

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РФ



Кафедра «Водные биоресурсы и аквакультура»

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ РЫБ

**Учебное пособие
для обучающихся по направлению подготовки
35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура»
(уровень бакалавриата)**

**САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2018**

Гарлов П. Е., Нечаева Т. А., Рыбалова Н. Б., Талалай Г. С., Темирова С. У. Анатомия и физиология рыб: Учебное пособие для обучающихся по направлению подготовки 35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура» (уровень бакалавриата). – СПб. : СПбГАУ. – 2018. – 152 с.

Рецензенты:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры птицеводства и мелкого животноводства **А. Г. Бычаев**;

кандидат биологических наук, доцент кафедры генетики, разведения и биотехнологии животных **Т. Э. Позднякова**.

В учебном пособии освещены вопросы анатомии и физиологии рыб, в том числе строение скелета и мышечной системы, пищеварительной, дыхательной, кровеносной, выделительной, половой и нервной систем организма. В пособии также рассматриваются физиологические основы питания рыб. Учебное пособие предназначено для обучающихся по направлению подготовки 35.03.08 «Водные биологические ресурсы и аквакультура» (квалификация (степень) «бакалавр»).

Рекомендованы к изданию и публикации на электронном носителе для последующего размещения в электронной сети СПбГАУ согласно соответствующему договору Учебно-методическим советом СПбГАУ, протокол № 8 от 2 ноября 2017 г.

© Гарлов П. Е., Нечаева Т. А.,
Рыбалова Н. Б., Талалай Г. С.
Темирова С. А., 2018
© ФГБОУ ВО СПбГАУ, 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	2
1.Систематика рыб.....	5
2.Строение и физиологические особенности рыб.....	8
2.1 Форма тела и способы движения.....	8
2.2 Кожа, чешуя и органы свечения.....	18
2.3 Скелет рыб.....	28
2.4 Мышечная система и электрические органы.....	36
2.5 Пищеварительная система рыб.....	44
2.6 Дыхательная система и газообмен.....	51
2.7 Кровеносная система рыб.....	65
2.8 Выделительная система рыб и осморегуляция.....	74
2.9 Половая система рыб.....	89
2.10 Нервная система рыб и органы чувств.....	104
2.11 Железы внутренней секреции.....	126
2.12 Ядоносность и ядовитость рыб.....	134
3.Физиологические основы питания.....	135
Список литературы.....	150

ВВЕДЕНИЕ

Целью освоения дисциплины «Анатомия и физиология рыб» является изучение анатомии и физиологии различных клеток, тканей и органов рыб, а также организма в целом, взаимодействии его с окружающей средой. Дисциплина «Анатомия и физиология рыб» важна в связи с необходимостью изучения будущими специалистами вопросов пищеварения, обмена веществ, полового созревания, стимуляции роста, особенностей работы органов и систем, обеспечивающих развитие иммунитета рыб. Все это имеет большое значение для рационального кормления, составления полноценных рационов, для стимулирования образования половых продуктов, для борьбы с болезнями и токсикозами рыб, служит для формирования основ профессиональных знаний и навыков по биологическим особенностям ценных промысловых видов рыб в связи с их искусственным воспроизводством, акклиматизацией, рыбохозяйственной мелиорацией, а также по проектированию рыбоводных заводов и нерестово-выростных хозяйств.

Процесс изучения дисциплины направлен на формирование элементов следующих компетенций в соответствии с ФГОС ВО и ОП ВО по данному направлению подготовки:

а) общепрофессиональных (ОПК)

- способность использовать профессиональные знания ихтиологии, аквакультуры, охраны окружающей среды, рыбохозяйственного и экологического мониторинга и экспертизы (ОПК-1);

б) профессиональных (ПК)

- способность применять современные методы научных исследований в области водных биоресурсов и аквакультуры (ПК-9).

В результате освоения дисциплины обучающийся должен:

знать:

- современное состояние ихтиологии и перспективы его развития;
- методы оценки биологических параметров рыб, научных исследований в области аквакультуры;

уметь:

- определять качественные и количественные биологические показатели роста и развития гидробионтов;
- проводить статистический анализ рыбохозяйственной информации;

владеть:

- методами оценки параметров роста и развития рыб;
- методами сбора и первичной обработки полевой биологической и рыбохозяйственной информации.

Анатомия и физиология рыб изучает внешние признаки, внутреннее строение и физиологические особенности процессов жизнедеятельности рыб. Водная среда определила морфофункциональные особенности класса рыб. Наиболее специфичны у них органы дыхания. У рыб они достаточно эффективны, однако эволюция, не вполне полагаясь на жабры, вооружает водные организмы и другими специфическими инструментами извлечения кислорода из воды (плавательный пузырь, лабиринт, наджаберный орган, кожа и др.). В результате эффективность газообмена у рыб достигает 90%.

Жизненно важное значение для рыб имеет осморегуляция. В пресной воде существует опасность нарушения гомеостаза за счет проникновения в организм избыточного количества воды, а в соленой воде гомеостаз подвергается потрясениям противоположного характера - возникает опасность потери воды.

Высокую чувствительность и реактивность к факторам внешней среды обеспечивают хорошо развитый рецепторный аппарат и сенсорные системы рыб.

Следует отметить важность появления у рыб сложного зрительного анализатора. Специфична и система крови рыб. У рыб особые органы гемопоэза. Пищеварительная система рыб проявляет чудеса эволюционной пластичности.

Пищеварительная трубка видоспецифична, ее строение изменяется непредсказуемо даже в пределах одного семейства. Причем наличие или отсутствие того или иного органа пищеварения не отражает эволюционного положения вида.

Морфофункциональная пластичность пищеварительной системы рыб служит предпосылкой для разработки рационов с включением различных кормовых средств.

У рыб эндокринная регуляция тесно связана с нервной, контакты с которой прослеживаются на трех уровнях: клеточном, органном и организменном.

Рыбы имеют хорошо развитый механизм специфической и неспецифической иммунной защиты. Таким образом, рыба как объект хозяйственной деятельности человека требует к себе особого внимания и, прежде всего, более глубокого понимания анатомии и физиологии поведения, обмена веществ, размножения, зоогигиенических требований к среде обитания. Знание физиологических особенностей рыбы создает основу для разработки современных технологических систем производства рыбной продукции или для выращивания декоративных рыб, в которых полностью ревизуется генетический потенциал объекта разведения.

1. СИСТЕМАТИКА РЫБ

Цель занятия. Изучить положение основных групп рыб в системе животных, познакомиться с зонами обитания рыб в водоёмах различных типов.

Материалы и оборудование. Плакаты, таблицы.

Рыбы и круглоротые в системе животных занимают самое низкое место среди позвоночных (рис. 1). **Задание**

1. На рис. 1. изучите положение основных групп рыб в системе животных.

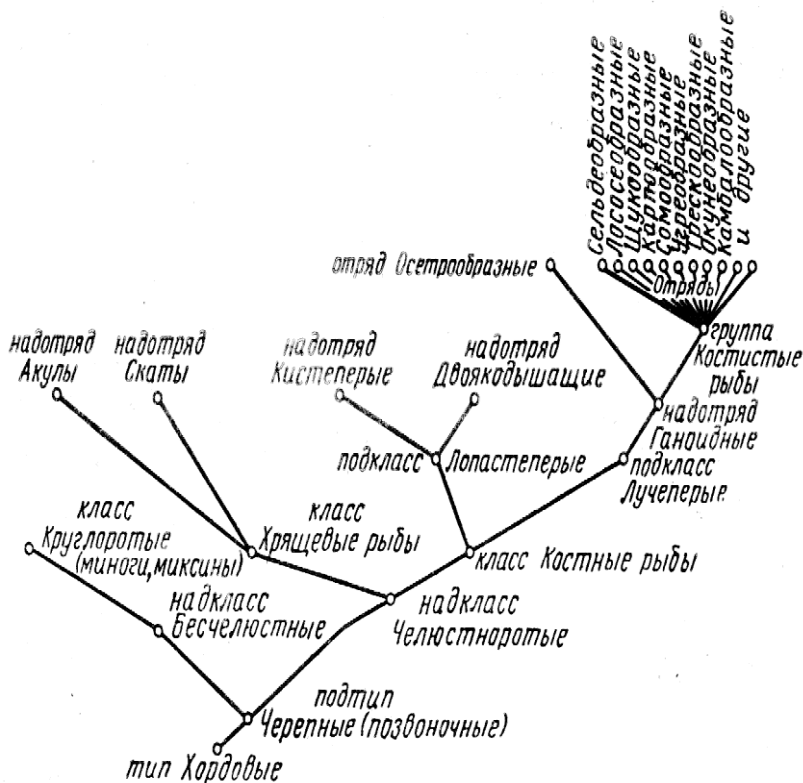


Рисунок 1 – Систематика рыб

Рыбы относятся к типу хордовых Chordata (благодаря наличию хорды, эластичного тяжа, являющегося у них начальным осевым скелетом, у большинства рыб заменяющегося позвоночником), подтипу позвоночных или черепных Vertebrata, или Craniata. Среди современных рыб выделяют два класса – *хрящевые* (Chondrichthyes) и *костные* (Osteichthyes). К подтипу позвоночных относится и класс круглоротых (Cyclostomata) – миноги и миксины; менее совершенные, чем настоящие рыбы, они не имеют ещё челюстей и парных плавников и называются рыбообразными.

В соответствии с зоной обитания в водоёмах различных типов выделяют следующие биологические группы рыб (табл. 1).

Задание 2. В табл. 1 изучите основные биологические группы рыб, обитающих в водоёмах различных типов, познакомьтесь с некоторыми представителями рыб, входящих в эти группы.

Таблица 1 - Биологические группы рыб по зонам обитания

Биологические группы рыб	Представители
Морские	Живут только в солёной воде морей и океанов. Пелагида, тунец, скумбрия, анчоус и др. (около 11,6 тыс. видов).
Пресноводные	Обитают только в пресных водах. Карась, щука и др. (около 8,3 тыс. видов).
Солоноватоводные	Живут в солоноватой воде опреснённых участков морей, предустьевых пространств. Бычки, речная камбала и др.

Продолжение таблицы 1

Проходные	В определённые периоды жизни меняют морскую среду на пресноводную или наоборот; при этом морские заходят для нереста в реки до их верховьев (осётр, белуга, лососевые рода <i>Oncorhynchus</i>), а пресноводные выходят из рек нереститься
Полупроходные	Это обитатели опреснённых пространств морей, поднимающиеся на нерест в реки

В таблице 2 по приуроченности к характерным экологическим зонам водоёма отмечены основные зоны обитания рыб в водоёме; приведены примеры рыб, обитающих в этих зонах.

Задание 3. Познакомьтесь с представителями рыб, обитающих в основных зонах водоёма табл. 2.

Таблица 2 - Основные зоны обитания рыб в водоёме

Зоны обитания рыб в водоёме	Представители
Пелагиали (толща воды)	
Бентали (придонная зона)	
Литорали (прибрежная зона)	

В пределах этих больших групп выделены более узкие экологические группы в связи с особенностями питания, размножения и др.

Вопросы

1. Дайте краткое обоснование систематики рыб.

2. Дайте характеристику основных биологических групп рыб по зонам обитания.

2. СТРОЕНИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫБ

Строение и функции организма рыбы отражают его связь с водной средой. Специфические приспособления рыб весьма многообразны. Возникновение и характер их обусловлены чрезвычайным разнообразием среды и образа жизни.

2.1. Форма тела и способы движения

Цель занятия. Изучить форму тела, основные части тела и способы движения рыб.

Материалы и оборудование.. Плакаты, таблицы.

Форма тела должна обеспечивать рыбе возможность передвигаться в воде (среде, значительно более плотной, чем воздух) с наименьшей затратой энергии и со скоростью, соответствующей её жизненным потребностям. Форма тела, отвечающая этим требованиям, выработалась у рыб в результате эволюции: гладкое, без выступов тело, покрытое слизью, облегчает движение; шеи нет; заострённая голова с прижатыми жаберными крышками и сжатыми челюстями рассекает воду; система плавников определяет движение в нужном направлении. В соответствии с образом жизни выделено до 12 различных типов формы тела.

Задание 1. На рис. 2 познакомьтесь с наиболее характерными для рыб формами тела.

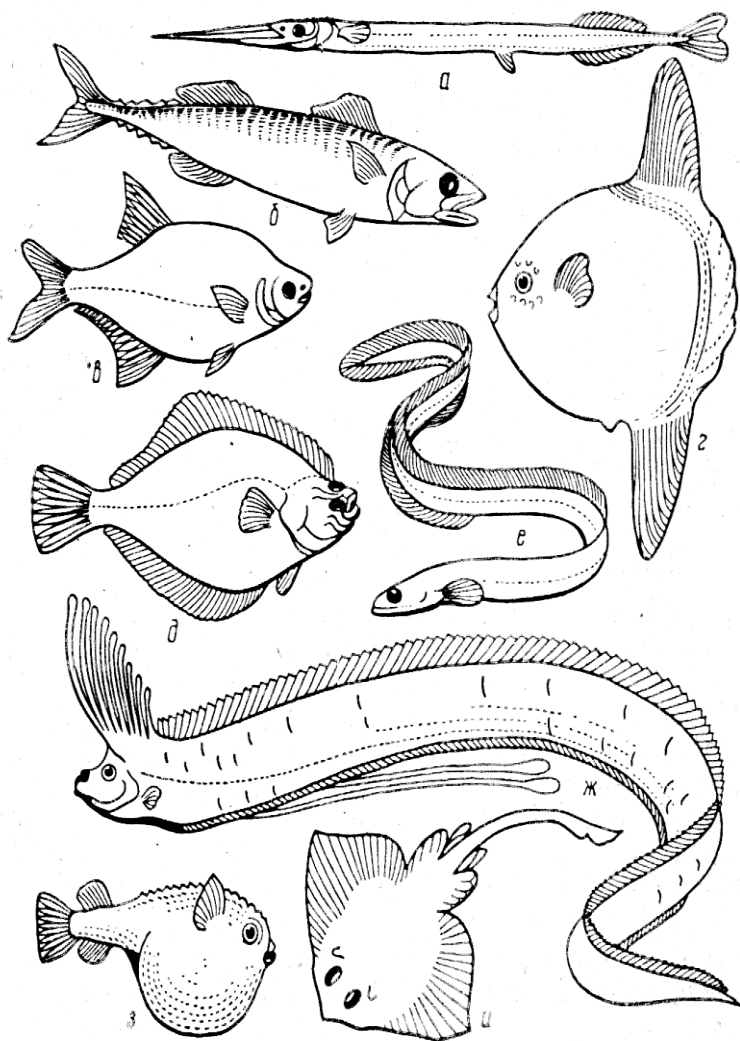


Рисунок 2 – Формы тела рыб:

а - стреловидная; б - торпедовидная; в - сплюснутая с боков, лещевидная; г - тип рыб-луны (рыба-луна); д - тип камбал (речная камбала); е - змеевидная; ж - лентовидная;
з - шаровидная; и - плоская

Задание 2. По данным табл. 3 и рис. 2 выучите основные формы тела рыб, запомните представителей.

Таблица 3 - Формы тела рыб

Форма тела рыб	Представители
Торпедовидная (веретенообразная). Тело рыбы хорошо обтекаемо, немного сжато с боков и утончается к хвосту. Рыбы приспособлены к быстрому длительному плаванию в толще воды. Это наилучшие пловцы, совершающие продолжительные миграции к местам нагула и к местам икрометания (нерестилищам).	Тунец, макрель, сельдь, треска, лососи, скумбрия
Змеевидная. Тело вытянутое, змеевидное, округлое, на поперечном разрезе образует овал. Плавают, змеевидно изгибаясь всем телом.	Миноги, угри
Лентовидная. Тело, подобное ленте, вытянуто вдоль, плоское с боков. Пловцы плохие, живут в спокойных водах больших глубин.	Сельдяной король, рыба-сабля
Стреловидная. Тело удлинённое, сжато с боков, примерно одинаковой высоты; хвост сильный, голова заострена, спинной плавник сдвинут сильно назад. Эти рыбы продолжительных плаваний не совершают, но на небольших расстояниях развивают огромную скорость, набрасываясь на добычу.	Щука, таймень, сарган

Продолжение таблицы 3

Сплюснутая. Здесь различают: а) симметрично-сжатую, лещевидную форму: тело высокое, сжатое с боков; б) несимметрично-сжатую: высокое, сжатое с боков тело несимметрично, глаза расположены на одной стороне. Такая форма тела не способствует быстрому перемещению, эти рыбы плохие пловцы.	Камбала, лещ обыкновенный
Плоская. Тело сплющено в дорсо-вентральном направлении (сверху вниз). Обычно двигаются мало, живут у дна.	Скаты
Шаровидная. Тело в виде шара, иногда передний отдел окружён костным панцирем. Самостоятельно передвигаться иногда почти не могут.	Кузовок, скалозубы (Tetrodon, Diodon)

Основные части тела рыб. К основным частям тела рыб относят: голову, туловище, хвост, плавники. Они очень отличаются у разных видов по размерам, форме, соотношению.

Форма головы очень разнообразна, прежде всего, в связи со строением ротового аппарата.

Задание 3. Познакомьтесь с различными формами головы рыб (рис. 3).

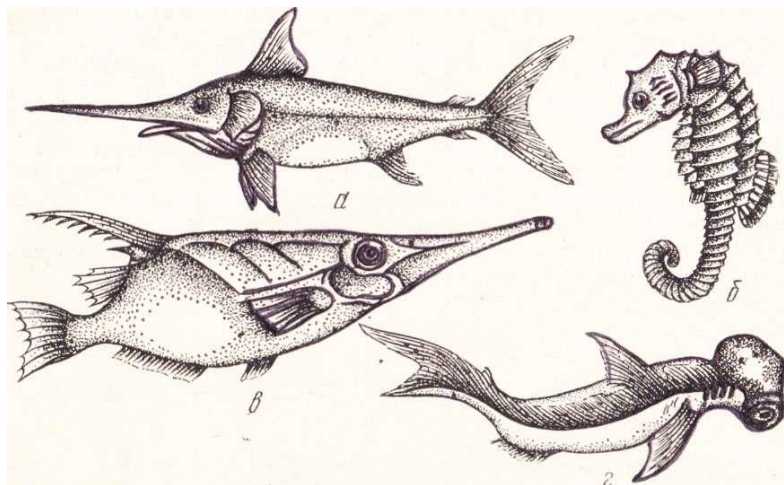


Рисунок 3 – Формы головы рыб:

а — рыба-меч, б — конек, в—бекас, г — рыба-молот

У некоторых рыб (бычки, ротаны) голова вооружена шипами и колючками. Карп, сом и многие другие имеют усики (органы вкуса и осязания).

Впереди глаз обычно расположены носовые, или обонятельные, отверстия (у круглоротых – непарные, у рыб – парные). У акул и скатов ноздри помещаются на нижней стороне головы, у остальных на верхней.

Позади глаз у акул, скатов и осетровых имеется небольшое отверстие – брызгальце (рудимент нефункционирующей жаберной щели). В задней части головы расположены жаберные отверстия, или щели. У круглоротых, скатов и акул количество этих отверстий соответствует количеству жаберных мешочков или жаберных дуг (5 - 7 с каждой стороны головы).

У рыб *жаберный аппарат* усложнён: 5 жаберных дуг помещается в жаберной полости, под прикрытием жаберной крышки. На внутренней вогнутой стороне четырёх жаберных дуг имеются тычинки, образующие цедильный аппарат; на внешней выпуклой стороне –

жаберные лепестки (органы дыхания). Число и форма жаберных тычинок сильно варьируются в зависимости от образа жизни и, в частности, от характера питания рыбы. Задняя часть жаберной крышки не прикреплена к голове, поэтому по бокам головы образуются жаберные щели. В прямой связи со способом питания находится положение рта (см. рис. 4; табл. 4). Многие глубоководные рыбы имеют огромный (около $\frac{1}{4}$ длины тела) рот, благодаря которому они могут захватывать добычу, большую, чем они сами. Очень большой рот у пресноводного хищника ротана. На рисунке 5 представлен выдвижной рот сазана.

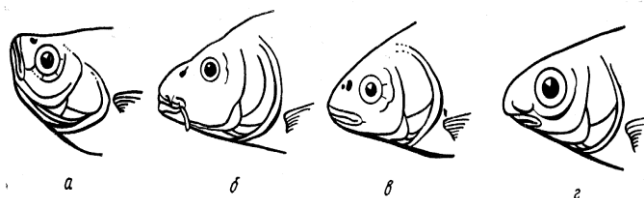


Рисунок 4 - Положение рта у карповых рыб
 а – верхний у чехони; б – конечный у сазана;
 в – полунижний у воблы; г – нижний у остролучки

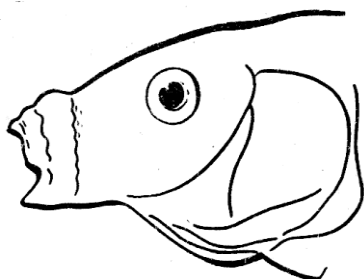


Рисунок 5 - Выдвижной рот сазана

Задание 4. В таблице 4 познакомьтесь с основными и переходными формами положения рта у рыб, запомните представителей.

Таблица 4 - Основные и переходные формы положения рта у рыб

Формы положения рта у рыб		Представители
Основные:	верхний (планктоноядные рыбы)	Чехон
	конечный (хищники)	Сазан
	нижний (бентосоядные)	Остролучка
Переходные:	полуверхний	
	полунижний	Вобла
	выдвижной	Осетровые, карповые, сазан
	присоска	Круглоротые

Туловищный и хвостовой отделы тела рыб снабжены плавниками. *Плавники* – это кожистые выросты, опирающиеся на костные плавниковые лучи. Благодаря плавникам рыба способна двигаться и удерживать равновесие. Лишённая плавников, рыба переворачивается брюшком вверх, поскольку центр тяжести помещается в спинной части.

Задание 5. На рисунке 6 изучите все существующие плавники рыб. Ниже ознакомьтесь с функциями плавников, обратите внимание, какие плавники относятся к парным, какие к непарным.

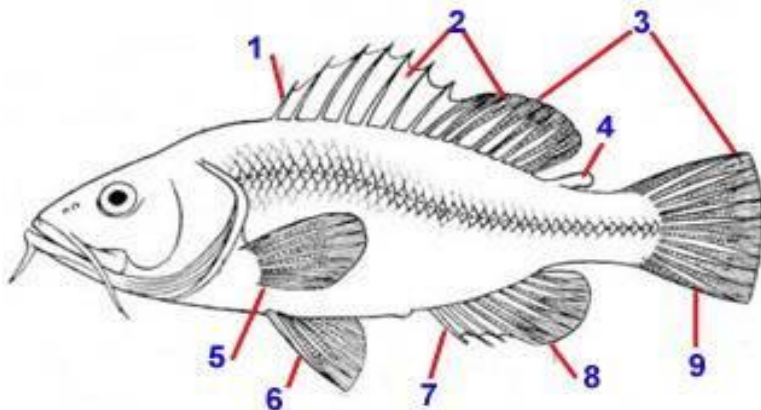


Рисунок 6 - Плавники рыб:

- 1 – спинной плавник; 2 – неразветвленные плавниковые лучи;
 3 - разветвленные плавниковые лучи; 4 – жировой плавник;
 5 – грудные плавники; 6 – брюшные плавники; 7 – анальный плавник; 9 – хвостовой плавник

К парным плавникам относятся: грудные и брюшные плавники.

К непарным плавникам относятся: спинной и хвостовой плавник.

Функции грудных и брюшных плавников: выполняют функцию стабилизаторов, несущих плоскостей, рулей, иногда органов движения. С их помощью рыба поддерживает тело в нужном положении. При их удалении рыба плавает наклонно (в сторону удалённых плавников). При перерезке грудных – хвостом вверх.

Функции спинных и хвостового плавников: обеспечивают устойчивость тела. Хвостовой плавник у большинства рыб выполняет роль движителя.

Задание 6. В таблице 5 ознакомьтесь с различными формами хвостового плавника, запомните представителей.

Таблица 5 - Формы хвостового плавника

Формы хвостового плавника	Представители
Полулунная	Тунцы
Вилообразная	Сельдь
Выемчатая	Сазан, судак, лосось
Округлённая	Налим

Различия в форме тела и образе жизни рыб привели к их различиям в способах движения.

Задание 7. В табл. 6 изучите основные способы движения рыб, приведите примеры рыб.

Таблица 6 - Основные формы движения рыб

Основные формы движения рыб	Представители
Движение при помощи боковых колебательных изгибов всего тела	Скорость движения невелика. Таким способом передвигаются придонные рыбы, имеющие удлинённое тело (угри, вьюны)
Движение при помощи частых боковых колебательных движений задней части тела	Передняя часть тела рассекает воду, задняя является движителем. Рыбы имеют компактное тело и мощный хвостовой стебель. К этой группе относится большинство рыб

Задание 9. Важная роль в обеспечении движения в водной толще принадлежит специальному гидростатическому органу – плавательному пузырю. В

табл. 7 изучите взрослых рыб по связи плавательного пузыря с кишечником; запомните, у каких видов рыб отсутствует плавательный пузырь, у каких он однокамерный, у каких двухкамерный. Ниже изучите функции плавательного пузыря.

Таблица 7 - Представители рыб имеющих различную связь плавательного пузыря с кишечником

По связи плавательного пузыря с кишечником рыб подразделяют на:		Представители
		Осетровые и низкоорганизованные костистые – лососевые, сельдевые, карповые. Трубка, соединённая с кишечником остаётся полой, т.к. связь пузыря с кишечником сохраняется в течение всей жизни рыбы. Рыбы, заглатывая воздух, могут заполнять им пузырь.
	открытопузырных	
	закрытопузырных	Все окунёвые и пучкожаберные рыбы – колюшка, судак, окунь, морской конёк и др. Проток, соединяющий пузырь с кишечником, замыкается, плавательный пузырь изолирован от кишечника.
Плавательный пузырь:	однокамерный	Лососевые
	двухкамерный	карповые
	отсутствует	Круглоротые, пластиножаберные (миноги, акулы), а также глубоководные рыбы, камбалы, рыбы, быстро меняющие глубину плавания (тунцы, скумбрии).

Функции плавательного пузыря:
гидростатическая (обеспечивает движение рыбы в водной толще), барорецептора, добавочного органа дыхания, резонатора звуков, звукоиздающего органа

Вопросы

1. Строение и физиологические особенности рыб.
2. Форма тела и способы движения
3. Назовите основные формы тела рыб?
4. Характеристика основных частей тела рыб (форма головы, положение рта, парные и непарные плавники их форма и особенности расположения)?
5. Обоснуйте основные формы движения рыб?

2.2. Кожа, чешуя и органы свечения

Цель занятия. Изучить кожу, чешую и органы свечения рыб.

Материалы и оборудование. Плакаты, таблицы.

Задание 1. На рисунке 7 изучите строение кожного покрова рыб.

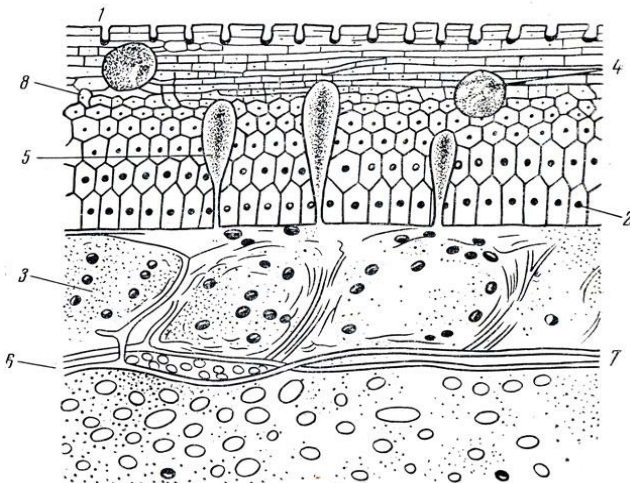


Рисунок 7 - Строение кожи рыбы:

- 1 - бокаловидные слизеотделительные клетки; 2 - основной слой эпидермиса; 3 - собственно кожа; 4 - зернистые клетки; 5 - колбовидные клетки; 6 - нервы; 7 - сосуды; 8 – эпидермис



В эпидермисе расположены *специализированные железистые клетки*, в которых образуется слизь (бокаловидные, колбовидные и зернистые). Железистыми образованиями эпидермиса являются также и *ядовитые железы* некоторых рыб, помещающиеся у основания шипов и плавниковых лучей (морской дракон). Среди акул и костистых рыб (в большинстве глубоководных) рыбы обладают способностью к люминесценции. Некоторые виды рыб сами генерируют свет. В эпидермисе расположены светящиеся клетки.

