

*Сухаренко Е.В., Максимов В.И.*

## **ФИЗИОЛОГИЯ РЫБ**

**Допущено федеральным учебно-методическим объединением в системе высшего образования по укрупненной группе специальностей и направлений подготовки 36.00.00 Ветеринария и зоотехния в качестве учебного пособия для межвузовского в образовательных организациях, реализующих программы высшего образования по специальности 36.05.01 Ветеринария и направлениям подготовки 36.03.01 Ветеринарно-санитарная экспертиза (бакалавриат), 36.03.02 Зоотехния (бакалавриат)**

Москва 2021

УДК 612.39 (075.8)

Редактор:

**ФИЗИОЛОГИЯ РЫБ/ Е.В. Сухаренко, В.И. Максимов.** – М.: изд. ООО НПО «Сельскохозяйственные технологии», 2021 год. – 156 с.: 18 ил. (учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений).

В учебном пособии систематизированы современные данные о физиологических процессах и функциях в организме рыб; рассмотрены закономерности деятельности отдельных систем: нервной, сенсорной, эндокринной, иммунной, а также крови, крово- и лимфообращения, дыхания, пищеварения, обмена веществ и энергии, выделения, размножения, движения; представлена физиология поведения и адаптации рыб, факторов внешней среды и реакции на них организма, особенностей функциональных систем у рыб в онтогенезе.

Для студентов высших учебных заведений по специальности «Ветеринария», направлениям подготовки «Водные биоресурсы и аквакультура», «Зоотехния», других биологических специальностей, слушателей ФПК, преподавателей высших учебных заведений.

**Рецензенты:**

1. **Иванов А.А.**, доктор биол. наук, профессор ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева».

2. **Козлов С.А.**, доктор биол. наук, профессор ФГБОУ ВО «Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии – МВА имени К.И. Скрябина».

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	6
<b>Тема 1 Физиология возбудимых тканей рыб.....</b>	<b>9</b>
1.1 Свойства возбудимых тканей .....	9
1.2 Морфология и физиология мышц. Механизм мышечного сокращения .....	11
1.3 Биоэлектрические явления в организме рыб. Активный транспорт и мембранный потенциал .....	19
1.4 Морфология и физиология нейронов. Проведение нервного импульса .....	20
<b>Тема 2 Нервная система рыб .....</b>	<b>25</b>
2.1 Центральная нервная система .....	25
2.2 Вегетативная нервная система .....	31
<b>Тема 3 Рецепция и сенсорные системы рыб .....</b>	<b>33</b>
3.1 Хеморецепция. Обоняние и вкус .....	34
3.2 Фоторецепция. Зрение .....	36
3.3 Механорецепция. Слух и равновесие .....	39
3.4 Термо- и электрорецепция. Кожа .....	43
3.5 Экстерорецепция. Боковая линия .....	43
<b>Тема 4 Особенности гормональной регуляции у рыб .....</b>	<b>45</b>
4.1 Механизм действия гормонов .....	45
4.2 Классификация гормонов по химическому строению.....	47
4.3 Нейросекреторные железы .....	48
4.4 Щитовидная железа .....	50
4.5 Поджелудочная железа .....	51
4.6 Хромаффинные железы .....	53
4.7 Интерреналовые железы .....	54
4.8 Урофиз и ультимобранхиальные железы .....	55
4.9 Половые железы .....	55

<b>Тема 5</b>	<b>Кровеносная система рыб. Кровь как внутренняя среда организма</b> .....	57
5.1	Компоненты плазмы крови .....	58
5.2	Форменные элементы крови .....	60
5.3	Кроветворение .....	64
<b>Тема 6</b>	<b>Система кровообращения рыб</b> .....	66
6.1	Строение сердца .....	66
6.2	Особенности кровообращения .....	69
<b>Тема 7</b>	<b>Дыхательная система. Внешнее и внутреннее дыхание рыб</b>	71
7.1	Жаберный газообмен .....	71
7.2	Кожное дыхание .....	73
7.3	Перенос газов кровью .....	74
7.4	Кишечное дыхание .....	76
7.5	Роль в газообмене плавательного пузыря .....	76
7.6	Другие органы газообмена .....	77
<b>Тема 8</b>	<b>Осморегуляция пресноводных костистых, морских и хрящевых рыб</b> .....	79
<b>Тема 9</b>	<b>Прием корма и пищеварительная система рыб</b> .....	84
9.1	Способы питания. Прием корма .....	84
9.2	Особенности пищеварительной системы и типы питания .....	85
9.3	Типы пищеварения .....	87
9.4	Пищеварение в желудке .....	89
9.5	Пищеварение в кишечнике .....	90
9.6	Механизм всасывания компонентов пищи .....	91
9.7	Дефекация .....	92
<b>Тема 10</b>	<b>Особенности обмена веществ и энергии у рыб</b> .....	94
10.1	Обмен белков .....	95
10.2	Обмен липидов .....	96
10.3	Обмен углеводов .....	97

10.4	Минеральный обмен .....	98
10.5	Обмен витаминов и витаминоподобных веществ .....	100
<b>Тема 11</b>	<b>Выделительная система и ее значение для организма .....</b>	<b>111</b>
11.1	Почки .....	111
11.2	Жабры .....	117
11.3	Ректальная железа .....	118
<b>Тема 12</b>	<b>Морфофизиологические особенности кожи рыб .....</b>	<b>120</b>
12.1	Строение кожи .....	121
12.2	Слизистые клетки кожи .....	123
12.3	Чешуйчатый покров кожи .....	124
12.4	Регенерация покровных структур кожи .....	125
<b>Тема 13</b>	<b>Окраска рыб и ее физиологическое значение .....</b>	<b>126</b>
13.1	Классификация хроматофоров .....	126
13.2	Строение пигментных клеток .....	127
<b>Тема 14</b>	<b>Размножение у рыб .....</b>	<b>130</b>
14.1	Функции размножения .....	130
14.2	Дифференциация полов .....	130
14.3	Ово- и сперматогенез .....	132
14.4	Плодовитость и оплодотворение .....	133
<b>Тема 15</b>	<b>Онтогенез рыб .....</b>	<b>137</b>
<b>Тема 16</b>	<b>Передвижение рыб .....</b>	<b>142</b>
ОСНОВНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОНЯТИЯ И ТЕРМИНЫ .....		146
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....		156

## **ВВЕДЕНИЕ**

---

---

Физиология рыб включает разделы о физиологических особенностях различных клеток, тканей, органов, систем организма, связанных с водным образом жизни. Изучение данной дисциплины является одним из этапов подготовки специалистов по образовательной программе Ветеринария, бакалавров направлений подготовки Ветеринарно-санитарная экспертиза, Зоотехния, Водные биоресурсы и аквакультура.

*Цель изучения физиологии рыб* – создание теоретических и практических основ, необходимых для понимания особенностей физиологических процессов и функционирования различных клеток, тканей, органов и систем организма рыб.

*Задачи дисциплины:*

- познакомить студентов с физиологическими особенностями возбудимых тканей рыб;
- сформировать знания о физиологических особенностях дыхательной, кровеносной, воспроизводительной систем, осморегуляции, а также обмена веществ у рыб;
- реализовать требования, установленные федеральным государственным общеобразовательным стандартом высшего образования РФ к подготовке специалистов;
- сформировать навыки практического использования полученных знаний в условиях организации и осуществления работы на предприятиях.

Изучению физиологии рыб должны предшествовать дисциплины – общая биология, органическая и биологическая химия, зоология.

Существование физиологии рыб как отдельной науки обусловлено своеобразием условий обитания и большим хозяйственным значением рыб. Рыбы являются главным продуктом гидросферы, а также объектом

рыбоводства. Рыбное хозяйство использует таких примитивных животных, как миноги, и таких совершенных рыб, как тунцы. Необходимо знать физиологию и таких гигантов, как акулы, и таких почти небольших объектов, как личинки некоторых рыб, длина которых не превышает 2 мм. Одни рыбы обитают в полярных водоемах при температурах ниже точки замерзания чистой воды, другие переносят повышение температуры до 40°C.

Большинство видов рыб – плотоядные животные, но многие питаются растительностью и детритом. Рыбы населяют и пресные воды, и водоемы с соленостью, превышающей океаническую. Среди рыб есть виды, дышащие атмосферным воздухом, и виды, извлекающие кислород из воды, некоторые виды рыб способны значительное время существовать в среде, совершенно не содержащей кислорода. Среди рыб есть живородящие виды, а есть откладывающие икру, некоторые популяции рыб размножаются гиногенетически (без участия самцов). Некоторые органы рыб не имеют аналогов у других животных, например электрические органы, осморегуляторные приспособления, газосекретирующие железы.

Во время эмбрионального и личиночного периодов жизни рыб многие функции, такие, как дыхание, питание, осморегуляция, осуществляются совершенно иначе, чем во взрослом состоянии. Дыхание эмбрионов и личинок происходит всей поверхностью тела, а у взрослых рыб имеются жабры и даже легкие. Эмбрионы питаются желтком, запас питательных веществ в котором во много раз больше, чем в самом эмбрионе. Взрослые же рыбы различными способами поглощают (фильтруют, заглатывают, откусывают, жуют) и усваивают самую разнообразную пищу. Рыбы способны усваивать многие растворенные в воде вещества и даже полностью удовлетворять свои потребности в ряде веществ за счет биосорбции из растворов. Все эти процессы имеют свои качественные и количественные характеристики. Физиологию рыб невозможно изучать на каком-то одном объекте, настолько мир рыб разнообразен и удивителен.

Рыбоводство использует данные физиологии для рационализации кормления и составления полноценных рационов. На физиологических знаниях основаны мероприятия по стимуляции созревания половых продуктов рыб. Экологические расчеты и построения основываются на сведениях о питании, усвоении пищи, балансе вещества и потребностях разных видов рыб. Знание количественного выражения функций рыб оказывает существенную помощь в селекционных работах. Установлено, что рыбы с более интенсивным обменом веществ растут лучше и дают больше половых продуктов – икринок и молок, потомство от них более жизнестойкое.

Основными методическими приемами при изучении физиологии рыб являются измерение и эксперимент. Измеряется частота периодических процессов – дыхательных актов, сердцебиения, желудочной моторики, плавательных движений. Определяются количественные показатели физиологических процессов – количество поедаемой пищи, количество прогоняемой через жабры воды, интенсивность кровотока, мочеобразования, секретиции желудочного сока и т.д. Визуальные наблюдения позволяют определять частоту дыхательных движений работы плавников, различных поведенческих актов – питания, стычек, ухаживания и пр. Определяется длительность времени пребывания в различных зонах водоема – на свету и в темноте, в условиях температурного градиента, в струях, содержащих пахучие и токсические вещества. Так изучают спектральную, звуковую, вкусовую чувствительность, а также характеристики образования навыков и рефлексов.

У рыб нет крупных подкожных кровеносных сосудов, поэтому кровь берут из хвостовой вены, из сердца или из жаберной артерии, используя пастеровские пипетки и шприцевые иглы. Гораздо сложнее, чем млекопитающим, вводить рыбам внутривенно различные вещества. Инъекции рыбам обычно производят внутримышечно, внутрибрюшинно или через рот. Таким образом, эксперимент является одним из самых действенных приемов физиологии рыб. Он заключается в создании для животного или отдельного



органа, ткани, клетки различных условий и в определении влияния этих условий на результирующий показатель.

## **ТЕМА 1**

### **ФИЗИОЛОГИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ РЫБ**

---

---

Любая живая клетка обладает раздражимостью, т.е. способностью отвечать на воздействия внешней среды (раздражители) изменением обмена веществ. Ответ живой клетки на раздражение происходит всегда после некоторого скрытого (латентного) периода. Так называют период времени между началом действия раздражителя и реакцией ткани на его действие. В течение латентного периода происходят изменения, необходимые для того, чтобы проявилась реакция. Изменения, вызванные различными раздражителями, могут проявляться в изменении формы, структуры, роста, деления, образовании электрической, механической, тепловой, световой энергии, перемещении в пространстве, выделении веществ, концентрировании или выделении химических соединений и пр. Раздражители, вызывающие ответную реакцию клеток, можно разделить на физические и химические. К физическим относят температурные, механические (удар, укол, давление, перемещение и пр.), электрические и световые раздражители. К числу химических раздражителей относят множество веществ, имеющих различный состав и свойства (питательные вещества, лекарства, яды, гормоны, ферменты, продукты обмена и прочие химические соединения).

#### **1.1 Свойства возбудимых тканей**

Частный случай раздражимости – это возбудимость. Клетки возбудимых тканей специально приспособлены к осуществлению быстрых реакций в ответ на раздражение, они способны находиться в трех различных состояниях – физиологического покоя, возбуждения и торможения. При этом клетки из состояния физиологического покоя могут переходить в состояния возбуждения или торможения. Клетки, находящиеся в состоянии возбуждения, могут переходить в состояние торможения, а из состояния торможения — в состояние возбуждения. Скорость перехода различных клеток или тканей из одного

состояния в другое значительно различается. Так, двигательные нейроны спинного мозга могут от 200 до 300 раз в секунду переходить из состояния покоя в состояние возбуждения, тогда как вставочные нейроны — до 1000 раз. Таким образом, возбудимость – это свойство ткани, а возбуждение – это процесс (ответная реакция на раздражение).

Наибольшей возбудимостью обладает нервная ткань, затем мышечная ткань и железистый (или секреторный) эпителий. Обязательными признаками возбуждения являются изменение мембранного потенциала, усиление обмена веществ (повышение потребления  $O_2$ , выделение  $CO_2$  и тепла) и возникновение деятельности, присущей данной ткани: мышца сокращается, железа выделяет секрет, нервная клетка генерирует электрические импульсы. Мерой возбудимости является порог возбудимости, т.е. та наименьшая сила раздражителя, которая способна вызвать возбуждение. Чем выше возбудимость ткани, тем меньшей силы раздражитель способен вызвать возбуждение. Кроме того, возбудимость можно характеризовать тем временем, в течение которого должен действовать раздражитель, чтобы вызвать возбуждение, иначе говоря, порогом времени. Пороговое время называют также полезным временем – это наименьшее время, в течение которого должен действовать электрический ток пороговой силы, чтобы вызвать возбуждение. Полезное время характеризует скорость течения процесса возбуждения.

Возбудимость тканей увеличивается в процессе умеренной деятельности и снижается при утомлении. Возбудимость претерпевает фазовые изменения во время возбуждения. Как только в возбудимой ткани возникает процесс возбуждения, она утрачивает способность отвечать на новое, даже сильное раздражение. Это состояние называется абсолютной невозбудимостью, или абсолютной рефрактерной фазой. Через некоторое время возбудимость начинает восстанавливаться. На пороговое раздражение ткань еще не отвечает, но на сильное раздражение отвечает возбуждением, хотя амплитуда возникающего потенциала действия в это время значительно снижена, т.е. процесс возбуждения слаб. Это фаза *относительной рефрактерности*. После

нее возникает фаза повышенной возбудимости или *супернормальности*. В это время можно вызвать возбуждение очень слабым раздражителем, ниже пороговой силы. Только после этого возбудимость приходит в норму.

Для исследования состояния возбудимости мышечной или нервной ткани наносят два раздражения друг за другом через определенные интервалы. Первое вызывает возбуждение, а второе – тестирующее – испытывает возбудимость. Если на второе раздражение реакции нет, значит, ткань невозбудима; реакция слабая – возбудимость понижена; реакция усилена – возбудимость повышена. Так, если на сердце наносить раздражение во время систолы, то возбуждения не последует, во время диастолы раздражение вызывает внеочередное сокращение – экстрасистолу, что свидетельствует о восстановлении возбудимости.

## **1.2 Морфология и физиология мышц. Механизм мышечного сокращения**

Движение – неотъемлемое свойство живых организмов. Мышечная ткань – важнейшая из тканей гидробионтов. Она составляет около 50% и более массы тела рыбы. По морфологическому строению различают поперечнополосатую мускулатуру, к которой относятся т.н. скелетные мышцы (мышцы туловища, головы и плавников), гладкую мускулатуру, входящую в состав тканей желудочно-кишечного тракта, кровеносных сосудов и др. Мускулатурой смешенного типа является сердечная мышца.

У большинства рыб наиболее развиты туловищные мышцы, которые разделены поперек перегородками (миосептами) на сегменты. Данные сегменты называются миомерами. Миомеры имеют форму полых, входящих один в другой конусов, обращенных вершиной к голове рыбы. Число сегментов равно числу позвонков. У рыб вытянутой формы число миомеров около 100 и больше (угорь), у рыб обыкновенной формы (каarp, окунь, сельдь, лосось, камбала) примерно 50, у коротких рыб (бычки, спинороги, ставрида) около 25 миомеров. Поэтому основным отличием мышц рыб от мышц млекопитающих

является их септированность. Тогда как в не септированных мышцах млекопитающих отдельные мышечные волокна объединяются соединительной тканью в небольшие пучки, которые входят в состав более крупных пучков. Крупные пучки формируют отдельные мускулы.

Миосепты у рыб выполняют функцию, аналогичную мышечным сухожилиям у высших позвоночных животных. Миосепты можно рассматривать как соединительные мостики между мышечными волокнами соседних миомеров (рис. 1).

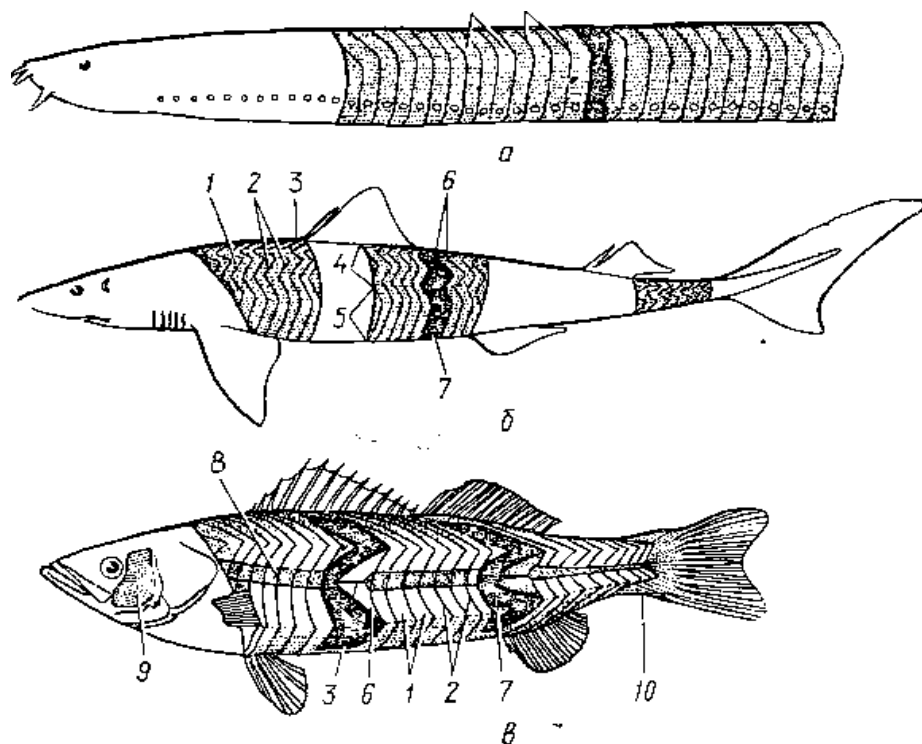


Рисунок 1 – Строение мускулатуры рыб (по Аминевай):

а – миксина; б – акула; в – судак; 1, 2 – миомеры; 3 – миосепты; 4 – спинная мускулатура; 5 – латеральная мускулатура; 6 – мышечные конусы, направленные вперед; 7 – мышечные конусы, направленные назад; 8 – поверхностная темная мускулатура; 9 – оперкулярно-челюстная группа мышц; 10 – группа мышц, сводящих и разводящих лучи хвостового плавника

В единичный локомоторный акт вовлекается одновременно несколько соседних миомеров, что создает достаточное усилие для изгибания позвоночного столба. Чем больше миомеров возбуждается, тем больший изгиб совершает позвоночный столб и тем большее толчковое усилие создает хвостовой стебель. У пластинчатожаберных рыб миомер имеет

зигзагообразную форму, причем зигзаги формируют большие тупые углы. У костистых рыб зигзаги миомеров образуют острые углы, отчего на поперечном срезе наблюдается рассечение сразу нескольких миомеров.

Скелетная мускулатура рыб морфологически и функционально разнородна. В ней различают красные (темные) и белые (светлые) мышцы. Красные мышцы по массе уступают белым. Их количество у большинства рыб составляет несколько процентов от массы белой мускулатуры. И лишь у активных пловцов, находящихся в постоянном движении (тунцов, ставриды, макрели, сельди) доля красной мускулатуры достигает 20%. Красная мускулатура находится над белой мускулатурой, непосредственно под кожей, в основном в латеральной области хвостового стебля и туловища рыбы. Темный цвет мускулатуре придают железосодержащие белки. Мышечные волокна содержат большое количество миоглобина и цитохромов. В состоянии покоя кровоток в красных мышцах в 3 раза превышает таковой в белых мышцах. При возбуждении приток крови к темным мышцам многократно возрастает. В красных мышцах содержится мало гликогена и много ферментов, необходимых для аэробных реакций. Даже при предельном напряжении в красных мышцах активно протекают аэробные процессы. Поэтому так велика потребность красных мышц в кислороде и так развита в них сеть капиллярных сосудов.

Мышечные волокна красной мускулатуры иннервируются медленными нервными волокнами. Это частично объясняет причины большого латентного периода красных мышц. Однако на каждом мышечном волокне имеется несколько концевых пластинок, гарантирующих точность выполнения команды из центральной нервной системы.

Светлые мышцы у рыб составляют основную массу активной части опорно-двигательного аппарата. Они отличаются более коротким латентным периодом (по сравнению с темными мышцами), большой скоростью сокращения и расслабления. Кровоснабжение светлых мышц не такое интенсивное, как красных. В качестве источника энергии светлые мышцы используют глюкозу. В возбужденных светлых мышцах всегда присутствует

молочная кислота, что свидетельствует о приоритете гликолиза в процессе мышечного сокращения. Это подтверждается и высокой активностью ферментов анаэробного цикла в светлых мышцах рыб.

*Строение скелетной мышечной ткани.* Клетки, которые образуют мышечную ткань, называются мышечными волокнами. Мышечное волокно имеет длину 10-12 мм и толщину от 10 до 100 мкм. Плазматическая мембрана мышечного волокна называется сарколеммой. А внутриклеточная жидкость – саркоплазма. Сарколемма определяет упругие свойства мышечного волокна и, следовательно, такие свойства мышечной ткани как прочность и упругость. Мышечная клетка имеет все компоненты животной клетки, а также сократительные белки.

Сократительные белки мышечных клеток скомпонованы таким образом, что образуют отдельные мышечные нити. Они бывают двух типов: толстые и тонкие. Толстые нити имеют диаметр 15 нм и содержат белок миозин, а тонкие имеют диаметр 7 нм. Основными сократительными белками тонких нитей являются актин, тропонин и тропомиозин.

1) *Миозин.* Толстые нити в скелетных мышцах состоят из молекул миозина, собранных в пучок. Молекула миозина содержит две идентичные полипептидные цепи. Каждая полипептидная цепь имеет структуру  $\alpha$ -спирали, причем обе полипептидные цепи молекулы миозина образуют суперспираль, т.е. закручены относительно друг друга, образуя двуспиральную структуру. На одном конце молекулы миозина обе полипептидные цепи имеют глобулярные структуры, т.н. глобулярные головы.

Миозин является не только важнейшим структурным белком, но и очень важным ферментом (АТФаза, аденозинтрифосфатаза), который катализирует гидролиз АТФ с образованием АДФ и фосфорной кислоты. Молекула миозина имеет два каталитических участка, по одному в каждом из глобулярных фрагментов.

2) *Актин* – основной компонент тонких нитей. Существуют две формы этого белка: G-актин (глобулярный актин) и F-актин (фибрилярный актин).

Глобулярный актин выступает в качестве мономера в структуре F-актина, причем F-актин состоит из двух G-актиновых цепей, образующих суперспираль. По своей структуре F-актин похож на две нитки бус, в которых бусинками служат молекулы G-актина.

3) *Тропомиозин* – тоже является компонентом тонких нитей. Молекулы тропомиозина В состоят из двух очень сходных, но не идентичных полипептидных цепей. Обе цепи почти на всем протяжении имеют конформацию  $\alpha$ -спирали и закручены относительно друг друга, образуя суперспираль, аналогичную суперспирали хвоста миозина. Тропомиозин связан с F-актином. Каждая молекула тропомиозина имеет длину примерно равную размерам 7 G-актиновых глобул, причем соседние молекулы тропомиозина немного перекрываются между собой, так что образуется непрерывная тропомиозиновая цепь, идущая вдоль F-актинового волокна. Поскольку F-актин состоит из двух ниток, с ним связаны и две тропомиозиновые цепочки.

