит также обмен воды, ионов и тепла. Это ставит рыб в сложное положение, при котором оптимальное дыхание невозможно из-за возникающих проблем осморегуляции. Помимо этого большинство рыб не способны поддерживать температуру тела, отличную от температуры среды. Для тунцов, например, это возможно только благодаря наличию в их мышцах системы теплообмена, сходной с той, которая имеется в жабрах; большая часть тепла крови, выносимой из мышц, передается артериальной крови, поступающей обратно в мышцы через сложную систему теп-

лообмена с противотоком. У всех остальных рыб температура тела точно соответствует температуре окружающей среды. Стабильность температуры воды защищает рыб от резких (например, суточных) колебаний температуры, что в общем является благоприятным фактором в зоне умеренного климата. Если вода становится слишком теплой для рыбы, ей остается только, если это возможно, уйти в более прохладные места, например на большую глубину. Сходным образом рыбы подвержены непосредственному воздействию всего, что растворено в воде.

Большинство органов рыб и наземных позвоночных мало различается, но ощущения, возникающие у рыб в воде, возможно, совершенно отличны от наших. Большинство рыб, вероятно, имеют столь же острое зрение и примерно в том же цветовом диапазоне, что и люди. Однако видимость в воде составляет в лучшем случае несколько сотен метров, а в худшем — доли сантиметра. При плохой видимости человек часто с трудом удерживает равновесие, так как наше равновесие преимущественно зрительное. У рыб, по-видимому, таких затруднений не возникает, и они хорошо ориентируются даже в условиях слабой видимости. Люди воспринимают вкус и запах, давление и звук по отдельности, в то время как у рыб эти ощущения сливаются в единый спектр. Некоторые рыбы в отличие от людей ощущают слабые электрические поля.

Таким образом, хотя мы и имеем некоторое общее представление о жизни рыбы, трудно судить о деталях, опираясь лишь на интуицию. В то же время очень важно, чтобы специалисты, занимающиеся физиологией рыб, продолжали работу в этом направлении. Для получения достоверных результатов физиологические эксперименты необходимо проводить на рыбах, не испытывающих стресса.

МЕХАНИКА ПЛАВАНИЯ

Чтобы плавать эффективно, рыбы должны создавать минимум трения за счет энергии турбулентности при движении в воде и превращать мышечные сокращения в эффективное движение вперед. Рассмотрим вначале проблему турбулентности.

Что такое обтекаемость, известно большинству людей. Обтекаемый предмет гладкий, закругленный, веретенообразный, без резких изменений очертаний. У рыб, для которых плавание имеет первостепенное значение, важны и незначительные детали. При одинаковой массе тела длинные тонкие рыбы тратят на движение в воде меньше усилий, чем короткие и широкие. По этой причине у быстроплавающих рыб внутренние органы очень компактны, многие из них не имеют плавательного пузыря для уменьшения до минимума площади поперечного сечения и соответственно лобового сопротивления, которое пропорционально площади поперечного сечения. Если максимальный поперечный размер рыбы превышает 15% длины тела, то по законам гидродинамики характер движения воды за наиболее широкой частью тела, по-видимому, будет турбулент-

ным. У большинства быстроплавающих рыб наиболее широкая часть тела отодвинута максимально назад, что сдерживает образование турбулентности. Такие рыбы, как керчаки, ошибни и сомики, не могут быстро плавать, так как их голова является наиболее широкой частью тела и при движении от нее образуется много завихрений.

Площадь поверхности тела рыбы также влияет на величину сопротивления, которое необходимо преодолевать в процессе плавания. Сплюснутое тело имеет большую поверхность по сравнению с телом, имеющим круглое поперечное сечение. Большие плавники также значительно увеличивают площадь поверхности тела. Иглы, выступающие под прямым углом к потоку воды, создают огромное сопротивление. Сумма сопротивления формы и сопротивления трения (поверхности) пропорциональна примерно кубу скорости. Практически это означает, что для увеличения скорости плавания вдвое необходимо затратить в 5–6 раз больше энергии. К этим расчетам необходимо относиться критически, поскольку они выведены из данных, полученных в гидродинамической трубе на пластмассовых моделях рыб. Опытов с живыми плавающими рыбами проведено немного, и они дали разноречивые результаты. Однако живые плавающие рыбы, по-видимому, имеют меньшее сопротивление, чем мертвые, окоченевшие, которых протягивают в воде, или модели рыб в аэродинамической трубе. Более подробно эти соотношения рассмотрены в книге Узбба (Webb, 1975).

Большинство рыб плавают посредством колебательного движения хвостового плавника и попеременного сокращения мышц с каждой стороны тела. Некоторые рыбы используют для передвижения другие плавники, чаще спинной или грудные. Замедленная киносъемка показала, что движения плавников весьма сложные и в значительной степени зависят от формы тела и расположения мышц у рыб. Волнообразный характер движения наиболее наглядно проявляется у длинных гладких рыб, таких, как угри, но замечен также и у короткотелых рыб. S-образная волна мышечных сокращений возникает сразу за головой попеременно с каждой стороны тела и движется по направлению к хвостовой части с нарастающей амплитудой. Один из компонентов движения волны имеет направление к хвосту, что заставляет рыбу продвигаться вперед. Скорость волны, идущей по телу рыбы, приблизительно на 15% превышает скорость ее движения вперед, т. е. перебуковка составляет приблизительно 15%. Колебательная составляющая двигательной волны заставляет хвостовой плавник двигаться из стороны в сторону, т. е. плавник работает, как кормовое весло. Передвижение угревидных рыб на 80% обеспечивается за счет волнообразного движения тела и на 20% — за счет колебательного движения хвостового плавника, для рыб типа тунцов и марлинов, наоборот, 20% приходится на долю волнообразного и 80% — на долю колебательного движения. Большинство рыб занимают промежуточное положение между этими типами рыб.

Необходимо отметить, что плавники не только помогают рыбе дви-

гаться вперед. Они используются также для балансирования (вертикальное равновесие), торможения, поворотов, передвижения по грунту, лазания. Кроме основного назначения плавники некоторых рыб могут также выполнять защитные функции, служить органами осязания и участвовать в звуковой коммуникации. Даже жировой плавник лососевых рыб и сомиков, возможно, играет какую-то важную, но пока неизвестную роль на некоторых этапах жизненного цикла рыб, а не просто является рудиментарным остатком плавника, который был когда-то полезен.

Водный поток около рыбы также оказывается значительно более сложным, чем можно было предположить. При возникновении пропульсивных волн с каждой стороны тела за головой образуются небольшие водовороты (завихрения). Завихрения увеличиваются и остаются за рыбой в виде водоворота, как при гребле веслом (рис. 1). Потoki воды сталкиваются также над и под хвостовым стеблем рыбы, что осложняет любой анализ пропульсивного давления на хвост. В общем случае рыбы эффективно используют любое движение воды, которое они создают сами или другие рыбы в стае, а также течение. Этой способностью использовать движение воды при плавании, вероятно, объясняется тот факт, что сопротивление, которое испытывают свободноплавающие рыбы, значительно меньше того, которое отмечается для моделей рыб в гидродинамической трубе.

Заканчивая рассмотрение механики плавания, укажем, что наиболее верный путь решения всех проблем, связанных с плаванием и энергией, необходимой для плавания, — вообще не плавать. Некоторые рыбы ведут такой образ жизни, при котором не надо много плавать. Такие рыбы могут быть неподвижными и отфильтровывать пищу из воды, которой они дышат, или иметь развитые приспособления для привле-



Рис. 1. Схема завихрений, создаваемых острошлыбующей рыбой. Водовороты (завихрения) возникают поочередно с обеих сторон тела и затем движутся почти прямо за рыбой. Затраты энергии могут быть снижены, если хвост рыбы проходит перед каждым завихрением, если рыба движется в том же направлении, что и вода в завихрении (Rosen, 1959; Wedemeyer et al., 1976)

чения добычи к себе вместо того, чтобы ее преследовать. Эти рыбы могут избегать хищников путем маскировки, а не убегая от них, или у них могут образовываться костные пластинки или колючки для защиты. Энергично плавающие, чаще хищные, рыбы имеют сложную обтекаемую форму тела и ряд приспособлений, которые вызывают интерес у инженеров и заслуживают анализа, однако обтекаемая форма тела — необязательная принадлежность всех рыб.

СОСТАВ ТЕЛА РЫБ

1. Общая анатомия

Лососевые рыбы являются относительно примитивными среди почти 25 тыс. костистых рыб. Они могут быть использованы для иллюстрации некоторых общих для рыб анатомических особенностей. Общая форма их тела скорее характерна для хорошо плавающих, чем малоподвижных рыб. Хвостовой плавник у лососей относительно крупный, и для осуществления движения хвостового плавника в задней его части у лососей имеется больше мышечной массы, чем у медленноплавающих, малоподвижных или неподвижных рыб, таких, как тресковые или камбаловые. У лососевых рыб грудные плавники располагаются под жаберными крышками, а брюшные — под спинным плавником. У окунеобразных рыб, напротив, грудные плавники расположены ближе к середине тела, а брюшные плавники — на брюшной стороне и иногда даже впереди грудных. Мышцы являются единой и наибольшей по массе тканью тела рыб; красные мышцы располагаются по обеим сторонам тела над белыми мышцами. Красные мышцы обеспечивают длительное плавание, белые — броски (непродолжительное плавание). Мышцы располагаются на осевом скелете косыми слоями в форме буквы W. Значение такого расположения мышц неясно. В процессе плавания сокращение мышц попеременно укорачивает каждую сторону тела рыб и создает усилие сжатия, действующее на позвоночный столб.

Внутренние органы лососевых рыб компактны и типичны для позвоночных, но с некоторыми заметными исключениями. Пищеварительный тракт относительно короткий, но площадь его поверхности резко увеличивается сразу за пилорусом благодаря пилорическим придаткам. Число пилорических придатков является систематическим признаком, по которому различают пять видов тихоокеанских лососей. Почки лососевых рыб образованы слиянием пары эмбриональных почек и представляют собой срединную структуру, простирающуюся вдоль всей полости тела. Передняя часть почек выполняет гормональные, а не экскреторные функции; задняя часть почек называется опистонефросом, а у высших позвоночных — метанефросом. Вся почка рыб функционирует также как кроветворный орган (у рыб нет костного мозга, как у млекопитающих). Органы размножения расположены ближе к голове

и спинной стороне, чем у позвоночных, но мочеполовые каналы очень разветвленные и сходятся возле урогенитальной папиллы, находящейся сразу за анальным отверстием. В настоящее время не существует четких указаний о том, каким образом можно строго различать половые и выделительные каналы в зависимости от их эмбрионального происхождения. Автор предпочитает пользоваться нейтральными терминами, такими, как мочевой проток и мочевое отверстие, не уточняя, является ли в действительности расширение в мочевом протоке мочевым пузырем. Функции этих структур очевидны и бесспорны. У рыб имеются некоторые типичные для позвоночных органы, которые на первый взгляд отсутствуют из-за их диффузного расположения. Так, поджелудочная железа рассеяна по мезентерию кишечника, а щитовидная железа состоит из отдельных групп фолликулов, рассеянных в мышцах разветвлений брюшной аорты.

Некоторые структуры лососевых рыб типичны для всех позвоночных. Плавательный пузырь и воздушный проток (*ductus pneumaticus*) гомологичны трахее и легким четвероногих позвоночных. Нервная система рыб характеризуется наличием 10 пар черепно-мозговых нервов, всеми стандартными нормально расположенными долями мозга, заключенными в типичном черепе. Даже у камбаловых рыб, у которых глаза, ноздри и нервные окончания смещены на одну сторону головы, мозг вместе с полукружными каналами сохранил симметричное положение.

Таким образом, анатомическое строение рыб в основном типично для позвоночных, но наблюдается много интересных адаптаций.

Масса органов

Перед подробным рассмотрением функций отдельных органов рыб полезно остановиться на отношении масс этих органов и тканей к общей массе тела. В табл. 1 представлены такие данные для поклатной молодежи кижуча (*Oncorhynchus kisutch*).

Т а б л и ц а 1. Масса органов и тканей поклатной молодежи кижуча (*Oncorhynchus kisutch*) длиной тела по Смитту 130–140 мм и общей массой 24–30 г (L. S. Smith, 1975, неопубликованные данные)

Органы и ткани	Сырая масса, % массы тела
Печень	1,22
Селезенка	0,13
Кишечник	4,69*
Сердце	1,22
Плавательный пузырь	0,22
Почки	0,86

Продолжение

Органы и ткани	Сырая масса, % массы тела
Мышцы	55,8
Кожа	8,69
Осевой скелет	13,5**
Жабры, жаберные дуги	2,76
Голова	11,83
Итого 99,91***	

* Включая полостной жир.

** Включая позвоночник и плавники с соответствующими костями; исключая скелет головы.

*** До взвешивания рыб содержали во льду не более двух дней. Потери массы при таком хранении были учтены. Масса индивидуальных органов в сумме обычно составляла 90–95% общей массы тела в результате испарения воды в процессе препарирования, а также обескровливания таких органов, как селезенка и сердце. Испарение особенно заметно для кожи и плавников. Однако масса всех органов была пропорционально увеличена, так что в сумме она составила приблизительно 100%.

Основная цель этой таблицы — дать представление о значимости различных органов. Некоторые активные, жизненно важные органы, например сердце, очень малы относительно общей массы тела. Другие органы и ткани, такие, как кожа, относительно велики, но часто не учитываются в физиологических исследованиях. Масса мышц у рыб по сравнению с наземными животными неожиданно велика. Это объясняется, видимо, тем, что почти все мышцы могут использоваться для плавания и очень немногие — для поддержания позы. Кроме того, рыбам нет необходимости поддерживать мышцы с помощью скелета, поскольку они имеют почти нейтральную плавучесть в воде. Относительная масса внутренних органов у многих рыб довольно изменчива из-за способности запасать в них жир во время нагульного периода.

Состав тела и отдельных жидкостей

На рис. 2 в упрощенном виде представлен общий химический состав "типичной" лососевой рыбы, который, вероятно, также характерен для многих других костистых рыб. На рисунке также показаны три основные жидкости тела. По количественному составу тела рыбы сходны со многими наземными позвоночными, но с некоторыми важными исключениями. Так, содержание липидов в мышцах кижуча до начала нерестовой миграции достигает 40% (по массе) и снижается до 1% у посленерестовых рыб. Липиды запасаются в виде полиненасыщенных жиров и утилизируются в мышечном обмене в процессе голодания при миграции. По мере истощения запасов жира начинает расходоваться и белок мышц.

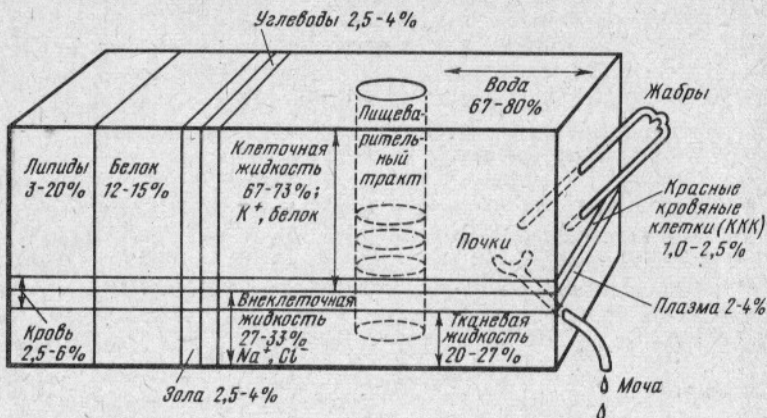


Рис. 2. Диаграмма состава тканей и отдельных жидкостей типичной костистой рыбы. Диапазон колебаний величин показывает приблизительно вариабельность для разных видов рыб и особой одного вида при различных условиях

И жир, и белок замещаются в мышцах водой предположительно для сохранения обтекаемой формы тела и оптимальных гидродинамических свойств рыб. Менее значительные изменения состава мышц происходят при изменении характера питания. Обычно у рыб наблюдается обратная зависимость между содержанием липидов и воды (они замещают друг друга), поэтому продолжительные значительные изменения в составе тела могут почти не отражаться на общей массе тела.

Вместе с тем у рыб могут наблюдаться и значительные кратковременные изменения содержания воды в теле, которые длятся всего несколько минут или часов во время дыхательного или осморегуляторного стресса, без каких-либо изменений в содержании липидов. Например, радужная форель, помещенная в 5%-ный солевой раствор, может потерять до 6% массы тела за 2 мин.

По сравнению с многими позвоночными в теле рыб содержится относительно мало гликогена и других углеводов. Считается, что у рыб в естественных условиях это отражает низкое содержание углеводов в пище. При экспериментальном кормлении пищей с высоким содержанием углеводов лососевые рыбы используют их неэффективно и могут накапливать неметаболизируемые запасы жира в печени и мезентериальной ткани полости тела.

Жидкости тела рыб типичны для позвоночных, за исключением того, что некоторые рыбы имеют довольно незначительный объем крови. Представляется, что у менее активных рыб крови меньше, чем у более активных, однако это обобщение базируется на сравнении лишь немногих видов рыб. Остальные жидкости тела, помимо крови (см. рис. 2), исследованы недостаточно.

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

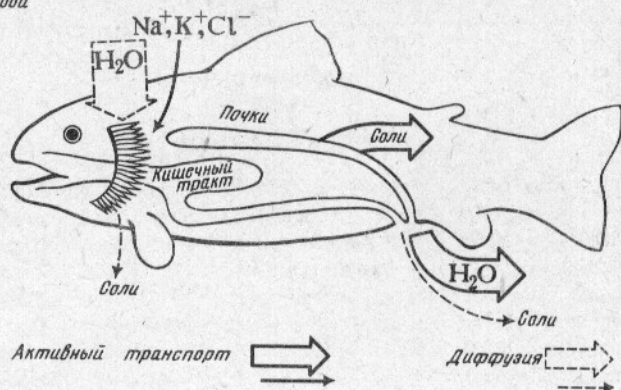
Эволюционные аспекты

Сущность осморегуляции, общая для всех организмов, состоит в том, что как только внутренняя концентрация какого-либо вещества превысит его концентрацию в водной среде, возникает градиент диффузии. Когда на пути диффузии имеется клеточная мембрана, одни вещества проходят через нее быстрее других в зависимости от градиента концентрации, при этом возникает осмотическое давление. Все организмы, обитающие в пресной воде, вынуждены осуществлять осморегуляцию для поддержания разности осмотического давления. В морской воде у некоторых организмов внутренняя среда очень близка по составу солей к морской воде и они прилагают лишь незначительные усилия для регулирования своей внутренней среды. Все остальные организмы расходуют значительную часть энергии основного обмена для поддержания концентраций своих внутренних солей и других растворенных веществ, если они отличаются от их концентраций во внешней среде.

Кровь миксин, по крайней мере, по составу солей очень близка морской воде. Разница лишь в концентрации некоторых ионов, прежде всего Mg^{++} . Строго говоря, у миксин нет осморегуляции, а есть только ионная регуляция, так как общее осмотическое давление кровяной плазмы почти такое же, как морской воды.

И миноги, и пластиножаберные рыбы осуществляют осморегуляцию; концентрация большинства веществ в их крови отличается от их концентрации в морской воде, и общее осмотическое давление (общее число частиц в растворе) отличается от такового во внешней среде. Пластиножаберные рыбы регулируют осмотическое давление в своем теле совершенно иначе, чем костистые рыбы. Ниже кратко описано, как это происходит. Концентрация солей в крови акул приблизительно такая же, как у костистых рыб, — около 1% NaCl. Однако в канальцах почек пластиножаберных рыб удерживается мочевины, пока ее концентрация в крови не достигнет примерно 5%. Поскольку мочевины плохо диффундирует через жабры, она остается в крови, в результате чего общее осмотическое давление крови превышает осмотическое давление морской воды. Это означает, что вода поступает из внешней среды в тело пластиножаберных рыб без каких-либо усилий с их стороны, за исключением удержания мочевины. При этом, однако, между внешней средой и телом пластиножаберных рыб градиент концентрации для NaCl остается равным 2:1, поэтому соль диффундирует в организм наряду с водой. Ректальная железа — небольшая пальцеобразная структура в задней части брюшной полости, активно секретирует избыток NaCl. Таким образом, осморегу-

Пресная вода



Морская вода

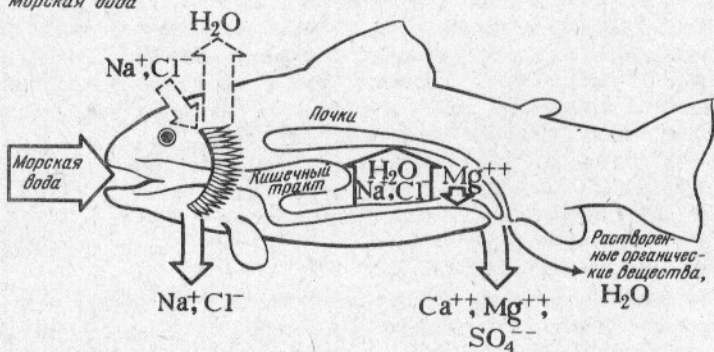


Рис. 3. Основные пути движения воды и солей в процессе осморегуляции у пресноводных и морских костистых рыб, исключая акул и скатов (Wedemeyer et al., 1976)

ляция у пластиножаберных рыб не происходит без метаболических затрат, как это может показаться на первый взгляд.

Основные особенности осморегуляции костистых рыб схематично показаны на рис. 3. У этих рыб мочевина не аккумулируется и общее осмотическое давление (осмолярность) крови выше, чем пресной воды, и ниже, чем морской, поэтому костистые рыбы регулируют внутреннее осмотическое давление в любой внешней среде.

Морские костистые рыбы пассивно пропускают воду через все пронизываемые поверхности и накапливают соль. Для восполнения потерь воды им необходимо заглатывать морскую воду. При этом через кишечник в кровь активно всасываются одновалентные ионы (Na^+ , K^+ , Cl^-) и большая часть воды, а в кишечнике остается большая часть двухвалент-

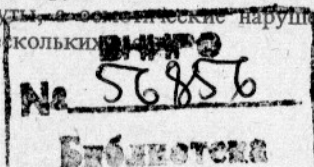
ных ионов (Mg^{++} , Ca^{++} , SO_4^{--}) в составе ректальной жидкости, которая имеет примерно ту же осмолярность, что и кровь; почки экскретируют небольшое количество двухвалентных ионов, проникающих в кровь. Специальные хлоридные клетки в жабрах активно секретрируют ионы Na^+ и Cl^- из крови обратно в окружающую среду. Неодинаковая концентрация различных заряженных частиц по обе стороны жаберной мембраны вызывает также разность потенциалов, равную примерно 20—25 мВ (10 мВ у лососевых рыб), с положительным зарядом в теле рыб. Это интенсифицирует выведение положительно заряженных ионов из тела рыб через жабры.

Пресноводные костистые рыбы находятся почти в обратной ситуации по сравнению с морскими костистыми рыбами — им необходимо заглатывать как можно меньше воды или вообще не потреблять ее, так как через жаберные мембраны в тело диффундирует большое количество воды. Все пресноводные костистые рыбы выделяют много мочи, чтобы избавиться от избытка воды, и тратят энергию на извлечение максимально возможного количества солей из мочи, а также из внешней среды. И так же, как у морских костистых рыб, у них возникает электрический потенциал между внутренней и внешней средами, составляющий от -30 до -40 мВ (более низкий в водах с высокой концентрацией Ca^{++}), который ускоряет перенос положительных ионов через жабры.

Основные проблемы, возникающие при осморегуляции

В осморегуляции не было бы необходимости, если бы мембраны были непроницаемы для солей и воды. Сложность заключается в том, что такая мембрана была бы также непроницаема и для кислорода, что неприемлемо для большинства организмов. Следовательно, оптимизация осморегуляции вступает в противоречие с оптимизацией дыхания, и здесь необходим компромисс, который заключается в сбалансировании различных потребностей организма.

Относительный недостаток кислорода в водной среде мог быть частично компенсирован большой дыхательной поверхностью, но затраты энергии, связанные с необходимостью перекачивания через такую поверхность солей и воды, были бы слишком велики. Поскольку естественный отбор, по-видимому, направлен на повышение эффективности обмена, наиболее эффективной осморегуляторной поверхностью была бы минимальная по площади или наименее проницаемая, но это значительно сократило бы поступление кислорода и высвобождение метаболической энергии. Компромисс, разумеется, находится где-то посредине — умеренная дыхательная способность, регулируемая в небольшом диапазоне, которая предъявляет умеренные требования к осморегуляции. Когда дыхательные потребности возрастают, они удовлетворяются в первую очередь, поскольку трудности с дыханием могут стать критическими в считанные минуты, а осмотические нарушения переносятся, по-видимому, в течение нескольких часов.



Анатомия

Хлоридные клетки костистых рыб были выделены из-за ацидофильного окрашивания, сходного с окрашиванием клеток эпителия желудка, секретирующих кислоту. Более поздние исследования с использованием электронного микроскопа показали, что эти клетки состоят из обычных мембран и митохондрий, однако в процессе миграций рыб между пресной и морской водой в них происходят значительные структурные изменения, что предполагает наличие какой-то секреторной или транспортной активности, меняющейся в процессе миграции. Дальнейшее изучение показало, что в жабрах костистых рыб происходит обмен ионами хлора, натрия и калия между организмом и средой. Месторасположение этих клеток не позволяет изолировать их для прямого подтверждения их роли в переносе ионов, но многие косвенные факторы подтверждают, что ионный перенос осуществляется именно ацидофильными клетками. Недавно хлоридные клетки были обнаружены в эпидермисе внутренней поверхности жаберных крышек фундулюса (*Fundulus*). Это позволит получить препараты клеток и вскоре можно будет найти ответы на неясные в настоящее время вопросы.

Ионный насос: модель Метца

Модель хлоридной клетки, предложенная Метцем с сотрудниками, показана на рис. 4. Основной особенностью пресноводной модели, для которой имеется наибольшее количество данных, является попарный обмен Na^+ на NH_4^+ или H^+ и Cl^- на HCO_3^- , при котором Na^+ и Cl^- переносятся против градиента концентрации. Система требует затрат энергии, которая высвобождается $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ -зависимой АТФ-азой (аденозинтрифосфатазой), локализованной во внутриклеточных мембранах.

Своего рода указанием, приведшим Метца с сотрудниками к постулированию модели попарного обмена ионов, является изменение концентрации различных ионов во внешней среде и в крови рыб или перенос радиоактивного натрия и других элементов из тела рыб во внешнюю среду или из среды в тело рыб. Только в последнем случае возможны прямые измерения фактического потока ионов. Метц обнаружил, что добавление NH_4^+ в среду обитания рыбы замедляло скорость экскреции ионов аммиака, как и следовало ожидать, из-за уменьшения градиента диффузии, но скорость поглощения Na^+ при этом также снижалась. В предшествующих работах не было выявлено такого пропорционального изменения концентрации обоих ионов, однако более поздние исследования, в которых изучались ионы аммиака и ионы водорода, показали, что суммарное содержание этих двух ионов было пропорционально переносу Na^+ . Приблизительно сходная корреляция была обнаружена для

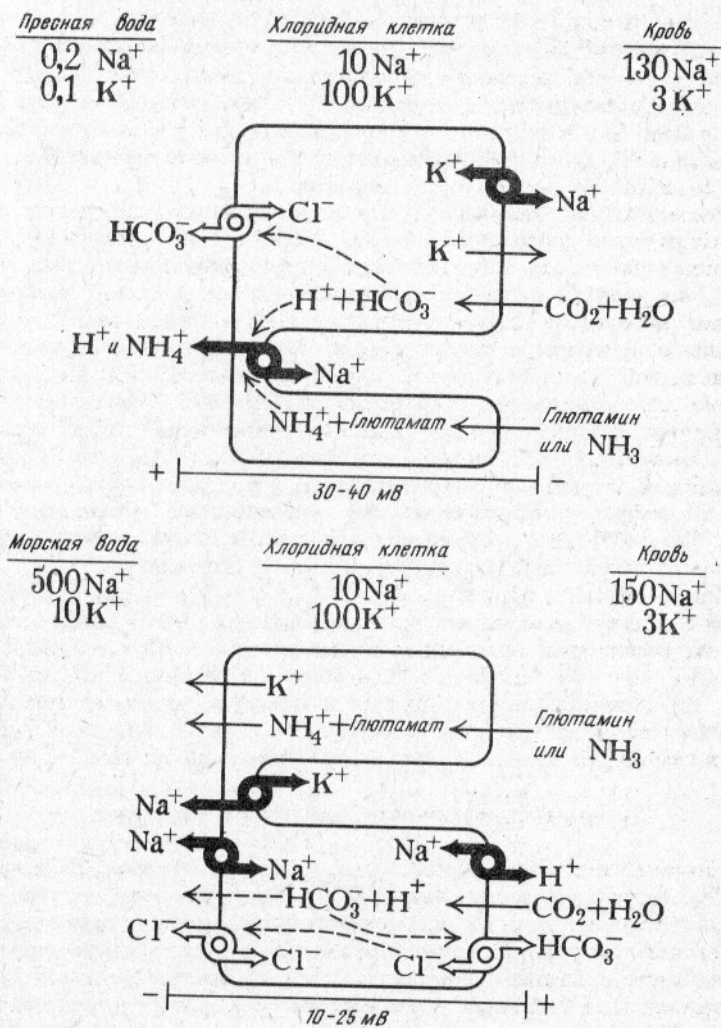


Рис. 4. Гипотетическая модель хлоридных клеток в пресной и морской воде. Механизм ионного обмена показан в виде стрелок, соединенных кружками. Светлые стрелки – это активные транспортные процессы; темные стрелки, по мнению одних авторов – это пассивная диффузия, по мнению других – активный транспорт. Ионная концентрация выражена в микромолях на литр (Maetz, 1971), с дополнениями

Cl^- и HCO_3^- . В опытах на золотых рыбках Метц обнаружил, что перенос Na^+ и Cl^- не был взаимосвязан. Временами эти ионы могли даже перемещаться в противоположных направлениях в течение нескольких дней. Это вполне возможно, если учесть, что Cl^- — необходимый элемент для образования HCl в желудке, в то время как прямой необходимости, например, в Na^+ у рыб в это время нет, но тем не менее результаты опыта были до некоторой степени поразительными.

После того как модель ионного обмена была впервые предложена, было определено содержание аммиака в крови рыб и обнаружено, что оно чрезвычайно мало. В этом не было ничего удивительного, даже если учесть, что аммиак является основным и высокотоксичным экскретиремым продуктом катаболизма белка. Определение концентрации аммиака в кровяном русле непосредственно за хлоридными клетками показало, что кровь доставляла к жабрам недостаточное количество аммиака для компенсации того количества аммиака и ионов аммония, которое было экскретировано. Однако в плазме крови всегда присутствует аминокислота глутамин, а в жабрах был обнаружен фермент глутаминаза, отщепляющий от глутамина NH_2 - (амино)-группу в виде NH_3 . В жабрах присутствует также карбоангидраза, обеспечивающая их H^+ (из HCO_3^-) для превращения NH_3 в NH_4^+ . Таким образом, модель охватывает обмен основных ионов в различных ситуациях.

Модель ионного обмена в хлоридных клетках морских рыб обособлена в меньшей степени, чем для пресноводных рыб. Основное различие между моделями заключается в том, что Na^+ , NH_4^+ , Cl^- и HCO_3^- — двигаются наружу и недоступны для обмена. Метц определил, что Na^+ и Cl^- перемещаются как внутрь, так и наружу и предложил гипотезу обменной диффузии (нижняя часть рис. 4). У угрей (*Anguilla*) также отмечен некоторый перенос K^+ внутрь, возможно, в обмен на Na^+ .

Трансэпителиальный потенциал: модель Киршнера

Электрические явления, связанные с ионным обменом, были описаны Киршнером с сотрудниками в 1974 г. Киршнер обнаружил, что для радужной форели в морской воде разность потенциалов внутри и снаружи рыбы составляет приблизительно +10 мВ (рыба заряжена положительно по отношению к внешней среде) или более. При быстром переносе рыбы из морской воды в пресную потенциал меняется почти столь же быстро до -30 мВ (рыба заряжена отрицательно по отношению к внешней среде). Потенциал изменяется в соответствии с изменением солености воды в любом направлении в считанные минуты (рис. 5). Почти аналогичные изменения происходят в том случае, если пресную воду, где находится рыба, заменить раствором NaCl , имеющим ту же ионную силу, что и морская вода (рис. 6). Киршнер назвал этот электрический градиент трансэпителиальным потенциалом (ТЭП).

ТЭП возникает в результате активного переноса Cl^- через эпителий

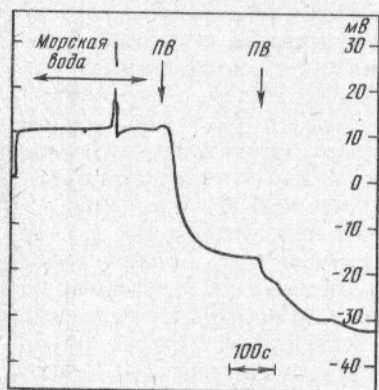


Рис. 5. Влияние на трансэпителиальный потенциал (ТЭП) смены морской воды на пресную, перфузируемую через жабры стальноголового лосося. Первая вертикальная стрелка — морская вода в циркуляционной емкости была заменена водой, содержащей 1 ммоль NaCl (пресная вода — ПВ). Вторая вертикальная стрелка — пресную воду в емкости снова заменили на ту же воду. После третьей смены воды (не показано) ТЭП составил -43 мВ (Greenwald et al., 1974)

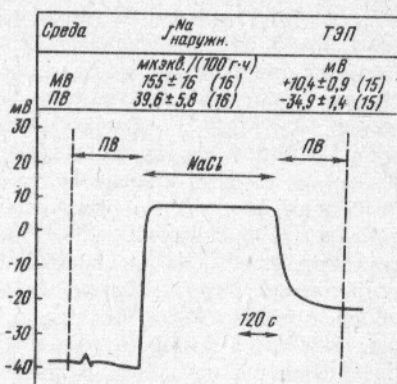


Рис. 6. Влияние NaCl на трансэпителиальный потенциал (ТЭП) жабр стальноголового лосося. ТЭП в пресной воде был равен примерно -40 мВ. Первая стрелка — жабры поместили в раствор, содержащий 500 ммоль NaCl (приблизительно эквивалентен морской воде — МВ), что дало ТЭП 8 мВ. Вторая стрелка — раствор NaCl был заменен пресной водой. Эксперимент показал, что большая часть ТЭП может вызываться исключительно градиентом NaCl между кровью и водой, омывающей жабры (Greenwald et al., 1974)

жабр. Поскольку ионы хлора заряжены так же, как и электроны, при активном переносе (это означает, что на перенос затрачивается энергия и в этом процессе участвует гипотетический молекулярный механизм, называемый ионным насосом) против диффузионного градиента с одной стороны мембраны накапливается электрический заряд и Cl^- . Важной особенностью такой системы является то, что мембрана, через которую переносятся ионы хлора, труднопроницаема для ионов, поэтому они не могут проходить обратно в клетку с той же скоростью, с которой они из нее выходят.

Вся система осуществляет также перенос Na^+ и K^+ , но для этих ионов требуется небольшой активный перенос или он вообще не нужен. Полярность ТЭП такова, что положительные ионы двигаются в том же направлении, что и транспортируемые отрицательные ионы, но без приложения к этому каких-либо дополнительных усилий. По Киришнеру, проницаемость мембраны для положительных ионов резко отличается от таковой для Cl^- . Проницаемости для $Na^+ : K^+ : Cl^-$ соотносятся как 1:10:0,3. Концентрация ионов и образующийся в результате ТЭП согласуются в пределах 5%-ной ошибки.

Две модели ионного переноса согласуются и расходятся по ряду аспектов. В обеих моделях учитывается существование активной транспортной системы (ионного насоса) для Cl^- и принимается обычная степень проницаемости мембран жабр для каждого из одновалентных ионов: Na^+ , K^+ и Cl^- . В обеих моделях признается участие $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ -зависимой АТФ-азы и карбоангидразы. Различия заключаются в следующем. В модели ионного обмена Метца обмен ионов не только совершенно необходим, но и часто осуществляется. В модели ТЭП нет необходимости в обмене ионов или в $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ -насосе, так как электрический градиент обеспечивает перенос всех положительных ионов. Модель ионного обмена предполагает, что мембраны жабр непроницаемы для двухвалентных ионов, особенно Mg^{++} , Ca^{++} и SO_4^{--} , тогда как эксперименты показали, что эти ионы, а также органические молекулы и холин проходят. То, что представляется основным различием между двумя моделями — перестройка осморегуляции у анадромных рыб при смене пресноводной среды на морскую — возможно, таковым не является. В модели ионного обмена требуется несколько дней для завершения процесса переноса, который связан со значительным возрастанием активности РНК-ДНК, так как внутриклеточные структуры ионного переноса разрушаются и перестраиваются затем таким образом, чтобы функционировать в обратном направлении. ТЭП изменяется почти немедленно, но ионные потоки не достигают равновесного состояния в течение нескольких дней.

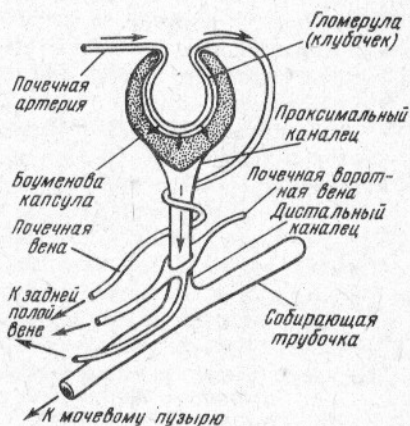
В настоящее время нет возможности окончательно выявить различия между двумя моделями, но представляется, что каждая из них частично объясняет осморегуляторные функции жабр. Необходимы дальнейшие эксперименты для измерения потоков различных веществ при одновременном определении электрических потенциалов. После этого могут быть предложены новые модели, которые объединят данные по ТЭП и ионообмену с учетом межвидовых различий.

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ПОЧЕК У ПРЕСНОВОДНЫХ И МОРСКИХ РЫБ

Основы анатомии и функции почечных канальцев

Общее строение типичного почечного канальца позвоночных представлено на рис. 7. Артериальная кровь поступает в клубочек капилляров (гломерулу), где плазма механически фильтруется через базальную мембрану Боуменовой капсулы в проксимальный каналец. В этом ультрафильтрате содержится все то же, что и в плазме крови, кроме белков. Проксимальный и дистальный каналцы, которые в действительности значительно более сложно устроены и извилисты, чем показано на схеме, реабсорбируют и выделяют в ультрафильтрат вещества, определяющие окончательный состав мочи. Это осуществляется частично путем активной секреции, частично путем диффузии. Сосуд, отходящий от Мальпигиева

Рис. 7. Схема функциональных элементов нефрона (элемент почки) типичной костистой рыбы. Артериальная кровь продавливается через гломерулу, где часть фосфора плазмы фильтруется через стенки капилляров в Боуменову капсулу, а затем в проксимальный каналец. И реабсорбция, и секрция клеток в проксимальном канальце изменяют состав ультрафильтрата и обуславливают окончательный состав мочи, которая поступает в собирающие трубки. Венозная кровь (почечная вена, почечная воротная вена) выносит реабсорбированные вещества, что предотвращает создание слишком высокого градиента концентрации и связанного с этим возрастания осмотических нагрузок, необходимых для продуцирования мочи. Канальцы на схеме значительно укорочены для простоты, а детальная схема ветвлений почечной и почечной воротной вен неизвестна



тельца, вероятно, проходит близ канальца до своего впадения в заднюю полую вену. Почечная воротная вена (от хвостовой вены и, возможно, других) также вносит свой вклад в обеспечение интенсивного протекания через почки большого объема крови при низком давлении. Оба сосуда уносят с кровью продукты канальцевой реабсорбции и уменьшают их диффузию обратно в каналец.

Основная задача этой системы заключается в относительном пропускании или удержании всего более "мелкого", чем белок, что профильтровалось и может попасть в мочу. Как правило, необходимые для организма вещества реабсорбируются в кровь до какого-то определенного уровня, а излишки поступают в мочу. Это проще, чем иметь секреторный механизм для каждого типа молекул, который может случайно попасть в организм рыбы. Дальнейшее преобразование мочи происходит в собирающих трубках и мочевом пузыре. В мочевом пузыре морских рыб соли активно абсорбируются, а вода всасывается осмотически, что, по-видимому, обеспечивает рыб водой с меньшими энергетическими затратами, чем поглощение морской воды через стенки кишечного тракта.

Сравнение крови и мочи пресноводных и морских рыб

Схема функционирования почек костистых рыб представлена на рис. 8. Рассмотрим общее содержание различных частиц в растворе (осмолярность) и объем жидкости, проходящей через почки. У морских костистых рыб кровь несколько более концентрированная, чем у пресноводных, и отфильтровывается небольшое количество плазмы (хотя количество жидкости при современных методах определения может быть занижено). Моча морских рыб также несколько более концентри-

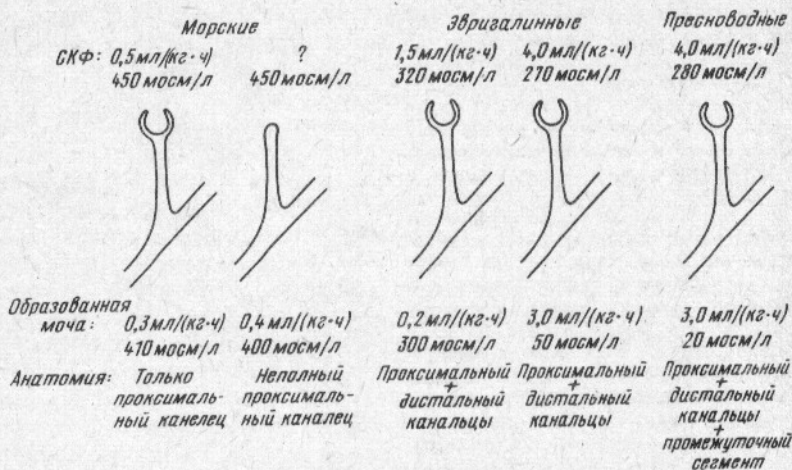


Рис. 8. Схематическое изображение подводимой к почкам и отводимой от почек жидкости у костистых рыб в морской и пресной воде. Эвригаллинные рыбы (включая анадромных) не поддерживают такой высокий градиент между кровью и внешней средой, как пресноводные или только морские рыбы. Хотя все канальцы представлены схематически одинаково, приведенные ниже пояснения отражают существующие различия в гистологическом строении каждого канальца. СКФ — скорость гломерулярной фильтрации (Nickman and Trump, 1969, с упрощениями)

рованная, хотя она все же более разбавленная, чем кровь. Причина образования небольшого количества мочи у морских костистых рыб, по крайней мере, частично объясняется необходимостью удержания воды, т. е. почки осуществляют осморегуляцию. Чем активнее почки в морской воде, тем больше выводится воды, которая должна быть замещена водой из других источников. У пресноводных рыб все наоборот. В то время как кровь этих рыб несколько более разбавленная, чем кровь морских рыб, отфильтровывается ее примерно в 10 раз больше и моча состоит в основном из воды; функция почек в данном случае заключается в удержании солей и удалении воды.

Таким образом, нет ни одной морской рыбы, которая могла бы постоянно производить мочу, более концентрированную, чем плазма крови, и нет ни одной пресноводной рыбы, которая могла бы производить совершенно обессоленную мочу. Морские рыбы погибают от потерь воды, если они лишены возможности ее заглатывать. Если поместить пресноводную рыбу в дистиллированную воду и часто ее заменять, то ее кровь постепенно будет становиться все более разбавленной, пока рыба не погибнет из-за непрерывной потери солей через жабры. Одним из главных достижений эволюции наземных позвоночных было развитие почек, достаточно хорошо сохраняющих воду, что обеспечивало достаточно независимость от постоянного пополнения воды. Некоторые

рыбы также способны длительное время обходиться без воды, например сомы-бродяги, окуни-ползуны и африканские двоякодышщие рыбы.

Эвригалинные рыбы, включая анадромных лососей, по устройству почек занимают промежуточное положение между типично пресноводными и типично морскими рыбами. Состав их крови подобен описанному выше, хотя в морской воде кровь, вероятно, несколько более разбавленная, а моча не столь концентрированная, как у морских рыб. В почках эвригалинных рыб между кровью и мочой поддерживается меньший градиент концентрации, чем у типично морских и типично пресноводных рыб. Более высокие скорости выведения солей воды в мочу обуславливают вовлечение в активный перенос больших количеств веществ, однако наличие более низких градиентов между телом рыб и внешней средой может также означать, что на их поддержание расходуется меньше энергии, и поэтому с точки зрения биоэнергетики конечные результаты могут не столь явно различаться при осморегуляции типично морских и типично пресноводных рыб.

Канальцы гломерулярных и агломерулярных почек

Поскольку гломерулярная ультрафильтрация у морских костистых рыб чревата опасностью потери воды, не удивительно, что почки могут эволюционировать до потери гломерул. В агломерулярных почках ультрафильтрация отсутствует и все процессы, связанные с образованием мочи, происходят в канальцах. Многие группы морских рыб, включая игл и коньков, рыб-мичманов, морских удильщиков и, по крайней мере, некоторых представителей керчаковых, иглобрюхих и присосковых рыб, а также морских лисичек, ежей-рыб, жаб-рыб, имеют агломерулярные почки. Ранее предполагалось, что агломерулярные почки не позволят рыбам выживать в пресной воде. Однако в настоящее время известно два вида рыб, оба принадлежащие к семейству морских игл, которые составляют исключение. Подробных сведений о том, как это им удается, весьма мало, так как опубликованные по этому вопросу работы посвящены главным образом гистологической структуре почечных канальцев. Известно также несколько примеров устройства почек, в которых наряду с гломерулярными, присутствуют агломерулярные канальцы.

Функциональные характеристики агломерулярных почек морских рыб показаны на рис. 8. Они почти не отличаются от гломерулярных почек морских рыб, за исключением того, что в агломерулярных почках отсутствует гломерулярная фильтрация, и обычно нет дистальной трубочки. По одной из гипотез верхняя часть проксимального канальца может секретировать гипертонический раствор, с тем чтобы вода и другие вещества диффундировали в каналец. Функционирование агломерулярных почек, особенно у пресноводных рыб, остается предметом изучения.

В полном виде почечный каналец состоит из гломерулы, шейки, проксимального сегмента, имеющего до трех подразделов, и собиратель-

ного протока, каждый из которых может транспортировать растворенные вещества. Промежуточный сегмент имеется только у пресноводных рыб, а также у наземных позвоночных, которым, как считается, он позволяет удерживать воду и образовывать мочу, гиперосмотичную крови. У морских костистых рыб отсутствует дистальная трубочка, а у агломерулярных морских костистых рыб — гломерулы, а также шейка и верхний отдел проксимального канальца. В гломерулярных почках пресноводных костистых рыб фактически все части канальцев реабсорбируют растворенные вещества (ионы), глюкозу и др., но дистальная трубочка находится там, где моча становится менее концентрированной за счет абсорбции солей без воды. Проксимальный каналец секретирует в мочу только креатин и некоторые органические кислоты. В морской воде важной функцией проксимального канальца является экскреция Mg^{++} и других двухвалентных ионов. У эвригалинных и анадромных рыб направление переноса двухвалентных ионов и воды меняется при перемещении рыб из пресной воды в морскую и обратно. Более подробная информация по этому вопросу содержится в статье Хикмана и Трампа (Hickman and Trump, 1969).

Функция мочевого пузыря

У большинства костистых рыб имеется расширение в мочеточниках, используемое для накапливания мочи, т. е. в качестве мочевого пузыря. У сомообразных рыб сем. Ictaluridae пузырь представляет собой карман с одной стороны мочеточника, в то время как у лососевых рыб он является лишь расширением мочеточника. Независимо от анатомических различий эмбрионального происхождения и точного названия этих уrogenетальных протоков и карманов в настоящей книге любая структура, в которой накапливается моча, называется мочевым пузырем.

Мочевой пузырь, по-видимому, служит одновременно осморегуляторным и накапливающим органом. Между внутренней и наружной стенками пузыря существует трансэпителиальный потенциал (ТЭП). Последние исследования мочевого пузыря морских рыб показали, что NaCl абсорбируется в нем путем активного переноса, а вода следует за солью. Удержание этой воды и выведение солей через жабры с энергетической точки зрения считается более эффективным, чем извлечение того же количества воды и солей из кишечного тракта.

В ходе поведенческих исследований автор обнаружила, что моча неполовозрелых (20–30 см) лососевых рыб в морской воде имеет острый масляный запах. До этого автора интересовало, зачем рыбам вообще необходимо накапливать мочу. В связи с этим возникла мысль, что хищник легко может обнаружить такой резкий запах и выследить жертву, если моча будет выделяться постоянно. У автора не было удобного случая проверить, может ли хищник идти по следу мочи, а также образуется ли у рыб запаховый след.

Диурез: причины и последствия

Диурез — это избыточное мочеобразование. У человека диурез вызывается кофеином и алкоголем в результате изменения секреции гормонов, регулирующих реабсорбцию воды в собирательных канальцах. У рыб такой механизм пока не обнаружен, однако у них, несомненно, периодически проявляется диурез, причем у некоторых видов он бывает выражен более заметно, чем у других. В лаборатории, где работает автор, взрослые особи кижуча в пресной воде продуцируют повышенные количества мочи в течение 2—3 ч после анестезии и установки катетеров в спинную аорту и мочеточники. Этот период соответствует периоду повышенной интенсивности дыхания, пока не компенсируется кислородная задолженность, возникшая во время хирургического вмешательства. Хомер Смит обнаружил диурез у европейского удильщика (*Lophius piscatorius*). При поимке и травмировании (даже если это потеря всего нескольких чешуек) количество продуцируемой мочи у этой морской рыбы возрастает до такой степени, что она погибает в течение одних суток. При этом

Т а б л и ц а 2. Количество и химический состав мочи радужной форели, содержащейся в течение 30 мин в условиях гипоксии при 12° С (Hull, 1969)

Вещества	Контроль (4 ч)	Стресс после гипоксии		
		1 ч	4 ч	20 ч
Мочеотделение, мл/(кг · сут)	91,9 (19) ± 24,7*	129,9 (17) ± 13,6	75,8 (17) ± 24,3	89,5 (15) ± 18,1
pH	7,08 (13) ± 0,24	6,82 (10) ± 0,19	6,55 (10) ± 0,21	7,14 (8) ± 0,16
Общая CO ₂ , об. %	9,3 (13) ± 4,6	12,6 (10) ± 5,6	5,4 (10) ± 1,6	13,1 (8) ± 4,0
Молочная кислота, мг/100 мл	0,8 (10) ± 0,9	19,4 (7) ± 13,6	44,4 (8) ± 52,2	— ±
Na, мг/л	223,4 (18) ± 109,3	593,1 (15) ± 138,8	346,4 (16) ± 306,6	208,7 (15) ± 103,5
K, мг/л	67,3 (18) ± 17,4	137,9 (15) ± 34,5	94,2 (16) ± 22,8	64,3 (15) ± 17,6
Ca, мг/л	44,6 (18) ± 16,4	38,9 (15) ± 13,6	53,2 (16) ± 10,4	55,2 (15) ± 16,6
Mg, мг/л	59,8 (18) ± 25,5	77,6 (15) ± 22,8	75,4 (16) ± 22,2	43,4 (15) ± 19,2
Cl, мэкв./л	9,0 (18) ± 5,2	25,3 (13) ± 17,2	15,7 (13) ± 10,7	8,5 (15) ± 3,5
PO ₄ , мм/л	11,1 (18) ± 11,7	21,3 (16) ± 9,5	26,2 (17) ± 19,7	5,0 (15) ± 5,7

Примечание. * Стандартное отклонение. В скобках указано число исследованных рыб. Содержание некоторых ионов выражено в миллиграммах на литр (мг/л), хотя чаще единицей измерения является миллиэквивалент на литр (мэкв./л).