Иногда такие клетки, расположены во внутренних органах, например, в кишечнике). Другие своим свечением обязаны бактериям, которые находятся на поверхности тела или же в специальных органах. Такая люминесценция - это свечение особого рода, при котором светоиспускание связано с генерацией холодного света (необходимая энергия образуется в результате химической реакции), в отличие от обычного свечения, возникающего при тепловом излучении (основанном на тепловом возбуждении электронов и потому сопровождающимся выделением тепла). В нижних слоях эпидермиса и в пограничных с ним слоях кориума залегают пигментные клетки – хроматофоры (звёздчатые клетки со множеством отростков, включающих зёрнышки пигмента).

Различия в окраске достигается сочетанием разных хроматофоров: **меланофоры** имеют зёрна чёрного пигмента, **ксантофоры** – жёлтого, **эритрофоры** – красного, **гуанофоры** или **иридоциты** не имеют пигментных зёрен, но содержат кристаллики гуанина, благодаря которым рыбы приобретают серебристую окраску.

Интенсивность окраски рыбы определяется состоянием хроматофоров: *при их расширении* пигментные зёрна растекаются на большее пространство и *окраска тела становится яркой* и, наоборот, *если хроматофоры сокращаются*, пигментные зёрна скапливаются в центре, оставляя большую часть клетки неокрашенной, и *окраска тела бледнеет*.

Окраска тела часто имеет приспособительное значение. У пелагических рыб, обитающих в толще воды, обычно спина тёмная, а брюшко серебристо-белое, из-за чего рыба малозаметна. Общеизвестно приспособление окраски тела к цвету дна у камбал, бычков, морских игл:

они могут повторять даже рисунок шахматной доски, положенной на дно.

При изменении цвета основную роль играет нервная система, воспроизводящая зрительные раздражения и вызывающая соответствующую реакцию пигментных клеток. Примечательно, что у ослеплённых рыб кожа не меняет окраску.

Форма пигментных клеток постоянна и у близких видов сходна, а состояние меняется в зависимости от различных факторов: температуры и газового режима водоёма, возраста, пола, состояния организма (голод, размножение и т. п.), эмоций рыбы (возбуждение, страх) и др.

Изменение окраски в период размножения (появление брачного наряда), часто наблюдаемое в этот период различие в окраске самок и самцов происходит под влиянием гормональных факторов.

Кожа рыб обеспечивает прочность покрова. В коже расположены: нескольких слоёв соединительной ткани (у костистых рыб, например, три), пронизанных нервами и капиллярами; в соединительной ткани залегают специализированные клетки – склеробласты, выделяющие секрет, который, застывая, образует чешую (кожный скелет); в одноклеточных железах кожи образуются феромоны – летучие (пахучие) вещества, выделяемые в окружающую среду и воздействующие на рецепторы других рыб; у многих рыб, в одноклеточных железах кожи образуется так называемое вещество страха (ихтиоптерин), которое выделяется в воду из тела пораненной особи и воспринимается её сородичами как сигнал, извещающий об опасности.

Функции кожи рыб: *механическая защита тела; наличие чешуи (образуется в чешуйчатом кармашке – углублении в кориуме) облегчает передвижение рыбы:*

токи обтекающей рыбу воды образуются в соответствии с рядами чешуй; *кожа рыб быстро регенерирует*; через неё проходит, с одной стороны, *частичное выделение конечных продуктов обмена веществ*, а с другой – *поглощение некоторых веществ из внешней среды (кислород, угольная кислота, вода, сера, фосфор, кальций и другие элементы, играющие большую роль в жизнедеятельности)*; большую роль кожа играет и как *рецепторная поверхность*: в ней располагаются термо-, баро-, хемо-, и другие рецепторы; *в толще кориума образуются покровные кости черепа и пояса грудных плавников*; *через мышечные волокна миомеров, соединённые с её внутренней поверхностью, кожа участвует в работе туловищно-хвостовой мускулатуры*.

Задание 2. на рисунках 8, 9 и 10 познакомьтесь с формами чешуи рыб.

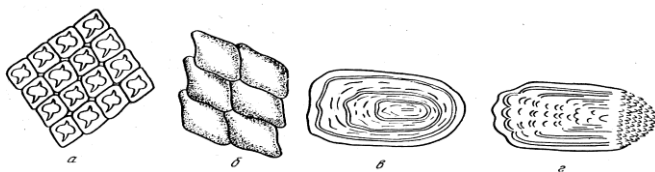


Рисунок 8 - Форма чешуи рыб:

а – плакоидная; б – ганоидная; в – циклоидная; г - ктеноидная

ПЛАКОИДНЫЕ ЧЕШУИ

ХРЯЩЕВАЯ РЫБА

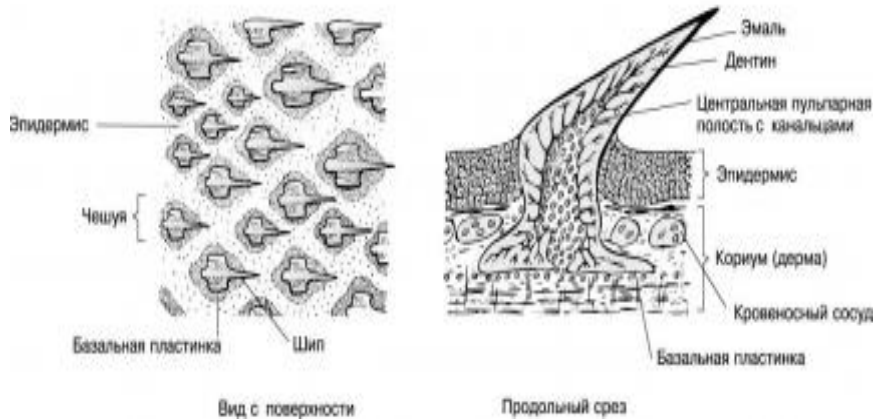


Рисунок 9 - Плакоидные чешуи хрящевой рыбы

ЦИКЛОИДНЫЕ ЧЕШУИ

КОСТИСТАЯ РЫБА

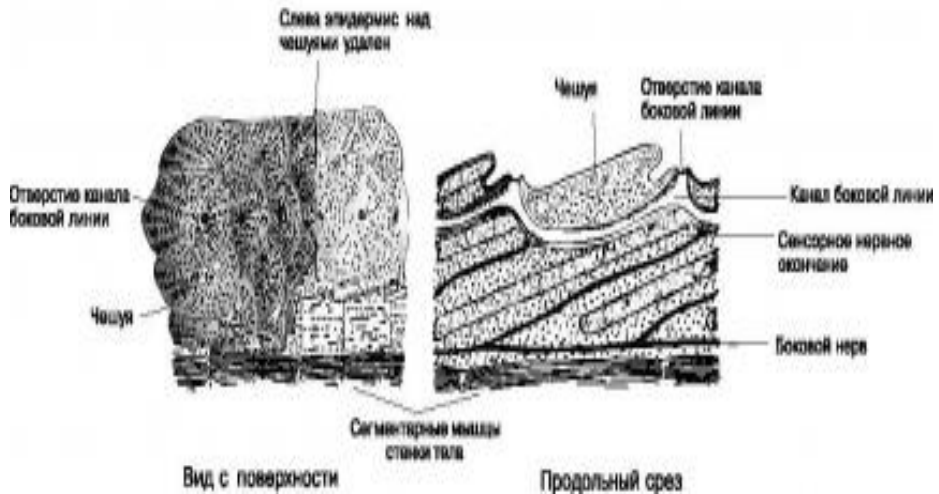


Рисунок 10 - Циклоидные чешуи костистой рыбы

Задание 3. в табл. 9 изучите формы чешуи, познакомьтесь с краткой характеристикой каждой формы, запомните примеры рыб.

Таблица 9 - Формы чешуи рыб

Форма чешуи рыб	Краткая характеристика чешуи рыб	Представители
Плакоидная	Наиболее древняя, сохранилась у хрящевых рыб. Состоит из пластинки, на которой возвышается шипик. Старые чешуйки сбрасываются, на их месте возникают новые	Акулы, скаты
Ганоидная	Преимущественно у ископаемых рыб. Чешуйки имеют ромбическую форму, тесно сочленяются одна с другой, так что тело оказывается заключённым в панцирь. Чешуйки со временем не меняются. Названием своим чешуя обязана ганоину (дентинообразному веществу), толстым слоем лежащему на костной пластинке.	Панцирные щуки, многопёры, у осетровых в виде пластинок на верхней лопасти хвостового плавника (фулькры) и жучек, разбросанных по телу (модификация слившихся ганоидных чешуек).

Продолжение таблицы 9

Циклоидная	Постепенно видоизменяясь, чешуя теряет ганоин. У современных костистых рыб его уже нет, а	Эти чешуйки могут быть циклоидными – округлыми, с гладкими краями.	Карповые, встречается у низкоорганизованных рыб
Ктеноидная	чешуйки состоят из костных пластинок (костная чешуя).	Эти чешуйки могут быть ктеноидными – с зазубренным задним краем	Окунёвые
Циклоидная или ктеноидная	Бывают случаи, когда в пределах одного вида самцы имеют ктеноидную, а самки – циклоидную чешую, или даже у одной особи встречаются чешуйки обеих форм.		Камбалы рода <i>Liopsetta</i>

Каждая чешуйка начинает образовываться в чешуйном кармашке - углублении *в кориуме*, затем свободный конец её выходит из кармашка и накладывается на следующую чешуйку. Такое черепицеобразное расположение чешуек позволяет телу рыбы свободно изгибаться.

Чешуя располагается рядами. Число рядов и количество чешуй в продольном ряду не изменяются с возрастом рыбы, поэтому они служат показателями при систематическом определении.

В разрезе *на каждой чешуйке* различают *наружный покрывочный слой* (преимущественно неорганического состава) и *нижний базальный* (имеющий характер кости). *Наверху покрывочного слоя* concentрическими слоями

располагаются рёбрышки – склериты. Образование склеритов происходит периодически, поэтому их ряды подсчитывают при определении возраста рыб (годовые кольца) и обратного исчисления роста.

Задание 4. 1. Чем отличается кожа рыб от кожи других позвоночных? 2. В каких клетках эпидермиса образуется слизь? 3. От чего зависит количество и интенсивность выделения слизи у рыб? Заполните табл. 10, приведите примеры рыб. 4. Ниже перечислите функции слизи рыб.

Ответы:

1. Кожа рыб от кожи других позвоночных отличается большим количеством слизи.

2. Слизь образуется в специализированных железистых клетках, лежащих в эпидермисе. Это клетки трёх форм: бокаловидные, колбовидные и зернистые.

Таблица 10 - Количество и интенсивность выделения слизи у рыб

Количество и интенсивность выделения слизи у рыб		Представители
Количество выделения слизи у рыб	Рыбы, имеющие в железистых клетках эпидермиса три формы клеток (бокаловидные, колбовидные и зернистые) выделяют наибольшее количество слизи	
	При наличии в железистых клетках эпидермиса одного вида клеток выделяется значительно меньше слизи	

Продолжение таблицы 10

Интенсивность выделения слизи у рыб	Рыбы, лишённые чешуи, или чешуя которых редуцирована, выделяют очень много слизи	Круглоротые, некоторые сомы, линь, вьюн
	Рыбы с хорошо развитым чешуйчатым покровом выделяют слизи намного меньше	Лососевые, окунёвые

3. Функции слизи рыб: *механическая защита* (уменьшает трение тела рыбы о воду); *бактерицидная защита* (предотвращает попадание в организм паразитов и бактерий), *ускоряет свёртывание крови* в случаях ранений; *способствует выведению веществ из организма*; *осмотическая регуляция* (регулирует проникновение в организм рыбы воды и солей); *осаждаёт муть, склеивая частицы взвеси*, в случаях наличия в воде солей тяжёлых металлов (медь, цинк, свинец, хром); коагулирующая слизь образует на коже защитный слой; выделяет *специфический* видовой запах; *защищает от хищников* (слизь некоторых рыб ядовита, слизь миног вызывает у хищников нарушение пищеварения).

Вопросы

1. Каковы общие функции кожи рыб?
2. Дать характеристику ядовитых желез на коже.
3. Описать микроструктуру кожи.
4. Что представляет собой слизистые клетки эпидермиса и кожная слизь?
5. Рассказать о биологическом значении окраски кожи.
6. Каковы основные формы меланофоров рыб и механизмы формирования окраски?
7. Описать типы чешуи у современных рыб: различия по форме, размеру, химическому составу.
8. Каков механизм возникновения колец на чешуе рыб?

9. Как используют чешую и кости для определения возраста рыб?
10. Какова терминология, принятая для обозначения возрастных групп в рыбоводстве и ихтиологии?

2.3. Скелет рыб

Цель занятия. Изучить скелет рыб.

Материалы и оборудование. Плакаты, таблицы.

Все рыбы имеют внутренний скелет, служащий для прикрепления мышц и предохраняющий внутренние органы от повреждения.

Скелет рыб двоякий состоит из: **внутреннего** - опорного и **наружного** – защитного (чешуя). **Внутренний скелет состоит из: осевого скелета, скелета головы, скелета грудного (плечевого) и тазового поясов и плавников – парных и непарных.**

На рисунке 11 представлен скелет костистой рыбы.

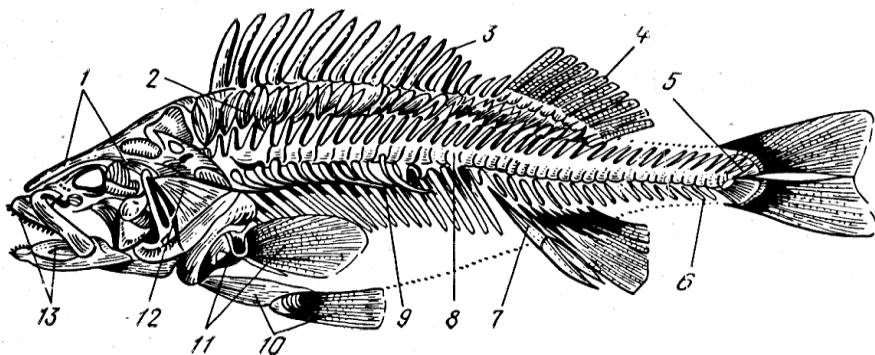


Рисунок 11 - Скелет костистой рыбы (окуня):

- 1 – кости черепа; 2 – основные элементы спинного плавника;
3, 4 – лучи спинного плавника; 5 – последние позвонки, удерживающие хвостовой плавник; 6 – хвостовые позвонки;
7 – основные элементы анального плавника; 8 – туловищные позвонки; 9 – рёбра с придатками; 10 – кости и лучи брюшного

плавника; 11 – кости и лучи грудного плавника; 12 – жаберная крышка; 13 – верхняя и нижняя челюсти

Внутренний скелет

Осевого скелет может быть представлен *хордой* или *позвоночником* (табл. 11).

Таблица 11 - Виды осевого скелета рыб

Виды осевого скелета рыб	Представители и развитие осевого скелета в течение жизни
Хорда	У круглоротых, осетровых, двоякодышащих хорда сохраняется в течение всей жизни. У всех остальных видов рыб хорда имеется только на ранних этапах развития
Позвоночник	У основных видов рыб хорда с возрастом заменяется позвоночником состоящим из позвонков, кроме круглоротых, осетровых, двоякодышащих у которых нет позвоночника, потому что хорда сохраняется в течение всей жизни

Скелет головы представлен *черепной коробкой* (предохраняющей головной мозг и связанной с жаберным и челюстным аппаратом) (табл. 12).

Таблица 12 - Скелет головы

Скелет головы	Представители	Краткая характеристика
Черепная коробка отсутствует	Круглоротые	Черепной коробки нет: у них имеются <i>отдельные</i> , связанные соединительной тканью, <i>хрящевые мозговые капсулы</i> (обонятельная, слуховая, глазная).

Продолжение таблицы 12

Черепная коробка отсутствует	Хрящевые рыбы (акулы, скаты), осетровые	Хрящевые рыбы имеют <i>хрящевой череп, образованный сросшимися мозговыми капсулами</i> , челюсти, вооружённые зубами. Челюстной аппарат соединяется с черепом. У осетровых, кроме того, возникает ряд кожных накладных костей, прикрывающих череп сверху, и настоящих костей, ограждающих череп снизу.
Черепная коробка присутствует (хрящевой череп окостеневает и превращается в черепную коробку)	Высшие костистые рыбы	Высшие костистые рыбы в эмбриональном периоде проходят все эти этапы; <i>сначала у них закладывается и развивается хрящевой череп, позднее происходит его окостенение и превращение в черепную коробку</i> , причём наряду с замещающими костями возникают и покровные.

Череп костистых рыб подразделяется на два отдела: мозговой (осевой) и висцеральный. Кости осевого отдела соединены неподвижно. Висцеральный отдел черепа образуется челюстным и жаберным аппаратом. Он состоит

из челюстной, подъязычной и пяти жаберных дуг, прикрытых жаберной крышкой.

На рисунке 12 ознакомьтесь с представленными костями черепа костистой рыбы, на рисунке 13 представлен череп и зубы судака и на рисунке 14 череп и зубы акулы.

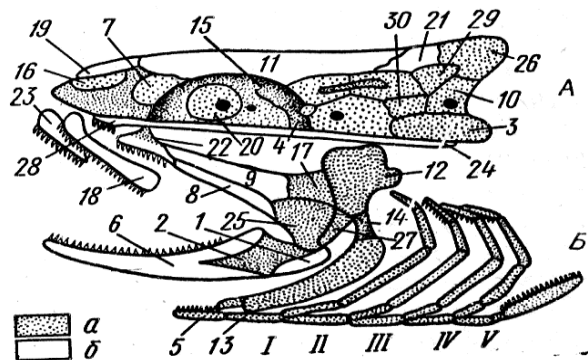


Рисунок 12 - Расположение костей в черепе костистой рыбы:
А – висцеральный скелет; Б – мозговой (жаберная крышка не нарисована): а – основные кости и хрящ; б – покровные кости;

- 1 – угловая; 2 – сочленовная; 3 – основная затылочная;
- 4 – основная клиновидная; 5 – копула; 6 – зубная; 7 – боковая обонятельная; 8 – наружная крыловидная; 9 – внутренняя крыловидная; 10 – боковая затылочная; 11 – лобная;
- 12 – подвесок; 13 – гиоид; 14 – окостеневшая связка;
- 15 – боковая клиновидная; 16 – средняя обонятельная;
- 17 – задняя крыловидная; 18 – верхнечелюстная; 19 – носовая;
- 20 – глазоклиновидная; 21 – теменная; 22 – нёбная;
- 23 – предчелюстная; 24 – парасфеноид; 25 – квадратная;
- 26 – верхняя затылочная; 27 – дополнительная; 28 – сошник;
- 29, 30 – ушные; I-V – жаберные дуги

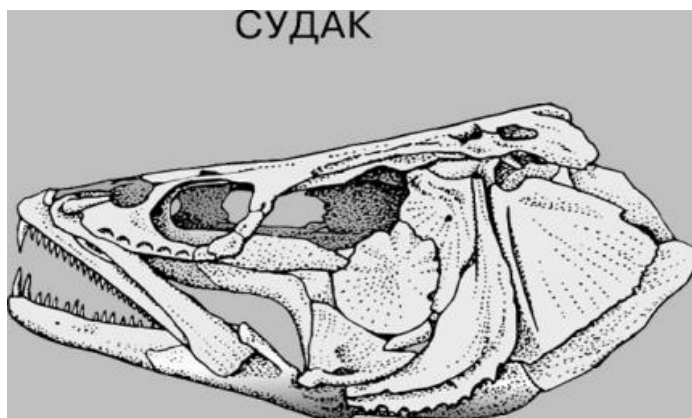


Рисунок 13 - Череп и зубы судака



Рисунок 14 - Череп и зубы акулы

На рисунке 15 представлены кости жаберной крышки.

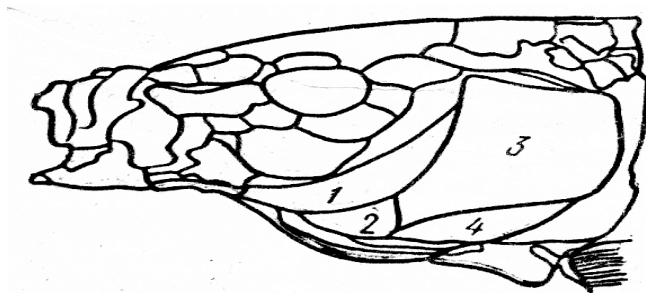


Рисунок 15 - Кости жаберной крышки:

1 – предкрышка; 2 – межкрышка; 3 – крышка; 4 – подкрышка

Кости жаберной крышки прикрывают пять жаберных дуг. На внутренней стороне четырёх дуг расположены жаберные тычинки, а на внешней - жаберные лепестки (органы дыхания). На пятой жаберной дуге лепестков нет. У некоторых рыб эта дуга превращается в нижнеглоточную кость, и на ней образуются глоточные зубы, которые достигают наибольшего развития у карповых. Они располагаются в 1 - 3 ряда. Форма и расположение глоточных зубов является систематическим признаком.

При определении систематического положения рыбы определяют форму глоточных зубов. Для этого целиком извлекают нижнеглоточную кость и подсчитывают глоточные зубы на последней жаберной дуге. При записи число зубов с правой и левой стороны головы разделяют горизонтальной чертой. Если зубы расположены не в один ряд, то ближе к черте записывают количество зубов на нижнем (внешнем) крае кости, затем количество зубов в других рядах. Например, формула 5-6 означает, что зубы однорядные, на левой стороне их 6, а на правой – 5; 3.5-5.3 означает, что зубы двухрядные, на левой стороне в одном ряду 3, в другом 5 зубов, с правой стороны в одном ряду 5, в другом 3 зуба.

У карповых имеется жерновок – роговое подушкообразное образование в верхней части глотки, служащее вместе с глоточными зубами для перетирания пищи.

Шеи у рыб нет (это обусловлено спецификой образа жизни и среды обитания – необходимостью разрезать головой воду), поэтому *черепная коробка* у взрослых рыб соединена с позвоночником неподвижно. У круглоротых отдельные хрящевые мозговые капсулы соединены с хордой, которая тянется от задней части черепа до хвоста в виде цельного несегментированного тяжа. Он состоит из хрящевых и соединительных элементов (спинная струна), к которым сверху плотно прилегают хрящевые позвоночные дуги. Хорда осетровых также ещё не дифференцирована. У пластиножаберных (акуловых) рыб хорда покрыта хрящом и образует амфицельные (двояковогнутые) позвонки.

Скелет грудного (плечевого) пояса состоит из трёх основных костей: ключицы, лопатки и коракоида. К нему прикрепляются грудные плавники. Он сочленён при помощи задневисочной кости с черепом.

Скелет тазового пояса, парных и непарных плавников. Тазовый пояс представлен у костистых рыб двумя срастающимися косточками, к которым прикрепляются лучи брюшных плавников. Он лежит в мышцах автономно, поэтому у некоторых видов может перемещаться далеко вперёд, даже на горло, а иногда и вовсе исчезает.

Скелет плавников являет собой опору, позволяющую рыбе пользоваться плавниками как рычагом или килем. У костистых рыб он представлен костными лучами, растягивающими кожистую плавательную перепонку.

Различают лучи жёсткие и мягкие (нечленистые и членистые), которые, в свою очередь, разделяют на разветвлённые и неразветвлённые. Лучи соединяются с поясами конечностей или при помощи специальных косточек (грудной плавник), или непосредственно (брюшной плавник). Количество лучей в спинном плавнике (обозначаемом как *D*) и в анальном плавнике (обозначаемом как *A*) подсчитывают при определении рыб, так как у костистых оно соответствует числу позвонков на определённом участке тела.

Обычно определяют число лучей в спинном и анальном плавниках, а в случае описания нового вида – во всех плавниках. Жёсткие (неветвистые) обозначают римскими цифрами, мягкие (ветвистые) – арабскими. Например, *D* III 9 означает, что в спинном плавнике насчитывается 3 луча жёстких и 9 лучей мягких.

В соответствии с формой и строением различают несколько типов хвостового плавника (рисунок 16).

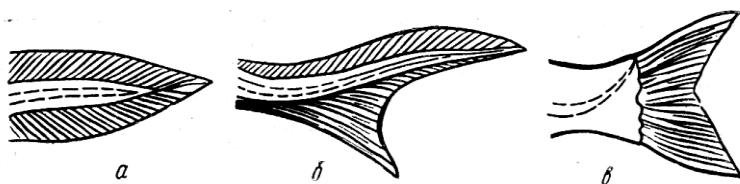


Рисунок 16 - Различные типы хвоста:

- а – симметричный; б – несимметричный (гетероцеркальный);
- в – ложносимметричный

Все рыбы в эмбриональном и личиночном состоянии имеют прозрачную симметричную плавниковую кайму, огибающую конец позвоночника. Однако такая кайма у взрослых особей сохраняется только у круглоротых. У двоякодышащих позвоночник делит

хвост на две равные части. Форма первично-симметричного хвоста (когда длинная ось тела делит его пополам) встречается редко.

У древних групп рыб (акулы, осетровые) хвост несимметричный, неравнолопастный или гетероцеркальный: конец позвоночника резко загибается вверх, лопасти хвоста разные (верхняя лопасть длиннее).

У большинства костистых рыб, в том числе и у карпа, имеет место внутренняя асимметрия хвоста, образованная загнутым вверх уростилем, но при этом, как вторичное явление, развивается наружносимметричная его форма. Такая форма называется ложносимметричной.

Функции осевого скелета и скелета поясов: *опорная*, кроме того, к ним *прикрепляются двигательные мышцы*.

Вопросы

1. Строение внутреннего скелета окуня (осевой скелет, скелет головы, скелет грудного и тазового поясов, парных и непарных конечностей).
2. Особенности строения скелета хрящевых и хрящекостных рыб.

2.4 Мышечная система и электрические органы

Цель занятия. Изучить мышечную систему и электрические органы рыб.

Материалы и оборудование. Плакаты, таблицы.

Мышечная система взаимосвязана со скелетом (опора при сокращении) и нервной системой (к каждому мышечному волокну подходит нервное волокно, и каждая мышца иннервируется определённым нервом). Нервы, кровеносные и лимфатические сосуды располагаются в соединительнотканной прослойке мышц, которая, в

отличие от мышц млекопитающих невелика. Схема Ниже мышечной системы рыб представлена ниже.



Мускулатура туловища рыб, как и у других позвоночных, развита сильнее всего. Деятельность туловищных мышц регулируется спинным мозгом и мозжечком, а висцеральная мускулатура иннервируется периферической нервной системой, возбуждаемой произвольно.

Туловищная мускулатура представлена двумя большими тяжами, расположенными вдоль тела от головы до хвоста (так называемыми большими боковыми мышцами – *m. lateralis magnus*). Продольной соединительнотканной прослойкой эта мышца делится на спинную (верхнюю) и брюшную (нижнюю) части. Боковые мышцы разделены соединительнотканными прослойками, называемыми миосептами на мышечные сегменты - миомеры, число которых соответствует количеству позвонков (очень хорошо миомеры видны у личинок рыб, пока их тела прозрачны). На рисунке 17 представлена мускулатура костистой рыбы (окуня).

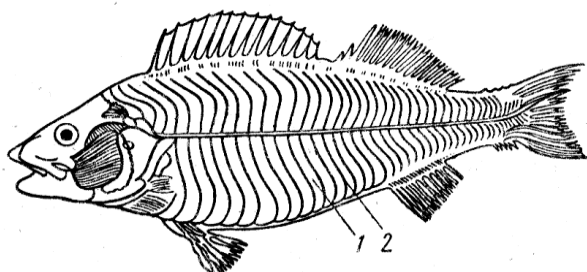


Рисунок 17 - Мускулатура костистой рыбы (окуня):
1 – миомеры; 2 – миосепты

У осетровых и костистых рыб над большой боковой мышцей вдоль тела между плечевым поясом и хвостом лежит прямая боковая поверхностная мышца (*m. rectus lateralis*, *m. lateralis superficialis*). У лососевых в ней откладывается много жира. По нижней стороне тела тянется прямая брюшная мышца (*m. rectus abdominalis*); у некоторых рыб (например, угрей), её нет. Между ней и прямой боковой поверхностной мышцей располагаются косые мышцы (*m. obliquus*).