4) *Тропонин* – еще один белок тонких нитей. Тропонин представляет собой сферическую молекулу, состоящую из трех различных субъединиц. Субъединицы, входящие в состав молекулы тропонина, получили название в соответствии с выполняемыми ими функциями. Тропонин Т (ТнТ, тропонинсвязывающий компонент) обеспечивает связывание с тропомиозином, тропонин I (ТнI, ингибирующий компонент) расположен таким образом, что может предотвращать взаимодействие актина с миозином, тропонин С (ТнС, кальций связывающий компонент) образует связь с ионами Са на поверхности тропомиозина. ТнС – это единственная субъединица, несущая центр связывания Са. Тропонин имеет глобулярную форму и располагается на F-актине через равные промежутки на концах тропомиозиновых нитей. Причем субъединица ТнI может блокировать взаимодействие актина и миозина.

Толстые и тонкие мышечные нити являются основными компонентами миофибрил. Миофибриллы – это органеллы, отвечающие за сокращение мышечных клеток. Они собраны в параллельные пучки и занимают основное пространство клетки. Каждая миофибрилла представляет собой длинную



тонкую нить с перемежающимися светлыми и темными участками, что и придает мышце исчерченность под фазово-контрастным микроскопом. Более светлые зоны представляют собой изотропные, или I-полосы (I-диски), а темные – анизотропные, или A-полосы (A-диски). В центральной части A-полосы имеется несколько менее темный участок, называемый H-зоной. В середине H-зоны проходит узкая темная полоска – M-линия. I-диски пересекаются пополам плотной поперечной пластиной, так называемой Z-линией или Z-пластиной. Отрезок от одной Z-линии до другой рассматривают как структурный элемент миофибрилы и называют саркомером. Саркомеры многократно повторяются на протяжении всей миофибриллы.

Тонкие мышечные нити расположены в I-дисках. Более темная часть A-дисков содержит как тонкие, так и толстые нити. Тонкие нити начинаются у Z-линии и кончаются у H-зоны, тогда как толстые проходят по всей длине A-диска. Отдельные молекулы миозина в толстых нитях расположены таким образом, что их головы направлены наружу от M-полосы. Выступающие из пучка головы молекул миозина расположены по правильным спиральным линиям и осуществляют контакт с шестью соседними тонкими нитями, причем только две тонкие нити принадлежат данному саркомеру, а остальные расположены в других саркомерах соседних миофибрилл. На поперечном разрезе можно видеть гексогональное расположение тонких нитей вокруг толстых; каждая толстая нить окружена шестью тонкими.

Помимо нитевидных структур – миофибрилл – в составе мышечного волокна скелетных мышц выделяется хорошо развитая *тубулярная система* – сеть каналов и трубочек. Сарколемма образует разветвленные выпячивания, проникающие в область Z-пластин. Их называют T-канальцами. К T-канальцам прилегает другая тубулярная система, которая относится к саркоплазматическому ретикулуму. Она образует сложную ячеистую сеть вокруг саркомера. Эта мембранная сеть обладает очень высокой ферментативной активностью. Она же выступает в роли депо ионизированного кальция, без которого невозможно мышечное сокращение. В медленных

мышцах объем Т-каналцев значительно меньше по сравнению с их объемом в быстрых мышцах.

Потенциал действия, возникающий на сарколемме при возбуждении мышцы, передается по Т-каналцам, а затем по каналам саркоплазматического ретикулума достигает непосредственно протофибриллярного аппарата. Скорость сокращения мышцы зависит от длины саркомера, количества протофибрилл и характера их расположения в пределах саркомера, количества митохондрий и энергетического материала, наличия и количества миоглобина в саркоплазме.

*Гладкие мышцы.* Клетки гладких мышц имеют все основные компоненты животной клетки. Они образуют стенки внутренних трубчатых органов. Гладкие мышцы не имеют поперечной исчерченности из-за отсутствия упорядоченно расположенных толстых и тонких протофибрилл. Помимо специфики фибриллярного аппарата эти мышцы отличаются от поперечнополосатых еще и слаборазвитой тубулярной системой. Так, у гладких мышц нет Т-трубочек. Саркоплазматическая система слабо развита (в некоторых мышцах вообще отсутствует) и представлена своеобразными пузырьками. Волокна гладких мышц могут быть как длинными, так и короткими. У рыб и те и другие образуют контакты друг с другом. Не все волокна в гладкой мышце имеют контакты с нервным окончанием. Поэтому двигательная единица гладких мышц имеет специфическое строение. Она включает нервное окончание вегетативного нерва, концевую пластинку и группу из 5-10 мышечных клеток, которые имеют контакты между собой. Естественно, что такая единица реагирует на нервную стимуляцию очень медленно. Сокращения гладких мышц носят характер медленных и продолжительных, что и требуется для обеспечения перемешивания и продвижения химуса по пищеварительной трубке, выделения желчи, мочи, извержения половых продуктов при икрометании и т. д.

*Мышечное сокращение.* Мышцы всех позвоночных и беспозвоночных животных используют при мышечном сокращении систему актин-миозин. При

сокращении мышцы расходуется энергия, запасенная в АТФ. Глобулярные фрагменты (головки) миозина связывают АТФ и быстро гидролизуют его, но не так легко освобождают продукты гидролиза АДФ и фосфорную кислоту. Кроме того, миозин обладает способностью связывать актин. Связывание происходит в глобулярных фрагментах миозина, с образованием актомиозина. Актомиозиновый комплекс ускоряет диссоциацию АДФ и фосфорной кислоты от миозиновых головок. Освободившиеся АТФ-связывающие участки актомиозинового комплекса могут связывать новые молекулы АТФ, но как только это происходит, инициируется диссоциация актомиозина на актин и миозин. Такой цикл может многократно повторяться, но только в присутствии достаточного количества АТФ.

Регуляция мышечной активности осуществляется изменением концентрации ионов  $Ca^{2+}$  в мышечном волокне. При низких концентрациях  $Ca^{2+}$  тропонин и тропомиозин препятствует взаимодействию актина с миозином. При поступлении нервного импульса к мышечной клетке, внутриклеточный уровень  $Ca^{2+}$  повышается, что вызывает изменение конформации тропонина, а затем и тропомиозина. Тропомиозин меняет свое положение на актиновой нити так, что ее связывающие участки становятся доступными для голов молекул миозина. В покоящихся клетках молекулы АТФ не могут быть подвергнуты гидролизу миозином из-за отсутствия ионов  $Ca^{2+}$ . При прохождении следующего нервного импульса изолированные в специальных полых канальцах ионы  $Ca^{2+}$  снова выделяются в саркоплазму, что является инициацией мышечного сокращения. В цикле мышечного сокращения можно выделить следующие основные этапы:

- 1) Миозин толстых нитей содержит связанные АДФ и фосфорную кислоту, но не связан с актином тонких нитей.

- 2) При поступлении сигнала от нервных клеток, повышается концентрация ионов  $Ca^{2+}$  в мышечных клетках. Это влечет за собой конформационные изменения тропомиозина. Миозиновые головки со

связанным АДФ и фосфорной кислотой прикрепляется к актину (образуется актомиозин).

3) Образование актомиозина ускоряет освобождение АДФ и фосфорной кислоты, что сопровождается наклоном головок миозина. При наклоне глобулярного фрагмента происходит скольжение все еще прикрепленной к ней тонкой актиновой нити вдоль толстой, что приводит к укорочению саркомера.

4) АТФ связывается с миозиновыми фрагментами актомиозинового комплекса. Это приводит к отсоединению актина от миозина, после чего гидролиз АТФ миозином возвращает систему к первой фазе цикла.

### **1.3 Биоэлектрические явления в организме рыб. Активный транспорт и мембранный потенциал.**

*Биоэлектрические* явления сопровождают многие жизненные процессы рыб. Они возникают при проведении нервного импульса. Электрические токи, генерируемые рыбами, используются при общении друг с другом, для поиска, локации, защиты и нападения. Специфические электрические явления возникают при освещении светочувствительных клеток, раздражении механорецепторов, хеморецепторов и пр. Биотоки возникают при работе органов и тканей у разных животных, но только у рыб имеются специализированные органы, генерирующие электрический ток.

Нервная ткань состоит из двух видов клеток: нервных клеток или нейронов и глиальных клеток, причем количество глиальных клеток в 5-10 раз превышает количество нейронов. Наиболее важной функцией глиальных клеток является образование миелина, кроме того, глиальные клетки заполняют пространство между нейронами и кровеносными капиллярами. Основные функции нейронов – восприятие, генерация и проведение нервного импульса. Проведение нервного импульса осуществляется благодаря особому составу мембран нервных клеток. В двойной липидный слой мембраны нейронов встроены молекулы белка АТФазы.

АТФаза, которую обычно называют *натрий-калиевым насосом*, обеспечивает активный транспорт калия в клетку, а натрия из клетки. Этот процесс сопровождается затратой энергии. Энергия в виде АТФ накапливается главным образом при аэробном расщеплении глюкозы, которая является практически единственным источником энергии в клетках ЦНС. АТФаза осуществляет избирательный транспорт ионов натрия и калия через мембрану. Работа этого белка приводит к следующему распределению ионов между внутри- и внеклеточными пространствами нервной клетки: внутри –  $[K]=150\text{ мМ}$ ,  $[Na]=15\text{ мМ}$ ,  $[Cl]=9\text{ мМ}$ ;  $[K]=4,5\text{ мМ}$ ,  $[Na]=140\text{ мМ}$ ,  $[Cl]=100\text{ мМ}$ . Неравномерное распределение ионов по обе стороны мембраны способствует образованию мембранного потенциала покоя или иными словами трансмембранного потенциала, составляющего примерно  $-70\text{ мВ}$  (с внутренней стороны больше отрицательных зарядов).

#### **1.4 Морфология и физиология нейронов. Проведение нервного импульса**

*Строение нейрона.* Нейроны представляют собой удлинённые клетки, имеющие тело и два вида отростков: дендриты и аксон. Дендриты – это короткие, тонкие волокна диаметром около  $1\text{ мкм}$ . Количество дендритов в нервных клетках может варьировать. Функция этих клеток состоит в восприятии специальных сигналов, идущих от клеток. Роль передающего устройства, проводящего сигналы к другим клеткам, выполняет аксон. Он представляет собой разветвлённое волокно диаметром  $1-20\text{ мкм}$ . Длина аксона может достигать нескольких сантиметров. Каждая нервная клетка имеет только один аксон. Часто аксоны нервных клеток покрыты специальной изолирующей оболочкой – миелином, образованной глиальными клетками. Одна глиальная клетка отделена от такой же клетки немиелинизированными участками – перехватами Ранвье. Такие аксоны называют миелинизированными. В процессе роста глиальные клетки многократно обертываются вокруг аксона, цитоплазма клетки при этом выдавливается и образуются тонкие, но плотные мембранные

слои, окружающие аксоны. Из всех известных типов мембран миелиновые обладают не только прекрасными изолирующими свойствами, но и наибольшей устойчивостью. Стабилизацию многочисленных миелиновых слоев нервных клеток обеспечивает белок, расположенный на поверхности мембран глиальных клеток. Его положительно заряженный С-концевой участок, выступающий в межмембранное пространство, образует ионные связи с отрицательно заряженными фосфолипидами следующего мембранного слоя. С помощью этих связей каждый мембранный слой прочно удерживается в контакте с соседними слоями.

Все нервные клетки периферической нервной системы (ПНС) имеют миелинизированные аксоны, в центральной нервной системе (ЦНС) встречаются как миелинизированные, так и немиелинизированные аксоны. Благодаря изолирующим свойствам миелина скорость проходящего нервного импульса по таким клеткам значительно выше, чем по немиелинизированным. Скорость прохождения нервного импульса для миелинизированного нерва диаметром 20 мкм достигает 120 м/с, тогда как для немиелинизированного нерва она не может быть выше 20 м/с. Отсутствие миелина может компенсироваться увеличением диаметра аксона.

*Синаптическая связь между нейронами.* Между нервными клетками нет непосредственной связи, но каждый нейрон контактирует с сотнями и даже тысячами других нейронов. Взаимодействие нейронов осуществляется с помощью особой системы, которая называется синапсом. Синапс состоит из пресинаптического элемента, постсинаптического элемента и разделяющей их синаптической щели. Пресинаптический элемент представляет собой специализированную мембранную структуру с утолщениями на конце аксонового волокна. Постсинаптический элемент может быть образован либо мембраной дендритов нервных клеток (в синапсах ЦНС), либо мембраной клеток тканей-мишеней (в синапсах ПНС). На постсинаптическом элементе находится множество рецепторов для восприятия особого низкомолекулярного органического соединения, которое называется нейромедиатором (или

нейрогормоном). Каждый тип синапса использует только определенный тип медиатора: холинэргические синапсы – ацетилхолин, адренэргические – норадреналин и т.д. Ни один из синапсов не использует два типа медиаторов. Как правило, появление нервного сигнала на пресинаптическом окончании нейрона стимулирует слияние специализированных пузырьков, содержащих нейромедиатор с пресинаптической мембраной и выделение нейромедиатора в синаптическую щель. Нейромедиаторы проходят через синаптическую щель между двумя клетками (ширина щели 10-50 нм) и взаимодействует с находящимися в ней белковыми рецепторами. Взаимодействие медиатора с рецептором увеличивает проницаемость для калиевых и натриевых каналов, что приводит к образованию в постсинаптической мембране так называемого потенциала действия, образующийся потенциал распространяется по дендриту и телу этого нейрона, поступает в аксоновое волокно и через синапс с помощью нейромедиатора передается на постсинаптическую мембрану другой клетки, обеспечивая восприятие сигнала и индуцируя очередной этап возбуждения. Потенциалом действия называют цикл изменений трансмембранного потенциала. Он начинается с того, что в рассматриваемую точку приходит импульс, достаточно большой, чтобы вызвать изменение трансмембранного потенциала (т.е. превышающий так называемую пороговую величину). Это служит сигналом для увеличения проницаемости натриевых каналов плазматической мембраны аксона. Но так как плазматическая мембрана контактирует с содержащей ионы натрия внеклеточной жидкостью лишь в перехватах Ранвье, то ионы натрия поступают в клетку только в этой области.

*Проведение нервного импульса.* Мембранный потенциал в перехватах Ранвье быстро (менее чем за 1 мс) изменяется от -70 мВ до 0 мВ (полная деполяризация) и далее до +20 мВ (с внутренней стороны больше положительных зарядов). Процесс деполяризации, занимающий одну или две миллисекунды, сопровождается генерацией тока. Под действием этого тока потенциал покоя падает приблизительно на 20 мВ, это в свою очередь приводит к изменению проницаемости и сопровождается образованием потенциала

действия. Так как аксон покрыт изолятором – миелином, область электрического тока не может распространяться вдоль аксона по мембране, и ее распространение до следующего перехвата происходит через цитоплазму аксона. Постепенные изменения проницаемости мембраны, происходящие от участка к участку, являются обязательным условием передачи возбуждения. Восстановление поляризации происходит в результате выхода из аксона ионов калия. Это занимает больше времени (2-3 мс), чем вход ионов натрия (этой фазе процесса соответствует вторая часть графика). До тех пор пока реполяризация не закончится, перехват не может возбудиться снова, а к тому времени, когда перехват опять будет способен к ответу, импульс уже уйдет вниз по аксону слишком далеко, чтобы вновь открыть в рассматриваемом перехвате натриевые каналы. По этой причине импульс распространяется вдоль аксона только в одном направлении. Заключительная стадия реполяризации начинается только с того, как осуществляющие активный транспорт ионов АТФазы, встроенные в мембраны аксона восстановят нормальное соотношение концентраций ионов натрия и калия. Расщепления одной молекулы АТФ достаточно для одновременного транспорта двух ионов калия и 3 ионов натрия.

В соответствии с назначением синапсы делят на передающие возбуждение и тормозящие, то есть не передающие возбуждение. Молекулярной основой их различия является неодинаковая концентрация калия в клетках, которая в первом случае способствует, а во втором препятствует передаче возбуждения. Концентрация калия, контролируется определенными медиаторами. Эффективным медиатором торможения является  $\gamma$ -аминомасляная кислота. Под действием  $\gamma$ -амномасляной кислоты, ионы калия накапливаются внутри нейрона в результате активного транспорта до тех пор, пока величина потенциала покоя не снизится до -90 мМ. Если в такую ввести стимулятор, который посредством транспорта ионов калия и натрия изменит потенциал покоя на 20 мМ (до -70 мМ), то его величина будет недостаточна для образования потенциала действия, поскольку он требует изменения концентрации ионов, эквивалентного по меньшей мере -50 мМ. Как



правило, импульсация начинается в нейроне только при условии одновременного поступления стимулов через несколько синапсов. Возникнет заряд или нет, решается в результате интеграции сигналов.

Информация об интенсивности входного сигнала кодируется в виде частоты генерации потенциалов действия. Так интенсивное сокращение мышцы индуцируется высокой частотой потенциалов действия и наоборот. Высшая нервная деятельность основана на сложном взаимодействии примерно  $10^{10}$  нейронов мозга, которое связано с существованием до  $10^{13}$  взаимных контактов.

### Вопросы для самоконтроля



1. Дайте определение понятиям «раздражитель» и «возбудитель».
2. Назовите основные отличия мышц рыб от мышц млекопитающих.
3. Какие мышцы составляют основу опорно-двигательного аппарата у рыб?
4. Назовите основные особенности гладких мышц.
5. Какими структурными элементами мышечного волокна обеспечивается его сокращение?
6. Как осуществляется регуляция мышечной активности?
7. Назовите стадии цикла мышечного сокращения.
8. Какие функции выполняет белок АТФ-аза в мембране нейрона?
9. В чем состоит отличие миелинизированных аксонов от немиелинизированных?
10. Назовите элементы, из которых состоит синапс.
11. Какие химические соединения называют нейромедиаторами?

## ТЕМА 2

### НЕРВНАЯ СИСТЕМА РЫБ

---

---

Нервная система (НС) животного возникла в процессе его эволюции как инструмент, специализированный на объединении огромного количества структур многоклеточного организма в единое целое. Нервная система рыб гораздо примитивней нервной системы высших позвоночных и состоит из центральной нервной системы (ЦНС), связанной с ней периферической (ПНС) и вегетативной нервной системы. ЦНС состоит из спинного и головного мозга. ПНС включает группу афферентных и эфферентных нервов. Афферентные нервы, воспринимают нервные импульсы и передают их ЦНС, а эфферентные нервы передают нервные импульсы от ЦНС к различным тканям и органам. К вегетативной нервной системе относят ганглии и нервы, иннервирующие мышцы внутренних органов, желез внутренней и внешней секреции, кровеносных сосудов и пр.

Общими признаками для всех костистых рыб являются:

- хорошо развитая периферическая часть нервной системы;
- структурированный по функциям спинной мозг;
- сегментарный характер иннервации как опорно-двигательного аппарата, так и висцеро-вегетативных функций.

#### 2.1 Центральная нервная система рыб

*Головной мозг.* Сопоставление размеров головного мозга и всего тела животных показывает, что у рыб головной мозг менее развит, чем у наземных позвоночных. Он занимает в среднем около 0,15% массы тела костистых рыб. Однако межвидовые различия довольно велики: от 0,6 % – у карася до 0,03 % – у угря. Головной мозг рыб отличается не только размерами, но и уровнем организации.

В головном мозге рыб выделяют: передний мозг, промежуточный мозг, средний мозг, продолговатый мозг и мозжечок. Продолговатый мозг плавно переходит в спинной мозг. Наиболее развит мозжечок и средний мозг. Средний мозг отвечает за зрительную информацию. Мозжечок отвечает за движение. Чем подвижнее рыба, тем сильнее развит у нее мозжечок. Передний мозг отвечает за обоняние. У рыб передний мозг не образует двух полушарий – он примитивнее мозга высших позвоночных – в этом его отличие. Продолговатый мозг отвечает за слух, осязание, дыхание, пищеварение, кровообращение. В промежуточном мозге находятся важные железы – эпифиз и гипофиз. Они регулируют работу всего организма и всех его органов (рис. 2).

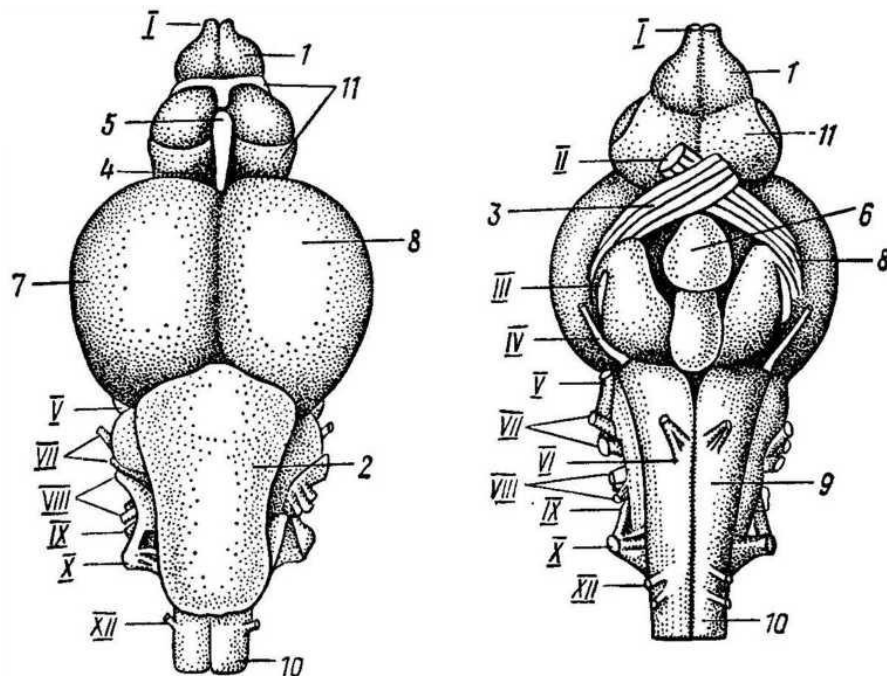


Рисунок 2 – Головной мозг форели (по Видерсгейму):

1 – обонятельная луковица, 2 – мозжечок, 3 – перекрест зрительных нервов, 4 – промежуточный мозг, 5 – эпифиз, 6 – гипофиз, 7 – зрительные доли среднего мозга, 8 – средний мозг, 9 – продолговатый мозг, 10 – спинной мозг, 11 – передний мозг, I-X – головные нервы: I – обонятельный (чувствительный), II – зрительный (чувствительный), III – глазодвигательный, IV – блоковый (двигательный), V – тройничный (двигательно-чувствительный), VI – глазоотводящий, VII – лицевой (двигательно-чувствительный), VIII – слуховой (чувствительный), IX – языкоглоточный, X – блуждающий (двигательно-чувствительный), XI – добавочный, XII – подъязычный нерв

Степень развития отделов головного мозга рыб различна и во многом зависит не только от эволюционного положения рыбы, но и от ее

экологической ниши. При хорошо развитом обонянии увеличивается передний мозг, при хорошо развитом зрении – средний мозг, у хороших пловцов – мозжечок. У пелагических рыб хорошо развиты зрительные доли и мозжечок. У рыб, ведущих малоподвижный образ жизни, мозг характеризуется шишкообразным мозжечком. Передний мозг наиболее развит у угря, продолговатый – у сазана и язя. Отсутствие больших полушарий и слабое морфологическое обособление промежуточного мозга у рыб означает перераспределение функций между отделами головного и спинного мозга. Так, высшую интеграционную функцию у рыб выполняют средний, промежуточный мозг, мозжечок и продолговатый мозг.

Передний мозг представляет собой часть обонятельного аппарата рыб. У костистых рыб передний мозг представлен двумя структурами – мантией (плащ) и гиппокампом (первичная мантия). Мантия хорошо развита у рыб, для которых обонятельная сенсорика выходит на первый план во взаимодействиях с внешней средой. Так, у европейского угря обонятельный мозг занимает значительную часть головного мозга. Столь высокая чувствительность угря к запахам позволяет исследователям считать передний мозг основным отделом центральной нервной системы, обеспечивающим навигационный поиск при миграциях рыбы.

Известно, что целостность переднего мозга является обязательным условием для проявления группового поведения. После удаления переднего мозга у стайных рыб, они начинают плавать в одиночку. При этом нарушается и процесс стайного обучения, т.е. выработка условных рефлексов у группы рыб. Очевидно, что передний мозг рыб играет важную роль в формировании приспособительных реакций.

Промежуточный мозг рыб играет существенную роль в афферентном синтезе зрительной информации и имеет отношение к образованию условных рефлексов. Сюда поступает информация от акустико-латеральной системы и тактильных рецепторов. Он повышает возбудимость других отделов головного мозга к определенным условным раздражителям. Промежуточный мозг состоит

их трех основных частей: дорзальной (эпиталамус, эпифиз), средней (таламус, или зрительные бугры) и вентральной (подбугорье, или гипоталамус).

Основные функции *эпифиза* – фоторецепторная и эндокринная. К эпифизу можно отнести и еще одно древнее образование головного мозга – уздечку или габенулярный узел. Он представлен парой ганглиев, связанных между собой комиссурой. Габенулярный узел имеет связь, как с передним мозгом, так и с эпифизом.

Таламус у большинства рыб морфологически зависит от среднего мозга. Среди рыб только двоякодышащие с их хорошо развитым зрительным анализатором и примитивными конечностями имеют вздутия таламуса – зрительные бугры. Таламус связывают с функцией движения. При его разрушении у рыб наблюдаются серьезные нарушения координации.