Т а б л и ц а 3. Влияние кратковременной и длительной гипоксии (3,0 или 4,5 мг O₂/л) на гематокрит и скорость образования мочи (СОМ) у радужной форели (Swift and Lloyd, 1974)

Номер опыта	Длительность гипоксии, ч	Температура, °С	Средняя величина СОМ, мл/(кг·ч)			Число рыб	Гематокрит, %	
			до начала опыта	опыт	после опыта		контроль	опыт
Кратковременная гипоксия								
1	3	13	2,1±0,8	4,7±1,4	—	8	32 (8)	46 (8)
2	4	12	2,6±0,9	6,0±1,9	—	9	—	—
3	4	13	2,9±0,7	5,1±1,2	—	5	40 (8)	54 (10)
4	4	16	3,3±0,6	5,5±0,9	—	8	—	—
5	5	13,5	2,6±0,9	4,5±0,9	1,9±0,3*	8	39 (19)	49 (20)
					2,6±0,5			
Длительная гипоксия								
6	24	17	2,6±0,5	5,3±0,8**	3,3±1,3	6	—	—
					3,3±1,3			
7	24	17	2,7±1,1	6,2±2,0**	3,2±1,2	7	—	—
8	24	17	—	—	—	—	33 (8)	40 (6)
9	24	18	—	—	—	—	33 (4)	39 (7)

* Непосредственно после стресса (до 10 ч).

** Скорость в начале опыта.

Примечание. В скобках указано число рыб, использованных для определения гематокрита.

увеличивается не только объем образующейся мочи, но и ее оводнение, что приводит к значительному обезвоживанию организма. Диурез в пресной воде (как у взрослого кижуча) выражен не столь явно, так как образование мочи и до этого происходит высокими темпами, но отрицательным фактором является повышенная потеря солей. Хомер Смит назвал этот феномен лабораторным диурезом из-за непрерывных трудностей, возникавших в процессе его лабораторных экспериментов с удильщиком. Термин "лабораторный диурез" в настоящее время упоминается нечасто, поскольку с удильщиком теперь почти не работают, а ни один другой вид рыб, по-видимому, не обладает такой острой диуретической реакцией на стресс.

Случай более легкой формы диуреза у радужной форели проиллюстрирован в табл. 2 и 3. Диурез вызывался 30-минутной гипоксией, в течение и после которой дыхательный обмен рыб увеличивался до предела путем поглощения больших количеств воды. При этом объем выводимой мочи, содержание в ней солей и общая потеря солей из организма возрастали (объем мочи, умноженный на содержание солей). Однако такие потери не обязательно являются летальными, как у удильщика. У тихоокеанских лососей возникающий после 30-минутной анестезии и хирургического вмешательства диурез продолжается в течение приблизительно 2 ч.

Изменения функционирования почек у анадромных и эвригалинных рыб

Анадромные и эвригалинные рыбы гипоосмотичны по отношению к морской воде и гиперосмотичны к пресной. Общий характер процесса осморегуляции изменяется от экскреции воды и сохранения солей в организме в пресной воде до экскреции солей и задержания воды в теле в морской. В условиях эстуариев, где концентрация солей в воде примерно такая же, как и в плазме крови рыб, активность всех осморегуляторных органов снижается и образование мочи может прерываться. Предполагалось, что для мигрирующих лососей необходим или, по крайней мере, желателен переходный период пребывания в эстуарных водах, однако перенос покатной молоди кижуча непосредственно в морскую воду не имел видимых отрицательных последствий. Радужная форель может адаптироваться к морской воде только постепенно в течение нескольких дней.

В отличие от жаберной осморегуляции изменения в работе почек при переходе из пресной воды в морскую носят в основном количественный характер. Основные изменения в функционировании почек взрослых особей кижуча при попадании их в пресную воду показаны в табл. 4. Продукция мочи у рыб при этом резко увеличивается (у данного вида рыб в 60 раз, но чаще в 8–10 раз), что является результатом повышенной скорости гломерулярной фильтрации (СГФ) и пониженной реаб-

Т а б л и ц а 4. Сравнение функционирования почек у одной особи кижуча в морской и пресной воде (Miles, 1971)

Параметр	Соленая вода			Пресная вода		
	<i>M</i>	$\pm m$	<i>n</i>	<i>M</i>	$\pm m$	<i>n</i>
Скорость, мл/ (кг · ч)						
тока мочи	0,487	0,216	13	1,81	1,14	37
гломерулярной фильтрации	1,05	0,443	9	2,57	1,05	25
Концентрация ионов в моче, мэкв./л						
натрий	23,6	7,55	13	16,5	7,37	25
калий	1,62	0,115	13	1,47	0,517	25
кальций	5,71	0,911	13	3,96	3,12	25
магний	208	19,1	13	70,5	97,6	25
хлор	177	11,4	13	37,8	55,5	36
Концентрация ионов в плазме крови, мэкв./л						
натрий	181	2,81	11	154	4,62	34
калий	2,70	0,155	11	2,36	0,375	34
кальций	1,53	0,281	11	1,53	0,273	34
магний	1,27	0,179	11	0,944	0,144	34
хлор	155	1,95	11	134	5,06	34
Скорость экскреции, мэкв./ (кг · ч)						
натрий	11,0	4,34	13	22,1	20,3	25
калий	0,791	0,370	13	1,75	1,16	25
кальций	2,72	1,07	13	3,10	0,967	25
магний	100	39,4	13	35,9	50,9	25
хлор	85,6	35,3	13	33,8	29,8	36
Ионная нагрузка фильтрата, мэкв./ (кг · ч)						
натрий	162	70,4	9	336	132	25
калий	2,54	1,09	9	5,24	1,71	25
кальций	0,466	0,191	9	1,16	0,448	25
магний	0,944	0,286	9	1,72	0,787	25
хлор	158	68,2	9	330	130	25

сорбции воды. Необходимо отметить, что хотя концентрация всех ионов в моче уменьшается, скорость выведения некоторых из них в пресной воде в действительности была выше, чем в морской воде, из-за резкого увеличения количества образующейся мочи. Важнейшей функцией мочевыделения в морской воде является экскреция Mg^{++} . Относительно высокое содержание ионов Mg^{++} в моче быстро уменьшается при попадании рыб в пресную воду главным образом из-за низкой концентрации Mg^{++} в воде большинства пресноводных систем, однако незначительная экскреция этих ионов продолжается и в период пребывания лососей в пресной воде. Концентрация Mg^{++} в моче, приведенная в табл. 4, для лосося в пресной воде еще значительно превышает типичную для пресноводных рыб. Можно предположить, что почки лососевых рыб в морс-

кой воде отчасти функционально агломерулярные. Как видно из табл. 4, лососи в морской воде определенно осуществляют гломерулярную фильтрацию, хотя на основании этих данных невозможно судить о том, является ли это результатом деятельности нескольких работающих гломерул и многих нефилтрующих гломерул или это результат уменьшенной СГФ всех гломерул.

Для покатной молодежи лососевых рыб таких подробных данных нет, но, по-видимому, происходящие у них изменения противоположны тем, которые наблюдаются у взрослых особей. При переходе в морскую воду СГФ и скорость тока мочи покатников уменьшаются, а содержание Mg^{++} в моче возрастает. Аналогичная картина наблюдается у пресноводных угрей, хотя действительные показатели скоростей и концентраций могут несколько различаться. Некоторые другие рыбы совершают аналогичные миграции и иногда по нескольку раз в год. К ним относятся лосось Кларка, трехглая колюшка, стальноголовый лосось и небольшая японская лососевая рыба — аю. О функционировании почек у этих рыб известно мало.

Некоторые эвригалинные виды рыб, которые заходят в соленые ручьи или обитают в высыхающих водоемах, подвергаются еще большим колебаниям солености внешней среды, чем анадромные рыбы, при этом в работе их почек (и жабр) происходят соответствующие коренные изменения. Фундулюс (*Fundulus kansae*) живет в соленых ручьях при температуре до 40°С, но встречается и в пресных водах. При попадании в воду с гипертонической соленостью СГФ у фундулюсов снижается примерно с 600 до 40 мл/(кг · день), выделение мочи возрастает до тех пор, пока несколько не превысит осмолярности сыворотки крови. Такая способность редко встречается среди рыб и обнаружена главным образом у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Однако моча рыб гипосмотична внешней среде, и поэтому накопления воды в организме через почки не происходит, но потери ее снижаются.

ОСМОРЕГУЛЯТОРНАЯ ФУНКЦИЯ КИШЕЧНИКА

Морская вода, которую рыбы пьют, является основным источником восполнения потерь воды путем диффузии через жабры и почки. Возможные потери через кожу, если они имеются, трудно оценить. Некоторые пресноводные рыбы, по-видимому, также заглатывают воду, но в таких малых количествах, которые в целом ничтожны по сравнению с диффузионным притоком через жабры и у некоторых видов (например, угрей) через кожу. Кроме этого, считается, что маркеры (радиоизотопы и такие крупные инертные органические молекулы, как полиэтиленгликоль) не проникают через жаберные мембраны, но какая-то проницаемость все же существует, и это дает неверное представление о заглатывании рыбами пресной воды. Некоторое количество воды может также попасть в организм рыб с пищей. Ниже рассмотрено только заглатывание рыбами морской воды.

Локализация осморегуляции в кишечнике

Поскольку морская вода поступает через один конец кишечного тракта, а через другой конец выходит довольно концентрированный раствор двухвалентных ионов, возникает вопрос: где может происходить изменение состава воды, не связанное с процессами пищеварения. Морская вода имеет щелочную реакцию (рН 8–8,5), в то время как в желудке активной лососевой рыбы среда кислая (рН около 3) и ферментативная активность пепсина прекращается при рН выше 4,5. Что касается желудка, то процессы пищеварения и осморегуляции в нем явно несовместимы. Некоторая возможность чередования пищеварения и осморегуляции в желудке существует, однако наблюдения автора за неполовозрелыми лососями в море, когда амфипод было достаточно, показали, что желудки рыб никогда не пустовали. Более вероятно, по-видимому, что близкое расположение отверстий пищевода и кишечника в желудке лососевых рыб позволяет воде проходить через желудок, почти не вступая в контакт с пищей, которая переваривается в мешкообразном заднем отделе желудка. Следовательно, осморегуляция в пищеварительном тракте осуществляется за желудком где-то в кишечнике. Угри в этом отношении отличаются от лососей. Длинный пищевод этих рыб пронизан для одновалентных ионов, но не для воды. Этим объясняется явное разбавление заглоченной морской воды, отмеченное у некоторых видов морских рыб.

Работая в различных частях залива Пьюджет Саунд, автор наблюдала за несколькими особями кижуча и чавычи, которые явно прекратили питаться, находясь еще в гиперосмотической соленой воде. Их желудки были пусты, и объем желудков сократился приблизительно до трети нормального, а диаметр передней части кишечника составлял всего 5 мм. Задняя часть кишечника выглядела нормально — имела диаметр около 20 мм и обильное кровоснабжение. Переход между атрофированным и нормальным отделами резкий — на участке длиной несколько миллиметров трехкратное уменьшение диаметра. Сходная картина наблюдалась у взрослого стальноголового лосося в эстуарии. Поскольку эта рыба не питается, но вынуждена осуществлять осморегуляцию морского типа, можно предполагать, что деятельность задней трети кишечника является осморегуляторной.

Потребление воды рыбами

Большое количество исследований, посвященных осморегуляторной роли потребления воды, проведено в Японии на угрях. Нормальная скорость потребления воды у этих рыб 20–40 мкл/(100 г · ч) в пресной воде и свыше 10 мл/(100 г · ч) в морской воде. При потере около 30% объема крови угри в пресной воде потребляют воду со скоростью 0,5–1 мл/(100 г · ч) в течение 15 ч, а спустя 40 ч восстанавливается нормальная

скорость потребления. Внутривенное введение 0,9%-ного раствора NaCl (приблизительно изотоничного крови) приостанавливает потребление угрями пресной воды всего на несколько минут. Вместе с тем, внутривенное введение большого количества 2%-ного раствора NaCl (гипертоничного крови) угрям в морской воде прекращает потребление воды на несколько часов. Угри, помещенные в гипертонические растворы сахарозы или манитола, теряют 12% массы своего тела за 12–16 ч и погибают от обезвоживания, но пьют в 20 раз меньше, чем в морской воде. Из этих наблюдений был сделан вывод, что потребление воды контролируется наличием Cl^- . На угрях было также показано, что переполнение желудка раствором манитола снижает скорость, но не прекращает полностью потребление морской воды.

У адаптированной к морской воде радужной форели потребление воды пропорционально внешней солености. Скорость потребления воды в разбавленной на две трети, наполовину и в неразбавленной морской воде составляет соответственно 47, 95 и 129 мл на 1 кг массы тела в день. С использованием в качестве маркера полиэтиленгликоля было показано, что пресноводная радужная форель не пьет воду, но потребление воды можно стимулировать добавлением во внешнюю среду сахарозы (1 г/л). В такой разбавленной среде потребление воды сопровождается приростом массы тела, равным в среднем 9% первоначальной массы. В разбавленной на две трети морской воде, которая почти изотонична плазме крови форели, наблюдается слабая диффузия воды через жабры. Таким образом, потребление воды определяется необходимостью компенсации ее потерь с мочой.

Поглощение ионов и его регуляция кишечником, образование ректальной жидкости

У радужной форели, адаптированной к повышенной солености, осмолярность кишечной жидкости остается постоянной, но состав ионов и объем жидкости значительно изменяются (табл. 5).

Na^+ и K^+ почти исчезают из кишечной жидкости, вероятно, благодаря повышенному переносу в кровь. Концентрация Mg^{++} и SO_4^{--} оказывается почти вдвое выше, чем в морской воде, по-видимому, из-за того, что стенки кишечника становятся почти непроницаемыми для этих ионов, а одновалентные ионы активно переносятся из кишечника в кровь. Обнаруженное увеличение концентрации двухвалентных ионов частично происходит за счет абсорбции воды в кишечнике и уменьшения объема воды, содержащей двухвалентные ионы. Постоянно высокая концентрация Cl^- в кишечной жидкости рассматривается как нормальная и была отмечена также у угрей. В одном эксперименте в кишечнике было абсорбировано 60–80% воды, а неусвоенные двухвалентные ионы сконцентрировались в оставшихся 20–40% воды. Скорости потребления воды, связанные с этими изменениями, были описаны выше.

Т а б л и ц а 5. Состав кишечной (ректальной) жидкости, собранной с помощью катетера у радужной форели (*Salmo gairdneri*) в пресной (ПВ) и морской (МВ) воде разного разведения (Shehadeh and Gordon, 1969)

Среда.	Состав кишечной жидкости, ммоль/л						Осмолярность, мОсм/л	pH
	Na ⁺	K ⁺	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	SO ₄ ⁻⁻	Cl ⁻		
ПВ*	170±3 (4)**	4,0±0,3 (4)	2,1±0,1 (4)	0	0	70±5 (4)	300±3 (4)	8,5±1,0 (4)
1/3 МВ	140±6 (11)	4,0±0,4 (11)	3,0±0,3 (11)	50±4 (11)	30±4 (8)	80±5 (9)	310±6 (10)	8,4±0,1 (6)
1/2 МВ	80±7 (13)	3,6±0,2 (13)	3,0±0,2 (11)	90±5 (11)	60±6 (11)	70±3 (13)	320±6 (13)	8,4±0,1 (7)
МВ	20±3 (4)	1,0±0,1 (4)	2,2±0,1 (4)	120±2 (6)	110±1 (6)	50±2 (4)	300±9 (4)	8,1±0,1 (4)

Состав внешней среды, ммоль/л

1/3 МВ	146	3	3	17	10	170	330	7,8
1/2 МВ	220	5	5	25	15	267	480	7,8
МВ	450	10	9	50	30	530	960	8,1

* В среду добавлена сахароза (1 г/л).

** В скобках указано число проб.

Состав кишечной жидкости в различных участках пищеварительного тракта представлен на рис. 9. Где именно происходит ионная регуляция, из этих данных неясно. Хотя в заднем и конечном отделах кишечника явно происходят основные изменения кишечной жидкости, если сравнивать с изменениями в переднем отделе, однако также ясно, что жидкость в переднем кишечнике уже значительно отличается по составу от морской воды. Было высказано предположение, что между усвоенной морской водой и плазмой крови довольно быстро достигается равновесие, а затем в изоосмотических условиях происходит активный перенос ионов. Это противоречит данным о поглощении гипертонических жидкостей из кишечника угрей (Skadhauge, 1969). Более поздняя гипотеза предполагает активную секрецию солей (в основном Cl^-) в межклеточное пространство. После этого вода из полости кишечника по осмотическому градиенту поступает в эти межклеточные каналы, а затем в заполненные жидкостью полости тела, находящиеся у базальных окончаний межклеточных каналов.

Измерив скорость усвоения разных ионов и сравнив ее со скоростью экскреции для составления ионного баланса, Хикман (Hickman, 1968 в) обнаружил некоторые расхождения. Одно из самых больших расхождений

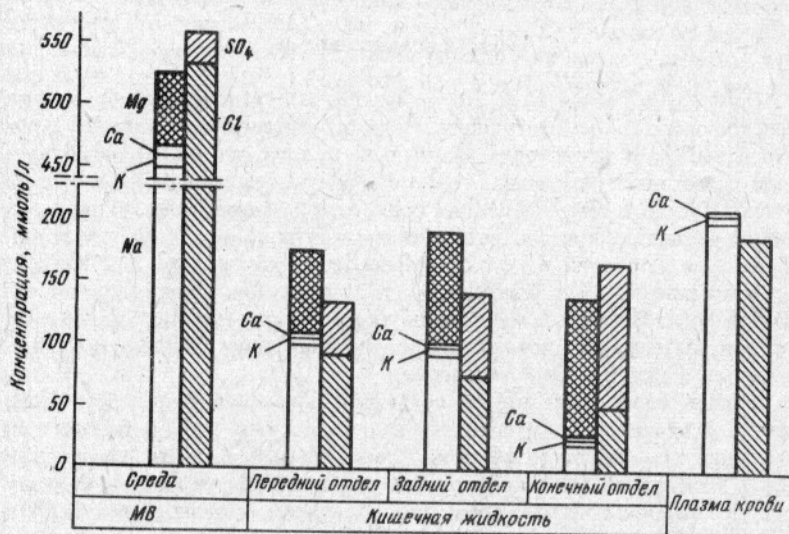


Рис. 9. Осморегуляторная роль кишечника у радужной форели — показаны изменения ионного состава заглоченной морской воды (МВ) по мере того как она проходит по кишечнику. Большая часть Na^+ и Cl^- абсорбируется в кровь, а Mg^{2+} и SO_4^{2-} накапливаются в кишечнике, вероятно, в результате абсорбции воды (Shehadah and Gordon, 1967)

касается Ca^{++} . У радужной форели в описанных выше опытах большая часть выделенных ионов кальция была обнаружена в виде осадка CaCO_3 в слизистой обкладке фекалий. Таким путем, вероятно, экскретируется около двух третей Ca^{++} , содержащегося в усвоенной морской воде. Осадок Ca^{++} содержится также в моче кижуча; высокая концентрация Ca^{++} обнаружена в слизи, выделяемой миксиной. Хотя общепризнано, что кальций играет важную роль в осмотической целостности мембран и электропроводности мембран нервов и мышц, упомянутые выше детали пока еще не могут быть связаны с выполняемыми кальцием функциями.

ИНТЕГРАЦИЯ ОСМОРЕГУЛЯЦИИ

Осморегуляторная система не является единой системой органов, как, например, нервная система. Она скорее представляет собой случайный комплекс различных полупроницаемых преград между рыбой и окружающей ее средой. Эти участки по необходимости действуют согласованно, как правило, под гормональным управлением. В большинстве исследований осморегуляторная система целиком не рассматривается. Ниже приведены некоторые примеры относительно немногочисленных работ такого рода.

Модели потоков воды

Одним из показателей, которым обычно пренебрегают во многих исследованиях по осморегуляции, является изменение содержания воды в теле рыб. Это происходит частично из-за того, что вода присутствует везде и настолько подвижна, что отличить одну ее часть от другой очень трудно. Вместе с тем содержание воды в рыбе можно оценить по изменению массы тела при соответствующем контроле, принимая, что происходящие за короткий отрезок времени изменения массы тела связаны преимущественно с его оводнением, т. е. изменения ионного состава не существенны. Можно также в конце эксперимента сравнить сырую и сухую массы тела рыб, хотя такие определения явно сводятся к одноразовым для каждой конкретной особи.

Модель изменения потока воды при попадании покатной молоди кижуча в морскую воду показана на рис. 10. Эта модель основана на изменении концентрации ионов и массы тела рыб. В пресной воде количество выведенной мочи приблизительно равно диффузионному притоку воды в основном через жабры, но, возможно, частично через кожу и кишечник. При переходе покатников в морскую воду приток воды через жабры и другие внешние поверхности уменьшается. Почки неспособны обратить свой водный поток путем образования гипертонической мочи, и в лучшем случае они могут лишь сократить до минимума потери воды организмом. В результате происходит потеря воды в течение, по крайней мере, 18 ч пребывания в морской воде. В первую очередь теряет-

сы вода крови, но кровь быстро достигает равновесия с тканевыми жидкостями, так что изменения концентрации ионов в крови минимальны. Продолжающееся обезвоживание приводит к тому, что рыбы начинают пить морскую воду (из рис. 10 следует, что между попаданием рыбы в морскую воду и началом потребления воды проходит какое-то время, на самом деле, как показали эксперименты на угрях, рыбы начинают пить воду сразу). Потребление морской воды компенсирует потери тканевых жидкостей, хотя происходит, по-видимому, некоторая задержка экскреции Mg^{++} кишечником, которая проявляется в виде временного увеличения содержания Mg^{++} в плазме крови. Новое окончательное равновесие — это баланс между притоком воды в организм через кишечник и ее оттоком через жабры и почки.

Основным методом изучения осморегуляции является удаление одного или большего числа регуляторных органов, особенно гипофиза. Гипофизэктомия обычно применяется при работе с фундулюсами (*Fundulus*), угрями сем. *Anguillidae* и иногда с лососевыми рыбами. Удаление гипофиза исключает секрецию многих гормонов, однако только немногие из них, вероятно, имеют решающее значение в кратковременных экспериментах. Одним из таких важных гипофизарных гормонов в осморегуляции является пролактин. Методика экспериментов при гипофизэктомии заключается в определении того, какие функции угнетаются или даже полностью пропадают после удаления гипофиза, а затем в попытке восстановить эти функции инъекциями экстрактов гипофиза или даже очищенных гормонов (обычно гормонов млекопитающих). С помощью таких экспериментов было показано, что пролактин необходим для нормальной осморегуляции в пресной воде, а кортизол [гормон из головной почки, находящийся под контролем АКТГ (адренокортикотропного гормона) из гипофиза] участвует в водно-солевой регуляции и в пресной, и в морской воде.

Кумжа — один из немногих видов лососевых рыб, у которых проводилась гипофизэктомия (Oduleye, 1975 a, b). Гипофизэктомия у кумжи в морской воде вызывала 25 — 30% -ное уменьшение нормального

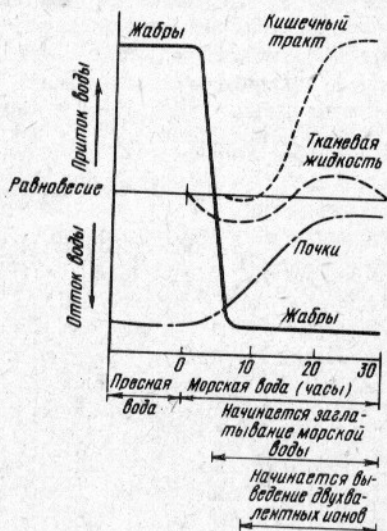


Рис. 10. Кривые динамики воды плазмы крови во время захода покнатников кижуча в морскую воду (Miles and Smith, 1968)

водного потока (скорости водообмена), который восстанавливается до нормы в результате инъекций пролактина. Механизм этого явления не был выявлен, но естественным объяснением представляется то, что гипофизэктомия привела к снижению проницаемости жабр для воды. Угри и золотые рыбки, подвергшиеся гипофизэктомии в морской воде, также пили меньше воды, а выделение мочи у них снижалось. Является ли это результатом действия пролактина на почки или регуляция работы почек осуществляется независимо, а наблюдаемый эффект — лишь их реакция на уменьшение потока воды через жабры, не установлено. Специальная регуляция работы почек, осуществляемая каудальной нейро-секреторной системой (урофизом), также возможна.

Кортизол, по-видимому, обладает более широким спектром осморегуляторного воздействия, чем пролактин. Причем это воздействие связано больше с ионной регуляцией, особенно в морской воде, чем с водной регуляцией в пресной воде. В большинстве случаев пролактин и кортизол производят одинаковое или сходное действие. Кальций является антагонистом обоих гормонов, в воде он каким-то образом уменьшает проницаемость клеточных мембран и повышает гидрофобность межклеточных связей, которые, как полагают, являются участком, где происходят осмотическая ультрафильтрация и диффузия. У кумжи в пресной воде величина потока воды, скорость ее потребления и выделения мочи заметно снижались, если рыб переносили из водопроводной воды (0,3 ммоль Ca^{++}) в водопроводную воду с добавлением кальция (10 ммоль/л). В экспериментах, проведенных во Флориде с некоторыми океаническими рыбами, которые в норме погибают в разбавленной более чем на 10% морской воде, рыбы выживали в морской воде; разбавленной почти на 90%, если в аквариумы добавляли раздробленный известняк (CaCO_3), предположительно благодаря тому, что кальций снижает потерю ионов, проницаемость мембран и поступление воды. В общей системе регулирования проницаемости мембран для воды кальций, вероятно, является антагонистом и кортизола, и пролактина.

Ионный бюджет камбалы

Одно из наиболее полных исследований по осморегуляции было проведено на южной камбале (*Paralichthys lethostigma*), обитающей у Атлантического побережья США. Этот вид совершает сезонные миграции, отходя от побережья зимой и возвращаясь к нему летом. Иногда особи этого вида заходят в пресную воду. Схема функционирования почек камбалы на протяжении годового цикла показана на рис. 11. Количества и пути проникновения основных ионов, поступающих в желудок с морской водой, представлены в табл. 6.

Различия между одновалентными и двухвалентными ионами ясно выражены. Одновалентные ионы абсорбируются в кишечнике и выводятся преимущественно жабрами, в то время как двухвалентные ионы

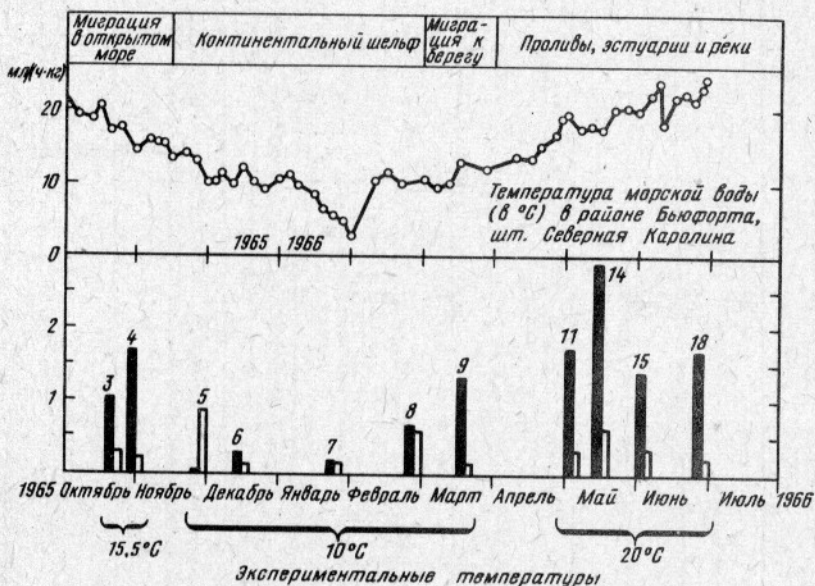


Рис. 11. Средние скорости гломерулярной фильтрации (темные столбики) и мочеотделение (белые столбики) 11 особей, полученные в разное время года. Верхний график показывает температуру морской воды в отгороженных участках, где содержалась камбала. Температуры, при которых проводились исследования, представлены в нижней части рисунка. В верхней части рисунка показаны время миграций и типичные места обитания взрослых особей камбалы в течение года (Hickman, 1968a)

в основном остаются в ректальной жидкости. Все абсорбированные из кишечника двухвалентные ионы выводятся через почки. Основным регулирующим фактором, определяющим как объем, так и состав мочи, является скорость гломерулярной фильтрации (СГФ). Несмотря на довольно высокую вариабельность, эти показатели мочи можно разделить на группы в зависимости от скорости потока (рис. 12). По-видимому, каналцы почек по-разному обрабатывают ультрафильтрат гломерул в соответствии с СГФ. Исключение составлял ион магния (рис. 13). Поскольку поступление Mg^{++} в плазму только слегка увеличивает СГФ при одновременном резком возрастании этого иона в моче, каналцы должны активно секретировать магний из крови в мочу. Исследователи пришли к выводу о необходимости поддержания низкого уровня Mg^{++} во внутренней среде. Когда этого не удастся сделать, может наступить гибель рыб в результате потери чешуи (см. главу по прикладной физиологии). Необходимо отметить, что у многих морских животных уровни Mg^{++} в организме близки к содержанию этих ионов в морской воде. Это в основ-

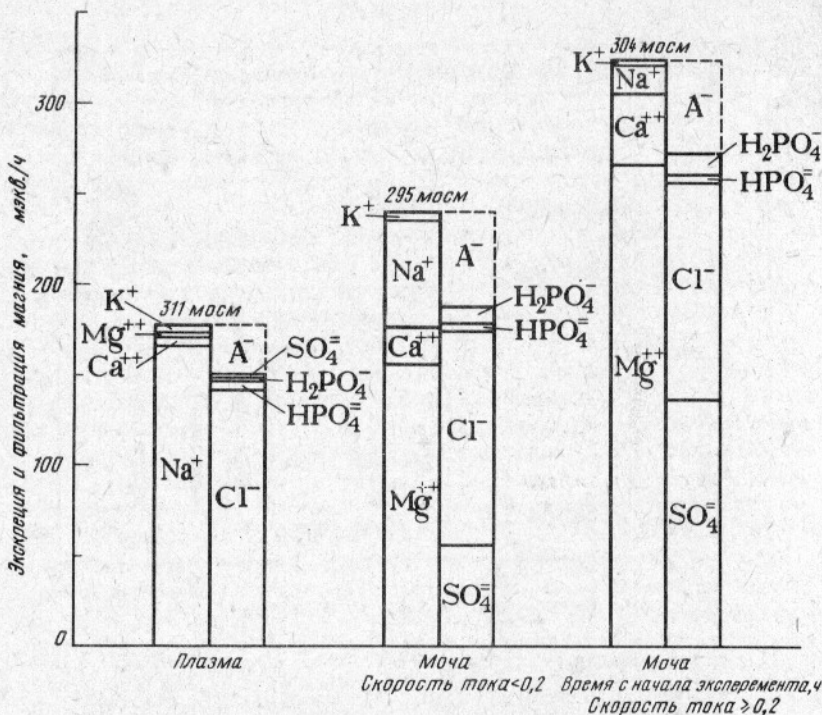


Рис. 12. Сравнение ионного состава плазмы и мочи у камбалы. Состав плазмы на протяжении года не изменялся, а состав мочи колебался в зависимости от мочеотделения — низкого зимой и высокого летом (см. рис. 11) (Nickman, 1968b)

ном беспозвоночные животные, но к ним относятся также и примитивные миксины.

Один из наиболее интересных аспектов исследований, проведенных на камбале, связан с Ca^{++} . После сопоставления результатов анализа жидкостных потоков можно полностью рассчитать баланс всех веществ, за исключением кальция, одна треть которого куда-то исчезает. Это несоответствие остается даже после того, как принимается во внимание, что большая часть кальция выводится в твердом состоянии и с мочой, и с ректальной жидкостью. Возникает также вопрос, почему кальций у рыб остается в виде мелкого порошкообразного осадка и никогда не встречается в виде камешков, соответствующих почечным камням человека. Естественно было бы предположить, что пропавший кальций откладывается в скелете. Однако даже отложения в скелете имеют свои пределы, особенно у более взрослых рыб, темп роста которых невысок, а в эксперименте использовали именно старых рыб. Этот вопрос до сих пор остается открытым.

Т а б л и ц а 6. Пути абсорбции и экскреции основных ионов морской воды, потребляемой южной камбалой (*Paralichthys lethostigma*)

Ион	Потребление, мкмоль/ч	Ректальная экскреция		Абсорбция		Почечная экскреция		Внепочечная экскреция	
		мкмоль/ч	% потребления	мкмоль/ч	% потребления	мкмоль/ч	% абсорбции	мкмоль/ч	% абсорбции
Натрий	1956,1	23,31	1,2	1932,8	98,8	2,69	0,13	1930,1	99,87
Хлор	2281,6	140,30	6,1	2141,3	93,9	22,68	1,05	2118,6	98,95
Калий	41,46	0,82	2,0	40,64	98,0	0,29	0,71	40,35	99,29
Кальций	42,63	13,43	31,5	29,20	68,5	3,33	11,40	25,87	88,60
Магний	226,30	200,00	84,5	26,23	15,5	26,23	100,00	—	—
Сульфат	128,24	116,99	88,7	11,24	11,3	11,24	100,00	—	—
Вода, мл/ч	4,57	1,11	24,2%	3,46	75,8%	0,179	5,2%	3,28	94,8%

Примечание. Величины, приведенные в колонке "Внепочечная экскреция", относятся только к ионам, абсорбированным из кишечника. Все величины рассчитаны на 1 кг массы тела.

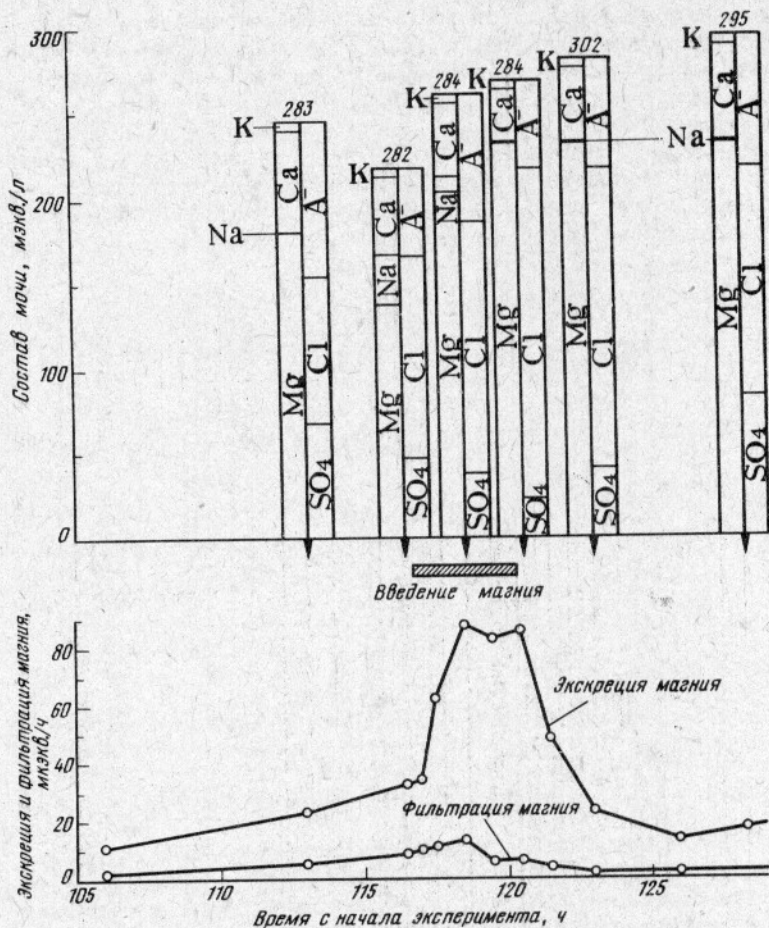


Рис. 13. Влияние инъекции хлористого магния на состав мочи и скорость экскреции у камбалы. Введение раствора MgCl₂ (224 мэкв./л) началось на 117-м и закончилось на 120-м часу эксперимента (Nickman, 1968b)

Заключение по проблемам осморегуляции

С момента публикации данных о трансэпителиальном потенциале (ТЭП) в 1974 г. появились сведения о ТЭП при переносе ионов в кишечнике. Напряжение в кишечнике значительно ниже, чем в жабрах, и не всегда имеет одинаковую полярность в одной и той же внешней среде.

Напряжение обычно отрицательно в пресной воде и положительно в морской, но сравнимо по полярности с ТЭП жабр. Факт наличия ТЭП в кишечнике только частично подтверждает ранее высказанные предположения о том, что поступившая в желудок морская вода быстро становится изотонической с кровью еще до начала переноса ионов. Поскольку и у морских, и у пресноводных рыб ТЭП может принимать и нулевые значения, изотонические условия не исключаются, но при других значениях напряжения должна существовать некоторая небольшая разница в концентрации ионов по обе стороны кишечной стенки.

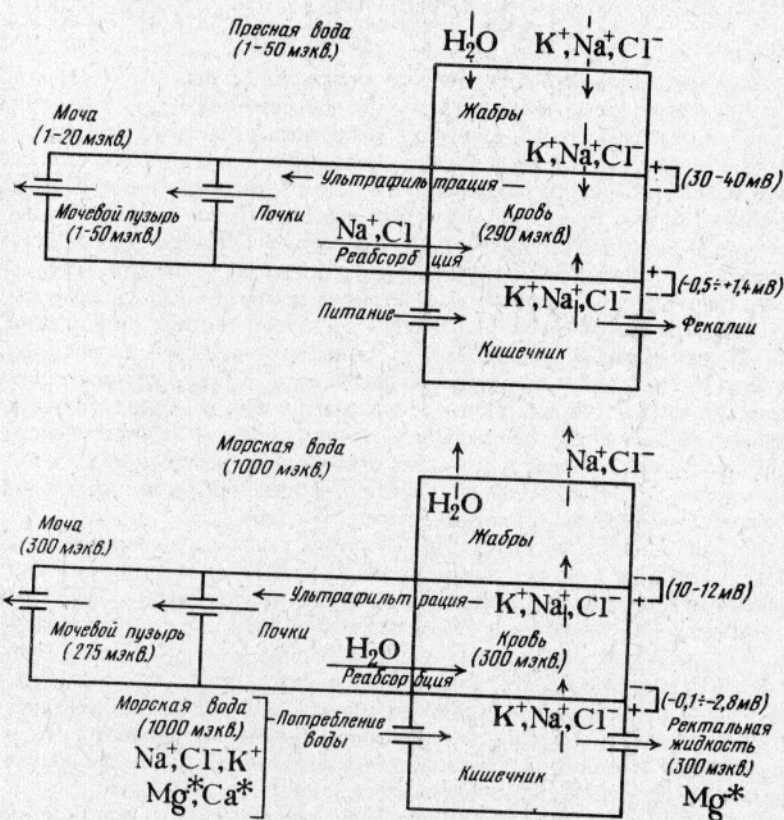


Рис. 14. Обобщение известных и возможных значений трансэпителиальных потенциалов (ТЭП) у костистых рыб. Транспорт жидкостей сосудам обозначен стрелками, проходящими через отверстия в полостях. Стрелки, пересекающие границы полостей, отражают транспорт через мембраны. Данные заимствованы из работ, проведенных на лососевых и других видах рыб

Данные по ТЭП кишечника представлены на рис. 14. Цифровые показатели довольно приблизительные, и, хотя, вероятно, они во многих случаях неверны, они все-таки характеризуют происходящие процессы. Знания об отдельных частях изображенной схемы пока еще неполные. Стенки мочевого пузыря имеют ТЭП, но работы по его исследованию еще только выполняются. Несомненно, ТЭП имеется также у стенок канальцев почек, но малые размеры канальцев представляют значительные технические трудности для проведения измерений. Кожа рыб как фактор осморегуляции не изучена и поэтому на схеме не представлена.

РОЛЬ КАЧЕСТВА ВОДЫ

Хотя ряд факторов, относящихся к качеству воды, обсуждается в главе 4, но некоторые затрагиваемые там вопросы необходимо обсудить в связи с осморегуляцией. Прочитав многочисленные примеры регуляции рыбой внутренней концентрации различных растворенных в воде веществ, читатель может подумать, что только эти виды веществ диффундируют в тело рыбы и из него. Это неверно. Любое вещество, растворенное в воде, потенциально может попасть в организм рыб, и даже некоторые коллоидальные частицы проходят через жаберные ткани в кровь. Некоторые вещества проникают через мембраны быстро, другие — очень медленно, но все они в конечном счете оказываются в организме рыб. Таким образом, рыбы тесно связаны со своей средой обитания, поскольку они не имеют возможности избежать ее. Эта ситуация совершенно отлична от той, когда человек плавает в той же воде, что и рыба (пока он не пьет воду), поскольку у человека дыхательная поверхность не контактирует с водой и его кожа относительно непроницаема. Человеку трудно понять положение, в котором находятся рыбы, поскольку он надежно изолирован от внешней среды.

Из изложенного очевидно, что состояние рыбы зависит от качества воды. Некоторые критерии качества воды приведены в табл. 7. В ней в основном представлены загрязняющие вещества и токсиканты, поскольку они чаще всего вызывают серьезные затруднения в природных водоемах. Тем не менее, несомненно, существуют воды, состав которых находится в указанных пределах, однако рыба в них не живет, или одни виды рыб живут, а другие нет. В дистиллированной воде, например, не содержится никаких токсикантов, но в ней нет и минеральных веществ, необходимых для жизни рыб, поэтому предложенная таблица не полностью характеризует необходимое для рыб качество воды.

В водных системах с циркулирующей или частичной циркуляцией воды решающим показателем ее качества является аммиак, выделяемый рыбами. Молекулярная форма аммиака (NH_3) высокотоксична (см. табл. 7), в то время как ионная форма (NH_4^+) только слегка токсична. В зависимости от pH воды большая часть аммиака может сразу переходить в ионную форму, что предотвращает возникновение основных проб-

Т а б л и ц а 7. Критерии качества воды для тепловодных и холодноводных рыб (Wedemeyer and Yasutake, 1977)

Показатель	Допустимые пределы (если других не существует при длительной экспозиции)
Кислотность (рН)	6-9
Щелочность	Не менее 20 мг/л (в виде CaCO ₃)
Аммиак (NH ₃)	0,02 мг/л*
Кадмий	0,0004 мг/л в мягкой воде* (менее 100 мг/л щелочности)
Кадмий	0,003 мг/л в жесткой воде (более 100 мг/л щелочности)
Хлор	0,003 мг/л
Хром	0,03 мг/л
Медь	0,006 мг/л в мягкой воде
	0,03 мг/л в жесткой воде
Сероводород	0,002 мг/л
Свинец	0,03 мг/л
Ртуть (органическая или неорганическая)	0,2 мкг/л максимально, 0,05 мкг/л в среднем
Азот (растворенный)	Максимум 110% общего растворенного газа при атмосферном давлении
Нитриты (NO ₂ ⁻)	100 мкг/л в мягкой воде 200 мкг/л в жесткой воде
Полихлорбифенилы	0,002 мг/л
Общее содержание взвешенных или осаждаемых твердых веществ	80 мг/л или менее

* 0,005 мг/л, вероятно, лучше для лососевых рыб.

Т а б л и ц а 8. Доля аммиака (в % суммы)* в зависимости от рН и температуры

рН	Температура воды, °С				
	5	10	15	20	25
6,5	0,04	0,06	0,09	0,13	0,18
6,7	0,06	0,09	0,14	0,20	0,28
7,0	0,12	0,19	0,27	0,40	0,55
7,3	0,25	0,37	0,54	0,79	1,10
7,5	0,39	0,59	0,85	1,25	1,73
7,7	0,62	0,92	1,35	1,96	2,72
8,0	1,22	1,82	2,65	3,83	5,28
8,3	2,41	3,58	5,16	7,36	10,00
8,5	3,77	5,55	7,98	11,18	14,97
8,7	5,85	8,53	12,02	16,63	21,82
9,0	11,02	15,68	21,42	28,42	35,76

$$* \text{NH}_3, \% = \frac{\text{мг/л NH}_3 (100)}{\text{мг/л NH}_3 + \text{NH}_4^+}$$

Т а б л и ц а 9. Токсические концентрации общего аммиака ($\text{NH}_3 + \text{NH}_4^+$) в зависимости от рН и температуры

рН	Температура воды, °С				
	5	10	15	20	25
6,5	50,0	33,3	22,2	15,4	11,1
7,0	16,7	10,5	7,4	5,0	3,6
7,5	5,1	3,4	2,3	1,6	1,2
8,0	1,6	1,1	0,7	0,5	0,4
8,5	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1
9,0	0,2	0,1	0,09	0,07	0,05

лем, связанных с токсичностью вод (табл. 8). Если в циркуляционную систему входит биофильтр, то его бактерии обычно превращают и NH_3 и NH_4^+ в нитриты (NO_2^-). Если нитрификация неполная, то нитриты также могут накапливаться в воде и достигать токсичных уровней. При проведении химических тестов обычно измеряют общее содержание аммиака ($\text{NH}_3 + \text{NH}_4^+$). Для облегчения интерпретации таких данных в табл. 9 приведены токсичные концентрации общего аммиака (в мг/л) в зависимости от рН и температуры.

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Содержание кислорода в воде и воздухе

В воде по сравнению с воздухом содержится мало кислорода даже при самых благоприятных условиях. Воздух содержит примерно 20% кислорода, остальное приходится в основном на долю азота и небольшого количества других инертных газов. В воздухе объем и парциальное давление каждого газа пропорциональны его содержанию (числу молекул) и общему атмосферному давлению. Так, в 1 л воздуха содержится примерно 200 мл O_2 ($20\% \times 1000$ мл) при парциальном давлении (P_{O_2}) приблизительно 150 мм рт. ст. или 0,2 ат ($20\% \times 760$ мм рт. ст. или $20\% \times 1$ ат). В воде, которая находится в равновесном состоянии с воздухом, т. е. в насыщенной воздухом воде, процентный состав растворенных газов и их парциальное давление те же, что и в воздухе, но количество растворенных в воде газов резко отличается от их количества в воздухе даже при одинаковом парциальном давлении. Так, в 1 л воды при $15^\circ C$ содержится всего около 7 мл (10 мг) кислорода и примерно вдвое больше инертного газа, так как кислород плохо растворяется в воде, а азот — еще хуже.

Низкое содержание кислорода в воде вызывает ряд трудностей. Во-первых, рыбы (или другие водные животные) должны либо прокачивать большие количества воды для получения необходимых им количеств кислорода, либо довольствоваться относительно низкой интенсивностью обмена. Велики не только необходимые объемы прокачиваемой воды, но и энергетические затраты на прокачивание, так как вода в 800 раз плотнее воздуха. Во-вторых, поскольку рыбы поглощают относительно большую часть кислорода из воды, парциальное давление кислорода (P_{O_2}) уменьшается пропорционально поглощенной части общего O_2 . В воздухе, например, поглощение 5 мл O_2 из 1 л воздуха приводит к изыманию $\frac{5}{200}$ кислорода, что вызывает изменение P_{O_2} от 150 до 146 мм рт. ст. В то же время в воде поглощение 5 мл O_2 приводит к изыманию $\frac{5}{7}$ всего газа, при этом P_{O_2} остается равным всего 43 мм рт. ст. Если рыбы извлекают очень большое количество O_2 из воды, они быстро лишаются диффузионного градиента, необходимого для переноса O_2 в кровь, поэтому гемоглобины рыб в основном действуют при более низких парциальных давлениях (имеют более высокое сродство к O_2), чем гемоглобины позвоночных, дышащих воздухом. Наконец, рыбам нельзя иметь чрезмерно развитые дыхательные поверхности из-за затруднений с осморегуляцией, которые при этом бы возникли.

Относительно низкое содержание O_2 в воде еще больше снижается под влиянием как естественных, так и антропогенных факторов. Раст-

Т а б л и ц а 10. Содержание кислорода в пресной и морской воде при разных температурах и нормальном атмосферном давлении (1 ат) (Weiss, 1970)

Температура, °С	Пресная вода		Морская вода	
	мл O ₂ /л	мг O ₂ /л	мл O ₂ /л	мг O ₂ /л
0	10,22	14,60	8,20	11,71
5	8,93	12,75	7,26	10,37
10	7,89	11,27	6,52	9,31
15	7,05	10,07	5,93	8,47
20	6,35	9,07	5,44	7,77
25	5,77	8,24	5,00	7,14
30	5,28	7,54	4,58	6,54

воримость O₂ в воде уменьшается с повышением температуры и, естественно, равна нулю при кипении. Растворимость снижается также с увеличением содержания солей в воде, поэтому в морской воде, как правило, содержится примерно на 20% меньше O₂, чем в пресной при той же температуре. В связи с этим в тропических морях дыхание водных животных затруднено. Разнообразные природные и искусственные загрязнители также поглощают кислород, в результате чего в воде иногда остается совсем мало O₂. Очевидно альтернативой для выживания в тропических болотах, где высокие температуры и быстрое разложение растительности создают бескислородные условия, является дыхание атмосферным воздухом. Золотая рыбка, которая захватывает воздух на поверхности слишком тесного аквариума, пытается сделать то же самое — избежать действия низкого P_{O₂} и использовать для дыхания слой насыщенной воздухом воды у поверхности или даже "глотнуть" немного воздуха. Растворимость O₂ при различных температурах в пресной и морской воде приведена в табл. 10.