Функция туловищной мускулатуры – *обеспечить плавание рыбы* (мышцы правой и левой сторон, поочередно сокращаясь, сгибают хвостовой отдел тела и изменяют положение хвостового плавника, благодаря чему тело движется вперёд). **Мышцы головы** управляют движениями челюстного и жаберного аппаратов. **Плавники** имеют свою мускулатуру.

Таблица 13 – Мышцы

Мышцы		
Поперечнополосатые (скелетные мышцы (туловищные) и мышцы сердца)		Гладкие (мышцы внутренних органов и стенок кровеносных сосудов, имеющих периферическую (симпатическую) иннервацию)
Красные	Белые	

Цвет мышц обусловлен наличием миоглобина - белка, легко связывающего кислород, чем миоглобина больше, тем мышцы более красные и наоборот (функция миоглобина обеспечивает дыхательное фосфорилирование, сопровождающееся выделением большого количества энергии). В таблице 14 представлены различия красных и белых мышц по морфофизиологическим характеристикам: цвету, форме, механическим и биохимическим свойствам.

Таблица 14 - Различия красных и белых мышц по ряду морфофизиологических характеристик

Тип и цвет мышечных волокон	Морфофизиологические характеристики
Волокна красной мышцы (m. <i>lateralis superficialis</i>)	Узкие, тонкие, интенсивно кровоснабжаемые, расположены более поверхностно (у большинства видов рыб под кожей, вдоль тела от головы до хвоста), содержат больше миоглобина; в них обнаружены скопления жира и гликогена. Возбудимость их меньше, отдельные сокращения длятся дольше, но медленней; окислительный, фосфорный и углеводный обмен интенсивнее, чем в белых. В мышце сердца (красной) мало гликогена и много ферментов аэробного обмена (окислительный обмен). Она отличается умеренной скоростью сокращений и утомляется медленнее, чем белые мышцы. Красные мышцы постоянно деятельны, обеспечивают длительную и непрерывную работу органов, поддерживают постоянное движение грудных плавников, обеспечивают изгибы тела при плавании и поворотах, работу сердца. При медленном движении красные мышцы более активны (у рыб, совершающих долгие миграции, также имеются добавочные красные волокна в белых мышцах). В красных мышцах содержится больше жира.

Волокна белой мышцы (m. lateralis magnus)	Широкие, более толстые, расположены более глубоко, в них мало миоглобина, меньше в них гликогена и дыхательных ферментов; углеводный обмен происходит преимущественно анаэробно, и количество выделяемой энергии меньше. Отдельные сокращения быстры; мышцы быстрее сокращаются и утомляются, чем красные. При быстром движении, бросках белые мышцы более активны (рыбы «спринтеры» обладают почти исключительно белыми мышцами). Основную массу мышечной ткани у рыб составляют белые мышцы. Например, у жереха, плотвы, чехони на их долю приходится 96,3; 95,2 и 94,9 % соответственно). В белых мышцах содержится больше влаги и белка.
---	--

Толщина (диаметр) мышечного волокна изменяется в зависимости от вида рыб, их возраста, величины, образа жизни, а у прудовых рыб - ещё и от условий содержания (например, у карпа, выращенного на естественной пище, диаметр мышечного волокна составляет (мкм): у мальков – 5 - 19, сеголетков – 14 - 41, двухлетков – 25 - 50).

Химический состав мяса (вода, жиры, белки, минеральные вещества) различен не только у разных видов рыб, но и в разных частях тела. У рыб одного вида количество и химический состав мяса зависят от условий питания и физиологического состояния рыбы.

В нерестовый период, особенно у проходных рыб, расходуются резервные вещества, наблюдается истощение и, как следствие, уменьшается количество жира и ухудшается качество мяса (например, у кеты во время подхода к нерестилищам относительная масса костей увеличивается в 1,5 раза, кожи – в 2,5 раза. Мышцы оводняются – содержание сухого вещества снижается

более чем в два раза; из мышц практически исчезают жир и азотистые вещества – рыба теряет до 98,4 % жира и 57 % белка).

Выход мяса в процентах к общей массе тела (мясистость) неодинаков у разных видов, а у особей одного вида различается в зависимости от пола, условий содержания и др. Туловищная мускулатура образует основную долю мяса рыбы. Основную массу белков мышц рыб составляют альбумины и глобулины (85%), всего же у разных рыб выделяют 4 - 7 фракций белков.

Усвояемость. Мясо рыб усваивается быстрее, чем мясо теплокровных животных. Оно чаще бесцветно (судак) или имеет оттенки (оранжевый – у лососевых, желтоватый – у осетровых и др.) в зависимости от наличия различных жиров и каротиноидов.

Качество мяса зависит от диаметра мышечного волокна, а также от количества жира в мышцах. В значительной мере оно определяется соотношением массы мышечной и соединительной тканей, по которому можно судить о содержании в мышцах полноценных мышечных белков (по сравнению с неполноценными белками соединительнотканной прослойки). Это соотношение изменяется в зависимости от физиологического состояния рыбы и факторов внешней среды. В мышечных белках костистых рыб на белки приходится: саркоплазмы 20...30 %, миофибрилл – 60...70, стромы – около 20 %.

Особенности окружающей среды (в первую очередь пищи и воды) могут сильно изменять пищевую ценность рыбы: в заболоченных, тинистых или загрязнённых нефтепродуктами водоёмах рыбы имеют мясо с неприятным запахом.

Функции мышечной системы: всё многообразие движений тела обеспечивает выделение тепла и электричества в организме рыбы (электрический ток

образуется при проведении нервного импульса по нерву, при сокращении миофибрилл, раздражении светочувствительных клеток, механохеморецепторов и др.).

Своеобразно изменёнными мышцами являются **электрические органы**, которые развиваются из зачатков поперечнополосатой мускулатуры и расположены в основном по бокам тела рыбы (электрический сом), но могут располагаться и на других частях тела: например, у ската и морской лисицы – на хвосте. *Электрические органы* состоят из множества мышечных пластинок (у электрического ската их около 6000), преобразованных в электрические пластинки (электроциты), переслаиваемые студенистой соединительной тканью. Нижняя часть пластинки заряжена отрицательно, верхняя – положительно. Разряды происходят под действием импульсов продолговатого мозга. Вследствие разрядов вода разлагается на водород и кислород, поэтому, например, в заморных водоёмах тропиков около электрических рыб скапливаются мелкие обитатели – моллюски, рачки, привлечённые более благоприятными условиями дыхания.

Генерируя электрический ток и воспринимая силовые линии, искажённые встречающимися на пути предметами, рыбы ориентируются в потоке, обнаруживают препятствия или добычу с расстояния нескольких метров даже в мутной воде.

В таблице 15 представлена способность к генерации и назначение генерируемого электричества у различных видов рыб.

Таблица 15 - Способность к генерации и назначение генерируемого электричества у различных видов рыб

Способность к генерации электрических полей	Назначение генерируемого электричества	Представители
Сильно электрические виды рыб	Имеют большие электрические органы, генерирующие разряды от 20 до 600 и даже 1000 В. Основное назначение разрядов – нападение и оборона	Электрический угорь, электрический скат, электрический сом
Слабо электрические виды рыб	Имеют небольшие электрические органы, генерирующие разряды напряжением менее 17 В. Основное назначение разрядов – локация, сигнализация, ориентация	Многие мормириды, гимнотиды, обитающие в мутных реках Африки некоторые скаты
Неэлектрические виды рыб	Не имеют специализированных органов, но обладают электрической активностью. Генерируемые ими разряды распространяются на 10 - 15 м в морской воде и до 2 м в пресной воде. Основное назначение генерируемого электричества – локация, ориентация, сигнализация	Многие морские и пресноводные рыбы: например, ставрида, атерина, окунь и др.

Вопросы

1. Каковы основные типы мышц в организме рыб и их функциональное предназначение?
2. Что такое метамерия тела рыб?

3. Указать различия между миомерами, миосептами и мышечными конусами?
4. Каковы особенности гладкой мускулатуры по структуре и физиологическим особенностям?
5. Каковы особенности светлой и темной мускулатуры (топография и структура, физиологические особенности)?
6. Какова роль ионов кальция и АТФ в механизме мышечного сокращения и расслабления?
7. Описать протофибрилярный аппарат мышечного волокна; основные фибриллярные белки-актин, миозин, актомиозин, тропомиозин, и их роль в обеспечении механизма скольжения протофибрилл.
8. Что такое тубулярная система скелетной мускулатуры рыб?
9. Каковы особенности иннервации гладкой мускулатуры?

2.5. Пищеварительная система рыб

Цель занятия. изучить пищеварительную систему рыб.

Материалы и оборудование. Плакаты, таблицы

В *пищеварительном тракте* настоящих *рыб* различают *ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, кишечник* (тонкая, толстая, прямая кишка заканчивающаяся анусом). У акул, скатов и некоторых других рыб перед анусом имеется *клоака* – расширение, куда изливается прямая кишка и протоки мочевой и половой систем. В строении различных отделов пищеварительного тракта имеется ряд особенностей (табл. 16).

**Таблица 16 - Особенности строения отделов
пищеварительного тракта рыб**

Отдел	Особенности строения пищеварительного тракта, представители рыб
Ротовая полость и глотка	В ротовой полости рыб нет слюнных желёз, поэтому пищу помогают проглатывать железистые клетки расположенные в ротовой полости и глотке, также они защищают эпителий ротовой полости со вкраплёнными вкусовыми почками (рецепторами). <i>Функции ротовой полости:</i> отфильтровать, отжать пищу от воды (мирные рыбы); захватить и удержать добычу (хищные рыбы). <i>Язык.</i> Мощный и выдвижной язык имеют только круглоротые, у костистых рыб язык не обладает собственной мускулатурой. <i>Зубы.</i> У рыб рот обычно снабжён зубами. У хищников они располагаются как на челюстях, так и на других костях, иногда даже на языке. У хищников зубы можно встретить даже на жаберных дужках вместо тычинок (но тогда захват и заглатывание добычи сообразуется с интенсивностью и ритмом дыхания). Обычно зубы острые, часто крючкообразные, наклонены внутрь к глотке. У мирных рыб (многие сельдевые, карповые и др.) на челюстях зубов нет. Зубы рыб прирастают к костям или соединяются с ними подвижно. По мере снашивания они заменяются новыми. Наличием эмалевого колпачка и слоёв дентина они напоминают зубы высших позвоночных. <i>Функции зубов:</i> захватить и удержать жертву. <i>Глоточные зубы</i> Наиболее сильно развиты у карповых и камболовых. У карповых глоточные зубы разнообразны по строению и кроме них в перетирании пищи участвует жерновок. У некоторых бентосоядных рыб на задней жаберной дуге имеются широкие и массивные глоточные зубы. <i>Функции глоточных зубов:</i> перетирать пищу.

Продолжение таблицы 16

Пищевод	Пищевод короткий, широкий и прямой с сильными мускулистыми стенками. В стенках пищевода имеются многочисленные клетки, выделяющие слизь. У открытопузырных рыб в пищевод открывается проток плавательного пузыря. <i>Функция пищевода:</i> проводит пищу в желудок. У некоторых хищных рыб пища, минуя пищевод, из глотки попадает прямо в желудок.
Желудок	Желудки у рыб бывают веретенообразные, сифонообразные, V-образные, мешкообразные, с развитой мускулатурой пилорического отдела (подобно мышечному желудку птиц). Наибольшей величины желудок достигает у хищников, но есть и безжелудочные рыбы (многие бычки, карповые). В слизистой оболочке желудка имеются железистые клетки, вырабатывающие соляную кислоту и пепсин.
Кишечник у рыб, имеющих желудок	Пища из желудка попадает в кишечник, который делится на 3 отдела: <i>тонкую кишку</i> (прямой отрезок кишки от конца желудка; у безжелудочных рыб — от места впадения желчного протока до вершины первой петли кишки), <i>толстую кишку</i> и <i>прямую</i> (у костистых рыб они разделены специальным клапаном или общим сужением кишки, у акул, скатов, осетровых, двоякодышащих складкой слизистой оболочки (спиральным клапаном). Он увеличивает всасывающую поверхность кишечника. В начальную часть кишечника впадают протоки печени и поджелудочной железы. В начальной части кишечника помещаются слепые отростки – пилорические придатки. Карповые, сомовые, щуки пилорических придатков не имеют, у осетровых они срослись. С помощью пилорических придатков всасывающая поверхность кишечника увеличивается, в них происходит активный гидролиз белковых соединений, секретятся пищеварительные ферменты. В переднем участке кишечника, имеющем больше пищеварительных соков, в условиях щелочной реакции переваривание заканчивается. Всасывание питательных веществ интенсивнее протекает в заднем участке кишечника, чему способствует складчатое строение его стенок, наличие ворсинкообразных выростов, пронизанных капиллярными и лимфатическими сосудами.

Продолжение таблицы 16

Кишечник у рыб, не имеющих желудка	У рыб, не имеющих желудка, кишечный тракт представляет собой недифференцированную трубку, суживающуюся к концу. У некоторых рыб (каrp) передняя часть кишечника расширена и напоминает по форме желудок, но в ней нет желёз, вырабатывающих пепсин. У безжелудочных рыб переваривание пищи происходит в кишечнике, в нём же происходит всасывание питательных веществ.
------------------------------------	--

Из мешкообразного выпячивания спинной части начала кишечника у рыб образуется **плавательных пузырь** – орган, свойственный только рыбам. На рисунках 18, 19 и 20 представлены глоточные зубы сазана, спиральный клапан и пилорические придатки.



Рисунок 18 - Глоточные зубы сазана

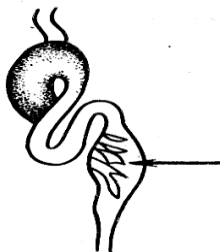


Рисунок 19 - Спиральный клапан

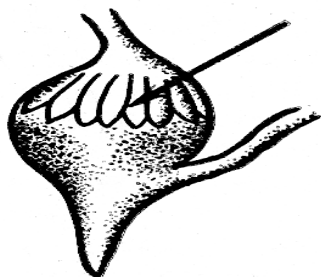


Рисунок 20 - Пилорические придатки
(указаны стрелкой)

У рыб наблюдается зависимость длины пищеварительного тракта от рода пищи. Так, относительная длина кишечника (отношение длины кишечника к длине тела рыбы - L) составляет у растительноядных (пинагора и толстолобика) – 6 – 15, у всеядных (карася и карпа) – 2 – 3, у хищных (щуки, судака, окуня) – 0,6 - 1,2.

*Изучая пищеварительную систему рыб необходимо отдельно отметить две крупные железы: **поджелудочную железу** и **печень**.* Обе железы носят общее название гепатопанкреас (hepatopancreas).

Поджелудочная железа – сложная альвеолярная железа, производная кишечника, является компактным органом только у акул и немногих других рыб. У большинства рыб она визуальна не обнаруживается, так как диффузно внедрена в ткань печени (большей частью), и поэтому её можно различить только на гистологических препаратах. Каждая долька связана с артерией, веной, нервным окончанием и протоком, выводящим секрет к желудочному пузырю. У карповых рыб (линь, серебряный карась, сазан) поджелудочная железа представлена скоплением специализированных групп клеток, которые локализуются в печени, брыжейке и жировой ткани кишечника, а также в селезёнке.

В поджелудочной железе вырабатываются пищеварительные ферменты, действующие на белки, жиры и углеводы (трипсин, эрепсин, энтерокиназа, липаза, амилаза, мальтаза), которые выводятся в кишечник.

У костистых рыб в паренхиме поджелудочной железы встречаются островки Лангерганса. В них в большом количестве присутствуют клетки, синтезирующие инсулин, который выделяется прямо в кровь и регулирует углеводный обмен. Таким образом, поджелудочная железа является железой внешней и внутренней секреции.

Печень – крупная пищеварительная железа, по размерам уступающая у взрослых рыб только гонадам. Её масса составляет у акул 14 - 25%, у костистых – 1 - 8% массы тела. Эта сложная трубчато-сетчатая железа по происхождению связана с кишечником; у зародышей она является его слепым выростом.

У большинства рыб (кроме некоторых лососевых) печень имеет многолопастную форму: в ней различают две, три, четыре, а у карповых даже семь лопастей.

В печёночной паренхиме тянутся печёночные артерии, вены и желчные сосуды, собирающие желчь, вырабатываемую печёночными клетками.

Желчные протоки проводят желчь в желчный пузырь (только у единичных видов его нет). Желчь благодаря щелочной реакции нейтрализует кислую реакцию желудочного сока. Она эмульгирует жиры, активирует липазу – фермент поджелудочной железы.

Из пищеварительного тракта вся кровь медленно протекает через печень. В печёночных клетках кроме образования желчи происходит обезвреживание попавших с пищей чужеродных белков и ядов, откладывается гликоген, а у акул и тресковых (треска, налим и др.) - жир

и витамины. Пройдя через печень, кровь по печёночной вене направляется к сердцу.

Объём печёночных клеток меняется под влиянием интенсивности синтеза и расхода углеводов, которые обусловлены, в свою очередь, температурой окружающей среды, подвижностью, половой зрелостью рыб, интенсивностью питания и качеством их пищи. Поэтому цвет и плотность ткани и общая масса печени сильно колеблются в зависимости от биологических особенностей рыбы и сезона года.

При обильном полноценном питании печень приобретает красно-коричневый цвет с глянцевым отливом и некоторую упругость, масса её увеличивается; у голодающих рыб она становится дряблой, тусклой, мутной, желто-зелёной. Её объём и масса сильно уменьшаются. У прудовых карповых рыб к осени печень достигает максимальных размеров и массы и становится самой тяжёлой из всех органов в полости тела; к весне, после длительного зимнего голодания, масса её резко снижается. Сокращение объёма печёночных клеток после нереста установлено у радужной форели.

Барьерная функция печени (очищение крови от вредных веществ) обуславливает её важнейшую роль не только в пищеварении, но и в кровообращении.

Вопросы

1. Дайте общую характеристику пищеварительной системы рыб.
2. Назовите особенности пищеварительной системы желудочных и безжелудочных рыб.
3. Расскажите о классификации пищеварительных систем по Г. Г. Вундш.
4. Каковы особенности гистологического строения пищеварительной трубки и желудка рыб?

5. Охарактеризовать ферменты желудочного и кишечного сока. В чем их специфичность в связи с пойкилотермией у этологически разных групп рыб?
6. Охарактеризовать застенные пищеварительные железы рыб.
7. Длина и площадь всасывания желудочно-кишечного тракта рыб у разных видов.
8. Охарактеризовать гидролитические процессы белков, углеводов и жиров в желудочно-кишечном тракте рыб.
9. Каковы особенности гидролиза в желудке?
10. Описать гидролиз нутриентов в кишке рыб.
11. Охарактеризовать полостное, внутриклеточное и мембранное пищеварение.
12. Особенности симбиотического пищеварения у рыб.
13. Как происходит всасывание продуктов гидролиза?
14. Особенности моторной функции желудочно-кишечного тракта.

2.6. Дыхательная система и газообмен

Цель занятия. Изучить дыхательную систему рыб и газообмен.

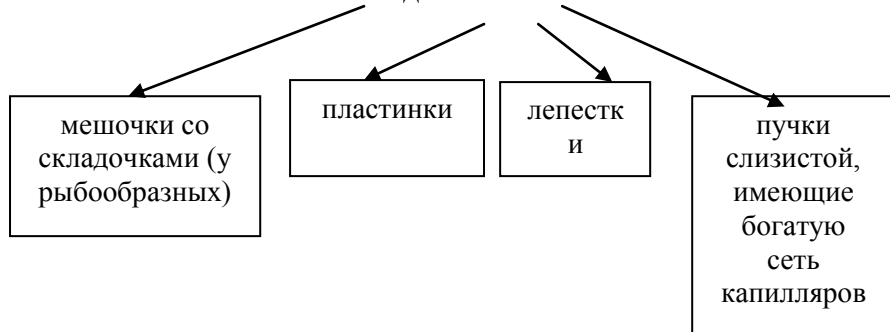
Материал и оборудование. Плакаты, таблицы.

Основные органы дыхания рыб (жабры).

Большинство рыб дышат растворённым в воде кислородом, но есть виды, приспособившиеся частично и к воздушному дыханию (двоякодышащие, прыгун, змееголов и др.).

Форма жабр разнообразна и зависит от вида рыб и их

подвижности:



Все эти приспособления направлены на создание наибольшей поверхности при наименьшем объеме. У зародышей и личинок, когда жаберный аппарат ещё не сформирован, а кровеносная система уже функционирует, органами дыхания служат: 1. Поверхность тела и система кровеносных сосудов – Кювьеровы протоки, вены спинного и хвостового плавников, подкишечная вена, сеть капилляров на желточном мешке, голове, плавниковой кайме и жаберной крышке; 2. Наружные жабры. Это специфические образования, исчезающие после образования дефинитивных органов дыхания. Чем хуже условия дыхания эмбрионов и личинок, тем сильнее развивается кровеносная система или наружные жабры. У рыб, близких систематически, но различающихся экологией нереста, степень развития личиночных органов дыхания различна.

Органы дыхания взрослых рыб: жабры. У костистых рыб *жаберный аппарат состоит из пяти жаберных дуг, располагающихся в жаберной полости и прикрытых жаберной крышкой. Четыре дуги на внешней выпуклой стороне имеют по два ряда жаберных лепестков, поддерживаемых опорными хрящами. Жаберные лепестки покрыты лепесточками. Функция лепесточков: газообмен.*

Число лепестков варьирует. Полезная дыхательная поверхность жабр представлена в табл. 17.

Таблица 17 - Площадь жаберной поверхности
у некоторых видов рыб

Вид рыбы	Масса, г	Дыхательная поверхность жабр, см ² /г
Серебряный карась	10	1,7
Камбала	135	6,7
Окунь	73	16,7
Угорь	100	0,9
Плотва	100	1,9
Форель	100	2,2
Тунец	100	26,0

К основанию жаберных лепестков подходит приносящая жаберная артерия, её капилляры пронизывают лепесточки; из них окисленная (артериальная) кровь по выносящей жаберной артерии попадает в корень аорты. В капиллярах кровь течёт в направлении, противоположном току воды.

Активные рыбы имеют большую поверхность жабр: у окуня она почти в 2,5 раза больше, чем у камбалы. Противоток крови в капиллярах и омывающей жаберы воды обеспечивает полное насыщение крови кислородом. При вдохе рот открывается, жаберные дуги отходят в стороны, жаберные крышки наружным давлением плотно прижимаются к голове и закрывают жаберные щели. Вследствие уменьшения давления вода всасывается в жаберную полость, омывая жаберные лепестки. При выдохе рот закрывается, жаберные дуги и жаберные крышки сближаются, давление в жаберной полости увеличивается, жаберные щели открываются и вода

выталкивается через них наружу. За сутки через жабры прокачивается не меньше 1 м^3 воды на 1 кг массы тела. В капиллярах жаберных лепесточков из воды поглощается кислород (он связывается гемоглобином крови) и выделяются двуокись углерода, аммиак, мочевина.

Большую роль жабры играют в водносолевом обмене, регулируя поглощение и выделение воды и солей. Жаберный аппарат реагирует на состав воды: аммиак, нитриты, CO_2 , при повышенном содержании поражаются респираторные складки в первые же 4 часа контакта. Органы дыхания эмбрионов рыб представлены на рисунке 21.

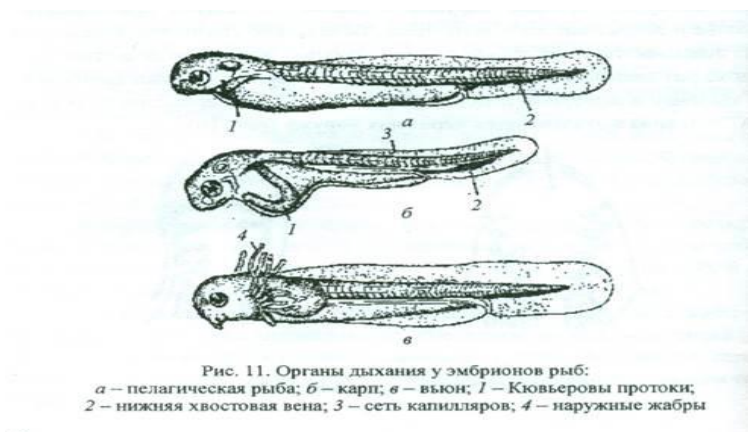


Рисунок 21 - Органы дыхания у эмбрионов рыб:
 а – пелагическая рыба; б – карп; в – вьюн;
 1 – Кювьеровы протоки; 2 – нижняя хвостовая вена;
 3 – сеть капилляров; 4 – наружные жабры

Схема строения жабр костистых рыб приведена на рисунке 22.

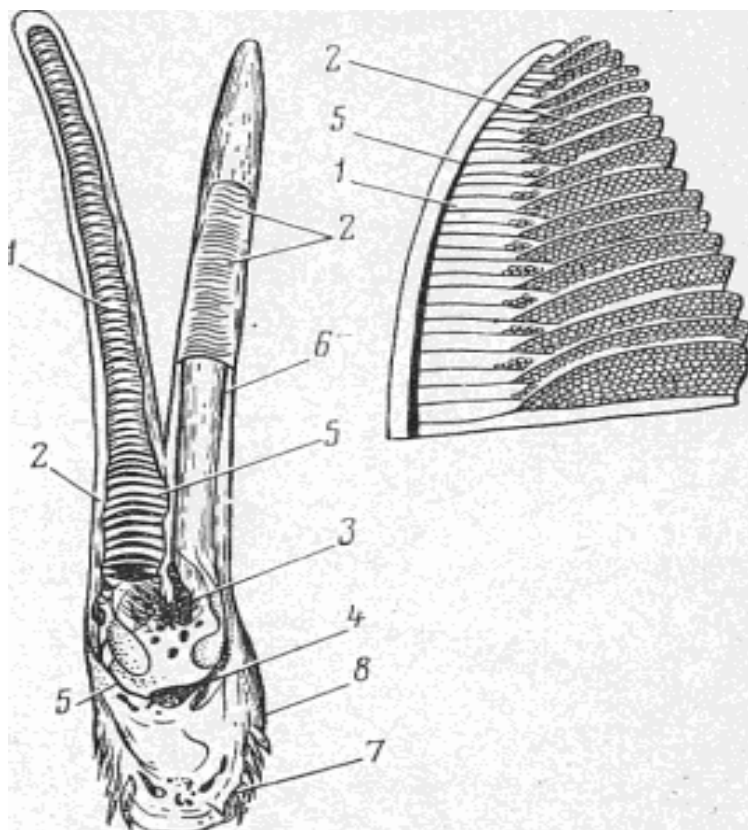


Рисунок 22 - Строение жабр костистых рыб

- 1 — жаберные лепестки; 2 — жаберные лепесточки;
 3 — жаберная артерия (с венозной кровью); 4 — жаберная
 вена (с артериальной кровью); 5 — лепестковая артерия;
 6 — лепестковая вена; 7 — жаберные тычинки; 8 — жаберная
 дуга

Механизм дыхания взрослой рыбы представлен на рисунке 23.

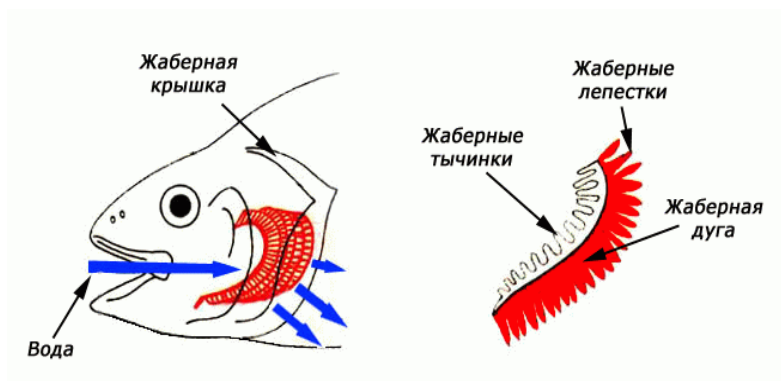
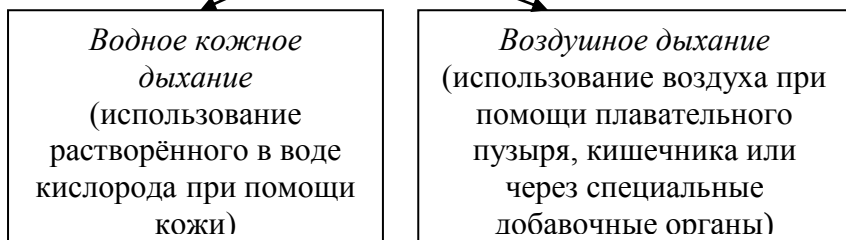


Рисунок 23 - Механизм дыхания взрослой рыбы

Дополнительные органы дыхания рыб

К дополнительным органам дыхания рыб, помогающим переносить неблагоприятные кислородные условия, относят:



Дополнительные приспособления, помогающие переносить неблагоприятные кислородные условия, представлены на рисунке 24.