Гипоталамус у рыб еще не оформлен в самостоятельную морфологическую структуру, однако в функциональном отношении он самостоятелен. Его функциональную значимость подчеркивает множество афферентных и эфферентных связей, которыми гипоталамус соединен с передним, средним мозгом и таламусом. В гипоталамусе сходятся афферентные потоки от обонятельных, вкусовых, химических рецепторов, а также от органов акустико-латеральной системы. В состав гипоталамуса входят особые нервные клетки, осуществляющие функцию рецепции. Экспериментально доказана чувствительность гипоталамуса к изменениям осмотического давления крови, рН, газового состава крови. Известна его реактивность к электромагнитным полям. Сосудистый мешок гипоталамуса выстлан мерцательным эпителием, ворсинки которого чувствительны к продольным перемещениям рыбы. Эфферентные пути, идущие от гипоталамуса к ядрам продолговатого мозга (тройничного, слухового, блуждающего нервов), обеспечивают его регулируемую роль на вегетативные функции: работу сердца, дыхание, пищеварение и др. В ядрах гипоталамуса обнаруживаются нейросекреторные клетки. Нейросекреты гипоталамуса (серотонин, эндорфины и др.) играют важную роль в процессе интеграции деятельности разных отделов нервной

системы, формировании поведенческих мотиваций и запуске сложных инстинктов. Нейросекреты гипоталамуса (релизинг-факторы) стимулируют синтез, накопление и секрецию тропных гормонов гипофиза (СТГ, ТТГ, АКТГ, ЛГ, ФСГ). В клетках гипоталамуса происходит синтез вазопрессина и окситоцина – гормонов, которые накапливаются в гипофизе.

Средний мозг рыб тесно связан с функцией зрения и ассоциируется с его зрительными долями. Однако в этот отдел головного мозга поступает поток не только от зрительного анализатора. Он имеет сообщения с продолговатым, промежуточным мозгом и мозжечком. К ядрам среднего мозга подходят афферентные пути от органов акустико-латеральной системы, органов обоняния, вкусовых почек, тактильных рецепторов и органов общей химической рецепции, т.е. в среднем мозге собирается и суммируется информация со всех сенсорных систем рыб. У костистых рыб в среднем мозге формируется примитивная кора (тектум), в ней происходит синтез восходящей информации. В коре среднего мозга высших рыб, несмотря на ее примитивное строение, насчитывают до 10 слоев. Тектум имеет прямое отношение к поддержанию мышечного тонуса. В среднем мозге замыкаются связи безусловной хватательной реакции со зрительной и акустико-латеральной афферентацией. Они определяют технику броска и захвата жертвы хищником.

Мозжечок – отдел головного мозга, в котором происходит замыкание условных рефлексов с центрами зрительных органов и органов акустико-латеральной системы. Мозжечок не только обеспечивает центральную регуляцию локомоторных реакций, но и наравне со средним мозгом берет на себя функцию интеграции деятельности нервных структур. Мощные нервные пучки соединяют мозжечок с продолговатым мозгом (мозжечково-бульбарный путь) и лабиринтом (мозжечково-вестибулярный путь). В мозжечок тянутся волокна от ядер VIII и X нервов. У подвижных рыб удаление мозжечка приводит к очень сильным изменениям. Помимо нарушения координации движений, тонуса мышц у этих рыб исчезают тактильная чувствительность, болевые ощущения, нарушаются зрение и слух. У донных малоподвижных рыб

последствия удаления менее заметны. Гибель безмозжечковых рыб наступает в результате трофических нарушений: изъязвления кожи, выпадения чешуи, нарушения васкуляризации, астении. Следовательно, мозжечок рыб имеет отношение и к регуляции вегетативных функций.

Продолговатый мозг расположен на границе спинного и головного мозга и выполняет проводниковую функцию. В его состав входят как нисходящие, так и восходящие пути, соединяющие спинной мозг с разными отделами головного мозга. В продолговатом мозге расположены ядра шести пар черепно-мозговых нервов (V-X). В нем находятся центры регуляции вегетативных функций – дыхания, пищеварения, кровообращения. При одностороннем разрушении продолговатого мозга наблюдается одностороннее прекращение дыхательных движений жаберных крышек. Также в продолговатом мозге находятся центры лицевого нерва (VII пара), связанные с вкусовыми анализаторами и органами общехимической рецепции. У сазана, карпа, пескаря, вьюна, сома именно они обеспечивают успешный поиск пищи.

*Спинной мозг.* У рыб спинной мозг является продолжением продолговатого мозга. Он имеет форму округлого тяжа и лежит в канале, образованном верхними дугами позвонков. В спинном мозге серое вещество расположено внутри, а белое – снаружи. Функциями спинного мозга являются как проводящая, так и рефлекторная. Рефлекторная активность спинного мозга проявляется как результат взаимодействия его нейронов со структурами головного мозга при постоянном влиянии со стороны опорно-двигательного аппарата и висцеральных органов. В спинном мозге расположены нейроны, которые регулируют функции всех внутренних органов по принципу безусловных рефлексов (деятельность кишечника, мочевого пузыря). В нем находятся сосудодвигательные центры, а также центры туловищной мускулатуры, хроматофоров, электрических органов.

В отличие от высших позвоночных спинной мозг рыб способен к регенерации и восстановлению деятельности. Так, например, после высокой перерезки спинного мозга карась неспособен плавать. Через два месяца

плавательные движения у него восстанавливаются. При гистологическом исследовании обнаруживается регенерация нервных путей. Спинной мозг функционально подразделяется на сегменты соответственно числу позвонков, от которых отходят спинномозговые нервы. Они выходят из вентральных (брюшных) и дорзальных (спинных) корешков спинного мозга. Спинномозговые нервы, иннервируют поверхность тела, туловищные мышцы, а благодаря соединению спинномозговых нервов с ганглиями симпатической нервной системы, и внутренние органы. Вегетативная нервная система действует независимо от центральной нервной системы и определяет произвольную автоматическую деятельность внутренних органов даже в том случае, если ее связь с центральной нервной системой нарушена.

## **2.1 Вегетативная нервная система рыб**

Вегетативная нервная система является отделом НС, регулирующим деятельность внутренних органов, желез секреции, кровеносных и лимфатических сосудов. Выделение вегетативной (автономной) нервной системы обусловлено особенностями ее строения, к которым относят:

- очаговость локализации вегетативных ядер в ЦНС;
- скопление тел нейронов в виде ганглиев (узлов);
- т.н. двухнейронность нервного пути – от вегетативного ядра в ЦНС к иннервируемому органу.

Вегетативная нервная система (ВНС) осуществляет регуляцию работы всех органов кровообращения, дыхания, пищеварения, выделения, размножения, кроме скелетных мышц, которыми управляет соматическая нервная система. В отличие от соматической нервной системы, двигательный эффекторный нейрон вегетативной системы находится на периферии, и спинной мозг лишь косвенно управляет его импульсами. ВНС рыб объединяет ганглии, расположенные вдоль позвоночника. Клетки ганглиев связаны как со



спинным мозгом, так и внутренними органами животного. Соединительные ветви ганглиев объединяют вегетативную нервную систему с центральной.

ВНС костных рыб имеет более сложную организацию, чем хрящевых рыб. Так у костных рыб расположенные у позвоночного столба ганглии не разобщены, а соединяются в два продольных симпатических ствола – правый и левый. Белые соединительные ветви соединяют вегетативные стволы с ЦНС, а серые соединительные ветви – с иннервируемыми органами. Наличие симпатических стволов характерно для большинства рыб, кроме круглоротых и хрящевых. Как правило, в симпатической части вегетативной нервной системы отростки спинномозговых нейронов короче, а ганглионарные – длиннее. В парасимпатической системе, наоборот, отростки спинномозговых клеток воле длинные, чем ганглионарные. Симпатические волокна иннервируют все без исключения органы, в то время как область иннервации парасимпатических волокон более ограничена. Парасимпатический отдел рыб представлен вегетативными волокнами блуждающего нерва. Известно, что симпатическая нервная система активизируется при стрессовых реакциях. В то время как парасимпатическая стимуляция одних органов оказывает тормозное действие, а других – возбуждающее.

Таким образом, вегетативная нервная система рыб приспособливает работу внутренних органов к внешним изменениям, обеспечивая постоянство внутренней среды организма (гомеостаз).

### Вопросы для самоконтроля



1. В чем заключаются функции головного мозга рыб?
2. Какой отдел головного мозга увеличен у рыб с хорошо развитым обонянием?
3. Какой отдел головного мозга увеличен у рыб с хорошо развитым зрением?
4. Назовите основные отличия спинного мозга рыб.
5. Какие функции выполняет вегетативная нервная система.?

## ТЕМА 3

### РЕЦЕПЦИЯ И СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ 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 соленость. Так, аквариумные и прудовые рыбы вскоре после начала регулярного кормления скапливаются в определенное 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. При этом рефлексы на получение корма образуются у рыб быстрее, а пропадают медленнее, чем у кур, кроликов, собак, обезьян. Поведенческие реакции вырабатываются у рыб быстрее в группе (подражание, движение за лидером в стае, реакция на хищника и пр.). 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 рыбоводных заводов, быстро гибнет в естественных условиях (рис.3).

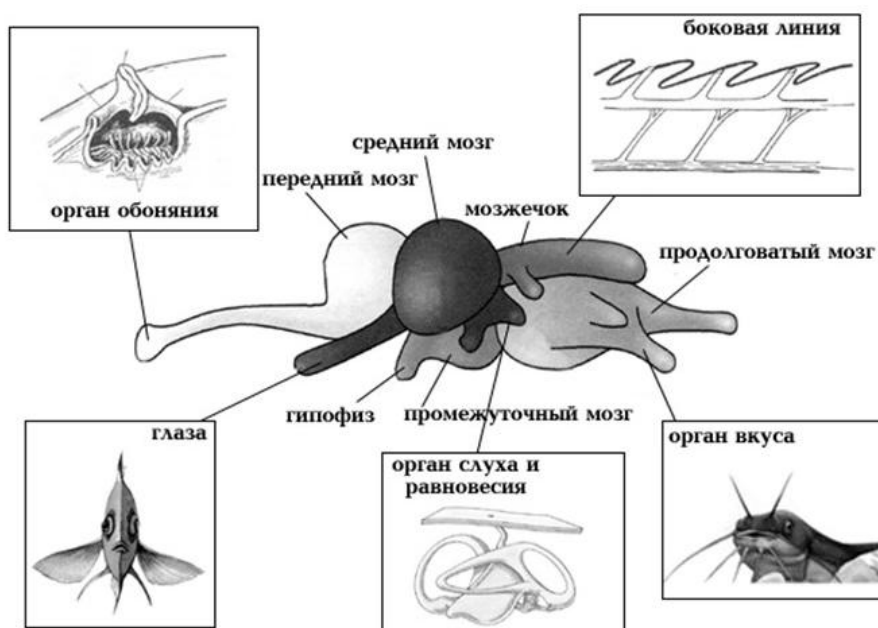


Рисунок 3 – Головной мозг и органы чувств рыб

Органы восприятия окружающей среды (органы чувств) рыб обладают рядом особенностей, отражающих их приспособленность к условиям жизни. Получение информации о физических и химических характеристиках среды называется рецепцией. Структуры организма, воспринимающие эту информацию, называются рецепторами, т.е. приемниками. 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 нервов на поверхности кожи. У некоторых групп рыб они представлены специальными органами или входят в состав боковой линии.

### **3.1 Хеморецепция рыб. Обоняние и вкус.**

У водных животных специализированные рецепторы контактируют с веществами, находящимися в растворенном состоянии, поэтому характерное для наземных животных четкое разделение на рецепторы обоняния, воспринимающие летучие вещества, и рецепторы вкуса, воспринимающие вещества, находящиеся в жидком состоянии, у водных животных не проявляется. В связи с особенностями среды обитания рыб большое значение имеют химические раздражители, которые воспринимаются при помощи обоняния или органов, обеспечивающих восприятие вкуса, изменение активности среды и пр. Способность реагировать на химические соединения называется хеморецепцией, а чувствующие органы – хеморецепторами. Хеморецепция помогает рыбам отыскивать и оценивать пищу, своей своего вида, избегать врагов, ориентироваться в окружающей среде, защищать территорию.

*Анализаторы обоняния рыб.* У рыб, как и других позвоночных, органы обоняния находятся в передней части головы и представлены парными обонятельными (носовыми) мешками (капсулами), открывающимися наружу ноздрями. Дно носовой капсулы выстлано складками эпителия, в котором имеются специальные рецепторы. Наружная поверхность чувствующей клетки снабжена ресничками, а основание связано с окончаниями обонятельного нерва. Рецепторная поверхность органа велика, Так, например, на 1 мм<sup>2</sup> обонятельного эпителия у небольшой пресноводной рыбки – голяна обыкновенного (*Phoxinus phoxinus*) – приходится 95 тыс. рецепторных клеток. Наиболее чувствительно обоняние у проходных рыб. В частности 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. Обонятельные рецепторы рыб, кроме химических соединений, способны также воспринимать и механические воздействия (струи потока воды) и изменения температуры.

*Анализаторы вкуса рыб.* Восприятие вкуса рыбами не обязательно связано с ротовой полостью, так как вкусовые почки расположены в слизистой оболочке не только ротовой полости, но и на губах, в глотке, на усиках, жаберных лепестках, плавниковых лучах, а также по всей поверхности тела, в том числе на хвосте. Вкусовые почки образованы скоплениями чувствующих и опорных клеток. Основания чувствующих клеток вкусовых почек оплетены разветвлениями лицевого, блуждающего и языкоглоточного нервов. Рыбы различают горькое, соленое, кислое, сладкое.

Чувствительность органов вкуса у некоторых рыб очень высока. Так, например, пещерные рыбы семейства Харациновых (*Anoptichthys jordani*), будучи слепыми, ощущают раствор глюкозы в концентрации 0,005%. Некоторые рыбы распознают изменения солености до 0,3%, содержание катионов водорода – в интервале рН от 0,05 до 0,007, уголекислоты – до 0,5 г/л,

хлорида натрия – в интервале от 0,001 до 0,005 моля на литр (карповые), а гольян обыкновенный даже 0,00004 моля на литр.

### **3.2 Фоторецепция. Зрение.**

Фоторецепция основана на поглощении света фоторецепторами. Главной светочувствительной структурой рыб является глаз.

*Анализаторы зрения* рыб устроены, в основном, так же, как у других позвоночных. Сходен с остальными позвоночными и механизм восприятия зрительных ощущений. Световая волна поступает в глаз через прозрачную роговицу, а далее зрачок (отверстие в радужной оболочке) пропускает ее на хрусталик, который передает (фокусирует) свет на внутреннюю стенку глаза (сетчатку), где и происходит его непосредственное восприятие. Сетчатка состоит из светочувствительных (фоторецепторных), 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. Так на 1 мм<sup>2</sup> сетчатки у карпа их насчитывается около 50 тыс. фоторецепторных клеток, у кальмара – 162 тыс. шт. Для сравнения, у человека на 1 мм<sup>2</sup> сетчатки приходится около 400 тыс. фоторецепторных клеток. 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 освещенности. 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 (рис. 4).

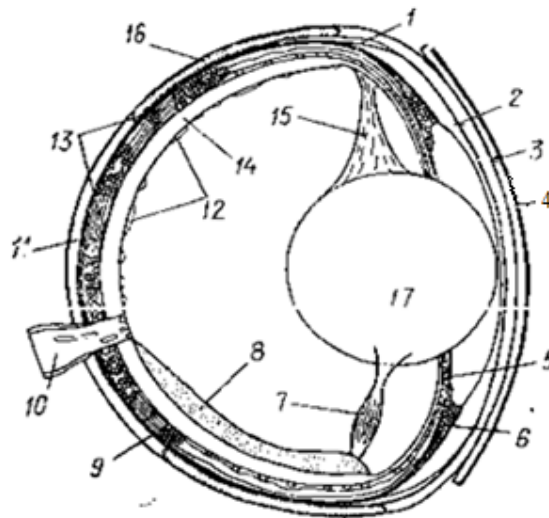


Рисунок 4 – Строение глаза рыбы (по Аминевой):

1 – эпихороидальное лимфатическое пространство, 2 – автохтоинный слой, 3 – склероидный слой, 4 – дермальный слой (2, 3 и 4 составляют роговицу), 5 – серебристый слой радужины, 6 – кольцевая связка, 7 – мышца, 8 – серповидный отросток, 9 – серебристый слой сосудистой оболочки, 10 – зрительный нерв, 11 – белковая оболочка (склера), 12 – сосуды стекловидного тела, 13 – хлоридная (сосудистая) оболочка, 14 – сетчатка, 15 – подвеска, 16 – хрящевая склера, 17 – хрусталик

Количество рецепторов разного рода зависит от образа жизни рыб. У дневных рыб в сетчатке преобладают колбочки, у сумеречных и ночных – палочки. Так у налима палочек в 14 раз больше, чем у щуки. У глубоководных рыб, живущих в темноте, колбочек нет, а палочки становятся больше и количество их резко увеличивается (до 25 млн. на 1 мм<sup>2</sup> сетчатки), поэтому вероятность улавливания даже слабого света возрастает. Большая часть рыб различает цвета.

Некоторые особенности в строении глаз рыб связаны с особенностями жизни в воде. Они эллипсоидной формы и имеют серебристую оболочку между сосудистой и белковой, богатую кристалликами гуанина, что придает глазу зеленовато-золотистый блеск. Роговица у рыб почти плоская (а не выпуклая), хрусталик шаровидный (а не двояковыпуклый), что позволяет расширить поле зрения. Отверстие в радужной оболочке (зрачок) может

изменять диаметр только в небольших пределах. Век у рыб, как правило, нет. Лишь акулы имеют мигательную перепонку, закрывающую глаз, как занавеска, и некоторые сельди и кефали имеют жировое веко (прозрачную пленку, закрывающую часть глаза). У рыб отсутствуют слезные железы, так как в отличие от наземных животных им нет необходимости смачивать глазное яблоко.

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 вперед к роговице обеспечивает широту поля зрения, т.к. свет в глаз попадает со всех сторон. Угол зрения по вертикали составляет  $150^\circ$ , по горизонтали до  $170^\circ$ . Но вместе с тем шаровидность хрусталика обуславливает близорукость рыб. Дальность зрения находится в пределах от нескольких сантиметров до нескольких десятков метров и значительно колеблется в зависимости от мутности воды. 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 счет 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 условиями 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 вперед на длинных выростах (стебельчатые глаза). 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. Особенно при ориентации во время движения, отыскивании и захвате пищи, сохранении стаи, в отношениях жертва-хищник в нерестовый период (восприятие оборонительных и агрессивных поз самцов-соперников, а также «брачного наряда» и «нерестового церемониала») и пр.

### **3.3 Механорецепция. Слух и равновесие.**

Механорецепция – это процесс, в ходе которого рецепторы реагируют на механические воздействия, действующее извне (тактильные рецепторы), или возникающее во внутренних органах (кинестетические рецепторы).

Тактильные рецепторы сосредоточены в наружных покровах рыб и воспринимают как прикосновение, так и давление.

Барорецепторы расположены в стенках кровеносных сосудов, сердца, полых гладкомышечных органов, а также в подкожном слое. Они реагируют на растяжение вследствие повышения давления крови, скопления газов в желудочно-кишечном тракте и пр.

Проприорецепторы сосредоточены в мышечно-суставном аппарате. Они реагируют на растяжение при сокращении или расслаблении скелетных мышц.

Физиологическая функция органа слуха базируется на двух процессах – *механическом* (обеспечивает звукопроводение) и *нейрональном* (отвечает за звуковосприятие). В ходе звукопроводения и звуковосприятия происходит трансформация механической энергии звуковых колебаний в биоэлектрические импульсы, которые по нервным проводникам поступают к слуховым центрам и корковым слуховым ядрам. Орган слуха получил название слухового, или звукового, анализатора.



*Слуховой анализатор и орган равновесия рыб* расположен в задней части черепной коробки и представлен лабиринтом. Ушных отверстий, ушной раковины и улитки нет, т.е. 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. Лабиринт, представлен тремя перепончатыми полукружными каналами и тремя отолитовыми органами – утрикулюсом, саккулюсом и лагеной. В нем различают верхнюю часть – овальный мешочек (ушко, утрикулюс – *utricle*) и нижнюю – круглый мешочек (сакулюс – *sacculus*). От верхней части во взаимно перпендикулярных направлениях отходят три полукружных канала, каждый из которых на одном конце расширен в ампулу. Овальный мешочек с полукружными каналами составляет орган равновесия (вестибулярный аппарат). Боковое расширение нижней части круглого мешочка (лагена – *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 (слуховые пятна или макулы). 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 лагене (рис 5).

На отолитах, как и на чешуе, образуются концентрические слои, поэтому отолиты, особенно наибольший (отолит саккулюса), 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 ведет 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, т.е. без верхней части лабиринта, дрессировке поддаются. Таким образом, установлено, что рецепторами звука являются именно круглый мешочек и лагена.

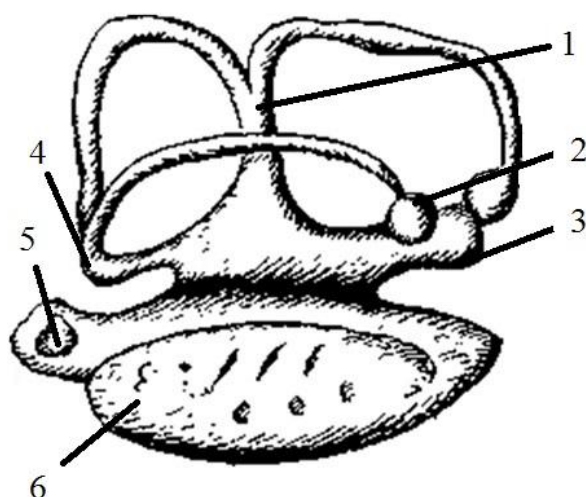


Рисунок 5 – Внутреннее ухо или лабиринт рыб (схема)  
 1 – общая ножка полукружных каналов, 2,4 – горизонтальные каналы, 3 –макула утрикулюса, 5 –макула лагены, 6 – макула саккулюса

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. Так язь воспринимает колебания, длина волны которых составляет от 25 до 5524 Гц, серебряный карась – от 25 до 3840 Гц,

угорь от 36 до 650 Гц, причем низкие звуки улавливаются ими лучше. Акулы слышат звуки, издаваемые рыбами на расстоянии 500 м. Рыбы улавливают и те звуки, источник которых находится не в воде, а 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, соединенный 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 в комбинации с костями плечевого пояса (сомы), челюстные и глоточные зубы (окуневые 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, 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, т.е. 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, семга, кефаль) выпрыгивают из воды. Это используют при организации лова. В рыбоводных хозяйствах, в период нереста, движение транспорта около нерестовых прудов запрещено.

### **3.4 Термо- и электрорецепция. Кожа.**

Терморецепторами служат находящиеся в поверхностных слоях кожи свободные окончания нервов, при помощи которых рыбы воспринимают температуру воды. Различают рецепторы, воспринимающие тепло (тепловые) и холод (холодовые). Так, например, у щуки точки восприятия тепла найдены на голове, а восприятия холода – на поверхности тела. Костистые рыбы улавливают перепады температуры в диапазоне 1-0,4<sup>0</sup>С. У форели можно выработать условный рефлекс на очень незначительные (менее 0,1<sup>0</sup>С) и быстрые изменения температуры. Чувствительны к температурным изменениям боковая линия и головной мозг. В мозге рыб обнаружены чувствительные к температуре нейроны, сходные с нейронами в центрах терморегуляции млекопитающих. У форели в промежуточном мозгу имеются нейроны, реагирующие на повышение и понижение температуры.

Кроме того, в коже на всей поверхности тела рыб, но, главным образом, в разных участках головы, располагаются *анализаторы восприятия электрического и магнитного полей*. Эти органы обладают значительным сходством с органами боковой линии и представляют собой ямки, заполненные слизью, хорошо проводящей ток, на дне которых помещаются чувствительные клетки (электрорецепторы), передающие 'нервные импульсы в мозг. Иногда такие клетки входят в состав боковой линии. Электрическими рецепторами у хрящевых рыб служат и ампулы Лоренцини. Анализ информации, получаемой электрорецепторами, осуществляет анализатор боковой линии, который расположен в продолговатом мозге и мозжечке. Чувствительность рыб к току достаточно высока. Так карп ощущает ток напряжением от 0,06 до 0,1 В/см<sup>2</sup>, форель – от 0,02 до 0,08 В/см<sup>2</sup>, карась 0,008...0,0015 В/см<sup>2</sup>.

### **3.5 Экстерорецепция. Боковая линия.**

Специфическим органом, свойственным только рыбам и живущим в воде амфибиям, является орган бокового чувства, или боковой линии. Это

сейсмоденсорный специализированный кожный орган. Органы боковой линии связаны с центральной нервной системой блуждающим нервом.

Боковая линия может быть полной, т.е. 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 низкой частоты, инфразвуковые колебания и электромагнитные поля. Рыбы способны обнаруживать поверхностные волны, течения, а также подводные неподвижные (скалы, рифы) и движущиеся предметы (враги, добыча). Боковая линия – весьма чувствительный орган. Так, например, акулы улавливают движение рыб на расстоянии 300 м, проходные рыбы ощущают в море даже незначительные токи пресной воды.