Вентиляционные потребности рыб

Измеряя содержание кислорода во вдыхаемой и выдыхаемой воде и зная потребление кислорода для данной рыбы, можно вычислить ее вентиляционные потребности. Если рыба вдыхает насыщенную воздухом воду при 15°С и изымает 30% кислорода, это означает, что вдыхаемая вода содержит около 7 мл O₂/л, а выдыхаемая — около 5 мл O₂/л. Если рыбе требуется 70 мл O₂/л, то она должна прокачать через жабры около 35 л воды. Рыба может изменить эту величину только путем изменения интенсивности потребления кислорода или доли изымаемого кислорода из воды, используемой для дыхания. Малоподвижные рыбы, например камбалы, характеризуются низкой интенсивностью потребления кислорода и изымают до 80% кислорода, содержащегося в воде. Эти особенности обеспечивают им относительно низкую скорость вентиляции.

Одни рыбы могут регулировать потребление кислорода путем изменения скорости вентиляции, другие — нет. Первые поддерживают относительно постоянную скорость потребления кислорода в процессе снижения P_{O_2} путем увеличения вентиляционного объема и доли O_2 , извлекаемой из воды. Лососевые рыбы регулируют скорость своего потребления кислорода при P_{O_2} во внешней среде около 5 мг O_2 /л и выше. Рыбы, не способные регулировать потребление кислорода, не стремятся изменить свой вентиляционный объем, но прилагают много усилий для поддержания скорости потребления кислорода в прямой зависимости от содержания его во внешней среде. Морские языки и камбалы, как и многие другие придонные рыбы, не способны регулировать потребление кислорода.

Транспорт диоксида углерода

Перенос растворенных в воде газов в большинстве случаев требует значительных усилий из-за их низкой растворимости и высокой плотности воды. Диоксид углерода, однако, является исключением, так как он хорошо растворяется в воде. При $0^\circ C$ растворимость CO_2 в 35 раз выше, чем растворимость O_2 , и при $30^\circ C$ она все еще в 25 раз выше. Этот факт обусловил ряд важных различий между животными, дышащими воздухом, и животными с водным дыханием. Во-первых, высокая растворимость CO_2 сводит до минимума парциальное давление CO_2 в воде. Если взаимозаменить равные объемы O_2 и CO_2 в определенном объеме воды, то P_{O_2} резко снижается, а P_{CO_2} возрастает лишь незначительно. В воздухе парциальное давление обоих газов будет одинаковым. Эта зависимость показана на рис. 15. Во-вторых, сочетание высокой растворимости CO_2 и того, что большая часть природных вод характеризуется низким содержанием CO_2 , делает уровень CO_2 в крови рыб очень низким по сравнению с животными, дышащими воздухом. Почти весь CO_2 диффундирует из венозной крови при прохождении ее через жабры. P_{CO_2} венозной крови рыб редко превышает 10 мм рт. ст., а в большинстве случаев составляет менее половины этой величины, в то время как дышащие воздухом животные редко имеют этот показатель ниже 40 мм рт. ст. Это означает, что гемоглобины дышащих воздухом животных и рыб различаются по своему характеру. Кроме того, у рыб, которые часть времени проводят на воздухе, имеются затруднения с выведением CO_2 во время пребывания на воздухе, и они не могут регулировать свою дыхательную систему изменением содержания CO_2 , как человек, так как эти изменения слишком малы, а должны вместо этого воспринимать изменения содержания O_2 (чего люди не могут).

Диоксид углерода может выделяться рыбой как в форме молекулярной CO_2 , так и в форме HCO_3^- в зависимости от pH и содержания карбонатов во внешней среде. Если артериальное P_{CO_2} повышается, в связи с увеличением содержания CO_2 во внешней среде, то венозное

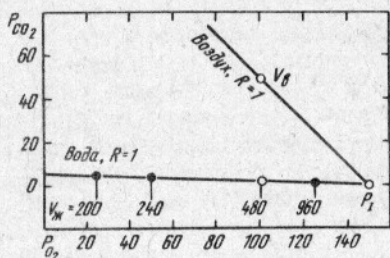


Рис. 15. Диаграмма напряжений O_2 и CO_2 , которые возникают при воздушном дыхании ($DK = 1$, т. е. количество потребленного O_2 равно количеству выделенного CO_2) и при водном ($20^\circ C$) дыхании ($DK = 1$). Напряжения вдыхаемого O_2 и CO_2 одинаковы на воздухе и в воде. $V_ж$ (жаберная вентиляция) и $V_в$ (воздушная вентиляция) — вентиляционные объемы (в мл/мин), требуемые в каждом случае для обмена 1 мл O_2 при данном P_{O_2} (Rahn, 1966)

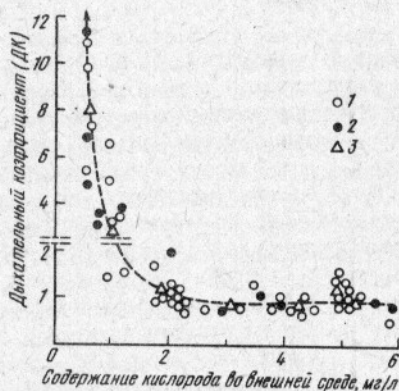


Рис. 16. Зависимость дыхательного коэффициента (DK), равного отношению количества CO_2 , выделенного в единицу времени, к количеству O_2 , потребленного в единицу времени, от концентрации кислорода в окружающей среде для *Tilapia mossambica* в пресной воде при $30^\circ C$ (Kutty, 1971): 1, 2 — результаты измерения CO_2 двумя разными методами; 3 — средние значения для определенных групп рыб

P_{CO_2} также повышается и становится на несколько миллиметров ртутного столба выше артериального P_{CO_2} , т. е. диффузионный градиент остается направленным наружу. Изменение количества диоксида углерода, экскретируемого в виде CO_2 или HCO_3^- , является способом регулирования pH крови у рыб. Измерение количества CO_2 применяют, в частности, для определения дыхательного коэффициента (DK). DK — это количество выделенного в единицу времени CO_2 , отнесенное к количеству потребленного за то же время O_2 . Обычно DK находится между 0,8 и 1,0. Если он меньше 1,0, то считается, что в процессе обмена рыбы помимо углерода окисляются какие-то другие вещества: азот (из белков) или водород (из жиров). Однако при низком содержании O_2 во внешней среде рыба в значительной степени переходит на анаэробный обмен, и при этом, как в случае с тилепией (рис. 16), потребление кислорода снижается, а DK повышается.

ДЫХАТЕЛЬНЫЙ НАСОС

Функциональная анатомия

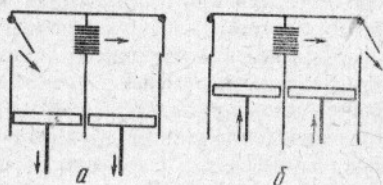
Естественный отбор обычно действует в пользу экономии энергии в физиологических системах, и поскольку вода по сравнению с воздухом тяжела для перекачивания, дыхательный насос рыб должен быть высокоэффективным. У большинства рыб рот крупный или средних размеров, за исключением рыб с небольшим трубчатым ртом, для которых всасывание воды с большой скоростью служит способом питания. Жабры рыб расположены на большой площади, и поэтому сопротивление потоку воды незначительное (небольшая потеря напора), а подвижные части насоса (нижняя челюсть и жаберные крышки) крупные, поэтому нет необходимости двигаться на большое расстояние или очень быстро.

Результирующий водный поток оказывается пульсирующим. Вероятно, эффективность дыхания была бы еще выше, если бы вода текла равномерно. Тем не менее дыхательный насос рыб функционально сравним с двухпоршневым насосом одинарного действия (рис. 17). Даже при работе двух поршней (нижняя челюсть, жаберные крышки) с некоторым несовпадением фаз (жаберная крышка действует чуть позже нижней челюсти) не возникает условий для длительного равномерного потока воды. Однако некоторая разнофазность работы поршней снижает значение ротового клапана из-за сохранения отрицательного давления за жабрами (оперкулярная полость все еще расширена), после того как нижняя челюсть начинает закрываться, что сводит до минимума обратный ток воды через ротовое отверстие. Например, у зрелых самцов лососей с сильно загнутыми челюстями ротовой клапан у неба не может сомкнуться с нижней челюстью, но на работу дыхательного насоса это, по-видимому, не влияет.

Дыхательные насосы костистых рыб и акул имеют, по крайней мере, одно важное различие. У костистых рыб мышцы активно открывают и закрывают жаберную полость. У акул жаберной крышки нет, но жаберную полость у них поддерживают палочковидные хрящи. Заполнение жаберной полости водой в конце цикла выдоха полностью обусловлено эластичностью хряща. Акулы могут ускорить опорожнение жаберной полости, но не заполнение. Костистые рыбы способны усиливать как вдох, так и выдох, поскольку мышцы действуют в обеих фазах.

Рис. 17. Механическая модель дыхательного насоса костистых рыб, который можно рассматривать как двухцилиндровый насос одинарного действия:

а — засасывание воды в ротовую полость;
б — прохождение воды через жабры и оперкулярную полость (Alexander. 1967)



Лосось, перемещающийся со средними и высокими скоростями, перестает использовать свой дыхательный насос и переходит на напорную вентиляцию. Вода проходит через жабры во время продвижения рыбы вперед с приоткрытым ртом, что вполне удовлетворяет ее дыхательные потребности. Однако при такой вентиляции лобовое сопротивление возрастает по сравнению с движением с закрытым ртом, дыхание обеспечивается не ртом, а хвостовым плавником. Некоторые рыбы в основном используют напорную вентиляцию.

Давление и прокачиваемые объемы

Механические движения дыхательного насоса и давления, образующиеся при его работе у форели, показаны на рис. 18. Основные фазы (верхняя часть рисунка) при работе насоса: оперкулярное всасывание (фаза 1) и ротовое нагнетание (фаза 3). Фазы 2 и 4 являются промежуточными между фазами 1 и 3. На рисунке показано также положение клапанов: ротовой клапан закрыт (З) или открыт (О), клапаны жаберных крышек плавно открываются и закрываются. Указанные давления относительно низки и характеризуют рыб в спокойном состоянии. Даже у форелей, которые энергично прокачивают воду через жабры, давление увеличивается не более чем в 3–5 раз. Отметим, давления, указанные на рисунке, измерялись в сантиметрах водяного столба, а не в миллиметрах ртутного столба (1 мм рт. ст. = 1,3 см вод. ст.). В ранних исследованиях стандартным прибором для измерения давления были ртутные манометры, однако, чтобы увеличить их чувствительность при низких давлениях, ртуть заменяли водой. Поскольку в настоящее время измерения в основном осуществляются электронными приборами и инертность ртути больше не вызывает затруднений, давление чаще измеряют в миллиметрах ртутного столба. В любом случае установленные давления полностью отвечают требованиям насоса с низким давлением.

Разность давлений, показанная в нижней части рис. 18, дает представление о фактическом потоке воды, поскольку она отражает градиент давления между ротовой и оперкулярными полостями. Положительная разность указывает на наличие потока из ротовой полости в оперкулярную, а отрицательная — в обратном направлении. У большинства рыб отмечен также рефлекс "кашля" для очистки жабр от раздражающих частиц с помощью сильного обратного потока воды.

Для других видов рыб характерна иная динамика дифференциального давления при дыхании. Давления, возникающие при прокачивании воды через жабры карпа, показаны на рис. 19. Дыхательный цикл карпа осуществляется медленнее, чем у форели (см. рис. 18), и почти не имеет обратного потока в спокойном состоянии (рис. 19, а). При более интенсивном прокачивании (рис. 19, б) обратного потока нет, хотя поток воды резко пульсирует. Существуют и другие варианты дыхательного прокачивания, которые зависят от относительных размеров ротовой

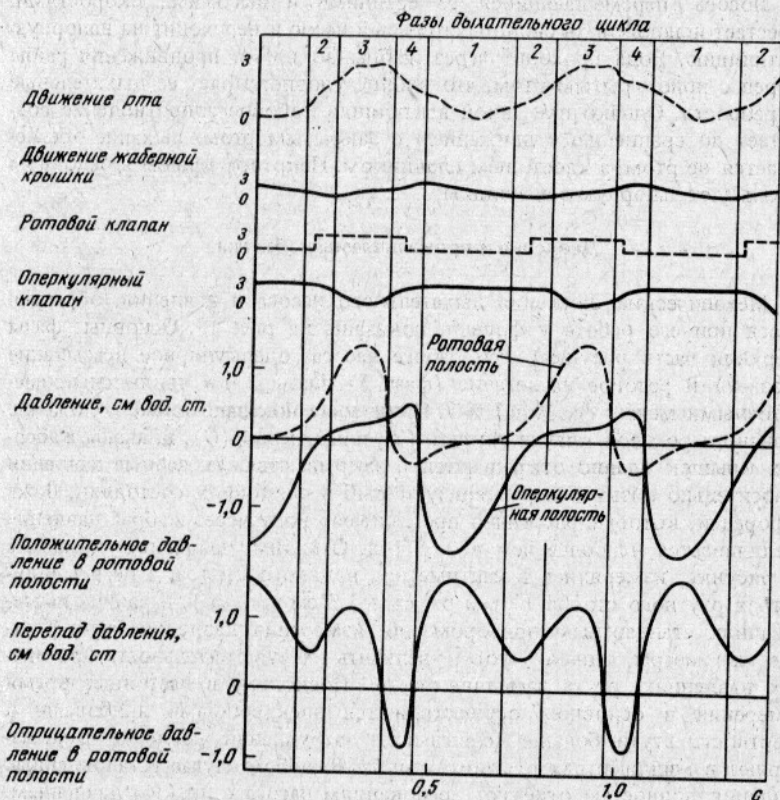


Рис. 18. Дыхательные движения рта и жаберной крышки 70-граммовой форели и связанные с ними изменения (закрыто з, открыто о) в ротовой и оперкулярной полостях и соответствующих клапанах (Shelton, 1970)

и оперкулярной полостей, засасывания рыбой пищи, скорости плавания, возможностей для напорной вентиляции и других факторов.

Дыхательные объемы трудно измерить непосредственно, поскольку рыбы обычно сильно возбуждаются при манипуляциях, связанных с пропусканием водного потока через измерительное устройство. Результаты одного из таких опытов (манжет от резиновой перчатки закрепляли вокруг рта) показаны на рис. 20 для радужной форели. Дыхательные объемы в покое равны приблизительно 40 мл/мин [175 мл/(кг × мин)] и возрастают почти до 160 мл/мин [(700 мл/(кг · мин)] во время умеренной активности рыбы в аквариуме. При увеличении скорости потока давление между ротовой и оперкулярной полостями равномерно возрастает, но сопротивление потоку изменяется незначительно.

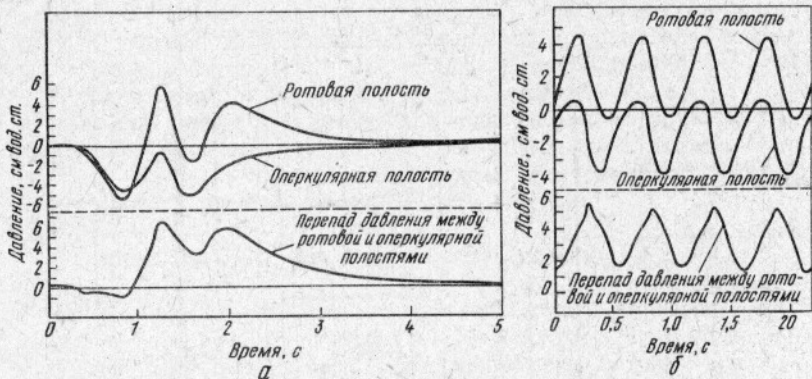


Рис. 19. Изменение давления в ротовой и оперкулярной полостях карпа:

a — рыба дышала спокойно; *б* — рыба дышала учащено в результате увеличения содержания CO_2 в воде. Незначительный обратный ток воды (отрицательный перепад давления) обнаружен при спокойном дыхании (*a*) и не обнаружен при учащенном (Shelton, 1979)

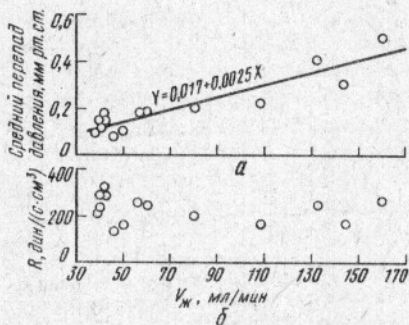
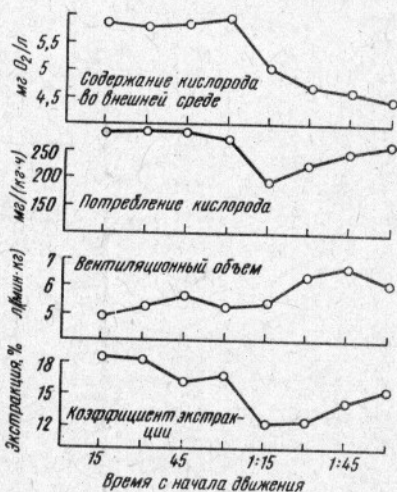


Рис. 20. Зависимость среднего перепада давления между ротовой и оперкулярной полостями (*a*) и сопротивления потоку воды в жабрах *R* (*б*) от скорости жаберной вентиляции ($V_{ж}$) (Davis and Randall, 1973)

Водный поток можно определить также косвенно. Для этого измеряют потребление рыбой O_2 , разность содержания кислорода в воде до и после ее прохождения через жаберные пластинки и затем вычисляют объем воды, необходимый для доставки потребленного кислорода. Результаты, полученные с помощью косвенного метода, для взрослого кижуча в морской воде показаны на рис. 21. Рыбы плавали при устойчивых "крейсерских" скоростях, равных приблизительно одной длине тела в секунду, как при умеренном, так и пониженном содержании O_2 в воде. Более высокие дыхательные объемы у кижучей по сравнению с форелью не являются неожиданными, если учесть различие в уровнях активности этих рыб. Дальнейшее увеличение объема вентиляции проис-

Рис. 21. Изменение дыхания у взрослого кижуча, безостановочно плавающего в морской воде (20–28‰) с пониженным содержанием кислорода (верхний график) при 12–15° С. Потребление кислорода рыбой снижалось, но позднее восстанавливалось почти до нормального уровня. Объем вентиляции возрастал, но количество извлеченного из воды, проходящей через жабры, кислорода (экстракция, в %) уменьшалось и затем до некоторой степени восстанавливалось к концу периода наблюдений (Smith et al., 1971)



ходило в период уменьшения содержания O₂. Скорость потребления кислорода снижалась с уменьшением его содержания в окружающей среде, но к концу периода наблюдения восстанавливалась почти до нормы. Это пример кислородной регуляции.

Эффективность извлечения кислорода и энергетические затраты на дыхание

Поскольку дыхательные насосы довольно универсальны относительно активности рыб и содержания кислорода в воде, трудно сделать широкие обобщения, касающиеся их возможностей и ограничений. Общим для всех является то, что эффективность извлечения кислорода (процент доступного кислорода, извлекаемый из воды в жабрах) снижается при возрастании вентиляционного объема (см. рис. 21). Чем меньше активность рыбы и вентиляционный объем, тем больше коэффициент извлечения кислорода из воды. Обнаружено, что такие донные малоподвижные рыбы, как морской язык, извлекают в состоянии покоя до 80% доступного O₂. Необходимым условием при этом является устойчивость большинства тканей к очень низкому содержанию кислорода, которая допускает низкое венозное P_{O₂}. При более низком P_{O₂} воды кислород диффундировал бы из крови в воду.

Эффективность извлечения кислорода (называемая также утилизацией) колеблется и зависит от активности рыбы. У лососевых эффективность извлечения кислорода из воды с усилением вентиляции жабр несколько снижается. У золотой рыбки и карпа эффективность извле-

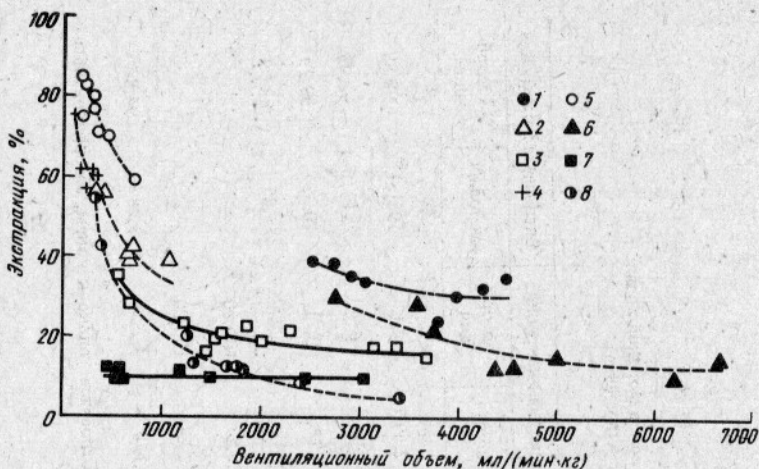


Рис. 22. Зависимость между степенью извлечения кислорода из воды и вентиляционным объемом при различных условиях у четырех видов рыб:

карпа (1), чукучана (2), форели (3) и акулы (4). Рыбы находились в условиях гипоксии (5), физических нагрузок (6), восстановления после нагрузок (7) и комбинации гипоксии и избыточного содержания диоксида углерода (8) (Shelton, 1970)

чения кислорода в состоянии покоя высокая, а в активном состоянии — весьма низкая. Дополнительные сравнительные данные представлены на рис. 22.

В соответствии с вентиляционными объемами и эффективностью извлечения кислорода затрачиваемая энергия также колеблется в широком диапазоне. У лососевых рыб энергетические затраты на дыхание эквивалентны 0,5% потребляемого кислорода в покое и до 15% в активном состоянии (Alexander, 1967). Это означает, что при увеличении потребления кислорода в 5 раз фактические энергетические затраты возрастают приблизительно в 150 раз. У линя энергетические затраты на дыхательную вентиляцию изменяются от 18—43% потребляемого кислорода в состоянии покоя до 44—69% при увеличении вентиляционного объема в 3 раза. При сравнении с энергетическими затратами в покое у человека (около 2% потребляемого кислорода) становится ясно, что рыбы действительно затрачивают больше энергии на прокачивание через жабры воды вместо воздуха. Необходимо также отметить, что у воздушнодышащих рыб площадь жаберной поверхности в 5 раз меньше, чем у близкородственных рыб, ведущих полностью водный образ жизни, т. е. водное дыхание действительно требует относительно развитых дыхательных поверхностей для сведения к минимуму энергетических затрат на вентиляцию жабр.

ХАРАКТЕР КРОВОТОКА И ПРОТОКА ВОДЫ В ЖАБРАХ

Характеристика противоточной обменной системы

В связи с тем что перенос кислорода из воды в кровь происходит только путем диффузии (предполагается отсутствие активного переноса или других способов, требующих затрат энергии), можно ожидать, что за многие миллионы лет естественного отбора у рыб выработался высокоэффективный механизм интенсификации диффузии кислорода. Таким механизмом является противоточная обменная система, обнаруженная у некоторых видов рыб.

Основной принцип противоточной обменной системы показан на рис. 23 по сравнению с системой, в которой потоки жидкостей в обеих ее частях имеют одинаковое направление. В системе с однонаправленными потоками градиент диффузии вначале высок и количество переносимого O_2 также высоко, но затем быстро снижается, пока в двух потоках не достигается равновесие. При этом из потока *A* в поток *B* не может быть перенесено более половины растворенного кислорода. В то же время изменение направления движения одного из потоков приводит к образованию совершенно новых условий. Кислородный поток *B*, получив некоторое количество кислорода со стороны *A* мембраны, далее течет в условиях, при которых содержание кислорода в потоке *A* постоянно возрастает. Хотя немногие рыбы способны извлекать 80% кислорода, как показано на гипотетической модели, возможность извлечения более половины доступного кислорода вполне реальна благодаря почти постоянному градиенту диффузии по всей длине противоточной системы.

На самом деле создание противотока значительно сложнее, чем это представлено на модели. Противотоки наблюдаются только на самом тонком уровне организации жабр — в жаберных пластинках, которые невооруженным глазом не видны, за исключением только самых крупных рыб. Пластинки выступают (рис. 24) с дорсальной и вентральной поверхностей каждого жаберного лепестка и могут располагаться между пластинками смежного жаберного лепестка. Каждая пара жаберных лепестков расположена на жаберных дугах V-образно, с тем чтобы вода текла через стороны V, а не вокруг них. Концы жаберных лепестков смежных жаберных дуг часто соприкасаются, поэтому вода через жабры может проходить только между лепестками. Хотя жаберные лепестки у большинства видов рыб усилены имеющимся в них хрящевым тяжем, V-образная форма может нарушаться под действием скоростного тока воды (например, при быстром плавании). При этом значительная часть воды может проходить мимо лепестков и газообмена не происходит. В этом заключается одна из причин снижения эффективности извлечения кислорода из воды при высоких скоростях вентиляции. У некоторых быстроплавающих рыб (например, тунцов) концы двух смежных жа-

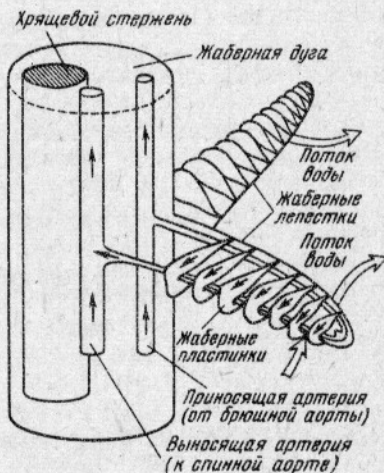
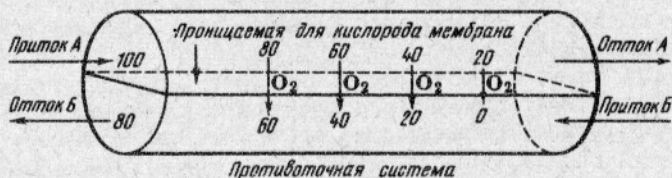


Рис. 23. Схема противотока крови и воды в жабрах костистых рыб (Wedemeyer et al, 1976)

Рис. 24. Схема противотока крови и воды в жабрах рыб (Wedemeyer et al., 1976)

берных лепестков соединены, что предотвращает нарушение V-образной формы жабрных лепестков и поддерживает максимальный газообмен при высоких скоростях тока воды (Muir and Kendall, 1968).

Когда вода постоянно протекает мимо пластинок в одном направлении, противоточный обмен легко осуществляется тем, что в пластинках кровь течет в обратном направлении. Приносящие жабрные артерии на внутренней стороне жабрных пластинок и уносящие жабрные артерии на внешней, омываемой водой стороне образуют в жабрных пластинках противоток.

Кровь течет в тонком слое пластинок, толщина которых поддерживается опорными клетками, а расстояние диффузии мало, что облегчает поглощение кислорода. Толщина ткани пластинок, через которую кислород переходит из воды в кровь, как показали измерения на разных видах рыб, составляет 1–5 мкм.

Альтернативные пути кровотока в жаберных лепестках

Поскольку минимальная площадь поверхности для газообмена облегчает осморегуляцию, нет ничего удивительного в том, что, по крайней мере, некоторые виды рыб могут регулировать эффективную площадь поверхности своих жабр для удовлетворения потребностей в кислороде. В ранних работах описан обходной путь кровотока, в котором большая часть крови из приносящих жаберных артерий отводится в центральный синус жаберного лепестка под действием ацетилхолина у рыб в состоянии покоя, а не проходит через жаберные пластинки. Под действием адреналина при возбуждении или стрессе большая часть крови проходит через пластинки.

Лаурент и Дунел (Laurent and Dunel, 1976) предположили наличие у рыб более сложной системы. С помощью сканирующего электронного микроскопа они обнаружили, что кровь из приносящей жаберной артерии обычно проходит через лепестки, а потом может либо отводиться через капиллярное русло в центральный синус, либо следует к спинной аорте через выносящую жаберную артерию (рис. 25). Регуляция кровотока также осуществляется адреналином или ацетилхолином, но место регуляции находится дальше по кровяному руслу. Выявлено наличие новой венозной системы (жаберных вен), которая густо опутывает приносящие и выносящие жаберные артерии и возвращает проходящую по ней кровь непосредственно в венозную часть сердца. Центральный синус также связан с жаберной веной в основании каждого жаберного лепестка. Жаберную вену не следует путать с коронарной артерией, которая доставляет насыщенную кислородом кровь жабр в сердечные мышцы. Лауренту и Дунелу (1976) удалось продемонстрировать значительное разнообразие основного плана кровеносной системы жабр у разных видов рыб, для четырех из которых он показан на рис. 25.

Каким образом жаберная венозная система облегчает осморегуляцию в жабрах, пока неясно. Поскольку большая часть крови течет через жаберные пластинки, то и осморегуляторное воздействие на кровь максимально также в течение большей части времени. В связи с тем что большая часть крови возвращается непосредственно в сердце, осморегуляция в основном происходит в замкнутой петле, образованной жаберными сосудами, жаберной веной, сердцем и брюшной аортой. Какие бы количества крови не поступали в спинную аорту, они, по-видимому, вносят свою лепту в осуществление осморегуляции различных органов и тканей. Биознергетику жаберной венозной системы еще предстоит изучить.

Отношение вентиляция — перфузия, контроль дыхания

Для обеспечения адекватного газообмена при различной активности рыб и разном содержании кислорода в окружающей среде необходима соответствующая координированная регуляция объема воды, протекаю-

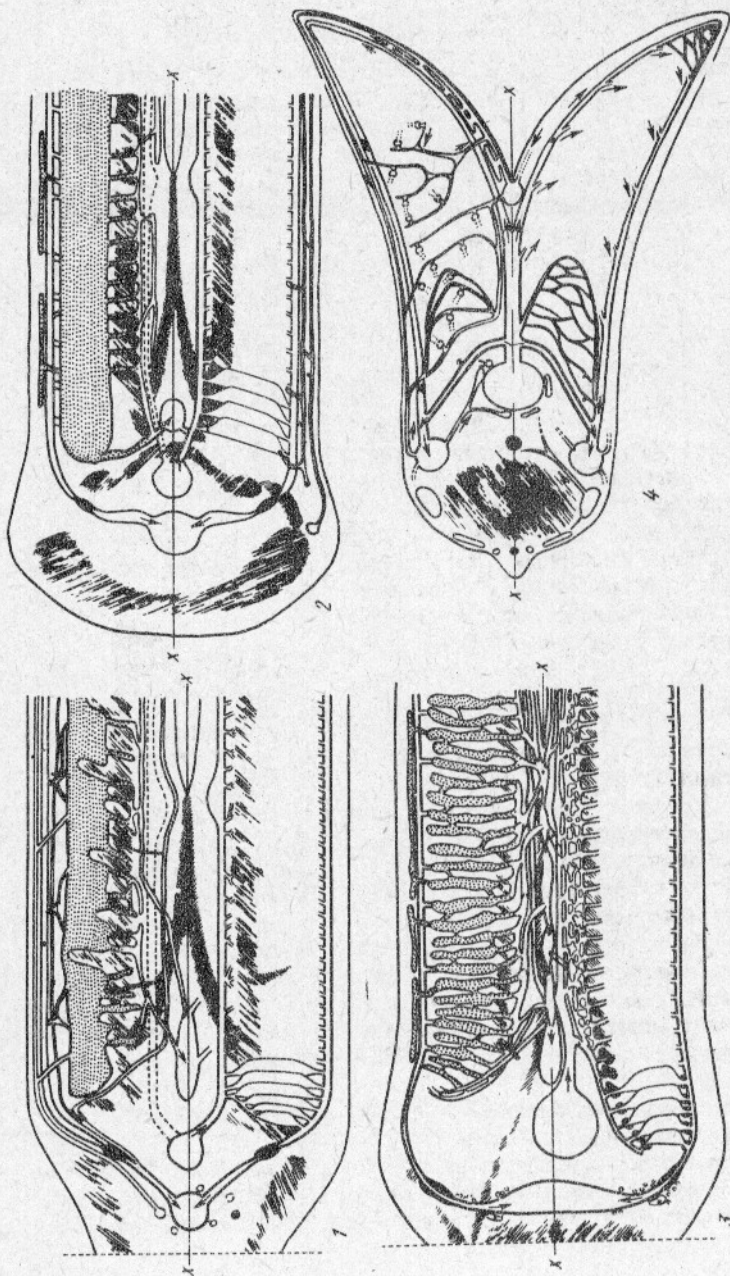


Рис. 25. Схемы сосудистых систем у (1) радужной форели (*Salmo gairdneri*), (2) европейского угря (*Anguilla anguilla*), (3) сибирского осетра (*Asipenser baeri*), (4) большого протоптера (*Protopterus aethiopicus*) (Laurent and Dunel, 1976)

щей мимо жабр, и тока крови, проходящего через жабры. Если к жаберным лепесткам, например, доставляется больше воды, чем это необходимо для насыщения крови кислородом, то энергетические затраты на вентиляцию будут излишними.

По сравнению с воздушнодышащими позвоночными, для которых типично отношение вентиляции — перфузия 1:1, у рыб бывают значительно больше и довольно изменчивые вентиляционные объемы. Отношение вентиляции — перфузия у рыб колеблется от 10:1 у карпа и акулы до 80:1 у форели. Это отражает относительный недостаток кислорода в воде по сравнению с воздухом.

Наблюдается также тенденция к определенной синхронизации работы сердца у рыб с дыхательным циклом, так что максимум скорости кровотока соответствует максимуму скорости тока воды в жабрах. По-видимому, это должно обеспечить более эффективный газообмен, чем в том случае, когда максимальные скорости тока крови и воды не совпадают. Частоты сердцебиения и дыхания могут соотноситься как 1:1, 1:2 и 1:3, и сердцебиения обычно происходят во время определенных фаз дыхательного цикла. У форели синхронизация сердцебиения и вентиляции происходит в основном в периоды максимальной интенсивности газообмена, например после сильной гипоксии. Другие наблюдения за координацией вентиляции и перфузии касаются рыб, находящихся в спокойном состоянии, когда могут наблюдаться колебания в частоте дыхания, за которыми следуют колебания частоты сердцебиения. При глубокой анестезии, при которой прекращается вентиляция жабр, сердце также вскоре останавливается. В настоящее время имеется мало данных для объяснения того, каким образом координируются скорости вентиляции и перфузии, но тот факт, что такая регуляция существует, по-видимому, не вызывает сомнений.

В наших знаниях о регуляции дыхания рыб имеются большие пробелы. Так, до сих пор точно не идентифицированы рецепторы, дающие информацию в дыхательный центр головного мозга. Ясно, что рыбы реагируют в основном на пониженное содержание кислорода, а не на повышенное содержание CO_2 , как млекопитающие. Искусственная перфузия жабр водой, которая была насыщена кислородом или обескислорожена, или с высоким содержанием CO_2 при одинаковых температурах и скорости протока воды приводила к немедленному учащению дыхания в бескислородной воде и незначительному изменению дыхания в воде, содержащей CO_2 , хотя концентрация многократно превышала физиологический уровень. Скорости реакции позволяют предположить, что сенсорные элементы скорее всего находятся в жабрах или на них, но не в мозгу или спинной аорте. Наиболее вероятным считается, что сенсорные элементы реагируют на венозное P_{O_2} , поскольку это наиболее инертная часть всей системы, хотя она полнее других отражает фактические потребности тканей в кислороде.

В мозгу костистых рыб имеется дыхательный центр, который обес-

печивает ритмическую дыхательную активность, меняющуюся в соответствии с сигналами, поступающими от различных, предположительно, внешних рецепторов. Анатомически дыхательный центр включает довольно большое число нервных клеток, которые не собраны в отдельное тело, а рассеяны. Каким именно образом эта система генерирует необходимые ритмические сигналы для управления достаточно сложной жаберной мускулатурой, пока неясно.

Площадь дыхательной поверхности жабр и кожи

Увеличение площади поверхности жабр для рыбы данной массы может уменьшить потребности в вентиляции, если предположить, что большая поверхность способна извлекать больше кислорода из воды. В действительности увеличение площади жабр затрудняет осморегуляцию, увеличивает сопротивление и энергозатраты на прокачивание воды. Тем не менее площадь поверхности жабр у рыб колеблется в довольно широких пределах. У таких малоподвижных рыб, как рыба-жаба (*Opsanus*), площадь поверхности жабр составляет около 2 см^2 на 1 г массы тела. Более типичная площадь поверхности около $4 \text{ см}^2/\text{г}$, а у активных рыб, таких, как скумбрия (*Scomber*) и сельдь (*Clupea*), она достигает $10 \text{ см}^2/\text{г}$. Таким образом, площадь жаберной поверхности, вероятно, соответствует уровням активности рыб и интенсивности потребления ими кислорода.

Площадь поверхности жабр у рыб трудно поддается измерениям. Применяемый в настоящее время метод включает измерение площади поверхности выборки жаберных лепестков, подсчет числа жаберных лепестков в выборке и, наконец, подсчет и измерение длины всех жаберных лепестков. Дыхательная площадь поверхности кожи определяется по площади поверхности кровеносных капилляров под типичным кусочком кожи. Все эти измерения требуют больших затрат труда и времени.

Дыхательная поверхность кожи или расположенных под ней тканей измерялась еще реже, чем площадь поверхности жабр, и, по-видимому, значительно варьирует у разных видов рыб. Площадь поверхности капилляров составляет около $0,5-1,5 \text{ см}^2/\text{г}$, на ее долю приходится 10–25% общей дыхательной поверхности рыб. У угрей сем. *Anguillidae* приток крови к коже и плавникам усиливался с целью увеличения доли кожного (по сравнению с водным) дыхания, так что до 60% общего потребления кислорода осуществлялось через кожу. Это особенно интересно, если учесть, что кожа угрей имеет толщину более 250 мкм ($\frac{1}{4} \text{ мм}$), в то время как толщина типичного жаберного эпителия колеблется в пределах $1-5 \text{ мкм}$. У камбалы, пользующейся частично кожным дыханием, толщина кожи составляет $31-38 \text{ мкм}$, что более сравнимо с толщиной эпителия жабр, чем с толщиной кожи угря. Однако общей корреляции между степенью васкуляризации кожи и образом жизни отдельных видов рыб или толщиной их кожи не выявлено.

Возможно, васкуляризация относительно толстой кожи взрослых рыб является отчасти признаком, оставшимся с личиночных стадий развития, когда кожное дыхание могло играть важную роль. Личинки живородковых рыб (Embiotocidae) — хорошо известный пример личиночного кожного (в основном через плавники) дыхания. Личинки этих рыб обладают большими плавниками с сильно развитой капиллярной сетью, которая обеспечивает газообмен с овариальной жидкостью. Однако сразу после рождения молоди сеть быстро исчезает.

ФУНКЦИИ ГЕМОГЛОБИНА

Кривые связывания и высвобождения кислорода

Благодаря гемоглобину кровь способна переносить значительно больше кислорода, чем только в растворенном в плазме состоянии. Связь гемоглобина с кислородом весьма специфична, она должна быть достаточно сильной, чтобы принять большое количество кислорода из воды в жабрах, и в то же время достаточно слабой, чтобы отдать большую часть кислорода в тканях, т. е. связь должна быть легко обратимой.

Эта обратимая связь обычно характеризуется семейством кривых диссоциации (рис. 26). Эти кривые характеризуют долю оксигемоглобина, образующуюся при данном P_{O_2} . Поскольку эта характеристика зависит от изменения температуры, pH и P_{CO_2} , требуется несколько кривых. Эти изменения способствуют высвобождению O_2 в тканях рыб, при этом кривые сдвигаются вправо и вниз. Сдвиг кривой вправо называется эффектом Бора, а развитие этого эффекта, приводящее к снижению высоты кривой, называется эффектом Рута. Оба эффекта являются результатом сдвига P_{CO_2} или pH, которые связаны между собой, так как растворение CO_2 в воде приводит к образованию кислоты. Эффект Рута наиболее ярко выражен у рыб, имеющих газовую железу (в плавательном пузыре), и отсутствует или почти отсутствует у рыб, которые дышат воздухом. У воздушнорыбных рыб P_{CO_2} внутренней среды значительно выше, чем у родственных им рыб с водным дыханием, поэтому ярко выраженный эффект Рута сильнее угнетает способность гемогло-

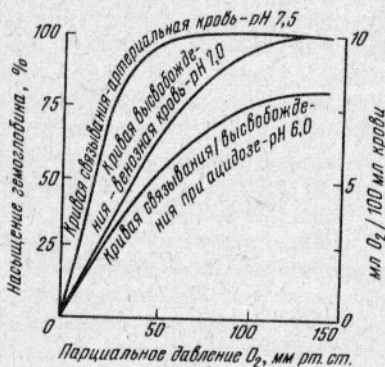


Рис. 26. Типичные кривые связывания и высвобождения кислорода гемоглобином костистых рыб. Дioxid углерода уменьшает кислородную емкость

бина переносить кислород. В общем гемоглобины рыб характеризуются чувствительностью к CO_2 , поскольку эффект Бора у них наблюдается при таких низких уровнях CO_2 , которые сравнимы с уровнями CO_2 у дышащих воздухом наземных животных.

Содержание газа в крови

Кривые диссоциации, представленные выше, характеризуют общий возможный ряд величин содержания оксигемоглобина. Однако кровь не всегда полностью насыщается кислородом при прохождении через жабры и редко целиком лишается кислорода в венах. Кроме того, концентрация гемоглобина в крови различна у разных рыб и даже в разных красных кровяных клетках одной и той же рыбы содержание гемоглобина может варьировать. Из этих переменных содержание гемоглобина (Hb) в отдельных клетках наименее вариабельно, поэтому гематокрит (ГК) (называемый также уплотненным клеточным объемом) может быть использован вместо концентрации гемоглобина в соответствии с уравнением $\text{Hb} = 0,424 + 0,289 \text{ГК}$. Возможное затруднение состоит в том, что объем красных клеток увеличивается в присутствии CO_2 , поэтому гематокрит венозной крови может быть несколько выше, чем артериальной, даже если концентрация гемоглобина или число клеток остаются постоянными.

У некоторых полярных рыб гемоглобина нет и кислород переносится исключительно в растворенном состоянии в плазме — ситуация, которая возможна благодаря низкой интенсивности обмена и высокой растворимости кислорода при исключительно низких температурах (Holeton, 1974). У этих рыб максимум содержания кислорода в крови может быть полностью предсказан по растворимости.

Сродство гемоглобина с кислородом меняется в пределах, ограниченных двумя кривыми, показанными на рис. 27. Незначительные изменения содержания O_2 или отсутствие таковых наблюдаются в процессе переноса O_2 как в артериях, так и в венах (точки на концах кривых связывания и высвобождения). Кровь никогда не бывает полностью свободна от кислорода. Например, у лососевых рыб венозная кровь остается насыщенной кислородом более чем на 50%. Влияние эффекта Бора весьма наглядно в этом гипотетическом случае (см. рис. 27). Если значение P_{O_2} постоянно при 25 мм рт. ст. в отсутствие эффекта Бора ($P_{\text{CO}_2} = 0$ мм рт. ст.), гемоглобин отдаст не более 35% связанного им O_2 . При наличии эффекта Бора ($P_{\text{CO}_2} = 8$ мм рт. ст.) гемоглобин отдаст около 65% связанного O_2 — примерно вдвое больше, чем в предыдущем случае. Что касается эффекта Рута, то он полезен главным образом при секреции газа в плавательный пузырь и может оказать даже отрицательное влияние при сравнительно высоком (для рыб) P_{CO_2} , как у дышащих воздухом животных.

До сих пор мы не касались объема O_2 , переносимого гемоглобином.

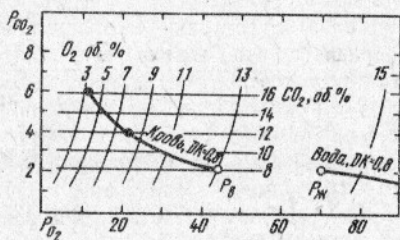
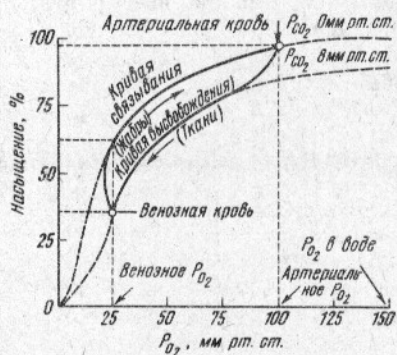


Рис. 27. Схема функционирования гемоглобина (см. рис. 26)

Рис. 28. Схема газообмена между кровью и водой для скумбрии

Его следует определять для каждой отдельной рыбы исходя из характеристик и содержания гемоглобина. Зная кислородную емкость определенного гемоглобина, легко рассчитать максимальную емкость при 100%-ном насыщении, добавив, например, вторую вертикальную шкалу к рис. 26 и 27. В таком случае количество O_2 может быть получено либо в относительных (% насыщения), либо в абсолютных (объемы, рассчитанные для температуры $0^\circ C$ и давления 1 ат) величинах.

Все эти парциальные давления и объемы могут быть теперь нанесены на графике (рис. 28). Для примера, используя данные по скумбрии, у которой 100%-ное насыщение эквивалентно 12 об.% (12 мл O_2 /100 мл крови), можно построить одну кривую, которая заменяет все кривые связывания и высвобождения, показанные на рис. 27. Объемы O_2 и CO_2 , как и их парциальные давления, можно легко найти в любой точке на этой кривой. При определении объемов CO_2 дыхательный коэффициент (ДК) принят равным 0,8. Это означает, что только 80% потребленного кислорода идет на образование CO_2 . Подобная кривая может быть построена для вдыхаемой и выдыхаемой воды. Сходные графики можно построить для любой рыбы, если известны парциальные давления и объемы газов. Поскольку эти измерения довольно затруднены, таких графиков мало. Представленные данные, по-видимому, типичны для активных рыб с интенсивным потреблением кислорода. Лососевые рыбы имеют несколько меньшую кислородную емкость крови — обычно в пределах 8—10 мл O_2 /100 мл. Еще менее активные рыбы, такие, как звездчатая камбала, имеют кислородную емкость крови, равную 3—6 мл O_2 /100 мл крови. Полярная ледяная рыба, у которой нет гемоглобина, должна иметь кислородную емкость крови в пределах 0,8—1,0 мл O_2 /100 мл при нормальных температурах окружающей среды, близких к температуре замерзания, так как такова растворимость O_2 при этих температурах.

Регуляция содержания кислорода в крови в настоящее время неясна. Содержание кислорода в артериальной и венозной крови лососей довольно постоянно при широком диапазоне колебаний концентрации

кислорода во внешней среде, и для поддержания этой стабильности требуется сложная регуляция скоростей вентиляции жабр и кровообращения. Сенсорная система, используемая для контроля этой регуляции, не изучена, но она, вероятно, сложна. Лососевые, по-видимому, относятся к числу рыб, регулирующих содержание кислорода в крови. У рыб, не способных к такой регуляции, содержание кислорода в крови снижается пропорционально его уменьшению в окружающей среде. Звездчатая камбала регулирует содержание кислорода в крови достаточно эффективно до уровня P_{O_2} во внешней среде, равном 50 мм рт. ст. (Watters and Smith, 1973).

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ УСЛОВИЙ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА ДЫХАТЕЛЬНУЮ СИСТЕМУ

Повышенная активность

Полное отсутствие какой-либо активности у рыбы невозможно, но во многих случаях активность возрастает по сравнению с обычной. Повышенная активность означает повышенную потребность в кислороде, что вызывает ответную реакцию и дыхательной, и кровеносной систем для доставки повышенных количеств кислорода. У нерки при 15°C потребление кислорода может увеличиться в 10 раз по сравнению с устойчивым минимумом (Brett, 1964).

Механизмов, с помощью которых рыба справляется с повышенными потребностями в кислороде, несколько. Объем перекачиваемой сердцем крови и скорость вентиляции жабр увеличиваются. При активном поступательном плавании некоторые рыбы, например лососи, прекращают прокачивание и используют напорную вентиляцию, частично приоткрывая рот. Напорная вентиляция также требует затрат энергии, как и прокачивание, поскольку открытый рот увеличивает сопротивление и усилия, затрачиваемые на плавание по сравнению с плаванием с закрытым ртом. Однако некоторые рыбы (включая тунцов и менхэден), которые постоянно находятся в движении, также обычно используют напорную вентиляцию, а это заставляет предполагать, что напорная вентиляция имеет биоэнергетическое преимущество перед прокачиванием.

У рыб обнаружены весьма тонкие приспособления к активности. Фактор переноса, который определяется как отношение потребления кислорода рыбой к градиенту кислорода между водой и кровью в жабрах, во время плавания может возрастать в 5 раз. Механизм их приспособлений может включать увеличение площади поверхности жабр, уменьшение расстояния диффузии между водой и кровью, изменение скоростей химических реакций между кислородом и диоксидом углерода.

Гипоксия

Изменения, связанные с пониженным P_{O_2} во внешней среде, сходны, но не идентичны с теми, которые происходят при увеличении активности. У форели частота сокращений сердца при гипоксии уменьшается, в то время как ударный объем крови возрастает, поддерживая объем перекачиваемой сердцем крови приблизительно постоянным. Вентиляционный объем увеличивается до достижения некоторого минимального P_{O_2} в крови, далее и вентиляция, и потребление кислорода уменьшаются в связи с тем, что компенсационные механизмы перестают действовать. Фактор переноса частично возрастает из-за снижения P_{O_2} в венах. Активность рыб при этом часто возрастает, так как они стремятся выйти из области с недостатком кислорода. Активность, вентиляция жабр и частота сокращений сердца у лососей могут внезапно уменьшиться при низких P_{O_2} с одновременной потерей равновесия (рыбы переворачиваются брюшком вверх). Автор полагает, что рыбы в это время могут потерять сознание и их активность может снизиться до рефлекторных урвней.

Повышенные температуры

Повышенная температура увеличивает интенсивность обмена и снижает растворимость кислорода в воде. При резком повышении температуры потребности в кислороде увеличиваются, а содержание его в воде уменьшается. Бретт (Brett, 1964) полагал, что полученные им результаты — максимальные. Поддерживаемые скорости плавания (которые обусловлены дыхательной способностью рыб) ограничиваются при температуре ниже $15^{\circ}C$ и снижаются в связи с дефицитом кислорода в воде при температуре выше $15^{\circ}C$. Он показал, что максимальные поддерживаемые скорости рыб могут быть значительно увеличены, если содержание кислорода в воде повысить путем пересыщения.

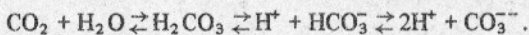
УЧАСТИЕ ДЫХАНИЯ В РЕГУЛЯЦИИ pH

У млекопитающих контроль за pH и содержанием CO_2 в крови включает изменение скорости вентиляции, но у рыб это не так. Это объясняется тем, что ни в водной среде, ни в крови рыб не содержится большого количества CO_2 , поэтому регуляторная система, основанная на уровнях CO_2 , должна либо реагировать на очень незначительные изменения P_{CO_2} , либо только на редкие, относительно заметные изменения P_{CO_2} . Ни один из этих путей не является достаточно удовлетворительным для рыб.