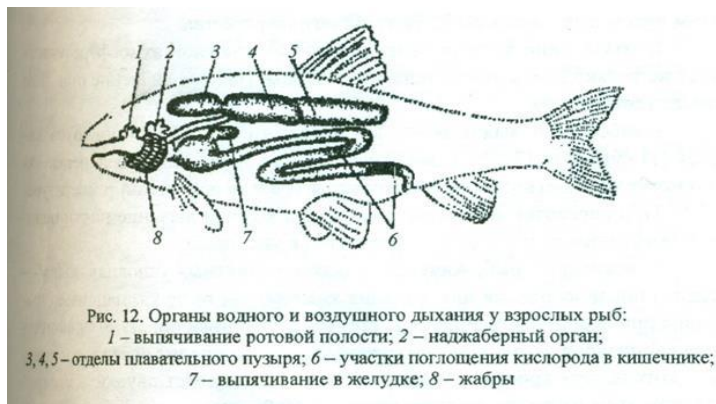


Рисунок 24 - Органы водного и воздушного дыхания у взрослых рыб

1 - выпячивание ротовой полости; 2 – наджаберный орган;
 3, 4, 5 – отделы плавательного пузыря; 6 – участки поглощения кислорода в кишечнике; 7 – выпячивание в желудке; 8 – жабры

Водное кожное дыхание. Дыхание через кожу тела – одна из характерных особенностей водных животных. И хотя у рыб чешуя затрудняет дыхание поверхностью тела, у многих видов роль кожного дыхания очень велика, особенно в неблагоприятных условиях.

По интенсивности кожного дыхания пресноводных рыб делят на три группы (табл. 18).

Таблица 18 - Интенсивность кожного дыхания пресноводных рыб

Группы рыб по интенсивности кожного дыхания	Характеристика групп, примеры рыб
Рыбы, не попадающие в условия дефицита кислорода, живущие в проточных или непроточных, но чистых, богатых кислородом водах	Интенсивность кожного дыхания не превышает 3,3 - 9%. Это сиги, корюшка, окунь, ёрш.

Продолжение таблицы 18

Рыбы, приспособившиеся жить в условиях сильного дефицита кислорода	Это рыбы, населяющие хорошо прогреваемые водоёмы, с повышенным содержанием органических веществ, в которых часто наблюдается недостаток кислорода. У этих рыб доля кожного дыхания в общем дыхании составляет 17- 22%, у отдельных особей – 42 - 80%. Это карп, карась, сом, угорь, вьюн. При этом рыбы, у которых кожа имеет наибольшее значение в дыхании, лишены чешуи, или она мелкая и не образует сплошного покрова. Например, у вьюна 63% кислорода поглощается кожей, 37% - жабрами; при выключении жабр через кожу потребляется до 85% кислорода, а остальная часть поступает через кишечник.
Рыбы, испытывающие меньший недостаток кислорода и попадающие в неблагоприятные условия реже	К ним относятся рыбы, обитающие у дна, но в проточной воде, осетровые – стерлядь, осётр, севрюга. Интенсивность кожного дыхания у них составляет 9 - 12%.

Через кожу рыб происходит также выделение углекислоты. Так, у вьюна этим путём выделяется до 92% общего количества.

Воздушное дыхание. У некоторых рыб, живущих в неблагоприятных условиях, выработались приспособления для дыхания кислородом воздуха (табл. 19).

Таблица 19 - Дополнительные приспособления для
воздушного дыхания

Виды приспособлений у рыб для дыхания кислородом воздуха	Характеристика приспособлений, примеры рыб
Дыхание при помощи кишечника	В стенках кишечника образуются скопления капилляров. Воздух, проходит через кишечник, и в этих местах кровь поглощает кислород и выделяет двуокись углерода, при этом из воздуха поглощается до 50 % кислорода. Такой тип дыхания свойственен вьюнам, некоторым сомовым, карповым рыбам. У вьюна в условиях недостатка кислорода именно способ дыхания становится почти равным жаберному. При заморах рыбы заглатывают ртом воздух; воздух аэрирует воду, которая проходит через жабры.
Дыхание при помощи плавательного пузыря	В неблагоприятных кислородных условиях воздух плавательного пузыря у многих рыб используется для дыхания (вьюн, угорь, карп, сазан). Наибольшего развития как орган дыхания плавательный пузырь достигает у двоякодышащих рыб. У них он ячеистый и функционирует как лёгкое. При этом возникает «лёгочный круг» кровообращения. Подвижные и хищные рыбы имеют большой запас кислорода в плавательном пузыре, который расходуется организмом при бросках за добычей, когда поступление кислорода через органы дыхания оказывается недостаточным

Продолжение таблицы 19

Дыхание при помощи специальных добавочных органов: лабиринтового (у лабиринтовых рыб), наджаберного (у змееголова и др.)	<i>Лабиринтовые рыбы</i> имеют лабиринт – расширенный карманообразный участок жаберной полости, складчатые стенки которого пронизаны густой сетью капилляров, в которых происходит газообмен. Таким способом рыбы дышат кислородом атмосферы и могут находиться вне воды в течение нескольких дней (тропический окунь-ползун <i>Anabas</i> sp. Выходит из воды и лазит по камням и деревьям). У <i>наджаберных рыб</i> (тропические илистые прыгуны <i>Periophthalmus</i> sp.) жабры окружены губкообразной тканью, пропитанной водой. При выходе этих рыб на сушу жаберные крышки плотно закрываются и предохраняют жабры от высыхания. У змееголова выпячивание глотки образует наджаберную полость, слизистая оболочка её стенок снабжена густой сетью капилляров. Благодаря наличию наджаберного органа он дышит воздухом и может находиться на мелководье при t 30°C. Для нормальной жизнедеятельности змееголову, как и ползуну, нужен и растворённый в воде кислород, и атмосферный. Во время зимовки в прудах, покрытых льдом, он атмосферным воздухом не пользуется.
---	---

Наджаберные органы дыхания рыб представлены на рисунке 25.

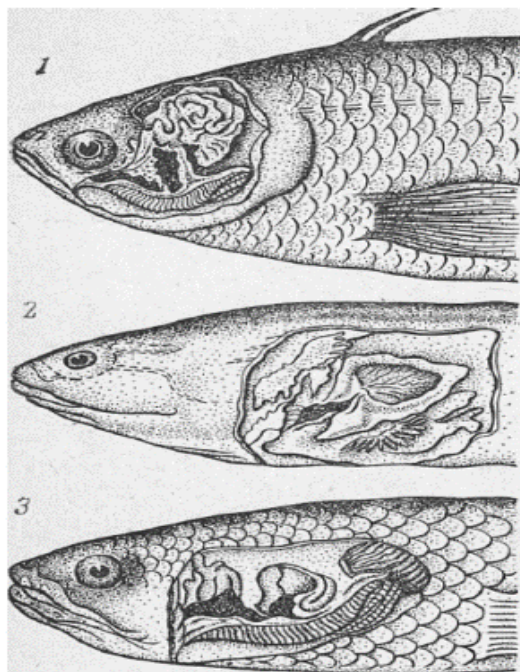


Рис. 27. Виды наджаберных органов (по Нога):

1 — окунь-ползун (*Anabas*); 2 — кучня (*Amphipnaus*); 3 — змееголов (*Ophicerphalus*).

Рисунок 25 - Наджаберные органы дыхания
1 — окунь-ползун; 2 - анабис; 3 — змееголов

Осваивая различные водоёмы, рыбы приспособились к жизни при разных газовых режимах (табл. 20).

Таблица 20 - Влияние разных газовых режимов на жизнедеятельность рыб

Газовые режимы	Характеристика газовых режимов, примеры рыб
Содержание в воде кислорода	Наиболее требовательны к содержанию кислорода в воде лососевые, которым для нормальной жизнедеятельности нужна концентрация кислорода 4,4 - 7 мг/л; хариус, голавль, налим хорошо себя чувствуют при содержании не менее 3,1 мг/л; карповым обычно достаточно 1,9 - 2,5 мг/л.
Кислородный порог	<i>Кислородный порог</i> – это минимальная концентрация кислорода, при которой рыба гибнет. Форель начинает задыхаться при концентрации кислорода 1,9 мг/л, судак и лещ погибают при 1,2, плотва и краснопёрка – при 0,25 - 0,3 мг/л; у сеголетков-карпов, выращенных на естественной пище, кислородный порог отмечен при 0,07 - 0,25 мг/л, а для двухлетков – 0,01 - 0,03 мг/л кислорода. Караси и ротаны – частичные анаэробы, несколько суток могут жить совсем без кислорода, но при низкой температуре. Предполагают, что сначала организм использует кислород из плавательного пузыря, затем – гликоген печени и мышц. По-видимому, рыбы имеют специальные рецепторы в передней части спинной аорты или в продолговатом мозгу, воспринимающие падение концентрации кислорода в кровяной плазме. Выносливости рыб способствует большое количество каротиноидов в нервных клетках мозга, которые способны накапливать кислород и отдавать его при недостатке.

Продолжение таблицы 20

Перенасыщение воды кислородом	Летальной границей для эмбрионов щуки является 400% насыщения воды кислородом, при 350 - 430% насыщения нарушается двигательная активность эмбрионов плотвы. Прирост осетровых снижается при 430% насыщения. Инкубация икры в перенасыщенной кислородом воде приводит к замедлению развития эмбрионов, сильному увеличению отхода и количества уродов и даже гибели. У рыб появляются пузырьки на жабрах, под кожей, в кровеносных сосудах, органах, а затем наступают судороги и смерть. Это называется газовая эмболия или газопузырьковая болезнь. К небольшому пересыщению кислорода рыбы адаптируются быстро. У них повышается обмен и увеличивается потребление корма и снижается кормовой коэффициент, развитие эмбрионов ускоряется, отходы снижаются. Однако гибель наступает не из-за избытка кислорода, а из-за большого количества азота. У лососевых личинки и мальки гибнут при 103 - 104%, сеголетки – 105 - 113, взрослые рыбы – при 118% насыщения воды азотом.
Интенсивность дыхания рыб	<i>Интенсивность дыхания рыб</i> зависит от биотических и абиотических факторов. Внутри одного вида она изменяется в зависимости от размера, возраста, подвижности, активности питания, пола, степени зрелости гонад, физико-химических факторов среды. По мере роста рыб активность окислительных процессов в тканях уменьшается; созревание гонад вызывает увеличение потребления кислорода. Расход кислорода в организме самцов выше, чем у самок.

Продолжение таблицы 20

Ритм дыхания	На ритм дыхания кроме концентрации в воде кислорода влияют содержание CO_2 , pH, температура и др. (например, при температуре 10°C и содержании кислорода 4,7 мг/л форель совершает 60 - 70 дыхательных движений в минуту, а при 1,2 мг/л частота дыхания возрастает до 140 - 160; карп при 10°C дышит почти вдвое медленнее, чем форель (30 - 40 раз в минуту), зимой он совершает в минуту 3 - 4 и даже 1 - 2 дыхательных движения.
Содержание в воде CO_2	Для нормального дыхания рыб очень важно содержание в воде CO_2 . При большом количестве двуокиси углерода дыхание рыб затруднено, так как уменьшается способность гемоглобина крови связывать кислород, насыщение кислородом крови резко снижается и рыба задыхается. При содержании CO_2 в атмосфере 1 - 5% CO_2 крови не может поступать наружу, а кровь не может принимать кислород даже из насыщенной кислородом воды.

Вопросы

1. Каковы недостатки воды как дыхательной системы?
2. Описать эффективность извлечения кислорода из воды.
3. Охарактеризовать строение жаберного аппарата рыб.
4. В чем заключается работа ротового и жаберного насосов?
5. Факторы влияющие на частоту дыхательных движений у рыб.
6. Что представляет собой кожное и кишечное дыхание рыб?
7. Какова роль плавательного пузыря в процессе газообмена?

8. Что такое псевдобронхии и сосудистая железа рыб?
9. Как осуществляется перенос кислорода кровью, каковы особенности гемоглобина рыб?
10. Описать функциональную систему дыхания рыб.

2.7 Кровеносная система рыб

Цель занятия. Изучить кровеносную систему рыб.

Материалы и оборудование. Плакаты, таблицы.

Морфологическая и биохимическая характеристика крови различна у разных видов рыб в связи с систематическим положением, особенностями среды обитания и образа жизни. Внутри одного вида эти показатели колеблются в зависимости от сезона года, условий содержания, возраста, пола, состояния особей. Морфологическая и биохимическая характеристика крови разных видов рыб представлена в таблице 21.

Таблица 21 - Морфологическая и биохимическая характеристика крови разных видов рыб

Элементы, количество и функции крови	Характеристика крови разных видов рыб
Количество крови	Количество крови у рыб меньше, чем у всех остальных позвоночных животных (1,1 - 7,3% массы тела, в том числе у карпа 2,0 - 4,7%, сома – до 5, щуки – 2, кеты – 1,6 у млекопитающих – 6,8% в среднем). Это связано с горизонтальным положением тела и меньшими энергетическими тратами в связи с жизнью в водной среде.

Продолжение таблицы 21

Эритроциты рыб	Эритроциты рыб крупнее, а их количество в крови меньше, чем у высших позвоночных. В 1мм ³ крови количество эритроцитов составляет (млн): у приматов – 9,27; копытных – 11,36; китообразных – 5,43; птиц – 1,61 - 3,02; костистых рыб – 1,71 (пресноводные), 2,26 (морские), 1,49 (проходные). Количество эритроцитов у рыб колеблется в зависимости от их подвижности: у карпа – 0,84 - 1,89 млн/мм ³ крови, щуки – 2,08, пелагиды – 4,12 млн/мм ³ .
Лейкоциты рыб	В крови рыб лейкоцитов больше, чем эритроцитов, это связано, с одной стороны, с пониженным обменом рыб, а с другой – с необходимостью усилить защитные функции крови, так как окружающая среда изобилует болезнетворными организмами. Лейкоциты рыб отличаются большим разнообразием. У большинства видов в крови имеются и зернистые (нейтрофилы, эозинофилы), и незернистые (лимфоциты, моноциты) формы лейкоцитов. Преобладают лимфоциты, на долю которых приходится 80 - 95%, моноциты составляют 0,5 - 11 %, нейтрофилы – 13 - 31 %. Эозинофилы встречаются редко (встречаются у карповых, амурских растительноядных и некоторых окунёвых рыб). Соотношение разных форм лейкоцитов в крови (на примере карпа) зависит от возраста и условий выращивания; количество лейкоцитов изменяется в течение года: повышается летом и понижается зимой при голодании в связи со снижением интенсивности обмена.

Продолжение таблицы 21

Тромбоциты рыб	Для тромбоцитов, участвующих в свёртывании крови, также характерно разнообразие форм, размеров и количества.
Гемоглобин	Кровь рыб окрашена гемоглобином в красный цвет, есть рыбы с бесцветной кровью (представители семейства Chaenichthyidae из подотряда нототениевых). У нототениевых, тресковых и др. обитателей полярных широт в крови образуются вещества (антифризы), благодаря которым они не замерзают при отрицательной температуре. Количество гемоглобина в организме рыб меньше, чем у наземных позвоночных: на 1 кг тела у них приходится 0,5 - 4 г, тогда как у млекопитающих он составляет 5 - 25 г. У рыб, передвигающихся быстро, гемоглобина больше, чем у малоподвижных: у проходного осётра 4 г/кг, у налима 0,5 г/кг. Количество гемоглобина зависит от сезона гидрохимического режима водоёма, условий питания. Темп роста рыб зависит от количества гемоглобина. У быстроплавающих (макрели, трески, форели) гемоглобина в крови много, они требовательны к содержанию кислорода в воде. У многих морских придонных рыб, а также угря, карпа, карасей гемоглобина в крови мало, но он может забирать кислород из среды с незначительным количеством. При повышении температуры потребность организма в кислороде увеличивается, но способность гемоглобина его забирать – уменьшается. Углекислота уменьшает способность гемоглобина забирать кислород.

Продолжение таблицы 21

Костный мозг и лимфатические узлы	Костного мозга, являющегося основным органом образования форменных элементов крови у высших позвоночных, и лимфатических желёз (узлов) у рыб нет.
Кровяное давление (Па)	Кровяное давление у рыб низкое – 2133,1 (скат), 11198,8 (щука), 15998,4 (лосось), тогда как в сонной артерии лошади – 20664,6.
Группы крови рыб	Впервые группы крови у рыб были определены на байкальском омуле и хариусе. Установлено, что групповая антигенная дифференцировка эритроцитов широко распространена: выявлено 14 систем групп крови, включающих более 40 эритроцитарных антигенов.
Функции крови	Переносит белки, углеводы и другие питательные вещества; дыхательную – транспортировка кислорода к тканям и углекислоты к органам дыхания; выделительную – вынос конечных продуктов обмена к органам выделения; регуляторную – перенос гормонов и других активных веществ от желёз внутренней секреции к органам и тканям; защитную – в крови содержатся противомикробные вещества (лизоцим, комплемент, интерферон, пропердин), образуются антитела, циркулирующие в ней лейкоциты обладают фагоцитарной способностью. Уровень этих веществ в крови зависит от биологических особенностей рыб и абиотических факторов, а подвижность состава крови позволяет использовать её показатели для оценки физиологического состояния.

Главным отличием кровеносной системы рыб от других позвоночных является наличие *двухкамерного сердца* (наполненного венозной кровью (за исключением двоякодышащих и кистепёрых) и *одного круга кровообращения*. На рисунке 26 представлена схема кровеносной системы костистой рыбы.

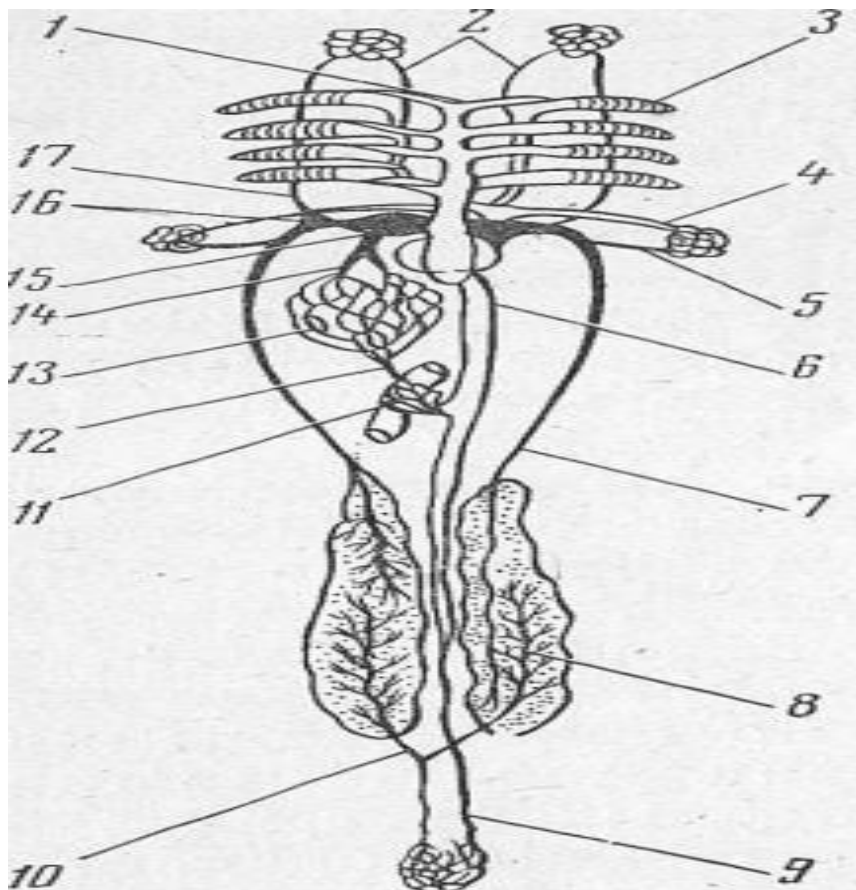


Рисунок 26 - Схема кровеносной системы костистой рыбы

1 — брюшная аорта; 2 — сонные артерии; 3 — жаберные артерии; 4 — подключичная артерия; 5 — подключичная вена; 6 — спинная аорта; 7 — задняя кардинальная вена; 8 — сосуды почек; 9 — хвостовая вена; 10 — воротная вена почек; 11 — кровеносные сосуды кишок; 12 — воротная вена печени; 13 — сосуды печени; 14 — печеночные вены; 15 — венозная пазуха; 16 — кювьеров проток; 17 — передняя кардинальная вена.

Сердце рыб состоит из одного желудочка и одного предсердия и помещается в окологердечной сумке, сразу за головой, позади последних жаберных дуг, то есть, по сравнению с другими позвоночными, сдвинуто вперёд. Перед предсердием имеется венозная пазуха, или венозный синус, со спадающими стенками; через эту пазуху кровь поступает в предсердие, а из него — в желудочек.

Сердце рыб гораздо меньше и слабее, чем сердце наземных позвоночных. Масса его обычно не превышает 2,5%, в среднем 1% массы тела, тогда как у млекопитающих оно достигает 4,6%, а у птиц даже 16%.

Невелика и частота сокращений сердца — 18 - 30 ударов в минуту, причём она сильно зависит от температуры: при низкой температуре у рыб, зимующих на ямах, она уменьшается до 1 - 2; у рыб, переносящих вмерзание в лёд, пульсация сердца на этот период прекращается

Расширенный начальный участок брюшной аорты у низших рыб (акулы, скаты, осетровые, двоякодышащие) образует сокращающийся артериальный конус. А у высших рыб — луковицу аорты, стенки которой сокращаться не могут. Обратному току крови препятствуют клапаны.

Схема кровообращения в самом общем виде представлена следующим образом. Венозная кровь,

заполняющая сердце, при сокращениях сильного мускульного желудочка через артериальную луковицу по брюшной аорте направляется вперёд и поднимается в жабры по приносящим жаберным артериям. У костистых рыб их четыре с каждой стороны головы, по числу жаберных дуг. В жаберных лепестках кровь проходит через капилляры и, окисленная, обогащённая кислородом, направляется по выносящим сосудам (их также четыре пары) в корни спинной аорты, которые затем сливаются в спинную аорту, идущую вдоль тела назад, под позвоночником. Соединение корней аорты спереди образует характерный для костистых рыб головной круг. Вперёд от корней аорты ответвляются сонные артерии.

От спинной аорты идут артерии к внутренним органам и мускулатуре. В хвостовом отделе аорта переходит в хвостовую артерию. Во всех органах и тканях артерии распадаются на капилляры. Собирающие венозную кровь венозные капилляры впадают в вену, несущую кровь к сердцу. Хвостовая вена, начинающаяся в хвостовом отделе, войдя в полость тела, разделяется на воротные вены почек. В почках разветвления воротных вен образуют воротную систему, а выйдя из них, сливаются в парные задние кардинальные вены. В результате слияния вен задних кардинальных с передними кардинальными (ярёмными), собирающими кровь из головы, и подключичными, приносящими кровь из грудных плавников, образуются два Кювьева протока, по которым кровь попадает в венозный синус. Кровь из пищеварительного тракта (желудка, кишечника) и селезёнки, идущая по нескольким венам, собирается в воротную вену печени, разветвления которой в печени образуют воротную систему. Собирающая кровь из печени печёночная вена впадает прямо в венозный синус.

Кроветворение рыб по сравнению с высшими позвоночными отличается рядом особенностей (табл. 22).

Таблица 22 - Особенности кроветворения рыб

№ п/п	Характеристика особенностей, примеры рыб
1	Образование клеток крови происходит во многих органах. Очаги кроветворения: <i>жаберный аппарат</i> (эндотелий сосудов и ретикулярный синцитий, сосредоточенный у основания жаберных лепестков), <i>кишечник</i> (слизистая), <i>сердце</i> (эпителиальный слой и эндотелий сосудов), <i>почки</i> (ретикулярный синцитий между канальцами), <i>селезёнка</i> , <i>сосудистая кровь</i> , <i>лимфоидный орган</i> (скопления кроветворной ткани – ретикулярного синцития – под крышей черепа). На их отпечатках видны кровяные клетки разных стадий.
2	У костистых рыб наиболее активно <i>гемопоз</i> происходит в лимфоидных органах, <i>почке</i> и <i>селезёнке</i> , причём <i>главным органом кроветворения</i> являются <i>почки</i> , а именно их передняя часть. В почках и селезёнке происходит как образование эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов, так и распад эритроцитов.
3	<i>Наличие</i> в периферической крови рыб и <i>зрелых, и молодых эритроцитов</i> является <i>нормальным</i> и не служит патологическим показателем, в отличие от крови взрослых млекопитающих.
4	<i>В эритроцитах рыб</i> имеется <i>ядро</i> , как и у других водных животных, вследствие чего <i>жизнеспособность их</i> <i>дольше</i> (больше года), чем у млекопитающих.

Селезёнка рыб располагается в передней части полости тела. Между петлями кишечника, но независимо от него. Это плотное компактное тёмно-красное образование различной формы (шарообразной, лентовидной), но вытянутой.

Селезёнка быстро меняет объём под влиянием внешних условий и состояния рыбы. У карпа она увеличивается зимой, когда в связи с пониженным обменом веществ ток крови замедляется. Селезёнка, печень и почки служат депо крови, она там скапливается, то же наблюдается при острых заболеваниях. При недостатке кислорода, загрязнении воды, перевозке и сортировке рыбы, облове прудов запасы из селезёнки поступают в кровеносное русло.

Лимфатическая система рыб не имеет желёз. Она представлена рядом парных и непарных лимфатических стволов, в которые лимфа собирается из органов и по ним же выводится в конечные участки вен, в частности, в Кювьеровы протоки. У некоторых рыб есть лимфатические сердца. *Кровеносная система рыб* подчиняется нервной (блуждающий нерв) и гуморальной (гормоны, ионы Са, К) регуляции. Центральная нервная система рыб получает информацию о работе сердца от барорецепторов жаберных сосудов.

Вопросы

1. Охарактеризовать общее количество крови в организме рыб и распределение крови по органам.
2. Дать характеристику физико-химических свойств крови рыб.
3. Каковы морфофункциональные особенности красных клеток?
4. Каковы функциональные особенности разных видов лейкоцитов и тромбоцитов?
5. Рассказать о строении сердца костистых и хрящевых рыб.
6. Описать особенности васкуляризации сердечной мышцы рыб.
7. Дать характеристику круга кровообращения у рыб.
8. Охарактеризовать работу сердца рыб.

2.8 Выделительная система рыб и осморегуляция

Цель занятия. Изучить выделительную систему рыб и осморегуляцию.

Материалы и оборудование. Плакаты, таблицы.

В отличие от высших позвоночных, имеющих компактную тазовую почку (метанефрос), *рыбы обладают более примитивной туловищной почкой (мезонефрос), а их зародыши – предпочкой (пронефрос).* У некоторых видов (бычок, атерина, бельдюга, кефаль) предпочка в том или ином виде выполняет выделительную функцию и у взрослых особей. У большинства же взрослых рыб функционирующей почкой становится мезонефрос.

Почки – парные, вытянутые вдоль полости тела тёмно-красные образования, плотно прилегающие к позвоночнику над плавательным пузырём (рис. 24).

В почке выделяют *передний* (головная почка), *средний* и *задний отделы*, артериальная кровь поступает в почки по почечным артериям, венозная – по воротным венам почек.

Морфофизиологическим элементом почки является извитой почечный мочевой каналец, один конец которого расширяется в мальпигиево тельце, а другой отходит к мочеточнику.

Мальпигиево тельце – клубочек артериальных капилляров (гломерула), охватываемый расширенными стенками каналца, - образует боуменову капсулу. У примитивных форм (акулы, скаты, осетровые) перед капсулой от каналца отходит мерцательная воронка. Мальпигиев клубочек служит аппаратом для фильтрации жидких продуктов обмена. В фильтрат попадают как продукты обмена, так и важные для организма вещества. Стенки почечных каналцев пронизаны капиллярами воротных вен и сосудов из боуменовых капсул.

Железистые клетки стенок секретируют продукты азотистого распада (мочевину), которые попадают в просвет канальцев. Здесь же, в стенках канальцев, происходит обратное всасывание воды, сахаров, витаминов из фильтрата мальпигиевых телец.