Способность улавливать отраженные от различных объектов волны очень важна для глубоководных рыб, так как в темноте больших глубин невозможно обычное зрительное восприятие. Механические травмы и боль рыбы, по видимому, ощущают слабее, чем другие позвоночные. Так, акулы, набросившиеся на добычу, не реагируют на удары острым предметом в голову.

### Вопросы для самоконтроля



1. Какие структуры организма называют рецепторами?
2. Какие анализаторы обеспечивают фоторецепцию?
3. Какими особенностями обладают светочувствительные клетки рыб?
4. Какие анализаторы рыб способны реагировать на химические раздражители?
5. Назовите особенности слухового анализатора рыб.
6. Какие органы участвуют в экстерорецепции рыб?
7. В чем заключаются основные сходства и отличия экстерорецепции от электрорецепции?

## РАЗДЕЛ 4

### ОСОБЕННОСТИ ГОРМОНАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ РЫБ

---

---

Железами внутренней секреции (*эндокринные железы*) называют органы, которые не имеют выводных протоков и выделяют вырабатываемые ими вещества в общий кровоток. Железы внутренней секреции синтезируют гормоны. *Гормонами* называют химические соединения, которые синтезируются в следовых количествах тканью одного типа и доставляются в другую ткань, где их присутствие вызывает различные изменения. Функция гормонов состоит в передаче информации от "клеток-датчиков", находящихся в непосредственном контакте с внешней средой. При этом гормоны легко распространяются по всему организму, и поэтому все ткани и органы, способные реагировать на них, делают это практически одновременно. Благодаря такой согласованной реакции все части организма приходят в состояние, наиболее соответствующее условиям внешней среды. *Базальный (нестимулируемый) уровень гормонов* в крови очень низок и измеряется в пикомолярных  $((10-12) \times 10^{-12} \text{М})$  или микромолярных  $((10-6) \times 10^{-6} \text{М})$  концентрациях. При стимуляции секреции какого-либо гормона его концентрация в крови возрастает на несколько порядков. Как только необходимость в присутствии гормона отпадает, он быстро инактивируется и его концентрация возвращается к исходной.

#### 4.1 Механизм действия гормонов

Действие гормонов подчинено так называемой «функциональной иерархии». Нервные импульсы, поступающие в гипоталамус, вызывают выделение гипоталамических гормонов, которые попадают в гипофиз и стимулируют (либо тормозят) высвобождение гипофизных гормонов. Гормоны гипофиза, в свою очередь, стимулируют выделение гормонов другими эндокринными железами, которые секретируют «свои» гормоны, действующие

на специфические ткани-мишени. Причем один и тот же гормон может вызывать изменения метаболизма в клетках-мишенях разного типа. Так, например, повышение уровня глюкозы в крови служит для поджелудочной железы сигналом к секреции гормона инсулина, который стимулирует несколько тканей-мишеней (жировую ткань, печень, мышцы). В этих тканях глюкоза утилизируется и концентрация ее в крови снижается до нормального уровня. После этого секреция инсулина прекращается, и ткани-мишени возвращаются к исходному состоянию. Как правило, гормоны вызывают быстрый физиологический ответ тканей-мишеней. Например, печень начинает выбрасывать глюкозу в кровь уже через несколько секунд после выделения адреналина в кровоток. Однако в случае *тиреоидных гормонов* или *эргостеронов* реакция тканей-мишеней на них достигает максимума в течение нескольких часов или даже дней после выброса гормонов в кровь.

Действие любого гормона начинается со связывания его «своим» рецептором. В роли рецептора гормона выступают молекулы (одна или несколько), локализованные либо на поверхности клетки-мишени, либо в цитозоле. В зависимости от места локализации рецепторов их делят на *мембранные* и *цитозольные*. В роли мембранных рецепторов выступают белки гликопротеиды, которые располагаются на наружной поверхности плазматических мембран клеток-мишеней. Мембранный рецептор обладает очень высокой специфичностью и сродством по отношению к соответствующему гормону, которая обусловлена строением углеводного компонента гликопротеидов. Обычно мембранные рецепторы имеют водорастворимые пептидные и амидные гормоны, не способные быстро проходить через клеточную мембрану. Как только молекула гормона присоединится к рецептору, рецептор претерпевает характерные изменения, которые приводят к образованию или высвобождению в клетке соединения, называемого обычно вторичным передатчиком, или посредником. В роли вторичных передатчиков, как правило, выступают соединения-эффекторы, уже идентифицированные для ряда гормонов. Эффекторы активируются только

комплексом рецептора с гормоном, но не реагируют на свободный рецептор. Активированный эффектор передает сигнал на второй посредник, который обладает способностью повышать активность множества различных внутриклеточных ферментов, иницируя, таким образом, ряд метаболических реакций.

Цитоплазматические рецепторы – это, как правило, растворимые белки, способные связывать низкомолекулярные гормоны внутри клеток тканей-мишеней. Цитоплазматические рецепторы имеют стероидные гормоны. Функция этих гормонов заключается в изменении скорости синтеза различных клеточных белков. Жирорастворимые стероидные гормоны, легко проникающие сквозь мембрану в цитоплазму клетки, связываются с соответствующими рецепторами, к которым имеют высокое сродство. Комплекс рецептора с гормоном обладает способностью проходить через ядерную мембрану. Переместившись в ядро, комплекс связывается со специальными участками хроматина и изменяет скорость транскрипции определенных генов. Стимуляция транскрипции приводит к увеличению количества молекул мРНК и, как следствие, к повышению внутриклеточного уровня кодируемых ими белков. Повышение внутриклеточной концентрации белков способствует усилению интенсивности уже протекающих биохимических процессов, либо вызывает индукцию новых ферментативных реакций.

## **4.2 Классификация гормонов по химическому строению**

В настоящее время существуют два общепринятых типа классификации гормонов. В первой классификации учитывается место синтеза гормонов. Во второй – их химическая структура. При делении по химическому строению, выделяют три группы гормонов: пептиды, стероиды и амины. К числу пептидных гормонов, которые могут содержать от 3 до 200 аминокислотных остатков, относятся все гормоны гипоталамуса и гипофиза, гормоны, секретируемые слизистой желудка и кишечника, а также инсулин и глюкагон,



секретируемые поджелудочной железой. Часто предшественниками полипептидных гормонов являются более крупные молекулы – *прогормоны*. Иногда продуктами рибосомального синтеза являются еще более высокомолекулярные белки, называемые *препрогормонами*. В результате протеолиза прогормонов и препрогормонов высвобождаются соединения, которые обладают определенным биологическим действием. Гормоны, принадлежащие к классу аминов, представляют собой низкомолекулярные водорастворимые соединения, образующиеся в ходе метаболизма аминокислот. К стероидным гормонам относят гормоны, которые хорошо растворимы в жирах.

### 4.3 Нейросекреторные железы

Роль гуморальной системы в адаптации рыб к изменениям внешней среды исключительно важна. К нейросекреторным отделам промежуточного мозга относят *эпифиз, гипоталамус и гипофиз*.

*Эпифиз*. У некоторых видов рыб эпифиз не только реагирует на свет, но и участвует в регуляции интенсивности окраски. Для эпифиза костистых рыб характерна незаконченность трансформации из фоточувствительного органа в эндокринную железу. Функции эпифиза связываются с осуществлением циркадных (суточных) ритмов деятельности организма. Кроме того, он имеет отношение к сезонным изменениям обмена веществ. Сигналом к такой перестройке являются весеннее увеличение и осеннее уменьшение длины светового дня. В эпифизе обнаружены гормоны серотонин, мелатонин и адреногломерулотропин. Это низкомолекулярные органические соединения, которые являются производными аминокислоты триптофан. *Серотонин* не только вызывает сужение мелких артериол, усиливает моторику кишечника, но и служит медиатором в некоторых синапсах. *Адреногломерулотропин* вызывает секрецию кортикоидов, например альдостерона, вызывающего почечную секрецию. *Мелатонин* является одним из посредников, оказывающих влияние

на рост организма. Он тормозит развитие половых желез, а также вызывает контракцию меланофоров и побледнение кожи.

*Гипоталамус и гипофиз* рассматривают как единую нейросекреторную систему. Гипоталамические гормоны не поступают в общий кровоток, а по специальным кровеносным сосудам попадают в расположенный рядом гипофиз. При характеристике гормонов гипоталамуса следует отметить, что все эти соединения представляют собой сравнительно короткие пептиды, содержащие от 3 до 45 аминокислотных остатков. В этих эндокринных железах продуцируется несколько гормонов, представляющих собой довольно длинные полипептиды. Их называют тропными гормонами, или *тропинами*, поскольку они обладают сродством к эндокринным железам следующего ранга и оказывают на них стимулирующее действие. Так гонадотропные гормоны гипофиза стимулируют не только созревание фолликул яичников у самок и сперматогенез в семенниках самцов, но и образование половых гормонов. Установлено, что секрет, выделяемый гипофизом рыб, способствует их росту и быстрому созреванию половых продуктов. В настоящее время получение зрелых производителей методом гипофизных инъекций нашло широкое распространение при искусственном разведении различных рыб (осетровых, карповых).

Гипофиз синтезирует и выделяет в кровь следующие основные гормоны: гормон роста, или соматотропный гормон (СТГ), тиреотропный гормон (ТТГ), адренотропный гормон (АКТГ), фолликулостимулирующий гормон (ФСГ), лютеинизирующий гормон (ЛГ), пролактин, или лютеотропный гормон (ЛТГ), меланоцитостимулирующий гормон (МСГ). Гормон роста (СТГ) стимулирует рост молодых животных, ускоряет синтез белка, способствует задержке в организме азота, солей и воды, росту костей, уменьшению количества жиров. Удаление гипофиза у акул и костистых рыб вызывает задержку их роста. Введение рыбам СТГ вызывает ускорение их роста. Тиреотропный гормон стимулирует работу щитовидной железы. АКТГ стимулирует работу интереналовой железы, усиливая выработку

глюкокортикоидов. При удалении гипофиза у костистых рыб происходит атрофия интерреналовой ткани и понижение уровня кортикостероидов в крови. Если после удаления гипофиза вводить рыбе АКТГ млекопитающих или экстракт гипофиза этого же вида рыб, то работа интерреналовой железы восстанавливается. Гипоталамус регулирует деятельность интерреналовых желез с помощью фактора, высвобождающего АКТГ. При стрессе образование АКТГ регулируется нервным путем через гипоталамус и гуморальным путем – в результате воздействия адреналина на гипоталамус и гипофиз. Меланоцитостимулирующий гормон (МСГ) способствует экспансии хроматофоров, что приводит к потемнению тела рыбы.

Гипофизом также секретируются гормоны окситоцин и вазопрессин. Они представляют собой пептиды из девяти аминокислотных остатков, образующиеся из более длинных предшественников. Вазопрессин повышает кровяное давление и поддерживает водный баланс в организме, стимулируя обратное всасывание воды в почечных канальцах. Окситоцин действует преимущественно на гладкую мускулатуру. Оба гормона незначительно отличаются друг от друга, а именно различными аминокислотными остатками в третьем и восьмом положении полипептидной цепи.

#### **4.4 Щитовидная железа**

Как правило, щитовидная железа состоит из множества фолликулов, представляющих собой полости, выстланные кубическим эпителием. У круглоротых и костистых рыб фолликулы расположены в соединительной ткани и не образуют компактного органа. Фолликулы круглоротых находятся вдоль жаберных артерий и брюшной аорты, а у костистых рыб – в области глотки, брюшной аорты, жаберных артерий, иногда даже в кишечнике, селезенке, головной почке (у карпа) и мозге. У хрящевых и двоякодышащих рыб щитовидная железа представлена компактным органом.

В фолликулах происходит образование гормонов дийодтиронина ( $T_2$ ), трийодтиронина ( $T_3$ ) и тетраидотпронина, или тироксина ( $T_4$ ), которые

называют *тиреоидными гормонами*. Подобно адреналину, эти гормоны являются производными тирозина. Гормоны щитовидной железы синтезируются в последовательности ферментативных реакций, в которых принимает участие молекулярный йод. Йод, поступающий в организм животного, используется для йодирования остатков тирозина, находящихся в составе белка тиреоглобулина, молекулы которого локализованы в щитовидной железе. При этом происходит связывание неорганического йода и превращение его в органически связанный йод. Йодтиреоглобулин является неактивным соединением. По мере необходимости он под действием протеолитических ферментов расщепляется с образованием тиреоидных гормонов. Полагают, что тироксин является прогормоном, трийодтиронина, который является активной формой. Попадая с током крови в органы-мишени (печень и мышцы), тиреоидные гормоны оказывают стимулирующее действие на метаболизм, рост, а также на метаморфоз. Так при введении тироксина малькам севрюги наблюдалось ускорение роста спинных жучек. При метаморфозе камбалы, в ходе которого рыба из двустороннесимметричной превращается в плоскую со смещенными на одну сторону глазами, обнаружено усиление активности щитовидной железы. У рыб щитовидная железа регулирует содержание гликогена в печени, участвует в осморегуляции – при повышении солености воды активность щитовидной железы эвригалинных рыб возрастает.

Гормоны щитовидной железы влияют на другие эндокринные железы – стимулируют работу надпочечников, влияют на половые железы и пр. Работа щитовидной железы регулируется тиреотропным гормоном гипофиза (ТТГ). Выделение ТТГ находится под влиянием ТТГ-релизинг-фактора, образующегося в гипоталамусе.

#### **4.5 Поджелудочная железа**

Поджелудочная железа имеет две основные биохимические функции. Одна из них – биосинтез ферментов, в частности трипсина, химотрипсина и карбоксипептидазы, которые выделяются в кишечник и участвуют в

переваривании пищи. Эту функцию выполняют так называемые экзокринные клетки, т.е. клетки «выделяющие наружу», которые секретируют ферменты в проток поджелудочной железы. Другая функция поджелудочной железы состоит в секреции инсулина и некоторых других пептидных гормонов, которые регулируют обмен питательных веществ. Эту функцию осуществляет эндокринная ткань поджелудочной железы, представляющая собой скопление специализированных клеток, называемых островками Лангерганса. Островки Лангерганса содержат близкие по происхождению клетки нескольких типов, которые продуцируют только один гормон. Так гормон глюкагон вырабатывается А-клетками; инсулин – В-клетками; соматостатин – D-клетками. У хрящевых рыб поджелудочная железа представляет компактный орган. У костистых рыб клетки Лангерганса разбросаны по всей поджелудочной железе, а также в области желчного пузыря, селезенки, тонкой кишки и пилорических отростков. У некоторых рыб (морской черт, скорпена) образуется небольших размеров орган, состоящий только из эндокринных элементов – бромановское тельце.

Гормон инсулин оказывает влияние на углеводный обмен – способствует образованию в печени и мышцах гликогена из глюкозы, понижает содержание сахара в крови, ускоряет окисление глюкозы в мышцах и в других органах и тканях. Считают, что глюкагон выполняет функции антагониста инсулина. Он стимулирует распад гликогена в печени и выделение глюкозы в кровь. Соматостатин действует на жировую ткань, вызывая освобождение некоторых липидов. Хотя гормоны глюкагон и соматостатин играют важную роль в обмене веществ, в особенности в обмене углеводов, все же инсулин является основным гормоном поджелудочной железы. Инсулин регулирует водный обмен в организме, облегчает переход глюкозы из крови в клетки, тормозит деятельность ферментов, расщепляющих гликоген в печени, стимулирует процессы синтеза гликогена, жиров и белков.

#### 4.6 Хромаффиновые железы

Хромаффинная ткань рыб является аналогом мозгового слоя надпочечников. Она происходит от клеток симпатической нервной системы и производит гормоны, являющиеся одновременно медиаторами нервных окончаний симпатических нервов. Хромаффиновые клетки круглоротых располагаются по сегментам вблизи аорты, кардинальных вен, сегментарных сосудов, а также в сердечной мышце. У хрящевых рыб они располагаются метамерно, в виде парных тел в каждом сегменте, с двух сторон позвоночника вдоль аорты (от проксимального края сердца до проксимального края почек). У костистых рыб эта ткань располагается в области задних кардинальных вен. Часто наблюдается включение хромаффинных клеток в интерреналовую ткань. Хромаффиновые клетки вырабатывают гормоны адреналин и норадреналин. Адреналин и норадреналин – это водорастворимые амины, образующиеся из аминокислоты тирозин. Промежуточным продуктом превращения тирозина в адреналин и норадреналин является дофамин. Выявлено, что дофамин так же, как адреналин и норадреналин, обладает гормональными свойствами. Адреналин, норадреналин и дофамин относят к группе катехоламинов, поскольку все три соединения можно рассматривать как производные катехолла (1,2-дигидробензола). У миног, акул и некоторых костистых рыб (каarp, сом, линь) в отличие от млекопитающих преобладающим является норадреналин. Органами-мишенями катехоламинов служат печень, скелетные мышцы и сердечно-сосудистая система. Под влиянием сенсорных воздействий, вызывающих у животного состояние тревоги, концентрация адреналина в крови может возрасти в 100 и более раз за время, исчисляемое секундами или минутами. Под действием адреналина сердечно-сосудистая система приводится в состояние готовности к экстремальной ситуации: ускоряется ритм сердца, увеличивается сердечный выброс крови, повышается кровяное давление. Кроме изменений в сердечно-сосудистой системе, адреналин стимулирует расщепление гликогена печени, тем самым увеличивая содержание глюкозы в крови и обеспечивая мышцы топливом, необходимым

для их интенсивной работы в анаэробных условиях. Такое состояние организма принято называть «состоянием готовности к борьбе или к бегству».

#### 4.7 Интерреналовые железы

Интерреналовая ткань рыб является аналогом корковой части надпочечников. Эти железы названы так потому, что у рыб кортикальная ткань расположена в области про- и мезонефроса (ренум-почка). У хрящевых рыб эта ткань расположена в интерреналовой железе, которая находится между почками. У костистых рыб интерреналовые клетки находятся в головной почке вокруг кардинальных вен (передняя интерреналовая железа). В задней части почек также имеется одно или несколько парных телец (задняя интерреналовая железа или тельца Станиуса). Из интерреналовой ткани выделено до 50 различных веществ стероидной природы, но не все из них обладают биологической активностью, многие являются предшественниками при синтезе гормонов. Кортикоиды или кортикостероиды делят на три основные группы. Первую группу составляют *глюкокортикоиды*, важнейшим представителем которых является *кортизол*. По эффекту воздействия кортизол аналогичен *инсулину*. Кортизол стимулирует процесс глюконеогенеза из аминокислот, способствует накоплению гликогена в печени, повышает уровень глюкозы в крови и снижает использование глюкозы в периферических тканях. Вторая группа гормонов коры надпочечников представлена *минералокортикоидами*. Важнейшим минералокортикоидом является *альдостерон*. Он способствует задержке в организме ионов натрия и выделению ионов кальция почками. Таким путем поддерживается водно-солевой баланс в организме. Стероиды, принадлежащие к третьей группе, занимают по своим свойствам промежуточное положение между глюко- и минералокортикоидами. Основным гормоном этой группы - *кортикостерон*. Кортизол, альдостерон и кортикостерон идентифицированы у рыб, у которых группа стероидных гормонов представлена достаточно широко. У круглоротых синтезируются кортизол и

кортикостерон, у хрящевых рыб – гидрокортизон и кортикостерон, у костистых рыб – гидрокортизон, кортизон, кортикостерон и 11-дезоксикортизон.

#### **4.8 Урофиз и ультимобранхиальные железы**

Каудальная нейросекреторная система (урогипофиз, или урофиз) расположена в хвостовом отделе спинного мозга костистых рыб и представлена крупными нейросекреторными клетками с толстыми отростками. В урофизе вырабатываются гормоны – уротензины, которые регулируют процесс осморегуляции, принимают участие в регуляции кровяного давления. У хрящевых рыб урофиз отсутствует.

Ультимобранхиальные железы могут быть парные и непарные, располагаются они по бокам пищевода, вырабатывают гормон – кальцитонин, регулирующий обмен фосфора и калия.

#### **4.9 Половые железы**

Подобно гормонам кортикоидам, *андрогены* (половые гормоны самцов) и *эстрогены* (половые гормоны самок) являются стероидами. У самцов половые гормоны вырабатываются в интерстициальных клетках семенника, у самок – в клетках фолликулярного эпителия.

Половые гормоны самок представлены эстрогенами и прогестероном. В крови они находятся в соединении с белком. Из эстрогенов наиболее активны эстрадиол и эстрон. Эстрогены определяют половой цикл, влияют на синтез белка и нуклеиновых кислот, обмен углеводов и пуриновых соединений. Прогестерон – гормон желтого тела - в организме самок служит предшественником как тестостерона, так и эстрадиола.

Из андрогенов наиболее активным является тестостерон. Эти гормоны во многом регулируют поведение самцов, появление брачного наряда, развитие гоноподий у некоторых живородящих рыб. Они ускоряют рост тканей и синтез белков, повышают интенсивность эритропоэза, усиливают кровоток в тканях. В низкой концентрации андрогены усиливают сперматогенез, а в более высокой –



тормозят. Введение андрогенов в корм рыб может ускорять их рост. Основные андрогенные гормоны – *тестостерон* и *андростерон* – стимулируют белковый синтез, рост мышечной ткани и костей, увеличение массы тела, усиливают процессы тканевого дыхания и накопления энергии. Считают, что все стероидные гормоны образуются из общего предшественника – холестерина, который в свою очередь синтезируется из ацетил-СоА. Использование половых гормонов позволяет менять пол рыб, т.е. превращать самцов в самок и наоборот.

### Вопросы для самоконтроля



1. Какие органы относят к железам внутренней секреции?
2. В чем заключаются физиологические функции гормонов?
3. Какие принципы положены в основу классификации гормонов по химическому строению?
4. В чем заключается «функциональная иерархия» действия гормонов?
5. Какие железы относят к нейросекреторным?
6. Какие процессы, подвержены влиянию гормонов гипоталамуса?
7. Какие физиологические изменения вызывает выброс в кровь инсулина?
8. В какой эндокринной железе находятся клетки Лангерганса?
9. Какая железа рыб является аналогом мозгового слоя надпочечников?
10. Какая железа рыб является аналогом корковой части надпочечников?
11. Какие железы вырабатывают адреналин?
12. Какие гормоны называют стероидными?
13. Какими гормонами представлены половые гормоны самок рыб?

## РАЗДЕЛ 5

### КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА РЫБ. КРОВЬ КАК ВНУТРЕННЯЯ СРЕДА ОРГАНИЗМА

---

---

Кровь вместе с лимфой и межклеточной жидкостью составляет внутреннюю среду организма, т.е. среду, в которой функционируют клетки, ткани и органы. Количество крови в организме рыб изменяется в зависимости от условий жизни, физиологического состояния, видовой принадлежности, возраста и составляет у костистых рыб в среднем 2-3% массы тела. У малоподвижных видов рыб крови не более 2%, у активных – до 5%. Кровь рыб делится на циркулирующую, протекающую по сосудам, и депонируемую, исключенную из кругооборота. Она поступает в общий кровоток при мышечной работе, повышении температуры тела, при стрессовых состояниях, кровопотерях, недостатке кислорода в воде. *Роль депо крови у рыб играют почки, печень, селезенка, жабры и мышцы.* Распределение крови по отдельным органам неодинаково. Так, например, в почках форели кровь составляет 60% массы органа, в жабрах – 57, в сердечной ткани – 30, в красных мышцах – 18, в печени – 14%.

Кровь рыб имеет ярко-красный цвет, специфический запах рыбьего жира, маслянистую консистенцию, солоноватый вкус. Кровь переносит питательные вещества и отработанные шлаки, а также гормоны, которые функционируют как химические посредники и транспортируются кровью от эндокринных желез к органам-мишеням. С помощью крови осуществляется транспорт кислорода.

#### 5.1 Компоненты плазмы крови

Химический состав крови постоянно изменяется, т.к. в ней содержится большое число разнообразных питательных веществ, промежуточных продуктов обмена, отработанных шлаков и неорганических ионов. Все компоненты крови можно разделить на 5 групп: вода; неорганические

компоненты, органические промежуточные продукты метаболизма, белки плазмы, форменные элементы крови (клетки).

*Белки плазмы крови.* Содержание белков в плазме крови подвержено значительным изменениям от 0,5 до 10,4%. Основные белки сыворотки крови – альбумины и глобулины – играют важную роль в поддержании коллоидно-осмотического давления крови, регулирующего содержание воды в плазме. Они придают вязкость плазме, имеющую значение для сохранения артериального давления. Белки крови могут служить источником аминокислот для синтеза белков других тканей, особенно в период голодания и созревания половых продуктов у рыб. С их помощью переносятся к тканям такие вещества, как липиды, некоторые гормоны, различные ионы. Фракция глобулинов включает иммуноглобулины, которые являются антителами и играют важную роль в иммунных реакциях. В благоприятные периоды жизни рыб содержание плазменных белков в крови выше, чем после голодания, зимовки, нереста и болезней. Так содержание в крови молоди карпа альбуминов и  $\beta$ -глобулинов находится в прямой зависимости от температуры воды. Кроме того, гипоксия, плохая кормовая база в водоемах также приводят к снижению содержания  $\alpha$ - и  $\beta$ -глобулинов. В благоприятных условиях при обильном питании отмечается рост концентрации белков в плазме крови за счет альбуминовой фракции. По обеспеченности организма рыбы альбуминами можно составить прогноз на выход сеголетков из предстоящей зимовки. Очевидно, что альбумины плазмы крови рыб выполняют функцию резерва пластического и энергетического материала, который используется организмом в условиях вынужденного голодания.