В связи с этим в регуляции pH у рыб при дыхании участвует скорее ион бикарбоната, чем CO_2 . Эти два соединения, однако, тесно взаимосвязаны.

Подкисление

Подщелочивание



Это означает, что диоксид углерода обратимо реагирует с водой с образованием ионов водорода и бикарбонатов. Ионы бикарбоната преобладают как в плазме крови рыб, так и в морской воде (обе среды слегка щелочные) и обычно образуют небольшое количество карбоната (CO_3^{2-}). Добавление в среду CO_2 или удаление HCO_3^- делает ее более кислой. Эти реакции в норме протекают довольно медленно, но значительно ускоряются ферментом карбоангидразой, которая присутствует в жаберном эпителии и красных кровяных клетках. Диоксид углерода может выделяться через жабры рыб как в виде молекулярной CO_2 , так и в виде HCO_3^- . При выделении в виде HCO_3^- она чаще обменивается на Cl^- для поддержания электролитного статуса жаберных мембран.

Рыбы регулируют эту систему разными способами. В результате повышения артериального P_{CO_2} , например при усиленной мышечной активности, возрастают скорость вентиляции и уровень экскреции CO_2 . Если повышение артериального P_{CO_2} является результатом повышенного P_{CO_2} внешней среды, то pH крови несколько снижается, поскольку артериальное P_{CO_2} остается повышенным, но затем pH восстанавливается в результате увеличения содержания HCO_3^- в плазме. Таким же образом реакция крови становится более щелочной с понижением температуры отчасти из-за сходных изменений pH воды с температурой. Повышенная щелочность крови сопровождается увеличением содержания в ней HCO_3^- , в то время как артериальное P_{CO_2} остается неизменным (Randall, 1974, 1975).

ДРУГИЕ ОРГАНЫ, СВЯЗАННЫЕ С ДЫХАНИЕМ

Псевдобранхии

Псевдобранхии — это структура, сходная с жабрами, иногда покрытая мембраной или даже редуцированная и внешне похожая на железу, которая встречается внутри жаберных покровов многих, но не всех костистых рыб. Как филогенетическая, так и физиологическая ее роль до сих пор не изучена. Преимущественно псевдобранхии встречаются у морских видов. Поскольку многие семейства костистых рыб имеют и морских, и пресноводных представителей, это означает, что некоторые близкородственные виды отличаются друг от друга наличием или отсутствием псевдобранхий.

Псевдобранхия не является дыхательным органом, поскольку питающая ее кровь уже прошла через жабры. Артерия, которая отходит от первой жаберной дуги, делает петлю вперед, а затем назад внутри жаберной крышки, пока не достигнет псевдобранхии. Кровь, выходящая из псевдобранхии, идет к сосудистой железе (оболочке) глаза, а затем в вены, отводящие кровь от головы.

Объяснения функционального назначения псевдобранхии в большинстве своем умозрительны, хотя имеются некоторые весьма интересные факты. При хирургическом удалении псевдобранхий покровы тела у некоторых видов рыб темнеют, а после инъекции экстракта псевдобранхий на время светлеют. То же самое наблюдается при прекращении доступа крови к псевдобранхиям (Parry and Holliday, 1960). Обнаружено также, что при отсутствии псевдобранхий происходит дегенерация сосудистой железы глаза, и наоборот. Это и понятно, поскольку эти органы последовательно связаны между собой и удаление любого из них прекращает кровоснабжение другого и вызывает его дегенерацию. При этом, по-видимому, также уменьшается снабжение кровью сетчатки глаза, что вызывает, вероятно, слепоту и потемнение тела рыб. В крови, выходящей из псевдобранхий, содержится больше карбоангидразы, чем в поступающей в орган крови, и это позволяет предположить, что псевдобранхии могут быть вовлечены в регуляцию рН крови через обмен ионов. Вместе с тем в псевдобранхиях пластиножаберных рыб нет карбоангидразы как и сосудистой железы. В более ранних работах было показано, что удаление псевдобранхий или введение ингибитора карбоангидразной активности снижает способность газовой железы секретировать газ в плавательный пузырь у фундулюса (*Fundulus*), но не оказывает никакого влияния на окуна (*Perca*).

Сосудистая железа

Сосудистая железа — это подковообразная структура, окружающая зрительный нерв на задней (срединной) поверхности глазного яблока. В ней имеются капиллярные петли, сходные с петлями секретирующей газ железы плавательных пузырей закрытопузырных рыб, и она снабжается кровью псевдобранхий. Большинство рыб, обладающих сосудистой железой, имеют также и псевдобранхии. Некоторые рыбы, имеющие сосудистую железу, не имеют псевдобранхий или имеют псевдобранхии, но не обладают сосудистой железой, а некоторые рыбы не имеют ни того, ни другого органа. Миксины, миноги, акулы и скаты, химеры и многие примитивные рыбы, такие, как панцирные шуки, целоканты и осетры, не имеют сосудистой железы. Ильная рыба, по-видимому, является исключением среди примитивных групп рыб, поскольку у нее сосудистая железа есть. Наличие или отсутствие сосудистой железы у рыб в зависимости от их таксономического положения мало помогает в понимании ее физиологической функции. Заметна определенная тенденция, заключающаяся в том, что, как и в случае с псевдобранхиями, сосудистая железа чаще встречается у представителей морских семейств рыб, чем у пресноводных (Wittenberg and Haedrich, 1974).

Сосудистой железе приписывается ряд функций. Было проведено несколько измерений P_{O_2} в жидкости непосредственно перед сетчаткой, которые дали величину 400 мм рт. ст. (атмосферное $P_{O_2} = 150$ мм рт. ст.).

Такие высокие значения P_{O_2} могут наблюдаться в противоточной системе типа той, которая и обнаружена в газовой железе. Однако при проведении таких измерений возможны ошибки, и необходимость столь высоких значений P_{O_2} (даже с учетом того, что сетчатка глаза имеет высокую интенсивность потребления O_2) вызывает сомнения. Виттенберг и Хедрих (Wittenberg and Haedrich, 1974) сделали вывод, что сосудистая сеть, которая участвует в обмене HCO_3^- и Cl^- (при участии карбоангидразы) в псевдобранхии, предназначена для получения больших объемов (необязательно парциального давления) кислорода в сетчатке без какого-либо увеличения P_{CO_2} .

Плавательный пузырь

С помощью плавательного пузыря достигается нейтральная плавучесть, или гидростатическое равновесие. Этот орган уравнивает удельные веса тела рыбы и окружающей среды. Без плавательного пузыря типичная рыба примерно на 5% тяжелее воды. Подсчитано, что нейтральная плавучесть экономит от 5% (при больших скоростях плавания) до 60% (при медленном плавании) плавательных усилий, которые в противном случае были бы затрачены на создание подъемной силы. Плавучесть, создаваемая воздухом, безусловно, уменьшается с глубиной по мере сжатия воздуха до тех пор, пока его удельный вес не становится равным приблизительно 0,7 на глубине 7000 м. Даже при удельном весе 0,7 плавательный пузырь обеспечивает рыбе большую плавучесть, чем, допустим, жиры, удельный вес которых составляет примерно 0,9, поэтому плавательный пузырь полезен даже на больших глубинах.

К рыбам, которые обходятся без плавательного пузыря, относятся быстроплавающие пелагические и обитающие, как правило, на дне виды. Такие донные рыбы, как морской язык, камбалы, керчаки и др., должны иметь достаточную массу тела, чтобы их не сносило при подвижке грунтов или приливными течениями. Тунцам приходится быстро опускаться из поверхностных вод на относительно большую глубину за кальмарами, поэтому им было бы трудно регулировать объем плавательного пузыря. Кроме того, плавательный пузырь увеличивает лобовое сопротивление при плавании, что связано с возрастанием площади поперечного сечения тела, а этот фактор, вероятно, является наиболее важным при высоких скоростях плавания, характерных для тунцов.

Рыб, имеющих плавательный пузырь, делят на открытопузырных и закрытопузырных. У открытопузырных рыб плавательный пузырь тонкостенный, пленчатый и связан с пищеводом воздушным протоком ductus pneumaticus. Этот тип плавательного пузыря у примитивной лопастеперой рыбы затем развился в легкие земноводных и современных двоякодышащих рыб, у которых газ поступает в пузырь и выходит из него (если необходимо, то быстро) через ductus pneumaticus. Лососевые рыбы — типичные открытопузырные.

У закрытопузырных рыб плавательный пузырь толстостенный и газ поступает в него и выходит довольно медленно через кровь, протекающую в специальных секреторной и реабсорбционной газовых железах. К типичным закрытопузырным рыбам относятся морские окуни, мерлуза и трескообразные рыбы. У некоторых рыб, например у карпа, сомов и пресноводных угрей, имеются и газовая железа, и ductus pneumaticus, хотя у взрослых особей некоторых видов рыб проток может атрофироваться и не функционировать.

Сочетание физических и химических процессов, которые позволяют секреторной сети (газовой железе) переносить газ против высокого градиента давления, стало понятно только недавно (рис. 29). Во-первых, капилляры газовой железы образуют крутоизогнутые или противоточные петли. Чем больше поверхность противоточного обмена, тем более высокий градиент давления газа может быть создан в этих петлях. Во-вторых, секреция молочной кислоты в кровь, происходящая в петлях капилляров, заставляет гемоглобин отдавать кислород в плазму крови. Этот дополнительный кислород приводит к пересыщению плазмы. Избыточный кислород диффундирует с венозной стороны противоточной системы на артериальную, создавая еще большее пересыщение плазмы при последующем подкислении крови, поступающей в петли капилляров. Повышенный уровень пересыщения усиливает диффузию кислорода в поступающую артериальную кровь до тех пор, пока P_{O_2} не превысит гидростатическое давление. Как только с помощью противоточной системы создается достаточное давление, кислород начинает диффундировать в плавательный пузырь и часто образует пузырьки газа на поверхности газовой железы.

Даже при образовании пузырьков газа секреция газа происходит относительно медленно — для заполнения плавательного пузыря, из которого экспериментальным путем удаляли газ, требуется минимум несколько часов, а иногда несколько дней до тех пор, пока рыба вновь не обретет нейтральную плавучесть. Рыба, обладающая нейтральной плавучестью в привычных для нее условиях обитания, не может совершать значительных и быстрых вертикальных перемещений, особенно в верхние слои воды. Александер (Alexander, 1967) подсчитал, что, как только положительная плавучесть плавательного пузыря превысит приблизительно 1% массы тела (дополнительное расширение плавательного пузыря примерно на 20%), рыба начинает всплывать к поверхности быстрее, чем она может плыть вниз.

Противоточный механизм секреторной сети газовой железы был открыт в 1930–1950 гг. при изучении плавательных пузырей закрытопузырных рыб, но отдельные детали не были ясны до недавних пор.

Отдача половины связанного кислорода при подкислении (off-эффект Рута) происходит за 0,5 с, обратный процесс (on-эффект Рута) — за 20–30 с. Если бы связывание кислорода при диффузии молочной кислоты через противоточную поверхность происходило так же быстро,

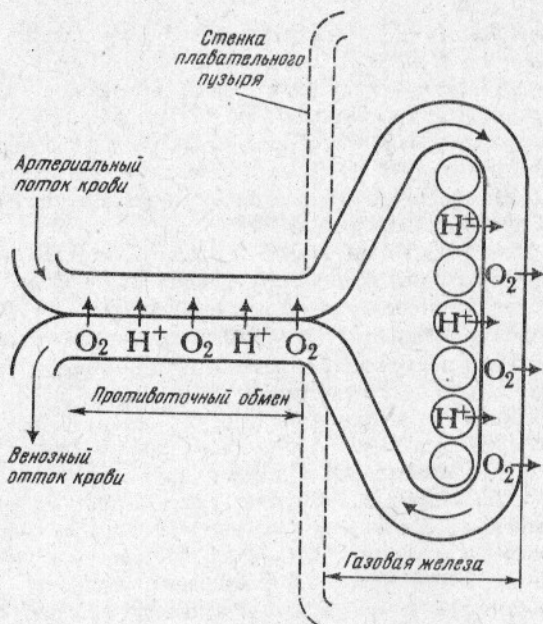


Рис. 29. Схема капиллярных петель в газовой железе (чудесной сети)

как и отдача кислорода, то высокого давления кислорода не возникало. Рассчитано, что при медленно протекающем оп-эффекте и противоточных петлях длиной до 1 см в плавательный пузырь может переноситься кислород до достижения в пузыре P_{O_2} в 3000 ат при P_{O_2} во внешней среде 0,2 ат. Ни одна рыба на самом деле ничего подобного не делает, потому что для этого она должна была бы обитать на глубине 30 000 м, а таких глубин нет ни в одном океане.

Секреторная сеть имеет ряд особенностей. Во-первых, молочная кислота в норме образуется большинством клеток, когда они испытывают недостаток кислорода, но эпителиальные клетки газовой железы образуют молочную кислоту при высоких уровнях P_{O_2} . Во-вторых, вначале плавательный пузырь заполняется в основном кислородом, а позднее в нем могут содержаться различные другие газы. Азот может секретироваться так же, как кислород, поскольку повышенное содержание молочной кислоты уменьшает его растворимость в плазме и приводит к пересыщению (этот процесс называется высаливанием). Однако максимально допустимое P_{N_2} ограничено, поэтому по газовому составу вновь наполненные плавательные пузыри у рыб, обитающих в поверхностных слоях воды, сходны с атмосферным воздухом, а у рыб, обитающих на больших глубинах, в плавательных пузырях содержится больше

кислорода. После пребывания в течение нескольких недель на глубине в плавательном пузыре сигов содержался почти чистый азот, что предполагает реабсорбцию кислорода из плавательного пузыря. В плавательных пузырях других видов рыб в значительных количествах были обнаружены диоксид углерода и аргон. По сравнению с газовой секрецией реабсорбция газа из плавательного пузыря — процесс несложный. В связи с тем что градиент диффузии всегда направлен наружу, любая неподкисленная кровь выносит газ. Поэтому в задачу реабсорбционной железы (называемой также овалом) входит не столько ускорение переноса газа, сколько предотвращение чрезмерной его потери.

По форме реабсорбционные железы могут быть различными, но большинство их имеет подвижную механическую преграду для предотвращения попадания газа на то место, где происходит реабсорбция. Некоторые рыбы, например мерлуза, имеют сократимую мембрану, которая, как занавес, закрывает реабсорбционную железу. У морского окуня реабсорбционная железа находится в своеобразном кармане, расположенном на конце плавательного пузыря. У пресноводных угрей реабсорбционная железа находится в ductus pneumaticus на некотором расстоянии от самого плавательного пузыря. Строение плавательного пузыря закрытопузырных рыб весьма разнообразно, особенно это касается их реабсорбционной железы.

Воздушнодышащие рыбы

Если в воде содержится мало кислорода или воды становится недостаточно, рыбы начинают дышать воздухом. Воздушное дыхание наблюдается у многих групп рыб, хотя чаще это бывает в условиях тропического климата. Рыбы различных семейств используют разные структуры для дыхания воздухом. Переход на воздушное дыхание вызывает изменения в строении тела и порождает ряд трудностей, например обсыхание и увеличение содержания CO_2 во внутренней среде, поэтому многие рыбы дышат воздухом только с перерывами. Вместе с тем некоторые рыбы, например австралийский рогозуб, дышат воздухом, хотя факторы внешней среды их к этому никак не побуждают. Видимо, имеются еще какие-то причины, заставляющие рыб переходить на воздушное дыхание.

Структуры для воздушного дыхания у рыб разнообразны. Во-первых, у большинства рыб жабры слипаются на воздухе и неэффективно осуществляют газообмен. Некоторые рыбы (например, пресноводные угри) имеют дополнительные структуры, которые поддерживают жабры вне воды, но у большинства дышащих воздухом рыб помимо жабр имеются другие структуры для газообмена на воздухе. Жабры у них редуцируются или полностью утрачиваются. К таким структурам относится плавательный пузырь открытопузырных рыб. Современные двоякдышащие рыбы также используют плавательный пузырь в качестве лег-

кого. У электрического угря из бассейна Амазонки в ротовой полости имеются складки, которые увеличивают эффективность вентиляции. Встречаются увеличенные дыхательные поверхности в задней части ротовой полости и под жаберными крышками, в том числе карманообразные углубления и различные древовидные или коралловидные образования, увеличивающие площадь дыхательных поверхностей. Многие рыбы с такими "воздушными жабрами", включая бойцовых рыбок, которых разводят любители тропических рыб, являются облигатными воздушнодышащими рыбами, которые задыхаются в воде, если их лишить доступа воздуха.

Некоторые рыбы в процессе газообмена заглатывают воздух. Одна из проблем, с которыми сталкиваются дышащие воздухом рыбы, помимо необходимости создания новой дыхательной поверхности и предотвращения обсыхания, заключается в накоплении в организме CO_2 . В воде CO_2 проходит через жабры в растворенном состоянии при очень низких P_{CO_2} . На воздухе удаление CO_2 зависит только от диффузии, и P_{CO_2} в крови рыб значительно возрастает (25—40 мм рт. ст.). Этой проблемы не существовало бы, если у гемоглобина рыб был слабо выражен или отсутствовал эффект Бора и не было эффекта Рута (см. рис. 27). При их отсутствии способность гемоглобина переносить кислород была бы подавлена настолько, что он стал бы практически бесполезным. У гемоглобина большинства исследованных дышащих воздухом рыб эффекты Бора и Рута слабо выражены или отсутствуют. Уровни P_{CO_2} в крови двоякдышащих рыб значительно возрастают, а экскреция CO_2 , как предполагается, осуществляется через кожу, так как в ней обнаружено высокое содержание карбоангидразы. Одна из причин, почему некоторые дышащие воздухом рыбы возвращаются в воду через короткие интервалы времени, — необходимость удаления накопившегося диоксида углерода.

К другим проблемам относится необходимость адаптации характера кровотока, с тем чтобы кислород оставался непосредственно в ткани. У двоякдышащих рыб, например, оксигенированная кровь из плавательного пузыря поступает в сердце, а затем главным образом через переднюю жаберную дугу (которая лишена способности осуществлять газообмен) идет к остальным органам тела. Если оксигенированная кровь проходит через нормальные жабры при P_{O_2} в воде ниже, чем в крови, кровь будет отдавать кислород в воду. Ряд проблем связан с необходимостью уменьшить смешивание оксигенированной венозной крови от нового (связанного с воздушным дыханием) органа газообмена с венозной кровью от других частей тела. Некоторые дышащие воздухом рыбы почти полностью разделяют оксигенированную и неоксигенированную венозную кровь подобно тому, как это делают млекопитающие. Вместе с тем контроль водного и воздушного дыхания у рыб, по-видимому, еще смешанный, что приводит иногда к неадекватным реакциям одной из двух систем. Дополнительная информация по воздушному дыханию рыб содержится в обзорах Йохансена (Johansen, 1986, 1970).

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Пищеварение — это комбинация механических и химических процессов, с помощью которых потребленная пища разрушается и разделяется на компоненты, одни из которых абсорбируются кровью, а другие остаются в пищеварительном тракте до тех пор, пока не выведутся в виде фекалий. Процессы пищеварения у рыб подробно не исследованы, но имеющиеся весьма фрагментарные сведения позволяют предполагать, что в этом отношении рыбы сходны с другими позвоночными. В обзоре Капура с сотрудниками (Karoo et al., 1975) рассматриваются различные детали пищеварения у разных видов рыб, в основном лососевых. Несмотря на общий для позвоночных тип пищеварения, у рыб отмечено множество различий, связанных с разнообразием поедаемой ими пищи. Отдельные приспособления у рыб, вероятно, не свойственны наземным позвоночным, поскольку некоторые виды пищи встречаются только в водной среде, к ним относятся, например, кораллы, потребляемые рыбами-попугаями, или гребневики, поедаемые океанической луной-рыбой. Вместе с тем большинство рыб, хотя в норме и поедают какой-то один вид пищи, могут при его отсутствии легко переключаться на другой вид. Слишком высокая специализация в питании может оказаться опасной для выживания видов.

Несмотря на то что структуры, предназначенные для питания и пищеварения, у рыб чрезвычайно разнообразны, возможно сделать некоторые обобщения. Большинство рыб можно разделить на растительноядных, всеядных и плотоядных. Большинство растительноядных рыб питаются довольно ограниченным набором растений и часто имеют специальные структуры для пережевывания пищи, чтобы извлечь максимум питательных веществ из этого корма. Питание детритом (смесь минерального осадка, разлагающегося органического вещества и бактерий) можно условно отнести к категории растительноядного питания. Всеядные рыбы имеют смешанные рационы и минимально специализированные структуры. Часто они поедают мелких беспозвоночных. Плотоядные рыбы потребляют более крупных беспозвоночных и других рыб и могут специализироваться на питании некоторыми отдельными группами животных, например насекомыми, двусторчатками моллюсками, но это предпочтение может меняться в зависимости от сезонной доступности отдельных типов кормов. Некоторые рыбы голодают зимой и в период размножения. Растительноядных, всеядных и плотоядных рыб можно обнаружить среди рыб одного семейства, из чего явствует, что структуры, предназначенные для питания, подвержены адаптации и легко меняются, по крайней мере, в ходе эволюции.

Другим обобщением является то, что длина пищеварительного тракта

Таблица 11. Относительная длина кишечника (длина кишечника/длина тела) некоторых видов рыб двух семейств в зависимости от характера питания (Капоор et al., 1975)

Вид	Характер питания	Относительная длина кишечника
<i>Харациновые</i>		
<i>Pyrhulina filamentosa</i>	Насекомые	1,0
<i>Hydrocyon forskalii</i>	В основном плотоядные	0,8
<i>Xenocharax apilurus</i>	Растения и беспозвоночные	2,0
<i>Distichodus niloticus</i>	Растения и детрит	2,8
<i>Citharinus congicus</i>	Микроскопические организмы	4,0
<i>C. citharus</i>	" "	До 7,5
<i>Карповые</i>		
<i>Elopichthys bambusa</i>	Плотоядная	0,6
<i>Gobio gobio</i>	Беспозвоночные	0,8
<i>Barbus ticto</i>	Беспозвоночные, растения	1,6
<i>Stenopharyngodon idella</i>	Растения	2,5
<i>Garra dembensis</i>	Водоросли, беспозвоночные	4,5
<i>Varicorhinus heratensis</i>	Водоросли, детрит	До 7,5
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Фитопланктон	13
<i>Labeo niloticus</i>	Водоросли, детрит	16,9

рыб зависит от их рациона — растительноядные рыбы имеют более длинный пищеварительный тракт, чем плотоядные. Длина пищеварительного тракта, по-видимому, больше связана с количеством неперевариваемых веществ в пище рыб, чем с их растительным или животным происхождением. Рыбы, которые потребляют в больших количествах ил, имеют такой же длинный пищеварительный тракт, как и растительноядные рыбы. Типичная длина пищеварительного тракта некоторых рыб, относящихся к двум семействам, представлена в табл. 11.

Помимо рационов на длину пищеварительного тракта влияют и другие факторы. Кишечники со складками или другими приспособлениями для увеличения площади поверхности обычно короче, чем у родственных видов рыб с простым трубчатым строением. Длина пищеварительного тракта может меняться у каждой отдельной особи с возрастом, хотя эти возрастные различия могут быть связаны с изменением рационов. При обильном кормлении длина пищеварительного тракта у выращиваемых особей длиннее, чем при скудном. Длина пищеварительного тракта у некоторых рыб может изменяться по сезонам в зависимости от доступности и характера пищи. Таким образом, кишечник способен адаптироваться ко многим факторам.

АНАТОМИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Ниже несколько подробнее рассмотрена макроскопическая и микроскопическая анатомия пищеварительного тракта, поскольку пищеварительные функции тесно связаны с анатомией.

Рот и зубы

По форме рта рыб можно разделить на две большие группы, внутри которых имеется множество вариантов. У первой группы рыб рот представляет собой большое входное отверстие, вытянутое по сторонам головы. Александер (Alexander, 1967) охарактеризовал такой растянутый тип рта как характерный для хищников, что позволяет им захватывать жертву поперек тела. Типичными примерами рыб с таким ртом являются барракуда, щуки, лососи, окуни и др. Для рыб второй группы характерен маленький трубчатый рот, который идеально приспособлен для всасывания. Чем меньше ротовое отверстие, тем больше скорость вдыхания определенного объема воды. Увеличение скорости потребления через ротовую полость воды облегчает питание рыб зоопланктоном до того момента, пока ротовое отверстие не станет настолько узким, что кормовые объекты будут в нем застревать. Ярким примером рыб с трубчатым ртом являются морские коньки и морские иглы, являющиеся родственными представителями сем. Syngnathidae. Сельдь имеет пропорционально несколько большее ротовое отверстие, чем морские коньки, но кости у нее сцелены таким образом, что губы при открывании рта могут выдвигаться вперед и оставаться в таком положении при закрытии. Таким образом, сельдь может выдвигать рот и одновременно засасывать зоопланктон.

Рыбы имеют значительно большее разнообразие зубов и связанных с ними структур, чем любая другая группа позвоночных, поэтому здесь может быть дан лишь их краткий обзор. В ротовой полости зубы (если они имеются) прикреплены к костям челюстей и головы. Они жестко закреплены (в некоторых редких случаях зубы подвижны) и называются по кости, на которой они закреплены. Так верхнечелюстные зубы находятся на верхнечелюстных костях по переднему краю рта, нёбные и сошниковые зубы называются по соответствующим костям на нёбе, а язычные зубы расположены на языке, который у большинства костистых рыб, как правило, костный и малоподвижный. Большинство этих зубов служит для поимки и удержания жертвы, и обычно они небольших размеров. Большие зубы мешают или требуют шире раскрывать рот. Большинство хищных рыб заглатывают свою добычу целиком. Пирания и рыба-попугай являются исключением, поскольку они обладают хорошо развитыми приспособлениями для откусывания мяса и кораллов.

Зубы, расположенные в задней части рта (глотка и жаберная полость), несколько отличаются от тех, которые имеются в его передней

части. Они часто прикреплены к верхним или нижним концам жаберных дуг. Верхние зубы часто представляют собой пару твердых дисков на мягком небе. Эти глоточные образования, называемые также небными органами, у таких рыб, как мерлуза, могут двигаться взад и вперед независимо друг от друга для проталкивания добычи в желудок. У других рыб небные органы могут служить поверхностями для перемалывания пищи, они могут также выделять слизь в качестве смазки. Зубы на нижних концах жаберных дуг обычно служат для перемалывания растительной пищи. Эти зубы могут представлять собой пару сложно устроенных глоточных зубов, как, например у карпов, которые являются в основном растительноядными рыбами, или у судака, у которого эти зубы используются для раздавливания и перетиранья раковин моллюсков. Рыбы, имеющие глоточные зубы, в некоторых случаях могут пережевывать пищу на небных органах.

У рыб имеются многочисленные вспомогательные органы для переработки пищи (клапаны, мембраны, органы вкуса, образующие слизь органы, вспомогательные дыхательные структуры, жаберные тычинки и др.). Эти структуры обычно связаны с особенностями пищевого поведения рыб, хотя роль некоторых из них (например, эпибранхиального органа) до сих пор неясна. Более подробные сведения содержатся в работе Капура с соавторами (Капоор et al., 1975).

Пищевод

У большинства рыб пищевод представляет собой короткий широкий проход, соединяющий ротовую полость и желудок. У безжелудочных рыб он переходит непосредственно в кишечник или кишечный мешок (называемый иногда вторичным желудком), который выполняет примерно те же функции, что и настоящий желудок. Функции пищевода, помимо пропускания пищи, немногочисленны. В нем были обнаружены вкусовые луковицы и могут быть многочисленными продуцирующие слизь клетки. Здесь имеется несколько слоев мышц, которые у пресноводных развиты больше, чем у морских рыб. Это отличие определяется необходимостью для пресноводных рыб ограничить до минимума проникновение воды в процессе заглатывания пищи, так как попадание дополнительных количеств воды для этих рыб невыгодно с точки зрения осморегуляции в противоположность морским рыбам, которые часто пьют морскую воду.

Желудок

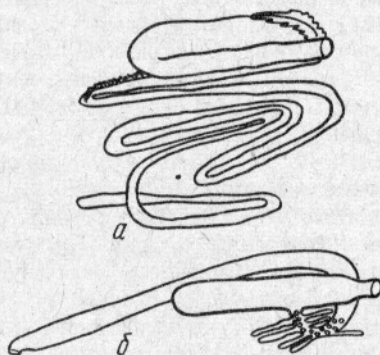
Величина желудка у рыб обычно связана с характерными интервалами между приемами пищи и с размерами пищевых частиц. Рыбы, поедающие крупную добычу через продолжительные интервалы времени, имеют большой желудок, а те, которые потребляют мелкие кормовые организ-

мы (т. е. микрофаги) более или менее часто, имеют небольшой желудок, или он у них вообще отсутствует. Рыбы тех таксономических групп, в которых наследственно безжелудочные виды позднее вновь стали макрофагами, могут иметь кишечные мешки, похожие на желудок, но не вырабатывающие пепсин и кислоты. У безжелудочных рыб содержимое во всем пищеварительном тракте имеет щелочную реакцию независимо от наличия кишечных мешков.

Есть несколько гипотез для объяснения эволюционных основ развития безжелудочных видов рыб. Дефицит ионов Cl^- в пресной воде может затруднять их получение для создания кислой среды в желудке пресноводной рыбы. Если в рацион рыб входят раковины моллюсков с высоким содержанием CaCO_3 , то для его окисления сначала понадобятся большие количества HCl , а затем щелочи для нейтрализации кислоты, что, вероятно, связано с очень высокими энергетическими затратами. У морских рыб заглатывание воды (которая имеет щелочную реакцию) в целях осморегуляции может также затруднить создание кислой среды в желудке. У рыб-микрофагов, потребляющих большие количества неудобоваримых веществ, время задерживания пищи в желудке в связи с этим может быть очень коротким. Все эти гипотезы, по-видимому, верны для определенных видов рыб, хотя ни одна из них не была доказана окончательно.

Пищеварительные тракты двух видов рыб, показанных на рис. 30, довольно различны. Пищеварительный тракт харациновой рыбы представляет собой непрерывную трубку, и желудок в этом случае, возможно, является простым расширением переднего конца тракта. У лососевых кишечник соединяется с желудком скорее сбоку, чем на конце. Для лососевого типа строения характерно проявление двух функциональных адаптаций. Первая — желудок может растягиваться назад для того, чтобы вместить относительно больше жертв без нарушения целостности мезентерия, поддерживающего остальную часть кишечного тракта. Вто-

Рис. 30. Схемы пищеварительных трактов харациновой рыбы *Distichodus niloticus* (а), длина пищеварительного тракта которой в 2,8 раза больше длины тела, она питается растительностью и детритом (Капоор et al., 1975), и кижуча *Oncorhynchus kisutch* (б), длина пищеварительного тракта у которого составляет 0,6 длины тела, он питается мелкой рыбой (Smith and Bell, 1975)



рая — короткое расстояние между пищеводом и началом кишечника позволяет поступившей для осуществления осморегуляции морской воде миновать желудок кратчайшим путем при минимальном контакте или воздействии ее на желудочное пищеварение.

Стенки желудка состоят из таких же слоев тканей, как и у других позвоночных. Самый внутренний слой состоит из колончатого эпителия, содержащего секреторные клетки и клетки, которые, как предполагается, секретируют и пепсин, и соляную кислоту (HCl). Прослеживается тенденция к расположению секреторных клеток в переднем (проксимальном) отделе желудка. У некоторых рыб эпителий возле пилоруса, по-видимому, не является секреторным, имеет обильное кровоснабжение и может быть функционально абсорбирующим. Слои поперечнополосатых мышц, тянущиеся в стенках желудка, берут начало в стенках пищевода, хотя у некоторых рыб поперечнополосатые мышцы имеются в пилорической (кардиальной) части желудка.

Кишечник

В общем случае кишечник представляет собой простую трубку, берущую начало от пилорического сфинктера желудка и оканчивающуюся илеоректальным клапаном у выходного отверстия, но у разных видов рыб выявлено большое разнообразие в его анатомической специализации. Лососевые рыбы имеют многочисленные пилорические придатки — слепооканчивающиеся трубочки размером со спагетти, отходящие от кишечника неподалеку от желудка. Их гистологическая структура и состав ферментов, по-видимому, идентичны таковым в смежных участках кишечника. Это позволяет предполагать, что пилорические придатки служат для увеличения площади поверхности кишечника. У окончания некоторых пилорических придатков имеются мускульные сфинктеры. У рыб встречаются и другие большие или меньшие по размерам выпячивания кишечника, такие, как ректальный слепой отросток (всасывающий), тифлозоль (длинная дорзальная складка, увеличивающая площадь поверхности) и разнообразные складки и гребни слизистого эпителия (для увеличения площади секреторной и абсорбирующей поверхностей). Ворсинки (пальцеобразные выступы в кишечнике млекопитающих) у рыб никогда не отмечались. Существует, вероятно, небольшое число рыб, у которых часть кишечника имеет реснитчатый эпителий. Значительная часть внутренних образований, как и большая часть обильно развитого эпителия, в кишечниках рыб значительно сокращается во время голодания. Внешний диаметр и длина кишечника также уменьшаются при голодании. Ректальную область задней части кишечника обычно можно идентифицировать по уменьшенному количеству секреторных клеток и увеличенному числу продуцирующих слизь клеток, которые можно определить гистологически.

Иннервация пищеварительного тракта

В пищеварительный тракт рыб входят ветви от трех черепно-мозговых нервов: лицевого (VII), языкоглоточного (IX) и блуждающего (X). Первые два нерва иннервируют области рта и пищевода, в то время как блуждающий нерв проходит по всей висцеральной части. Предполагается, что эти нервы являются частью парасимпатической (холинэргической) нервной системы, которая считается типично стимулирующей для внутренних органов. В некоторых случаях, когда действие блуждающего нерва изучалось с помощью электрического раздражения, были получены смешанные реакции. У рыб, имеющих желудок, стимуляция блуждающего нерва вызывала сокращение желудка, но при этом сокращалась только часть кишечника или его сокращений вообще не наблюдалось. У безжелудочных рыб стимуляция этого нерва вызывала сокращение только части кишечника.

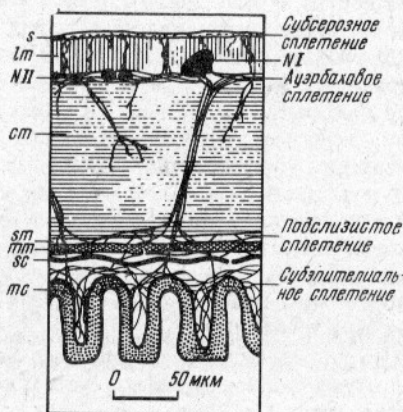
Идентифицирован один спланхничный (спинно-мозговой) нерв, идущий спереди к желудку и кишечнику. Два задних спланхнических нерва подходят к прямой кишке. Эти нервы, по-видимому, сравнимы с симпатической (адренэргической) системой млекопитающих и являются в основном ингибирующими.

В дополнение к этим экстрамуральным нервам имеются также интрамуральные нервы, заключенные внутри стенок пищеварительного тракта (рис. 31). Эти нервы образуют ряд сплетений, которые, как считается, являются анатомической основой для настоящей рефлекторной перистальтики. Физиологические опыты на изолированных кишечниках форели с использованием стандартных медиаторов и ингибиторов позволяют предположить, что перистальтика у рыб и высших позвоночных сходна.

В нескольких исследованиях было обнаружено отсутствие нервного

Рис. 31. Элементы нервной системы в стенке кишечника форели:

lm — слизистый эпителий; *sc* — компактный слой; *mt* — мышечный слой слизистой оболочки; *sm* — субслизистый слой; *ct* — кольцевые мышцы; *s* — серозная оболочка; *NI, NII* — два типа нервных клеток (Кароор et al., 1975)



контроля за секрецией в желудке, печени и поджелудочной железе, но пока еще рано делать какой-либо окончательный вывод. Наши знания об иннервации внутренних органов у рыб пока еще очень незначительны.

Вспомогательные пищеварительные органы: поджелудочная железа и желчный пузырь

У акул и скатов поджелудочная железа крупная, обособленная, а у большинства костистых рыб — диффузная и ее трудно обнаружить при вскрытии. Диффузная поджелудочная железа состоит из мелких, разбросанных по мезентериальной ткани рыб долек, каждая из которых снабжена артерией, веной, нервным окончанием и протоком. Обычно протоки железы соединяются и впадают в желчный пузырь, образуя общий проток, впадающий в переднюю часть кишечника, хотя два вида керчаковых рыб имеют отдельные желчный проток и проток поджелудочной железы. Большая часть функциональных данных о роли поджелудочной железы в пищеварении у рыб получена с помощью гистологических и электронно-микроскопических исследований. Пока еще нет полного понимания природы секреции поджелудочной железы рыб, за исключением того, что их секреторные клетки имеют сходство с А-, В-, С- и, возможно, D-клетками поджелудочной железы млекопитающих и в связи с этим секреция у рыб, по-видимому, сходна с таковой у млекопитающих.

ВРЕМЯ ПРОХОЖДЕНИЯ ПИЩИ

Продолжительность опорожнения желудка

Одной из общепринятых оценок скорости переработки пищи в пищеварительном тракте является время, необходимое для опорожнения желудка после потребления пищи. Хотя время опорожнения желудка измерялось с помощью разнообразных методов и подвержено влиянию различных факторов, однако на этом основании был сделан ряд обобщений, которые получили широкую поддержку. Во-первых, скорости опорожнения (пищеварения) в желудке часто изменяется по экспоненте. Результаты, полученные на молоди нерки (Brett and Higgs, 1970), показывают экспоненциальную зависимость (рис. 32), хотя некоторые данные, представленные Капуром с сотрудниками (Кароог et al., 1975), укладываются почти на прямую линию (постоянная скорость опорожнения). Во-вторых, чем больше порция съеденной пищи, тем быстрее переваривается она пропорционально своим размерам, т. е. порция, которая в 3 раза крупнее, будет перевариваться всего в 2 раза дольше. В-третьих, температура оказывает значительное влияние на скорость опорожнения желудка (рис. 33). Пища с высоким содержанием жира переваривается

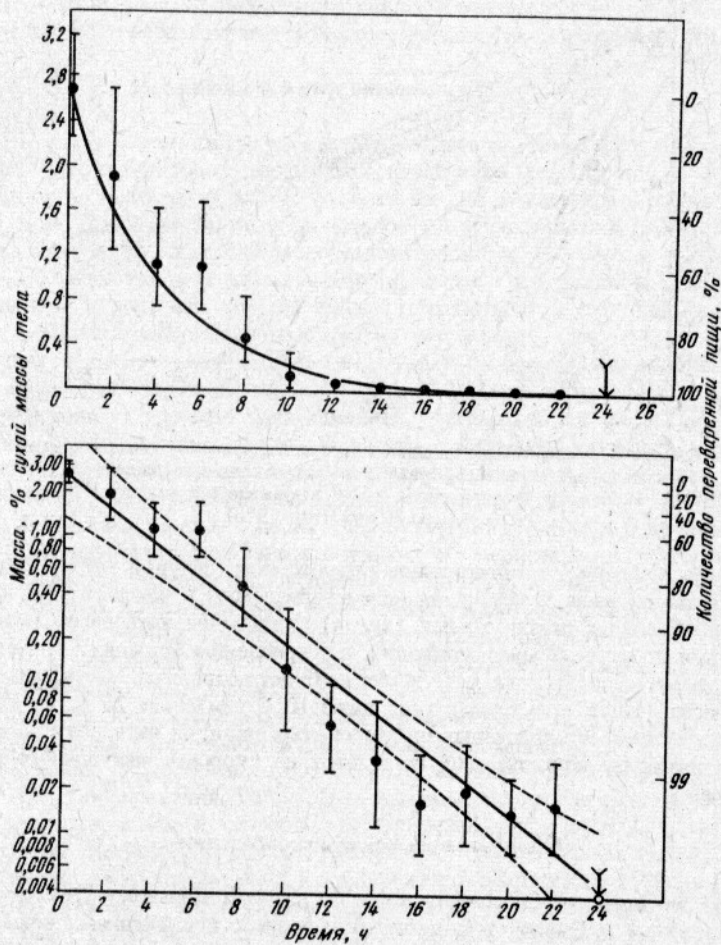


Рис. 32. Скорость снижения количества органического вещества (среднее \pm стандартное отклонение) в желудках молоди нерки при 20°C . Кривая на верхнем графике построена на основании трансформированных данных нижнего графика с использованием линии наилучшей аппроксимации. 95%-ный доверительный интервал кривой показан на нижнем графике пунктирными линиями (Brett and Higgs, 1970)

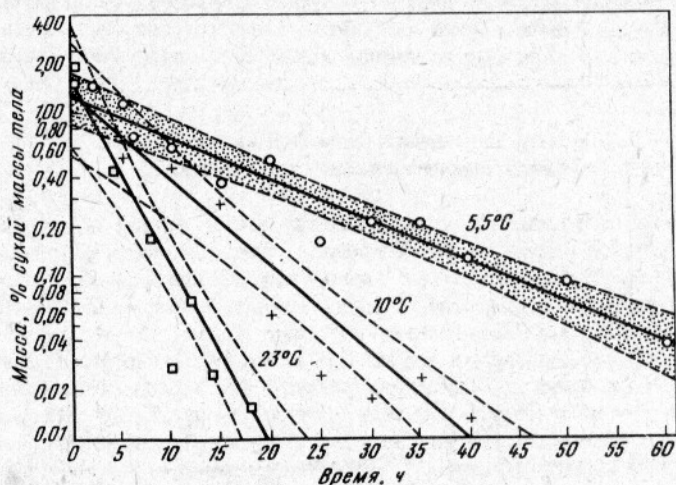


Рис. 33. Скорость переваривания пищи молодым нерками при трех температурах акклиматизации. 95%-ный доверительный интервал для каждой кривой ограничен пунктирными линиями. Количество потребленной пищи выражено в процентах сухой массы тела рыб (Brett and Higgs, 1970)

наиболее медленно, окончательное опорожнение желудка может задержаться также из-за присутствия неперевариваемых веществ, таких, как наружный скелет ракообразных (хитин). Удлинение интервалов между принятиями пищи обычно приводит к потреблению больших количеств пищи, если ее достаточно, хотя нерка не будет потреблять максимальное количество пищи при температуре ниже 10°C или выше 20°C. У лунь-рыбы в отличие от лососевых ни количество пищи, ни интервалы между ее принятиями, по-видимому, не влияют на скорость желудочного пищеварения.

Использование фекальных маркеров

Общее время прохождения пищи по пищеварительному тракту изучалось путем добавления к пище окрашенных или инертных веществ и определения времени их выхода с фекалиями. Типичными маркерами являются окись хрома, пищевые красители радиоизотопы, например церий. В соответствии с другой методикой группе рыб можно давать одинаковые количества корма и затем через разное время брать пробы.

У чопы (*Lagodon rhomboides*) при 24°C первое появление метки в фекалиях наблюдается через 20 ч и полностью метка выходит через 28–37 ч. При этом у рыб наблюдались значительные индивидуальные колебания времени опорожнения. У полосатого тунца при 23–25°C макси-

мальное наполнение кишечника достигается примерно через 5 ч после потребления корюшки. Желудок, опорожняющийся с начальной скоростью около 10% в час, освобождается от пищи через 12 ч, а кишечник — через 14 ч. Вообще тунцы поедают больше пищи (до 15% массы тела в день) и переваривают ее быстрее, чем другие виды рыб.

Подвижность и стаз пищеварительного тракта

Перистальтика кишечника исследовалась на некоторых видах рыб. Для этого изолированные отрезки кишечника помещались в солевой раствор и подсоединялись к аппаратуре для регистрации сокращений. На лине (*Tinca tinca*) было показано, что перистальтика прекращалась адреналином и стимулировалась ацетилхолином (Ohnesorge and Rauch, 1968). Перистальтика также стимулировалась растяжением кишечника при наполнении его водой, причем интенсивность перистальтических сокращений пропорциональна степени растяжения (рис. 34, *z* и *a*). В других исследованиях использовали электрическую стимуляцию для возбуждения перистальтики, но в них не удалось показать какого-либо определенного влияния адаптационных температур на скорость перистальтики или ее амплитуду. В сходных фармакологических исследованиях с использованием изолированных препаратов кишечника кумжи (*Salmo trutta*) получены аналогичные результаты.

Результаты, полученные на лине и кумже, и в том и в другом случае интерпретировались таким образом, что перистальтика у костистых рыб является истинно рефлекторной, зависящей от активности внутренних нервных сплетений в стенке кишечника. Даже если полосатые мышцы имелись в отдельных частях кишечного тракта некоторых рыб, активность, наблюдаемая в изолированных препаратах кишечника, вызывалась исключительно продольными и кольцевыми слоями гладких мышц. Таким образом, перистальтическая активность у костистых рыб, по-видимому, является типичной для позвоночных животных.

Помимо перистальтики, возможно, существуют также другие способы транспортирования пищи. Имеются некоторые данные, указывающие на присутствие в кишечниках некоторых видов рыб, особенно мелких или личинок и мальков, ресничек. У личинок речной малоротой корюшки (*Hypomesus olidus*) обнаружены разбросанные реснитчатые клетки в задней части кишечника (Iwai, 1967). Поскольку реснички, как было обнаружено, транспортируют мелкие частички, Иваи предположил, что они могут играть вспомогательную роль в транспортировании отдельных частичек пищи, особенно в тех случаях, когда перистальтика кишечника ослабленная. Подобные реснички имеются в кишечниках мелкой лососевой рыбы — аю (*Plecoglossus altivelus*). В обоих случаях наблюдается постепенное исчезновение ресничек с возрастом, так что они не обнаруживаются у взрослых особей. Пока ученые спорили отно-

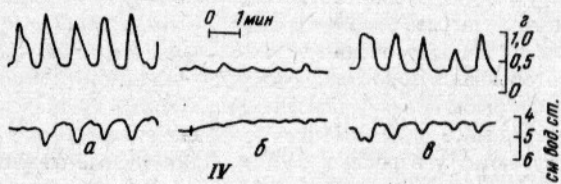
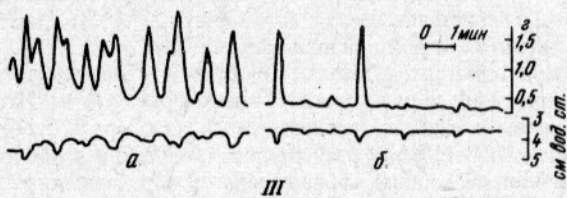
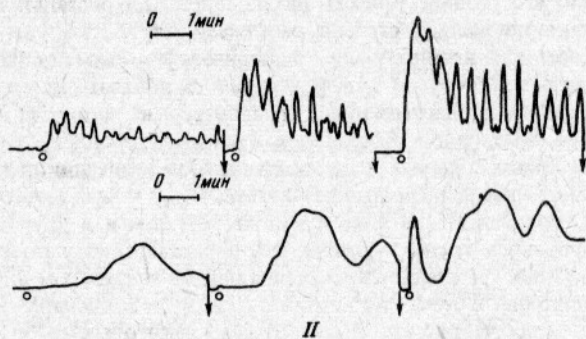
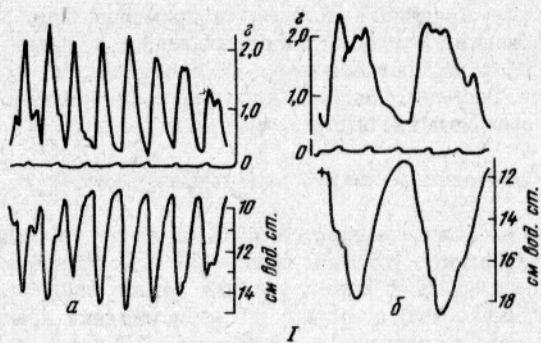


Рис. 34. Записи перистальтических сокращений изолированных препаратов кишечника лягушка [Tinea vulgaris (=Tinea tinca)]. На каждом рисунке верхняя кривая характеризует активность продольных мышц с растяжением, выраженным в граммах, а нижняя кривая – активность кольцевых мышц с растяжением (в см вод. ст.). Масштаб времени во всех случаях 1 мин:

I: а – нормальные сокращения изолированного кишечника с внутренним давлением 10 см вод. ст.; б – стимулирующий эффект повышения давления до 12 см вод. ст.; II – стимулирующий эффект ацетилхолина. Точки обозначают время введения (слева направо) 10^{-7} , 10^{-6} и 10^{-5} ацетилхолина (в г/мл). Стрелками показано отмывание препарата свежим солевым раствором; III – влияние атропина, являющегося ингибитором ацетилхолина: а – контроль; б – $5 \cdot 10^{-7}$ г атропина на 1 мл; IV – влияние адреналина; а – контроль; б – 10^{-8} г адреналина на 1 мл; в – восстановление после отмывки препарата сменой солевого раствора в ванночке (Ohnesorge and Schmitz, 1968; Ohnesorge and Rauch, 1968)

сительно того, являются ли у некоторых видов рыб выросты клеток ресничками или ворсинками, Иваи (1967) с помощью электронной микроскопии показал, что и те и другие присутствуют в кишечнике малоротой корюшки (рис. 35).

Прекращение перистальтики, называемое стазом кишечника, обычно происходит у млекопитающих во время стресса, но только предполага-

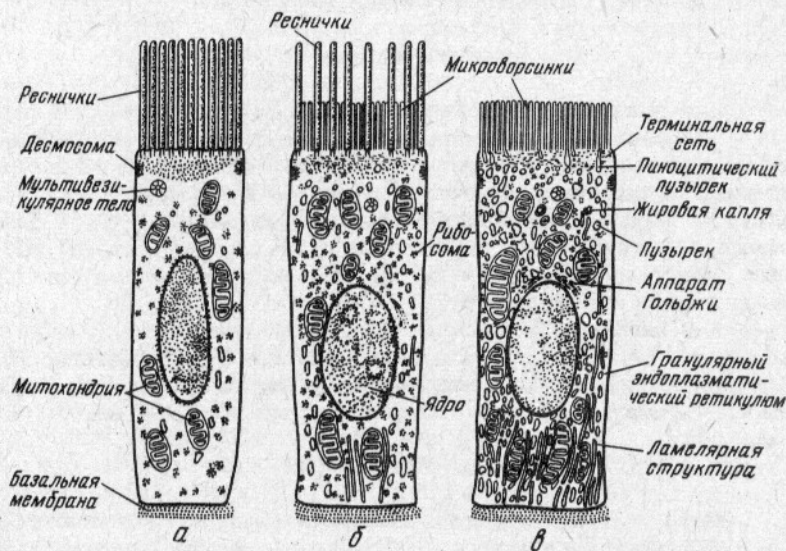


Рис. 35. Схематическое изображение эпителиальных клеток кишечника личинок малоротой корюшки:

а – типичная реснитчатая клетка; б – реснитчатая клетка, имеющая и реснички, и микроворсинки; в – колончатая всасывающая клетка с микроворсинками, образующими исчерченную кайму (Iwai, 1967)

ется у лососевых. Струуд и Небакер (Stroud, Nebaker, 1974) предположили, что существующая связь между вспышками заболеваний у рыб и стазом кишечника является механизмом, с помощью которого патогенные организмы, находящиеся в кишечнике, проникают через его стенку под действием собственных пищеварительных ферментов рыб. Изменения содержания ионов в плазме крови лососей, выловленных в море, позволяют предположить, что стаз кишечника происходит в результате больших потерь чешуи. Как только кишечник прекращает транспортировать ректальную жидкость с высоким содержанием Mg^{++} , морская вода, заглоченная для нужд осморегуляции, полностью абсорбируется и обеспечивает концентрацию Mg^{++} в плазме, достаточную для блокирования мионевральных соединений в скелетных мышцах. Рыбы, лишённые чешуи, в конечном счете погибают от удушья, когда парализуются мышцы, управляющие оперкулярным насосом. Контрольные рыбы, подвергавшиеся тем же стрессорным воздействиям, за исключением потери чешуи (они имели большую кислородную задолженность), теряли до 15% массы тела, длина их тела уменьшалась почти на 5%, но они выживали.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СЕКРЕЦИЯ

Рот и пищевод

Только у немногих рыб пищеварительные соки секретируются в ротовую полость, включая глотку. У большинства рыб во рту секретируется слизь для защиты эпителия, выстилающего ротовую полость и содержащего рассеянные вкусовые рецепторы. У некоторых скаровых рыб слизь может служить смазкой при пережевывании кораллов. Как правило, чем грубее пища, тем больше слизи образуется во рту рыб. Слизь может служить пищей для молоди растительноядных цихлид, вынашивающих потомство во рту.