Очищенная кровь возвращается в сосудистую систему почек (почечную вену), а отфильтрованные из крови продукты обмена и мочевина выводятся через каналец и мочеточник. Мочеточники изливаются в мочевой пузырь (мочевой синус), а затем моча выводится наружу. У самцов большинства костистых рыб через мочеполовое отверстие позади ануса, а у самок костистых и самцов лососевых, сельдей, щук и некоторых других – через анальное отверстие. У акул и скатов мочеточник открывается в клоаку.

Передний отдел почки – головная почка – выполняет не выделительную, а кроветворную функцию: в него не заходит воротная вена почек, а в составляющей её лимфоидной ткани образуются красные и белые кровяные клетки и разрушаются отжившие эритроциты.

Как и селезёнка, почки чутко отражают состояние рыбы, уменьшаясь в объёме при недостатке кислорода в воде и увеличиваясь при замедлении обмена (у карпа – во время зимовки, когда ослабляется деятельность кровеносной системы), в случае острых заболеваний и др.

Очень своеобразна дополнительная функция почек у колюшки, строящей для нереста гнездо из кусочков растений: перед нерестом почки увеличиваются, в стенках почечных канальцев вырабатывается большое количество слизи, которая в воде быстро затвердевает и скрепляет гнездо. Строение почки и схема почечных канальцев рыб приведены на рисунке 27.

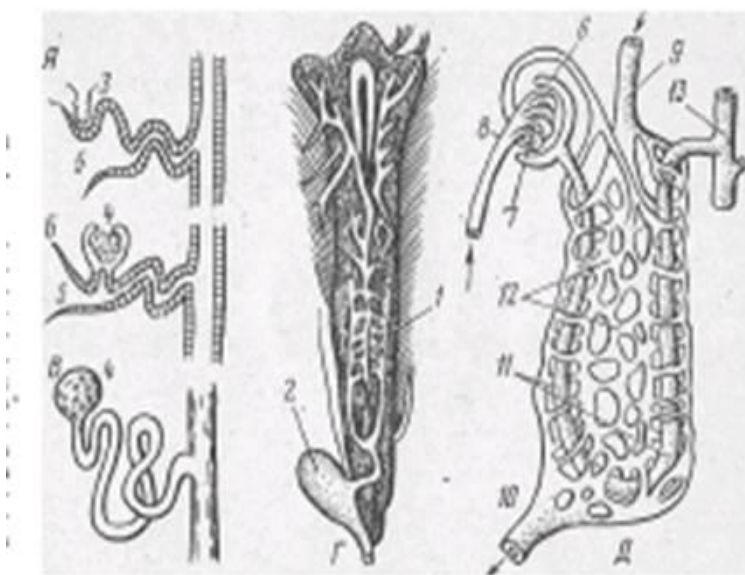


Рисунок 27 - Почка форели и схема почечных канальцев рыб
 А — головная почка (пред- почка); Б, В, Д— туловищная почка;
 Г — почка форели; 1 — мочеточники; 2 — мочевой пузырь;
 3 — наружный клубочек; 4 — мальпигиево тельце;
 5 — воронка; 6 — капсула; 7 — сосудистый клубочек;
 8 — ветвь спинной аорты; 9 — воротная вена почек;
 10 — почечная вена; 11 — почечные канальцы; 12 — венозные
 синусоиды; 13 — собирательная трубка.

В процессах выделения и водно-солевого обмена кроме почек принимают участие кожа, жаберный эпителий, пищеварительная система.

Вода – существенный компонент живого организма. Будучи универсальным растворителем, является средой, обеспечивающей ход биологических процессов на клеточном уровне. Жизненная среда рыб – морские и пресные воды – всегда имеют большее или меньшее количество солей, поэтому осморегуляция является

важнейшим условием жизнедеятельности, а осморегуляторные приспособления – специфическим для рыб. Солевой состав воды также создает определенные проблемы для рыб. Содержание воды в организме рыб составляет 60-80%, содержание минеральных веществ - 0,6-1%. У морских рыб и миксин солевой состав крови практически не отличается от солевого состава среды их обитания. Поэтому у них нет серьезного осмотического барьера. И в пресной воде морские виды очень быстро погибают из-за нарушения водно-солевого состава тела. У пресноводных и проходных рыб механизм осморегуляции очень эффективен и заслуживает отдельного рассмотрения.

Все виды животных имеют механизм осморегуляции. Осмотическое давление клетки - это основа мембранного потенциала, определяющего важнейшие свойства тканей – раздражимость и возбудимость.

У рыб можно выделить два основных механизма осморегуляции. Первый (примитивный) механизм осморегуляции характерен для акул. Плазма, лимфа и другие жидкости организма этих рыб по электролитному составу мало отличаются от морской воды, соленость которой равнозначна 1% NaCl. На первый взгляд в таких условиях отпадает необходимость тратить энергию на осморегуляцию. Однако специфика азотистого обмена такова, что в крови акул накапливается большое количество (5%) мочевины и триметиламинооксида, которые плохо диффундируют через мембраны клеток почек и жабр. Поэтому у акул возникает повышенное осмотическое давление внутренней среды (26 атм против 24 атм в морской воде) ($1 \text{ атм} = 10^5 \text{ Па}$). Это создает условия для свободного проникновения воды из внешней среды в межклеточную жидкость и кровь, что,

в свою очередь, меняет градиент концентрации NaCl и приводит к диффузии натрия и калия. Фактически, мембраны удерживают только мочевины. Организм акулы представляет собой устойчивую биологическую систему, т. е. обладает гомеостазом, как и у всех других животных. Другими словами, у акулы есть механизм поддержания электролитного состава. Эволюция снабдила акул для поддержания гомеостаза специальным органом - ректальной железой, которая выводит в клоаку избыток солей.

Второй тип осморегуляции присущ костистым рыбам. Этот механизм более эффективен, однако и более сложен. Костистые обитают как в пресной, так и в соленой воде. Поэтому и внутри этой группы есть некоторые различия в механизме осморегуляции. У пресноводных костистых рыб осмоляльность крови выше, чем окружающей их воды: соответственно 6 и 0,3 атм. В соленой воде картина обратная: осмотическое давление крови составляет 9 атм, а морской воды - 24 атм. Следовательно, и в первом, и во втором случае требуются затраты энергии для поддержания осмотического давления внутренней среды организма рыб.

Осмотическое давление водных животных создаётся давлением их полостных жидкостей, давлением крови и соков тела. Определяющая роль в этом процессе принадлежит водно-солевому обмену.

Каждая клетка тела имеет оболочку: она полупроницаема, то есть по-разному проницаема для воды и солей (пропускает воду и соли избирательно). Водно-солевой обмен клеток определяется, в первую очередь осмотическим давлением крови и клеток.

По уровню осмотического давления внутренней среды по отношению к окружающей воде рыбы образуют несколько групп:

1) у миксин полостные жидкости изотоничны окружающей среде;

2) у акул и скатов концентрация солей в жидкостях тела и осмотическое давление немного выше, чем в морской воде, или почти равно ему (достигается за счёт разницы солевого состава крови и морской воды, и за счёт мочевины);

3) у костистых рыб, как морских, так и пресноводных (как и у более высокоорганизованных позвоночных), осмотическое давление внутри тела не равно осмотическому давлению окружающей воды. У пресноводных оно выше, чем у морских рыб (как и у других позвоночных).

У пресноводных рыб осмотическое давление эквивалентно воде солёностью 6 - 7‰, у морских костистых – 7 - 8‰, у акул – до 30‰.

Если в организме поддерживается определённый уровень осмотического давления жидкостей тела, то условия жизнедеятельности клеток становятся более стабильными и организм меньше зависит от колебаний внешней среды. Настоящие рыбы способны сохранять постоянное осмотическое давление крови и лимфы, то есть внутренней среды, поэтому их относят к гомойосмотическим организмам (от греч. «гомойос» - однородный). Но у разных групп рыб эта независимость осмотического давления выражается и достигается по-разному:

1) у морских костистых рыб общее количество солей в крови ниже, чем в морской воде, давление внутренней среды меньше давления внешней, то есть их кровь *гипотонична* по отношению к морской воде;

2) у пресноводных рыб количество солей в крови выше, чем в пресной воде. Давление внутренней среды больше давления внешней, их кровь *гипертонична*.

Поддержание солевого состава крови и давления на нужном уровне обуславливается деятельностью: почек, особых клеток стенок почечных канальцев (выделение мочевины), жаберных лепестков (диффузия аммиака, выделение хлоридов), кожных покровов, кишечника, печени.

У морских и пресноводных рыб осморегуляция совершается разными способами: специфическая деятельность почек, различная проницаемость покровов для мочевины, солей и воды, различная деятельность жабр в морской и пресной воде. У пресноводных рыб (с гипертонической кровью), находящихся в гипотонической среде, разница осмотического давления внутри и вне организма приводит к тому, что вода извне непрерывно поступает внутрь организма – через жабры, кожу и ротовую полость (рис. 28).

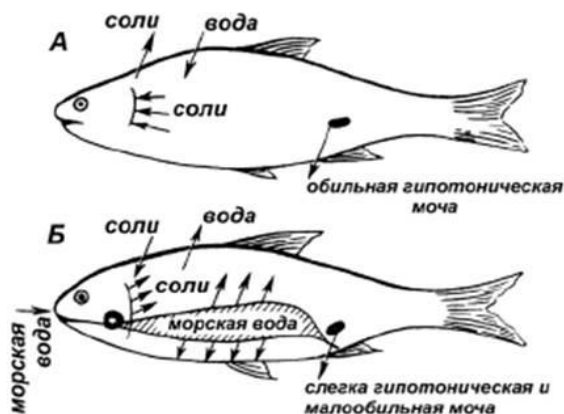


Рисунок 28 - Основные пути движения воды и солей в процессе осморегуляции у пресноводных и морских костистых рыб: А— пресноводные; Б — морские костистые рыбы

При этом основной приток осмотической воды проходит через легко пропускающий воду жаберный эпителий (около 1 км³ воды в сутки).

Во избежание чрезмерного обводнения и для сохранения водно-солевого состава и уровня осмотического давления возникает необходимость вывода из организма лишней воды и одновременно удержания солей. В связи с этим у *пресноводных рыб хорошо развиты почки*. Количество мальпигиевых клубочков и почечных канальцев у них велико; мочи они выделяют гораздо больше, чем близкие морские виды. Данные о количестве мочи, выделяемой рыбами в сутки, представлены в таблице 23.

Таблица 23 - Количество мочи, выделяемое рыбами в сутки в зависимости от вида рыб

Вид рыбы	Количество мочи, мл/кг массы тела
<i>Пресноводные</i>	
Карп	50...120
Форель	60...106
Сом карликовый	154...326
<i>Морские</i>	
Бычок	3...23
Морской чёрт	4...18
<i>Проходные</i>	
Угорь в пресной воде	60...150
Угорь в море	2...4

Утрата солей с мочой, экскрементами и через кожу восполняется у пресноводных рыб за счёт получения их с пищей благодаря специализированной деятельности жабр (жабры поглощают из пресной воды ионы Na и Cl) и поглощению солей в почечных канальцах.

Морские костистые рыбы (с гипотонической кровью), находящиеся в гипертонической среде, постоянно теряют воду – через кожу, жабры, с мочой, экскрементами. Предотвращение обезвоживания организма и поддержание осмотического давления на нужном уровне (то есть ниже, чем в морской воде) достигается тем, что они пьют морскую воду, которая всасывается через стенки желудка и кишечника, а избыток солей выделяется кишечником и жабрами (угорь и морской бычок-подкаменщик в морской воде ежедневно пьют 50 - 200 см³ воды на 1 кг массы тела. При прекращении поступления воды через рот рыба теряет 12 - 14 % массы и на 3 - 4-й день погибает).

Морские рыбы выделяют очень мало мочи: в почках у них немного мальпигиевых клубочков, у некоторых их нет совсем и есть только почечные каналы. У них уменьшена проницаемость кожи для солей, жабры выделяют наружу ионы Na и Cl. Железистые клетки стенок канальцев увеличивают выделение мочевины и других продуктов азотистого обмена.

Таким образом, у непроходных рыб – только морских или только пресноводных – действует какой-нибудь один, специфический для них способ осморегуляции.

Эвригалинные организмы, то есть выдерживающие значительное колебание солёности, в частности проходные рыбы, проводят часть жизни в море, а часть – в пресной воде. При переходе из одной среды в другую, например, во время нерестовых миграций, они переносят большие колебания солёности. Это возможно благодаря тому, что проходные рыбы могут переходить с одного способа осморегуляции на другой. В морской воде у них действует такая же система осморегуляции, как у морских рыб, в пресной – как у пресноводных. В морской воде их кровь *гипотонична*, а в пресной – *гипертонична*.

Их почки, кожа и жабры могут функционировать двояко: почки имеют почечные клубочки с почечными канальцами, как у пресноводных рыб, и только почечные канальцы, как у морских. Жабры снабжены специализированными клетками Кейс-Вильмера, способными поглощать и выделять Na и Cl, тогда как у морских или пресноводных рыб они действуют только в одном направлении. Изменяется и количество таких клеток. При переходе из пресной воды в море в жабрах японского угря возрастает количество клеток, выделяющих хлориды. У речной миноги при подъёме из моря в реки количество мочи, выделяемой в течение суток, увеличивается до 45% по сравнению с массой тела.

У некоторых проходных рыб большую роль в регуляции осмотического давления играет слизь, выделяемая кожей.

При дефиците кислорода увеличивается объём воды, пропускаемой через дыхательную поверхность, в связи с этим возрастает и напряжённость процессов осморегуляции и, следовательно, временно увеличивается количество воды в организме и масса тела. Особенно заметно оводнение организма у карповых при перевозке рыбы.

Процессы осморегуляции регулируются нейросекреторной системой: аденогипофиз, урогипофиз, интерренальная ткань, щитовидная железа и др.

В морской воде покровные ткани костистых рыб избирательно пропускают воду и не пропускают растворённые в ней соли. Рыбы активно заглатывают воду, однако слизистая желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) избирательно абсорбирует только воду и одновалентные ионы натрия, калия, хлора. Остальные удаляются из организма в составе каловых масс. Вероятный избыток двухвалентных ионов (кальций, магний, сульфат)

выводится почками. Помимо этого имеется и дополнительный механизм регуляции ионного состава. Слизистая жаберного аппарата включает в себя сеть специфических клеток, которые экскретируют во внешнюю среду ионы хлора и натрия. Они так и называются - "хлоридные". Необходимо подчеркнуть, что жабры имеют особый мембранный потенциал, который облегчает экскрецию катионов. Этот потенциал оценивается в 20-25 мВ. Учитывая, что снаружи жаберная мембрана несет положительный заряд, экскреция натрия в таких условиях становится довольно эффективной даже без затрат энергии. В пресной воде угрозу гомеостазу создает сама вода (не электролиты).

Поэтому заглатывание воды пресноводными рыбами биологически нецелесообразно. Однако через жабры вода диффундирует активно. Компенсируется эта избыточность очень эффективной работой почек. У костистых рыб в пресной воде образуются и выделяются сравнительно большие количества мочи. По крайней мере, эта величина на порядок выше, чем у морских пластинчатожаберных. Почки пресноводных имеют очень высокую эффективность реабсорбции электролитов. Солевой гомеостаз регулируется нейрогуморальным путем. Осморецепторы располагаются не только в кровеносных сосудах, но и на слизистых жабр и ротовой полости. Их возбуждение приводит к активизации гипоталамо-гипофизарного механизма. Непосредственно на проницаемость мембран, через которые осуществляется транспортирование электролитов и воды, влияют соматотропин, пролактин, вазопрессин, окситоцин, кортизол. Помимо проницаемости мембран эти гормоны контролируют синтез белков - переносчиков ионов, влияют на регуляцию кровотока, фильтрации и реабсорбции в почках.

Жаберные мембраны более активно пропускают электролиты за счет активного переноса и диффузии по сравнению с водой (только диффузия). Мембранный потенциал жаберных мембран костистых рыб в пресной воде составляет минус 30 - минус 40 мВ, что благоприятствует переносу катионов из внешней среды в кровь.

Задание 1. На рисунке 29 изучите схему функциональной системы осморегуляции рыб.

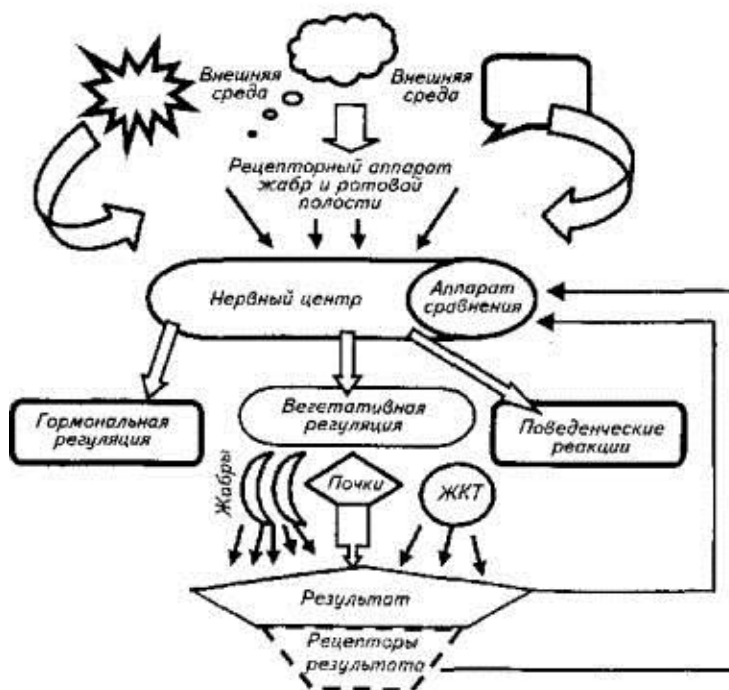


Рисунок 29 - Схема функциональной системы осморегуляции рыб

Осморегуляция находится в большой зависимости и от функционального состояния органов дыхания. Так, гипоксия и сопровождающая ее одышка неизбежно приводят к поступлению в кровь избыточных количеств воды через жабры. Экспериментальная гипоксия мальков лосося приводит к увеличению живой массы на 15 % за счет обводнения.

Несмотря на наличие специфических органов осморегуляции, основная работа в этом процессе выполняется почками. Поэтому именно здесь представляется целесообразным рассмотреть механизм мочеобразования рыб.

В результате фильтрации плазмы крови в капсуле Боумена и процессов реабсорбции и секреции в канальцах формируется вторичная моча. В таблице 24 на примере форели показаны основные ионы мочи.

Таблица 24 - Ионный состав мочи радужной форели

Показатель	Концентрация	Показатель	Концентрация
Натрий, мг/л	225	Фосфаты, мг/л	10
Калий, мг/л	70	Лактат, мг/л	10
Магний, мг/л	60	Карбонат, об % CO ₂	10
Кальций, мг/л	45	pH	7,1
Хлориды, мг/л	10	-	-

Характеристика систем поддержания солевого гомеостаза рыб дана в таблице 25.

Таблица 25 - Характеристика систем поддержания
солевого гомеостаза рыб

Система	Характеристика
Почки	Почки особенно хорошо развиты у костистых пресноводных рыб. У взрослой форели величина диуреза колеблется от 200 до 300 мл на 1 кг живой массы. Диурез в морской воде сокращается в 10 раз. В этих пределах изменяется интенсивность диуреза у эвригалинных видов костистых рыб при их миграциях. В механизме адаптации рыб центральное место занимает эндокринная система.
Желудочно-кишечный тракт	Вода поступает в пищеварительный тракт и морских, и пресноводных рыб. Однако этот процесс физиологически более важен для морских видов. Кроме того, и у тех и у других ЖКТ причастен к осморегуляции. ЖКТ избирательно всасывает воду и блокирует абсорбцию солей в соленой воде в зависимости от физиологических потребностей рыбы. У большинства рыб основным местом всасывания воды является последняя треть кишки (у угря - пищевод). У желудочных морских рыб заглоченная вода сразу поступает в кишечник. Морская вода не влияет на pH желудочного сока (pH желудочного содержимого рыб 1,0-4,0; pH морской воды 8,5). Доказано наличие постэпителиального потенциала у рыб. У пресноводных он имеет отрицательное значение и соответственно облегчает абсорбцию одновалентных катионов. У морских рыб потенциал эпителия кишечника имеет положительное значение, препятствует абсорбции катионов и стимулирует всасывание воды. Постэпителиальный потенциал эвригалинных рыб меняется в зависимости от солености окружающей рыбу воды.

Жабры-органы осморегуляции	Большая жаберная поверхность и противоточный механизм движения воды и крови через жаберный аппарат обеспечивают рыбам высокоэффективную осморегуляцию. В эксперименте на угре через жабры удалялась треть всего натрия. В пресной воде за сутки жабры извлекали около 100 г хлоридов при их следовом содержании в воде. Хлоридные клетки жаберного аппарата известны с 30-х годов. Это сложная лабиринтовая система, включающая эндокринные клетки, функция которых находится под контролем гипофиза и проксимального отдела почек. Эта часть дыхательного аппарата обладает избирательной способностью по отношению к одновалентным ионам и некоторым метаболитам. Жабры - основной орган выделения продуктов катаболизма белка. Так, разница в концентрации аммиака в притекающей и оттекающей от жабр крови составляет 50%. Содержание мочевины при этом остается неизменным у костистых рыб. У пластинчатожаберных и многих хрящевых рыб конечным метаболитом белкового обмена выступают мочевина и триметиламин, которые выделяются через почки. Таким образом, осморегуляция для рыб, обитающих в том же растворителе, в котором протекают все внутренние биохимические процессы, т. е. в воде, имеет исключительно большое значение.
----------------------------	--

Эффективность осморегуляции обеспечивается взаимодействием нескольких физиологических систем -

выделительной, дыхательной, пищеварительной, нервной, гуморальной и рядом других.

Задание 2. По данным таблицы 25 изучите характеристику органов осморегуляции рыб.

Вопросы

1. Описать особенности воды как среды обитания.
2. Описать оксифильность рыб разных видов.
3. Осморегуляция – основа поддержания осмотического давления клеток.
4. В чем различия механизмов осморегуляции у костистых рыб и акул?
5. Какова роль ректальной железы и хлоридных клеток?
6. Описать строение почек, охарактеризовать почки как главный орган осморегуляции.
7. Каковы роль жаберного аппарата и желудочно-кишечного тракта в поддержании ионного состава внутренней среды у рыб?

2.9. Половая система рыб

Цель занятия. Изучить половую систему рыб.

Материалы и оборудование. Плакаты, таблицы.

Развитие мочеполовой системы в эволюции рыб привело к обособлению половых протоков от выделительных:

1) у круглоротых специальных половых протоков нет. Из разрывающейся половой железы половые продукты выпадают в полость тела, из неё через половые поры - в мочеполовой синус, а затем через мочеполовое отверстие выводятся наружу;

2) у хрящевых рыб половая система связана с выделительной. У самок большинства видов яйца выводятся из яичников по мюллеровым каналам, выполняющим роль яйцеводов и открывающимся в

клоаку; вольфов канал является мочеточником. У самцов вольфов канал служит семяпроводом, и через мочеполовой сосочек также открывается в клоаку;

3) у костистых рыб вольфовы каналы служат мочеточниками, мюллеровы каналы у большинства видов редуцируются, половые продукты выводятся наружу через самостоятельные половые протоки, открывающиеся в мочеполовое или половое отверстие.

У самок большинства видов зрелые яйца выводятся из яичника наружу через короткий проток, образованный оболочкой яичника.

У самцов каналы семенника соединяются с семяпроводом, не связанным с почкой, который открывается наружу мочеполовым или половым отверстием.

Половые железы, гонады – семенники у самцов и яичники (или ястыки) у самок – лентовидные или мешковидные образования, висящие на складках брюшины – брыжейке в полости тела, над кишечником, под плавательным пузырём.

Строение гонад, сходное в основе, у разных групп рыб имеет некоторые особенности: у круглоротых половая железа непарная, у настоящих рыб гонады большей частью парные.

Вариации в форме гонад у различных видов, главным образом, выражаются в частичном слиянии парных желёз в одну непарную (самки трески, окуня, бельдюги, самцы песчанки) или в ясно выраженной асимметрии развития: часто гонады бывают разные по объёму и массе, вплоть до полного исчезновения одной из них.

Из семенников зрелые половые клетки по выводным протокам-семяпроводам выводятся во внешнюю среду через специальное половое отверстие

(лососи, сельди, щуки и др.) или через мочеполовое отверстие, расположенное позади ануса (у самцов большинства костистых рыб).

У акул, скатов, химер имеются придаточные половые железы: передняя часть почки, становящаяся лейдиговым органом. Выделения этих желёз примешиваются к сперме.

У некоторых рыб конец семяпровода расширен и образует семенной пузырь, но этот орган негомологичен органам того же названия у высших позвоночных.

От внутренних стенок семенника отходят внутрь семенные каналы, сходящиеся к выводному протоку. По расположению канальцев семенники костистых рыб разделяют на две группы: циприноидные, или ацинозные (карповые, сельдевые, лососевые, сомовые, щукные, осетровые, тресковые и др.), и перкоидные, или радиальные (окунёвые, колюшковые и др.).

В семенниках циприноидного типа семенные каналы извиваются в различных плоскостях без определённой системы. Вследствие этого на поперечных гистологических срезах видны их отдельные участки неправильной формы, так называемые «ампулы». Выводной проток помещается в верхней части семенника. Края семенника округлы.

В семенниках перкоидного типа семенные каналы тянутся от стенок семенника радиально. Они прямые, выводной проток расположен в центре семенника. Семенник на поперечном срезе имеет треугольную форму. По стенкам канальцев (ампул) лежат крупные клетки — исходные семенные клетки, первичные сперматогонии, будущие сперматозоиды.

Половые клетки появляются на ранних этапах развития у эмбрионов в генитальных складках, которые тянутся вдоль полости тела. У молоди лососей (горбуша,

кета, нерка, сима, кижуч и атлантический лосось) первичные половые клетки обнаруживаются на стадии формирования первично-почечных протоков. У зародыша атлантического лосося первичные половые клетки уже есть в возрасте 26 суток. У мальков рыб половые железы в виде волосовидных тяжей.

Отличительной особенностью процесса развития сперматозоидов – сперматогенеза – является многократное уменьшение клеток.

Каждый исходный сперматогоний делится несколько раз, в результате чего возникает скопление сперматогониев под одной оболочкой, называемой цистой (стадия размножения). Образовавшийся при последнем делении сперматогоний несколько увеличивается, в его ядре происходят мейотические преобразования, и он превращается в сперматоцит I порядка (стадия роста).

Затем наступают два последовательных деления (стадия созревания): сперматоцит I порядка делится на два сперматоцита II порядка, вследствие деления которых образуются две сперматиды. В следующей, завершающей стадии формирования сперматиды превращаются в сперматозоиды с половинным (гаплоидным) набором хромосом. Оболочка цисты лопается, и сперматозоиды наполняют семенной каналец. Через семяпроводы созревшие сперматозоиды выходят из семенника, а затем по протоку – наружу.

Характерными особенностями развития семенников является сильная неравномерность (асинхронность) развития органа в целом. Особенно сильно это проявляется у рыб, созревающих впервые, но отчётливо выражено и у повторно нерестующих особей. В результате практически все самцы нерестуют порционно, и в течение длительного периода от них можно получить сперму.

Яичник непосредственно сливается с яйцеводом, выводящим яйца наружу. У некоторых рыб (лососевые, корюшковые, угревые) яичники не замкнуты, и зрелые яйца выпадают в полость тела, а уже из неё через специальные протоки выводятся из организма.

С внутренней стороны стенок яичника в его щелевидную полость отходят поперечные яйценесущие пластинки, на которых развиваются половые клетки. Основу пластинок составляют соединительные тяжи с многочисленными ответвлениями. Вдоль тяжей проходят сильно разветвлённые кровеносные сосуды. Зрелые половые клетки выпадают с яйценесущих пластинок в полость яичника, которая может быть расположена в его центре (окунёвые) или сбоку (карповые).

Овогонии – будущие икринки – образуются в результате деления зачатковых клеток зародышевого эпителия. Они округлые, мелкие, не видимые простым глазом.