Свертывание крови является биологически важной защитной функцией белков крови. В основе свертывания крови лежат три взаимосвязанные фазы:

- 1) образование тромбопластина;
- 2) образование тромбина;
- 3) образование фибрина.

*Тромбопластин (тромбокиназа)* является ферментом, который образуется при разрушении тромбоцитов. Плазменный тромбопластин действует на белок плазмы – *протромбин*, который переходит в активную форму – *тромбин*. Тромбин катализирует превращение фибриногена (растворимая форма) в нерастворимую форму – *фибрин*. Фибрин участвует в образовании тромба. Тромб, состоящий из фибрина, форменных элементов и плазмы крови, закупоривает сосуд. Через несколько часов после ранения сгусток уплотняется, нити фибрина укорачиваются и сближают края раны. У рыб свертываемость крови очень высокая, в летнее время для этого необходимо лишь нескольких секунд. Помимо свертывающей системы в крови содержится система ферментов, препятствующих свертыванию крови, эти системы крови находятся в динамическом равновесии. Противосвертывающая система включает гепарин и гепариноподобные вещества, которые синтезируются печенью, а также *фибринолизин* и его активаторы. Гепарин и гепариноподобные вещества являются антикоагулянтами. Они препятствуют действию тромбина на фибриноген и благодаря этому тормозят образование фибрина. Фибринолизин способствует распаду части фибриногена плазмы и фибрина в сгустках крови.

Кроме типичных групп (альбумины, глобулины, фибриноген) в составе белков плазмы обнаруживаются и другие белки – гемоглобин, гаптоглобин. Из плазмы крови арктических видов рыб выделили группу гликопротеидов, играющих роль антифризов, т.е. веществ, препятствующих кристаллизации клеточной и тканевой воды и разрушению мембран. В крови содержится множество ферментов – фосфатазы, дегидрогеназы, трансаминазы и др.

## **5.2 Форменные элементы крови**

Среди клеток крови рыб различают три основных типа – эритроциты, лейкоциты и тромбоциты. У подавляющего числа видов рыб количество эритроцитов в тысячи раз превышает общее количество других клеточных элементов крови. У разных видов рыб, в связи с приспособлением к различным

условиям среды, имеются сильно выраженные различия в морфологии клеток крови. Кроме того, в крови рыб в отличие от высших позвоночных содержится много молодых форм клеток.

*Эритроциты.* Эритроциты рыб подобно эритроцитам высших позвоночных связывают с функцией переноса кислорода, в меньшей мере с транспортированием диоксида углерода. Зрелые эритроциты рыб крупнее, чем у теплокровных животных, имеют овальную форму и содержат ядро. Наличие ядра обуславливает их большую продолжительность жизни (до года), поскольку наличие ядра предполагает обновление структур клетки. Вместе с тем присутствие ядра в клетке снижает количество гемоглобина, что отражается на способности эритроцитов связывать кислород. Однако отсутствие эритроцитов в крови личинок угря, многих арктических и антарктических рыб позволяет предположить, что функции эритроцитов у рыб дублируются другими структурами.

У взрослых рыб форма эритроцитов эллиптическая, у молоди – округлая. В среднем количество эритроцитов в крови рыб в 5-10 раз меньше, чем в крови млекопитающих. Как правило, у пресноводных костистых рыб эритроцитов в 2 раза меньше чем, в крови морских рыб. Однако даже внутри одного вида возможны значительные колебания, которые могут быть вызваны как различными внешними факторами, так и физиологическим состоянием рыбы. В некоторых случаях общее количество гемоглобина в зимний период может снизиться на 20%. Однако при пересадке годовиков в нагульные пруды эритропоэз настолько активизируется, что показатели крови восстанавливаются до осеннего уровня за 10-15 дней нагула.

Характерной особенностью рыб является *полиморфизм эритроцитов* – одновременное присутствие в кровяном русле эритроцитарных клеток различной степени зрелости. Увеличение количества незрелых форм эритроцитов связано с сезонным усилением обмена веществ, кровопотерями, а также с возрастными и половыми особенностями рыб. Так, у производителей наблюдается 2-3-х кратное увеличение незрелых эритроцитов по мере

созревания гонад, достигающее 15% у самцов перед нерестом. В эволюции красных клеток крови рыб выделяют три этапа, каждый из которых характеризуется образованием морфологически довольно самостоятельных клеток – эритробластов, нормобластов (базофильных→ полихроматофильных→оксифильных) и собственно эритроцитов. Постоянное присутствие в крови незрелых форм эритроцитов свидетельствует о том, что гемопоэз у рыб протекает очень интенсивно.

*Лейкоциты* крови рыб представляют собой менее однородную по сравнению с эритроцитами группу клеток с большим разнообразием линейных размеров (4-20 мкм) и различной структурой ядра. Как правило, лейкоцитов в крови рыб больше, чем у млекопитающих. Фагоцитирующими формами являются моноциты и полиморфноядерные клетки (гранулоциты). На протяжении жизненного цикла лейкоцитарная формула значительно изменяется. Ухудшение условий содержания рыбы (гипоксия, бактериальная и химическая загрязненность водоема, голодание) приводит к увеличению фагоцитирующих форм. Во время нереста количество лимфоцитов также снижается, поэтому соотношение лейкоцитов увеличивается в пользу моноцитов и полиморфноядерных клеток.

Полиморфноядерные клетки присутствуют в крови рыб на разных стадиях зрелости. Родоначальником всех гранулоцитов следует рассматривать миелобласт. При созревании миелобласт переходит в промиелоцит, затем в миелоцит, метамиелоцит и палочкоядерный гранулоцит, который представляет собой дальнейший этап эволюции гранулоцитов. Сегментоядерный гранулоцит представляет конечную стадию созревания миелобласта, т.е. является наиболее зрелой клеткой гранулярного ряда крови рыб. Его отличительной особенностью является сегментированное ядро. Сегментоядерные клетки делят на нейтрофилы, эозинофилы, базофилы. Нейтрофилы – это основные фагоцитирующие клетки, быстро реагирующие на очаг воспаления, инфицированный микроорганизмами. Нейтрофилы являются довольно многочисленной группой клеток у рыб. Например, у карповых рыб их

количество составляет примерно 25% всех лейкоцитов крови. Это крупные (10-12 мкм) клетки с круглым или овальным ядром полиморфной структуры. Базофилы обнаружены в крови не всех рыб. В тех случаях, когда базофильные клетки удается обнаружить, их размеры составляют 10-15 мкм. Эозинофилы в циркуляторном русле обнаруживаются редко, но в кроветворных органах присутствуют постоянно. У некоторых морских рыб они составляют до 40% всех лейкоцитов крови. Отмечается скопление эозинофилов в очаге воспаления и рост их общего количества до 20% при стрессе.

Лимфоциты являются самой большой группой лейкоцитов рыб и составляют до 95% общего количества лейкоцитов. Они делятся на мелкие (4-8 мкм) и крупные (9-20 мкм) формы. Лимфоциты имеют очень крупное ядро, занимающее большую часть объема клетки. Полиморфизм клеток отмечается и у лимфоцитов рыб. Наименее зрелой клеткой лимфоидного ряда считают лимфобласт, который формируется из гемоцитобласта. Пролимфоцит представляет промежуточную стадию развития клеток лимфоидного ряда перед лимфоцитом. Лимфоциты легко мигрируют из кровеносной системы в лимфатическую систему и обратно. Возможно, этим объясняется неоднородность и противоречивость экспериментальных данных о количестве лимфоцитов в кровяном русле. Лимфоциты обнаружены в почках, селезенке, жабрах. Лимфоциты не способны к фагоцитозу, их функционально делят на две группы: В- и Т-клетки. В-лимфоциты вырабатывают антитела. Т-клетки обеспечивают связывание чужеродных антигенов.

Моноцитоидный ряд белой крови рыб представляют, по крайней мере, три типа довольно крупных (11-17 мкм) клеток. Моноциты составляют 0,1% общего количества крови. По достижении стадии зрелости через 48 ч они покидают циркуляционное русло и превращаются в макрофаги тканей. Монобласт является наименее зрелой клеткой этого ряда. Затем формируется промоноцит. Моноцит – наиболее зрелая клетка моноцитоидного ряда.

Тромбоциты. В организме рыб наблюдается большое морфологическое разнообразие и высокая изменчивость тромбоцитов. Выделяют четыре

морфологические формы тромбоцитов – шиловидную, веретенообразную, овальную и округлую. Ткань, производящая тромбоциты, у рыб не описана, есть основания полагать, что тромбоциты рыб образуются в селезенке. Основная функция тромбоцитов рыб – обеспечивать первый этап свертывания крови, т.е. образование тромбопластина. Однако функции тромбоцитов не ограничиваются только участием в этом этапе свертывания крови. Установлено, что при формировании тромба на третьем этапе свертывания крови цитоплазма тромбоцитов шнуруется с образованием сетчатой структуры, которая адсорбирует другие клетки крови, таким образом надежно защищая организм рыб от больших кровопотерь.

### **5.3 Кроветворение**

Форменные элементы крови постоянно разрушаются, и на смену им приходят другие клетки. Присутствие в крови незрелых форм эритроцитов и лейкоцитов свидетельствует о том, что гемопоэз у рыб протекает очень интенсивно. Кроветворение у рыб специфично не только по интенсивности, но и по локализации процесса. У рыб отсутствует красный костный мозг – основной орган кроветворения высших позвоночных, поэтому функцию гемопоэза выполняют другие органы. К ним относят почки, сердце, жабры, селезенку, образования лимфоидной ткани.

Наиболее активный гемопоэз у большинства происходит в почках. Селезенка рыб обеспечивает образование клеток эритроидного ряда. Поэтому селезенка функционально напоминает красный костный мозг высших позвоночных. Многие исследователи считают селезенку и органом лимфогранулопоэза. Однослойный плоский эпителий сердца рыб, расположенный внутри органа, также принимает участие в кроветворении, как и эндотелий кровеносных сосудов рыб. Наличие лимфоидных образований в слизистой пищеварительной трубке рыб позволяет связывать с кроветворением и желудочно-кишечный тракт.



Важную роль в процессе образования лейкоцитов играют тимус и лимфоидный орган. Тимус имеет различное расположение и морфологию у разных видов рыб. Так, например, у скатов он хорошо оформлен и расположен позади брызгальца. У щуки и угря тимус представлен уплотнением медиальной стенки жаберной полости. Лимфоидный орган представляет собой скопление лимфоидной ткани и располагается у костистых рыб за черепом, перед почками. Элементы лимфоидного органа заполняют пространства между позвонками и укрыты соединительной тканью. У осетровых рыб лимфоидный орган находится под крышей черепа. Он представляет собой парное, почти округлое образование. Жабры хрящевых и костистых рыб содержат клетки ретикулярного синцития, в которых всегда присутствуют все типы клеток крови. Поэтому жаберный аппарат за счет синцития, а также эндотелия кровеносной системы жабр также участвует в кроветворении у рыб.

### Вопросы для самоконтроля



1. В каких физиологических состояниях депонируемая кровь поступает в общий кровоток?
2. Какие физиологические функции выполняет кровь в организме рыб?
3. Охарактеризуйте фазы свертывания крови.
4. Какие соединения входят в противосвертывающую систему рыб?
5. Какими особенностями обладают зрелые эритроциты рыб?
6. Чем отличаются эритроциты рыб от эритроцитов теплокровных животных?
7. Какие лейкоциты относят к фагоцитирующим формам клеток?
8. Какие морфологические формы тромбоцитов встречаются у рыб?

## РАЗДЕЛ 6

### СИСТЕМА КРОВООБРАЩЕНИЯ РЫБ

---

---

Обмен веществ между кровью и другими тканями организма происходит в капиллярной сети. Отличаясь большой протяженностью и разветвленностью, она оказывает большое сопротивление току крови. Давление, необходимое для преодоления сопротивления сосудов, создается в основном сердцем – центральным органом кровообращения.

#### 6.1 Строение сердца

Строение сердца рыб проще, чем высших позвоночных. Вытянутое в горизонтальном направлении тело, небольшой объем крови, наличие только одного круга кровообращения дополнительно облегчают функции сердца у рыб. Сердце рыб имеет 4 отдела (полости): венозный синус, предсердие, желудочек и артериальную луковицу (у костистых) или артериальный конус (у пластинчатожаберных) (рис.9).

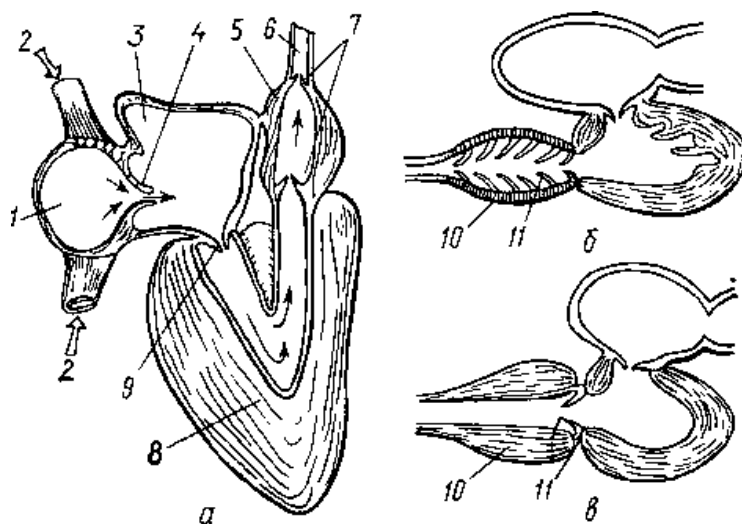


Рисунок 9 – Сердце рыбы (по Аминевой):

а – треска; б – акула; в – форель; 1 – венозный синус; 2 – впадение ювьеровых протоков; 3 – предсердие, или атриум; 4 – синусный канал; 5 – артериальный конус; 6 – аорта; 7 – полулунные каналы; 8 – желудочек, или вентрикулюс; 9 – атриовентрикулярный клапан; 10 – луковица аорты; 11 – клапаны луковицы аорты

У костистых рыб артериальная луковица представлена фиброзной тканью с губчатым строением внутреннего слоя, но без клапанов. У

пластинчатожаберных артериальный конус помимо фиброзной ткани содержит и типичную мышечную ткань, поэтому обладает сократимостью. Конус имеет систему клапанов, облегчающих одностороннее продвижение крови через сердце. Луковица аорты костистых является расширением аорты, она не имеет поперечнополосатых волокон, поэтому этот отдел не обладает способностью к самостоятельным сокращениям. Стенка луковицы эластична, внутренняя ее поверхность имеет губчатое строение, благодаря чему смягчается пульсирование и достигается равномерный ток крови

Стенка сердца состоит из трех слоев: внутреннего – эндокарда, среднего – миокарда и наружного – эпикарда. *Эндокард* представлен соединительной тканью, которая содержит коллаген, эластические и гладкомышечные волокна. Изнутри он покрыт клетками эндотелия. Со стороны эндокарда лежит губчатый слой, а над ним слой миокардиальных клеток – миоцитов. С внутренней поверхности сердца мышечный слой миокарда образует своеобразные перекладки трабекулы. Губчатый слой миокарда обеспечивается венозной кровью, а компактный слой получает артериальную кровь по артериям второй пары жаберных дуг.

Снаружи сердце покрыто соединительнотканной оболочкой – *перикардом*. Морфология перикарда имеет существенное различие у костистых и пластинчатожаберных. У костистых рыб перикард напоминает перикард наземных животных и представлен тонкой оболочкой. У пластинчатожаберных рыб перикард образован хрящевой тканью и представляет собой жесткую, но упругую капсулу. В этом случае во время диастолы в перикардиальном пространстве создается разрежение, что облегчает кровенаполнение венозного синуса и предсердия без дополнительных затрат энергии.

Ритмичная работа сердца обеспечивает периодическое изгнание крови в артериальную систему. Сокращение (систола) и расслабление (диастола) сердца составляют сердечный цикл. Сердечный цикл начинается с систолы предсердия, во время которой кровь переходит из предсердия в желудочек. Затем наступают диастола предсердия и систола желудочка. Когда кровь

переходит из предсердия в желудочек, давление в желудочке повышается, что приводит к закрытию атриовентрикулярных клапанов. Желудочек в это время представляет собой закрытую камеру. Мышца желудочка сокращается, тонус ее возрастает, а длина мышцы не меняется, так как кровь практически несжимаема. Такое сокращение, при котором растет тонус мышцы, а длина ее не меняется, называется *изометрическим*. Эта фаза называется фазой изометрического сокращения. При этом возрастает давление в полости желудочка, оно становится выше, чем в луковице аорты (или артериальном конусе у хрящевых рыб), открываются полулунные клапаны, кровь устремляется в луковицу аорты (или артериальный конус) и далее в аорту. Затем происходит сокращение артериального конуса, последовательное открытие его клапанов и переход крови в аорту. Вслед за тем начинается расслабление желудочка. Полулунные клапаны закрываются, так как давление крови в аорте выше, чем в желудочке. Стенка желудочка начинает расслабляться, тонус мышцы падает, длина ее не меняется – наступает *фаза изометрического расслабления*. Падает давление крови в желудочке. Открываются атриовентрикулярные клапаны, так как давление в предсердии стало выше, чем в желудочке, а во время диастолы предсердия из венозного синуса в предсердие поступала кровь – это фаза быстрого наполнения. Сердечный цикл заканчивается фазой медленного наполнения желудочка.

Регуляция сердечных сокращений осуществляется при помощи центральной нервной системы. Частота сердечных сокращений у рыб зависит от многих факторов (от вида рыбы, от возраста). Так у взрослого карпа частота сердечных сокращений составляет 30 ударов в минуту, у его личинки – 120 ударов в минуту. У радужной форели и электрического угря – 20-40 ударов в минуту. Из множества факторов внешней среды на частоту сердечных сокращений наибольшее влияние оказывает температура. Так, у камбалы при повышении температуры воды с 8 до 12°C частота сердечных сокращений возрастает в 2 раза (с 24 до 50 ударов в минуту), а у окуня – только с 30 до 36

ударов в минуту. На учащение или замедление ритма сердцебиения действуют многие гуморальные факторы.

## 6.2 Особенности кровообращения

У рыб один круг кровообращения. Центральным органом кровообращения у рыб является сердце. Сосуды, идущие к сердцу – вены, а сосуды, отходящие от сердца, – артерии. Самая крупная артерия называется *аортой*. У рыб имеется брюшная аорта, несущая кровь от сердца к жабрам, и спинная аорта, несущая кровь от жабр к остальным органам тела. С помощью сердца венозная кровь нагнетается в артериальную систему.

Наполнение сердца обеспечивается уже при диастоле желудочка, когда создается некоторое разрежение в перикардиальной полости и кровь пассивно заполняет венозный синус и предсердие. Систолический удар стабилизируется артериальной луковицей (у костистых рыб) или артериальным конусом (у хрящевых рыб), имеющих эластичную и пористую внутреннюю поверхность. Артериальный конус (или луковица аорты) соединяет сердце и артериальную систему и переходит в артериальный ствол, являющийся начальной частью брюшной аорты, которая отходит от сердца в направлении жабр (рис.10).

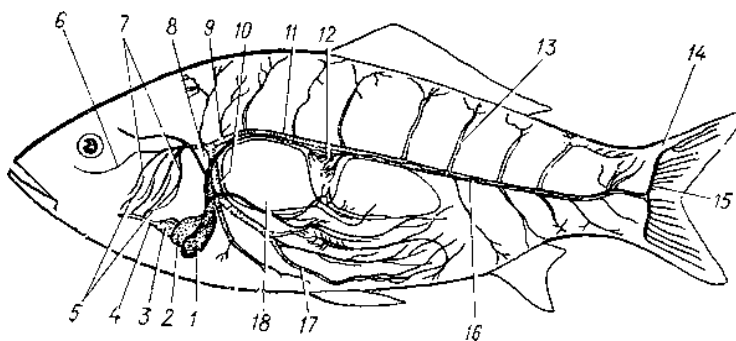


Рисунок 10 – Кровеносная система карпа:

- 1 – венозный синус; 2 – предсердие; 3 – желудочек; 4 – брюшная аорта; 5 – приносящие жаберные артерии; 6 – мандибулярная артерия; 7 – выносящие жаберные артерии; 8 – подключичная артерия; 9 – задняя кардинальная вена; 10 – чревная артерия; 11 – сшитая аорта; 12 – печеночная воротная вена; 13 – сегментарная артерия; 14 – хвостовая артерия; 15 – вена хвостового плавника; 16 – хвостовая вена; 17 – кишечная артерия; 18 – плавательный пузырь

Кровь поступает жабры по парным приносящим жаберным артериям. В жабрах они распадаются на более мелкие сосуды и затем на капилляры, которые, собираясь, образуют выносящие жаберные артерии. У костистых рыб в каждой жаберной дуге имеется одна приносящая и одна выносящая жаберная артерия, у хрящевых и двоякодышащих – одна приносящая и две выносящие. Выносящие жаберные артерии, сливаясь, образуют два корня аорты. Последние, соединяясь спереди и сзади, формируют головной круг, от которого спереди отходят артерии, питающие голову (сонные артерии), а сзади – спинная аорта. Мышцу сердца питает собственный сосуд, являющийся ответвлением выносящих сосудов.

Помимо сердца продвижению крови по сосудам способствуют и другие механизмы. Так, дорзальная аорта, имеющая форму прямой трубы со сравнительно жесткими (по сравнению с брюшной аортой) стенками, оказывает незначительное сопротивление току крови. Сегментарная, хвостовая и другие артерии имеют систему кармашковых клапанов, аналогичную тем, которые есть у крупных венозных сосудов. Эта система клапанов препятствует обратному току крови. Для венозного тока крови большое значение имеют также сокращения прилегающих к венам мышц, которые проталкивают кровь в кардиальном направлении. Венозный возврат и сердечный выброс оптимизируются мобилизацией депонированной крови. Наконец, движению крови способствуют механизм равномерного наполнения сердца и отсутствие резких колебаний сердечного выброса.

### Вопросы для самоконтроля



1. В чем заключаются особенности артериальной луковицы костистых рыб?
2. Какие особенности перикарда облегчают кровенаполнение венозного синуса и предсердия?
3. От каких факторов внешней среды зависит частота сердечных сокращений?

## **РАЗДЕЛ 7**

# **ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА. ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕЕ ДЫХАНИЕ РЫБ**

---

---

Не смотря на то, что концентрация растворенного в воде кислорода – достаточно неустойчивый показатель среды обитания, парциальное давление кислорода и углекислого газа в крови рыб стабильно и относится к жестким константам гомеостаза. Основная нагрузка в обеспечении организма рыб кислородом и удалении из него углекислого газа ложится на жабры. Помимо жабр у рыб в газообмене принимают участие кожа, желудочно-кишечный тракт, плавательный пузырь, специальные органы.

### **7.1 Жаберный газообмен**

Жабры – это органы, высокоспециализированные на газообмене в водной среде. Это компактная сильно васкуляризованная (богатая кровеносными сосудами) поверхность. Жаберная поверхность в 10-60 раз превышает площадь тела рыбы. Жаберный газообмен может быть эффективным только при постоянном токе воды через жаберный аппарат. Кислород переходит в капиллярное русло жабр по градиенту парциального давления, который у рыб составляет 40-100 мм рт. ст.

Самое совершенное строение жаберного аппарата характерно для костистых рыб. Снаружи расположена жаберная крышка, которая предохраняет жабры. Основой жаберного аппарата являются 4 пары жаберных дуг. На жаберных дугах располагаются пронизанные кровеносными сосудами жаберные лепестки, образующие дыхательную поверхность. Жаберные лепестки выполняют опорную функцию и непосредственного участия в газообмене не принимают. Поперечно жаберным лепесткам располагаются микроскопические жаберные лепесточки, которые покрыты густой сетью кровеносных капилляров и являются структурными элементами жабр как органов дыхания. Жаберные лепестки и лепесточки расположены очень тесно,

но благодаря малой скорости движения через них воды они не создают большого сопротивления току воды (рис. 7).

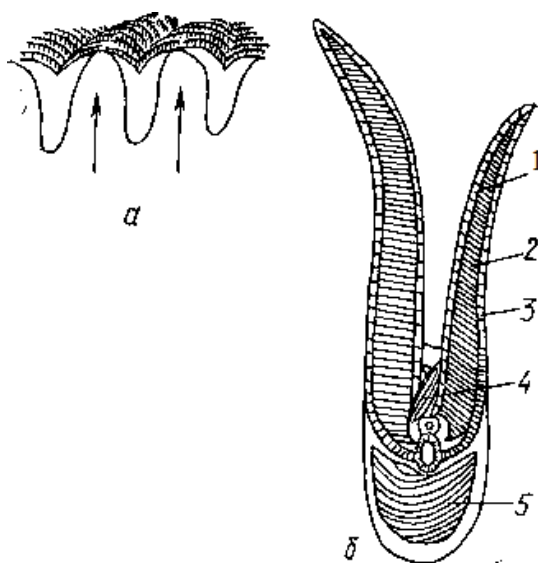


Рисунок 7 – Схема строения жаберного аппарата (по Аминевой):  
а – жаберная решетка; б – разрез жаберной дуги: 1 – приносящий сосуд;  
2 – опорная ткань; 3 – выносящий сосуд; 4 – лепестковая мышца;  
5 – жаберная дуга

Жаберные лепестки двух соседних жаберных дуг плотно прилегают друг к другу, образуя жаберную решетку, через которую прокачивается вода. Согласно расчетам, несмотря на большой объем работы по перемещению воды через жаберный аппарат (не менее  $1 \text{ м}^3$  воды на  $1 \text{ кг}$  массы рыбы в сутки), энергетические затраты невелики. Давление в ротовой полости почти всегда больше, чем в жаберной. Вода почти всегда течет в одном направлении через рот сквозь жабры к жаберным щелям. В работе этого насоса принимают участие два клапана – ротовой и жаберный. У быстроходных кефали и ставриды действует в основном ротовой насос, у них рот не закрывается, и дыхательные движения жаберных крышек отсутствуют. Такой тип вентиляции жабр называют «таранным»; он возможен только при больших скоростях перемещения в воде, а у медлительных придонных рыб (камбалы или сома) – жаберный насос.