Стенки пищевода часто складчатые и бороздчатые, иногда сложно устроенные. Эти структуры в пищеводе часто в больших количествах секретируют слизь. В задней части пищевода кефали и двух керчаковых видов рыб имеются секреторные клетки, сходные с желудочными.

ЖЕЛУДОЧНАЯ СЕКРЕЦИЯ

В желудках рыб обычно секретируются слизь, соляная кислота и протеолитический фермент пепсин. Гистологическое изучение эпителия желудка показало наличие только двух типов секреторных клеток: кубковидные клетки, продуцирующие слизь, и заполненные секреторными гранулами клетки, которые, как предполагается, образуют и пепсин, и HCl. Пепсин имеет оптимальную активность при pH около 2, но у некоторых рыб наблюдается также второй пик активности при pH

около 4. Количество образующегося пепсина в значительной степени зависит от температуры, при достижении одного из крайних значений температурного диапазона количество образующегося пепсина уменьшается. Количество продуцируемой кислоты пропорционально величине порции пищи и температуре. У безжелудочных рыб ни HCl, ни пепсин не образуется.

Подкисление содержимого желудка зависит от вида и количества пищи. Поскольку большинство пищевых веществ обладает буферным действием, для крупных порций пищи требуется больше HCl. При потреблении твердой пищи, например, рыбы, требуемый оптимальный pH может быть достигнут только в наружном слое пищевой массы. У немногих исследованных видов рыб растягивание желудка вызывает пропорциональное увеличение количества выделяемой кислоты. Во многих отношениях количество секретируемой в полости желудка кислоты важнее, чем количество выделяемого пепсина, поскольку фермент не может эффективно действовать без соответствующего pH. Тогда можно предположить, что потребление морской воды (со щелочной реакцией) в целях осморегуляции может препятствовать или даже прекращать желудочное пищеварение. Чтобы этого избежать, рыба может не пить морскую воду во время желудочного пищеварения; выделять дополнительное количество кислоты для подкисления морской воды; пропускать морскую воду через ограниченную часть желудка, если отверстия пищевода и пилоруса сближены; переваривать пищу, особенно если она твердая, окружив ее слоем слизи. Было также высказано предположение, что появление в ходе эволюционного развития безжелудочных видов рыб — это иной путь решения этой проблемы, так как щелочная реакция в кишечнике не должна значительно меняться при поступлении в него морской воды. Ни одна из этих гипотез пока не подтверждена фактами.

Кишечная секреция

Для кишечной секреции у рыб характерно выделение большого числа ферментов, относящихся к трем основным классам: протеазам, липазам и карбогидразам, которые осуществляют гидролиз трех соответствующих классов пищевых веществ. В кишечнике секретируется также слизь. Поджелудочная железа, как и у млекопитающих, возможно, выделяет также ионы HCO_3^- для нейтрализации желудочной HCl, но последнее у рыб пока еще не выявлено. Гистологические исследования позволяют предполагать, что относительное количество выделяемого поджелудочной железой и кишечником секрета неодинаково у разных видов рыб.

Секреторные клетки кишечника рыб и других позвоночных, по-видимому, сходны. В кишечниках рыб нет ворсинок, но в стенках имеются глубокие складки. Секреторные клетки образуются в глубине складок, затем мигрируют на гребень складок и высвобождают секретирующую

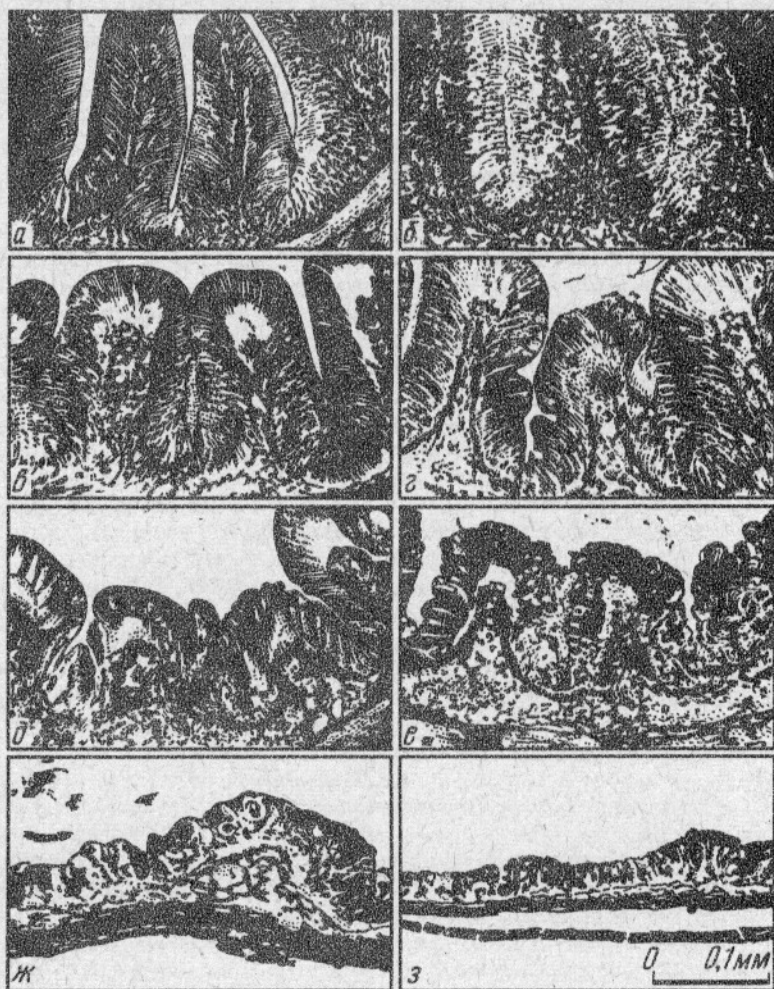


Рис. 36. Гистологические изменения кишечного эпителия золотой рыбки, облученной дозой 8 кР:

a, б — норма; *в* — 3 дня после облучения; *з* — 7 дней после облучения; *д* — 9 дней после облучения; *е* — 11 дней после облучения; *ж* — 12 дней после облучения; *з* — 13 дней после облучения. Из рисунка ясна важность быстрого размножения клеток для поддержания секреции слизи и ферментов в кишечнике (Hvodo, 1964)

шие вещества. У золотых рыбок, подвергшихся большим дозам рентгеновского облучения (Hyodo, 1964), за две недели после облучения разрушается кишечный эпителий из-за отсутствия клеточного деления в глубине складок (рис. 36). Такой тонкостенный кишечник мало отличается от атрофированного кишечника голодающего лосося в период нерестовой миграции.

Основным протеолитическим ферментом в кишечнике рыб является трипсин, обладающий активностью при pH 7—11. Источник трипсина трудно локализовать, но, вероятней всего, большая его часть поступает из поджелудочной железы, а часть — из секреторных клеток, имеющих в стенках кишечника, включая пилорические придатки. Вообще пилорические придатки гистологически идентичны примыкающим к ним участкам кишечника. Трипсин у рыб, вероятно, как и у более высокоорганизованных позвоночных животных, требует активации другим ферментом (энтерокиназой), выделяемым кишечной стенкой. Особый вид трипсина, проявляющий активность как в нейтральной, так и в кислой среде, обнаружен у лососей. В кишечнике присутствуют, по-видимому, и другие протеазы, включая эктопептидазу и катепсин (который обнаружен в большинстве тканей). Протеолитическая активность, вероятно, наиболее высока у хищных видов рыб, потребляющих богатую белками пищу, и наиболее низка у растительноядных рыб.

Липолитическая активность, связанная с расщеплением жиров до глицерина и жирных кислот, обнаружена в различных экстрактах из поджелудочной железы, печени, кишечника и пилорических придатков рыб. Эта активность сравнима с активностью липазы поджелудочной железы млекопитающих.

Карбогидразы представлены в большом количестве, особенно у растительноядных рыб. В кишечнике взрослого карпа проявляется активность мальтазы, сахаразы, лактазы, мелибиазы, целлюбиазы и глюкозидазы. Амилаза имеется у радужной форели и некоторых других видов рыб, но уровень ее содержания ниже, чем у карпа и некоторых других растительноядных рыб. У растительноядных рыб уровни активности карбогидраз, по-видимому, вообще более высоки по сравнению с хищными рыбами в основном из-за более высокого содержания углеводов в их пище.

Желчь из желчного пузыря поступает в переднюю часть кишечника и способствует перевариванию и абсорбции липидов и родственных им веществ, таких, как жирорастворимые витамины (А, D, E и К). Желчь не является ферментом, а представляет собой смесь органических и неорганических солей, образованных в печени в качестве продуктов катаболизма гемоглобина и холестерина. Данные о неорганическом составе желчи в желчном пузыре для некоторых видов рыб (Hunn, 1976) приведены в табл. 12. В желчи рыб, как в желчи человека, содержатся желчные соли, билирубин, холестерин, жирные кислоты и лецитин.

Поскольку желчь постоянно выделяется печенью, зеленый цвет сли-

Т а б л и ц а 12. Концентрация неорганических ионов (в мэкв./л) и pH желчи некоторых видов рыб. Все рыбы находились в пресной воде (Hupp, 1976)

Вид рыбы	Na ⁺	K ⁺	Ca ⁺	Mg ⁺	Cl ⁻	pH
Oncorhynchus kisutch	219,7 (±4,3)	14,8 (±3,4)	12,7 (±0,1)	2,7 (±0,4)	2,3 (±0,7)	7,26 (±0,06)
Salmo gairdneri	277,5 (10)	7,6 (10)	18,1 (10)	2,7 (10)	3,3 (10)	7,6 (14)
Salmo salar	243,6 (P)	11,8 (P)	32,9 (P)	4,9 (P)	6,2 (P)	—
Salvelinus namaycush	253,3 (P)	7,2 (P)	19,9 (P)	4,9 (P)	6,2 (P)	—
Esox lucius	227,0 (±19,8)	3,4 (±0,4)	28,6 (±7,8)	7,3 (±2,4)	—	—
Cyprinus carpio	267,8 (±33,1)	7,7 (±1,6)	29,2 (±9,8)	12,1 (±5,2)	1,4 (0,4)	6,82 (±0,15)
Ictalurus natalis	197,1 (±21,2)	1,4 (±0,5)	11,9 (±1,4)	4,1 (±0,5)	—	8,17 (±0,12)
Aplodinotus grunniens	150,1 (± 2,1)	4,5 (±1,6)	9,3 (±1,6)	6,1 (±1,9)	11,6 (±5,6)	—
Pomoxis nigromaculatus	143,1 (±15,6)	3,7 (±0,9)	4,8 (±2,0)	2,6 (±0,7)	35,4 (±19,2)	—

Примечание. В таблице приведены средние величины и ошибки средних. P — объединенные образцы от 4–7 рыб.

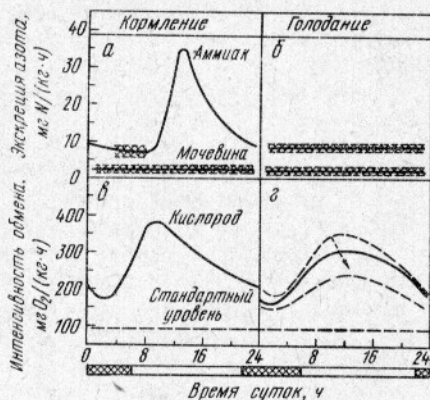
зи, обнаруженный в кишечнике мигрирующих (непитающихся) покатников взрослых лососей, предположительно вызван желчью. У лососей, выловленных в море, желчный пузырь и желчный проток иногда заполнены затвердевшей слизью. Предполагается, что это связано с рационом, при изменении рациона слизь исчезает.

Усвоение

В процессе усвоения различные компоненты пищи переносятся из кишечника в кровь. Этот процесс у рыб исследуется косвенным путем — все, что не обнаруживается в фекалиях, считается усвоенным. Изменение концентрации инертных маркеров (например, окиси хрома), которые не перевариваются и не абсорбируются в кишечнике, также позволяет оценивать усвоение или перевариваемость. Усвоение съеденной пищи колеблется в широких пределах в зависимости от перевариваемости. Уровень усвоения пищи, содержащей много растительных или балластных веществ, например ила, составляет менее 20%. Типичные средние величины усвоения для лососей, содержащихся на обычных рыбодонных рационах, около 80%. Переваренные и усвоенные пищевые компоненты, которые сразу выделяются через почки или жабры, должны быть также отнесены к усвоенной части переваренной пищи.

О механизмах усвоения известно мало. У млекопитающих имеется два пути абсорбции. Углеводы и белки проходят через кишечный эпителий в кровяное русло. С липидами, гидролизованнными до глицерина

Рис. 37. Динамика экскреции азота (а, б) и потребления кислорода (в, г) у нерки при ежедневном кормлении (а, в) и после голодания (б, г) в течение 22 дней. Сплошная кривая характеризует потребление кислорода голодающими рыбами, пунктирными линиями показан общий характер снижения потребления кислорода в процессе голодания. Температура 15°С (Brett and Zala, 1975)



и жирных кислот, происходит то же самое, а интактные липиды, которые образуют мелкие капельки (хиломикроны), проходят в лимфатические протоки в кишечных ворсинках, т. е. попадают в кровяное русло окольным путем. У рыб есть лимфатическая система, но в стенках кишечника она развита очень слабо или ее вообще нет, а кроме того, у некоторых исследованных к настоящему времени видов отсутствуют ворсинки. Однако липиды довольно легко идентифицировать гистологически, и наблюдения показали, что в эпителии кишечника содержится большое количество липидов после принятия пищи. В одной из работ высказано предположение, что усвоение липидов из кишечника радужной форели происходит как с помощью воротной системы печени, так и лимфатическим путем. У леща наблюдается повышение содержания в крови лимфоцитов во время переваривания пищи, что способствует ее усвоению.

СПЕЦИФИЧЕСКОЕ ДИНАМИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ

При питании у рыб заметно возрастает потребление O_2 без увеличения двигательной активности. Явление, вызывающее такое повышенное потребление O_2 , называется специфическим динамическим действием (СДД). На первый взгляд можно предположить, что повышенный расход энергии в это время связан с синтезом ферментов, слизи и других пищеварительных жидкостей, необходимых для переваривания пищи, на самом деле это не так. Ферменты уже присутствуют в клетках до потребления пищи и только высвобождаются во время переваривания.

Величина СДД зависит от содержания белка в пище и доли той части пищи, которая используется для производства энергии, а не на рост. У белков, которые будут использованы в энергетических целях, должны быть отщеплены аминокислоты и выведены из организма в виде аммиака (NH_3), а оба эти процесса требуют затраты энергии. В связи с этим увеличение потребления кислорода сопровождается возрастанием экскреции аммиака (рис. 37).

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Эндокринную систему рыб следует рассматривать в сравнении с эндокринной системой других позвоночных животных, так как рыбы во многих отношениях являются типичными позвоночными. Некоторые гормоны, например тиреоидный гормон и катехоламины, весьма сходны у всех позвоночных. Вместе с этим эндокринной системе рыб свойственно большое разнообразие, вероятно, большее, чем у всех вместе взятых наземных животных. Таким образом, хотя рыбы и отличаются от более высокоорганизованных наземных животных, нельзя считать их организацию более "низкой" или примитивной, можно лишь говорить о некоторых различиях в организации рыб и четвероногих животных. Рассматривать рыб только как примитивных предшественников четвероногих животных — значит, чрезмерно упрощать их физиологию и недоиспользовать возможности сравнения данных, полученных при изучении эндокринной системы рыб.

Эндокринная система выполняет роль вспомогательной или действует совместно с центральной нервной системой. Головной мозг координирует многие функции организма, при этом диапазон времени ответной реакции составляет от миллисекунд до секунд, в то время как эндокринные органы реагируют в основном в течение отрезков времени от нескольких минут до дней. Хотя нервная деятельность выразится в основном в электрических явлениях, но она также связана с образованием химических соединений (медиаторов) в нервных соединениях (синапсах). Эндокринные органы могут быть связаны с нервной передачей, но в основном вырабатывают химические соединения — гормоны. Влияние одноразового выделения гормонов, поступающих в кровь, может ощущаться в течение часа или дольше, а действие единичного нервного импульса значительно менее продолжительно. В то время как нервные импульсы могут идти к совершенно определенным мишеням, гормоны обычно следуют по кровеносной системе и потенциально могут влиять на организм в целом. Тем не менее большинство гормонов также обладает высокоспецифическим действием из-за ограниченного распределения специфических мишеней. Из-за влияния на секрецию и общего широкого воздействия на организм эндокринная система часто характеризуется как система, предназначенная для химической координации через кровеносную систему.

Однако по мере изучения химическая и нервная системы представляются все менее независимыми. Когда-то считалось, что гипофиз является практически независимым органом, осуществляющим "верховный" контроль за деятельностью всех других эндокринных желез. Затем была описана воротная система кровеносных сосудов, несущих продукты

секреции из основания головного мозга (гипоталамуса, расположенного непосредственно над гипофизом) к гипофизу. В настоящее время известно, что большинство гормонов гипофиза контролируется секрецией релизинг-факторов, продуцируемых в гипоталамусе. В свою очередь деятельность гипоталамуса, по-видимому, в значительной степени находится под контролем нервной деятельности участка головного мозга, расположенного рядом со зрительными нервами и называемого преоптическим ядром. Преоптическое ядро содержит нервные окончания из большинства других участков головного мозга, включая сенсорные доли. Помимо этого, оказалось, что три широко распространенных нервных медиатора, обычных для нервной системы, мало отличаются от некоторых гормонов, а в некоторых эндокринных органах в настоящее время обнаружены нервные окончания, хотя ранее считалось, что они контролируются только гормонами гипофиза. Таким образом, наблюдается значительное взаимодействие нервной и гормональной систем.

Эндокринная система связывает многие внешние условия (соленость, температура, фотопериод) с изменением осморегуляции, обмена, размножения и миграций путем взаимодействия сенсорных и эндокринных органов. Например, информация о цвете фона и кожи поступает из глаза к зрительным долям мозга, а затем преобразуется в совместную нервную и гормональную активность, необходимую для такого размещения хромофоров, чтобы они создали защитную окраску, а не просто какой-то случайный цвет. На некоторые ситуации рыба реагирует как на стрессовые и в результате продуцирует катехоламины и кортикостероиды. Максимальная стресс-реакция включает как реакцию вегетативной нервной системы, так, по крайней мере, и два уровня функциональной активности эндокринной системы. Таким образом, интегрирующая роль эндокринной системы неизбежно влечет за собой не только взаимодействие с нервной системой, но и со многими другими системами.

Взаимосвязи в пределах самой эндокринной системы многочисленны и сложны, но часто следуют двум принципам. Во-первых, во многих эндокринных реакциях участвуют две эндокринные железы: гипофиз и еще одна эндокринная железа, действующая под контролем гипофиза. Во-вторых, гормон железы второго порядка часто ингибирует продукцию гипофизарного гормона; этот процесс называется отрицательной обратной связью. Комбинация отрицательных обратных связей образует сложную систему контроля и регуляции, которая в норме предотвращает проявление чрезмерной или "неудержимой" реакции. Таким образом, эндокринная система осуществляет самоконтроль, а также управляет работой других систем органов.

Изучение эндокринной системы у рыб вызывает большой интерес и привлекает внимание многих исследователей, поэтому работ по эндокринологии рыб очень много, значительно больше, чем можно рассмотреть в этой книге. В этой связи большой интерес представляют обзоры Берна (Bern, 1967), ряд глав многотомной "Физиологии рыб" (Noag

Т а б л и ц а 13. Эндокринные органы, секретируемые гормоны и типичные воздействия у костистых рыб

Эндокринный орган	Гормон	Орган-мишень	Эффект	Обратная связь или антагонисты	
Гипофиз Pars distalis (ростральная часть)	Пролактин (паралактин)	Многие	Рост, образование слизи, удержание ионов, образование меланина, снижение проницаемости для воды	Влияние иногда ингибируется тироксином	
	Адренокортикотропный гормон (АКТГ)	Интерреналовая железа	Стимулирует образование кортизола	Ингибируется кортизолом	
	Pars distalis (каудальная часть)	Соматотропин (СТГ)	Многие	Стимулирует рост, аппетит, предотвращает гипертрофию печени	
		Тиротропин (ТТГ)	Щитовидная железа	Стимулирует образование тироксина	Ингибируется тироксином
Pars intermedia	Гонадотропин (Г)	Гонады	Стимулирует образование яиц и спермы	Ингибируется тироксином и половыми гормонами из гонад	
	Меланоцитстимулирующий гормон (МСТГ)	Меланоциты	Дисперсия меланоцитов	Мелатонин из пинеального органа вызывает концентрацию меланоцитов	
Нейрогипофиз (Pars nervosa)	Окситоцин	Жабры, почки	Осморегуляция, сокращение гладких мышц		
	Аргинин-гипофизин, изотоцин	Кровеносные сосуды	Осморегуляция, гладкие мышцы		
Интерреналовая железа	Кортизол, кортизон, кортистерон	Мочевой пузырь, кишечник, почки, жабры	Стресс-реакция, осморегуляция	Действие часто противоположно действию пролактина	
Хромаффинные клетки	Адреналин, норадреналин	Кровеносная система	Увеличивает частоту сердцебиения, расширяет или сужает сосуды, повышает уровень глюкозы в крови		

Эндокринный орган	Гормон	Орган-мишень	Эффект	Обратная связь или антагонисты
Тельца Станниуса	Гипокальцин	Может снижать содержание кальция в крови		
Ультимобранхиальная железа	Кальцитонин	Снижает содержание кальция в крови млекопитающих, может регулировать экскрецию Ca^{++} жабрами у рыб	Скелет?	
Каудальная нейросекреторная система (урофиз)	Уротензины I-IV, ацетилхолин	Способствует удержанию солей в почках и жабрах, повышает СГФ, может вызывать сокращение гладких мышц гонад	Почки, жабры	
Эндокринная часть поджелудочной железы	Инсулин	Увеличивает проницаемость глюкозы, предотвращает чрезмерное расщепление гликогена	Все клетки	
	Глюкагон	Мобилизует гликоген и жир	" "	
Ренин-ангиотензиновая система (около клубочковые клетки)	Ангиотензины, ренин	Снижает кровяное давление, может регулировать образование альдостерона, облегчает адаптацию рыб при переходе из пресной в морскую воду	Почки	
Щитовидная железа	Тироксин	Увеличивает потребление O_2 , выносливость при миграциях, репродуктивное поведение	Обмен веществ, мозг	

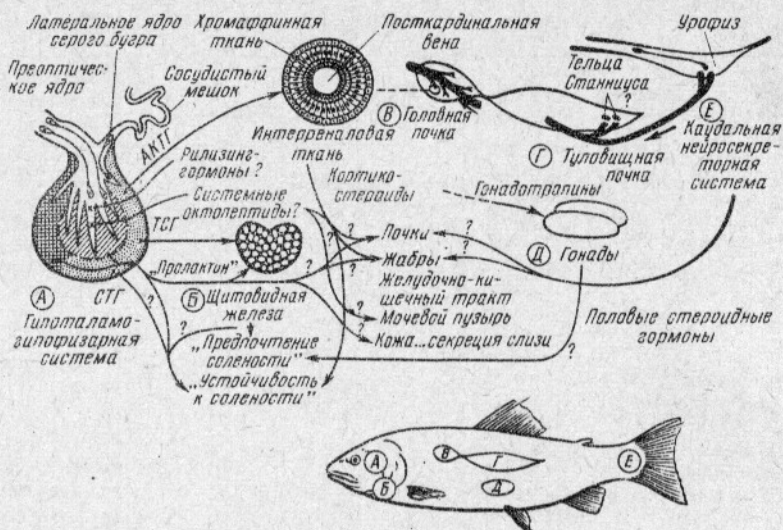


Рис. 38. Схема функционирования эндокринной системы костистых рыб и эндокринные органы и их расположение у лососей. Стрелками показаны предполагаемые взаимодействия между гормонами, а вопросительные знаки указывают на отсутствие информации. Еще один гормон — кальцитонин и место его образования — ульtimoбранхиальная железа, лежащая на поперечной мембране между сердцем и печенью, на схеме не показаны, так как были обнаружены позднее (Bern, 1967)

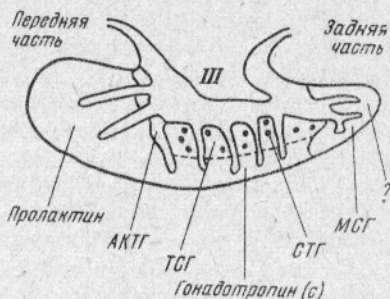
and Randall, 1970) и серия статей, опубликованных в журнале "Американ зоолоджист", т. 12, № 3 (1973) и т. 13, № 4 (1977). На рис. 38 показаны органы эндокринной системы рыб (за исключением ульtimoбранхиальной железы), а в табл. 13 приведены гормоны, известные в настоящее время у рыб.

ГИПОФИЗ

Гипофиз расположен непосредственно под гипоталамической частью промежуточного мозга (ствол мозга ниже переднего края зрительных долей) на узкой ножке из нервной ткани и кровеносных сосудов. Он находится посередине в углублении в парасфеноидной кости. У лососевых рыб он находится у заднего края оболочки мозга непосредственно перед точкой соединения первых жаберных дуг в своде неба. У форели длиной 25 см гипофиз имеет диаметр 3 мм и состоит из нескольких гистологически различных участков. В настоящее время стало возможным гистохимически идентифицировать гормоны, продуцируемые отдельными зонами гипофиза (рис. 39). Ниже кратко описан каждый гипофизный гормон.

Рис. 39. Схема (в разрезе) гипофиза типичной костистой рыбы (Xiphophorus):

III — третий желудочек мозга; АКТГ — адренокортикотропный гормон; ТСГ — тиреоидстимулирующий гормон; СТГ — соматотропный гормон; МСГ — меланоцитстимулирующий гормон (Schreibman et al., 1973)



Пролактин (называемый также паралактином) участвует преимущественно в осморегуляции рыб в пресной воде и в связи с этим действует на многие органы. Он в основном способствует удержанию некоторых ионов эпителием жабр, почек и мочевого пузыря, а также уменьшению проницаемости внешних покровов рыб для воды. Так, удаление гипофиза у угря ускоряет потерю ионов через жабры, а у некоторых других видов рыб вызывает гибель, связанную с потерей ионов. Однако экстракты из гипофизов рыб не оказывают влияния ни на молочные железы млекопитающих, ни на зоб голубей — два стандартных объекта биотестирования пролактина у наземных позвоночных животных. Вместе с тем пролактин млекопитающих берет на себя часть функций пролактина рыб после удаления у них гипофиза. Именно на этом основании гормон рыб был назван паралактином, так как он явно отличается от пролактина млекопитающих. В настоящее время принято считать оба гормона разновидностями пролактина.

Для пролактина характерно много специфических действий. У рыб пролактин увеличивает скорость гломерулярной фильтрации в почках. Он также увеличивает АТФ-азную активность в почках и мочевом пузыре, но уменьшает ее в жабрах. Пролактин уменьшает поглощение воды из кишечника и мочевого пузыря, а также поступление воды через жабры предположительно в результате снижения проницаемости эпителия. Поглощение Na^+ в почках и мочевом пузыре возрастает, в то время как выделение Na^+ в жабрах уменьшается. Количество слизи, образующейся в жабрах, кишечнике и коже, увеличивается. Большинство этих эффектов противоположно тем, которые производит кортизол, а некоторые из них ингибируются тироксином. Все перечисленные функции пролактина способствуют оптимизации осморегуляции в пресной воде.

Название пролактин связано с ролью этого гормона в лактации у млекопитающих, у которых он хорошо исследован. При проведении сравнения среди низших позвоночных считалось, что пролактин должен быть, как и у млекопитающих, обязательно связан с размножением. У рыб пролактин стимулирует образование слизи эпидермисом — функция, далекая от размножения. Однако и дискуса (*Symphysodon discus*)

молодь держится после выклева возле самки и питается слизистыми выделениями эпидермиса, секрецию которого стимулирует пролактин. Несмотря на наличие у рыб этой своеобразной лактации, большинство эндокринологов интерпретируют ее как осморегуляторную функцию, которая случайно оказалась связанной с размножением, а не как указание на ведущую роль пролактина в размножении. Вообще, пролактин в ходе эволюционного развития, вероятно, претерпел более основательные молекулярные перестройки и функции его изменились в большей степени, чем любого другого гормона позвоночных животных.

Соматотропин (СТГ) (называемый также гормоном роста) действует, как и пролактин, на многие ткани и органы без участия какой-либо промежуточной эндокринной железы. Этот гормон в основном стимулирует аппетит и рост рыб, а также предотвращает гипертрофию печени. Бычий гормон роста при внутримышечном введении один раз в неделю ускоряет рост кижуча на 50–100% (по сравнению с контролем) всего за 56 дней в зависимости от величины рационов. Однако при промышленном выращивании лососей такая интенсификация обошлась бы слишком дорого.

Нейрогипофиз (часть гипофиза, которая эмбриологически происходит из нервной ткани) у рыб вырабатывает два гормона: окситоцин и аргинин-вазотоцин (АВТ). У млекопитающих два эквивалентных гормона химически сходны — оба представляют собой пептиды из восьми аминокислот, различающиеся только двумя аминокислотами на одном конце молекулы. Оба стимулируют сокращение мышц матки (и других гладких мышц) и до некоторой степени лактацию. Вазотоцин млекопитающих известен также как антидиуретический гормон (АДГ) и стимулирует реабсорбцию воды в собирающих канальцах почек. У рыб осморегуляторная роль как окситоцина, так и АВТ, по-видимому, является ведущей, при том что АВТ вызывает повышенное образование мочи (диурез) у пресноводных рыб. Окситоцин влияет на осморегуляцию, вызывая сужение кровеносных сосудов в жабрах. Вызываемое АВТ сокращение гладких мышц вокруг артериол для поддержания или повышения кровяного давления (что наблюдается у одних рыб и отсутствует у других) может также влиять на осморегуляцию, увеличивая объем гломерулярной фильтрации. АВТ, по всей вероятности, не вызывает сокращения гладких мышц яичников и яйцевода у живородящих рыб, поскольку третий родственный гормон — изотоцин в 10 раз эффективнее в этом отношении, чем АВТ. Хотя все эти окситоциноподобные гормоны только незначительно отличаются друг от друга по химической структуре, функции их весьма различны. Это вначале приводило к путанице в названиях многих гормонов, но в настоящее время в этом вопросе в основном достигнута ясность, хотя многие детали еще предстоит выяснить (Pang, 1977; Chan, 1977; La Pointe, 1977).

Меланоцитстимулирующий гормон (МСГ) поступает из задней части гипофиза и вызывает экспансию меланоцитов в коже рыб, в результате

чего рыбы темнеют. Однако регуляция окраски тела у рыб оказалась значительно более сложным процессом, и в нем участвует не только МСГ. Существует несколько типов пигментных клеток (хроматофоров), каждый из которых регулируется самостоятельно. Кроме того, хроматофоры одного типа могут по-разному реагировать на одинаковый стимул в зависимости от местонахождения. Наконец, МСГ — не единственный гормон, оказывающий влияние на меланофоры; мелатонин, выделяемый пинеальной железой, вызывает контракцию меланофонов, что приводит к обесцвечиванию окраски тела у рыб.

В контроле за окраской рыб участвует и нервная система. Как правило, если рыба адаптируется к изменению фона менее чем за 10 мин, можно утверждать, что в этом участвует нервная регуляция. Если для адаптации требуется более 10 мин, происходит гормональная регуляция. Рыбы, адаптирующиеся с промежуточными скоростями, имеют смешанную нервно-гормональную регуляцию. У рыб, у которых окраска изменяется в течение нескольких дней, скорее всего происходит образование новых клеток и пигментов, а не перераспределение существующих хроматофоров.

У лососевых травмирование может вызвать быстрое потемнение четко ограниченных участков кожи. Это позволяет предположить комбинацию у этих рыб нервного и гормонального контроля за меланоцитами. По мнению автора, регуляция окраски в норме происходит путем нейрогенного обесцвечивания и гормонального потемнения, вызванного МСГ. Именно поэтому при повреждении нервов обесцвечивание прекращается и спустя несколько минут происходит полное потемнение, вызванное МСГ. Больные лососи часто имеют более темную окраску, чем другие рыбы в одном и том же бассейне.

В функции некоторых гормонов гипофиза входит стимулирование секреторной активности других эндокринных желез. К таким гипофизарным гормонам относятся адренокортикотропный гормон (АКТГ), тиреотропин (ТТГ) и два или более гонадотропина. АКТГ стимулирует образование кортизола и других кортикостероидов интерреналовой железой; многочисленные функции этих гормонов будут рассмотрены ниже. Образование АКТГ, как было показано на золотой рыбке, контролируется кортикотропин-рилизинг фактором из гипоталамуса (в основании мозга непосредственно над гипофизом). ТТГ стимулирует образование в щитовидной железе или высвобождение из нее тироксина. Гипоталамус, вероятно, секретирует как стимулирующий, так и ингибирующий факторы, контролирующие образование ТТГ. Гонадотропины (у некоторых рыб, возможно, только один гонадотропин), как известно, стимулируют образование гамет в гонадах костистых рыб, но к моменту написания этой книги они не выявлены еще у миксин, миног, акул и скатов. Гонадотропины, вероятно, также контролируются секрецией гипоталамуса.

УРОФИЗ

Урофиз, называемый также каудальной нейросекреторной системой, — это нейросекреторный участок в задней части спинного мозга. Его можно наблюдать в виде вздутия на брюшной стороне спинного мозга или идентифицировать только гистологически (рис. 40). Урофиз обнаружен у всех исследованных видов рыб и, по-видимому, свойствен вообще всем рыбам.

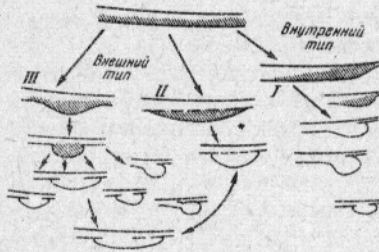


Рис. 40. Варианты строения урофиза у костистых рыб и выпячивания нейрогемальной ткани (заштриховано) в брюшном и хвостовом направлениях внутрь или через оболочку спинного мозга (жирная линия) для образования лопастного урофиза. Тип I — встречается у *Conger*; тип II — у *Salmo*; тип III — у *Albula* (Bern, 1967)

Хотя урофиз был обнаружен 150 лет назад, его функции все еще остаются спорными. Было идентифицировано четыре вида секретируемых им веществ: уротензины I, II, III и IV. Доктор Говард Берн (1977 г., личное сообщение) дал следующую оценку их статуса. Влияние уротензина I на рыб неизвестно, но он снижает кровяное давление у большинства групп наземных позвоночных животных. Уротензин II вызывает сокращение гладких мышц, таких, как изолированные полосы мышечной ткани прямой кишки и мочевого пузыря форели, но показано, что он не является 5-гидрокситриптамином или ацетилхолином (два нейромедиатора), которые также вызывают сокращение гладких мышц. Уротензин III стимулирует поглощение Na^+ жабрами и способствует удержанию Na^+ почечными каналцами. Уротензин IV, возможно, является аргинин-вазотоцином, но идентифицирован так только у некоторых особей радужной форели в Японии. Некоторые исследователи искали, но не обнаружили его у других видов рыб. Помимо уротензинов урофиз карпа образует в больших количествах ацетилхолин. Вообще считается, что секреция урофиза связана с осморегуляторными функциями и оказывает наибольшее влияние на работу почек.

ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Щитовидная железа лососевых рыб состоит из тиреоидных фолликулов, расположенных вдоль брюшной аорты и в мышцах истмуса (перешейка) нижней челюсти. Фолликулы часто слишком невелики, чтобы их можно было обнаружить невооруженным глазом. Кровь поступает

к ним по сосудам, идущим от ветви коронарной артерии, и их кровоснабжение легко нарушается в экспериментах во время любого хирургического вмешательства вблизи сердца. У некоторых рыб тиреоидные фолликулы расположены также вдоль общей кардинальной вены, в головной почке и даже еще дальше назад — вблизи селезенки. Более рассеянное расположение ткани считается примитивным признаком, и было высказано предположение, что локализация имеет преимущество исключительно с точки зрения кровоснабжения железы.

Тироксин сходен с пролактином в том отношении, что они оба влияют на многие функции. Однако механизм действия тироксина (фактически два гормона: тироксин и триодтиронин) остается неизвестным, поэтому к некоторым приписываемым ему функциям он может иметь косвенное отношение или эти функции были выявлены у других животных. Например, на млекопитающих было показано, что повышенное содержание тироксина приводит к ускорению обмена — увеличению активности, повышению температуры тела и возрастанию уровня основного обмена (УОО). Во многих экспериментах увеличение содержания тироксина у рыб вызывало повышение двигательной активности, но у большинства УОО не изменялся. Ежедневные инъекции тироксина атлантической треске вызывают увеличение ее постоянной скорости плавания на 25%. Повышенный уровень тироксина у лососевых рыб вызывает увеличение плавательной активности и частоты выпрыгивания рыб из воды. Повышенная активность может также стимулировать тиреоидную активность. Миграционное возбуждение у покатной молоди лососей, вероятно, также связано с повышенной тиреоидной активностью.

Тироксин влияет также на рост, метаморфоз и размножение. Инъекции тироксина с успехом применялись для предотвращения дегенерации яичников у отловленных осетров. Вообще тироксин необходим для созревания гонад. Примером его влияния на рост могут служить оседлые особи сельди элевайф из озера Эри, которые по размерам меньше, чем особи из популяций, совершающих миграции. Немигрирующие особи, по-видимому, испытывают недостаток в йоде (и в связи с этим в тироксине), если судить по их увеличенным тиреоидным фолликулам (состояние, напоминающее базедову болезнь, называемое также тиреоидной гиперплазией). Тихоокеанские лососи в оз. Мичиган также, вероятно, испытывают недостаток йода, хотя не столь значительный. Из других функций тироксина можно отметить его влияние на кожу, центральную нервную систему, сезонные адаптации, устойчивость к температуре и осморегуляцию.

ЭНДОКРИННАЯ РОЛЬ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

В поджелудочной железе млекопитающих продуцируются два гормона: инсулин и глюкагон, которые регулируют содержание глюкозы в крови. Глюкоза поступает в клетки только в присутствии инсулина,

который таким образом снижает ее содержание в крови. Недостаток инсулина вызывает увеличение содержания глюкозы в крови (сахарный диабет) и активацию жирового обмена в ущерб углеводному. Глюкагон повышает содержание глюкозы в крови в результате гликогенолиза и приводит также к расходованию липидов, запасенных в печени. Таким образом, регулирование содержания глюкозы в крови млекопитающих осуществляется сбалансированным разнонаправленным воздействием этих двух гормонов.

Описание гормонов млекопитающих вызвано тем, что с рыбами ситуация не совсем ясна и их гормоны могут отличаться от гормонов млекопитающих. Например, содержание глюкозы в крови у человека в среднем составляет 90 мг/100 мл крови и колеблется от 140 мг/100 мл после принятия большого количества пищи до 60 мг/100 мл после большой физической нагрузки. У радужной форели нормальное содержание глюкозы в крови колеблется от 50 до 150 мг/100 мл и, вероятно, не имеет определенного регулируемого нормального уровня. Содержание глюкозы в крови возрастает после потребления пищи, но может затем медленно снижаться в течение многих дней, если рыба не питается. Спонтанный диабет (болезнь Сэкокэ) наблюдается у японского карпа как результат получения с кормом прогорклого рыбьего жира, и инъекции инсулина млекопитающих оказываются в этом случае малоэффективными. Некоторые исследователи считают лососевых "полудиабетиками" из-за слабой регуляции содержания глюкозы в крови и преимущественного использования липидов в мышечном обмене. Учитывая регуляцию содержания глюкозы в крови, можно было ожидать, что некоторая ее часть будет проходить через почечные канальцы и появляться в моче, но этого обычно не происходит. Наличие глюкозы в крови характерно, однако, при диабете и у карпа, и у млекопитающих.

Иокотэ (Yokote, 1970) описал реакции рыб, больных диабетом, на введение инсулина млекопитающих. Некоторые рыбы реагировали на инсулин так же, как и млекопитающие: умеренные дозы инсулина резко понижали содержание глюкозы в крови и вызывали судороги. К таким рыбам относятся кумжа, скап, менхэден, обыкновенная и японская скумбрии, морской окунь и скат. У других рыб реакция была минимальной или вообще отсутствовала даже при введении больших доз инсулина млекопитающих. Бычок-подкаменщик — единственная рыба, которая не реагирует на инсулин. Эта ситуация напоминала некоторые формы стойкого к инсулину диабета у млекопитающих. Рыбы третьей группы реагировали на умеренные дозы инсулина млекопитающих уменьшением содержания глюкозы в крови, которое иногда достигало нуля, но судорог при этом не наблюдалось. К этим рыбам относятся кузовок, морской петух, рыба-жаба, линь и миксины.

По структуре поджелудочные железы у рыб и млекопитающих могут различаться. Помимо диффузного распределения поджелудочная железа у рыб может иметь четыре типа секреторных клеток вместо трех (воз-

можно, четырех) типов у млекопитающих. Однако четвертый тип клеток у рыб может быть артефактом, возникающим в результате использования биохимических тестов для млекопитающих при работе с тканями рыб. В поджелудочной железе млекопитающих и птиц отсутствуют нервные клетки, которые, однако, обнаружены на электронных микрофотографиях тканей поджелудочной железы большинства низших позвоночных животных, включая угрей семейств Congridae и Anguillidae, кошачьих сомиков (*Ictalurus*) и меченосцев (*Xiphophorus*). Нервные окончания в железе, по-видимому, являются адренэргическими, но фактическая нервная регуляция секреции поджелудочной железы остается в основном недоказанной.

Глюкагон у млекопитающих вызывает по мере необходимости мобилизацию питательных веществ — глюкозы, аминокислот, жирных кислот — на нужды обмена. Он также стимулирует быстрое высвобождение инсулина и вызывает повышение минутного объема сердца. Гистохимические исследования на рыбах позволяют предположить наличие у них глюкагона, но работы в данной области в момент написания книги еще продолжались. На гистологических срезах, возможно, также присутствуют гранулы гастрина (часть системы, регулирующей пищеварительную секрецию поджелудочной железы в кишечник).

РЕГУЛЯЦИЯ КАЛЬЦИЯ: УЛЬТИМОБРАНХИАЛЬНАЯ ЖЕЛЕЗА И ТЕЛЬЦА СТАННИУСА

Регуляция содержания кальция у костистых рыб изучена не полностью, поэтому в качестве модели будут использованы процессы, наблюдаемые у млекопитающих, хотя они, возможно, в некоторых отношениях и отличаются от процессов, происходящих у рыб. Млекопитающие регулируют уровень кальция в своей крови очень точно, так как кальций играет важную роль в поддержании нормальной возбудимости клеточных мембран в нервной и мышечной тканях. Тетанус (неконтролируемое сокращение мышц) наблюдается у человека, когда содержание кальция в крови становится более чем на 30% ниже нормы (10 мг/100 мл крови). При содержании кальция 12 мг/100 мл крови подавляются рефлексy и проявляется общая слабость, которые усиливаются с увеличением содержания кальция в крови. Скелет служит функциональным источником кальция. Повышение содержания паратиреоидного гормона вызывает снижение содержания кальция в крови из-за запасания его в костях, в то время как снижение содержания гормона приводит к увеличению содержания кальция в крови в результате растворения костей для компенсации дефицита кальция в рационе.

Кальциевый обмен у костистых рыб, вероятно, происходит по той же основной схеме, что и у млекопитающих, но с некоторыми значительными отличиями. Рыбы, по-видимому, относительно эффективно регулируют уровень кальция в своей крови, однако данные по содержанию

ионов, представленные в некоторых таблицах главы 2, показывают, что нормальное содержание кальция в крови рыб разных видов может значительно различаться (вдвое). Более того, у некоторых видов рыб наблюдаются значительные различия в нормальных уровнях кальция в крови в пресноводный и морской периоды их жизненного цикла, а у других видов эти различия отсутствуют. В отличие от млекопитающих морские рыбы обитают в среде с высоким содержанием кальция и некоторые из них регулируют его лучше, чем другие. Пресноводные рыбы могут иногда оказываться в условиях низкого содержания кальция во внешней среде, что зависит от жесткости воды и содержания кальция в их рационах. Скелет у некоторых видов и кальцинированная чешуя рыб, безусловно, служат депо кальция, хотя вопрос о том, могут или не могут бесклеточные кости рыб обмениваться кальцием с кровью, до сих пор обсуждается. В настоящее время большинство ученых считают, что, по всей вероятности, клеточные (у млекопитающих, угрей) и бесклеточные (у большинства костистых рыб) кости служат в качестве депо для кальция крови, хотя роль костей у рыб в этом может быть не столь значительной, как у наземных позвоночных.

Имеющиеся в настоящее время, хотя и скудные данные позволяют предположить, что гормон ультимобранхиальной железы — кальцитонин — участвует в выведении кальция у рыб, обитающих в морской воде с высоким содержанием кальция или, возможно, в воде определенной жесткости. Железа и ее гормон наиболее хорошо изучены у лососей в качестве источника кальцитонина для снижения содержания кальция в крови и ускорения его отложения в костях у людей, имеющих слабые, губчатые кости (остеопороз, который особенно часто встречается у пожилых женщин). Копп с сотрудниками перебрали несколько тонн внутренностей рыб на лососевом консервном заводе, вырезали поперечную мембрану (между сердцем и печенью) и отделяли от нее беловатую полоску (так выглядит ультимобранхиальная железа), чтобы экстрагировать из нее кальцитонин. Выяснилось, что кальцитонин лососей оказывает более сильное и длительное действие на пониженное содержание кальция в крови человека, чем любой другой препарат. Специфические свойства лососевого кальцитонина, вероятно, объясняются тем, что он достаточно сходен с гормоном человека, чтобы обеспечить эффективность, но и достаточно отличен от него, чтобы замедлить процессы нормального ферментативного разложения. Копп делал также инъекции кальцитонина лососям, но не обнаружил изменений содержания кальция в их крови. Какое-то действие он все-таки, видимо, оказывает. Возможно, кальцитонин повышает экскрецию кальция через жабры, но лишь настолько, чтобы компенсировать его пассивный приток из морской воды. Предполагается также его участие в регуляции содержания ионов фосфора.

Тельца Станниуса — две белые или желтые точки на брюшной поверхности задней почки — еще более загадочны, чем ультимобранхиальная железа. Никакого определенного гормона или активной фракции из них

не выделено. Удаление телец Станниуса (станниэктомия) у фундулюсов вызвало нарушение их ионного баланса, который восстанавливался в основном инъекцией пролактина, вероятно, стимулирующего выведение минералокортикоидных гормонов клетками интерреналовой ткани. Таким образом, тельца Станниуса могут быть частью более крупной осморегуляторной системы, включающей гипофиз, интерреналовую ткань, урофиз и ультимобранхиальную железу. Из-за своих явно комплексных взаимодействий с другими эндокринными железами тельца Станниуса, по всей вероятности, в течение некоторого времени еще будут представлять загадку для эндокринологов.

ИНТЕРРЕНАЛОВЫЕ ТЕЛА И ХРОМАФФИННЫЕ КЛЕТКИ

Общая характеристика

Адреналовая система рыб состоит из интерреналовых и хромаффиновых клеток, включенных в ткани головной почки; обе железы продуцируют два или более гормона, оказывающих разнообразные действия. Между адреналоподобными системами рыб и надпочечниками млекопитающих прослеживается ряд аналогий. У рыб и млекопитающих гормоны — глюкокортикоиды, минералокортикоиды, адреналин и норадреналин — выполняют сходные, но не идентичные функции. У животных обеих систематических групп имеется гипофизарный контроль работы адреналовой системы посредством АКТГ, выделяемого гипофизом. В обеих группах животных наблюдаются сходно проявляющиеся стресс-реакции. Однако у млекопитающих имеются дискретные адреналовые железы с функционально раздельными кортикальной (внешней) и мозговой (внутренней) областями. У костистых рыб также наблюдается разделение функций, но имеются две отдельные железы, лежащие в области головной почки. Железы можно различить только гистологически, что делает эксперименты по адреналэктомии чрезвычайно трудными, так как при этом удаляется и передняя часть головной почки. Помимо этого, некоторые адреналокортикальные гормоны рыб имеют значительные химические и функциональные отличия от таковых у млекопитающих, что отражает, вероятно, значительные различия в условиях обитания млекопитающих и рыб. Наконец имеются данные, позволяющие предполагать, что адреналовая система необязательно одинакова у всех рыб. На рис. 41 представлены некоторые из предполагаемых путей воздействия адреналовых гормонов на осморегуляцию и их взаимосвязь с другими гормонами.