После овогониальных делений овогонии превращаются в овоцит. В дальнейшем в ходе овогенеза – развития яйцевых клеток – различают три периода: синаптенного пути, роста (малого – протоплазматического и большого – трофоплазматического) и созревания. Каждый из этих периодов подразделяется на ряд фаз. Период синаптенного пути характеризуется преобразованием ядра клетки (овоцита). Затем наступает период малого – протоплазматического – роста, когда увеличение размеров овоцита происходит за счёт накопления цитоплазмы. Здесь в развитии овоцитов выделяют ювениальную фазу и фазу однослойного фолликула.

В ювенальной фазе овоциты ещё небольшие, чаще всего округлой формы, с тонкой, бесструктурной, так называемой первичной (вырабатываемой самой

яйцеклеткой) оболочкой, к которой прилегают отдельные фолликулярные клетки, а снаружи – клетки соединительной ткани. Яйцо овоцита имеет хорошо заметную тонкую оболочку, оно круглое и большое, и лежит в центре. По периферии ядра располагаются многочисленные ядрышки, в большинстве прилегающие к оболочке. В фазе однослойного фолликула собственная оболочка становится толще, над ней формируется фолликулярная оболочка с прилегающими отдельными соединительными клетками.

В этой же фазе в овоците можно обнаружить вителлогенную зону (циркумнуклеарная зона), которая имеет ячеистую, как бы пенистую структуру и возникает в цитоплазме вокруг ядра на некотором расстоянии от него. К концу фазы и периода овоциты увеличиваются настолько, что их можно различить с помощью лупы или даже невооружённым глазом.

На протяжении формирования яйцеклетки наряду с преобразованиями ядра в ней образуются и накапливаются питательные вещества (белки и липиды), концентрирующиеся в желтке и чисто липидных включениях, которые затем, в период развития эмбриона, используются для его пластических и энергетических нужд. Этот процесс начинается в период большого роста овоцита, когда на его периферии появляются вакуоли, содержащие углеводы. Таким образом, этот период роста овоцита характеризуется увеличением не только протоплазмы, но и накоплением в нём белка и жира. В это время происходит вакуолизация цитоплазмы и появляется желток.

Период большого роста состоит из нескольких фаз:

1) *Фаза вакуолизации.* В фазе вакуолизации цитоплазмы овоциты, увеличение по сравнению с

предыдущей фазой, имеют несколько угловатую форму вследствие давления соседних клеток. Их оболочки (собственная, фолликулярная, соединительнотканная) стали чётче выраженными. На периферии овоцита образуются единичные мелкие вакуоли, которые, увеличиваясь в количестве, создают более или менее густой слой. Это будущие кортикальные альвеолы, или гранулы. Содержимое вакуолей составляют углеводы (полисахариды), которые после оплодотворения яйца способствуют всасыванию под оболочку воды и образованию перивителлинового пространства. У некоторых видов (лосось, карп) раньше вакуолей в цитоплазме появляются жировые включения. В ядре ядрышки отходят от оболочки вглубь.

2) *Фаза первоначального накопления желтка.* В этой фазе на периферии овоцита между вакуолями появляются отдельные мелкие шарики желтка, количество которых так быстро растёт, что к концу фазы они занимают почти всю плазму овоцита. В собственной оболочке появляются тонкие каналцы, придающие ей радиальную исчерченность (*Zona radiate*). По ним в овоцит проникают питательные вещества.

Над собственной оболочкой у некоторых рыб образуется ещё одна (вторичная) оболочка – производная фолликулярных клеток, окружающих овоцит. Эта оболочка разнообразна по структуре (студенистая, сотовая или ворсинчатая) и после выхода овоцита из фолликул служит для прикрепления икринки к субстрату. Фолликулярная оболочка становится двухслойной. Границы ядра отчётливы, но извилисты – «лапчатые».

3) *Фаза наполнения овоцита желтком.* Эта фаза характеризуется сильным увеличением объёма желтка, частицы которого приобретают вместо шаровидной

многогранную и глыбообразную формы. Вакуоли отжимаются к поверхности овоцита.

Из-за преобладания в это время количественных изменений без существенных морфологических сдвигов некоторые исследователи считают нецелесообразным выделять эту фазу, как самостоятельную.

К концу фазы овоцит достигает дефинитивных размеров. Заметны изменения желтка и ядра: ядро начинает смещаться к анимальному полюсу, его контуры становятся менее ясными; частицы желтка начинают сливаться. Заканчивается формирование вторичной оболочки.

4) *Фаза развития зрелого овоцита.* Частицы желтка у большинства рыб (за исключением выюна, макропода, некоторых карповых) сливаются в гомогенную массу, овоцит становится прозрачным, цитоплазма сосредоточивается на его периферии, ядро теряет контуры. Преобразования ядра вступают в завершающую стадию.

Одно за другим следуют два деления созревания. В результате образуется ядро зрелого овоцита с гаплоидным числом хромосом, и три редукционных тельца, которые не участвуют в дальнейшем развитии, отделяются от яйца и дегенерируют. После второго деления митотическое развитие ядра доходит до метафазы и в этом состоянии остаётся до оплодотворения.

Дальнейшее развитие (формирование женского пронуклеуса и отделение полярного тельца) происходит уже после оплодотворения.

Сквозь собственную (*Zona radiate*) и студенистую оболочку проходит канал (микропиле), через который сперматозоид проникает в яйцеклетку при оплодотворении. У костистых рыб одно микропиле, у осетровых – несколько: у севрюги – до 13, белуги – до 33, черноморско-азовского осетра – до 52. Поэтому

полиспермия возможна только у осетровых рыб. При овуляции фолликулярная и соединительнотканная оболочки лопаются и остаются на яйценесущих пластинках, а освобождённый из них овоцит, окружённый собственной и студенистой оболочками, выпадает в полость яичника и тела. Здесь овулировавшие яйца находятся в полостной (овариальной) жидкости, еще долго сохраняя способность к оплодотворению. В воде или вне полостной жидкости они быстро теряют эту способность.

У акул и скатов, которым свойственно внутреннее оплодотворение, оплодотворённое яйцо, продвигаясь по половым путям, окружается ещё одной (третичной) оболочкой. Рогоподобное вещество этой оболочки образует твёрдую капсулу, надёжно защищающую зародыш во внешней среде. Яйца акулковых развиваются до 2 лет.

В процессе развития овоцитов наряду с другими изменениями происходит колоссальное увеличение размеров. Так, по сравнению с овогониями, образованными при последнем овогонииальном делении, объём зрелого овоцита возрастает у окуня в 1 049 440 раз, у воблы – в 1 271 400.

У одной самки овоциты (а после овуляции – икринки) неодинаковы по величине: самые крупные могут превосходить самые мелкие в 1,5 – 2 раза. Это зависит от их расположения на яйценосной пластинке: овоциты, лежащие вблизи кровеносных сосудов, лучше снабжаются питательными веществами и достигают больших размеров.

Процесс созревания половых клеток у разных рыб проходит по одной схеме, что позволило составить шкалу зрелости гонад (табл. 26). Существуют и другие шкалы, в которых учитывают особенности созревания определённых групп рыб.

Так, для яичников карповых и окунёвых В.М. Мейеном предложена 6-балльная шкала, а для семенников С.И. Кулаевым предложена 8-балльная шкала.

У большинства костистых рыб осеменение наружное, а у хрящевых - внутреннее и живорождение, поэтому у них имеются соответствующие изменения в строении полового аппарата. Развитие зародышей у них происходит в заднем отделе яйцевода, получившего название «матки». Из костистых рыб живорождение свойственно гамбузии, морскому окуню, многим аквариумным рыбкам. У них молодь развивается в яичнике.

Шкала зрелости гонад самцов дана в таблице 26.

Таблица 26 - Шкала зрелости гонад самцов

Стадия зрелости	Внешний вид	Микроскопическое строение
I	Половые железы развиты очень слабо, имеют вид тоненьких ниточек. Невооружённым глазом пол различить нельзя. Стадия не повторяется.	В ткани семенника разбросаны половые клетки – сперматогонии (сперматогониальный период); по форме и размерам они сходны с овогониями ювениальных самок. Для распознавания пола нужно обращать внимание на анатомическое строение гонады в целом.
II	Семенники представлены тонкими беловатыми или чуть розоватыми тяжами. Кровеносные сосуды на их поверхности не видны.	Наряду со сперматогониями обнаруживаются сперматоциты I порядка.

Продолжение таблицы 26

III	Семенники уплощены, в концевом отделе сужены, плотные, упругие, беловатого или розоватого цвета от множества мелких кровеносных сосудов. На поперечном разрезе семенник выглядит остроугольным, края его не сплываются; молоки не выделяются.	Микроскопическая картина очень пёстрая. В семенниках, например, циприноидного типа наряду с ампулами, заполненными сперматоцитами I и II порядков и сперматидами встречаются ампулы, содержащие сперматозоиды. Имеются и сперматогонии – на периферии.
IV	Семенники большие, молочно-белого цвета, менее упруги. При надавливании на брюшко выделяются небольшие капли молок. При разрезе семенников края сплываются от выделяющейся спермы.	Резко увеличено количество ампул со сформированными сперматозоидами. Другие ампулы содержат сперматиды, то есть продолжается асинхронность в развитии клеток, подготавливаемых к нересту
IV	Семенники большие, молочно-белого цвета, менее упруги. При надавливании на брюшко выделяются небольшие капли молок. При разрезе семенников края сплываются от выделяющейся спермы.	Резко увеличено количество ампул со сформированными сперматозоидами. Другие ампулы содержат сперматиды, то есть продолжается асинхронность в развитии клеток, подготавливаемых к нересту.
V	Нерестовое состояние: сперма обильно выделяется при самом слабом поглаживании брюшка или даже без прикосновения. Семенники наибольшего размера, они эластичны, молочно-белые или чуть кремового оттенка.	Резко увеличено количество ампул со сформированными сперматозоидами. Другие ампулы содержат сперматиды, то есть продолжается асинхронность в развитии клеток, подготавливаемых к нересту

Продолжение таблицы 26

V	Нерестовое состояние: сперма обильно выделяется при самом слабом поглаживании брюшка или даже без прикосновения. Семенники наибольшего размера, они эластичны, молочно-белые или чуть кремового оттенка.	Ампулы семенников периферической и центральной частях наполнены сперматозоидами, лежащими на периферии как бы волнами.
VI	Выбой и состояние после нереста. Семенники, освобождённые от спермы, малы, мягки, розоваты с буроватым оттенком, на разрезе угловаты. У многократно нерестующихся рыб железа переходит во II стадию.	Стенки семенных канальцев опавшие, утолщённые. Просветы канальцев узкие, в них встречаются отдельные невыметанные сперматозоиды. В пристенных участках лежат сперматогонии.

В таблице 27 приведена шкала зрелости самок.

Таблица 27 - Шкала зрелости гонад самок

Стадия зрелости	Внешний вид	Микроскопическое строение
I	Половые железы в виде прозрачных тонких нитей. Невооружённым глазом пол различить нельзя. Стадия не повторяется (бывает один раз в жизни).	Половые клетки – овогонии обнаруживаются среди клеток герминативного эпителия (овогониальный период).

Продолжение таблицы 27

II	Яичники представлены стекловидными тяжами; мягкие, розовато-жёлтого оттенка. Сквозь оболочку яичника видны невооружённым глазом или под лупой очень мелкие прозрачные овоциты. Яичник кажется зернистым. По стенкам тянутся крупные кровеносные сосуды. Яйцenesущие пластинки при разрезе стенок яичника отделимы друг от друга, видно их расположение. У неполовозрелых рыб эта стадия следует за I; в яичниках половозрелых самок II стадия наступает после того, как исчезают признаки прошедшего нереста, то есть после VI стадии.	Многочисленные овоциты периода малого (протоплазматического) роста, старшая генерация которых находится в фазе однослойного фолликула. Они округлой или многоугольной формы, плотно прилегают друг к другу. Имеются половые клетки предыдущих фаз развития.
III	Яичники округлые желтовато-оранжевого цвета, занимают около 1/3 - 1/2 длины полости тела. Они наполнены мелкими непрозрачными желтоватыми икринками, видны невооружённым глазом.. При разрезе яичника икринки держатся комками; яйцenesущие пластинки видны. По стенкам проходят крупные ветвящиеся кровеносные сосуды.	Овоциты лежат густо вследствие увеличения их размеров. Они находятся в начале периода большого (трофоплазматического) роста: масса овоцитов проходит фазы вакуолизации цитоплазмы и начала желткообразования. Имеются младшие генерации. У уже нерестившихся самок могут встретиться резорбирующиеся невыметанные икринки.

Продолжение таблицы 27

IV	Яичники увеличены в объеме и занимают больше половины (иногда до 2/3) полости тела. Они светло-оранжевого цвета, набиты непрозрачными икринками. Стенки прозрачны. При разрезе выпадают икринки. Яйценесущие пластинки неразличимы, заметен переход овоцитов старшей генерации в следующую фазу; в яичнике, среди жёлтых мутных овоцитов появляются одиночные крупные и прозрачные икринки. Их количество увеличивается.	Овоциты старшей генерации находятся в конце периода трофоплазматического роста, то есть в фазе наполнения желтком. Имеются овоциты младших генераций. Иногда встречаются остатки дегенерирующих зрелых икринок (у половозрелых рыб).
V	Яичники достигают максимальных размеров, они наполнены икринками, вытекающими при слабом поглаживании брюшка (а после гипофизарных инъекций и без какого-либо надавливания). Овулировавшие икринки прозрачны, шаровидны.	Овоциты старшей генерации достигли дефинитивных размеров. Глыбки желтка сливаются (у большинства видов). Ядро неразлично. Овоциты выходят из фолликулов. Присутствуют овоциты младших генераций.
VI	Выбой, яичник после нереста. Стенки яичника спадаются, становятся дряблыми, непрозрачными, складчатыми, красновато-синеватого цвета. Опустошённый яичник сильно уменьшается в объеме. Затем воспаление проходит, яичник постепенно светлеет, становится светло-розовым и переходит во II стадию	Опустевшие фолликулы, дегенерирующие оставшиеся невыметанными зрелые икринки, овоциты молодых генераций.

Стадии зрелости гонад самок костистых рыб приведены на рисунках 30 и 31.

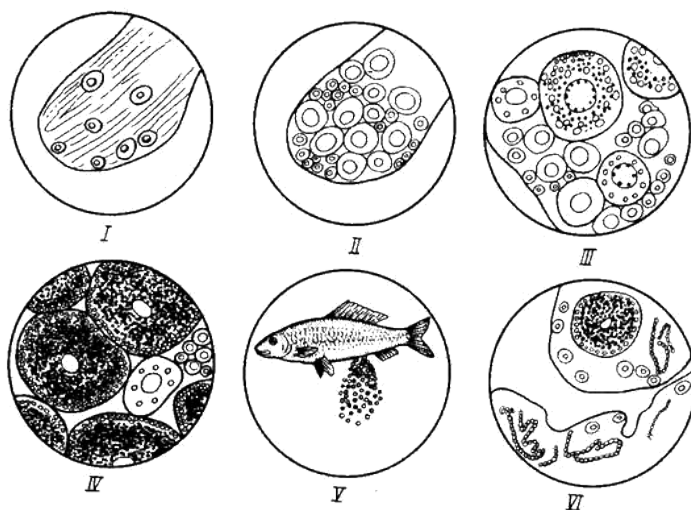


Рисунок 30 - Стадии зрелости гонад самок костистых рыб

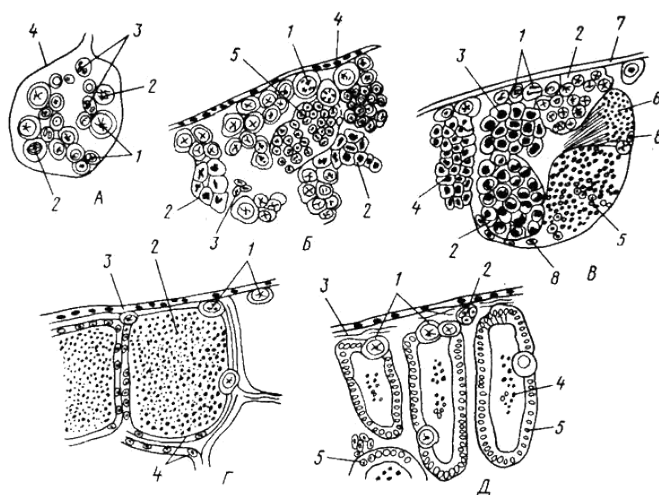


Рисунок 31 - Стадии зрелости гонад самцов костистых рыб

а – I стадия (1 – сперматогоний, 2 – делящийся сперматогоний, 3 – кровеносный сосуд с эритроцитами, 4 – оболочка семенника); б – II стадия (1 – сперматогоний, 2 – делящийся сперматогоний, 3 – кровеносный сосуд, 4 – оболочка семенника, 5 – циста с мелкими сперматогониями); в – III стадия (1 – сперматогоний, 2 – циста со сперматоцитами 1-го порядка, 3 – циста с делящимися сперматоцитами 1-го порядка, 4 – циста с делящимися сперматоцитами 2-го порядка, 5 – циста со сперматидами, 6 – циста со зрелыми сперматозоидами, 7 – оболочка семенника, 8 – фолликулярный эпителий); г – IV стадия (1 – сперматогоний, 2 – сперматозоиды, 3 – оболочка семенника, 4 – фолликулярный эпителий); д – VI стадия (1 – сперматогоний, 2 – кровеносный сосуд, 3 – оболочка семенника, 4 – остаточные сперматозоиды, 5 – фолликулярный эпителий)

Вопросы

1. Понятия «половая» и «физиологическая» зрелость в рыбоводстве.
2. Какова дифференциация полов у рыб?
3. Описать строение половой системы самок и самцов у рыб.
4. Каковы особенности овогенеза и сперматогенеза у рыб?
5. Какова продолжительность инкубации икры разных видов рыб?
6. Описать стадии зрелости самок и самцов.

2.10. Нервная система рыб и органы чувств

Цель занятия. Изучить нервную систему рыб и органы чувств.

Материалы и оборудование. Плакаты, таблицы.

Нервная система рыб, по сравнению с нервной системой высших позвоночных, характеризуется рядом примитивных черт.

Нервная система у рыб представлена ***центральной*** нервной системой и связанной с ней

периферической и вегетативной (симпатической) нервной системой.

Центральная нервная система состоит из *головного и спинного мозга* и имеет вид нервной трубки, тянущейся вдоль туловища. Часть её, лежащая над позвоночником и защищённая верхними дугами позвонков, образует спинной мозг; а расширенная передняя часть, окружённая хрящевым или костным черепом, составляет головной мозг. Трубка имеет внутри полость (невроцель), представленную в головном мозгу желудочками мозга. В толще мозга различают серое вещество, состоящее из тел нервных клеток и коротких отростков (дендритов), и белое вещество, образованное длинными отростками нервных клеток – нейритами или аксонами.

Общая масса мозга у рыб мала: она составляет в среднем у современных хрящевых рыб 0,06 - 0,44 %, у костистых – 0,02 - 0,94 % массы тела, в том числе у налима 1/700 массы тела, щуки – 1/1300, акулы – 1/37000, в то время как у летающих птиц и млекопитающих 0,2 - 8 и 0,3 - 3 %.

В строении головного мозга сохраняются примитивные черты: отделы мозга располагаются линейно. Головной мозг рыб состоит из следующих отделов: промежуточный мозг, продолговатый мозг (переходящий в спинной), передний мозг, средний мозг и мозжечок.

Полости переднего, промежуточного и продолговатого мозга называются желудочками; полость среднего мозга – сильвиевым водопроводом (она соединяет полости промежуточного и продолговатого мозга, то есть третий и четвёртый желудочки). В таблице 28 представлены отделы головного мозга, их краткая характеристика.

Таблица 28 - Отделы головного мозга

Отделы головного мозга	Характеристика отделов головного мозга, примеры рыб
Передний	<i>Передний мозг</i> благодаря продольной борозде имеет вид двух полушарий. К ним прилегают обонятельные луковицы (первичный обонятельный центр) или непосредственно (у большинства видов), или через обонятельный тракт (карповые, сомовые, тресковые). В крыше переднего мозга нет нервных клеток. Серое вещество в виде полосатых тел сосредоточено главным образом в основании и обонятельных долях, выстилает полость желудочков и составляет главную массу переднего мозга. Волокна обонятельного нерва связывают луковицу с клетками обонятельной капсулы. Передний мозг является центром обработки информации, поступающей от органов обоняния. Благодаря своей связи с промежуточным и средним мозгом он участвует в регуляции движения и поведения. В частности, передний мозг принимает участие в формировании способности к таким актам, как икрометание, охрана икры, образование стаи, агрессия и др. Передний мозг и обонятельные доли лучше развиты у хрящевых рыб (акулы и скаты) и хуже у костистых. У малоподвижных, например, донных рыб (камбалы), сильнее развит передний и продолговатый отделы мозга, в соответствии с большой ролью обоняния и осязания в их жизни.

Промежуточный	В промежуточном мозге развиты зрительные бугры. От них отходят зрительные нервы, образующие хиазму (перекрёст, то есть часть волокон правого нерва переходит в левый нерв и наоборот). На нижней стороне промежуточного мозга, или гипоталамусе, имеется воронка, к которой прилегает гипофиз, или питuitарная железа; в верхней части промежуточного мозга развивается эпифиз, или пинеальная железа. Гипофиз и эпифиз являются железами внутренней секреции. <i>Функции промежуточного мозга:</i> воспринимает раздражения от сетчатки глаза, участвует в координации движений, переработке информации от других органов чувств. Гипофиз и эпифиз осуществляют гормональную регуляцию обменных процессов.
Средний	Средний мозг наибольший по объёму. Имеет вид двух полушарий, которые называются зрительными долями. Эти доли являются первичными зрительными центрами, воспринимающими возбуждение. Из них берут начало волокна зрительного нерва. В среднем мозгу обрабатываются сигналы, идущие от органов зрения и равновесия; здесь помещаются центры связи с мозжечком, продолговатым и спинным мозгом, регуляции окраски, вкуса. У хорошо плавающих рыб (пелагических, питающихся планктоном, или хищничающих) большее развитие получают средний мозг (зрительные доли) и мозжечок (в связи с необходимостью быстрой координации движения). Слабо развиты зрительные доли у глубоководных рыб.

Продолжение таблицы 28

Мозжечок	<i>Мозжечок</i> расположен в задней части мозга и может иметь форму или маленького бугорка, прилегающего сзади к среднему мозгу, или большого мешковидно-вытянутого образования, примыкающего сверху к продолговатому мозгу. Особенно большого развития достигает мозжечок у сомов, а у мормируса он наибольший среди всех позвоночных. В мозжечке рыб имеются клетки Пуркинье. Мозжечок является центром всех моторных иннерваций при плавании и схватывании пищи. Он обеспечивает координацию движений, поддержание равновесия, мышечную деятельность, связан с рецепторами органов боковой линии, направляет и координирует деятельность других отделов мозга. При повреждении мозжечка, например, у карпа и серебряного карася наступает атония мышц, нарушается равновесие, не вырабатываются или пропадают условные рефлексы на свет и звук.
Продолговатый	<i>Продолговатый мозг без резкой границы переходит в спинной.</i> Полость продолговатого мозга, четвёртый желудочек, продолжается в полость спинного мозга – невроцель. Значительная масса продолговатого мозга состоит из белого вещества. От продолговатого мозга отходит большая часть (шесть из десяти) черепно-мозговых нервов. Он является центром регуляции деятельности спинного мозга и вегетативной нервной системы. В нём располагаются важные жизненные центры, регулирующие деятельность дыхательной, скелетно-мышечной, кровеносной, пищеварительной, выделительной систем, органов слуха и равновесия, вкуса, боковой линии и электрических органов. Поэтому при разрушении продолговатого мозга, наступает быстрая смерть рыбы.

Продолжение таблицы 28

Спинной	<i>Спинной мозг</i> является продолжением продолговатого мозга. Он имеет форму округлого тяжа и лежит в канале, образованном верхними дугами позвонков. В отличие от высших позвоночных он способен к регенерации и восстановлению деятельности. В спинном мозге серое вещество расположено внутри, а белое – снаружи. Функция спинного мозга – рефлекторная и проводящая. В нём находятся центры сосудодвигательные, туловищной мускулатуры, хроматофоров, электрических органов. От спинного мозга метамерно, то есть соответственно каждому позвонку, отходят спинномозговые нервы, иннервирующие поверхность тела, туловищные мышцы, а благодаря соединению спинномозговых нервов с ганглиями симпатической нервной системы – и внутренние органы. В спинном мозгу костистых рыб имеется секреторный орган – урोगипофиз, клетки которого вырабатывают гормон, участвующий в водном обмене.
---------	--

Электрическая активность разных отделов мозга различна, например, у серебряного карася электрические волны в мозжечке идут с частотой 25 - 35 раз в секунду, в переднем мозгу – 4 - 8.

Периферическая нервная система. К периферической нервной системе ***относятся нервы, отходящие от головного и спинного мозга к органам.***

В таблице 29 представлены 10 пар черепно-мозговых нервов, отходящих от головного мозга.

Таблица 29 – Нервы, отходящие от головного мозга

№ п/п	Названия черепно-мозговых нервов	Латинские названия нервов	Характеристика черепно-мозговых нервов
1	Обонятельный	nervus olfactorius	От чувствующего эпителия обонятельной капсулы доводит раздражения до обонятельных луковиц переднего мозга.
2	Зрительный	nervus opticus	Тянется до сетчатки глаза от зрительных бугров промежуточного нерва.
3	Глазодвигательный	nervus oculomotorius	Иннервирует мышцы глаза, отходя от среднего мозга.
4	Блоковый	nervus trochlearis	Глазодвигательный, тянущийся от среднего мозга к одной из мышц глаза.
5	Тройничный	nervus trigeminus	Отходящий от боковой поверхности продолговатого мозга и дающий три основные ветви – глазничную, верхнечелюстную и нижнечелюстную.
6	Отводящий	nervus abducens	Тянется от дна мозга к прямой мышце глаза.
7	Лицевой	nervus facialis	Отходит от продолговатого мозга и даёт многочисленные разветвления к мускулатуре подъязычной дуги, слизистой ротовой полости, коже головы (в том числе боковой линии головы).

Продолжение таблицы 29

8	Слуховой	nervus acusticus	Связывает продолговатый мозг и слуховой аппарат.
9	Языкоглоточный	nervus glossopharyngeus	Идёт от продолговатого мозга к глотке, иннервирует слизистую глотки и мускулатуру первой жаберной дуги.
10	Блуждающий	nervus vagus	Наиболее длинный, связывает продолговатый мозг с жаберным аппаратом, кишечным трактом, сердцем, плавательным пузырём, боковой линией.

Вегетативная нервная система. В своей основе она имеет *многочисленные ганглии и нервы*, иннервирующие мышцы внутренних органов и кровеносных сосудов сердца.

Вегетативная нервная система у хрящевых рыб представлена разобщёнными ганглиями, лежащими вдоль позвоночника. Клетки ганглиев своими отростками контактируют со спинномозговыми нервами и внутренними органами.

У костистых рыб ганглии вегетативной нервной системы соединяются двумя продольными нервными стволами. Соединительные ветви ганглиев связывают вегетативную нервную систему с центральной. **Взаимосвязи центральной и вегетативной нервной систем создают возможность некоторой взаимозаменяемости нервных центров.**

Вегетативная нервная система действует независимо от центральной нервной системы и

определяет произвольную автоматическую деятельность внутренних органов даже в том случае, если её связь с центральной нервной системой нарушена.

Рефлексы у рыб. Реакцию организма рыбы на внешние и внутренние раздражения определяет рефлекс. **У рыб можно выработать условный рефлекс** на свет, форму, запах, вкус, звук, температуру воды и солёность (например, аквариумные и прудовые рыбы вскоре после начала регулярного кормления скапливаются в определённое время у кормушек; привыкают они и к звукам во время кормления (постукивание по стенкам аквариума, звон колокольчика, свист, удары) и какое-то время подплывают на эти раздражители и при отсутствии пищи. Рефлексы на получение **корма образуются у рыб быстрее, а пропадают медленнее, чем у кур, кроликов, собак, обезьян.** У карасей рефлекс появляется через 8 сочетаний условного раздражителя с безусловным, а затухает через 28 - 78 неподкреплённых сигналов.

Поведенческие реакции вырабатываются у рыб быстрее в группе (подражание, движение за лидером в стае, реакция на хищника и др.). Временная память и дрессировка имеет большое значение и в рыбоводной практике. Если рыб не учат оборонительным реакциям, навыкам общения с хищниками, то молодь, выпускаемая из рыболовных заводов, быстро гибнет в естественных условиях.