Дыхательный цикл начинается с расширения ротовой полости с одновременным открыванием рта. Вода наполняет ротовую полость через рот. Жаберные лепестки работают как мягкий клапан, смыкаясь и почти не пропуская воду из жаберной полости в ротовую. Затем раздвигаются жаберные крышки, увеличивая объем жаберной полости, и вода устремляется в зону пониженного давления, проходя через жабры. Затем рот закрывается и ротовая полость сжимается, жаберные крышки сдвигаются, выгоняя воду через жаберные щели во внешнюю среду (рис. 8).

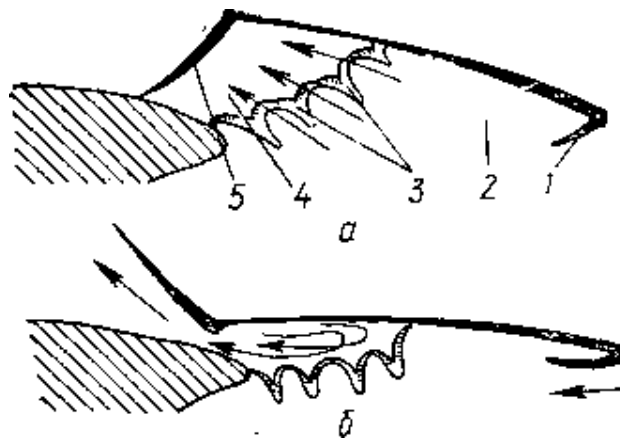


Рисунок 8 – Схема жаберного дыхания (по Аминевой):  
 а – вдох; б – выдох; 1 – ротовое отверстие; 2 – ротовая полость; 3 – жаберная дуга;  
 4 – жаберная полость; 5 – жаберная мембрана

Частота дыхательных движений у рыб зависит от многих факторов, но наибольшее влияние на этот физиологический показатель оказывают два – температура воды и содержание в ней кислорода. Когда жаберный механизм не справляется с задачей адекватного газообмена, включаются другие вспомогательные механизмы.

## 7.2 Кожное дыхание

Слизистая поверхность кожи рыб играет значительную роль в дыхании. Этот тип дыхания имеет существенное значение для видов, ведущих малоподвижный образ жизни в условиях низкого содержания кислорода или на короткое время покидающих водоем (угорь, илистый прыгун, сомы). Кожное

дыхание у некоторых видов рыб может быть основным механизмом газообмена. Так, например, у взрослого угря кожное дыхание достигает 60% общего объема газообмена. У большинства взрослых рыб доля кожного дыхания колеблется от 3 до 24%, поэтому соотношение площади кожных капилляров и капилляров жабр варьирует в широких пределах – от 3:1 (у вьюна) до 10:1 (у карпа). Интенсивность кожного газообмена во многом определяется морфологией кожи. Площадь кровеносных сосудов кожи у разных видов костистых рыб составляет от 0,5 до 1,5 см<sup>2</sup>/г живой массы.

Важную роль в процессе газообмена играет кожная слизь, в составе которой обнаружен гемоглобин и фермент карбоангидраза. Интенсивность кожного дыхания возрастает при повышении температуры воды, так как с ростом температуры усиливается обмен веществ и снижается растворимость в воде кислорода. В некоторых случаях кожное дыхание может обеспечивать жизнедеятельность рыб вне воды, так как на воздухе жабры слипаются и их роль в дыхании значительно уменьшается.

### **7.3 Перенос газов кровью**

У рыб транспортные функции крови реализуются за счет высокого сродства гемоглобина к кислороду, высокой растворимости газов в плазме крови, химической трансформации углекислого газа в карбонаты и гидрокарбонаты.

Белком, транспортирующим кислород в крови рыб, является гемоглобин. У подавляющего большинства рыб газообмен без гемоглобина практически не возможен. Потребность рыб в кислороде значительно меньше при низких температурах воды, когда растворимость газов в плазме крови повышается. Растворенный в плазме кислород связывается гемоглобином, однако насыщение крови углекислотой может значительно снизить кислородную емкость крови рыб (более чем в 2 раза).

Гемоглобин рыб может быть чувствительным и нечувствительным к кислой среде. Чувствительный к кислой среде гемоглобин при понижении pH

крови утрачивает способность связывать кислород. Нечувствительный к кислой среде гемоглобин не утрачивает способность связывать кислород при понижении рН. Для рыб наличие такого гемоглобина имеет особое значение, так как их мышечная активность в условиях хронической гипоксии сопровождается поступлением в кровь молочной кислоты. У некоторых арктических и антарктических видов рыб гемоглобин в крови отсутствует. В определенных условиях с транспортированием газов справляется плазма.

Роль гемоглобина в переносе углекислого газа в виде *карбгемоглобина* невелика. Расчеты показывают, что гемоглобин переносит не более 15% углекислого газа, образующегося в результате обмена веществ рыбы. Основной транспортной системой для переноса углекислого газа является плазма крови. Попадая в кровь из клеток, углекислый газ вследствие его ограниченной растворимости создает повышенное парциальное давление в плазме и таким образом должен тормозить переход газа из клеток в кровяное русло, но этого не происходит, т.к. в плазме под влиянием фермента *карбоангидразы* эритроцитов осуществляется реакция:



За счет этого парциальное давление углекислого газа у клеточной мембраны со стороны плазмы крови постоянно снижается, и диффузия углекислого газа в кровь протекает равномерно. Образующийся гидрокарбонат-ион вместе с кровью поступает в жаберный эпителий, который также содержит карбоангидразу, поэтому в жабрах происходит преобразование гидрокарбонатов в углекислый газ и воду. Далее  $\text{CO}_2$  из крови диффундирует в омывающую жабры воду. Протекающая через жаберные лепестки вода контактирует с жаберным эпителием не более 1 с, поэтому градиент концентрации углекислого газа не изменяется, и он с постоянной скоростью покидает кровеносное русло. Примерно по такой же схеме происходит удаление углекислого газа и в других органах дыхания.

#### **7.4 Кишечное дыхание**

В экстремальных условиях (гипоксия) кишечное дыхание используется многими видами рыб. При этом, как правило, длина кишки увеличивается. У таких рыб (сомик, пескарь) воздух заглатывается и перистальтическими движениями кишечника направляется в специализированный отдел. В этой части желудочно-кишечного тракта стенка кишки приспособлена к газообмену, как за счет гипертрофированной капиллярной сети, так и за счет наличия респираторного цилиндрического эпителия. Пузырьки атмосферного воздуха в кишке находятся под давлением, что повышает коэффициент диффузии кислорода в кровь.

Кишечное дыхание широко распространено у американских сомиков. В связи с развитием кишечного дыхания длина кишечника увеличивается. Так, у броняка длина кишечника в 22-'28 раз больше длины тела. Пищеварение происходит в переднем отделе кишечника, стенка среднего и заднего отделов изменяется, в которых пищеварительные железы исчезают, а капилляры и цилиндрические респираторные эпителиальные клетки развиваются в большом количестве. Экскретируемые вещества обволакиваются слизью и быстро удаляются. Воздух выпускается через анальное отверстие или ротовую полость.

#### **7.5 Роль в газообмене плавательного пузыря**

Плавательный пузырь не только обеспечивает рыбе плавучесть, но и играет определенную роль в газообмене. Он бывает открытым (лососевые) и закрытым (карп). Открытый пузырь связан воздушным протоком с пищеводом, и его газовый состав может быстро обновляться. В закрытом пузыре изменение газового состава происходит только через кровь. В стенке плавательного пузыря имеется особая капиллярная система, которую принято называть «газовой железой». Капилляры железы образуют круто изогнутые противоточные петли. Противоточный механизм кровотока в газовой железе приводит к тому, что кислород плазмы крови диффузно проникает в полость

пузыря. Таким образом, пузырь создает запас кислорода, который используется организмом рыбы в неблагоприятных условиях.

### **7.6 Другие органы газообмена**

Органы газообмена могут быть представлены лабиринтом (гурами, лялиус, петушок), наджаберным органом (рисовый угорь, арапаима, змееголов), легкими (двоякодышащие), ротовым аппаратом (окунь ползун). *Наджаберный орган* имеется у рисового угря, и у некоторых других рыб. Этот орган образован выпячиванием глотки. Его покрывает слизистая оболочка с хорошо выраженной сетью капилляров. Рыба, набирает в ротовую полость воздух и пропускает его в наджаберный орган, где и происходит газообмен. *Лабиринтовый орган* образуется в результате выпячивания жаберной полости. В полости этого органа располагаются костные пластинки, образующие своеобразный лабиринт, покрытый слизистой оболочкой с многочисленными капиллярами.

Принцип газообмена в этих органах такой же, как в кишке или в плавательном пузыре. Морфологическая основа газообмена в них – это видоизмененная система капиллярного кровообращения и утончение слизистых оболочек. Функционально с органами дыхания связаны *псевдобранхии* (ложножабра) – особые образования жаберного аппарата. Они не участвуют в обмене кислорода. Однако наличие большого количества карбоангидразы на мембранах псевдобранхии допускает участие этих структур в регуляции обмена углекислого газа в пределах жаберного аппарата. С псевдобранхиями связана так называемая сосудистая железа, расположенная на задней стенке глазного яблока и окружающая зрительный нерв. Сосудистая железа имеет сеть капилляров, напоминающую таковую в газовой железе плавательного пузыря. Сосудистая железа обеспечивает снабжение сильно насыщенной кислородом кровью сетчатки глаза при максимально низком поступлении в нее углекислого газа.

Обитание в водоемах с низким содержанием кислорода в воде выработало у многих видов рыб способность использовать для дыхания кислород воздуха. Один из способов использования кислорода воздуха состоит в захватывании ртом воздушных пузырьков, аэрации этими пузырьками воды, находящейся в ротовой полости, и пропускании воды, обогащенной кислородом, через жабры.

### Вопросы для самоконтроля



1. Какие рыбы имеют наиболее совершенное строение жаберного аппарата?
2. Опишите стадии дыхательного цикла у рыб.
3. Какую роль играет гемоглобин рыб в переносе углекислого газа?
4. Какие реакции катализирует карбоангидраза эритроцитов?
5. Каким образом транспортируются газы у рыб, не содержащих в крови гемоглобин?
6. Какую функцию в газообмене выполняют жаберные лепестки?
7. В каком направлении вода проходит через жабры рыб, через рот к жаберным щелям или наоборот?
8. Какой тип вентиляции жабр называют «таранным»?
9. Назовите факторы, от которых может зависеть частота дыхательных движений рыб.
10. Для каких рыб кожное дыхание становится основным?
11. Какую роль в газообмене играет плавательный пузырь?
12. В каких случаях интенсивность кожного дыхания возрастает?
13. В каких случаях используется кишечное дыхание?
14. Можно ли к органам дыхания отнести лабиринт?

## РАЗДЕЛ 8

### ОСМОРЕГУЛЯЦИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ КОСТИСТЫХ, МОРСКИХ И ХРЯЩЕВЫХ РЫБ

---

---

*Осморегуляцией называют совокупность процессов, происходящих в живом организме, направленных на поддержание постоянного осмотического давления.* Принципиальное отличие рыб от наземных животных заключается в том, что рыбы постоянно контактируют с внешней водной средой. Поэтому диффузия воды и растворенных в ней веществ через тканевые барьеры является значимым явлением в жизни рыб. С одной стороны обитание в водной среде облегчает рыбам выведение из организма азотистых продуктов обмена, а с другой – требует непрерывного поддержания осмотического и солевого гомеостаза. Так как элементный состав внутренней среды рыб не соответствует элементному составу окружающей водной среды, то почти всегда существует градиент диффузии для химических веществ. Необходимо также учитывать, что рыбы имеют значительную, легко проницаемую для растворенных веществ жаберную поверхность.

Не смотря на то, что условия водной среды обитания рыб очень разнообразны, диапазон осмотических концентраций их организма значительно меньше. Осмотическое давление крови у пресноводных костистых рыб значительно меньше, чем у морских костистых рыб и пластинчатожаберных. Так осмотическое давление крови пресноводных рыб равно в среднем 6 атм (1 атм=10<sup>5</sup> Па), что эквивалентно солёности воды в 6-7‰, у морских костистых рыб осмотическое давление крови 9 атм (7-8‰), а у акул – до 26 атм (36‰). В то время как осмотическое давление пресной воды в среднем составляет 0,3 атм, а морской 24 атм. Важно обратить внимание, что разные виды рыб обладают различной устойчивостью к изменениям солёности. Некоторые рыбы (фундулюс, тилапия, колюшка) несколько раз в год могут перемещаться из пресной воды в морскую, в то время как другие рыбы с трудом переносят малейшие изменения солёности. Например, рыбы из рода

морских чертей погибают при нарушении осморегуляции даже в среде с привычной соленостью. Многие пресноводные рыбы переносят значительное осолонение воды. В солоноватых водах Балтийского, Каспийского и Азовского морей водятся типичные пресноводные рыбы, размножение которых происходит только в пресной воде (сазан, судак, лещ). Для целой категории рыб смена среды обитания является нормой и даже необходимостью. Это проходные рыбы, такие как осетровые, лососевые, угри и др. Многие морские рыбы способны переносить значительное опреснение.

Как правило, кожа рыб трудно проницаема для воды и солей, поэтому основной приток осмотической воды происходит в жабрах – это один из основных путей осморегуляции. Уменьшение дыхательной поверхности жабр и кровотока через жабры приводит к уменьшению осмотического градиента. Если организм рыбы, стремясь ликвидировать кислородную недостаточность, увеличивает дыхательную поверхность и кровоток через жаберные лепесточки, осмотический градиент в жабрах увеличивается, и это требует усиления осморегуляции организма. Так, гипоксия у пресноводных рыб и сопровождающая ее одышка, неизбежно приводят к поступлению в кровь через жабры избыточных количеств воды. Особенно велико обводнение тканей рыб в случае удушья.

Солевой гомеостаз рыб регулируется нейрогуморальным путем. При изменении осмотического давления крови или межклеточной жидкости осморцепторы, располагающиеся в кровеносных сосудах, на слизистых жабр и ротовой полости, генерируют импульсы, которые передаются в нервные центры. Их возбуждение приводит к активизации гипоталамо-гипофизарного механизма. При этом осуществляется управление потреблением воды и солей (или их выделением) осморегулирующими органами (нефридиями, почками, солевыми железами). Непосредственно на проницаемость мембран, через которые осуществляется транспортирование электролитов и воды, влияют гормоны соматотропин, пролактин, вазопрессин, окситоцин, кортизол. Обводнению тканей способствует гормон роста – соматотропин, участвующий



во многих процессах жизнедеятельности организма. Антидиуретическим действием также обладают гормоны вазопрессин, окситоцин, вазотоцин. Вызывая сужение сосудов, эти гормоны уменьшают мочевыделение и способствуют задержке жидкости в организме. Удерживанию в организме ионов натрия способствует пролактин и кортизол.

Процессы осморегуляции морских и пресноводных костистых рыб отличны друг от друга. Основное отличие заключается в том, что пресноводные костистые рыбы находятся в среде, гипотоничной по отношению к жидкостям их организма. Таким образом, угрозой гомеостазу создает непосредственно вода, а не электролиты. В ходе пассивного транспорта вода диффундирует в организм рыб, обитающих в пресной воде. В такой среде обитания естественные процессы направлены на обводнение организма и его обессоливание, поэтому *работа органов осморегуляции пресноводных рыб направлена на удержание в организме солей и удаление из него избытка воды.* Важная роль в этих процессах принадлежит почкам, которые у пресноводных рыб имеют высокую эффективность реабсорбции электролитов. Почки пресноводных рыб хорошо развиты и выделяют значительные количества мочи. В среднем объем мочи составляет приблизительно 100-400 мл/кг массы тела рыбы в сутки. В процессе прохождения мочи через почечные каналы значительная часть ионов  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$  реабсорбируется. Вместе с водой через почки удаляется основное количество двухвалентных ионов. Моча пресноводных рыб является гипертоничной по отношению к среде обитания и гипотоничной по отношению к крови.

Организм морских рыб постоянно обезвоживается в результате диффузии воды во внешнюю среду через жаберную поверхность. Для компенсации потерь воды им приходится заглатывать морскую воду. С водой в организм поступает большой избыток натрия, хлора, магния, кальция, калия, сульфат-ионов. Возникает необходимость выведения из организма их избытка. Слизистая желудочно-кишечного тракта избирательно абсорбирует только воду и одновалентные ионы натрия, калия, хлора. Почки морских костистых рыб

выделяют в основном двухвалентные катионы (магний, кальций, марганец и пр.) и анионы (сульфат-ион, фосфат-ион). Выведение воды из организма морских рыб не требуется, наоборот, необходимо ее сохранение. Поэтому в организме морских костистых рыб образуется мало первичной мочи и еще меньше вторичной. Костистые рыбы, живущие в море, постоянно или временно выделяют в 10 раз меньше мочи, чем пресноводные костистые рыбы. Около 5-10 мл/кг массы тела в сутки. Моча морских костистых рыб представляет собой в 2-3 раза менее концентрированный раствор солей, чем морская вода. *Отличительная особенность морских рыб заключается в том, что ионы натрия и хлора выводятся во внешнюю среду жабрами.* Слизистая жаберного аппарата рыб включает в себя сеть специфических клеток ("хлоридные" клетки), которые экскретируют во внешнюю среду избыток ионов хлора и натрия.

В совершенно особом положении находятся хрящевые рыбы, в частности акулы. Благодаря высокой концентрации в крови азотистых веществ (до 5%) – мочевины и триметиламинооксида – осмотическое давление их внутренней среды приблизительно такое же, как и морской воды, а нередко немного выше (26 атм против осмотического давления в 24 атм в морской воде). Это создает условия для свободного проникновения воды из внешней среды в межклеточную жидкость и кровь. Поэтому *хрящевым рыбам не приходится заглатывать воду.* В этом отношении они подобны пресноводным рыбам. Акулы выделяют мочи больше, чем морские рыбы, но меньше, чем пресноводные (около 25 мл/кг массы тела в сутки). При этом их моча имеет довольно высокую осмотическую концентрацию, поскольку акулам приходится выводить из организма соли, диффундирующие через жаберную поверхность в кровь. Следует подчеркнуть, что, хотя общая осмотическое давление плазмы акул выше, чем морской воды, концентрация солей в плазме вдвое ниже, чем в морской воде. Для поддержания гомеостаза акулы имеют специальный орган – ректальную железу, через которую избыток солей выводится в клоаку.

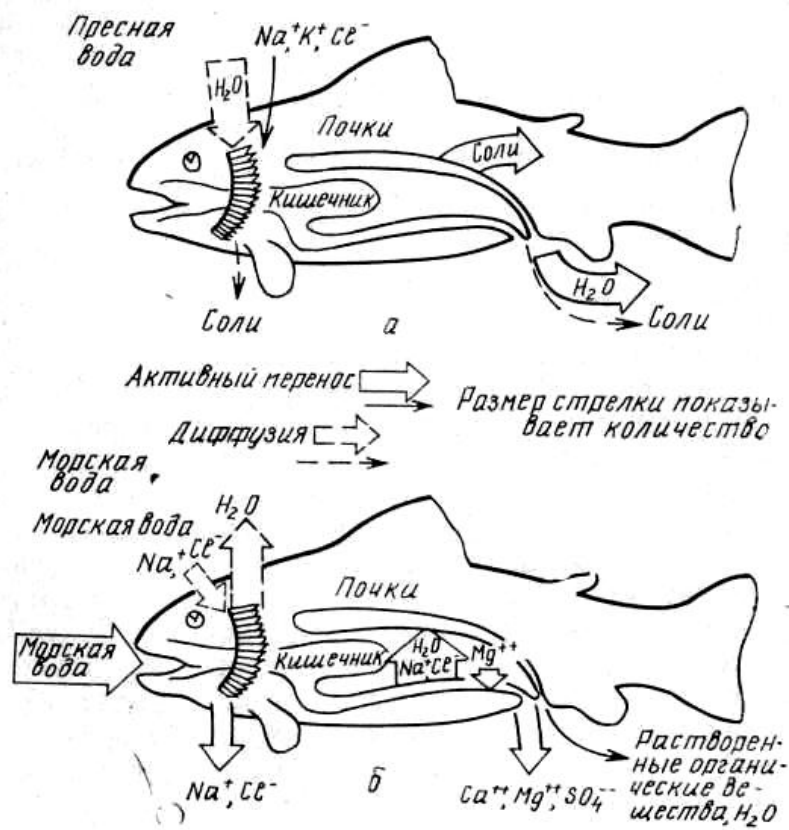


Рисунок 11 – Основные пути движения воды и солей в процессе осморегуляции у костистых рыб (Wedemeyer)

Таким образом, механизм осморегуляции называют *гиперосмотическим*, когда осмотическое внутренне давление жидкости больше, чем во внешней среде, и *гипоосмотическим*, если внутреннее давление жидкости меньше внешнего. При гиперосмотическом механизме избыток воды выводится в основном почками в составе мочи. При гипоосмотическом механизме недостаток воды компенсируется в результате потребления богатой солями воды, а избыток солей выводится из организма. *Все пресноводные животные и морские хрящевые рыбы имеют гиперосмотическую регуляцию. Гипоосмотический механизм используется морскими костистыми рыбами.* Эффективность осморегуляции обеспечивается взаимодействием нескольких физиологических систем – выделительной, дыхательной, пищеварительной, нервной и гуморальной.



### Вопросы для самоконтроля

1. Дайте определение понятию «осморегуляция».
2. Какими физиологическими системами обеспечивается эффективность осморегуляции рыб?
3. Отличается ли осмотическое давление крови морских костистых рыб и пластинчатожаберных?
4. Через какой орган осуществляется основной приток осмотической воды в организм рыб?
5. Как влияет уменьшение дыхательной поверхности жабр на осмотическое давление крови?
6. В организме каких костистых рыб образуется больше мочи, у морских или пресноводных?
7. Как называют специальные клетки жаберного аппарата рыб, которые способны выделять (или поглощать) ионы натрия?
8. Как влияет гормон соматостатин на осморегуляцию?
9. Как влияет гормон вазопрессин на осморегуляцию?
10. Как называется механизм осморегуляции при котором избыток воды выводится из организма почками?
11. Каким термином называют примитивную туловищную почку рыб?
12. Какой механизм осморегуляции имеют морские костистые рыбы?
13. В чем заключается принципиальное отличие осморегуляции морских и пресноводных костистых рыб?
14. У каких костистых рыб осмотическое давление крови меньше, у морских или пресноводных?
15. Чем объясняется столь высокое осмотическое давление крови хрящевых рыб?

## РАЗДЕЛ 9

### ПРИЕМ КОРМА И ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

#### РЫБ

---

---

Эволюционное влияние характера питания на строение желудочно-кишечного тракта рыб проявляется, главным образом, на уровне ротового аппарата, головной кишки и туловищной кишки.

#### 9.1 Прием корма

У всех рыб характер питания меняется с возрастом. Период перехода личинок рыб на самостоятельное питание зависит как от запаса желтка, так и от их видовой принадлежности. Продолжительность перехода на самостоятельное питание изменяется от нескольких дней до нескольких недель после выхода из икринки. На ранних стадиях развития пищей молоди рыб являются микроскопические водоросли и простейшие. Затем наступает переход на питание более крупными организмами, в основном представителями планктона: коловратками, ракообразными и только в дальнейшем происходит разделение взрослых рыб на растительноядных, мирных животнойядных и хищных.

Принято считать, что растительноядные рыбы питаются, в основном, водными растениями, животнойядные – беспозвоночными, а хищные употребляют в пищу других позвоночных животных. Важно отметить, что это деление условно. Так мирные животнойядные рыбы могут питаться молодью, иногда даже своей собственной.

*Способы питания рыб.* Некоторые виды берут корм преимущественно с поверхности воды, большинство рыб питается в средних слоях, некоторые виды собирают корм со дна либо находят его в грунте и донных отложениях. Особыми приемами добывают пищу хищники. Способ питания рыб во многом влияет на форму тела и устройство органов питания, с помощью которых добывается пища. Рыбы, питающиеся у поверхности воды, имеют удлиненное

тело, прямую линию спины и расположенный кверху рот, что дает им возможность, маневрируя, мгновенно схватывать опустившееся на воду насекомое. Для рыбы придонного питания характерно прямое брюшко, облегчающее движение по грунту, а также обращенный книзу рот, снабженный усамы, которые играют роль чувствительных осязательных органов, необходимых для обнаружения корма. У рыб, в рацион которых входят в основном водоросли, нижняя губа широкая, превращенная в пластинчатый скребок, которым они старательно счищают с растений водорослевый покров.