Интерреналовые тела

Интерреналовые тела (ткань) у рыб состоят из групп фолликулярных (содержащих жидкость) клеток, включенных в головную почку. Эти клетки продуцируют несколько кортикостероидных гормонов,

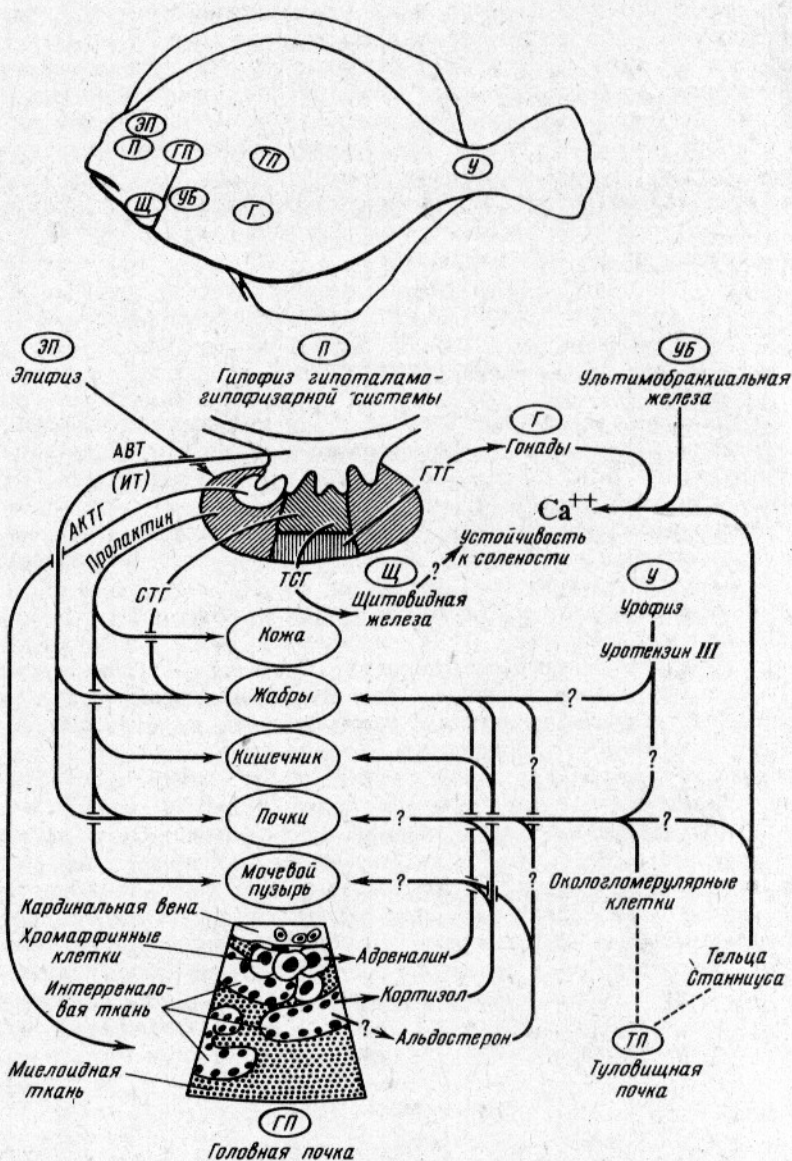


Рис. 41. Схема участия эндокринной системы в управлении осморегуляцией (Johnson, 1973)

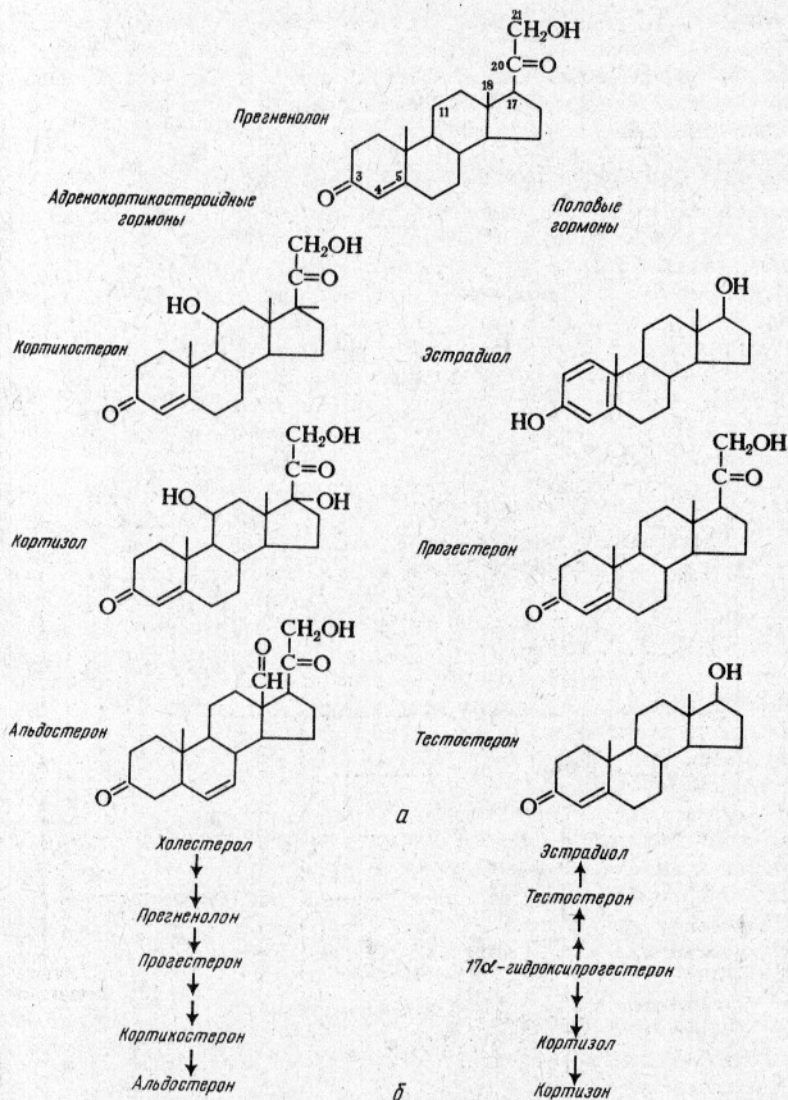


Рис. 42. Химическое строение (а), происхождение и взаимосвязь (б) стероидных гормонов. Две стрелки – многоступенчатые химические реакции, одна стрелка – одноступенчатая реакция

которые близки между собой из-за того, что все они являются производными холестерина и различаются главным образом своими боковыми цепями (рис. 42). Сходство в молекулярном строении кортикостероидных гормонов, видимо, также объясняет некоторое совпадение функций глюкокортикоидов и минералокортикоидов, а также кортикостероидов и половых гормонов. Созревание самцов у покатной чавычи в условиях стресса, вызванного миграцией вниз по течению, объясняется тем, что тестостерон является промежуточным продуктом синтеза при метаболизме кортикостероидов. Сходным образом сочетание процесса созревания гонад и стресса при миграции лососей вверх по реке, вероятно, также приводит к усилению гормональной реакции по сравнению с реакцией на каждое из этих стрессорных воздействий в отдельности; регуляция кортикостероидной системой также, по-видимому, осуществляется до некоторой степени путем функционального дублирования. АКТГ из гипофиза стимулирует, как предполагается, образование обоих кортикостероидных гормонов, которые, в свою очередь, осуществляют совместную отрицательную обратную связь с гипофизом.

Кортизол оказывает наибольшее влияние на углеводный обмен, однако он принимает участие и в осморегуляции. Повышенное содержание кортизола способствует поддержанию требуемых уровней глюкозы в крови, подавляя скорость синтеза жира из углеводов и снижая использование глюкозы крови. В печени происходит ускоренное запасание гликогена при одновременном увеличении интенсивности образования глюкозы из белка мышц (глюконеогенез). Так, взрослые особи лососей в процессе нерестовой миграции и нереста теряют до 60% массы своих скелетных мышц. Повышение уровня кортизола сопровождается понижением числа лимфоцитов в циркулирующей крови лососей и ослаблением воспалительной реакции. Повышенный уровень кортизола является основным компонентом общего стресса, не все результаты которого обязательно благоприятны для организма. Ослабленная воспалительная реакция, например, приводит в конечном счете к повышенной восприимчивости к инфекциям, особенно в сочетании с глюконеогенезом на фоне ускоренного разрушения антител в плазме крови. По неизвестным причинам содержание антител в плазме крови (фракция бета-глобулинов) во время стресса уменьшается быстрее, чем содержание других плазменных белков.

Кортикостерон оказывает основное воздействие на осморегуляцию рыб (Butler, 1973). Введение кортикостерона радужной форели уменьшает поглощение и увеличивает выведение Na^+ через жабры. При этом воздействие может оказываться либо на систему активного переноса, либо на проницаемость эпителия. Инъекция кортикостерона радужной форели снижает скорость гломерулярной фильтрации почек примерно на 25%, что соответствует изменению, наблюдаемому у мигрирующего стальноголового лосося после его адаптации к морской воде. Вместе с тем кортизол обладает также осморегуляторными функциями. Инъек-

ции кортизола вызывают у радужной форели возрастание активности Na^+/K^+ -зависимой АТФ-азы, которая обеспечивает энергией систему активного переноса. Адреналэктомированные угри выживают в морской воде и имеют относительно нормальный уровень Na^+ и мочеотделение при ежедневных инъекциях кортизола. Кортизол увеличивает также поглощение воды из изолированных сегментов кишечника угрей, в то время как альдостерон, деоксикортикостеронацетат, кортикостерон и кортизонацетат не оказывают выраженного действия. Вообще кортикостерон и кортизон, видимо, играют какую-то роль в осморегуляции большинства рыб в морской воде и для некоторых видов даже ведущую, но основным гормоном в осморегуляции у подавляющего большинства костистых рыб является кортизол.

У млекопитающих важную роль в осморегуляции играет альдостерон. Это, вероятно, объясняется тем, что он является активным конечным агентом, в который в конечном счете превращаются другие стероидные гормоны. Альдостерон при введении его рыбам оказывает умеренное влияние на осморегуляцию, но в исследованиях с инкубацией кортикостерона (непосредственный предшественник альдостерона) *in vitro* с тканью головной почки не удалось выявить какого-либо синтеза альдостерона. Более того, исследование крови рыб показало отсутствие в ней альдостерона, за исключением крови двоякодышащих рыб. Вопрос с альдостероном у рыб решен, и к моменту написания данной книги были получены в основном отрицательные результаты и продемонстрировано наличие ряда трудностей при использовании гормона млекопитающих в исследованиях контроля функций у рыб.

Хромаффинные клетки

Хромаффинные клетки находятся в головной почке костистых рыб в ткани, непосредственно окружающей заднюю кардинальную вену. Эти клетки могут перемежаться с адренокортикальными клетками. Хромаффинные клетки секретируют катехоламины в кровь, проходящую по задней кардинальной вене внутри почек.

Из того немногого, что известно о хромаффинных клетках, явствует, что они в основном сравнимы с мозговым веществом надпочечников высших позвоночных животных. Мозговое вещество надпочечников продуцирует два катехоламина: адреналин и норадреналин, которые несколько различаются по своему действию. Оба повышают частоту сокращений сердца и систолическое кровяное давление. Систолическое давление повышается с помощью различных механизмов: норадреналин вызывает увеличение периферического сопротивления, в то время как адреналин повышает минутный объем сердца, несмотря на пониженное сопротивление в сосудах мышц, печени и мозга. Адреналин резко увеличивает потребление кислорода и содержание глюкозы в крови, в то время как норадреналин действует в том же направлении, но значительно слабее. Таких различий в реакциях на два эти гормона много, имеются и межвидовые различия в этих реакциях (см. табл. 11).

Адреналин и норадреналин вырабатываются не только в хромофинных клетках. Мозг, особенно гипоталамус, имеет участки с высоким содержанием адреналина. Симпатические нервные окончания образуют преимущественно норадреналин. Катехоламины, образующиеся в нервных окончаниях, часто не попадают в кровяное русло, так как их действие весьма локализовано.

Результаты некоторых предварительных экспериментов с катехоламинами подтверждают идею о сходстве рыб с высшими позвоночными. У рыб, подвергнутых декомпрессионному стрессу (кессонная болезнь), наблюдаются повышенные уровни адреналина, но не норадреналина. Более спокойная радужная форель, используемая в аквакультуре, характеризуется более низкими уровнями адреналина как в спокойном состоянии, так и при интенсивном плавании, чем "дикий" стальноголовый лосось (проходная форма).

ОКОЛОГЛОМЕРУЛЯРНЫЕ КЛЕТКИ

Эти эндокринные клетки получили название из-за своего расположения в почках близ гломерул. Интересно, что эта система у млекопитающих изучена слабо (Nishimura and Ogawa, 1972). Секреторные клетки легко различимы гистологически и обнаружены у костистых рыб и всех изученных наземных позвоночных животных, но, видимо, отсутствуют у пластиножаберных рыб и у круглоротых. Эти клетки, возможно, имеются у химеры (*Hudrolagus colliei*). У человека в окологломерулярных клетках содержатся гранулы ренина. При высвобождении ренин действует как фермент в процессе образования ангиотензина I из ангиотензиногена (секретируемого в избытке печенью), который затем превращается в ангиотензин II и повышает давление крови и функциональную нагрузку почек. Возможно также влияние на перенос ионов и секрецию альдостерона. Этот энзимогормональный комплекс часто называют ренин-ангиотензиновой системой (РАС).

Гранулы ренина у рыб окрашиваются так же, как и у млекопитающих, но экстракты из гранул рыб, введенные млекопитающим, не изменяют кровяного давления (не оказывают вазопрессорного воздействия), возможно, из-за видовых различий. Экстракты из гранул рыб, введенные рыбам, оказывают вазопрессорное действие на несколько минут. Гранулы ренина имеются в избытке как у гломерулярных, так и агломерулярных рыб, но они не столь локализованы, как у млекопитающих. Ренин-подобные гранулы были гистологически выявлены в тельцах Станниуса, но количественно они составляют всего около 1% общего содержимого, поэтому значение их вряд ли велико. РАС может быть активной в процессе адаптации рыб к соленой воде. РАС рыб, возможно, отличается по химическому составу от таковой наземных позвоночных и может выполнять несколько иные функции, чем у млекопитающих.

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

В предыдущих главах каждая система органов была описана как самостоятельная. В действительности все системы органов у рыб действуют одновременно. Один из исследователей, изучая влияние теплового шока, пришел к заключению, что причиной гибели рыб в этом случае было не повреждение какого-либо одного органа или системы органов, а расстройство всего организма. Возможно, отказала центральная нервная система или причина гибели просто не была установлена. Как бы то ни было, ниже рассмотрены некоторые взаимодействия между системами органов и описаны ответные реакции рыб на различные изменения окружающей среды.

Большинство систем органов действует согласованно с другими системами в соответствии с условиями внешней среды и физическими законами. Например, обеспечение максимально благоприятных условий для газообмена создает непомерную нагрузку на осморегуляторные органы. Таким образом, эти две системы органов имеют противоположные потребности, поэтому для их успешного функционирования требуется достижение определенного компромисса. Это в разной степени относится ко всем системам органов, а окончательный компромисс заключается в минимальном расходе энергии в обычных условиях. Оптимальный компромисс достигается путем восстановления и поддержания нарушенного по какой-либо причине равновесия (гомеостаз).

К сожалению, установленный компромисс не может долго сохраняться. Изменяются температура, соленость и рационы, наступает время начала миграции, размножения или прекращения питания на зиму. Изменения в условия окружающей среды вносят болезнетворные организмы, хищники, загрязнение воды, строительство плотин и т. д. Реакции на такие изменения в зависимости от их степени могут быть умеренными, переноситься организмами в течение длительного времени или приводить к корректировке функций и установлению нового оптимального равновесия. Существуют пределы толерантности рыб к изменениям условий окружающей среды и, конечно, пределы времени, в течение которого рыбы способны сохранять устойчивость к изменившимся условиям. Границы между сублетальными и летальными уровнями изменений обычно расплывчаты, для них характерна видовая и индивидуальная вариабельность.

СТРЕССОРНАЯ РЕАКЦИЯ

Любой фактор, нарушающий установившееся оптимальное равновесие в функционировании органов, является стрессором. Понятие стресса было введено в 1950 г. Селье на основании исследований, проведен-

ных на млекопитающих. Снежко, Ведемейер и другие исследователи начали изучать стрессорные реакции у рыб в 1970-х годах, но понимание реакций, протекающих в различных условиях и у разных видов рыб, пока еще не столь полное, как у млекопитающих. Физиологические сведения о стрессорных реакциях весьма фрагментарны. В настоящее время известна лишь группа реакций, которые, видимо, подходят к модели стресса у млекопитающих, в то время как роль и значение других физиологических изменений неясны.

Концепция генерализованной стрессорной реакции, которая построена на основе экспериментов с млекопитающими, видимо, применима и к рыбам (Wedemeyer, 1970). У млекопитающих выделяются три стадии стрессорной реакции: 1) сопротивление, при котором животное стремится вновь достичь свойственного ему уровня гомеостаза; 2) адаптация, при которой под влиянием постоянного стрессора достигается новый уровень гомеостаза; 3) истощение, когда животное исчерпало свои запасы энергии, предшественников гормонов или других факторов, способствовавших поддержанию нового гомеостаза. При стрессе у рыб даже на довольно ранних стадиях может наблюдаться снижение устойчивости к болезням. На стадии истощения рыбы находятся в тяжелом физиологическом состоянии, например, отнерестившиеся тихоокеанские лососи, погибают, находясь в состоянии, которое можно назвать общим физиологическим истощением. Вообще в тех случаях, когда хронический стресс превышает пределы толерантности, начинается ослабление организма, о чем часто свидетельствует вспышка заболевания.

Стрессорные реакции вызываются в основном катехоламинами и кортизолом, которые действуют в течение двух различных, но перекрывающих друг друга отрезков времени. Изменения, вызываемые в организме катехоламинами (адреналин и норадреналин), происходят менее чем через секунду и длятся от нескольких минут до часов, по-видимому, под контролем со стороны симпатической нервной системы. Кортизол вызывает изменения, которые начинаются менее чем через час и длятся недели или даже месяцы. Симпатическая нервная система выделяет катехоламины очень быстро и недолго, в то время как хромоаффинные клетки в головной почке могут продуцировать катехоламины в течение длительного времени. По крайней мере, у млекопитающих мозговой слой надпочечников выделяет их в течение всего времени, пока длится стресс. У рыб кортизол образуется интерреналовой тканью в головной почке под влиянием АКТГ из гипофиза. Образование кортизола начинается не ранее чем через 15 мин, но для достижения максимального уровня продукции требуется около 24 ч.

Совместное влияние катехоламинов может быть охарактеризовано как подготовка к срочным действиям. Они вызывают повышенную подвижность (беспокойство, реактивность), мобилизацию энергетических запасов, усиление дыхания и другие функциональные изменения. Специфические результаты, вызываемые повышенным содержанием

катехоламинов, приведены в табл. 14. Есть еще ряд результатов, вызываемых катехоламинами, которые выявлены у млекопитающих, но не у рыб. Один из этих результатов связан с шунтированием потока крови от внутренних органов и повышением кровотока в мышцах.

Необходимое количество катехоламинов для проявления этих воздействий редко известно, поскольку химическое определение количеств адреналина и норадреналина затруднительно и требует больших объемов плазмы крови из-за их низкой концентрации. У взрослых особей лососей, которые уже вернулись на нерестилища, в спокойном состоянии содержание катехоламинов в плазме составляет около 1 мкг/мл, а после 25-минутного стресса (рыбу содержали без воды) — около 20 мкг/мл. Общая концентрация адреналина у радужной форели в спокойном состоя-

Т а б л и ц а 14. Влияние повышенного содержания катехоламинов у рыб

Результат	Примечания
1. Увеличение содержания глюкозы в крови	1. Нормальное содержание 50–150 мг/100 мл увеличивается до 200–300 мг/100 мл
2. Увеличение частоты сердцебиения	2. Инъекция адреналина может почти удвоить частоту сердцебиения у лососей
3. Увеличение минутного объема сердца	3. Может происходить у лососей в основном в результате увеличения ударного объема и незначительного возрастания частоты сердцебиений
4. Усиление дыхательной вентиляции	4. Обычно сопровождается уменьшением количества доступного кислорода, извлекаемого из воды
5. Расширение и сужение артериол	5. У млекопитающих (а возможно, и у рыб) сужение одних артериол и расширение других приводит прежде всего к увеличению минутного объема сердца для переноса крови к головке, сердцу и скелетным мышцам, но не к внутренним органам
6. Увеличение числа тромбоцитов в крови	6. Вероятно, из-за сокращения селезенки
7. Ухудшение перистальтики или общий стаз кишечника	7. У рыб в состоянии стресса не наблюдалось, но отмечено у млекопитающих. Растет число наблюдений, предполагающих наличие этого явления у рыб
8. Расщепление гликогена до глюкозы в печени и мышцах; высвобождение запасенных липидов	8. Эти вещества служат источником энергии для обеспечения повышенного уровня активности

Примечание. Отмечены также увеличение интенсивности глюконеогенеза в печени; образование стероидных гормонов; увеличение проницаемости эпителия для воды и ионов; реабсорбция кальция в костях; секреция HCl в желудке; высвобождение инсулина поджелудочной железой; высвобождение тироксина, а также снижение интенсивности синтеза белка в печени; синтез гликогена, напряжение гладкой мускулатуры.

нии увеличивалась приблизительно с 0,007 до 0,160 мкг/мл через час после стресса, который продолжался 10 мин. Эти два наблюдения объединяет только то, что содержание адреналина в крови возрастает во время стресса. Полученные величины столь отличны друг от друга, что их трудно сопоставить с данными для млекопитающих или делать на их основании какие-либо обобщения. Соотношение адреналина и норадреналина у рыб также значительно варьирует. У млекопитающих катехоламины примерно на 70% представлены норадреналином, то же самое относится к карпу. У кижуча адреналиноподобные вещества примерно на 70% представлены адреналином, а у некоторых других рыб адреналина и норадреналина содержится поровну.

Кортизол оказывает широкое воздействие на многие системы органов и биологическое значение его влияния не совсем понятно. В отличие от катехоламинов, которые, по-видимому, способствуют выживанию, кортизол, особенно при длительном стрессе, часто оказывает неблагоприятное действие на организм. Первоначально влияние проявляется на участках, где происходит ионный обмен: жаберные мембраны, почечные канальцы, мочевой пузырь и эпителий кишечника (у рыб в морской воде). На этих участках кортизол, видимо, является антагонистом пролактина, поскольку он увеличивает проницаемость мембран для ионов. Дополнительные специфические воздействия, оказываемые кортизолом, приведены в табл. 15.

Как видно из табл. 15, многие воздействия вредны в своем крайнем проявлении или если они продолжают длительное время. Классический пример летальной стрессовой реакции обнаружил Хомер Смит, который вместе со студентами изучал функции почек у удильщика (*Lorhius*) в 1930-х и 1940-х годах. Хотя они поставили диагноз "лабораторный диурез", а не стресс и не измеряли уровни кортизола, но симптомы сходны с теми, которые теперь относят на счет кортизола. У отловленной из морской воды и помещенной в лабораторный аквариум рыбы количество выделяемой мочи резко возрастало, а содержание воды в ней увеличивалось. Рыба, особенно если она была травмирована (обычная потеря чешуи), как правило, погибала от обезвоживания уже через 24 ч. По мнению автора, смерть наступала в результате стрессорной реакции (кортизоловой), связанной с резким увеличением проницаемости и понижением реабсорбционной способности в почечных канальцах, а также со сходными изменениями в жабрах. Поскольку эти изменения вызывали гибель рыб, такую реакцию вряд ли можно считать адаптивной. Хотя ранние стадии реакции, возможно, были полезны для организма, более поздние стадии определенно таковыми не были.

Одно время считалось, что существует единая генерализованная реакция рыб на любой вид стресса. Сейчас это представление кажется слишком упрощенным. Хотя реакции на различные стрессоры сходны (возможности рыб реагировать на стресс ограничены), они ни в коем случае не идентичны (табл. 16). Имеющиеся данные позволяют пред-

Т а б л и ц а 15. Влияние повышенного содержания кортикостероидов (особенно кортизола) у рыб и сходных позвоночных животных

Органы-мишени или функции	Действие
Общие функции	
белковый обмен	Ускоренный синтез белка из-за повышенной активности РНК; синтезируются, видимо, в основном протеолитические белки Угнетение роста
углеводный обмен	Мобилизация белка из тимуса, селезенки и печени Замедленная утилизация углеводов
кровообращение	Ускоренное образование глюкозы из белка тканей Отложение гликогена в печени Мобилизация лейкоцитов Ослабленная воспалительная реакция
В пресной воде	
жабры	Повышенное удержание ионов
почки	Повышенная реабсорбция Na^+ в почечных канальцах
семенники	Преждевременное половое созревание покатников (только у самцов)
В морской воде	
жабры, кишечник	Усиленное образование и повышенная активность $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ -АТФ-азы, приводящие к повышенной абсорбции солей в кишечнике и экскреции солей жабрами

Т а б л и ц а 16. Направленность различных физиологических функций под влиянием разных стрессоров

Показатели плазмы или сыворотки	Резкое понижение температуры ¹	Резкое повышение температуры ¹	Гипоксия ²	Газопузрырьковая болезнь ³	Заболевание ИHN ⁴	Миграция покатников ⁵	Вибриоз ⁶
Na^+		↓	ИН	ИН		↑	↓
Cl^-	резкое ↓	↓		ИН	ИН или ↓	↑	↓
K^+		↓	ИН	↑		↑	↑
Mg^{2+}						↑	↑
Ca^{2+}				↓	ИН или ↓	↓	↓
PO_4^{3-}				↑	ИН или ↓		
HCO_3^-	↑	↓			↓		
CO_2	↑	↓					
Осмолярность					↓		↓
Общий белок				↓	ИН		
Альбумин				↓	ИН		
Холестерин				↓			

Показатели плазмы или сыворотки	Резкое понижение температуры ¹	Резкое повышение температуры ¹	Гипоксия ²	Газопузырьковая болезнь ³	Заболевание ИHN ⁴	Миграция поклатников ⁵	Вибриоз ⁶
Глюкоза				ИН	ИН		↑
pH	↓ или ↑				↑		
Число эритроцитов		↓			↓		
Число лейкоцитов					ИН		↓
Гематокрит					↓	↑	
Гемоглобин					↓		
Фермент ЛДГ				ИН	↑		↑
Время свертывания крови				↓ затем ↑			
Содержание воды в тканях	ИН	Незначительное ↓					↑
Потребление O ₂			ИН		↑		
Частота сердцебиения		↑ затем ↓	(ударный объем ↑)		↑		
Моча			pH ↓				

¹ Houston, 1973.² Shelton, 1970.³ Newcomb, 1974.⁴ Amend and Smith, 1974.⁵ Miles and Smith, 1968.⁶ Steve Harbell, 1976 (неопубликованные данные).

Примечание. ↑ — повышение, ↓ — понижение, ИН — изменений нет, свободное место — нет данных.

положить существование четырех степеней стрессорной реакции: полная стрессорная реакция, включающая повышенное образование катехоламинов и кортизола (1); частичная стрессорная реакция с повышенным образованием либо катехоламинов (2), либо кортизола (3) и реакции на нарушения гомеостаза, которые рыба не воспринимает как стресс и не связанные ни с катехоламинами, ни с кортизолом (4). Ниже в качестве примеров рассмотрены все степени стрессорных реакций: миграция лососей, кратковременная гипоксия; газопузырьковая болезнь и вирусный гемопозитический некроз (ИHN), поскольку именно по этим реакциям собрано наибольшее количество данных.

Поскольку в большинстве исследований по стрессу у рыб содержание катехоламинов не измерялось, автор использует данные по уменьшению содержания в крови хлоридов как показатель повышенного содержания кортизола и данные по уменьшению глюкозы в крови как показатель повышенного содержания катехоламинов. Это, разумеется, лишь приближение к истине, поскольку на оба показателя помимо гормонов могут влиять и другие факторы.

МИГРАЦИЯ КАК СТРЕСС У ЛОСОСЕЙ

Покатные миграции

Спустя некоторое время после выклева, длительность которого зависит от вида лососей, мальки становятся беспокойными и вместо того, чтобы плыть против течения (в реках) или оставаться в озерах, начинают спускаться вниз по течению. Физиологическая подготовленность к миграции определяется фотопериодом (длительный световой период ускоряет, а короткий задерживает готовность к миграции, но не отодвигает ее на неопределенный срок). Однако если молодь задержать в пресной воде и не дать ей мигрировать, то у большинства лососевых она со временем возвращается к пресноводному образу жизни и состояние готовности к выходу в морскую воду не наступает. Результатом естественных случаев такого возвращения к пресноводному образу жизни является образование пресноводных популяций (у нерки — кокани), которые полный жизненный цикл проводят в пресной воде. У чавычи и кижуча, вселенных в Великие озера, весь жизненный цикл также проходит в пресной воде, но они размножаются в ручьях, а для нагула мигрируют в озера. К другим мигрирующим лососевым рыбам относятся стальноголовый лосось, лосось Кларка, мальма и аю (мелкая лососевая рыба, обитающая в Японии). В табл. 17 представлены типичные характеристики миграций наиболее распространенных рыб, обитающих в Северной Америке. К другим мигрантам относятся пресноводные угри, корюшки, шэд и миноги.

Т а б л и ц а 17. Характеристика миграций, размножения и развития мигрирующих лососевых рыб

Вид	Продолжительность		Условия размножения
	пресноводного периода	морского периода	
Нерка (<i>Oncorhynchus nerka</i>)	1—3 года в озерах, может образовывать пресноводную форму кокани и созреть в озерах	2—3 года	В ручьях, впадающих в озера, обычно ранней осенью, после нереста погибает

Вид	Продолжительность		Условия размножения
	пресноводного периода	морского периода	
Кижуч (<i>O. kisutch</i>)	0,5–1,5 года в реках (иногда в озерах, может созревать в пресной воде)	В основном 3 года	В ручьях, поздней осенью, после чего погибает
Чавыча (<i>O. tshawytscha</i>)	От нескольких недель до 1 года	3–8 лет (в основном 4–5 лет)	В более крупных ручьях, вблизи устья или в верховьях; в течение большей части года
Горбуша (<i>O. gorbuscha</i>)	Мигрирует вниз по течению вскоре после выхода из гнезда	2 года	В ручьях, обычно недалеко от моря, ранней осенью, после чего погибает
Кета (<i>O. keta</i>)	То же	В основном 4 года	В ручьях вблизи моря, иногда в межприливной зоне, поздней осенью, после чего погибает
Стальноголовый лосось (<i>Salmo gairdneri</i>)	2–3 года	2–4 года	В ручьях, поздней зимой, может нереститься 2–3 раза. Стальноголовый лосось летнего хода входит в реку ранним летом, размножается зимой
Лосось Кларка (<i>Salmo clarki clarki</i>)	Может мигрировать вниз по реке в очень раннем возрасте, обитает в эстуариях в течение года или дольше	—	В мелких ручьях весной
Атлантический лосось (<i>S. salar</i>)	1–3 года в ручьях, может образовывать пресноводную форму (себаго)	1–2 года	В ручьях осенью
Мальма (<i>Salvelinus malma</i>)	Как правило, проводит в пресной воде 3 года	2–3 года	То же

Большая часть исследований пократных миграций лососевых рыб выполнена до того, как появилась концепция стрессорной реакции, изложенная выше, поэтому представленные данные носят фрагментарный характер.

Концентрация ионов в плазме крови атлантического лосося показана в табл. 18, а изменения содержания ионов в плазме крови в процессе

Т а б л и ц а 18. Содержание ионов в плазме атлантического лосося на различных стадиях жизненного цикла (Patt, 1961)

Salmo salar	Содержание ионов, ммоль/мг				Среда
	Na ⁺	K ⁺	Ca ⁺⁺	Cl ⁻	
Пестрятки	117,0±17,6	2,19±0,85	2,33	129,8±21,5	Пресная вода
Серебрянки	131,2±52,0	3,03±0,91	2,00±1,4	182,7±10,5	"
Покатники	155,8±44,0	3,28±0,51	—	132,8±45,3	"
Серебрянки	159,3±25,3	3,62±1,6	—	166,3±56,7	Морская вода (2 недели)
Взрослые	211,9±106,2	3,15±2,1	3,43±1,4	156,7±72,2	Морская вода

Примечание. В таблице приведены средние величины и ошибки.

адаптации к морской воде для кижуча представлены на рис. 43. По-видимому, основное направление изменений — приближение концентраций ионов к уровням, наблюдаемым у рыб, адаптированных к морской воде. Это явление получило название преадаптация. Этим изменениям сопутствуют исчезновение окраски, свойственной пестряткам (вертикальные темные полосы по бокам тела), и усиление серебристости в результате равномерного распределения гуанина на внутренней стороне чешуи и в коже. Основной обмен под влиянием увеличения содержания тироксина ускоряется, этим, как предполагается, и объясняется миграционное беспокойство молоди, отмеченное многими исследователями. Встречаемость среди покатной молоди чавычи половозрелых самцов указывает на участие в этих процессах и других гормонов. У млекопитающих на половое созревание влияют кортикостероидные гормоны, возможно, то же самое наблюдается и у рыб. У покатников атлантического лосося содержание кортизола в период ската в 4—5 раз превышает его содержание перед скатом. Предположительно сходное явление наблюдается и у других мигрирующих лососевых (табл. 19).

Основное различие между покатной и нерестовой миграциями заключается в том, что нерестовая миграция может окончиться гибелью для многих видов лососевых, а при покатной миграции большинство особей должны выжить. Покатная стрессовая реакция не может быть настолько сильной, чтобы отразиться на выживаемости рыб, иначе не будет нерестовой миграции. Поскольку радужной форели необходимо три или четыре дня, в течение которых соленость воды постепенно возрастает, после чего она способна выживать в полносоленой морской воде, предполагается, что для мигрирующих лососей необходим переходный период. В природе этого, по-видимому, не наблюдается, за исключением тех случаев, когда для преодоления длинного эстуария требуется определенное время, т. е. постепенное изменение солености является резуль-

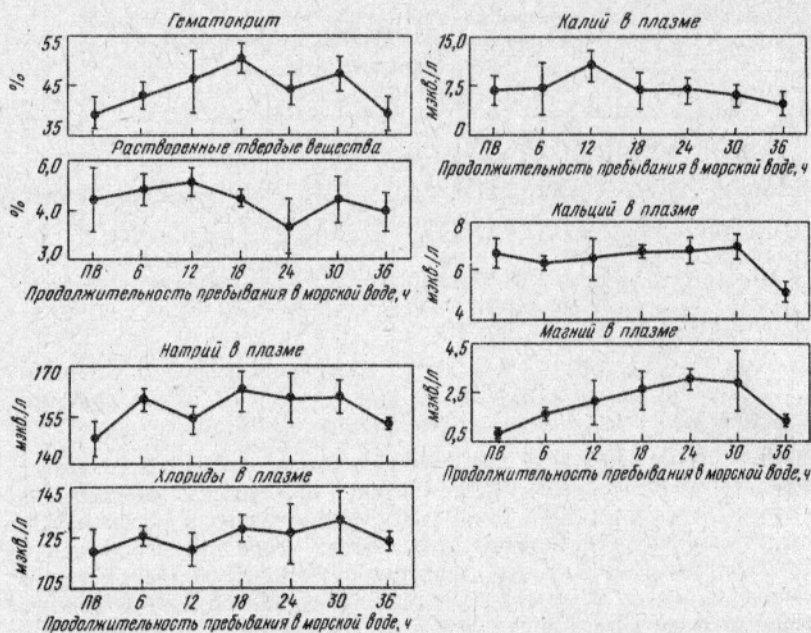


Рис. 43. Изменение гематокрита, общее содержание растворенных твердых веществ и ионов плазмы у покатников кижуча во время адаптации в морской воде. Эти покатники были отловлены из природной популяции во время естественной миграции вниз по реке и поэтому предположительно находились в состоянии максимальной готовности к выходу в море. У рыб, скатившихся в море в другое время, изменения ионного состава могут быть более значительными (Miles and Smith, 1968)

татом географических условий. Это постепенное изменение солёности не является физиологической потребностью. Резкая смена солёности не вызывает смертности у рыб, готовых к таким изменениям. Более того, поведенческое предпочтение морской воды (обусловленное тироксином) заставляет рыб перейти на морской тип осморегуляции и предотвращает возвращение в пресную воду. Значение предпочтения морской воды было показано в лаборатории, где работает автор: толерантность покатников чавычи, находящейся в морской воде, к пресной воде исчезает примерно через месяц после попадания в морскую воду. Эти покатники еще выживали после переноса в пресную воду после 8–10-дневного пребывания в морской воде. Они вполне были способны выжить в пресной воде, если бы хотели вернуться в нее. В другом случае все покатники кижуча, прошедшие почти месяц в морской воде, выживали при обратном переносе в пресную воду. Напротив, взрослые кижучи, которые находились в пресной воде не более трех дней и были перенесены обратно в морскую воду, погибли за ночь, очевидно, из-за обезвоживания. Таким

Т а б л и ц а 19. Общая характеристика физиологических изменений, происходящих во время превращения пестряток тихоокеанского (*Oncorhynchus*) и атлантического (*Salmo salar*) лососей в покатников (Wedemeyer and Yasutake, 1977)

Физиологический показатель	Изменение у покатников по сравнению с пестрятками
Секреция щитовидной железы	Повышается
Микросомы жабр, активность $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ -АТФ-азы	"
Серебристость тела	"
Устойчивость к солености и предпочтение	"
Способность к гипоосмотической регуляции	"
Способность расти в полносоленой воде (соленость 35 ⁰ / ₀₀)	"
Потребление кислорода	"
Образование аммиака	"
Содержание глюкозы в крови	"
Плавучесть (плавательный пузырь, атлантический лосось)	"
Миграционное поведение	"
Масса тела на единицу длины (коэффициент упитанности)	Понижается
Общее содержание липидов в теле	"
Содержание гликогена в печени	"

Примечание. Все указанные изменения должны обеспечить нормальное состояние, осморегуляцию и выживание.

образом, покатники лососей, вероятно, значительно более гибкие и меньше подвержены стрессу во время миграций, чем взрослые особи.

Это не означает, что миграции покатников проходят без стрессов. Отмечено, что переход в морскую воду вызывает вспышку фурункулеза, от которого в проливе Худ (шт. Вашингтон) погибли большинство выпущенных годовиков кижуча. Меченых покатников чавычи отлавливали в эстуарии, загрязненном промышленными сточными водами, спустя всего 3—4 дня после их выпуска из питомника, расположенного в 30 км вверх по течению. Их желудки были пусты, за исключением древесных щепок, хвойных игл и других случайных объектов доступных для заглатывания размеров. Очевидно, этим покатникам было трудно либо находить приемлемую пищу, либо отличать съедобные частицы от несъедобных в естественных условиях (после того как в питомниках они получали только гранулированные корма). У кеты, находившейся в

рыбоводных каналах, обнаружено явно выраженное стремление плыть к морю, несмотря на эти трудности. Рыбы, оставшиеся в рыбоводных каналах, значительно отстают в росте от рыб, выпущенных в эстуарий, и никогда не догоняют их, даже если позднее их выпускают в морскую воду. Несмотря на возникающие трудности, покатные миграции, вероятно, являются для лососей все-таки более предпочтительными, чем перспектива остаться в пресной воде.

Готовность к миграции можно определить по нескольким признакам. Покатники кижуча для выживания в морской воде должны иметь минимальную длину (независимо от возраста и сезона) 68–70 мм до развилки хвоста. Кижуч может достичь покатной стадии в ту же весну, когда он выклюнулся, осенью и весной следующего года в зависимости от скорости роста для достижения минимального необходимого размера. Кета достигает покатной стадии при значительно меньших размерах, и покатники могут начать миграцию вскоре после выклева, как только они смогут плавать. Если кета нерестится в зоне влияния приливов, например в устьях рек, то смертность ее в процессе эмбрионального развития увеличивается пропорционально времени пребывания в морской воде. Другой крайностью является нерка некоторых северных олиготрофных озер, которая может расти очень медленно и оставаться в пресной воде 3 года, прежде чем мигрирует в море.

У кижуча, чавычи и стальноголового лосося выявлено возрастание активности Na^+ или K^+ -зависимой АТФ-азы, что считается преадаптацией к обитанию в морской воде (Zaug and McLain, 1970). Эта повышенная ферментная активность обеспечивает энергию для работы хлоридного "насоса" в морской воде. Для покатной миграции характерны также прекращение питания и истощение запасенных в теле липидов. Хотя в табл. 16 отсутствуют данные о содержании глюкозы, а показан только повышенный уровень Cl^- , связанный с выходом покатников в морскую воду, нет сомнения, что содержание кортизола (связанного с осморегуляцией в морской воде) и катехоламинов увеличивается.

Если молодь не мигрирует в море, то большинство преадаптационных изменений исчезает и рыбы возвращаются к состоянию, характерному для пресной воды. Миграционное беспокойство прекращается, а повышенная интенсивность обмена приходит в норму. АТФ-азная активность снижается до уровня, характерного для пресной воды. Содержание кортизола и катехоламинов предположительно также нормализуется. Эти миграционные изменения в какой-то степени происходят даже у пресноводных форм лососевых рыб.

Нерестовые миграции

Нерестовая миграция тихоокеанских лососей как реакция на стресс, вероятно, впервые была исследована Робертсоном с сотрудниками на чавыче из реки Сакраменто в конце 1950-х — начале 1960-х годов из-за

ее поразительного сходства с синдромом Кушинга у человека (табл. 20). У чавычи, пойманной в море у побережья Сан-Франциско, содержание кортизола было низким, но увеличивалось в 4—5 раз через 24 ч после помещения в емкости на борту исследовательского судна. Было также выявлено повышение основных уровней кортизола у рыб с возрастанием пройденного вверх по реке расстояния, пока на нерестилищах не достигались максимальные уровни кортизола, сходные с таковыми у рыб, пойманных в море и помещенных в емкости. По мере прохождения миграционного пути у рыб достигаются пики уровней кортизола, близкие к тем, которые наблюдаются у выдерживаемых после поимки рыб. Отсюда был сделан вывод, что максимальные уровни кортизола у лосося могут лишь в 5 раз превышать нормальный уровень и максимальные уровни кортизола не зависят от исходного уровня.

Стимуляция образования кортизола (посредством АКТГ из гипофиза) понятна лишь отчасти. Мышечное напряжение и физическое травмирование рыб, наблюдающиеся во время движения вверх по реке с преодолением или обхождением препятствий, являются очевидным стрессом, хотя это, вероятно, еще не все. На нерестилища в реке Хорсфлай (бассейн реки Фрейзер) для осеннего нереста в конце лета зашло около 100 000 особей нерки раннего хода, но большая их часть погибла от колумнариса (болезнь теплой воды) до начала нереста. Выше нерестилища построена плотина, и было решено на следующий год спускать в этот период воду из приплотинного слоя ниже термоклина для снабжения нерестилища прохладной водой. Однако в следующем году многие из пришедших на нерестилища лососей погибли до начала нереста от бактериального поражения жабр. Измерения уровней кортизола у лососей в процессе хода показали, что содержание кортизола в плазме крови было повышено у рыб этой популяции еще в море в 60 км к югу от устья реки Фрейзер. Хотя это вероятнее всего связано с генетической природой, причина ранней стрессорной реакции у этих рыб неизвестна.

Этот эпизод с неркой реки Фрейзер иллюстрирует основное действие длительного повышения содержания кортизола. Повышенный катаболизм белка, стимулируемый кортизолом, в конечном счете вовлекает и белки плазмы крови, которые включают и белковые антитела. Пониженное содержание антител обуславливает повышенную восприимчивость к болезням. У нерестящих тихоокеанских лососей развивается обычно болезнетворный плесневый грибок *Saprolegnia*, который образуется в виде корки или губки на теле рыб и разрушает кожу и мясо. Однако в противоположность потере антител из белков плазмы крови частота сердечных сокращений и давление крови у завершивших нерест погибающих особей горбуши сохраняются почти нормальными — сердце и кровеносные сосуды относятся к органам, которые отказывают в последнюю очередь.

Совсем не обязательно, чтобы тихоокеанские лососи погибали после завершения нереста, и большинство других лососевых, несомненно, раз-

Т а б л и ц а 20. Сравнение биологических, биохимических и анатомических изменений у людей с синдромом Кушинга и у нерестящихся лососей (Robertson et al., 1961)

Изменения	Синдром Кушинга	Нерестящийся лосось
<i>Общие изменения</i>		
Масса тела	Изменяется незначительно или совсем не изменяется	Потеря при голодании
Мышечные ткани	Расходуются	Расходуются
Слабость	Есть	Есть
Остеопороз	"	Отсутствует (?)
Повышенная восприимчивость к болезням	"	Есть
Повышенная чувствительность к стрессу	"	"
Давление крови	Повышенное	
<i>Кровь</i>		
Концентрация 17-ОН-кортикостероидов	Высокая	Высокая
Глюкоза	Гипергликемия	Гипергликемия
Натрий	Нормальное или повышенное содержание	Пониженное содержание
Калий	Нормальное или пониженное содержание	Пониженное содержание
Общий белок крови	Пониженное содержание	Пониженное содержание
Гамма-глобулин	То же	Варьирует
Холестерин	Повышенное содержание	Пониженное содержание
Азот мочевины в крови	Нормальное содержание	Нормальное содержание
Связанный с белком йод	Нормальное или пониженное содержание	Пониженное содержание
Полицитемия	Есть	Отсутствует
<i>Гистология</i>		
Адреналовая железа	Гиперплазия	Гиперплазия
Гипофиз	Гиалиновая дегенерация базофильных клеток	Дегенерация базофильных и ацидофильных клеток
Почки	Нефросклероз	Нефросклероз
Поджелудочная железа	Гипертрофия островковой ткани (не всегда)	Гипертрофия островковой ткани (обычно)
Лимфовидная ткань	Истощение	Истощение
Сердечно-сосудистая система	Артериосклероз	Дегенеративные изменения, начало артериосклероза
Печень	Дегенерация (не всегда)	Дегенерация (обычно)

множаются по несколько раз. Когда особи нерки нерестились в искусственных контролируемых условиях и содержались после этого в обеззараженной пресной воде, они выживали в ней до 11 мес. Примерно через 2 мес после нереста они самопроизвольно начинали питаться и к ним вернулась свойственная морскому периоду жизни зеленая и серебристая окраска. Загнутые челюсти, однако, остались, а способность

к осморегуляции в морской воде не была исследована. Зарегистрированы случаи попадания отнерестившейся чавычи в жаберные сети, поставленные в море неподалеку от устьев рек юго-восточной части Аляски. На этом основании можно предположить возможность перехода отнерестившихся взрослых особей к морскому образу жизни. Обнаружено, что у стальноголового лосося в процессе нерестовой миграции происходит накопление жира (артериосклероз, ранняя стадия затвердения артерий) в коронарных артериях. Однако отложения исчезают после возвращения в морскую воду. Хотя около трети нерестящихся стальноголовых лососей погибают (включая промысловую смертность), миграционный стресс у этого вида, по-видимому, в основном менее сильный, чем у тихоокеанских лососей, - тело меньше истощено, челюсти искривлены не столь заметно и т. д. У атлантического лосося реакция на миграционный стресс приблизительно такая же, как у стальноголового.

Таким образом, нерестовая миграция у лососевых является сильным стрессом (обычно летальным) и роль кортизола в нем установлена достаточно определенно. Роль глюкозы и катехоламинов пока не изучена, но, по-видимому, она достаточно сложна из-за чрезмерного мышечного напряжения и изменений в тканях при длительном голодании.

ОСТРАЯ И ХРОНИЧЕСКАЯ ГИПОКСИЯ

На пониженное содержание кислорода во внешней среде лососевые реагируют увеличением скорости вентиляции жабр и минутного объема сердца. Интенсивность движения жаберных крышек возрастает, хотя частота сердечных сокращений может замедлиться. Давление крови повышается очень незначительно. Потребности в кислороде при повышенных затратах энергии на возросшую интенсивность вентиляции и перфузию жабр удовлетворяются до тех пор, пока насыщение воды кислородом (при 15°C) не снижается приблизительно на 25%. Если в это время вернуть рыб в воду, насыщенную кислородом, у них повысится давление крови, увеличится частота сокращений сердца, а интенсивность вентиляции жабр останется повышенной в течение некоторого периода, пока не будет компенсирована накопившаяся кислородная задолженность (рис. 44). Если содержание кислорода в воде продолжает снижаться (рис. 45), то наступает дефицит кислорода. При этом рыба часто переворачивается вверх брюшком (и, по-видимому, теряет сознание), в то время как частота сокращений сердца и интенсивность дыхания заметно снижаются. Если ситуация не меняется, то рыба погибает (рис. 46). Такие же явления наблюдаются при длительной анестезии.

До 1970 г., когда был прекращен спуск неочищенных сточных вод в эстуарий реки Дувамиш (Сиэтл), поглощение кислорода сточными водами создавало гипоксическую зону в верхней части эстуария, которая не исчезала под действием приливов. В бассейнах проводились модельные опыты, воспроизводящие гипоксические условия для выявле-

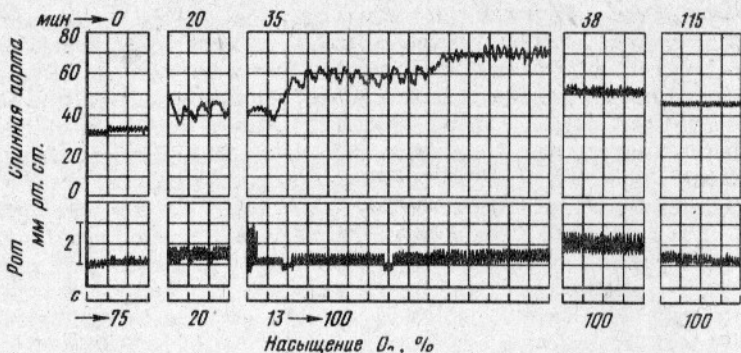


Рис. 44. Острая гипоксия и возвращение в исходное состояние у взрослой 1,5-килограммовой нерки. Спустя 35 мин циркуляция свежей воды была возобновлена (Randall and Smith, 1967)

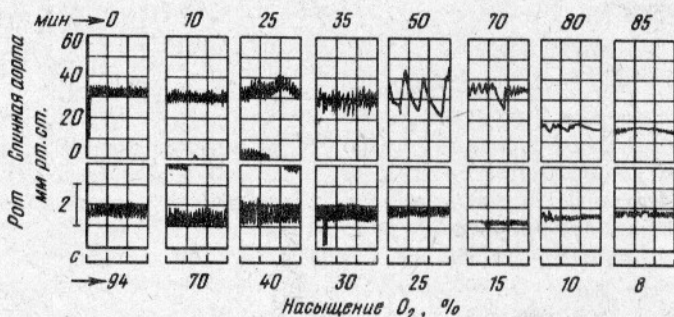


Рис. 45. Летальная гипоксия у взрослых особей нерки массой 1,7 кг. Реакции рыб регистрировали по мере того, как они поглощали кислород, содержащийся в 28 л воды при 15° С (Smith and Randall, 1967)

ния возможности прохождения этих зон взрослыми особями кижуча, и достижения нерестилищ в верховьях реки. Рыбы в течение часа плыли с постоянной скоростью 56 см/с при умеренном содержании в воде растворенного кислорода (РК), после чего содержание РК уменьшались. Изменения в дыхании рыб показаны на рис. 47. По мере увеличения вентиляционного объема эффективность дыхания (количество доступного кислорода, извлеченного из воды при прохождении через жабры, в %) уменьшается. Некоторая адаптация и восстановление эффективности дыхания происходят к концу второго часа опыта даже при продолжающемся снижении содержания РК. Большинство рыб утомляются на втором часу плавания, некоторые рыбы не утомляются и могут проплыть через зону с низким уровнем РК вверх по течению реки.