Органы чувств. Органы восприятия окружающей среды (органы чувств) рыб обладают рядом особенностей, отражающих их приспособленность к условиям жизни. Способность рыб воспринимать информацию из окружающей среды многообразна. **Их рецепторы могут улавливать различные раздражения как физической, так и химической природы: давление, звук, цвет, температуру, электрические и магнитные поля, запах,**

вкус. Одни раздражения воспринимаются в результате непосредственного прикосновения (осязание, вкус), другие – на расстоянии.

Органы, воспринимающие химические, тактильные (прикосновение), электромагнитные, температурные и другие раздражения, имеют простое строение. Раздражения улавливаются свободными нервными окончаниями чувствующих нервов на поверхности кожи. У некоторых групп рыб они представлены специальными органами или входят в состав боковой линии.

В связи с особенностями жизненной среды у рыб большое значение имеют системы химического чувства. Химические раздражения воспринимаются при помощи обоняния (ощущения запаха) или органов необонятельной рецепции, обеспечивающих восприятие вкуса, изменение активности среды и т. д.

Химическое чувство называется хеморецепцией, а чувствующие органы – хеморецепторами. Хеморецепция помогает рыбам отыскивать и оценивать пищу, особей своего вида и другого пола, избегать врагов, ориентироваться в потоке, защищать территорию.

Органы обоняния. Органы обоняния у рыб, как и у других позвоночных, находятся в передней части головы и представлены **парными обонятельными (носовыми) мешками (капсулами), открывающимися наружу отверстиями – ноздрями.** Дно носовой капсулы выстлано складками эпителия, состоящего из опорных и чувствующих клеток (рецепторов). Наружная поверхность чувствующей клетки снабжена ресничками, а основание связано с окончаниями обонятельного нерва. **Рецепторная поверхность органа велика: на 1 мм² обонятельного эпителия приходится 95000 рецепторных клеток.** В обонятельном эпителии многочисленны клетки, секретирующие слизь.

Ноздри расположены у хрящевых рыб на нижней стороне рыла впереди рта, у костистых – на дорсальной стороне между ртом и глазами. Круглоротые имеют по одной ноздре, настоящие рыбы – по две. Каждая ноздря разделяется кожистой перегородкой на две части, называемые отверстиями. Вода проникает в переднее, омывает полость и выходит через заднее отверстие, омывая и раздражая при этом волоски рецепторов.

Под влиянием пахучих веществ в обонятельном эпителии происходят сложные процессы: перемещения липидов, белково-мукополисахаридных комплексов и кислой фосфатазы. Электрическая активность обонятельного эпителия в ответ на разные пахучие вещества различна.

Величина ноздрей связана с образом жизни рыб: у подвижных рыб они небольшие, так как при быстром плавании вода в обонятельной полости обновляется быстро; у рыб малоподвижных ноздри большие. Они пропускают через носовую полость большой объем воды, что особенно важно для плохих пловцов, в частности, обитающих у дна.

Рыбы обладают тонким обонянием, то есть пороги обонятельной чувствительности у них очень низки. Это особенно относится к ночным и сумеречным рыбам, а также к живущим в мутных водах, которым зрение мало помогает в отыскании пищи и общении с сородичами.

Наиболее чувствительное обоняние у проходных рыб. Дальневосточные лососи совершенно точно находят путь от мест нагула в море к нерестилищам в верховьях рек, где они вывелись несколько лет назад. При этом они преодолевают огромные расстояния и препятствия – течения, пороги, перекаты. **Однако, рыбы верно находят путь лишь в том случае, если ноздри открыты, а если**

они заполнены ватой или вазелином, то рыбы идут беспорядочно. Предполагают, что лососи в начале миграции ориентируются по солнцу и звёздам и примерно за 800 км от родной реки безошибочно определяют путь благодаря хеморецепции.

В опытах при омывании носовой полости этих рыб водой с родного нерестилища в обонятельной луковице мозга возникала сильная электрическая реакция. На воду из нижерасположенных притоков реакция была слабой. А на воду с чужих нерестилищ рецепторы вообще не реагировали.

Молодь нерки может различать при помощи клеток обонятельной луковицы воду разных озёр, растворы различных аминокислот в разведении 10^{-4} , а также концентрацию кальция в воде. **Не менее поразительна аналогичная способность европейского угря, мигрирующего из Европы к нерестилищам, расположенным в Саргассовом море. Подсчитано, что угорь в состоянии распознавать концентрацию, создаваемую разведением 1 г фенилэтилового спирта в соотношении $1 : 3 \times 10^{-18}$. Рыбы улавливают феромон страха при концентрации 10^{-10} г/л. Высокая избирательная чувствительность к гистамину, а также к углекислоте ($0,00132 \dots 0,0264$ г/л) обнаружена у карпа.**

Обонятельный рецептор рыб кроме химических способен воспринимать и механические воздействия (струи потока) и изменения температуры. Основания чувствующих клеток оплетены концевыми разветвлениями лицевого, блуждающего и языкоглоточного нервов. Восприятие химических раздражителей осуществляется также свободными нервными окончаниями тройничного, блуждающего и спинномозговых нервов.

Органы вкуса. Восприятие вкуса рыбами не обязательно связано с ротовой полостью, так как

вкусовые почки расположены в слизистой оболочке ротовой полости, на губах, в глотке, на усиках, жаберных лепестках, плавниковых лучах и по всей поверхности тела, в том числе и на хвосте. Сом воспринимает вкус главным образом при помощи усов, так как в их эпидермисе сосредоточены вкусовые почки. Количество этих почек увеличивается по мере увеличения размеров тела рыбы.

Рыбы различают вкус пищи: горькое, солёное, кислое, сладкое. В частности, восприятие солёности связано с ямковидным органом, помещающимся в ротовой полости.

Чувствительность органов вкуса у некоторых рыб очень высока: например, пещерные рыбы *Anoptichthys*, будучи слепыми, ощущают раствор глюкозы в концентрации 0,0005%. Рыбы распознают изменения солёности до 0,3%, рН – 0,05 - 0,007, углекислоты – 0,5 г/л, NaCl – 0,001 - 0,005 моля (карповые), а гольян – даже 0,00004 моля.

Органы чувств боковой линии. Специфическим органом, свойственным только рыбам и живущим в воде амфибиям, является орган бокового чувства, или боковой линии. Это сейсмосенсорный специализированный кожный орган. Наиболее просто эти органы устроены у круглоротых и личинок карповых. Чувствующие клетки (механорецепторы) лежат среди скоплений эктодермальных клеток на поверхности кожи или в мелких ямках. У основания они оплетены конечными разветвлениями блуждающего нерва, а на участке, возвышающемся над поверхностью, имеют реснички, воспринимающие колебания воды. У большинства взрослых костистых эти органы представляют собой погружённые в кожу каналы, тянущиеся по бокам тела вдоль средней линии. Канал

открывается наружу через отверстия (поры) в чешуйках, расположенных над ними. Разветвления боковой линии имеются и на голове.

На дне канала группами лежат чувствующие клетки с ресничками. Каждая такая группа рецепторных клеток вместе с контактирующими с ними нервными волокнами образует собственно орган – **невромаст**. Вода свободно протекает через канал, и реснички ощущают её давление. При этом возникают нервные импульсы разной частоты.

Органы боковой линии связаны с центральной нервной системой блуждающим нервом.

Боковая линия может быть полной, то есть тянуться по всей длине тела, или неполной, и даже отсутствовать, но в последнем случае сильно развиваются **головные каналы, как, например, у сельдей.**

Боковой линией рыба **ощущает изменение давления текущей воды, вибрации (колебания) низкой частоты, инфразвуковые колебания и электромагнитные поля** (например, карп улавливает ток при плотности 60 мкА/см^2 , карась – 16 мкА/см^2).

Боковая линия улавливает давление движущегося потока, а изменение давления при погружении на глубину она не воспринимает. Улавливая колебания водной толщи, рыба обнаруживает поверхностные волны, течения, подводные неподвижные (скалы, рифы) и движущиеся (враги, добыча) предметы.

Боковая линия – весьма чувствительный орган: акула улавливает движение рыб на расстоянии 300 м, проходные рыбы ощущают в море даже незначительные токи пресной воды.

Способность улавливать отражённые от живых и неживых объектов волны очень важна для глубоководных рыб, так как в темноте больших глубин невозможно обычное зрительное восприятие.

Предполагают, что во время брачных игр рыбы воспринимают боковой линией волны как сигнал самки или самца к нересту. Функцию кожного чувства выполняют и так называемые кожные почки – клетки, имеющиеся в покровах головы и усиков, к которым подходят нервные окончания, однако они имеют гораздо меньшее значение.

Органы осязания и электрического чувства. Органы восприятия электрического и магнитного полей **располагаются в коже на всей поверхности тела рыбы**, но главным образом в разных участках головы и вокруг неё. Они сходны с органами боковой линии: это ямки, заполненные слизистой массой, хорошо проводящей ток; на дне ямок помещаются чувствующие клетки (электрорецепторы), передающие нервные импульсы в мозг. Иногда они входят в состав системы боковой линии. Электрическими рецепторами у хрящевых рыб служат и ампулы Лоренцини. Анализ информации, получаемой электрорецепторами, осуществляет анализатор боковой линии, который расположен в продолговатом мозгу и мозжечке. **Чувствительность рыб к току велика – до 1 мкВ/см^2 : карп ощущает ток напряжением 0,06 - 0,1, форель – 0,02 - 0,08, карась 0,008 - 0,0015 В.** Предполагают, что восприятие изменения электромагнитного поля Земли позволяет рыбам обнаруживать приближение землетрясения **за 6 - 24 ч до начала в радиусе до 2 тыс. км.**

Органы зрения. Органы зрения устроены в основном так же, как и у других позвоночных. Сходен с остальными позвоночными у них и механизм восприятия зрительных ощущений: свет проходит в глаз через прозрачную роговицу, далее зрачок (отверстие в радужной оболочке) пропускает его на хрусталик, а хрусталик передаёт (фокусирует) свет на внутреннюю стенку глаза

(сетчатку). Где и происходит его непосредственное восприятие.. Сетчатка состоит из светочувствительных (фоторецепторные), нервных и опорных клеток.

Светочувствительные клетки располагаются со стороны пигментной оболочки. В их отростках, имеющих форму палочек и колбочек, имеется светочувствительный пигмент. Количество этих фоторецепторных клеток очень велико: на 1 мм² сетчатки у карпа их насчитывается 50 тыс. шт., у кальмара – 162 тыс. шт., паука – 16 тыс. шт., человека – 400 тыс. шт. Посредством сложной системы контактов конечных разветвлений чувствующих клеток и дендритов нервных клеток световые раздражения поступают в зрительный нерв.

Колбочки при ярком свете воспринимают детали предметов и цвет: они улавливают длинные волны спектра. Палочки воспринимают слабый свет, но детального изображения создать не могут: воспринимая короткие волны, они примерно в 1000 раз чувствительнее колбочек.

Положение и взаимодействие клеток пигментной оболочки, палочек и колбочек меняется в зависимости от освещённости. На свету пигментные клетки расширяются и прикрывают находящиеся около них палочки; колбочки подтягиваются к ядрам клеток и таким образом передвигаются к свету. В темноте к ядрам подтягиваются палочки и оказываются ближе к поверхности; колбочки приближаются к пигментному слою, а сократившиеся в темноте пигментные клетки прикрывают их.

Количество рецепторов разного рода зависит от образа жизни рыб. У дневных рыб в сетчатке преобладают колбочки, у сумеречных и ночных – палочки: у налима палочек в 14 раз больше, чем у щуки. У глубоководных рыб, живущих в темноте глубин, колбочек нет, а палочки становятся больше и количество их резко увеличивается –

до 25 млн. на 1 мм²сетчатки; вероятность улавливания даже слабого света возрастает.

Большая часть рыб различает цвета.

Некоторые особенности в строении глаз рыб связаны с жизни в воде. Они эллипсовидной формы и имеют серебристую оболочку между сосудистой и белковой, богатую кристалликами гуанина, что придаёт глазу зеленовато-золотистый блеск. Роговица у рыб почти плоская (а не выпуклая), хрусталик шаровидный (а не двояковыпуклый) – это расширяет поле зрения. Отверстие в радужной оболочке (зрачок) может изменять диаметр только в небольших пределах. Веко у рыб, как правило, нет. Лишь акулы имеют мигательную перепонку, закрывающую глаз, как занавеска, и некоторые сельди и кефали имеют жировое веко – прозрачную плёнку, закрывающую часть глаза.

Расположение глаз у большинства видов по бокам головы является причиной того, что рыбы обладают в основном монокулярным зрением, а способность к бинокулярному зрению ограничена. Шаровидность хрусталика и перемещение его вперёд к роговице обеспечивает широту поля зрения: свет в глаз попадает со всех сторон. Угол зрения по вертикали составляет 150°, по горизонтали – 168 - 170°. Но вместе с тем шаровидность хрусталика обуславливает близорукость рыб. Дальновидность их зрения ограничена и колеблется в связи с мутностью воды от нескольких сантиметров до нескольких десятков метров. Видение на дальние расстояния становится возможным благодаря тому, что хрусталик может быть оттянут специальной мышцей – серповидным отростком, идущим от сосудистой оболочки дна глазного бокала, а не за счёт изменения кривизны хрусталика, как у млекопитающих.

При помощи зрения рыбы ориентируются и относительно предметов, находящихся на земле.

Улучшение зрения в темноте достигается наличием отражательного слоя (тапетум) – кристалликов гуанина, подстилаемых пигментом. Этот слой не пропускает свет к лежащим позади сетчатки тканям, а отражает его и возвращает вторично на сетчатку. Так увеличивается возможность рецепторов использовать свет, попавший в глаз.

В связи с особенностями обитания глаза рыб могут сильно видоизменяться. У пещерных или абиссальных (глубоководных) форм глаза могут редуцироваться и даже исчезать. Некоторые же глубоководные рыбы, наоборот, имеют огромные глаза, позволяющие улавливать совсем слабый свет, или телескопические глаза, собирающие линзы которых рыба может поставить параллельно и обрести бинокулярное зрение. Глаза некоторых угрей и личинок тропических рыб вынесены вперёд на длинных выростах (стебельчатые глаза). Необычна модификация глаз у четырёхглазки, обитающей в водах Центральной и Южной Америки. Её глаза помещаются на верху головы, каждый из них разделён перегородкой на две самостоятельные части: верхней рыба видит в воздухе, нижней в воде. В воздушной среде могут функционировать глаза рыб, выползающих на сушу.

Кроме глаз воспринимают свет эпифиз (железа внутренней секреции) и светочувствительные клетки, расположенные в хвостовой части, например, у миног.

Роль зрения как источника информации для большинства рыб велика: при ориентации во время движения, отыскивании и захвате пищи, сохранении стаи, в нерестовый период (восприятие оборонительных и агрессивных поз и движений самцами-соперниками, а между особями разных полов – брачного наряда и

нерестового «церемониала»), в отношении жертва – хищник и так далее. Карп видит при освещённости 0,0001 лк, карась – 0,01 лк.

Способность рыб воспринимать свет издавна использовалась в рыболовстве: лов рыбы на свет.

Известно, что рыбы разных видов неодинаково реагируют на свет разной интенсивности и разной длины волны, то есть разного цвета. Так, яркий искусственный свет привлекает одних рыб (каспийская килька, сайра, ставрида, скумбрия) и отпугивает других (кефаль, минога, угорь). Так же избирательно относятся разные виды к разным цветам и разным источникам света – надводным и подводным. Всё это положено в основу организации промышленного лова рыбы на электросвет. Так ловят кильку, сайру и других рыб.

Орган слуха и равновесия рыб. Орган слуха расположен в задней части черепной коробки и представлен лабиринтом. Ушных отверстий, ушной раковины и улитки нет, то есть орган слуха представлен внутренним ухом.

Наибольшей сложности достигает он у настоящих рыб: большой перепончатый лабиринт помещается в хрящевой или костной камере под прикрытием ушных костей. В нём различают верхнюю часть – овальный мешочек (ушко, *utricle*) и нижнюю – круглый мешочек (*sacculus*). От верхней части во взаимно перпендикулярных направлениях отходят три полуокружных канала, каждый из которых на одном конце расширен в ампулу (рис.). Овальный мешочек с полукружными каналами составляет орган равновесия (вестибулярный аппарат). Боковое расширение нижней части круглого мешочка (*lagena*), являющегося зачатком улитки, не получает у рыб дальнейшего развития. От круглого мешочка отходит внутренний лимфатический (эндолимфатический) канал,

который у акул и скатов через специальное отверстие в черепе выходит наружу, а у остальных рыб слепо заканчивается у кожи головы.

Эпителий, выстилающий отделы лабиринта, имеет чувствующие клетки с волосками, отходящими во внутреннюю полость. Основания их оплетены разветвлениями слухового нерва.

Полость лабиринта заполнена эндолимфой, в ней находятся «слуховые» камешки, состоящие из углекислой извести (отолиты), по три с каждой стороны головы: в овальном и круглом мешочках, и в лагене. На отолитах, как и на чешуе, образуются концентрические слои, поэтому отолиты, особенно наибольший, часто используют для определения возраста рыб, а иногда и для систематических определений, так как их размеры и контуры неодинаковы у различных видов.

У большинства рыб наибольший отолит располагается в круглом мешочке, но у карповых и некоторых других – в лагене.

С лабиринтом связано чувство равновесия: при передвижении рыбы давление эндолимфы в полукружных каналах, а также со стороны отолита изменяется, и возникшее раздражение улавливается нервными окончаниями. При экспериментальном разрушении верхней части лабиринта с полукружными каналами рыба теряет способность удерживать равновесие и лежит на боку, спине или брюхе. Разрушение нижней части лабиринта не ведёт к утрате равновесия.

С нижней частью лабиринта связано восприятие звуков: при удалении нижней части лабиринта с круглым мешочком и лагеной, рыбы не могут различать звуковые тона, например, при выработке условных рефлексов. Рыбы без овального мешочка и полукружных каналов, то есть без верхней части лабиринта, дрессировке поддаются.

Таким образом, установлено, что рецепторами звука являются именно круглый мешочек и лагена.

Рыбы воспринимают как механические, так и звуковые колебания частотой от 5 до 25 Гц органами боковой линии, от 16 до 13000 Гц – лабиринтом. Некоторые виды рыб улавливают колебания, находящиеся на границе инфразвуковых волн, боковой линией, лабиринтом и кожными рецепторами.

Острота слуха у рыб меньше, чем у высших позвоночных, и у разных видов неодинакова: язь воспринимает колебания, длина волны которых составляет 25 - 5524 Гц, серебряный карась – 25 - 3840, угорь – 36 - 650 Гц, причём низкие звуки улавливаются ими лучше. Акулы слышат звуки, издаваемые рыбами на расстоянии 500 м. Рыбы улавливают и те звуки, источник которых находится не в атмосфере, несмотря на то, что такой звук на 99,9% отражается поверхностью воды, и, следовательно, в воду проникает только 0,1% образующихся звуковых волн.

В восприятии звука у карповых и сомовых рыб большую роль играет плавательный пузырь, соединённый с лабиринтом и служащий резонатором.

Рыбы могут и сами издавать звуки. Звукоиздающие органы у рыб различны. Это плавательный пузырь (горбыли, губаны и др.), лучи грудных плавников и комбинации с костями плечевого пояса (сомы), челюстные и глоточные зубы (окунёвые и карповые) и др. В связи с этим неодинаков и характер звуков. Они могут напоминать удары, цоканье, свист, ворчанье, хрюканье, писк, кваканье, рычание, треск, рокот, звон, хрип, гудок, крики птиц и стрекотание насекомых.

Сила и частота звуков, издаваемых рыбами одного вида, зависит от пола, возраста, пищевой активности, здоровья, причиняемой боли и др.

Звучание и восприятие звуков имеет большое значение в жизнедеятельности рыб. Оно помогает особям разного пола найти друг друга, сохранить стаю, сообщить сородичам о присутствии пищи, охранять территорию, гнездо и потомство от врагов; является стимулятором созревания во время брачных игр, то есть служит важным средством общения. Предполагают, что у глубоководных рыб, рассредоточенных в темноте на океанических глубинах, именно слух в сочетании с органами боковой линии и обонянием обеспечивает общение, тем более, что звукопроводимость, более высокая в воде, чем в воздухе, на глубине возрастает. Особенно важен слух для ночных рыб и обитателей мутных вод. Реакция разных рыб на посторонние звуки различна: при шуме одни уходят в сторону, другие (толстолобик, сёмга, кефаль) выпрыгивают из воды. Это используют при организации лова. В рыбоводных хозяйствах, в период нереста, движение транспорта около нерестовых прудов запрещено.



Рисунок 32 - Орган боковой линии костистой рыбы:

- 1 – отверстие боковой линии в чешуе; 2 – продольный канал боковой линии; 3 – чувствительные клетки;
4 – нерв

Вопросы

1. Каковы функции спинного мозга у рыб?
2. В чем особенности строения и функционирования головного мозга рыб?
3. Каковы морфофункциональные особенности продолговатого мозга, среднего мозга и мозжечка у рыб?

4. Каковы особенности строения глаза рыб?
5. Описать особенности зрения пелагических, донных и глубоководных рыб.
6. В чем заключается биологическая роль хеморецепции у рыб?
7. Каково биологическое значение обоняния у рыб, занимающих разные экологические ниши (пелагические мирные и хищные, донные рыбы)?
8. Какова топография вкусовых рецепторов разных видов рыб?
9. Описать строение и функции лабиринта рыб.
10. Описать строение и функции Веберова аппарата.
11. Какова электрочувствительность рыб?
12. Каковы термочувствительность рыб и механизм термической реакции?
13. Какова физиологическая роль механических раздражителей и давления воды на тело рыбы?
14. Описать рецепторный аппарат механосенсорики и барорецепции.

2.11. Железы внутренней секреции

Цель занятия: изучить железы внутренней секреции.

Материалы и оборудование: плакаты, таблицы.

Железами внутренней секреции являются гипофиз, эпифиз, поджелудочная железа, урогофиз, щитовидная железа, ультимобронхиальная железа, надпочечники, поджелудочная железа, гонады. *Гипофиз* – непарное, неправильной овальной формы образование, отходящее от нижней стороны промежуточного мозга (гипоталамуса) рис. 25. Очертание, размеры и положение его чрезвычайно разнообразны (у сазана, карпа и др. рыб гипофиз сердцевидной формы, лежит почти перпендикулярно мозгу.

У серебряного карася он вытянут, немного сплюснен с боков и лежит параллельно мозгу).

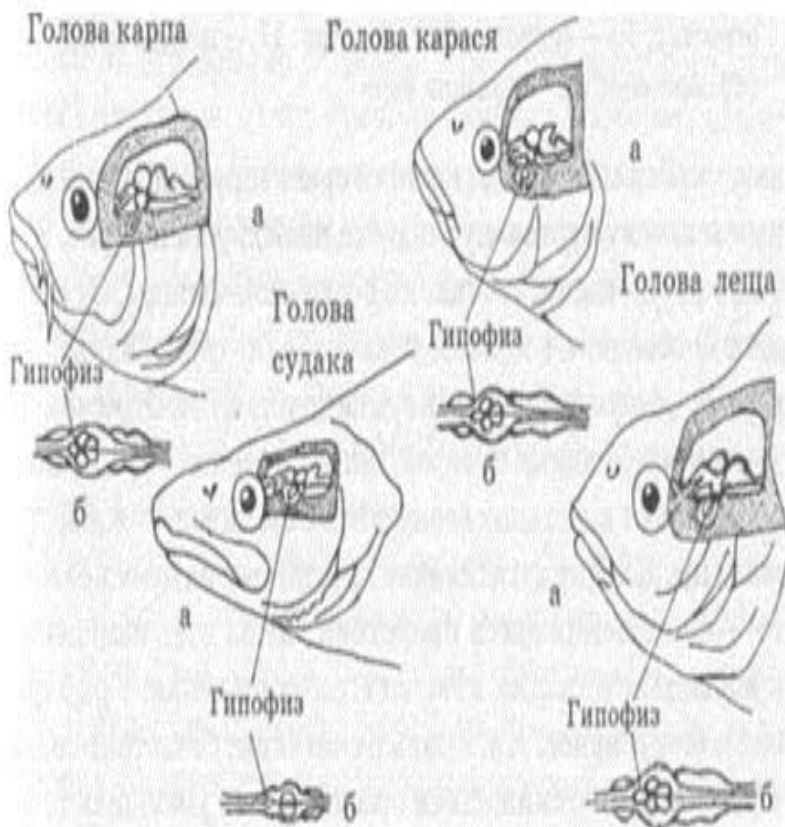


Рисунок 33 - Расположение гипофиза у карпа, серебряного карася, судака и леща

В гипофизе различают два основных отдела различного происхождения (табл. 30).

Таблица 30 - Характеристика основных отделов гипофиза

Отделы гипофиза	Характеристика основных отделов гипофиза
Мозговой (нейрогипофиз)	Составляет внутреннюю часть железы. Развивается из нижней стенки промежуточного мозга как впячивание дна третьего мозгового желудочка. Гормоны его синтезируются в ядрах гипоталамуса и переносятся по нервным волокнам в нейрогипофиз, попадают в пронизывающие его капилляры. Это нейтросекреторная железа. Гормоны участвуют в осморегуляции, вызывают нерестовые реакции.
Железистый (аденогипофиз)	Железистый (аденогипофиз), образуется из впячивания верхней части глотки. Выделяется три части (лопасти, доли): главная (переднюю, расположенную на периферии), переходная (наибольшую) и промежуточная. Аденогипофиз - центральная железа эндокринной системы. В железистой паренхиме его долей вырабатывается секрет, содержащий гормоны стимулирующих рост (соматический гормон необходим для роста костей), регулирующих функции половых желёз и таким образом воздействующих на половое созревание, влияющих на деятельность пигментных клеток (определяет окраску, появление брачного наряда) и повышающих устойчивость рыб к высокой температуре, стимулирует синтез белка, работу щитовидной железы, участвует в осморегуляции. Удаление гипофиза вызывает остановку роста и созревания.

Строение гипофиза на примере карповых рыб представлено на рисунке 34.

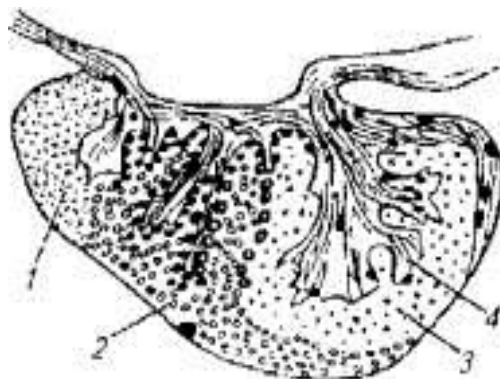


Рисунок 34 - Строение гипофиза у карповых рыб:
1, 2 - аденогипофиз; 3- промежуточная доля; 4- нейрогипофиз

Единую систему с гипофизом образует **гипоталамус**, клетки которого выделяют секрет, регулирующий гормонообразующую деятельность гипофиза, а также водно-солевой обмен и др.

Наиболее интенсивное развитие гипофиза приходится на период превращения личинки в малька. У половозрелых рыб активность его неравномерна в связи с биологией размножения рыб и, в частности, с характером икрометания. У единовременно икрометующих рыб секрет в железистых клетках накапливается почти одновременно после выведения секрета, к моменту овуляции гипофиз опустошается, и в секреторной деятельности его наступает перерыв. В яичниках к моменту нереста заканчивается развитие овоцитов, подготавливаемых к вымету в данный сезон. Овоциты вымётываются в один приём и составляют, таким образом, единственную генерацию.

У порционно икрометующих рыб секрет в клетках образуется не одновременно. Вследствие этого после вывода секрета во время первого нереста остаётся часть клеток, в которых процесс образования коллоида не

закончился. В результате он может выделяться порциями на протяжении всего нерестового периода. В свою очередь, овоциты, подготавливаемые к вымету в данный сезон, развиваются также асинхронно. К моменту первого нереста в яичниках содержатся не только созревшие овоциты, но и те, развитие которых ещё не завершено. Такие овоциты созревают через некоторое время после выведения первой генерации овоцитов, то есть первой порции икры. Так образуется несколько порций икры.

Исследование путей стимуляции созревания рыб привело почти одновременно в первой половине нашего века, но независимо друг от друга бразильских (Иеринг и Кардозо, 1934 – 1935) и советских учёных (Гербильский и его школа, 1932 – 1934) к разработке метода гипофизарных инъекций производителям для ускорения их созревания. Этот метод позволил в значительной мере управлять процессом созревания рыбы и тем самым увеличивать размах рыбоводных работ по воспроизводству ценных видов. Гипофизарные инъекции широко применяют при искусственном разведении осетровых и карповых рыб.