*Прием пищи.* Количество и потребности рыб в пище отражаются на их поведении. При недостатке пищи проявляется внутривидовая и межвидовая борьба за корм. В природных условиях при разнообразии корма и значительном его рассредоточении периодичность приема пищи у разных рыб неодинакова. Необходимо отметить, что у одних и тех же видов рыб количество потребляемого корма изменяется и зависит от возраста, его качества, сезона года, физиологического состояния, сосредоточения кормящихся рыб.

## **9.2 Особенности пищеварительной системы и типы питания**

Пищеварительная система рыб начинается глоточной областью, которая переходит в короткий пищевод. Ширина пищевода зависит от способа питания рыб. Пищевод без какой-либо особой границы переходит в желудок (или, у безжелудочных рыб, в кишечник). Желудок может быть продольного типа с входом и выходом на противоположных сторонах (щука) или U-образного типа с входом и выходом, направленными вперед (окунь). Передняя часть желудка часто называется *кардиальной*, а задняя – *пилорической*, или *привратниковой*. При наполнении желудка происходит его растяжение в дистальном направлении. У рыб семейства карповых (каarp, карась, плотва и т.д.), губановых (черноморская зеленушка), морских собачек и некоторых других желудок отсутствует. У таких рыб роль накопителя играет передний отдел кишечника, который может растягиваться, хотя и не так сильно, как желудок (рис.6).

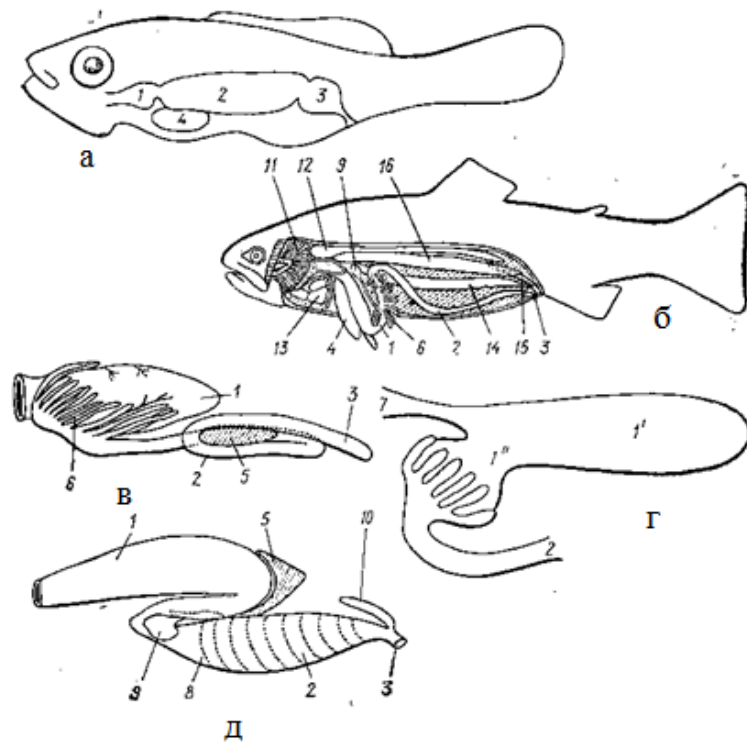


Рисунок 6 – Пищеварительная система рыб, имеющих желудок (по Аминева):

а – личинки морского карася; б – радужная форель; в – морской судак; г – кефаль; д – акула; 1 – желудок; 1' – растяжимая часть желудка; 1'' – мускулистый желудок; 2 – кишечник; 3 – прямая кишка; 4 – печень; 5 – селезенка; 6 – пилорические придатки; 7 – пищевод; 8 – спиральная складка; 9 – желчный пузырь; 10 – ректальная (солевая) железа; 11 – жабры; 12 – почки; 13 – сердце; 14 – гонады; 15 – мочевого пузырь; 16 – плавательный пузырь

В переднем отделе кишечника карпа имеется 7-8 продольных складок, способствующих его растяжению. Слизистая желудка выстлана однослойным цилиндрическим эпителием и снабжена многоклеточными трубчатыми железами, секретирующими обильный желудочный сок. Под действием желудочного сока происходит превращение пищи в жидкую кашу – химус. Опорожнение желудка происходит под действием мышечных сокращений его стенок. Желудок отделяется от кишечника сфинктером. Пища проталкивается через сфинктер привратника в кишечник. Кишечник заканчивается анальным отверстием. Кроме пищеварительного тракта к пищеварительной системе имеют непосредственное отношение пищеварительные железы – поджелудочная, или панкреас, и печень. В зависимости от особенностей пищеварительной системы выделяют 5 типов питания рыб:

- 1) лососевый – стенка желудка тонкая, имеется от 80 до 400 пилорических придатков;
- 2) окуневый – толстостенная глотка; цилиндрический желудок, имеется только 3 пилорических придатка.
- 3) щуковый – толстостенный пищевод, удлинённый желудок, печень вытянута в соответствии с геометрией тела;
- 4) карповый – пищеварительный тракт имеет вид тонкой трубки, которая образует несколько петель, желудка нет, но передний отдел кишки расширен;
- 5) угревый тип – узкий мускульный пищевод окружен печенью.

Имеются существенные видовые различия в интенсивности секреции и химической реактивности секретлируемых продуктов в разных участках пищеварительной системы. Так у большинства рыб в ротовой полости обнаруживается секрет, представленный только слизью. Главное назначение такого секрета – защита эпителия и вкусовых рецепторов. Чем грубее пища, составляющая обычный рацион рыбы, тем более развит секреторный аппарат. Так, у рыб, питающихся кораллами (скарловые рыбы), отмечается интенсивная секреция слизи в ротовой полости, которая способствует проглатыванию кораллов. Слизь может накапливаться также и в слизистой оболочке пищевода, который имеет множественные борозды и складки, что облегчает движение пищевого комка из ротовой полости после проглатывания. Наиболее характерным признаком большинства хищных рыб является наличие хорошо развитого мускульного желудка и связанного с ним пепсиногенного пищеварения.

### **9.3 Типы пищеварения**

По механизму действия ферментов на субстрат, локализации энзимов в пищеварительной трубке, отношению пищеварения к клеточным мембранам и транспортным системам различают три типа пищеварения:



- 1) внеклеточное (полостное, дистантное);
- 2) внутриклеточное;
- 3) мембранное.

*Внеклеточное пищеварение* протекает в специальных полостях. За счет этого процесса происходит начальный этап деструкции биополимеров при помощи эндогидролаз. Основными особенностями такого пищеварения являются наличие водных растворов, произвольная ориентация активных центров ферментов к субстрату, вероятностный характер распределения ферментов в полостях. Полостное пищеварение эффективно по отношению к крупным молекулам. Однако его эффективность по отношению к олигомерам невелика. Недостатком внеклеточного пищеварения является разобщенность продуктов гидролиза и транспортных систем. Следует обратить внимание, что полостное пищеварение связано с мембранным. Эти два процесса не являются разобщенными, однако их взаимоотношения изучены недостаточно.

*Внутриклеточное пищеварение* подразделяется на два типа. Первый тип внутриклеточного пищеварения реализуется за счет транспортирования небольших молекул через клеточные мембраны и последующего гидролиза ферментами цитоплазмы (например, пептидов). Второй тип пищеварения связан со специализированными клеточными вакуолями, которые могут постоянно находиться в протоплазме, либо образовываться на определенное время, например, при фагоцитозе, пиноцитозе или микропиноцитозе.

*Мембранное (контактное) пищеварение* осуществляется, в основном, протеолитическими, липолитическими и гликолитическими ферментами, которые зафиксированы на поверхности микроворсинок, имеют строгую ориентацию и высокое сродство к олиго- и полимерам. Как правило, это сложные белки – гликопротеины, содержащие углеводный компонент (гликокалекс), в зоне которого расположен активный центр фермента. При мембранном (контактном) пищеварении обеспечивается немедленное транспортирование продуктов гидролиза.

Соотношение интенсивности мембранного и полостного пищеварения не равнозначно у различных видов рыб, изменяется по сезонам и зависит от состава кормовой базы. У хищных рыб кишечник короче и желудочно-кишечный тракт в целом имеет меньшие объем и площадь всасывания, поэтому мембранное пищеварение для хищников имеет большее значение.

*Симбиотическое пищеварение.* Общее количество микроорганизмов в пищеварительной системе рыб колеблется в широких пределах, носит сезонный характер и зависит от состава пищи. Пик микробиологической обсемененности. Присутствие микрофлоры в желудочно-кишечном тракте увеличивает протеолитическую и обуславливает целлюлозолитическую и хитиназную активность химуса. Микробная масса может являться источником белка в питании рыб. Представители микрофлоры органов пищеварения некоторых видов рыб способны к фиксации молекулярного азота. Азотфиксация микроорганизмов увеличивается в ряду: щука → карп, лещ, плотва → растительноядные рыбы. Значительна роль микрофлоры в синтезе витаминов. Так около 50 % потребности рыб в витаминах обеспечивает микробный синтез.

#### **9.4 Пищеварение в желудке**

Растяжение стенок желудка приводит к возбуждению пищеварительных центров в центральной нервной системе. Обратный сигнал поступает к желудку по блуждающему нерву. Хотя функционирование желудка рыб и находится под нейрогуморальным контролем, как и у других животных, его секреторные функции существенно отличаются от таковых функций у наземных теплокровных животных. В регуляции секреции значительную роль играет эндокринная система желудка, которая посредством гастрин, гистамина, ацетилхолина стимулирует секрецию желудочного сока. Ацетилхолин, не только играет роль нейромедиатора в синапсах, он обладает способностью возбуждать секреторные клетки желудка и тем самым стимулирует выделение гастрин и вызывает усиление синтеза гистамина.

Гастрин в 1,5 раза активнее гистамина стимулирует выделение соляной кислоты клетками желудка. Однако гастрин воздействует на клетки слизистой оболочки через кровь, чем обусловлена определенная задержка такого действия. В то время как гистамин обладает паракриновым эффектом в отношении секреторирующих клеток желудка, т.е. действует непосредственно и, следовательно, быстрее, чем гастрин.

Основными компонентами желудочного сока рыб являются слизь, пищеварительные ферменты и соляная кислота. По данным разных исследователей, рН желудочного сока колеблется от 1,2 до 5,0. Физиологическая роль соляной кислоты заключается в том, что она способствует образованию пепсина (активная форма фермента) из неактивной формы – пепсиногена. рН-оптимум пепсина находится в интервале от 1,0 до 2,0. Соляная кислота способствует набуханию пищи, размягчению кальцинированных костных и кожных образований (чешуя, жучки), а также наружного скелета ракообразных и панциря моллюсков.

### **9.5 Пищеварение в кишечнике**

В регуляции кишечной секреции большую роль играют гормоны и электролиты. Секрецию кишечника реализуют *энтероциты* и слизистые клетки эпителия, причем первые вырабатывают ферменты, вторые – слизь. Известно, что энтероциты рыб продуцируют ферменты трех групп: протеолитические, липолитические, гликолитические. Основным протеолитическим ферментом кишечного сока является *трипсин*. Он вырабатывается в форме профермента - трипсиногена, который превращается в активную форму под действием фермента *энтерокиназы*. Трипсин, в свою очередь, играет роль активатора других ферментов, в частности, *хемотрипсиногена*. Слизистая кишечника проявляет и липолитическую активность, что проявляется в секреции энтероцитами *липаз*. Пищевые жиры представлены, чаще всего, триглицеридами животного и растительного происхождения. Начальная стадия гидролиза молекул триглицеридов протекает под действием панкреатической

липазы в полости кишки, в результате образуются моно-глицериды и жирные кислоты. Эмульгирование жиров зависит от наличия желчных кислот *Панкреатические фосфолипазы*, активируемые трипсином, катализируют гидролиз фосфоглицеридов. Гликолитические ферменты кишечного сока представлены рядом ферментов, проявляющих активность по отношению к разным углеводам. Причем этот спектр богаче у растительноядных рыб. Так, кишечник карпа секретирует амилазу, глюкозидазу, мальтазу, сахаразу, лактазу. Фермент амилаза обнаружен в кишечном соке хищных рыб, например форели, что объясняет успешное выращивание этого вида на кормах, содержащих углеводы. В кишечном соке карповых выявлена *хитиназа*.

### **9.6 Механизм всасывания компонентов пищи**

Известно два типа транспортирования компонентов пищи – макромолекулярный и микромолекулярный.

Макромолекулярный тип обеспечивает перенос крупных молекул и надмолекулярных агрегаций через слой эпителиоцитов по межклеточным каналам. Главными механизмами макромолекулярного переноса служат *фагоцитоз* и *пиноцитоз*. Фагоцитозом называют захват клеткой корпускулярных структур при помощи временных цитоплазматических выростов (псевдоподий) и воздействие на них цитоплазматическими гидролитическими ферментами. К фагоцитозу способны лейкоциты, энтероциты щеточной каймы. Фагоцитированию подвергаются лишь очень мелкие частицы (не более 1 мкм). Пиноцитозом называют обтекание клеткой капелек жидкости с последующим их гидролизом. Доказано, что энтероциты рыб способны к инвагинации и захвату жидкого содержимого. Благодаря пиноцитирующей способности энтероциты рыб захватывают нативные или частично переваренные белковые молекулы. Помимо белков энтероциты рыб пиноцитируют и мельчайшие капельки жира.

Микромолекулярный тип является основой транспортирования продуктов гидролиза и обеспечивает перенос мономеров и олигомеров с небольшой

молекулярной массой. Он обеспечивается тремя физиологическими механизмами – пассивным транспортом, облегченной диффузией, активным транспортом. *Пассивный транспорт* протекает без затрат энергии, объединяет процессы диффузии и осмоса и реализуется благодаря градиенту концентрации, электрохимическому градиенту и наличию пор в мембране. *Облегченная диффузия* осуществляется по градиенту электрохимического потенциала под контролем ферментативных систем. Прохождение диффундируемого вещества через клеточную мембрану осуществляется благодаря участию других молекул, в частности транспортных белков клеточной мембраны.

*Активный транспорт* требует затрат энергии. Он осуществляется при помощи специальных транспортных систем всегда против градиента концентрации и электрохимического градиента. Мобильный переносчик представляет собой, как правило, высокомолекулярный белок. Источником энергии для транспортеров служит АТФ у всех животных независимо от организации.

Перистальтика кишечника рыб специфична. Исследователи выделяют три типа сокращений кишки: перистальтические, маятникообразные и сегментирующие. Частота перистальтики кишечника составляет 5-30 циклов в минуту. Тонические сокращения желудка рыб, составляющие 5-10 сокращений в минуту, наблюдаются с определенной периодичностью (через 5-7 мин). Сокращения возникают через 10-15 мин после кормления. Тонико-перистальтические движения повторяются с интервалом 2-3 мин. Однако частота сокращений зависит от степени наполнения желудка. Чем пища калорийнее, тем она дольше остается в желудке рыб. На этот процесс влияет и температура окружающей среды.

## **9.7 Дефекация**

Конечная (прямая) кишка имеет слизистую оболочку, образованную эпителием, продуцирующим слизь. Концевой участок туловищной кишки, в котором ограничено всасывание органических веществ и преобладает

всасывание минеральных веществ и воды. Влажность экскрементов рыб составляет примерно 90%. У безжелудочных рыб кишечная секреция непрерывна, у желудочных – периодична, связана с эвакуацией химуса из желудка.



### Вопросы для самоконтроля

1. Как способ питания рыб влияет на форму тела и устройство органов питания?
2. Как влияют особенности пищеварительной системы на тип питания рыб?
3. Какой тип питания характерен для рыб, имеющих тонкую стенку желудка и 80-400 пилорических придатков?
4. Какой тип питания называют карповым?
5. Назовите особенности секрет, который обнаруживается в ротовой полости у большинства рыб.
6. В чем заключаются особенности пищеварения безжелудочных рыб?
7. Назовите основные особенности внеклеточного (полостного) пищеварения.
8. Какими физиологическими механизмами обеспечивается транспорт органических соединений в ходе пищеварения?
9. Как происходит мембранное (контактное) пищеварение?
10. Какие особенности присущи симбиотическому пищеварению?
11. Какую физиологическую роль играет соляная кислота желудочного сока?
12. Назовите основные протеолитические ферменты кишечного сока.

## РАЗДЕЛ 10

### ОСОБЕННОСТИ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ У РЫБ

---

---

Обмен веществ – это совокупность процессов поступления питательных веществ в организм, использования их организмом для синтеза клеточных структур и выработки энергии, а также выделения конечных продуктов в окружающую среду. Обмен веществ проходит в три этапа:

- 1) поступление веществ в организм (обеспечивает пищеварительная система);
- 2) использование веществ клетками организма;
- 3) выделение продуктов распада в окружающую среду посредством систем дыхания и выделения.

Ассимиляция – совокупность процессов, обеспечивающих поступление питательных веществ во внутреннюю среду организма и использование их для синтеза клеточных структур. Ассимиляция происходит активно в результате питания, питья, дыхания, активного сорбирования и пассивно – в результате проникновения растворенных в воде веществ через покровы тела. Важный этап ассимиляции – пищеварение. Анаболизм – заключительная часть ассимиляции – совокупность внутриклеточных процессов, обеспечивающих синтез органических соединений, необходимых организму. Анаболизм обеспечивает обновление клеточных структур, восстановление энергетического потенциала, рост развивающегося организма.

Диссимиляция – процесс распада клеточных структур до мономерных звеньев. Диссимиляция веществ также происходит как в результате активных процессов – экскреции продуктов обмена, лишней солей, воды, так и пассивно, в результате выделения слизи, слущивания эпителиальных клеток, диффузии молекул и ионов сквозь покровы. Катаболизм – процесс распада органических соединений (аминокислот, моносахаров, жирных кислот) до конечных продуктов с высвобождением энергии. Анаболизм и диссимиляция в целом

обеспечивают самообновление клеточных структур организма в ходе взаимосвязанных биохимических превращений. В период роста, при интенсивной нагрузке, в период выхода из состояния голодания анаболизм преобладает над диссимиляцией. При истощениях, при голодании, при стрессовых состояниях диссимиляция выше анаболизма.

### **10.1 Обмен белков**

Белки составляют 15-20% сырой массы тканей рыб. Белки в живом организме выполняют различные функции – структурные, ферментативные, транспортные, сократительные, рецепторные и пр. С белковыми структурами в клетках связаны:

- 1) процессы роста и самообновления компонентов организма;
- 2) процессы регенерации и восполнения клеточных белков;
- 3) продукция ферментов, гормонов, гемоглобина, рецепторных белков;
- 4) обеспечение онкотического (часть осмотического) давления крови и обмен воды между кровью и тканями;
- 5) буферные систем плазмы;
- 6) важнейшие защитные реакции организма;
- 7) транспорт органических соединений и минеральных веществ в органы и ткани;
- 8) получение энергии, особенно интенсивно во время стрессовых ситуаций.

Биологическая ценность различных белков определяется соотношением содержащихся в них аминокислот. Основными структурными компонентами белков являются 20 протеиногенных аминокислот, из которых 10 считаются незаменимыми, то есть не синтезируются в организме и поступают с пищей. К ним относятся: аргинин, валин, гистидин, изолейцин, лейцин, метионин, треонин, триптофан, фенилаланин. Животные белки, которые содержат все незаменимые аминокислоты, называются полноценными. Неполюценными называют белки, которые не содержат хотя бы одну незаменимую



аминокислоту. Сбалансированный пищевой рацион должен включать до 55-60% белков животного происхождения.

Азотистый баланс оценивается по результатам сравнения количества поступившего с пищей и выведенного из организма азота, что позволяет судить о характере белкового обмена. Преобладание количества выведенного из организма азота – *отрицательный баланс* – может наблюдаться при недостатке в пище полноценных белков, при голодании, при травмах, а также в результате старения. При белковом голодании источником свободных аминокислот становятся белки плазмы, печени, слизистой оболочки кишечника и мышечной ткани, что позволяет достаточно долго поддерживать обновление белков мозга и сердца. *Положительный баланс азота*, характеризующийся накоплением белка в организме, развивается в условиях преобладания анаболических процессов над катаболическими. Регуляция обмена белков осуществляется нейрогуморальными механизмами. состояние внутренней среды организма анализируется в гипоталамусе. Посредством вегетативных путей и связей с гипофизом управляющие сигналы приспособливают метаболические реакции к потребностям организма.

## **10.2 Обмен липидов**

Липиды представлены в организме в основном нейтральными жирами (моно-, ди- и триглицеридами), мембранными липидами (фосфо- и гликолипидами), защитными липидами (восками), сигнальными липидами (терпены, стероиды). Жирные кислоты являются компонентами нейтральных жиров, мембранных и защитных липидов. Они делятся на насыщенные (пальмитиновая, стеариновая и пр.) и ненасыщенные (линолевая и линоленовая, арахидоновая, эйкозопентаеновая, докозогексаеновая и пр.) жирные кислоты.

Роль липидов:

1) пластическая – реализуется фосфолипидами и холестерином. Эти вещества участвуют в синтезе тромбопластина, миелина, стероидных гормонов,

желчных кислот, простагландинов, витамина D, а также в формировании, обеспечении прочности и биофизических свойств биологических мембран.

2) энергетическая – жирные кислоты являются источником энергии.

3) защитная – соединения на основе циклопентанпергидрофенентрена входят в состав компонентов кожи и тем самым ограничивают абсорбцию водорастворимых веществ и уменьшают потери воды через кожу. Жиры обеспечивают механическую фиксацию и защиту внутренних органов от механических повреждений. Подкожная жировая клетчатка является теплоизолирующим слоем.

В пищеварительном тракте жиры расщепляются до глицерина и жирных кислот. После ресинтеза жиров в стенках кишечника весь жир всасывается в лимфу в составе *хиломикронов*. Через грудной лимфатический проток хиломикроны попадают в венозную кровь.

Влияние на жировой обмен осуществляет гипоталамус. 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.

### **10.3 Обмен углеводов**

Углеводы, которые могут перевариваться в пищеварительном тракте рыб, представлены, в основном, полисахаридами как растительного (крахмал), так и животного (гликоген) происхождения. Конечными продуктами их гидролиза в пищеварительном тракте являются: глюкоза.

Роль углеводов в организме:

1) пластическая – глюкоза, галактоза и другие моносахариды входят в состав гликопротеинов, гликолипидов, которые играют важную роль в

рецептивной функции клеточных мембран. Рибоза и дезоксирибоза входят в состав нуклеотидов и нуклеиновых кислот.

2) энергетическая – более 90% углеводов используется для получения энергии. Основная часть глюкозы, в ходе аэробного катаболизма, расходуется на синтез АТФ (в процессе окислительного фосфорилирования).

Существуют два состояния, которые связаны с углеводным обменом: *гипергликемия* и *гипогликемия*. Гипергликемия не опасна для жизни, но может приводить к увеличению осмотического давления плазмы крови. При гипергликемии происходит повышение секреции инсулина, который является гормоном анаболического действия на углеводный обмен. В результате воздействия инсулина проницаемость клеточных мембран для глюкозы повышается более чем в 10 раз. Клетки мозга, однако, не испытывают такого влияния инсулина. В печени этот гормон тормозит образование глюкозы из аминокислот и стимулирует синтез гликогена.

Повышение секреции инсулина при гипергликемии происходит как в результате непосредственного воздействия глюкозы на  $\beta$ -клетки поджелудочной железы, так и путем активирующего влияния глюкозы на глюкорецепторы гипоталамуса. Уровень глюкозы в крови повышают также соматотропный и кортикотропный гормоны гипофиза. При снижении концентрации глюкозы в крови (гипогликемии) ускоряется гликогенез – превращение гликогена в глюкозу под влиянием фермента *фосфоорилазы*, активируемой гормоном поджелудочной железы – глюкагоном и гормоном мозгового вещества надпочечников – адреналином. В условиях некомфортной внешней среды возникает возбуждение термо-, хеморецепторов, что приводит к возбуждению симпатической нервной системы. Тироксин, трийодтиронин снижают уровень глюкозы в крови.

#### **10.4 Минеральный обмен**

Биоэлементы участвуют:

1) в регуляции кислотно-основного состояния;

- 2) регуляции осмотического давления;
- 3) в создании мембранного потенциала покоя и мембранного потенциала действия;
- 4) в ферментативных реакциях, выступая в роли кофакторов сложных ферментов;
- 5) в процессах свертывания крови.

Важное значение для организма человека имеют натрий, калий, хлор, кальций, микроэлементы. Натрий и калий определяют величину осмотического давления, объем жидкостей тела, участвуют в формировании биоэлектрических потенциалов, в транспорте аминокислот, сахаров и ионов через мембрану клеток.

*Кальций*, главным образом, присутствует в костях и в тканях зубов рыб. Ионы кальция в возбудимых тканях играют роль фактора электросекреторного и электромеханического сопряжения. Кальций участвует в функционировании клеточных мембран и в 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.