Появление усталости у рыб коррелировало с резким повышением

содержания лактата в крови (см. рис. 47). В состоянии покоя содержание лактата остается стабильным или незначительно повышается при снижении уровней РК в воде приблизительно до 5 мг O_2 /л, но затем по мере дальнейшего снижения уровня РК начинает быстро возрастать. В бассейнах рыбы вынуждены продолжать плавать. В естественных условиях рыбы могли бы уменьшить скорость плавания или снизить физиологическую нагрузку. В конкретных условиях любой участок значительной протяженности на миграционном пути, где содержание РК составляет 4,5 мг O_2 /л или менее, представляет собой серьезное препятствие для рыб.

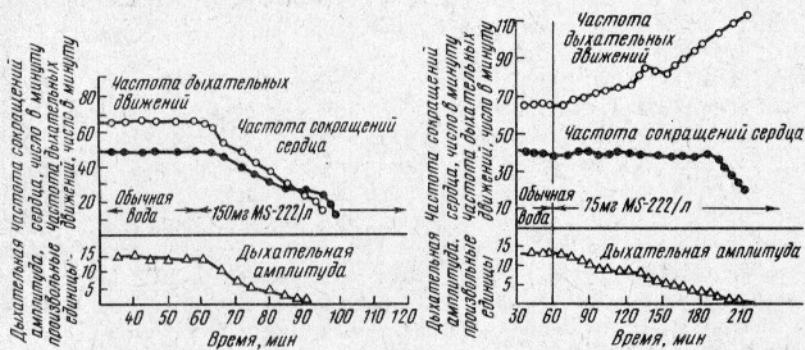
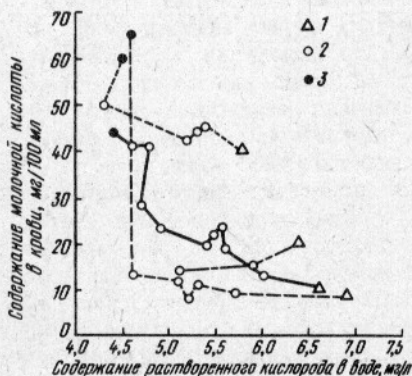


Рис. 46. Влияние анестетика MS-222 на частоту сердечных сокращений, дыхательных движений и на дыхательную амплитуду у радужной форели (Randall and Smith, 1967)

Рис. 47. Зависимость между концентрацией молочной кислоты в крови, содержанием растворенного в воде кислорода и продолжительностью плавания у четырех взрослых особей кижуча (3–4 кг), плавающих в морской воде с постоянной скоростью до наступления утомления. Пробы крови брали с 15-минутными интервалами через катетер, введенный в спинную аорту, до, во время и после окончания плавания. Три из четырех рыб переходили от аэробного (низкое содержание молочной кислоты) к анаэробному (накоплению молочной кислоты) обмену при содержании в воде около 4,5 мл O_2 /л (Smith et al., 1971):



1 – состояние покоя; 2 – плавание; 3 – утомление

Приведем несколько примеров хронической гипоксии, встречающейся в естественных условиях. Тепловодные рыбы располагают относительно небольшим количеством доступного кислорода из-за его пониженной растворимости при повышенных температурах и в связи с тем, что эти рыбы имеют относительно высокую интенсивность основного обмена. В эвтрофных водоемах с сильно развитой растительностью содержание РК в дневное время повышается, а ночью, когда водоросли дышат, но не выделяют кислорода, снижается. Эту ситуацию можно рассматривать как пример хронической гипоксии в том отношении, что низкое содержание РК наблюдается ежесуточно. Рыбы, живущие в высоких широтах, испытывают пониженное парциальное давление кислорода. Рыбы, плывущие плотными стаями, испытывают пониженное содержание РК, поскольку часть кислорода оказывается уже использованной рыбами, плывшими впереди. Некоторые загрязняющие вещества, особенно такие тяжелые металлы, как свинец и цинк, осаждают слизь на жабрах и ограничивают количество кислорода, которое может поступить в кровь рыб.

Реакции рыб на такие ситуации изучены не полностью. У форели в горных озерах на высоте около 3000 м (примерно 25 мм рт. ст.) содержание O_2 в тканях приблизительно такое же, как у форели в долинах. Золотая рыбка, акклиматизированная к 15%-ному насыщению воды кислородом, плавает так же, как и особи, акклиматизированные к 100%-ному насыщению воды кислородом, что предполагает отсутствие прямой зависимости между плаванием и дыханием. Вместе с тем у большеротого окуня интенсивность питания и темп роста снижаются при содержании РК = 4 мг/л так же, как и при уровнях РК, превышающих нормальное насыщение.

Приспособления к хронической гипоксии повышают эффективность системы переноса кислорода в новых условиях среды. После примерно недельного пребывания в гипоксических условиях характеристики гемоглобина изменяются, в результате чего увеличивается кислородная емкость крови и понижается парциальное давление кислорода, необходимое для насыщения гемоглобина до любого определенного уровня, т. е. кривая насыщения крови сдвигается вверх и влево от нормальной. Эти изменения позволяют гемоглобину связывать и отдавать кислород в благоприятных условиях. Помимо этого во время гипоксии скорость вентиляции жабр может возрастать, а сокращения сердца по фазе больше совпадать с движением жаберных крышек, чем в нормальных условиях, по крайней мере у лососевых. Хотя в табл. 16 это не показано, в условиях острой гипоксии при кратковременном преследовании, поимке, борьбе и любых других обстоятельствах, способных повлиять на нормальное дыхание, выделение адреналина увеличивается. Содержание глюкозы в крови должно возрастать, хотя данных, подтверждающих это, нет. Содержание кортизола возрастает медленнее, чем катехоламинов, и требуется до 24 ч, чтобы его концентрация достигла максимума. Кортизол, по-видимому, играет лишь незначительную роль при гипоксическом стрессе.

ОСТРЫЕ ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

Температура является вторым по важности после кислорода фактором водного образа жизни. За исключением нескольких видов рыб с развитыми системами теплообмена, внутренние температуры рыб и температура внешней среды должны быть в принципе одинаковыми.

Некоторые общие положения, касающиеся температурных пределов при длительных экспозициях для нерки, показаны на рис. 48. Наклон верхней и нижней линий полигона указывает, что чем выше температура, к которой адаптировалась (акклимировалась) рыба, тем выше верхние и нижние летальные уровни. Линии 5%-ной и 50%-ной летальных температур располагаются очень близко друг к другу. Это может указывать на способность нерки обитать в большей части диапазона температурной толерантности. Вместе с тем меньшие по размерам внутренние полигоны указывают на то, что обитание при температурах, близких к экстремальным, не обходится для рыб без потерь — рост замедляется по обе стороны среднего полигона, а размножение подавляется по обе стороны внутреннего полигона. Эти общие положения применимы для большинства рыб, хотя для рыб разных климатических зон должны устанавливаться соответствующие температурные диапазоны как по вертикальной, так и горизонтальной оси.

Некоторые пороговые значения при кратковременном тепловом стрессе показаны на рис. 49. Линия *AB* определяет зависимость между повышением начальных летальных и акклимационных температур, показанным на предыдущем рисунке. Влево от линии *AB* линии отлого поднимаются вверх, т. е. с повышением температуры гибель рыб наступает быстрее. Иными словами, гибель рыб может вызываться более или менее постоянной "дозой" тепла.

Произведение тепла на время экспозиции есть величина постоянная — чем больше интенсивность теплового воздействия, тем короче время, необходимое для получения данной "дозы". Эта зависимость доза — эффект типична для многих загрязняющих воду веществ и других вредных соединений.

Воздействие колебаний температур на рыб может проявляться по-разному в зависимости от характера колебаний. Например, на рис. 50 показано, что медленное повышение температуры и быстрое возвращение к исходному значению оказывалось более летальным, чем быстрое повышение и медленное возвращение температуры к исходной. Медленное повышение и медленное понижение температуры было почти одинаково летальным. Одна из причин этого заключается в том, что температура тела рыб меняется не одновременно с изменением температуры внешней среды, а с некоторым отставанием. Поскольку жабры являются превосходным органом теплообмена, то отставание изменения температуры тела при резком повышении температуры воды не позволяет рыбе достигнуть той температуры тела, которая достигается при посте-

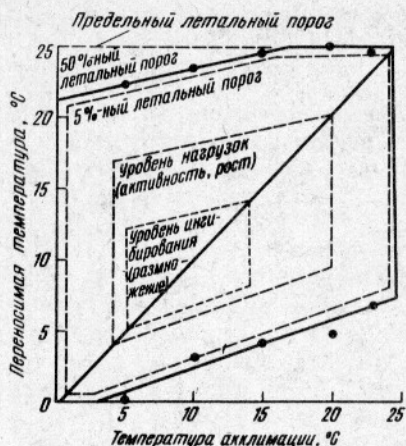
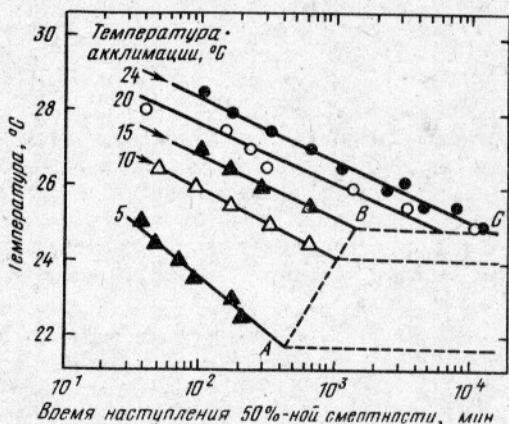


Рис. 48. Полигон верхних и нижних летальных температур для молоди нерки. Термин "порог" – синоним термина "начальная летальная температура" (Coutant, 1972)

Рис. 49. Средняя продолжительность устойчивости к высоким температурам у молоди чавычи, акклимированной к указанным на графиках температурам. Линия АВ – повышение начальных летальных температур с возрастанием температур акклимации, которое прекращается при достижении конечной летальной температуры (линия ВС) (Coutant, 1972)



пенном повышении температуры воды (рис. 51). Проведенные автором эксперименты показали, что температурное отставание (разница между внутренней температурой рыбы и температурой среды) менее выражено у рыб в активном состоянии, чем у рыб в состоянии покоя. Это, по-видимому, связано с тем, что повышенная скорость кровотока в жабрах у активных рыб увеличивает скорость теплообмена. Таким образом, повышенная активность должна увеличивать эффективность кратковременного действия полученной дозы тепла.

Некоторые физиологические результаты теплового шока были измерены количественно, хотя общая картина и механизмы действия не очень ясны. Отдельные изменения ионного состава, обнаруженные у




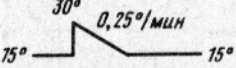

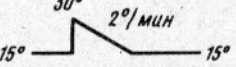
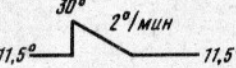
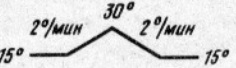
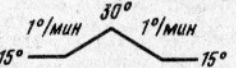
Характер экспозиции	Число рыб в опыте	Число рыб, потерявших равновесие	Число погибших рыб	Смертность, %
	10	10	10	100
	20	7	4	20
	8	4	0	0
	10	9	7	70
	5	2	1	20
	12	--	1	8
	5	5	3	60
	5	5	5	100
	25	25	24	96

Рис. 50. Влияние быстрых и медленных изменений температур на кижуча (Dean, 1973)

радужной форели, которая была подвергнута острому сублетальному тепловому воздействию (время повышения температуры 15–20 мин) с повышением температуры от 11 до 21°C, показаны на рис. 52. Потеря плазмой электролитов и выход воды из клеток привели к увеличению межклеточного объема. Поскольку клеточное пространство (по объему) больше внеклеточного, это, вероятно, является чистой потерей жидкости тела (дегидратация), хотя в задачи эксперимента не входили исследования массы тела или общей оводненности тела рыб.

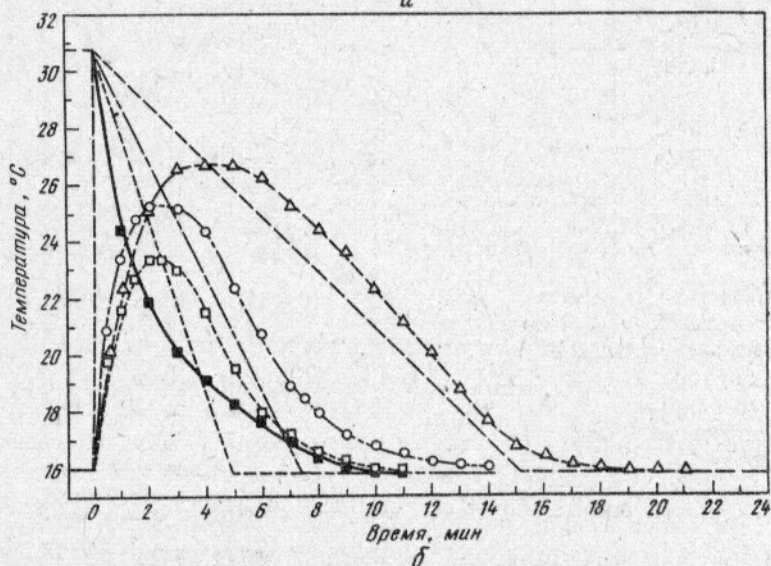
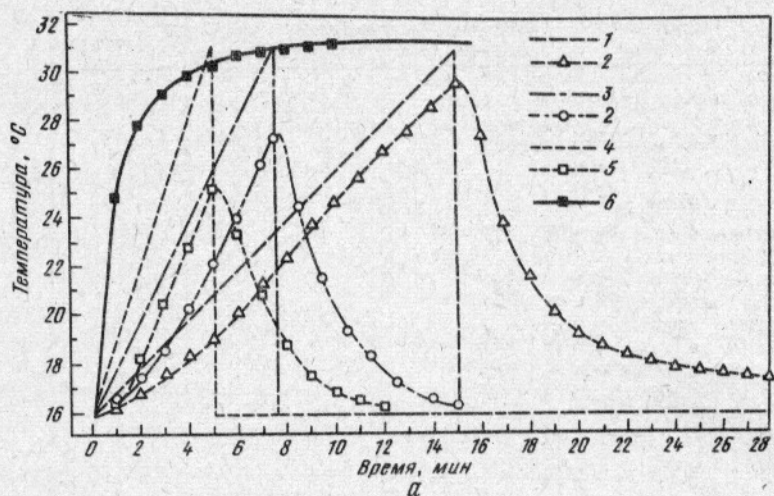


Рис. 51. Изменение внутренней температуры рыб под воздействием быстрого и медленного повышения и понижения температуры среды (см. рис. 50) (Dean, 1973):

a – температуры воды и рыбы в экспериментах с повышением температуры воды на 15°C ; *б* – температура воды и рыбы в экспериментах с резким повышением температуры на 15°C и ее снижением с разной скоростью; 1 – нагревание на 1° в минуту; 2 – температура тела рыбы; 3 – нагревание на 2° в минуту; 4 – нагревание на 3° в минуту; 5 – нагревание с $15,9$ до 31°C ; 6 – охлаждение с $30,8$ до $15,8^{\circ}$

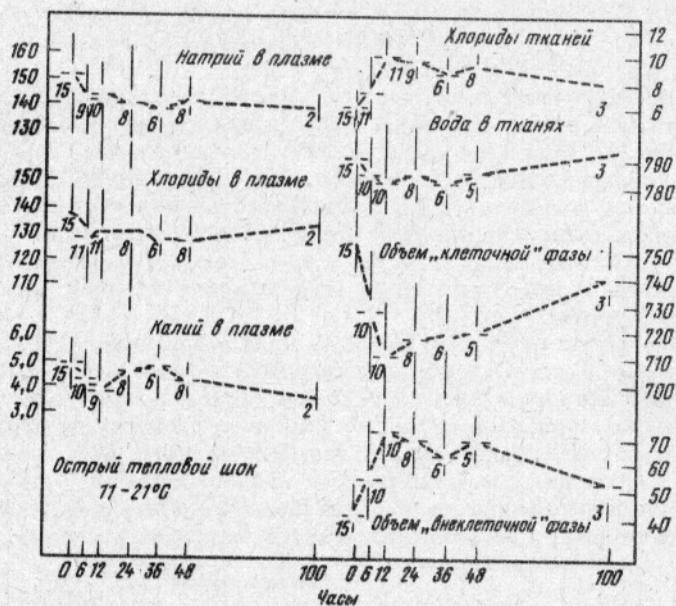


Рис. 52. Содержание электролитов в плазме крови и тканях, а также содержание и распределение воды в тканях радужной форели (*Salmo gairdneri*), подвергнутой острому (11–21°C) сублетальному тепловому шоку. Условное пересечение штриха – средняя величина; вертикальные линии – диапазон колебаний; вертикальные пробелы – стандартная ошибка; цифры – число проб (Houston, 1973)

Сублетальное снижение температуры с 11 до 0,5°C вызывает более сильную реакцию, чем повышение температуры на 10°C, но основное направление изменений было таким же, как при тепловом стрессе (рис. 53). Очевидно, что у лососевых осморегуляция весьма чувствительна к изменениям температуры, хотя механизм, вызывающий эти осморегуляторные изменения, неизвестен.

Реакция более эвритермных, чем лососи, рыб, видимо, иная. У золотой рыбки, испытавшей летальный температурный шок в результате переноса из воды температурой 22°C в воду температурой 2–3°C, значительного перераспределения воды в теле не происходило, отмечена лишь резкая потеря хлоридов в плазме крови (рис. 54). Сходные эксперименты были проведены на лине, но полученные результаты трудно сравнивать с результатами для золотой рыбки и форели из-за больших различий в скоростях изменения температуры. Физиологическое влияние значительных температурных изменений на морских рыб практически не изучено. Однако можно сделать общий вывод, что быстрые изменения температуры вызывают более сильную реакцию, чем более медленные.

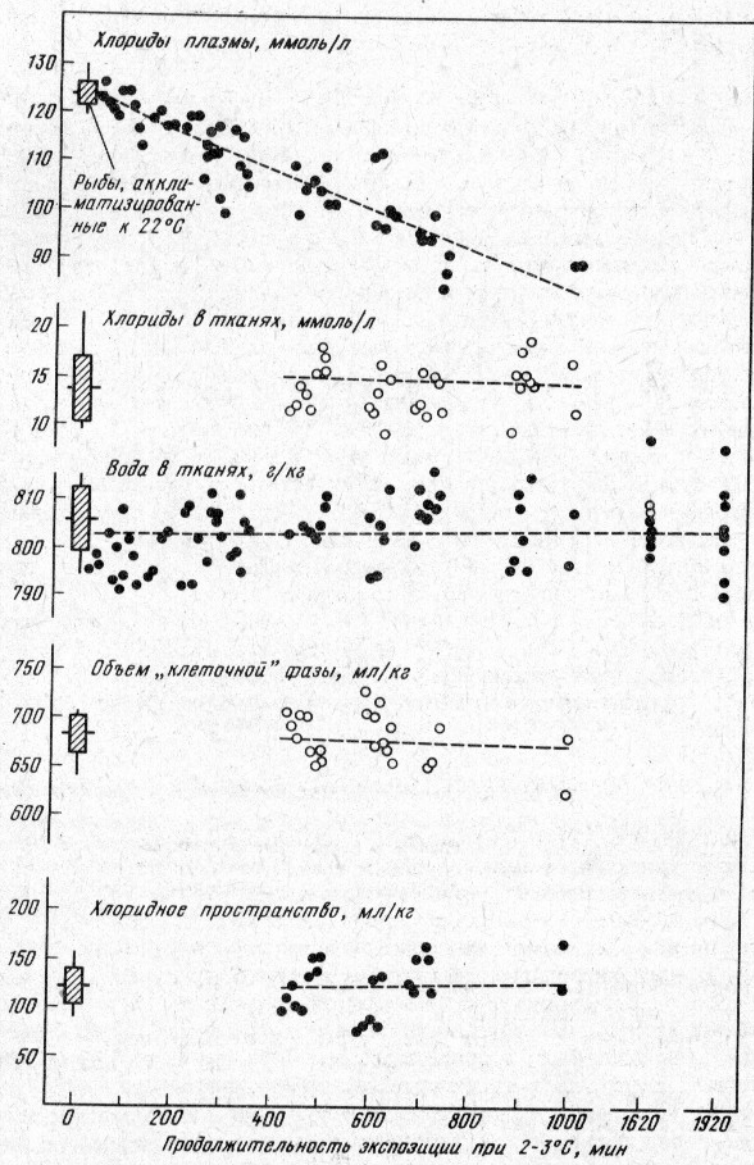


Рис. 54. Влияние летального резкого снижения температуры на концентрацию хлоридов в плазме и тканях, а также содержание и распределение воды в тканях золотой рыбки (*Carassius auratus*) (Houston, 1973)

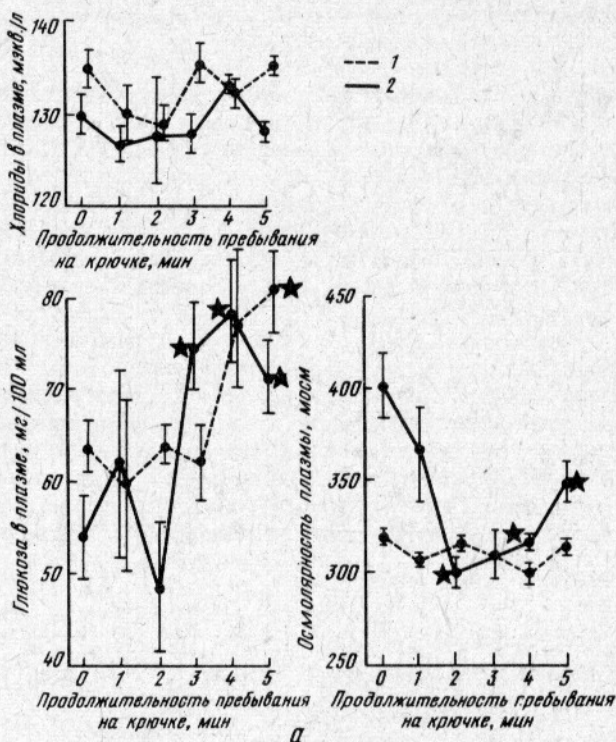
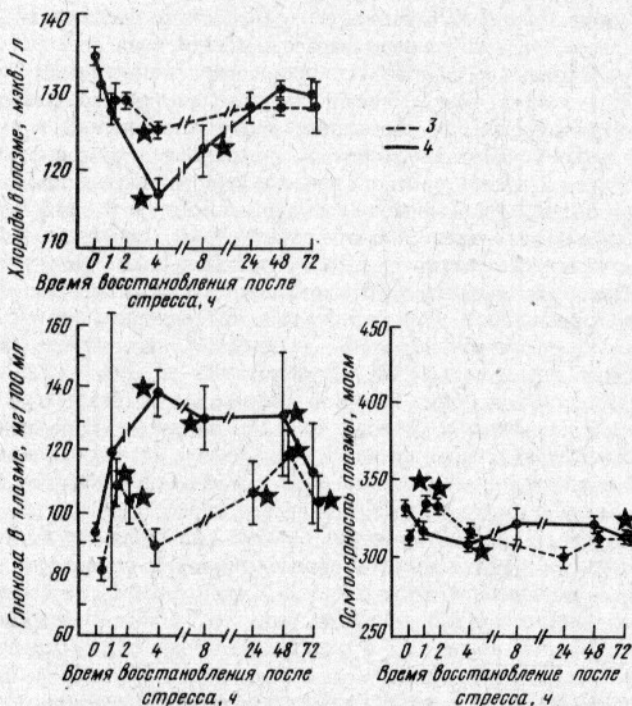


Рис. 55. Влияние поимки на спиннинг радужной форели из природ-

а — изменения содержания хлоридов и глюкозы, а также осмолярности плазмы же показателей в процессе возвращений к норме после 5-минутного стресса при 5–10 рыб. Звездочками помечены величины, достоверно отличающиеся ($P < 0,05$) 46 см, температура 12° С; 2 — рыбы, выращенные в питомнике, длина 20–25 см, выращенные в искусственных

не подтверждается объективными данными, такими, как изменения электрической активности мозга.

Анестезия может вызвать стресс у рыб разными путями. Во-первых, как остановка дыхания, так и содержание рыбы без воды при мечении и т. д. вызывают гипоксию, накопление молочной кислоты и другие связанные с этим явления (см. рис. 46). Во-вторых, трикаин подкисляет воду и рН ее зависит от его концентрации. Обычно основной раствор трикаина (100 мг/мл) имеет рН около 3 и полная анестезирующая доза 100 мг/л создает рН около 6–6,5, но успокаивающая доза 10–20 мг/л оказывает минимальное влияние на рН среды. Более длительное выдер-



б

ной популяции и выпущенной из источника:

после 0–5-минутного стресса в результате поимки (при 10°C); б – изменение тех 12°C . Вертикальные линии при точках – стандартная ошибка средней для групп из от исходных (Wydoski et al., 1976): 1 – рыбы из природных популяций, длина 36–температура 10°C ; 3 – рыбы из природных популяций, длина 36–46 см; 4 – рыбы, условиях, длина 43–48 см

живание рыб в растворе трикаина (максимально до 12 мин) вызывает типичную стрессовую реакцию кортизол/адреналинового типа, которая не наблюдается при том же времени выдерживания рыб в растворе бензокаина или в нейтрализованном растворе трикаина. Трикаин вызывает увеличение содержания глюкозы, холестерина и азота мочевины в крови и снижение содержания аскорбата (предшественника АКГГ) в интерреналовой ткани. Уровень кортизола при выдерживании рыб в растворе трикаина не возрастает, но, как полагают, время выдерживания недостаточно для такой реакции. Слабая реакция на нейтрализованный раствор трикаина заставляет полагать, что стрессорная реакция связана в основном с регуляцией рН в теле, а не с влиянием анестезирующего вещества.

В жесткой воде трудности с регуляцией рН не столь значительны, а описанное исследование было проведено в очень мягкой воде.

Стресс, возникающий в результате проведения рыбоводных операций, связан главным образом с гипоксией, которая усугубляется повышенной активностью во время преследования, попытки вырваться из сети и т. д. Если наряду с этим происходит еще и потеря чешуи, то последствия могут быть летальными. При отлове неполовозрелых лососей для мечения в процессе их миграции в море выяснилось, что потеря более 30% чешуи вызывала гибель рыб через 24 ч или раньше. Рыба, потерявшая чешую, становилась все менее активной и тихо погибала в состоянии слабого паралича. Основная причина смерти заключается в значительном увеличении концентрации Mg^{++} в плазме крови, которая, по-видимому, достаточно велика, чтобы блокировать передачу нервных импульсов через мионевральные соединения. Рыбы теряли также до 20% массы тела — столько же, сколько и контрольные выжившие рыбы (без потери чешуи или мечения), извлеченные из воды на такое же время. В соответствии с таким значительным уменьшением массы длина тела (от конца рыла до развилки хвоста) также уменьшалась на 5%. Содержание молочной кислоты в крови контрольных рыб превышало 500 мг%, в то время как для взрослых лососей уровень 150–200 мг% является летальным.

Потеря чешуи у рыб в пресной воде также может привести к летальному исходу, но причины этого неясны. У рыб одинаковых размеров, потерявших равное количество чешуи, смертность была примерно сходной. Масса этих рыб возрастала в отличие от контрольных голодающих рыб, масса которых медленно уменьшалась. Содержание Mg^{+} в пресной воде не могло вызвать паралич, хотя его содержание в крови не измерялось.

При лове на удочку рыба подвергается значительно меньшему стрессу, чем при потере чешуи. Выдовски с сотрудниками (Wydowski et al., 1976) обнаружил, что содержание глюкозы в крови радужной форели возрастало, а хлоридов — уменьшалось пропорционально времени, в течение которого рыба находилась на крючке. Эти процессы нарастали в течение 4 ч после снятия рыбы с крючка, а возврат к норме наблюдался спустя 72 ч (рис. 55). Реакция протекала более интенсивно при более высоких температурах (20°С против 10–12°С) и у более крупных рыб (43–48 см против 20–25 см). Поскольку величины всех показателей находились в нормальном для радужной форели диапазоне, авторы статьи сделали вывод, что стресс находился в пределах физиологических возможностей рыб.

Эти результаты интересно сравнить с данными, полученными в лаборатории, где работает автор. Из той же природной популяции радужной форели было отловлено около десяти рыб, которых содержали в искусственных условиях. Рыбы плохо ели или вообще не ели, и их состояние постепенно ухудшалось, хотя в лаборатории считали, что они оправляются от стресса после поимки и транспортировки. В течение месяца

все рыбы погибли. Перед гибелью удалось измерить скорости плавания некоторых рыб. Несмотря на сильный стресс, рыбы плавали значительно быстрее, до того как утомлялись, и эффективность их плавания была выше (меньшая частота движения хвостом для получения той же скорости плавания относительно длины тела), чем очень спокойные особи радужной форели, выращенные в искусственных условиях. Рыболовы-спортсмены считают, что ловить радужную форель из природных популяций гораздо интереснее, чем выращенную в питомнике, так как последняя ведет себя при поимке очень вяло. В другом сходном исследовании выявлено, что у выращенной в питомнике радужной форели как в спокойном состоянии, так и при плавании содержание катехоламинов было выше, чем у выращенного стальноголового лосося (мигрирующая форма, отчасти сходная по энергичности с радужной форелью из природных популяций). Вероятно, "культурная" радужная форель имеет больше возможностей регулировать продукцию катехоламинов, и ее стрессорная реакция менее выражена. Вместе с тем "культурные" форели более интенсивно потребляют пищу и имеют высокий темп роста. Можно предположить, что это — естественный результат выращивания рыб при высоких плотностях посадки. Если содержание катехоламинов у рыб при высоких плотностях посадки в ограниченном объеме воды повышенное, то они не годятся в качестве объектов культивирования из-за плохой выживаемости и низкого темпа роста. Это связано с высокими затратами метаболической энергии, которая могла бы быть использована на рост, на стрессорные реакции.

РЕАКЦИЯ НА ПЕРЕСЫЩЕНИЕ ВОДЫ ВОЗДУХОМ

Марш и Горам опубликовали в 1898 г. результаты своих исследований, которые показали, что подача в воду воздуха под давлением губительна для рыб. В настоящее время мы ненамного продвинулись вперед в понимании причин этого явления. Растворимость газа (главным образом азота и кислорода) в воде пропорциональна гидростатическому давлению или давлению газов. Пузырьки газа, поступающие в воду у основания плотины или водопада, уносятся вниз и могут частично или полностью растворяться в окружающей водной среде. Сходная ситуация наблюдается в том случае, когда происходит подсасывание воздуха на всасывающей стороне насоса. Иногда и родниковая вода, поступающая из-под земли, бывает пересыщена воздухом. Содержание газов в крови рыб и в воде уравнивается в течение 1—2 ч.

Если рыба или вода поднимается с глубины достаточно близко к поверхности и гидростатическое давление становится ниже необходимого для поддержания избыточного количества газа в растворенном состоянии, образуются пузырьки газа. Если эти пузырьки преграждают ток крови в сосудах, подходящих к жизненно важным органам, рыба погибает. Эта ситуация во многом сходна с кессонной болезнью, возникающей

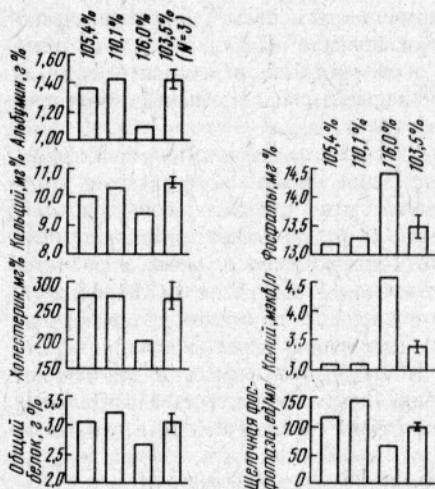


Рис. 56. Изменение химического состава крови пресноводных неполовозрелых особей стальноголового лосося при хроническом воздействии нескольких уровней пересыщения воды азотом и аргоном. Контрольные значения при 103,5% $N_2 + Ar$ в воде представлены средней величиной и диапазоном колебаний. При 116,0%-ном насыщении воды у 46% рыб выявлены внешние признаки газопузырьковой болезни (пузырьки в боковой линии и плавниках), в то время как при более низких величинах пересыщения заболевания не отмечалось. Ни один из исследованных уровней пересыщения воды не вызывал гибели рыб (Newcomb, 1974)

у подводников, но чтобы пузырьки образовались у рыбы, ей необходимо непрерывно пробыть в условиях низкого уровня пересыщения воды воздухом более месяца. Некоторые изменения физиологических параметров, возникающие при нахождении рыб в пересыщенной газами воде, показаны на рис. 56. Наряду с изменениями, показанными на рисунке, следует также отметить, что содержание глюкозы в крови, щелочной фосфатазы (ЩФ-азы), и глутамилксалацетаттрансаминазы (ГОТ) не изменялось, хотя обычно эти два показателя при повреждении тканей возрастают. На основании изменений содержания ионов и белка в крови можно предположить, что в стрессорной реакции участвовал кортизол. Поскольку содержание глюкозы в крови рыб не изменялось, по-видимому, уровни катехоламинов не возрастали, т. е. стрессорная реакция была лишь частичной.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ, СВЯЗАННЫЕ С ЗАБОЛЕВАНИЯМИ

Инфекционный гемопозитический некроз ткани (ИHN) является рабдовирусным заболеванием радужной форели, нерки и чавычи. Наиболее явный признак заболевания — обширный некроз кроветворной ткани почек. Вторичные некрозы наблюдаются в печени, поджелудочной железе, кишечнике. Болезнь наиболее активно протекает при 10°C и в естественных условиях не возникает при температуре выше 15°C. Рыбы, которые заразились вирусом ИHN при 10°C, а затем были помещены в воду температурой 18°C, выживали, и у них примерно через 2 мес вырабатывались антитела против ИHN. Основным методом борьбы с забо-

леванием рыб ИHN в момент написания книги было уничтожение зараженных рыб. Этот метод вызвал резкие возражения среди производителей форели, так как пути распространения болезни были не изучены и не доказано, что уничтожение зараженных рыб предотвращает дальнейшее распространение инфекции.

Физиологические изменения, связанные с развитием инфекционного гемопоэтического некроза, показаны на рис. 57. Снижения показателей, характеризующих красные кровяные клетки (число эритроцитов, гемоглобин, гематокрит), можно было ожидать, поскольку вирус ИHN поражает кровеносные ткани, но значительно большее физиологическое значение имеет, вероятно, снижение содержания HCO_3^- в крови. Сравнение кислотно-щелочного равновесия у здоровых и зараженных рыб (табл. 21) подтверждает роль изменений pH у заболевших рыб. Помимо уменьшения содержания HCO_3^- в плазме крови происходит значительное уменьшение содержания электролитов (без значительных изменений концентрации кальция, фосфора или хлоридов) и нейтрофи-

Т а б л и ц а 21. Сравнение кислотно-щелочного равновесия у незараженной контрольной и зараженной ИHN радужной форели при двух температурах (Amend and Smith, 1974)

Клинический тест*	Число проб	Контроль**	Число проб	Зараженные рыбы**	P***
10° C					
pH	11	7,508±0,030	13	7,599±0,038	0,05
HCO_3^- (мэкв./л)	13	11,4±0,3	14	11,0±0,5	НД
P_{CO_2} (мм рт. ст.)	10	15,87±0,81	12	12,69±1,38	0,05
H_2CO_3 (мэкв./л)	10	0,467±0,024	12	0,381±0,041	0,05
$\text{HCO}_3^-/\text{H}_2\text{CO}_3$	10	25,31±1,8	12	30,9±2,0	0,05
Общая CO_2 (мэкв./л)	10	12,18±0,33	12	11,4±0,58	НД
18° C					
pH	6	7,454±0,013	14	7,485±0,023	НД
HCO_3^- (мэкв./л)	6	11,7±0,5	14	11,2±0,5	НД
P_{CO_2} (мм рт. ст.)	6	17,30±0,94	14	15,58±0,84	НД
H_2CO_3 (мэкв./л)	6	0,519±0,028	14	0,468±0,025	НД
$\text{HCO}_3^-/\text{H}_2\text{CO}_3$	6	22,7±0,7	14	24,7±1,3	НД
Общая CO_2 (мэкв./л)	6	12,22±0,53	14	11,71±0,56	НД

* P_{CO_2} , H_2CO_3 , $\text{HCO}_3^-/\text{H}_2\text{CO}_3$ и общее содержание CO_2 рассчитаны по уравнению $\text{pH} = 6,1 \log \frac{\text{HCO}_3^-}{0,03 p_{\text{CO}_2}}$, которое действительно только для 38° C. Поправка на температуру внесена только в величины pH, а остальные параметры включены в таблицу лишь для сравнения, так как все результаты были получены на одних и тех же рыбах в одинаковых условиях.

** Среднее ± стандартное отклонение.

*** НД — различия недостоверны.

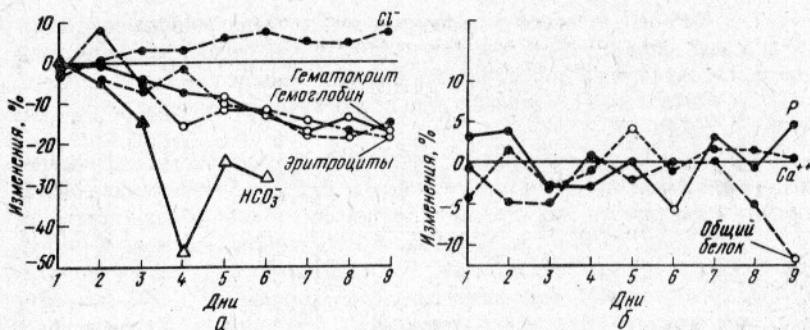


Рис. 57. Изменения химического состава крови радужной форели после заражения вирусом IHN:

а — изменения содержания хлоридов, бикарбонатов, гематокрита, гемоглобина и числа эритроцитов; *б* — изменения содержания фосфора, кальция и общего белка. Величины показателей выражены как процент изменений средних величин показателей у рыб незараженной (контрольной) популяции. Все заразившиеся рыбы погибли через 9–12 дней, вероятно, в результате нарушения осморегуляции и поражения почек (Amend and Smith, 1974)

лов. По неизвестной физиологической причине наблюдается также довольно значительное возрастание активности одного из изоферментов ЛДГ в плазме крови. В целом результаты были интерпретированы как указывающие на то, что заболевание IHN вызывало гибель рыб скорее из-за отказа почек, чем в результате анемии. Отсутствие каких-либо изменений содержания глюкозы и хлоридов в крови указывает на то, что заболевание гемопатическим некрозом не вызывало стресса, по крайней мере, на ранних стадиях.

Фурункулез — другое заболевание, вызывающее высокую смертность лососевых рыб. Это заболевание вызывается неподвижной грамотрицательной бактерией *Aeromonas salmonicida*. В табл. 22 приведены данные, характеризующие пораженных рыб. Из табл. 22 видно, что у погибающих рыб нарушено функционирование большинства органов. Вопрос заключается в том, какие же изменения являются критическими.

Существует гипотеза, по которой смерть от фурункулеза наступает в результате протеолиза мышечных клеток и лейкоцитов. Проведенные количественные определения подтверждают это предположение: увеличение содержания небелкового азота, мочевины, мочевой кислоты, креатина и аммиака свидетельствует о распаде белков в мышцах. Считается, что снижение содержания сиаловой кислоты является результатом патогенного расщепления гликопротеинов на поверхности мышечных клеток, перед тем как патогенный организм проникает в клетку. Наблюдается также значительное снижение содержания сывороточных липидов. У карпа, зараженного *A. salmonicida*, наблюдается гипогликемия,

Т а б л и ц а 22. Сравнение биохимических показателей крови у зараженных *Aeromonas salmonicida* (фурункулез) и незараженных контрольных гольцов (*Salvelinus fontinalis*). (Smith and McClean, 1976)

Показатель, мг/100 мл	Проба	Контроль		Зараженные рыбы		Досто- верность
		<i>M</i>	σ	<i>M</i>	σ	
Общий белок*	Сыворотка	2,2	0,4	1,5	0,3	Д
Гемоглобин*	Кровь	9,11	1,8	6,02	1,2	Д
Мочевина	"	1,5	0,3	3,2	0,5	Д
Мочевая кислота	"	1,0	0,1	1,2	0,1	Д
Общий креатин	"	1,6	0,2	2,2	0,3	Д
Азот аминокислот	"	19	2,1	28	3,5	Д
Аммиак	Сыворотка	0,1	0,01	0,15	0,01	Д
Глюкоза	Кровь	55,8	9,5	83,9	16	Д
Пировиноградная кислота	"	0,25	0,02	0,21	0,02	НД
Молочная кислота	"	5,37	0,6	6,61	0,8	НД
Аскорбиновая кислота	"	0,51	0,04	0,59	0,04	НД
Сialовая кислота	"	96,5	19	52,5	11	Д
Общие липиды	Сыворотка	1104	220	768	150	Д
Общие жирные кислоты	"	381	61	203	38	Д
Свободные жирные кислоты	"	63	7,1	37	4,5	Д
Триглицериды	"	290	55	230	35	Д
Общий холестерин	"	240	31	118	19	Д
Свободный холесте- рин	"	80	11	32	6	Д
Неорганический фосфор	"	18,8	3,1	16,4	2,8	НД
Кислоторастворимый фосфор	"	23,2	4,1	20	3,5	Д
Фосфор липидов	"	19,2	3,7	12	1,6	Д

* г/100 мл.

Примечание. *M* – среднее; σ – стандартное отклонение; Д – различия достоверны; НД – различия недостоверны; различия достоверны при $P=0,05$.

однако у гольца каких-либо изменений содержания глюкозы в крови не наблюдается (см. табл. 22). Это может быть связано с видовыми различиями или является следствием разных путей внедрения патогенных организмов в тело рыб. Незначительные изменения содержания глюкозы или аскорбиновой кислоты в крови (не совсем то же, что изменение запасов аскорбиновой кислоты в головной почке, но, возможно, сходное) свидетельствуют о том, что ни катехоламины, ни АКТГ и кортизол не участвуют в реакции на болезнь.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ТОКСИКАНТОВ

Имеются многочисленные данные по концентрациям многих загрязняющих или токсических веществ, которые смертельны для рыб и других организмов. Значительно меньше данных о механизмах действия этих токсикантов. Регулирование степени загрязнения обычно заключается в установлении допустимого предела содержания токсиканта в виде процентной концентрации, при которой 50% подопытных рыб погибает за 96 ч (96-часовой биотест). Выявление концентрации токсикантов, которая препятствует нормальному физиологическому функционированию, значительно труднее, чем выполнение 96-часового теста, хотя необходимость в таких исследованиях, как и в изучении сублетального влияния загрязняющих веществ, постоянно возрастает.

Некоторые загрязнители оказывают непосредственное воздействие на рыб в острых экспериментах. Влияние аммиака NH_3 на лососевых рыб начинает ощущаться с концентрации 2 мг/л. Аммиак в концентрации 15 мг/л вызывает гибель некоторых рыб. Наиболее ощутимым результатом воздействия аммиака на радужную форель является увеличение общей проницаемости, так как при этом резко возрастает количество образуемой и выводимой из организма мочи, а также происходит набухание таких оводненных тканей, как кожа и жабры. Поскольку рыбы экскретируют аммиак, предотвращение аммиачного отравления очень важно в циркуляционных системах. Содержание аммиака в воде является важным фактором при оценке степени очистки вод, спускаемых с рыбоводных заводов и с предприятий по очистке сточных вод с неполным окислением аммиака и других азотистых соединений.

Хлор широко используется для обработки сточных вод. На многих городских очистных станциях сточные воды перед спуском хлорируют, в плавательные бассейны также подается хлорированная вода. Аквариумисты знают о необходимости удаления или нейтрализации хлора, содержащегося в водопроводной воде перед заполнением ею аквариумов. Изучение хлора началось совсем недавно, и исследования в этой области еще продолжаются, но ко времени написания книги о влиянии хлора было еще мало известно. Во-первых, хлор сам по себе не очень токсичен, но, взаимодействуя с аммиаком, он замещает один, иногда два атома водорода, в результате чего образуются хлорамины, которые токсичны при концентрациях в несколько микрограммов на литр. Известно, что хлорамины постепенно разрушают клетки крови и окисляют железо в гемоглобине до стабильного состояния (метгемоглобина), вследствие чего он становится неспособным переносить кислород. Такое же действие оказывает окись углерода на человека. По-видимому, действие хлораминов этим не ограничивается, поскольку хотя ко времени гибели рыб наблюдается резкое снижение способности крови переносить кислород, оно недостаточно, чтобы вызвать гибель рыб от удушья.

В начале 1970-х годов возникло сильное беспокойство по поводу

содержания ртути, а также других тяжелых металлов, таких, как свинец и цинк, в рыбах и во внешней среде. Паника по этому поводу, по-видимому, не совсем оправдана, хотя исследования сложной роли тяжелых металлов в водной среде продолжаются. Были внесены коррективы в допустимые концентрации содержания тяжелых металлов в промышленных стоках. Эксперименты показали, что в теле человека откладывается меньше тяжелых металлов (большая часть выводится), чем это вначале предполагалось.

В некоторых случаях тяжелые металлы оказывают на рыб прямое воздействие. В Англии смывы с отвалов пород, поднимаемых на поверхность при добыче угля, становятся более кислыми и обогащаются значительным количеством растворенного цинка (Zn^{++}). Такая вода одновременно стимулирует образование у рыб слизи и вызывает ее коагуляцию. В результате мембраны жабр рыб оказываются покрытыми таким толстым слоем, что рыбы задыхаются. В другом 96-часовом эксперименте со сточными водами целлюлозно-бумажной фабрики в Канаде цинк вызывал снижение числа лимфоцитов в крови кижуча, но не оказывал влияния на число эритроцитов.

Свинец также является токсичным, его длительное воздействие вызывает у кумжи почернение хвоста, искривление позвоночника, эрозию хвостового плавника и в конечном счете вялость и паралич. Икра и личинки рыб более чувствительны к свинцу, чем взрослые рыбы. Однако концентрации свинца, вызывающие эти явления, определить очень трудно. В жесткой воде свинец взаимодействует с другими растворенными в воде веществами с образованием карбонатов, сульфатов, хлоридов и гидроокиси свинца, которые имеют различную растворимость, коллоидность или выпадают в осадок в зависимости от pH воды, поэтому для количественного определения свинца, способного проникнуть в функциональные системы рыб, требуются весьма точные химические методы. Каким образом свинец влияет на обмен, неясно, но поскольку симптомы отравления свинцом частично сходны с вызываемыми недостатком витамина С и триптофана, можно предположить, что свинец, вероятно, блокирует метаболические пути одного или обоих этих веществ.

Еще сложнее обстоит дело с промышленными сточными водами. В случае со сточными водами предприятий по производству крафт-целлюлозы (сульфатной целлюлозы) взаимодействие между большим числом разнообразных естественных компонентов древесины и вводимыми в целлюлозную пульпу химическими веществами приводит к образованию огромного количества самых разнообразных соединений, из которых пока полностью идентифицировано 3500 веществ. Производимые ими физиологические действия также весьма разнообразны (табл. 23). Важным выводом из проведенных исследований является то, что отбеливающие сточные воды заводов крафт-целлюлозы (СВЦЗ) не особенно токсичны, если pH этих вод доводится до нейтрального значения до того, как в них помещают рыб. В одном интересном эксперименте молодь

Т а б л и ц а 23. Сублетальное действие сточных вод заводов крафт-целлюлозы (СВЦЗ) на различные физиологические функции лососевых рыб (Davis, 1968, неопубликованные данные)

Система или функция	Действие	Рыба	Размеры	Температура, °С	Исследованная концентрация	Приближительная пороговая концентрация	Примечания
Дыхательная система	Учащается кашель	Радужная форель	20-25 см	11±1	-	1,1%-ный раствор СВЦЗ	Возможна адаптация То же
	То же	Нерка	207-321 г	10,5±0,5	-	0,1-0,2 LC ₅₀	
	Возрастает вентиляционный обмен	"	207-321 г	10,5±0,5	-	0,2 LC ₅₀	
	Увеличивается потребление кислорода	"	207-321 г	10,5±0,5	-	0,33 LC ₅₀	"
Кровеносная система	Понижается артериальное давление O ₂	"	До 2 кг	10,5±0,5	0,36 LC ₅₀	-	Адаптации нет
	То же	Радужная форель	150 г	10	0,33 LC ₅₀	-	То же
	Уменьшается число лейкоцитов и тромбоцитов	Кижуч	Мальки	11±1	-	0,1 TL _{M₉₆} *	После 21 дня экспозиции
	Повышается число нейтрофилов в крови	"	"	11±1	-	0,25 TL _{M₉₆}	После 200 дней экспозиции
	Возрастает содержание глюкозы в плазме	"	"	11±1	-	0,10 TL _{M₉₆}	То же

Обмен	Возрастает уровень лактата в крови и мышцах	"	"	11±1	-	0,25 TL _{M,96}	"
	Снижается плазменная спонтанная способность	"	"	13±0,5	-	0,29 TL _{M,96}	-
	Уменьшается содержание гликогена в мышцах	"	"	11±1	-	0,10 TL _{M,96}	"
Рост	Снижается темп роста	Нерка	2,4-2,8 г	15	-	10-25%-ный раствор СВЦЗ 0,05-0,1 LC ₅₀	Экспозиция около 8 недель
	То же	"	Мальки	8	-		Отбеливающие воды
	Снижается эффективность усвоения пищи	"	2,4-2,8 г	15	-	10-25%-ный раствор СВЦЗ	Экспозиция 8 недель
	Повышается темп роста	Клжуч	4-10 г	10-13	-	0,1-0,2 LC ₅₀	Экспозиция несколько недель
	То же	"	Мальки	11±1	-	0,1-0,25 TL _{M,96}	Экспозиция 70 дней
Поведение	Изменяется пищевое поведение	"	4-10 г	10-13	-	0,1-0,2 LC ₅₀	Реакция длится 2 недели и исчезает
	Рыбы мало подвижны и вялые	"	4-10 г	12-13	-	0,15 LC ₅₀	-
	Замедленная реакция тревоги	Нерка	Мелкие мальки	8	-	0,4 LC ₅₀	Отбеливающие воды
	Влияние на реакцию	"	То же	8	-	0,8 LC ₅₀	То же

Система или функция	Действие	Рыба	Размеры	Температура, °С	Исследованная концентрация	Приблизительная пороговая концентрация	Примечание
	Рыба избегает сточные воды	"	3 см	10	-	0,2 LC ₅₀	В течение часа
	То же	Атлантический лосось	7,7-14,8 см	17±0,2	-	10 мл/л (0,006 LC ₅₀)	Слабая реакция
	"	То же	7,7-14,8 см	17±0,2	-	3,77 LC ₅₀	Сильная реакция
Размножение	Гибель икры	Икра кижуча	-	6-6,5	-	0,36 LC ₅₀ для сетотетков	-
Гистология	Гистологические и цитологические изменения в печени, почках, кишечнике	Sparus nasutus serhalus	25 см	-	-	Экспозиция в садках, установленных в морской воде	Экспозиция 12-24 ч (сублетальная)
Эндокринная система	Повышается содержание кортизола в плазме	Нерка	168-200 г	12,5	0,5 LC ₅₀	-	Через 2 часа
	Увеличивается образование слизи	"Лососевые рыбы"	Мальки	-	-	2%-ный раствор СВЦЗ	-
Иммунная система	Понижается устойчивость к заболеваниям	Кижуч	10 г	12,0	0,4 LC ₅₀	-	Устойчивость к метгемоглобину

* TL₅₀ - средний толерантный уровень при 96-часовой экспозиции.