Эпифиз – это третий нейросекреторный отдел промежуточного мозга. Его гормоны (серотин, мелатонин, адреногломерулотропин) участвуют в сезонных перестройках обмена веществ. На его активность влияют освещённость и продолжительность светового дня: при их увеличении повышается активность рыб, ускоряется рост, изменяются гонады и др.

Щитовидная железа расположена в области глотки, около брюшной аорты. У одних рыб (некоторые акулы, лососевые) она является плотным парным образованием, состоящим из фолликулов, выделяющих гормоны, у других (окунёвые, карповые) железистые

клетки не образуют оформленного органа, а лежат диффузно в соединительной ткани.

Секреторная деятельность щитовидной железы начинается очень рано (например, у личинок осетра на 2-й день после выклева железа, хотя и не вполне сформированная, проявляет активную секреторную деятельность, а на 15-й день формирование фолликулов почти заканчивается. Содержащие коллоид фолликулы обнаруживаются у 4-дневных личинок севрюги).

В дальнейшем железа периодически выделяет скапливающийся секрет, причём усиление её деятельности отмечается у молоди во время метаморфоза, а у половозрелых рыб – в преднерестовый период, до появления брачного наряда. Максимум активности совпадает с моментом овуляции.

Активность щитовидной железы меняется в течение жизни, постепенно падая в процессе старения, а также в зависимости от обеспеченности рыб пищей: недокорм вызывает усиление функции.

У самок щитовидная железа развита сильнее, чем у самцов, однако у самцов она более активна.

Функции щитовидной железы: важная роль в регуляции обмена веществ, процессов роста и дифференцировки, углеводного обмена, осморегуляции, поддержании нормальной деятельности нервных центров, коры надпочечников, половых желёз.

Добавление препарата щитовидной железы в корм ускоряет развитие молоди. При нарушении функций щитовидной железы появляется зоб.

Половые железы – яичники и семенники выделяют половые гормоны. Секреция их периодична: наибольшее количество гормонов образуется в период зрелости гонад. С этими гормонами связывают появление брачного наряда.

В яичниках у акул и речного угря, а также в плазме крови акул обнаружены гормоны 17 β -эстрадиол и эстерон, локализующиеся преимущественно в яйцеклетках. Меньше – в ткани яичника. У самцов акул и лосося обнаружены дезоксикортикостерон и прогестерон.

У рыб существует зависимость между гипофизом, щитовидной железой и гонадами. В преднерестовый период и нерестовый периоды созревание гонад направляется активностью гипофиза и щитовидной железы, а деятельность этих желёз тоже взаимосвязана.

Поджелудочная железа у костистых рыб выполняет двойную функцию – железы внешней (выделение ферментов) и внутренней (выделение инсулина) секреции.

Образование инсулина локализовано в **островках Лангерганса**, вкраплённых в ткань печени. Он играет важную роль в регуляции углеводного обмена и синтеза белков.

Ультимобранхиальные (супранерибранхиальные, или подпищеводные) железы обнаружены как у морских, так и пресноводных рыб. Это парные или непарные образования, лежащие, например, у щук и лососевых по бокам пищевода. Клетки желёз секретируют **гормон кальцитонин**, который препятствует резорбции из костей кальция и таким образом не даёт повышаться его концентрации в крови.

Надпочечники. В отличие от высших животных у рыб мозговое и корковое вещество разобщено и не образует единого органа. У костистых рыб надпочечники располагаются в разных участках почки. Корковое вещество (соответствующее кортикальной ткани высших позвоночных) внедрено в переднюю часть почки и носит название **интерреналовой ткани**. В нём обнаружены те же вещества, что и у других позвоночных, но содержание,

например, липидов, фосфолипидов, холестерина, аскорбиновой кислоты у рыб больше.

Гормоны коркового слоя оказывают многостороннее влияние на жизнедеятельность организма. Так, глюкокортикоиды (у рыб обнаружены кортизол, кортизон, 11-дезоксикортизол) и половые гормоны принимают участие в развитии скелета, мышц, половом поведении, углеводном обмене. **Изъятие интерреналовой ткани ведёт к остановке дыхания ещё до остановки сердца. Кортизол участвует в осморегуляции.**

Мозговому веществу надпочечников высших животных у рыб соответствует **хромаффинная ткань**, отдельные клетки которой разбросаны в ткани почек. Выделяемый ими **гормон адреналин** воздействует на сосудистую и мышечную системы, увеличивает возбудимость и силу пульсации сердца, вызывает расширение и сужение сосудов. Увеличение концентрации адреналина в крови вызывает чувство тревоги.

Урогипофиз. Нейросекреторным и эндокринным органом у костистых рыб является и урогипофиз, находящийся в каудальной области спинного мозга и участвующий в осморегуляции, оказывающий большое влияние на работу почек.

Вопросы

1. Какова роль эндокринной регуляции у животных с разным уровнем эволюционного развития?
2. Дать общую характеристику гипофиза рыб и его основных гармонов.
3. Какова эндокринная роль поджелудочной железы рыб?
4. Что такое урофиз?
5. Охарактеризовать гонады рыб и физиологическое значение основных половых стероидов. Каково практическое использование половых гармонов в рыбоводстве?

2.12. Ядоносность и ядовитость рыб

Цель занятия. Изучить ядоносность и ядовитость рыб.

Материалы и оборудование. Плакаты, таблицы.

Ядоносные рыбы имеют ядоносный аппарат, состоящий из шипов и ядовитых желёз, расположенных у основания этих шипов (*Myoxocephalus scorpius* в период икрометания) или в их желобках шипов и желобках плавниковых лучей (*Sporpaena*, *Frachinus*, *Amiurus*, *Sebastes* и др.).

Сила действия ядов различна: от образования в месте укола нарыва до расстройства дыхания и сердечной деятельности и смерти (в тяжёлых случаях поражения *Trachurus*).

В наших морях ядоносными являются: морской дракончик (скорпион), звездочёт (морская корова), морской ёрш (скорпена), скат-хвостокол, морской кот, колючая акула (катран), керчак, морской окунь, ёрш-носарь, ауха (китайский ёрш), морская мышь (лира), высоколучевой окунь. При употреблении в пищу эти рыбы безвредны.

Рыбы, ткани и органы которых ядовиты по химическому составу, относятся к ядовитым и употребляться в пищу не должны.

Такие рыбы многочисленны в тропиках. У акулы *Carcharinus glaucus* ядовита печень, у скалозуба *Tetradon* – яичники и икра. В нашей фауне у маринки *Schizothorax* и османа *Diptychus* ядовиты икра и брюшина, у усача *Barbus* и храмули *Varicorhynchus* икра оказывает слабительное действие. Яд ядовитых рыб действует на дыхательные и вазомоторные центры, не разрушается при кипячении. У некоторых рыб ядовита кровь (угри *Muraena*, *Anguilla*, *Conger*, минога, линь, тунец, карп и др.). Ядовитые свойства проявляются при инъекции кровяной сыворотки

этих рыб; они пропадают при нагревании, под действием кислот и щелочей.

Отравления несвежей рыбой связаны с появлением в ней ядовитых продуктов жизнедеятельности гнилостных бактерий. Специфический же «рыбий яд» образуется в доброкачественной рыбе (преимущественно в осетровых и белорыбице) как продукт жизнедеятельности анаэробных бактерий *Bacillus ichthyismi*, близкой к *B. botulinus*. Действие яда проявляется при употреблении сырой, в том числе солёной рыбы.

Вопросы

1. Каковы общие функции кожи?
2. Дать характеристику ядовитых желез на коже рыб.
3. Опишите ядоносных и ядовитых рыб.

3. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПИТАНИЯ

Цель занятия. Изучить физиологические основы питания рыб.

Материалы и оборудование. Плакаты, таблицы.

Рыба с пищей получает питательные вещества и энергию для поддержания жизни и отправления основных функций (размножение, добыча пищи, миграции и т.д.). Одни питательные вещества используются как пластический материал для обновления органов и тканей, роста и развития (анаболизм), другие расходуются на производство энергии (катаболизм). Поэтому все нутриенты можно **классифицировать на три группы: энергонасыщенные** (углеводы и жиры), **ростовые** (белки) и **неэнергетические** (минеральные вещества, вода, кислород).

Питательная ценность кормов. Питательная **ценность корма определяется** содержанием в нем необходимых химических веществ, достаточным

количеством кислорода и воды, адекватным соотношением энергетических, неэнергетических и пластических компонентов. **Переваримость кормов.** Питательная ценность корма зависит также от способности рыбы переваривать корм и усваивать продукты переваривания. **Переваримость корма**, в свою очередь, зависит от **физико-химических свойств корма** и возможностей пищеварительного аппарата рыб.

Для рыб характерно **большое разнообразие** анатомо-физиологических особенностей органов пищеварения. Поэтому прежде чем включать тот или иной корм в рацион рыбы, следует знать, может ли пищеварительная система рыбы переварить его и абсорбировать продукты переваривания. **Энергетическая ценность кормов.** Этот важный показатель принято оценивать количеством теплоты, которое выделяется во внешнюю среду при полном сгорании 1 г вещества в калориметре. За единицу энергии принимается *килокалория*, т. е. количество теплоты, необходимое для повышения температуры 1 кг воды на 1 С.

Различают два типа энергии в кормах: тепловую и свободную. **В обмене веществ теплокровных животных тепловая энергия используется на поддержание температуры тела, свободная - на метаболизм.** Применительно к пойкилотермным животным эти два понятия сливаются, так как на поддержание температуры тела рыба не затрачивает энергию.

Задание 1. Изучите характеристику основных питательных веществ в рационе рыб.

Белки. Белки составляют 15-20% сырой массы тканей рыб. Белки могут быть структурными,

ферментативными, транспортными, сократительными, рецепторными и участвующими в передаче генетической информации.

1. Роль белков в организме. С синтезом белка в клетках связаны:

- 1) процессы роста и самообновления структурных компонентов организма;
- 2) процессы регенерации и и
восполнения специфических клеточных белков;
- 3) продукция ферментов, гормонов,
иммуноглобулинов, гемоглобина, рецепторных белков;
- 4) в плазме крови белки
обеспечивают онкотическое давление и тем самым влияют
на обмен воды между кровью и
тканями;
- 5) участвуют в важнейших защитных реакциях организма;
- 6) входят в состав буферных систем плазмы;
- 7) являются переносчиками гормонов, минеральных
веществ,
липидов, холестерина;
- 8) поддерживают суспензионные свойства и вязкость
крови,
необходимые для обеспечения оптимальных параметров
гемодинамики;
- 9) белки могут использоваться в качестве источника
энергии, особенно во время стрессовых ситуаций.

Потребность рыбы в пластическом материале может быть удовлетворена животными и растительными белками. Типичные хищники (лосось, форель) довольно сносно переносят включение в рацион растительных белков как единственного источника азота.

Потребность рыбы в белке меняется в процессе жизненного цикла. Молодь и растущие особи более требовательны к белковому питанию, по сравнению с половозрелыми, и тем более старыми. Биологическая ценность белка, определяется содержанием в нем незаменимых аминокислот. С натяжкой можно признать, что для лососевых рыб незаменимыми являются те же 10 аминокислот, что и для теплокровных животных. **При использовании растительных белков могут возникнуть проблемы дисбаланса аминокислот.** Растительные белки содержат в 5-8 раз меньше метионина и в 2-3 раза меньше лизина, чем белки тела рыбы. Поэтому выращивание молоди карпа и лососевых на рационах с растительными белками дает плохие результаты, если рацион не обогащен белками животного происхождения.

Ростовая эффективность протеина. Около 70% энергии большинства промышленных комбикормов для форели заключено в белке. В то же время известно, что расходы белка на энергетические затраты и жиरोобразование у рыб можно уменьшить без ущерба для роста за счет введения в рацион жиров или (и) углеводов, например мальтозы.

Для лососей подобраны комбикорма с 20% белка при соотношении белок: жир около 1:1 для молоди и 1:1,35 для взрослой рыбы. Для форели удалось разработать рацион, содержащий всего 18% протеина, из которых менее половины (48%) расходуется на энергетические затраты при соотношении протеин жир 1:1,4, что близко к лососевому комбикорму. С возрастом рыб доля протеина, расходуемого на энергетические потребности их организма, возрастает. Поэтому целесообразность замены части протеина на более дешевые источники энергии

очевидна. Это должно быть учтено при составлении рационов и производстве комбикормов для разновозрастных групп рыбы.

Жиры. Липиды представлены в организме в основном, нейтральными жирами(триглицеридами), фосфолипидами, холестерином и жирными кислотами. Жирные кислоты являются компонентами триглицеридов и фосфолипидов и делятся на ненасыщенные (линолевая и линоленовая) и насыщенные (стеариновая и пальмитиновая) жирные кислоты.

Роль липидов: 1. Пластическая роль липидов реализуется фосфолипидами и холестерином. Эти вещества участвуют в синтезе тромбопластина, миелина, стероидных гормонов, желчных кислот, простогландинов, витамина D₄, в формировании биологических мембран, обеспечении их прочности и биофизических свойств.

2. Жиры являются источником энергии.

3. Жиры выполняют защитную функцию. Холестерин входит в состав компонентов кожи и тем самым ограничивает абсорбцию водорастворимых веществ и некоторых химически активных факторов. Холестерин уменьшает потери воды через кожу. Жиры обеспечивают механическую фиксацию и защиту внутренних органов от механических повреждений. Подкожная жировая клетчатка является теплоизолирующим слоем.

4. Жиры являются источником образования эндогенной воды и являются депо энергии и воды. В пищеварительном тракте жиры расщепляются до моноглицеридов и жирных кислот. Из кишечника весь жир всасывается в лимфу в виде мелких капель – хиломикронов, на поверхности которых имеется белковая «одежка». Через грудной лимфатический проток

хиломикроны попадают в венозную кровь. Хиломикроны – это различные соединения жирных кислот. Соединения жирных кислот с альбуминами крови называют свободными жирными кислотами.

Регуляция липидного обмена. Нервные влияния на жировой обмен осуществляются гипоталамусом. Симпатические центры тормозят синтез триглицеридов, а парасимпатические способствуют отложению жира. Гормональная регуляция обмена триглицеридов зависит от количества углеводов в крови. Тиреоидные гормоны, первично влияя на скорость энергетического обмена, приводят к снижению количества коэнзима А и других метаболитов липидного обмена, в результате способствуют быстрой мобилизации жира.

Жиры являются обычными компонентами естественных кормов всех видов рыб. Поэтому включение жиров в кормовые смеси для рыб оправданно. **Возникает лишь вопрос, какие жиры и в каком количестве включать в рацион того или иного вида, той или иной возрастной группы рыб.** Пищевая ценность жиров определяется прежде всего их энергетической емкостью и жирнокислотным составом. В то же время незаменимость жиров в питании рыб требует доказательств. Во всяком случае, не удастся вызвать серьезную патологию у рыб при кормлении их кормами без жиров. Однако очевидно, что подобные опыты не являются абсолютно корректными. **В любых условиях рыба получает липиды за счет потребления микроорганизмов, всегда присутствующих в воде, а также детрита и собственных фекалий, богатых бактериями, инфузориями и коловратками.** Однако не вызывает сомнений целесообразность добавок в рацион рыбы

полиненасыщенных жирных кислот. Карп положительно реагирует на введение в рацион линолевой и линоленовой кислот в количестве 2% общей массы жиров рациона. Для угря оптимум определен в 0,5% ненасыщенных кислот в общем количестве жиров искусственного рациона. В то же время согласно результатам многих исследований повышение 1%-ного рубежа жиров у большинства рыб вызывает жировое перерождение печени.

Углеводы. Углеводы поступают в организм в основном в виде полисахаридов растительного (крахмал) и животного (гликоген) происхождений. Конечными продуктами их гидролиза в пищеварительном тракте являются: глюкоза (80% этих продуктов), также фруктоза и галактоза, которые всасываются в кровь и быстро превращаются в глюкозу. Глюкоза представляет собой общий конечный продукт транспорта углеводов кровью.

Роль углеводов в организме и пути их преобразования:

1. Пластическая роль углеводов. Глюкоза, галактоза и другие сахара входят в состав гликопротеинов, гликолипидов, которые играют важную роль в рецептивной функции клеточных мембран. Пентозы входят в состав нуклеотидов и нуклеиновых кислот. Глюкоза необходима для синтеза некоторых липидов и аминокислот.

2. Энергетическая роль углеводов. В клетках глюкоза используется как источник энергии путем фосфорилирования при участии фермента гексокиназы или глюкокиназы. Основная часть глюкозы, пройдя ряд преобразований и включаясь в цикл Кребса, расходуется на синтез АТФ в процессе окислительного фосфорилирования. Более 90% углеводов расходуется для

выработки энергии. Привлекательность углеводистых кормов для нужд животноводства определяется прежде всего их широким распространением и, следовательно, **низкой стоимостью**. Однако следует иметь в виду очень существенные видовые различия в степени утилизации углеводов рыбой.

Введение в рацион лососевых **более 12% углеводов** приводит к избыточному **отложению гликогена в печени**, что, в свою очередь, является **причиной большого отхода** при выращивании этих рыб. Обследование рыб, получавших углеводистый рацион, показало, что их состояние близко к таковому у людей, **страдающих диабетом**. Например, при включении в рацион форели сахарозы уровень глюкозы в крови рыб повышался **на 110%**. Причем кривая концентрации сахара в крови повторяла кривую **концентрации сахара у больных диабетом людей**. Инъекция инсулина снижала уровень сахара в крови рыб. При этом поджелудочная железа имела **диффузный характер**, с небольшим количеством островков Лангерганса.

Специалисты считают, что углеводистые корма в форелеводстве следует применять осторожно. **В естественных условиях форель потребляет углеводы в очень ограниченных количествах**, поэтому она эволюционно плохо приспособлена к их утилизации. **Карп более приспособлен к утилизации углеводов**. В зависимости от вида углеводов и возраста рыбы переваримость углеводов у карпа может достигать **92%**. При этом физиологических нарушений диабетического типа у карпа не обнаружено.

Углеводы: эффект экономии белка. Исследованиями на форели (Phillips et al., 1967) и

канальном сомике (Tiemeier, 1965) показано, что углеводы можно включать в рацион этих видов рыбы и получать при этом **эффект экономии белка**. При тщательном **подборе вида** и количества углеводов **можно обеспечить энергетические затраты организма рыбы исключительно за счет энергии углеводов рациона**. При этом белок рациона будет **расходиться на пластические процессы**.

Установлено, что мальтоза не годится для этих целей, так как при включении в рацион даже незначительных количеств этого углевода (менее 6%) у **рыб развивается патогенез**: увеличение печени, чрезмерное отложение в ней гликогена. В **исследованиях других авторов меньше оптимизма**. Китамирадо и др. (Kitamirado et al., 1965) установили, что на фоне сберегающего эффекта по отношению к протеину углеводы, например, крахмал в больших количествах, снижают переваримость протеина, так как доступная для метаболизма доля протеина снижается. **Следовательно, сберегающий эффект сводится к нулю**.

У рыб положение иное. Экспериментально доказано, **что углеводы выполняют роль носителей энергии для немедленного использования**. За счет добавок углеводов в рацион у рыб не удавалось получить жировых отложений или существенных запасов гликогена.

Реакция рыб на введение в рацион углеводов **зависит от ряда факторов**: возраста рыбы, видовой принадлежности и температуры, при которой рыба выращивается.

Молодь, предварительно подготовленная к процедуре пересадки путем усиления рациона углеводами, не испытывает столь глубокого потрясения в связи с

переходом **на новый тип питания** и потому имеет больше шансов на выживание. Целесообразна подкормка молоди углеводистым рационом и **перед транспортированием**, которое сопровождается в обычных условиях тем же отходом рыбы по той же причине.

Однако во многих опытах на лососевых рыбах добавление углеводов в **рацион было неэффективным**. Изучение всасывания разных видов углеводов показало, что в процессе прохождения по желудочно-кишечному тракту они подвергаются трансформации до моносахаров. **Переваримость мальтозы оценивают в 92%, сахарозы - в 73%, лактозы - в 60%. В пищеварительном соке туловищной кишки обнаружены амилаза, мальтаза, сахараза, лактаза. Наибольшую активность проявляют ферменты, действующие на дисахара. Из них самая высокая активность характерна для мальтазы, самая низкая - для лактазы.**

Еще в 1948 г. лактазу обнаружили в пилорических придатках гольяна. **Сахараза (инвертаза) также содержится в пилорических придатках и в полости кишки у многих исследованных объектов - карпа, щуки, окуня.**

Количество сахаразы у окуня и карпа значительно больше, чем у щуки, что увязано с характером питания этих видов. Углеводы в рационе щуки случайны, тогда как у карпа и окуня, всеядных рыб, этот нутриент в рационе присутствует всегда. У щуки не нашли мальтазу, а гепатопанкреос карпа продуцирует этот фермент в избытке.

Амилазная активность пищеварительных соков отмечается у многих пресноводных рыб. У форели она меньше, чем у карпа, но больше, чем у угря. Фермент

амилаза не найден у щуки. А у тилляпии, большей части растительноядных рыб амилаза обнаруживается по всей длине пищеварительной трубки при очень высокой гидролитической активности. У хищного речного окуня амилаза имеет низкую активность. Самая активная амилаза обнаружена у карпа. Количественно ее можно оценить с помощью сравнительной шкалы. Амилазная активность пилорических выростов лососей составляет 1/400 таковой карпа в полости кишки, 1/300 активности пилорических выростов трески, 1/100 активности кишки камбалы. Оптимальные условия для каталитической активности амилазы рыб - температура 20⁰С, рН около 8,5.

Минеральные вещества и витамины.

Биоэлементы участвуют:

- 1) в регуляции кислотно-основного состояния;
- 2) регуляции осмотического давления;
- 3) в создании мембранного потенциала покоя и мембранного потенциала действия;
- 4) играют роль кофакторов в ферментативных реакциях;
- 5) в процессах свертывания крови.

Натрий и калий определяют величину осмотического давления, рН, объём жидкостей тела, участвуют в формировании биоэлектрических потенциалов, в транспорте аминокислот, сахаров и ионов через мембрану клеток. Кальций содержится в виде фосфатов в костях и в тканях зубов. Ионизированный кальций в возбудимых тканях играет роль фактора электросекреторного и электромеханического сопряжения. Кальций участвует в функционировании клеточных мембран и реакциях гемостаза. Фосфор входит в состав фосфорно-кальциевых соединений костного вещества, а

также анионов внутриклеточной жидкости, макроэргических соединений, коферментов тканевого дыхания и гликолиза. Соли фосфорной кислоты и ее эфиров являются компонентами буферных систем поддержания кислотно-щелочного равновесия. Магний является катализатором многих внутриклеточных процессов, особенно связанных с углеводным обменом. Он снижает возбудимость нервной системы и сократительную активность скелетных мышц.

Микроэлементы – это химические элементы, содержащиеся в организме и пище в крайне малых количествах. Из них наиболее важное функциональное значение имеют железо, фтор, йод, цинк, кобальт, хром, медь, марганец. Большая часть микроэлементов входит в состав витаминов, ферментов, гормонов или катализаторов их действия на ферментативные процессы. Железо входит в состав гемоглобина и цитохромов митохондрий, поэтому оно абсолютно необходимо для транспорта кислорода и для окислительных реакций. Йод – единственный микроэлемент, участвующий в построении молекул гормонов – до 90% циркулирующего в крови органического йода приходится на долю тироксина и трийодтиронина. Фтор стимулирует реакции иммунитета и кроветворение, предупреждает развитие старческого остеопороза.

Витамины – это биологически активные вещества, поступающие с пищей и необходимые для регуляции биохимических процессов. Источником витаминов является пища, а некоторые витамины синтезируются в организме в небольших количествах. Витамины делятся на водо- и жирорастворимые. Витамины участвуют в регуляции метаболизма и клеточного дыхания (витамины

группы В и никотиновая кислота), в синтезе жирных кислот, гормонов стероидной природы (пантотеновая кислота) и нуклеиновых кислот (фолиевая кислота, цианокабаломиин), в регуляции процессов фоторецепции и размножения (ретинол), обмена кальция и фосфата (кальциферол), во многих окислительно-восстановительных процессах (аскорбиновая кислота, токоферол), в гемопоэзе и синтезе факторов свертывания крови (филлохиноны), а также обеспечивают особенно необходимое при экстремальных нагрузках антиоксидантное действие на мембраны (витамины А, С, Е). Антиоксидантное действие витаминов обусловлено их способностью инактивировать в организме токсические продукты преобразования кислорода, или так называемые свободные радикалы, содержащие во внешней орбите один непарный электрон.

Нельзя отрицать их роль в метаболизме любого животного организма, и рыбы не являются исключением. Однако к количественной оценке потребностей рыб в том или ином витамине следует подходить с определенной долей здорового скептицизма. Желудочно-кишечный тракт всех без исключения рыб заселен микробами, способными к биосинтезу витаминов. Следовательно, частично потребности рыбы удовлетворяются за счет собственного эндогенного синтеза. Более объективна оценка потребностей рыб в жирорастворимых витаминах, так как экспериментальное моделирование А-, D- и Е-витаминовой недостаточности не вызывает больших трудностей.

Потребность карпа и форели в основных макро- и микроэлементах довольно высока, существенное влияние на обмен минеральных веществ у рыбы имеет их количество не только в корме, но и в воде. При

выращивании сеголетков карпа в деминерализованной воде наблюдалось торможение роста и развития рыбы. Химический анализ костей и чешуи показал существенные отклонения в минеральном составе этих тканей, поэтому нормирование минерального питания рыбы нужно связывать с уровнем минерализации воды, в которой содержится рыба.

Задание 2. По таблице 31 изучите потребность рыб в незаменимых аминокислотах

Таблица 31 - Примерная потребность молоди лососевых и карпа в незаменимых аминокислотах (% белка рациона)

Аминокислота	Лосось	Карп
Агринин	6,0	4,3
Гистидин	5,0	5,7
Изолейцин	3,9	3,3
Лейцин	2,2	2,5
Лизин	3,2	3,6
Метионин	2,2	3,9
Фенилаланин	1,5	2,1
Треонин	0,5	0,8
Триптофан	2,6	3,3
Валин	1,8	2,1

Задание 2. По таблице 32 изучите потребность рыб в макро и микроэлементах.

**Таблица 32 - Потребность молоди карпа и форели в
некоторых макро- и микроэлементах**

Элемент	Суточная потребность, мг/кг массы тела	Рекомендуемое содержание в корме, мг/кг
Ca	До 700	До 14000
P	До 600	До 12000
Mg	15-30	До 600
Fe	До 8	До 160
Zn	До 5	До 100
Cu	0,3	6,0
Mn	0,1	2,0

Вопросы

1. Какова питательная ценность искусственных кормов для рыб, переваримость отдельных веществ?
2. Дайте определение энергетической ценности кормов.
3. В чем проблема использования углеводистых кормов в рыбоводстве?
4. Каковы особенности белкового питания рыб?
5. В чем особенности понятия «биологической ценности» белков в рыбоводстве?
6. Перечислить незаменимые аминокислоты для рыб.
7. В чем заключается биологическая ценность жиров для рыб?
8. Каково физиологическое значение биоэлементов?
9. Какова физиологическая роль витаминов?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Вавилкин, А. С.** Основы ихтиологии и рыбоводства. Учебник для вузов / А. С. Вавилкин, А. П. Иванов, И. И. Куранова. - М.: Пищевая промышленность, 1974. – 167 с.
2. **Иванов, А. А.** Физиология рыб. Учебник для вузов / А. А. Иванов. - СПб.: Лань, 2011. – 288 с.
3. Иванов, В. П. Ихтиология. Учебник для вузов/ В. П. Иванов, Т. С. Ершова, В. И. Егорова. – СПб.: Лань, 2017. – 360 с.
4. **Ильмаст, Н. В.** Введение в ихтиологию Учебное пособие / Н. В. Ильмаст. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. – 148 с.
5. **Моисеев, П. А.** Ихтиология / П. А. Моисеев, Н. А. Азизова, И. И. Куранова. - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. – 384 с.

Подписано к печати 12.02.18 г.
Формат 60x84¹/₁₆. П. л. 9,5. Тираж 50. Заказ 29

Отпечатано в полном соответствии с качеством предоставленных оригиналов
в типографии Санкт-Петербургского государственного аграрного университета
г. Пушкин, Академический пр., д. 31