лососей в разведенных СВЦЗ росла быстрее, чем в чистой воде, хотя у рыб в растворе СВЦЗ были отмечены некоторые нарушения — повышенный уровень глюкозы в крови и изменение числа кровяных клеток. Темный цвет СВЦЗ может снижать связанную с охраной территории агрессивность рыб, делая их менее заметными друг для друга в бассейне вместимостью 113 л, и уменьшать влияние плотной посадки рыб, что позволяет им использовать больше энергии на рост.

Кратковременные опыты по определению плавательных характеристик рыб, помещенных в разведенные СВЦЗ, показали относительно слабое их влияние на углеводный обмен (рис. 58). При плавательной нагрузке содержание гликогена в мышцах уменьшается, а уровень молочной кислоты возрастает в одинаковой степени у подопытных рыб, находившихся в растворе СВЦЗ, и у контрольных рыб. При плавании рыб в растворах СВЦЗ у них уменьшается содержание гликогена в печени и возрастает содержание глюкозы в плазме крови; эти показатели восстанавливаются лишь после снятия плавательной нагрузки. Исходный уровень содержания глюкозы в плазме крови и молочной кислоты в

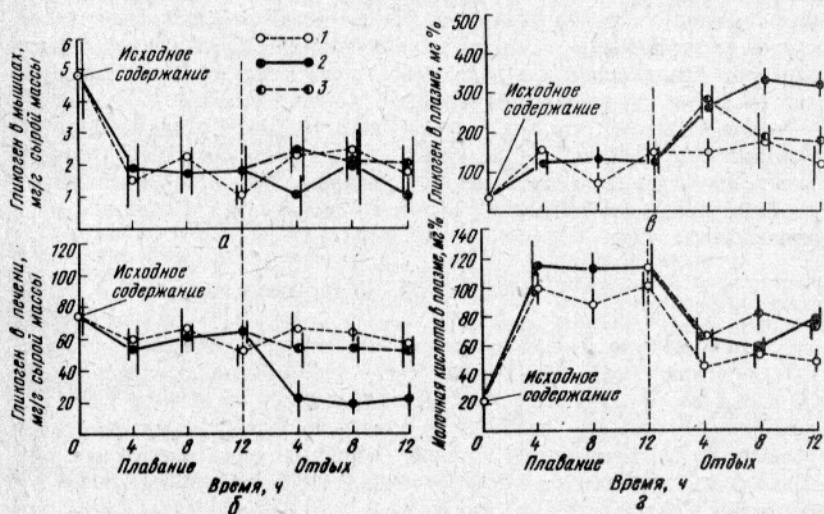


Рис. 58. Влияние кратковременного воздействия отбеливающих сточных вод завода крафт-целлюлозы (СВЦЗ) на углеводный обмен неполовозрелых особей кижуча. Рыбы плавали не менее 12 ч с умеренной скоростью. Концентрация СВЦЗ составляла 70% LC_{50} . Затем рыбам давали отдых в той же воде или переносили в чистую воду:

а — содержание гликогена в мышцах; б — гликогена в печени; в — глюкозы в плазме крови; г — молочной кислоты в плазме крови (McLeay and Brown, 1975); 1 — чистая вода; 2 — концентрация СВЦЗ составляла 0,7 LC_{50} ; 3 — чистая вода после 12-часовой экспозиции в растворе СВЦЗ

печени рыб в этих экспериментах не определялся, но он может коррелировать со способностью рыб выдержать повторную плавательную нагрузку.

Другой подход к изучению влияния СВЦЗ заключается в использовании одного из входящих в них соединений — дегидроабиетовой кислоты (ДГАК) — в чистом виде в качестве испытуемого вещества. В результате продолжительного (в течение 48 ч) плавания с невысокими, средними и высокими скоростями в растворе ДГАК ряд показателей крови изменялся у рыб, плававших с низкими и средними скоростями, число лейкоцитов снижалось, а общее время свертывания крови увеличивалось по сравнению с контрольными рыбами в чистой воде. Гематокрит, скорость оседания и число эритроцитов у рыб в растворе ДГАК при всех уровнях нагрузки и у контрольных рыб были одинаковыми. Плавание с высокими скоростями, т.е. повышенная нагрузка, по-видимому, оказывает защитное действие, что может быть связано с экспериментами, описанными выше. Из них следует, что содержание глюкозы в крови и гликогена в печени изменялось после прекращения плавания. Предполагается, что СВЦЗ снижают дыхательную способность, и поэтому роль плавательной нагрузки в оптимизации процесса переноса газов может также заключаться в компенсации влияния ДГАК. На ранних стадиях задержка брадикардии при пониженном содержании кислорода в результате двигательной активности, вероятно, сходное явление.

Автор полагает, что воздействие СВЦЗ вызывало комбинированную кортизолкатехоламиновую реакцию, в то время как ДГАК, по-видимому, вызывает лишь кортизоловую реакцию, хотя в последнем случае не было проведено никаких измерений показателей, связанных с катехоламинами.

ПОКАЗАТЕЛИ СОСТОЯНИЯ ЗДОРОВЬЯ РЫБ

В течение многих лет состояние здоровья рыб определялось по отсутствию признаков заболевания. Когда эти признаки появлялись, принимались соответствующие меры. Результаты при этом часто были неудовлетворительными, поскольку одним из первых симптомов заболевания было прекращение питания. Основным способом лечения заболеваний в условиях больших рыбоводных хозяйств было введение антибиотиков в рыбные корма. Это означало, что больные рыбы, прекратившие питаться, не получали никакого лечения и обычно погибали. Такая ситуация вполне понятна. Внешние признаки заболевания проявляются у рыб тогда, когда болезнь заходит уже достаточно далеко.

Начиная с конца 1960-х годов знания о состоянии здоровья рыб постепенно стали пополняться фактами, касающимися физиологических изменений, которых можно ожидать на ранних стадиях развития инфекционных и других заболеваний. Установлены соответствующие нормальные величины физиологических показателей, с тем чтобы отклонения

от нормы можно было использовать как индикаторы сублетальных изменений. Помимо этого выявлено, что ряд заболеваний вызывается неправильным питанием и на состояние рыб оказывают влияние различные факторы окружающей среды. В настоящее время выявлены и другие воздействия внешних факторов, проявляющиеся в конечном счете в виде вспышек заболеваний (Wedemeyer, Meyer and Smith, 1976).

В табл. 24 представлены некоторые переменные факторы окружающей среды и физиологические показатели, характеризующие состояние здоровья рыб (Wedemeyer and Yasutake, 1977). Для включения в таблицу переменные должны были удовлетворять двум условиям: показатели в норме можно получить в обычной ихтиологической лаборатории и полученные переменные теоретически приемлемы в качестве показателей

Т а б л и ц а 24. Интерпретация клинических показателей, используемых для оценки состояния здоровья рыб (Wedemeyer and Yasutake, 1977)

Показатель	Пониженный	Повышенный
Аммиак (в воде, неионизированный)	—	Гиперплазия жабр, предрасположенность к бактериальному поражению жабр
Число клеток крови		
эритроциты (красные кровяные клетки)	Анемия, разжижение крови из-за нарушения осморегуляции, повреждение жабр	Стрессорная полицитемия, дегидратация, сгущение крови
лейкоциты (белые кровяные клетки)	Лейкопения при сильном стрессе	Лейкоцитоз при бактериальной инфекции
тромбоциты	Ненормальное время свертывания крови	Тромбоцитоз из-за острого или хронического стресса
Хлориды в плазме	Повреждение хлоридных клеток жабр, опасность нарушения осморегуляции	Сгущение крови, опасность нарушения осморегуляции
Холестерин в плазме	Нарушение липидного обмена	Рыба находится в условиях хронического стресса, повышенное содержание жиров в рационе
Время свертывания крови	Сильный стресс, тромбоцитопения	Результат лечения сульфамидными препаратами или антибиотиками, нарушение кишечной микрофлоры
Кортизол в плазме	Истощение интерренальной ткани в результате сильного стресса	Рыба находится в условиях хронического или острого стресса
Глюкоза в плазме	Истощение	Острый или хронический стресс
Гликоген в печени или мышцах	Хронический стресс, истощение	Поражение печени, ведущее к чрезмерной вакуолизации. Слишком много углеводов в рационе

Показатель	Пониженный	Повышенный
Гематокрит	Анемия, разжижение крови из-за повреждения жабр	Сгущение крови, обезвоживание, стрессорная полицитемия
Гемоглобин	Анемия, разжижение крови из-за повреждения жабр, алиментарные болезни	Сгущение крови, обезвоживание, стрессорная полицитемия
Молочная кислота в крови	—	Острый или хронический стресс, утомление в результате плавания
Метгемоглобин	—	Чрезмерное содержание NO ₂ в воде или дыхание чистым O ₂ вместо воздуха при перевозке в живорыбной цистерне
Осмолярность плазмы	Заражение эктопаразитами, обитание в загрязненной тяжелыми металлами воде, разжижение крови	Обезвоживание, повышение солёности сверх осморегуляторной способности, диурез, вызванный стрессом, молочный ацидоз
Общий белок плазмы	Инфекционное заболевание, повреждение почек, неправильное питание, истощение	Сгущение крови, нарушение водного баланса

Примечание. Данные получены в основном для лососевых, но могут быть применимы и к другим рыбам.

физиологических функций. В табл. 25 приведены диапазоны некоторых показателей. Из таблицы видно, что диапазоны таких показателей, как гематокрит и содержание глюкозы, очень широки. Тогда возникает вопрос, возможно ли при столь большой изменчивости показателей в норме отличить сублетальные отклонения от нормальных. В случае с гематокритом эти сомнения иногда обоснованы — рыбы могут быть близки к гибели, прежде чем величина этого показателя выйдет за пределы нормального диапазона. Вместе с тем специалисты, имеющие предшествующий опыт работы с данной популяцией рыб, обычно знают, что типичные величины гематокрита у рыб в данном конкретном рыбохозяйстве в норме колеблются, например, только от 29 до 32%, тогда величина 25 и 35% может свидетельствовать о начале заболевания. Содержание глюкозы в крови, напротив, обычно превышает 200 мг/100 мл даже при умеренном, относительно кратковременном стрессе. Таким образом, величины гематокрита малоинформативны при отсутствии предварительного опыта работы с данной популяцией, тогда как высокое содержание глюкозы в крови является полезным индикатором.

Т а б л и ц а 25. Колебания гематологических и химических показателей крови у клинически здоровой молодежи радужной форели в мягкой воде (100 мг CaCO₃/л или менее) при 10° С (Wedemeyer and Yasutake, 1977)

Гематологический показатель	Диапазон
Билирубин, мг/100 мл	1,4-1,7
Азот мочевины в крови, мг/100 мл	0,9-4,5
Хлориды, мэкв./л	84-132
Холестерин, мг/100 мл	161-365
Время свертывания крови (в с), взятой через канюлю из аорты	150-250
пункцией из сердца или хвостовой вены	50-150
после отрезания хвостового стебля	20-60
Эритроциты, 10 ⁶ /мм ³	0,77-1,58
Глюкоза, мг/100 мл	41-151
Гемоглобин, г/100 мл	5,4-9,3
Гематокрит, %	24-43
Лейкоциты, 10 ³ /мм ³	7,8-20,9
Лейкоцитная формула, %	
лимфоциты	89-98
нейтрофилы	1-9
тромбоциты	1-6
Общий белок, г/100 мл	2-6
Осмолярность, мосм/л	288-339

Т а б л и ц а 26. Средние значения величин химических показателей (\pm стандартное отклонение) крови некоторых рыб холодных, умеренных и теплых вод, представляющих интерес в качестве объектов аквакультуры (Wedemeyer and Yasutake, 1977)

Группы и виды рыб	Гематологические показатели			
	Cl ⁻ , мэкв./л	Глюкоза, мг/100 мл	pH	Гематокрит, %
<i>Холодноводные рыбы</i>				
Кумжа (<i>Salmo trutta</i>)	108,6 (6,9)	52,0 (6,5)	7,51 (0,08)	33,0 (4)
Американский голец (<i>Salvelinus fontinalis</i>)	108,6 (1,6)	59,2 (4,3)	7,71 (0,06)	31,0 (5)
<i>Рыбы умеренной зоны</i>				
Обыкновенная щука (<i>Esox lucius</i>)	104,8 (4,3)	53,4 (16,2)	7,64 (0,18)	30,0 (5)
Светлоперый судак (<i>Stizostedion vitreum</i>)	62,0 (10,5)	152,5 (78,3)	7,85 (0,08)	46,0 (4)
<i>Тепловодные рыбы</i>				
Канальный сомик (<i>Ictalurus punctatus</i>)	114,0 (5,0)	29,1 (17,7)	7,55 (0,05)	32,1 (4,1)

тором состояния здоровья рыб, несмотря на значительные колебания нормальных величин этого показателя. Вместе с тем часто при выполнении анализов, связанных с центрифугированием крови, получают значения гематокрита без каких-либо дополнительных затрат, поэтому эти значения могут быть полезными.

Данные, которыми располагают исследователи, относятся в основном к радужной форели и другим лососевым (кижуч, чавыча, атлантический лосось). По другим рыбам сведений о нормальных физиологических показателях и стрессорных реакциях почти нет (табл. 26).

Многое еще предстоит сделать, чтобы методы лечения рыб приблизились хотя бы к принятым в ветеринарии.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Alexander, R. Mc Neil. 1967. Functional design in fishes. Hutchinson University Library, London. 160 pp.
- Alexander, R. M. 1969. The orientation of muscle fibers in the myomeres of fishes. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 49: 263-290.
- Amend, D. F. and L. Smith. 1974. Pathophysiology of infectious hematopoietic necrosis virus disease in rainbow trout (*Salmo gairdneri*): early changes in blood and aspects of immune response after injection of IHN virus. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 37: 1371-1378.
- Bennett, M. V. L. 1971. Electric organs. pp. 347-491 in Hoar, W. S. and D. J. Randall (Eds.), *Fish Physiology*, Vol. V. Academic Press, N. Y.
- Bern, Howard, A. 1967. Hormones and endocrine glands of fishes. *Science* 158: 455-462.
- Black, E. C. et al. 1962. Changes in glycogen, glucose and lactate in rainbow and kamloops trout, *Salmo gairdneri*, during and following muscular activity. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 19 (3): 409-436.
- Blaxter, J. H. S. 1969. Development: eggs and larvae, pp. 177-252 in Hoar, W. S. and D. G. Randall (Eds.), *Fish Physiology*, Vol. III Academic Press, N. Y.
- Blaxter, H. H. S. and M. Pattie Jones. 1967. The development of the retina and retinomotor responses in the herring. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 47: 677-697.
- Bodznick, David. 1975. The relationship of the olfactory EEG evoked by naturally-occurring stream waters to the homing behavior of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum). *Comp. Biochem. Physiol* 52 A: 487-495.
- Brett, J. R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 21 (5): 1183-1226.
- Brett, J. R. 1970. Fish - the energy cost of living. pp. 37-52. in McNeil, W. J. (Ed.) *Marine Agriculture*. Oregon State University Press.
- Brett, J. R. 1971. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Am. Zool.* 11: 99-113.
- Brett, J. R. 1972. The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids, and a comparison with other vertebrates. *Resp. Physiol.* 14: 151-170.
- Brett, J. R. and N. R. Glass. 1973. Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to size and temperature. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 30: 379-387.
- Brett, J. R. and D. A. Higgs. 1970. Effect of temperature on the rate of gastric digestion in fingerling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Bd. Canada* 27: 1767-1779.
- Brett, J. R., J. E. Shelbourn and C. T. Shoop. 1969. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to temperature and ration size. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 26: 2363-2394.
- Brett, J. R. and C. A. Zala. 1975. Daily pattern of nitrogen excretion and oxygen consumption of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under controlled conditions. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 32 (12): 2479-2486.
- Butler, D. G. 1973. Structure and function of the adrenal gland of fishes. *Am. Zool.* 13 (3): 839-879.
- Campbell, Graeme. 1970. Autonomic nervous systems. pp. 109-132 in Hoar, W. S. and D. J. Randall (Eds.), *Fish Physiology*, Vol. IV. Academic Press, N. Y.
- Campbell, Graeme. 1975. Inhibitory vagal innervation of the stomach in fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 50C: 169-170.
- Casillas, E., et al. 1975. Changes in hemostatic parameters in fish following rapid decompression. *Undersea Biomedical Research* 2 (4): 267-276.
- Casillas, E. and L. S. Smith. 1977. Effect of stress on blood coagulation and haematology in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Biol.* 10: 481-491.

- Chan, D. K. O. 1977. Comparative physiology of the vasomotor effects of neurohypophysial peptides of the vertebrates. *Am. Zool.* 17 (4): 751-761.
- Chiason, Robert B. 1966. Laboratory anatomy of the perch. 53 pp. Wm. C. Brown Co., Dubuque, Iowa.
- Cooper, J. C., et al. 1976. Experimental confirmation of the olfactory hypothesis with homing, artificially imprinted coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *J. Fish. Res. Bd. Canada* 33 (4): 703-710.
- Coutant, C. C. 1972. Biological aspects of thermal pollution II. Scientific basis for water temperature standards at power plants. *CRC Critical Reviews in Environmental Control* 3 (1): 1-24.
- Davis, John C. 1966. The influence of temperature and activity on certain cardiovascular and respiratory parameters in adult sockeye salmon. MS Thesis, University of British Columbia, 1966.
- Davis, J. C. and D. J. Randall. 1973. Gill irrigation and pressure relationships in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd. Canada* 30: 99-104.
- Dean, John M. 1973. The response of fish to a modified thermal environment. pp. 33-63. in Chavin. W. (Ed.) Responses of fish to Environmental Change. C. C. Thomas, Springfield, III.
- Enger, Per. S. 1967. Hearing in herring. *Comp. Biochem. Physiol.* 22: 527-538.
- Flock, Ake. 1971. The lateral line mechanoreceptors. pp. 241-263 in Hoar, W. S. and D. J. Randall (Eds.), *Fish Physiology*, Vol. V. Academic Press, N. Y.
- Fry F. E. J. 1971. The effects of environmental factors on the physiology of fish. pp. 1-98 in Hoar, W. S. and D. J. Randall (Eds.), *Fish Physiology*, Vol. VI. Academic Press.
- Fujiya, Masaru and J. E. Bardach. 1966. A comparison between the external taste sense of marine and freshwater fishes. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 32: 45-56.
- Gainer H., and J. E. Klancher. 1965. Neuromuscular junctions in a fast-contracting fish muscle. *Comp. Biochem. Physiol.* 15: 159-165.
- Gainer, H., K. Kusano and R. F. Mathewson, 1965. Electrophysiological and mechanical properties of squirrel fish sound-producing muscle. *Comp. Biochem. Physiol.* 14: 661-671.
- Greenwald, Lewis, L. B., Kirschner and Martin Sanders. 1974. Sodium efflux and potential differences across the irrigated gill of seawater-adapted rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Gen. Physiol.* 64: 135-147.
- Greer-Walker, M. 1971. Effect of starvation and exercise on the skeletal muscle fibers of the cod (*Gadus morhua* L.) and the coalfish (*Gadus virens* L.) respectively. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 33 (3): 421-426.
- Hafeez, M. A. and P. Ford. 1967. Histology and histochemistry of the pineal organ in the sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum). *Can. J. Zool.* 45: 117-126.
- Hagiwara, S., T. Szabo and P. S. Enger. 1965. Physiological properties of the electroreceptors in the electric eel, *Electrophorus electricus*. *J. Neurophysiol.* 28: 775-783.
- Halver, J. E. et al. 1973. Nutrient requirements of domestic animals No. 11. Nutrient requirements of trout, salmon and catfish, National Academy of Sciences, Wash., D. C. 57 pp.
- Hammel, H. T., S. B. Stromme and K. Myhre. 1969. Forebrain temperature activates behavioral thermoregulatory response in arctic sculpins. *Science* 165: 83-84.
- Hammond, B. R. and C. P. Hickman Jr. 1966. The effect of physical conditioning on the metabolism of lactate, phosphate and glucose in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd. Canada* 23 (1): 65-83.
- Hara, T. J. 1974. Is morpholine an effective olfactory stimulant in fish? *J. Fish. Res. Bd. Canada* 31: 1547-1550.

- Hara, T. J., Kazuo Uedo and Aubrey Garbman. 1965. Electroencephalographic studies of homing salmon. *Science* 149: 884-885.
- Henderson, N. E., 1967. The urinary and genital systems of trout. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 24 (2): 447-449.
- Hickman, C. P., Jr. 1968a. Glomerular filtration and urine flow in the euryhaline southern flounder, *Paralichthys lethostigma*, in seawater. *Canadian J. Zool.* 46: 427-437.
- Hickman, C. P., Jr. 1968b. Urine composition and kidney tubular function in the southern flounder, *Paralichthys lethostigma*, in seawater. *Canadian J. Zool.* 46: 439-455.
- Hickman, C. P., Jr. 1968c. Ingestion, intestinal absorption and elimination of seawater and salts in the southern flounder, *Paralichthys lethostigma*. *Canadian J. Zool.* 46: 457-466.
- Hickman, C. P., Jr. and B. F. Trump. 1969. The kidney, pp 91-240 in Hoar, W. S. and D. J. Randall (Eds.), *Fish Physiology*, Vol. I. Academic Press.
- Hirano, T., M. Satou and S. Urida. 1972. Central nervous system control of osmoregulation in the eel (*Anguilla japonica*). *Comp. Biochem. Physiol.* 43A: 537-544.
- Hoar, W. S. 1965. The endocrine system as a chemical link between the organism and its environment. *Trans. Roy. Soc. Canada, Sec. III, Ser. IV, Vol. 3*: 175-200.
- Hoar, W. S. 1969. Reproduction, pp 1-72 in Hoar, W. S. and D. G. Randall (Eds.), *Fish Physiology*, Vol. III. Academic Press, N. Y.
- Hochachka, P. W. and G. N. Somero. 1971. Biochemical adaptation to the environment. pp. 100-156 in Hoar, W. S. and D. J., Randall (Eds.), *Fish Physiology* Vol. VI. Academic Press.
- Holeton, G. F. 1974. Metabolic cold adaptation of polar fish: fact or artifact? *Physiol. Zool.* 47 (3): 137-152.
- Hopkins, C. D. 1974. Electric communication in fish. *Am. Scientist* 62 (4): 426-437.
- Houston, A. H. 1973. Environmental temperature and the body fluid system of the teleost. pp. 87-162 in Chavin, W. (Ed.) *Responses of Fish to Environmental Changes*. C. C. Thomas, Springfield, Ill.
- Hudson, R. C. L. 1969. Polyneuronal innervation of the fast muscles of the marine teleost, *Cottus scorpius* L. *J. Exp. Biol.* 50: 47-67.
- Hunn, Joseph B. 1969. Chemical composition of rainbow trout urine following acute hypoxic stress. *Trans. Am. Fish. Soc.* 98 (1): 20-22.
- Hunn, J. B. 1976. Inorganic composition of gallbladder bile from freshwater fishes. *Copeia* 1976 (3): 602-605.
- Hyrley, Donald A. and K. C. Fischer. 1966. The structure and development of the external membrane in young eggs of the brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). *Canadian J. Zool.* 44: 173-190.
- Hyodo, Y. 1964. Effect of X-irradiation on the intestinal epithelium of the goldfish, *Carassius auratus*. I. Histological changes in the intestine of irradiated fish. *Ann. Zool. Japonenses* 37 (2): 104-111.
- Iwai, Tamotsu, 1967. The comparative study of the digestive tract of teleost larvae. II. Ciliated cells of the gut epithelium in pond smelt larvae. *Bull. Japanese Soc. Sci. Fish.* 33 (12): 1116-1119.
- Johansen, Kjell. 1968. Air-Breathing fishes. *Scientific American* 219 (4): 102-111.
- Johansen, Kjell. 1970. Air-breathing in fishes. pp. 361-411 in Hoar, W. S. and D. J. Randall (Eds.), *Fish Physiology*, Vol. IV. Academic Press.
- Johanson, Donald W. 1973. Endocrine control of hydromineral balance in teleost. *Amer. Zool.* 13: 799-818.
- Kaplan, Harriett and L. R. Aronson. 1967. Effect of forebrain ablation on the performance of a conditioned avoidance response in the teleost fish, *Tilapia h. macrocephala*. *Animal Behav.* 15 (4): 438-448.

- Kaplan, Harriett and K. R. Aronson. 1969. Function of forebrain and cerebellum in learning in the teleost, *Tilapia heudelotii macrocephala*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 142: 141-208.
- Kapoor, B. G., H. Smit and I. A. Verighina. 1975. The alimentary canal and digestion in teleosts, pp. 109-239 in Russel, F. S. and M. Yonge (Eds.), *Advances in Marine Biology*, Vol. 13, Academic Press, N. Y.
- Knudsen, E. I. 1975. Spatial aspects of the electric fields generated by weak electric fish. *J. Comp. Physiol.* 99: 103-118.
- Konishi, J. and I. Hidaka. 1967. Stimulation of the chemoreceptors of the sea catfish by dilute electrolyte solutions. *Jap. J. Physiol.* 17 (6): 726-737.
- Kutty, M. N., et al. 1971. Maros-Schulek technique for measurement of carbon dioxide production in fish and respiratory quotient in *Tilapia mossambica*. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 28 (9): 1342-1244.
- LaPointe, Joe. 1977. Comparative physiology of neurohypophysial hormone action on the vertebrate oviduct-uterus. *Am. Zool.* 17 (4): 763-773.
- Laurent, Pierre and Suzanne Dunel. 1976. Functional organization of the teleost gill. I. Blood Pathways. *Acta Zool. (Stockh.)* 57: 189-209.
- Maetz, J. 1971. Fish gills: mechanisms of salt transfer in freshwater and sea water. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* 262: 209-249.
- Markert, J. R., et al. 1977. Influence of bovine growth hormone on growth rate, appetite, and food conversion of yearling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) fed two diets of different composition. *Can. J. Zool.* 55 1: 74-83.
- McLeay, D. J. and D. A. Brown, 1975. Effects of acute exposure to bleached Kraft pulpmill effluent on carbohydrate metabolism of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during rest and exercise. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 32: 753-760.
- Mearns, A. J. 1971. Lactic acid regulation in salmonid fishes. Ph. D. Thesis, University of Washington, Seattle. 135 pp.
- Miles, H. M. 1971. Renal function in migrating adult coho salmon. *Comp. Biochem. Physiol.* 38A: 787-826.
- Miles, H. M. and L. S. Smith. 1968. Ionic regulating in migrating juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Comp. Biochem. Physiol.* 38A: 787-826.
- Muir, B. S. and J. I. Kendall. 1968. Structural modifications in the gills of tunas and some other oceanic fishes. *Copeia* 1968 (2): 388-398.
- Newcomb, T. W. 1974. Changes in blood chemistry of juvenile steelhead trout, *Salmo gairdneri*, following sublethal exposure to nitrogen supersaturation. *J. Fish. Res. Canada* 31: 1953-1957.
- Nishimura, Hiroko, and M. Ogawa. 1972. The renin-angiotensin system in fishes. *Am. Zool.* 13 (3): 823-838.
- Oduleye, S. O. 1975a. The effects of calcium on water balance of the brown trout, *Salmo trutta*. *J. Exp. Biol.* 63: 343-356.
- Oduleye, S. O. 1975b. The effect of hypophysectomy and prolactin therapy on water balance of the brown trout, *Salmo trutta*. *J. Exp. Biol.* 63: 357-170.
- Ohnesorge, F. K. and R. Rauch. 1968. Pharmacological investigations on the peristaltic movements of the gut of the tench (*Tinca vulg.*). *Zeit. vergl. Physiol.* 58: 153-170.
- Ohnesorge, F. K. and G. Schmitz. 1968. The influence of bath temperature and adaptation temperature on the contractions of the isolated gut of the tench (*Tinca vulg.*). *Zeit. vergl. Physiol.* 58: 171-184.
- Pang, P. K. T. 1977. Osmoregulatory functions of neurohypophysial hormones in fishes and amphibians. *Am. Zool.* 17 (4): 739-749.
- Parry, Gwyneth. 1961. Osmotic and ionic changes in the blood and muscle of migrating salmonids. *J. Exp. Biol.* 38: 411-427.
- Parry, G. and F. G. T. Holliday. 1960. An experimental analysis of the function of the pseudobranch in teleosts. *Nature, Lond.* 183: 1248-49.
- Pritchard, A. W., et al. 1971. The relation between exercise and biochemi-

cal changes in red and white muscle and liver in the jack mackerel, *Trachurus symmetricus*. *Fish. Bull.* 69 (2): 379-386.

Rahn, Hermann. 1966. Aquatic gas exchange: theory. *Resp. Physiol.* 1: 1-12.

Randall, D. J. 1968. Functional morphology of the heart in fishes. *An. Zool.* 8: 179-189.

Randall, D. J. 1970. Gas exchange in fish. pp. 253-292 in Hoar, W. S. and D. J. Randall (Eds.), *Fish Physiology*, Vol. IV. Academic Press, N. Y.

Randall, D. J. 1974. The regulation of H^+ concentration in body fluids. pp. 89-94 in M. D. B. (Ed.) *Proceedings of the Canadian Society of Zoologists Annual Meeting*. June 2-5, 1974.

Randall, D. J. 1975. Carbon dioxide excretion and blood pH regulation in fish. pp. 405-418 in *Chemistry and Physics of Aqueous Gas Solutions*.

Randall, D. J. and L. S. Smith. 1967. The effect of environmental factors on circulation and respiration in teleost fish. *Hydrobiologia* 29: 113-124.

Reaves, R. S., A. H. Houston and J. A. Madden. 1968. Environmental temperature and the body fluid system of the fresh water teleost-II. Ionic regulation in rainbow trout, *Salmo gairdneri*, following abrupt thermal shock. *Comp. Biochem. Physiol.* 25: 849-860.

Robertson, O. H. et al. 1961. Physiological changes occurring in the blood of the Pacific salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) accompanying sexual maturation and spawning. *Endocrinology* 68 (5): 733-746.

Rommel, S. A., Jr. and J. D. McCleave. 1971. An electromagnetic system for studying the responses of aquatic organisms to weak electric and magnetic field. *Bio-medical Engineering* 18 (6): 421-424.

Rosen, M. William. 1959. Water flow about a swimming fish. *NOTS Technical Publication*, 2298. (MS Degree, UCLA).

Royce, W. F., et al. 1968. Models of oceanic migrations of Pacific salmon and comments on guidance mechanisms. *Fish. Bull.* 66 (3): 441-462.

Satia, B. P., L. R. Donaldson, L. S. Smith and J. N. Nightingale. 1974. Composition of ovarian fluids and eggs of the University of Washington strain of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd. Canada* 31: 1796-1799.

Schneider, P. W., Jr. and L. J. Weber. 1976. Neuromuscular function and acetylcholinesterase in the pectoral abductor muscle of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) as evidenced by the effects of diisopropylfluorophosphate. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 32 (11): 2153-2161.

Schreck, C. B., et al. 1976. Physiological response of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) to electroshock. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 33 (1): 76-84.

Schreibman, M. P., J. F. Leatherland and B. A. McKeown. 1973. Functional morphology of the teleost pituitary gland. *Am. Zool.* 13 (3): 719-742.

Schwartz, Erich. 1974. Lateral-line mechanoreceptors in fishes and amphibians. pp. 257-278. in Fessard, A. (Ed.), *Handbook of Sensory Physiology*. Vol. III (No. 3): *Electroreceptors on lower vertebrates*. Springer-Verlag, Berlin.

Schehadah, Z. H., and M. S. Gordon. 1969. The role of the intestine in salinity adaptation of the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Comp Biochem. Physiol.* 30 (3): 397-418.

Schelton, G. 1979. The regulation of breathing. pp. 293-359 in Hoar, W. S. and Randall, D. J. (Eds.), *Fish Physiology*, Vol. IV. Academic Press, N. Y.

Shieh, H. S. and J. R. McClean. 1976. Blood changes in brook trout induced by infection with *Aeromonas salmonicida*. *J. Wildlife Diseases* 2: 77-82.

Skadhauge, Eric. 1969. The mechanism of salt and water absorption in the intestine of the eel (*Anguilla anguilla*) adapted to waters of various salinities. *J. Physiol.* 204: 135-158.

Smith, L. S. 1966. Blood volumes of three salmonids. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 23: 1439-1446.

Smith, L. S. and G. R. Bell. 1975. A practical guide to the anatomy and phy-

- siology of Pacific salmon. Misc. Special Publ. No. 27, Dept. of the environment, Fisheries and Marine Service, Ottawa, Canada, 11 pp.
- Smith, L. S., et al. 1967. Cardiovascular dynamics in swimming adult sockeye salmon. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 24 (8): 1775-1790.
- Smith, L. S., et al. 1971a. Responses of teleost fish to environmental stress. 114 pp.. Water Pollution Control Research Series, No. 18050EBKO23/71. Environmental Protection Agency, Water Quality office, U. S. Govt. Printing Office.
- Smith, L. S., et al. 1971b. Physiological changes experienced by Pacific salmon migrating through a polluted urban estuary. pp. 1-7 in report of: FAO Technical Conference on Marine Pollution and its Effects on Living Resources and Fishing. FIR: MP/70/E-40, 6 November 1970.
- Struod, R. K. and A. V. Nebeker. 1974. A study of the pathogenesis of gas bubble disease in steelhead trout (*Salmo gairdneri*). pp. 66-71 in Fickeisen, D. H. and M. J. Schneider (Eds.), Gas Bubble Disease, Technical Information Center, USERDA, Conference No. 741033. Oak Ridge, Tenn.
- Sutterlin, A. M. and N. Sutterlin. 1970. Taste responses in Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 27: 1927-1942.
- Swift, D. J. and R. Lloyd. 1974. Changes in urine flow rate and haematocrit value of rainbow trout, *Salmo gairdneri* (Richardson), exposed to hypoxia. *J. Fish. Biol.*, 6: 379-387.
- Tamura, Tamotsu and Hiroshi Niwa. 1967. Spectral sensitivity and color vision of fish as indicated by S-potential. *Comp. Biochem. Physiol.* 22: 745-754.
- Thomas, A. E., et al. 1964. A device for stamina measurement of fingerling salmonids. U. S. Dept. Interior, Fish and Wildlife Service, Bureau of Sport Fisheries and Wildlife, Research Report 67.
- Tomita, T. 1971. Vision: electrophysiology of the retina. pp. 33-57 in Hoar, W. S. and D. J. Randall (Eds.), *Fish Physiology*, Vol. V. Academic Press, N. Y.
- Vibert, Richard. 1963. Neurophysiology of electric fishing. *Trans. Am. Fish. Soc.* 92 (3): 265-275.
- Vibert, Richard (Ed.), 1969. Fishing with electricity, its application to biology and management. Fishing News Book, Ltd. 276 pp.
- Watters, K. W. and L. S. Smith. 1973. Respiratory dynamics of the starry flounder *Platichthys stellatus* in response to low oxygen and high temperature. *Marine Biol.* 19 (2): 133-148.
- Webb, P. W. 1975. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. Bulletin No. 190. of the Fisheries Research Board of Canada. Ottawa.
- Webb, P. W. and J. R. Brett. 1972a. Respiratory adaptations of prenatal young in the ovary of two species of viviparous seaperch, *Rhacochilus vacca* and *Embiotoca lateralis*. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 29: 1525-1542.
- Webb, P. W. and J. R. Brett. 1972b. Oxygen consumption of embryos and parents, and oxygen transfer characteristics within the ovary of two species of viviparous seaperch, *Rhacochilus vacca* and *Embiotoca lateralis*. 1543-1553.
- Wedemeyer, Gary. 1970. The role of stress in the disease resistance of fishes. Publ. No. 5.
- Wedemeyer, G. A. and W. T. Yasutake. 1977. Clinical methods for the assessment of the effects of environmental stress on fish health. No. 89. 18 pp.
- Weiss, R. F. 1970. The solubility of nitrogen oxygen and argon in water and seawater. *Deep-Sea Research* 17: 721-735.
- Wittenberg, J. B., and R. L. Haedrich. 1974. The choroid rete mirabile of the fish eye. II. *Biol. Bull.* 146: 137-156.
- Wydoski R. S., G. A. Wedemeyer and N. C. Nelson. 1976. Physiological response to hooking stress in hatchery and wild rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Trans. Am. Fish. Soc.* 105 (5): 601-606.
- Yokote, N. 1970. Sekoke disease, spontaneous diabetes in carp found on fish farms. *Jap. Soc. Sci. Fish.* 46: 1219-1223.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

- Адостерон 111
- Адреналин 59, 86, 11, 114, 116
- Адреналэктомия 107
- Активность протеолитическая 91
 - рыб 66
 - тиреоидная 103
- Амилаза 91
- Аммиак 44, 146
- Анатомия пищеварительного тракта 77
- Анестезия 138
- Антибиотики 152
- Аорта спинная 59
- Артерия коронарная 59
- Ацетилхолин 59, 86
- Аю 87

Б

- Баланс ионный 35, 38
- Биотест 146
- Биофильтр 46

В

- Васкуляризация 63
- Вена жаберная 59
- Вентиляция напорная 52, 66
- Вещества анестезирующие 136
- Витамины жирорастворимые 91
- Водные системы с циркуляцией или частичной циркуляцией воды 44
- Всасывание оперкулярное 52

Г

- Газообмен 59
- Гематокрит /ГК/ 64
- Гемоглобины рыб 47, 63, 65, 146
- Гидрофобность межклеточных связей 38
- Гипоксин 67
 - хроническая 130
- Гипофиз 37, 94, 98
- Гипофизэктомия 37
- Гликогенолиз 104
- Глюкагон 103, 105
- Глюкоза 103, 104
- Глюкозидаза 91
- Глюконеогенез 110
- Гольцы 145
- Гомеостаз 113
- Гонадотропин 101
- Гормон адренокортикотропный /АКТГ/ 37, 101
 - антидиуретический /АДГ/ 100
 - меланоцитстимулирующий /МСТ/ 100, 101

- паратиреоидный 105
 - тиреоидный 94
- Гормоны 96, 97
- млекопитающих 37
- Градиент диффузионный 47, 50, 57

Д

- Давление парциальное 47, 49, 65
- Детрит 75
- Дефицит кислорода 127
- Диоксид углерода 49
- Диффузия 38
- Диабет сахарный 104
 - спонтанный /болезнь Сэкока/ 104
- Диурез 27, 100
- Дыхание водное 56
 - воздушное 73
- Дыхательный коэффициент /ДК/ 65
 - центр анатомический 62

Е

- Емкость крови кислородная 130

Ж

- Железа газовая 63, 69, 71
 - пинеальная 101
 - поджелудочная 82, 89, 103
 - реабсорбционная /овал/ 73
 - сосудистая /оболочка/ глаза 68, 69
 - ультимобранхиальная 105, 106
 - щитовидная 102
- Железы аденоидные 107
- Желудок 78
- Желчь 91
- Животные с водным дыханием 7
 - наземные 7
- Жидкости тканевые 37
- Жидкость гиперосмотическая 35
 - кишечная 33
 - ректальная 39

З

- Загрязнители 48
- Зубы 77, 78
 - глоточная 78

И

- Изотопин 100
- Инсулин 103
- Интенсивность обмена 47, 67
 - потребления кислорода 48
- Ионы одновалентные и двухвалентные 38
- Исследования гистологические 89

К

- Кальций 36, 38, 40, 105
 Кальцитонин 106
 Камбала 62
 – звездчатая 65, 66
 – южная 38
 Канальцы почечные 22, 39
 Карбоангидраза 68, 69, 674
 Карбогидразы 91
 Карп 52
 Катепсин 91
 Катехоламины 94, 95, 114, 115, 141
 Качество воды 44
 Кижуч 12
 Кислород 47
 Кислота дегидроабиетиновая 152
 – молочная 72
 Кишечник 76, 79, 80
 Клетки окологломерулярные 112
 – секреторные 89
 – хромафиновые 111
 Кортикостероиды 95, 107, 117, 121
 Кортикостерон 110
 Корюшка малоротая 87
 Концентрация ионов 37
 Кортизол 37, 38, 99, 110, 114, 116, 121, 125
 Коэффициент дыхательный 50
 Кривые диссоциации 63, 64
 Критерии качества воды 44, 46
 Кровоснабжение 32
 Кровь венозная 49
 Кумжа 37, 38

Л

- Лактаза 91
 Лепестки жаберные 57
 Линь 86
 Лососи 52, 65, 70, 79, 104

М

- Мальтаза 91
 Маркеры инертные 31, 92
 – фекальные 84
 Мелибиаза 91
 Мембраны клеточные 38
 Металлы тяжелые 147
 Механика плавания 10
 Мешки кишечные 79
 Миграции нерестовые 124
 – покатные 124
 Минералокортикоиды 107, 110
 Модели потоков воды 36
 Модель Киришнера 20
 – Метца 18
 Моча гиперосмотическая 36
 Мочеподделение 39

Н

- Нитрификация 46
 Нитриты 46
 Нагнетание ротовое 52
 Нервы черепно-мозговые 81
 Нервная система парасимпатическая /холинэргическая/ 81
 – – симпатическая /адреноэргическая/ 81
 Нерв спланхничный 81
 Нервы интрамуральные и экстрамуральные 81
 Насос ионный 18
 Нейрогипофиз 100
 Норадrenalин 111, 114, 116
 Некроз вирусный гемопозитический 118, 142, 143, 144
 Нерка 66
 Насос дыхательный 51, 52, 55

О

- Обмен анаэробный 50
 – кальциевый 105
 Обменная система противоточная 57
 Объем вентиляционный 49, 67
 – крови ударный 67
 Образования глоточные 78
 Оксигемоглобин 63, 64
 Окситоцин 100
 Органы нёбные 78
 Осморегуляция 15, 37
 Отбор естественный 51
 Отношение вентиляции – перфузия 61

П

- Пепсин 88
 Перистальтика кишечная 86
 – рефлекторная 81
 Пищеварение 75
 Пищевод 78
 Плавуцель нейтральная 70
 Плазма крови 35
 Площадь поверхности жабр 62
 Поверхность кожи дыхательная 62
 Подвижность пищеварительного тракта 86
 Показатели клинические состояния здоровья рыб 153
 Потенциал трансэпителиальный /ТЭП/ 14, 20, 42
 Потеря чешуи 39
 Потребление воды рыбами 32
 Потребности вентиляционные 48
 Почки 23
 Преадаптация 121
 Препарат MS-222, 136

Придатки пилорические 80, 91
Продолжительность опорожнения желудка 82, 84
Прокачивание 66
Пролактин /паралактин/ 37, 99
Проницаемость жабр 37
Проток воздушный 70
Псевдобранхии 68
Пузырь мочевой 26
– плавательный 70, 73
Путь кровотока 59

Р

Реакция стрессорная 113, 114, 125, 139, 142, 152
Регуляция ионная 35
– кислородная 55
Ренин 112
Реснички в кишечнике 87
Рефлекс "кашля" 52
Рецепторы вкусовые 88
Рот 77
– трубчатый 77
Рыба-жаба 62
– ильная 69
– ледяная полярная 65
– харициновая 79
Рыбы безжелудочные 79
– воздушнодышащие 73
– всеядные 75
– двоякодышащие 73, 74
– закрытопузырные 71
– лососевые 11
– открытопузырные 70, 73
– плотоядные 75
– растительноядные 75

С

Сахараза 91
Свинец 147
Секреция газа 71
– кишечная 89
Сеть капиллярная 63
– секреторная /газовая железа/ 71, 72
Синдром Кушинга 125, 126
Система венозная 59
– каудальная нейросекреторная /уро-физ/ 38
– эндокринная 94, 95
Скорости "крейсерские" 54
Скорость вентиляции 48
– гломерулярной фильтрации 39
Слизь 88
Соки пищеварительные 88
Соматотропин /СТГ/ 100
Сопrotивление лобовое 70
Состояние здоровья рыб 152

Специфическое динамическое действие /СДД/ 93
Стаз пищеварительного тракта 86, 87, 88
Станниэктомия 107
Сточные воды промышленные 147, 148, 149, 150
Стресс 113, 125, 138, 140
– декомпрессионный 112
– миграционный 127
Сфинктеры мускульные 80

Т

Тельца Станниуса 105, 106, 107
Тестостерон 110
Тилипия 50
Тиреотропин 101
Тироксин 99, 103
Ткань интерреналовая 107
Токсиканты 146
Толерантность температурная 131
Тракт пищеварительный 75, 76, 79, 81
Трипсин 91

У

Угри 62, 73, 74
Удильщик европейский 27
Ультрафильтрация гломерулярная 25
– осмотическая 38
Управление гормональное 36
Урофиз 102
Усвоение 92

Ф

Фактор переноса 66, 67
Форель 52, 81
Форма аммиака ионная 44, 45
– – молекулярная 44
Фундулусы 37, 107
Фурункулез 144

Х

Хинальдин 136
Хлор 146

Ц

Целлобаза 91

Э

Эктопептидаза 91
Энергетические затраты на дыхательную вентиляцию 56
– – – прокачивание 47
Энтерокиназа 91
Эпителий реснитчатый 80
Эффект Бора 63, 64, 74
– Рута 63, 64, 74
Эффективность дыхания 51
– извлечения кислорода 55

Я

Ядро преоптическое 95

ОГЛАВЛЕНИЕ

От редакции	5
Предисловие	6
Глава 1. Введение	7
Сравнение водного и наземного образа жизни	7
Механика плавания	8
Состав тела рыб	11
Глава 2. Осморегуляция	15
Общие положения	15
Осморегуляторные функции жабр: хлоридные клетки	18
Функционирование почек у пресноводных и морских рыб	22
Осморегуляторная функция кишечника	31
Интеграция осморегуляции	36
Роль качества воды	44
Глава 3. Дыхательная система	47
Общие положения	47
Дыхательный насос	51
Характер кровотока и протока воды в жабрах	57
Функции гемоглобина	63
Влияние изменений условий окружающей среды на дыхательную систему	66
Участие дыхания в регуляции рН	67
Другие органы, связанные с дыханием	68
Глава 4. Пищеварение	75
Общие положения	75
Анатомия пищеварительной системы	77
Время прохождения пищи	82
Пищеварительная секреция	88
Специфическое динамическое действие	93
Глава 5. Эндокринная система	94
Общие положения	94
Гипофиз	98
Урофиз	102
Щитовидная железа	102
Эндокринная роль поджелудочной железы	103
Регуляция кальция: ультробранхиальная железа и тельца Станниуса	105
Интереналовые тела и хромаффинные клетки	107
Окологломерулярные клетки	112
Глава 6. Прикладная физиология	113
Общие положения	113
Стрессорная реакция	113
Миграция как стресс у лососей	119
Острая и хроническая гипоксия	127
Острые температурные воздействия	131
Влияние анестезий, рыбоводных процессов и потери чешуи	136
Реакция на пересыщение воды воздухом	141
Физиологические изменения, связанные с заболеваниями	142
Физиологическое влияние некоторых токсикантов	146
Показатели состояния здоровья рыб	152
Список использованной литературы	157
Предметный указатель	163

Л. С. СМИТ

ВВЕДЕНИЕ В ФИЗИОЛОГИЮ РЫБ

Зав. редакцией Н. Г. Ланда
Редактор Л. Л. Кожина
Художественный редактор Т. И. Мельникова
Технические редакторы Л. С. Гладкова, Т. В. Мындру
Корректор О. И. Галанова

ИБ № 4577

Подписано в печать 30.07.86. Формат 60 × 84¹/₁₆. Бумага офсетная № 2. Печать офсетная. Гарнитура Пресс-Роман. Усл. печ. л. 9,77. Усл. кр.-отт. 10,0. Уч.-изд. л. 11,45. Изд. № 670. Тираж 2500 экз. Заказ 2782 Цена 65 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО "Агропромиздат", 107807, ГСП, Москва, Б-53, ул. Садовая-Спасская, 18.

Типография № 9 Союзполиграфпрома Государственного комитета СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли, 109033, Москва, Волочаевская, 40.

ВО "АГРОПРОМИЗДАТ" В 1987 Г.
ВЫПУСТИТ КНИГУ

Гершанович А. Д., Пегасов В. А., Шатуновский М. И. ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ МОЛОДИ ОСЕТРОВЫХ. — 18 л. — В пер.: 3 р. 10 к.

В книге изложены данные по экологии, физиологии и биохимии молоди осетровых в связи с совершенствованием биотехнологии их заводского разведения и выращивания. Определено влияние отдельных факторов среды на рост молоди разных видов в природных условиях и в выростных прудах, бассейнах и садках. Оценены потенциальные возможности роста молоди. Предложены критерии оценки физиологического состояния и жизнеспособности молоди. Рекомендованы оптимальные параметры среды при выращивании молоди (температура, соленость, содержание кислорода, плотность посадки), корма, методы кормления и пути стимулирования роста.

Для научных работников — ихтиологов и физиологов.

Заказы на интересующие Вас издания принимают книжные магазины, распространяющие научно-техническую литературу.



В книге известной американской исследовательницы д-ра Л. С. Смит изложены некоторые аспекты физиологии рыб. Водная среда обитания накладывает на жизненные функции рыб определенные ограничения, хотя во многих отношениях рыбы являются типичными позвоночными.

Сведения по осморегуляции, дыханию, пищеварению, работе желез внутренней секреции необходимы ученым для разработки научно обоснованных методик выращивания морских и пресноводных рыб в искусственных условиях.

В книге приведены в основном данные по лососевым рыбам, которые могут быть использованы при выращивании для реализации в виде пищевой продукции, а также для поддержания запасов естественных популяций рыб.