Среди микроэлементов наиболее важное функциональное значение имеют ионы железа, фтора, йода, цинка, кобальта, хрома, меди, марганца. Большая часть микроэлементов входит в состав витаминов, ферментов, гормонов.

*Железо* в составе гемоглобина и цитохромов митохондрий принимает участие в транспорте кислорода и в важнейших окислительных реакциях.

*Йод* – входит в состав гормонов (до 90% йода приходится на долю тироксина и трийодтиронина).

*Фтор* – стимулирует реакции иммунитета и кроветворение.

Жизнедеятельность организма обеспечивается множеством активных процессов, протекающих с использованием химической энергии. Эту энергию клетки получают в ходе катаболизма белков, жиров и углеводов пищи. Различают следующие виды обмена: основной, общий, пластический.

*Основной обмен* обеспечивает гомеостаз и процессы ресинтеза органических структур организма. *Пластический обмен* обеспечивает рост развивающегося организма и восстановление структурных элементов после болезни или длительного голодания. *Общий обмен* – это сочетание основного, пластического обмена и энергетических трат организма, обеспечивающих его жизнедеятельность в условиях терморегуляторной, пищевой и других нагрузок.

### **10.5 Обмен витаминов**

Витамины не являются структурными компонентами живой материи и не используются в качестве источников энергии. В отличие от белков, жиров и углеводов суточная потребность в витаминах составляет миллиграммы или даже микрограммы.

*Водорастворимые витамины* выполняют функцию коферментов и простетических групп или их предшественников. Большинство водорастворимых витаминов должно регулярно поступать с пищей, поскольку они сравнительно быстро выводятся из организма или разрушаются в ходе ферментативных реакций.

Витамин В<sub>1</sub> (тиамин) служит кофактором ферментов, принимающих участие в окислительно-восстановительном катализе. Кофермент тиаминпирофосфат (ТПФ) соединяется с соответствующими апоферментами и образует тиаминовые ферменты. Эти ферменты принимают участие в декарбоксилировании  $\alpha$ -кетокислот с образованием соответствующих альдегидов, в окислительном декарбоксилировании  $\alpha$ -кетокислот с

образованием кислот, в переносе гликоальдегидного остатка между кетосахарами и альдегидами. Часть поступившего с пищей тиамин всасывается методом простой диффузии. Далее в печени при помощи фермента тиаминфосфокиназы происходит его фосфорилирование и образование моно-, ди- и трифосфатов тиамин, причем наиболее активен тиаминпирофосфат (ТПФ). Одним из примеров ферментативных реакций с участием ТПФ является декарбоксилирование пирувата с отщеплением  $\text{CO}_2$  и образованием уксусноальдегида (ацетальдегида).

В мясе рыб содержание тиамин колеблется от 0,07 до 0,7 мг/100 г. Эти показатели сопоставимы с содержанием витамина  $\text{B}_1$  в мясе наземных животных. Наиболее бедны тиамин мышцы рыб из семейств сельдевых, камбаловых, лососевых (0,01-0,2 мг/100 г). Считают, что среди рыб максимальные количества тиамин содержат мышцы акул, тунцов и представителей семейства ставридовых, в которых количество витамина  $\text{B}_1$  достигает 0,4-0,7 мг/100г. Установлено, что в светлых мышцах содержится почти в 4-6 раз меньше витамина  $\text{B}_1$ , чем в бурых.

Значительные концентрации витамина  $\text{B}_1$  выявлены в печени рыб, где количество тиамин, как правило, почти в 2 раза выше, чем содержание этого витамина в мышцах. Среди пелагических рыб по содержанию витамина  $\text{B}_1$  в печени выделяются тунцы, скумбриевые, а среди донных – окуневые.

Витамин  $\text{B}_2$  (рибофлавин) входит в состав двух соединений – флавиномононуклеотида (ФМН) и флавиндинуклеотида (ФАД), которые являются кофакторами около 30 различных ферментов. Некоторые из этих ферментов имеют особое значение в процессах тканевого дыхания. При поступлении с пищей рибофлавин частично всасывается в кровь слизистой кишечника методом прямой диффузии. В процессе транспорта через мембраны он под действием фермента флавокиназы и АТФ превращается в ФМН, а в печени в результате действия ФАД-зависимой пирофосфоорилазы и АТФ – в ФАД.

Как правило, в мышцах рыб содержится больше витамина В<sub>2</sub>, чем в мышцах наземных животных. Значительные количества витамина В<sub>2</sub> сосредоточены в икре ( $0,3-2,3 \times 10^{-3}\%$ ). От  $0,2 \times 10^{-3}$  до  $1,4 \times 10^{-3}\%$  витамина В<sub>2</sub> присутствует в тканях желудочно-кишечного тракта, где протекает интенсивный микробиологический синтез этого витамина.

Количество рибофлавина в мясе рыб варьирует в зависимости от вида. Акулы, камбаловые, карповые содержат 0,05-0,1 мг/100 г витамина В<sub>2</sub>. Количество этого витамина в мышечной ткани рыб из семейств тресковые и сельдевые повышается до 0,2-0,3 мг/100 г. Наиболее высокое содержание витамина В<sub>2</sub> зафиксировано в мышцах морского окуня и миног (0,7-0,8 мг/100г). Причем, содержание витамина В<sub>2</sub> в светлой мускулатуре в 2-10 раз выше, чем в бурой. Обычно содержание рибофлавина в печени рыб в 5-10 раз больше, чем в мясе, а у карповых - в 20-25 раз. До  $(1-1,2) \times 10^{-3}\%$  витамина В<sub>2</sub> сосредотачивается в коже и подкожных тканях, где он участвует в образовании желто-коричневой окраски, которую часто принимают за пожелтение от окисления жира на поверхности мороженной и соленой рыбы.

Витамин В<sub>3</sub> (ниацин, витамин РР) служит компонентом двух коферментов никотинамидадениндинуклеотида (НАД) и никотинамиддинуклеотидфосфата (НАДФ), которые входят в состав окислительно-восстановительных ферментов – *дегидрогеназ*, принимающих участие в переносе электронов от одного субстрата к другому. Участвуя в различных обменных процессах, они катализируют более 100 биохимических реакций: окисления спиртов в альдегиды и кетоны, альдегиды и кетоны – в органические кислоты, амины – в имины, с последующим образованием окисосоединений и др. Коферменты связаны с белками слабыми связями, и возможна диссоциация активного фермента на кофермент и апофермент. Дегидрогеназы катализируют некоторые реакции окисления углеводов и липидов. Кроме того, НАД и НАДФ являются аллостерическими эффекторами, регулирующими скорости ряда жизненно важных биохимических процессов.

Никотиновая кислота, или  $\beta$ -пиридинкарбоновая кислота, фактически является провитамином, а антипеллагическим действием обладает ее амид.

Среди гидробионтов наибольшее количество витамина PP выявлено в печени тунцов и скумбриевых (до  $2,5 \times 10^{-2}\%$ ). Однако, как правило, в печени наземных животных накапливается на порядок больше витамина PP, чем в печени рыб ( $(1,5-2,5) \times 10^{-2}\%$  и  $(1-9) \times 10^{-3}\%$  соответственно).

Установлено, что в печени морских пелагических рыб содержание витамина PP более устойчиво, чем в печени донных рыб ( $(5,0-8,5) \times 10^{-3}$  и  $(2,0-8,0) \times 10^{-3}\%$  соответственно). Содержание ниацина в тканях рыб повышается с возрастом. Так, например, в печени молоди трески содержание ниацина не превышает  $(2,3-2,5) \times 10^{-3}\%$ , а в печени взрослой рыбы достигает  $(7-8) \times 10^{-3}\%$ .

Витамин B<sub>5</sub> (пантатеновая кислота) входит в состав коэнзима А (КоА), который участвует в различных ферментативных превращениях углеводов, жиров и аминокислот. В водных млекопитающих и рыбах пантотеновая кислота сосредотачивается преимущественно в тканях, где протекают интенсивные окислительно-восстановительные процессы. Поэтому содержание пантотеновой кислоты в печени рыб в 2-10 раза больше, чем в их мясе. Содержание витамина B<sub>5</sub> в мясе рыб колеблется в широких пределах. Однако в бурых мышцах содержится больше витамина B<sub>5</sub>, чем в светлых ( $(0,1-2) \times 10^{-3}\%$  и  $(0,05-0,5) \times 10^{-3}\%$  соответственно).

Витамин B<sub>6</sub>. Различают три соединения, обладающих свойствами витамина B<sub>6</sub> – *пиридоксин*, *пиридоксаль*, *пиридоксамин*, которые примерно одинаковы по своей биологической активности и легко превращаются друг в друга. Активной формой витамина является *пиридоксальфосфат*, представляющий собой кофактор ряда ферментов, катализирующих реакции с участием аминокислот, например, переаминирование. Идентифицировано более 50 пиридоксальфосфатных ферментов.

Содержание витамина B<sub>6</sub> в мышцах рыб в среднем 2-3 раза выше по сравнению с его содержанием в мышцах наземных животных. Значительные



количества витамина В<sub>6</sub> обнаружены в печени рыб –  $(1,2-2,8) \times 10^{-3}\%$ . В мясе морских и пресноводных рыб, а также моллюсков и ракообразных содержание витамина В<sub>6</sub> не превышает  $(0,5-1) \times 10^{-3}\%$ .

Витамин В<sub>9</sub> (фолиевая кислота) служит предшественником тетрагидрофолиевой кислоты, которая и является коферментом ферментов, осуществляющих перенос одноуглеродных групп - метильной (-СН<sub>3</sub>), метиленовой (-СН<sub>2</sub>) и формильной (-СНО) групп и т.д. Как правило, что в животных организмах фолиевой кислоты содержится меньше, чем в растениях. Однако в печени рыб семейств камбаловые и миноговые содержится гораздо больше фолиевой кислоты, чем в растительных организмах (40-60 мг/100 г).

Витамин В<sub>12</sub> (цианкобаламин) отличается от других витаминов не только сложностью структуры, но и тем, что содержит кобальт. В качестве кофермента они принимают участие в переносе алкильных, карбоксильных, гидроксильных и аминогрупп на соседние углеродные атомы в одном и том же соединении. Содержание витамина В<sub>12</sub> в водах Мирового океана связано с биопродукцией фитопланктона и зоопланктона. Так содержание цианкобаламина в ряде морских водорослей (*Anabaena*, *Chlorella*) достигает 10-50 мг на 100 г общей массы, в то время как его количество в высших наземных растениях составляет менее 1 мкг на 100 г сухой массы. Интенсивный бактериальный синтез витамина В<sub>12</sub> происходит в кишечнике рыб, поэтому в тканях кишечника выявлены наибольшие концентрации этого витамина. В среднем в печени большинства рыб количество витамина В<sub>12</sub> составляет  $(4-8) \times 10^{-4}$  мг/100 г. Однако в печени рыб семейства камбаловых и тресковых количества витамина достигают  $(2-3) \times 10^{-3}$  мг/100 г.

Витамин С (аскорбиновая кислота) играет роль кофактора в реакциях ферментативного гидроксилирования. Биосинтез аскорбиновой кислоты активно протекает в водных растениях и водорослях. Содержание аскорбиновой кислоты в мясе морских и пресноводных рыб сопоставимо с

содержанием этого витамина в яблоках (2,0-3,4 мг/100г). Особенно много витамина С в икре (до 0,2 г/100 г).

Витамин Н (биотин) является коферментом ферментов, катализирующих реакции карбоксилирования. Биотин широко распространен в природе. В мясе рыб содержится до  $(0,4-2,5) \times 10^{-4}$  мг/100 г, что в 3-5 раз больше, чем в мясе наземных животных. В печени рыб биотина в 2-3 раза меньше, чем в печени наземных животных, в которой витамин Н идентифицирован в количествах  $(1,6-6,4) \times 10^{-4}$  мг/100 г.

*Жирорастворимые витамины* могут накапливаться в организме, поэтому их отсутствие в пище может не проявляться в течение многих месяцев. Биохимическая функция жирорастворимых витаминов не совсем понятна. О роли этих соединений судят по тем нарушениям, которые наблюдаются в организме при их отсутствии. Жирорастворимые витамины содержатся в высоких концентрациях в липидных фракциях практически всех гидробионтов, включая и тех из них, которые не являются объектом промысла (ядовитые рыбы, ядовитые моллюски, морские змеи, черви, многие виды иглокожих и т.д.). Особенно много жирорастворимых витаминов в печени хищных рыб (акулы, треска и т.д.).

Витамин А (ретинол). Термин объединяет витамины А<sub>1</sub> и А<sub>2</sub>. При нехватке витамина А ослабляется зрение, а также снижается иммунитет, задерживается рост, нарушается процесс костеобразования, сперматогенез. Показано, что витамин А необходим для нормального эмбрионального развития. Биохимическая основа действия витамина А чаще всего связана с влиянием на проницаемость клеточных мембран. При гиповитаминозе А отмечены повреждения репродуктивной системы и органов дыхания.

Биологически активный витамин А обнаружен только в организме животных. Многие виды морских рыб, ластоногих и китообразных способны накапливать значительные количества витамина А. В крови витамин А связывается со специфическим ретинол-связывающим белком, а затем

депонируется в печени. Повышенное содержание витамина А в тканях рыб и морских млекопитающих биологически необходимо для усиления функций зрительного аппарата, а также для повышения резистенции организма к воздействию внешних условий в гидросфере (пониженная температура и освещенность, низкий кислородный уровень, гидростатическое давление).

Содержание витамина А принято выражать в международных единицах (м.е.). Одна международная единица соответствует 0,3 мкг витамина А. Как правило, наибольшие количества витамина А сосредоточены в печени и внутренностях гидробионтов. Причем, в липидах внутренностей, за редким исключением, концентрируется значительно меньше витамина А, чем в липидах печени. Так содержание витамина А в липидах печени рыб колеблется от следов до 515 тыс.м.е./г, а в липидах внутренностей – не превышает 300 тыс. м.е./г. Считают, что наиболее богаты ретинолом липиды печени дальневосточного окуня (до 515 тыс. м.е./г), представителей семейства лососевых и тунцовых (до 270 тыс. м.е./г.), некоторых видов акул (100-250 тыс. м.е./г). Среди морских млекопитающих наибольшее количество витамина А обнаружено в липидах кашалота (до 495 тыс. м.е./г) и в липидах печени синего кита (до 390 тыс. м.е./г).

Концентрация витамина А в липидах печени рыб во многом зависит не только от видовой принадлежности, но и от жирности, массы, возраста рыбы, а также района ее обитания. Выявлено, что содержание ретинола в липидах жирной печени обычно ниже, чем в липидах тощей. Так печень китов с содержанием липидов до 3% характеризуется весьма высокой активностью витамина А, которая измеряется десятками или даже сотнями тысяч международных единиц. Тогда как в печени атлантической трески более 60% липидов с активностью витамина А, исчисляемой всего лишь сотнями м.е. Выявлено, что снижение количества липидов в печени одного и того же вида рыб сопровождается повышением концентрации витамина А. При этом количественные изменения липидов и витамина А не пропорциональны. Концентрация витамина А возрастает в большей степени, чем снижение

липидов. Так при снижении липидов в печени тихоокеанского окуня в 4,5 раза, активность витамина А возрастает в 25 раз.

Увеличение массы рыбы сопровождается повышением концентрации ретинола, но при этом также не наблюдается пропорциональности. Так количество витамина в липидах печени тихоокеанской трески повышается лишь при возрастании массы рыбы до 6 кг (от 2 до 8 тыс.м.е./г), при дальнейшем увеличении массы рыбы активность ретинола сохраняется на прежнем уровне. Экспериментально установлено, что при увеличении массы трески в 1,5 раза концентрация витамина А возрастает в 4 раза. Изменение массы камбалы в 10 раз сопровождается повышением количества витамина в 140 раз. Из исследованных рыб лишь у минтая имеется некоторое соответствие между изменением массы рыбы и концентрации ретинола. С увеличением возраста рыбы содержание витамина А возрастает. Так, например, если в 1 г мяса взрослой миноги содержится 30-300 мг ретинола, то в тканях мальков только 5 мг.

У рыб, обитающих в северных водах, накапливается больше витамина А, чем у рыб обитающих в водах с повышенной температурой. Причем содержание витамина возрастает по мере продвижения обитания вида с юга на север. Так, например, в липидах печени кеты северных вод Дальнего Востока накапливается более 84 тыс. м.е./г ретинола, а в липидах печени кеты южных вод – лишь несколько более 9 тыс. м.е./г. Подобная зависимость наблюдается и в липидах печени холодолюбивых и теплолюбивых камбал.

Витамины группы D (кальциферол, эргокальциферол, холекальциферол) имеют сходное строение и свойства. Это группа производных стеролов растительного и животного происхождения: D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub>. При нехватке витамина D нарушается фосфатно-кальциевый обмен. В настоящее время из тканей гидробионтов выделены витамины D<sub>4</sub>, D<sub>5</sub> и D<sub>6</sub>, отличающиеся строением и биологической активностью. Активность D<sub>4</sub> составляет 75%, а D<sub>5</sub> – 3% от биологической активности D<sub>2</sub> или D<sub>3</sub>, витамин D<sub>6</sub> – слабо активен. Содержание витаминов группы D, также как и содержание витамина А, выражают в

международных единицах (м.е.): 1 м.е. соответствует 0,025 мг витамина D<sub>3</sub>. В липидах рыб и морских млекопитающих содержание витамина А значительно превышает содержание витамина D. Основное количество витамина D сосредоточено в печени. Содержание витамина D в мышцах незначительно. Наиболее богаты витамином D липиды печени тунца, меч-рыбы, каменного окуня. Так содержание витамина D в липидах печени тунца достигает 250 тыс.м.е./г. Количество витамина D в липидах печени меч-рыбы и каменного окуня изменяется от 20 тыс. до 60 тыс. м.е./г. Среди донных видов высокие концентрации витамина D обнаружены в печени палтуса, причем у атлантических видов до 20 тыс., а у тихоокеанских до 50 тыс. м.е./г. В липидах печени остальных видов исследованных рыб активность витамина D не превышает 6 тыс. м.е./г. Однако и такого предела витамин D достигает лишь у немногих видов рыб (скумбрии, снэка). Пластинчатожаберные содержат незначительные количества витамина D. В большинстве случаев витамин D липидов печени рыб не превышает 100-700 м.е./г.

Витамин Е (токоферол) объединяет несколько химических соединений. Предполагают, что он участвует в защите липидов клеточных мембран от окисления. Имеются три группы токоферолов, отличающихся по степени метилирования хроманового ядра и биологической активности: α-токоферол, β-токоферол, γ-токоферол. Содержание витамина Е в печени рыб сопоставимо с его содержанием в мышечной ткани и не превышает 20-60 мг/100 г. Наибольшее содержание витамина Е в мышечной ткани рыб отмечено у морских пелагических рыб (сельди, скумбрии, сардины).

Всасыванию токоферола в кишечнике предшествует его растворение в липидах и эмульгирование при помощи желчных кислот. В составе хиломикронов витамин Е попадает в кровь и с током крови – в клетки тканей организма. Большая часть витамина Е встраивается в мембраны клеток жировой ткани и печени.

Витамин К (филлохинон) объединяет две его формы – К<sub>1</sub> и К<sub>2</sub>. Оба витамина являются производными 2-метил-1,4-нафтохинона, в котором в

третьем положении водород замещен на спирт фитол или на изопреноидную цепь. Витамин К участвует в образовании белка плазмы протромбина, который необходим для нормального свертывания крови. Подобно другим жирорастворимым витаминам, витамин К всасывается в тонком кишечнике с помощью эмульгаторов – желчных кислот. В составе хиломикронов через лимфатические протоки он поступает в кровь, а затем депонируется в селезенке и печени. В липидах печени рыб и морских млекопитающих содержится значительно меньше витамина К, чем в наземных растениях (до 0,2 мг/100г).

Витамин F. Входящие в состав витамина F ненасыщенные жирные кислоты (линоленовая, линолевая и арахидоновая) не синтезируются в животном организме, поэтому являются незаменимыми и должны поступать в организм с пищей. В липидах морских организмов содержание витамина F невелико и колеблется от 0,5 до 7%. Высшего предела витамин F достигает в липидах мышечной ткани гонад атлантической трески, за ними следуют липиды печени трески данного вида (до 5,1% от общего содержания жирных кислот). Крайне бедны витамином F липиды мышечной ткани мойвы, натотении, ледяной рыбы.

*Витаминоподобные вещества* – это группа соединений, степень незаменимости которых, в отличие от витаминов, не доказана. Однако известно, что эти соединения благоприятно действуют на процессы обмена, особенно в экстремальных условиях. К группе витаминоподобных веществ относят биофлаваноиды, холин, инозит, липоевую, оротовую, парааминобензойную кислоты и некоторые другие соединения.

Холин (витамин B<sub>4</sub>) участвует в обмене липидов, биосинтезе лецитина, предупреждает жировое перерождение печени. Из холина образуется ацетилхолин. Достаточное содержание в рационе белков, богатых метионином, а также витамина B<sub>12</sub> и фолиевой кислоты, уменьшают потребность организма в холине, т.к. эти вещества обеспечивают синтез холина. Наиболее характерным симптомом недостаточности холина является жировое перерождение печени,

сопровождается нарушением ее функций (эффективное обезвреживание токсинов, депонирование гликогена, синтез белка *протромбина*).

Инозит (витамин  $B_8$ ) играет важную роль в обмене веществ нервной ткани, стимулирует двигательную активность пищеварительного тракта.

Оротовая кислота (витамин  $B_{13}$ ) оказывает положительное влияние на синтез белка и процессы роста организма.

Биофлаваноиды (витамин  $P$ ). К ним относят рутин и катехины, обладающие способностью повышать прочность стенок капилляров и нормализовать их проницаемость. Биофлаваноиды активно участвуют в тканевом дыхании, «экономят» расходование аскорбиновой кислоты тканями. Р-гиповитаминоз, как правило, сочетается с С-витаминной недостаточностью. Недостаток биофлаваноидов приводит к хрупкости стенок сосудов.

Метилметионин сульфоний (витамин  $U$ ) оказывает положительное действие на функции слизистых оболочек различных органов,

Падгамовая кислота (витамин  $B_{15}$ ) способствует улучшению процессов тканевого дыхания, особенно в условиях дефицита кислорода.

Карнитин (витамин  $B_m$ ) участвует в транспорте жирных кислот из цитозоля в митохондрии клеток, где происходит их  $\beta$ -окисление. При недостатке карнитина жирные кислоты накапливаются в цитоплазме. Карнитин образуется из метионина и лизина в присутствии ионов железа и витамина С.

### Вопросы для самоконтроля



1. Какие функции в организме рыб выполняют белки?
2. Чем определяется биологическая ценность белков?
3. Как изменяется азотистый баланс при голодании рыб?
4. Какую роль в организме рыб играют липиды?
5. К каким изменениям в организме рыб может привести гипер- и гипогликемия?
6. Почему большинство водорастворимых витаминов должно регулярно поступать в организм с пищей?

## РАЗДЕЛ 11

# ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ОРГАНИЗМА

---

---

Основной функцией выделительной системы любого живого организма, в том числе и рыб, является вывод продуктов обмена веществ, а также сохранение водно-солевого баланса в тканях. Выделительная система рыб имеет, как правило, более примитивное строение, чем у других позвоночных.

### 12.1 Почки

В морфологии почек у рыб отмечается большое разнообразие. Наиболее простое устройство почек имеют миксины, наряду с миногами они относятся к самым примитивным современным позвоночным. Почка у миксин представляет собой воронкообразное скопление клеток реснитчатого эпителия, расположенных в брюшной полости – *нефростом*. Благодаря движению ресничек полостная жидкость поступает в нефростом. В ходе прохождения полостной жидкости через почечные канальцы происходит ее фильтрация и реабсорбция веществ. Почечные канальцы представляют собой трубочки, образованные кубическим эпителием. В канальце различают проксимальный (начальный), промежуточный и дистальный (конечный) отделы. *Эпителициты* канальцев снабжены на поверхности, обращенной в просвет канальца, щеточной каймой, как и кишечные клетки, что является признаком происходящих на их поверхности активных сорбционных и секреторных процессов. Жидкость, поступающая в канальцы, называется *первичной мочой*. Ее элементный состав близок к составу плазмы крови. Кроме миксин *функционирующие нефростомы* имеют эмбрионы, личинки и мальки рыб, а также взрослые акулы, некоторые осетровые и костистые рыбы. Полостная жидкость у них этих животных отфильтровывается из кровеносных сосудов и является ультрафильтратом крови, так как в ходе фильтрации она проходит через поры очень малого размера. Необходимо отметить, что нефростомы не



могут создавать большого напора жидкости, поэтому их работа малоэффективна.

Из первичной мочи извлекаются нужные организму вещества, дополнительно в нее секретируются вещества, подлежащие выведению, так формируется моча окончательного состава, или *вторичная моча*. Моча собирается в парные мочеточники, которые, сливаясь, образуют уретру, выводящую мочу во внешнюю среду. Мочевой пузырь рыб представляет собой расширение уретры. У некоторых рыб, например у тюльки, мочевого пузыря вообще нет и моча вытекает по мере ее образования.

Почки рыб представляют собой парные вытянутые вдоль полости тела органы, расположенные под позвоночником параллельно по обе стороны спинной аорты (рис.12).

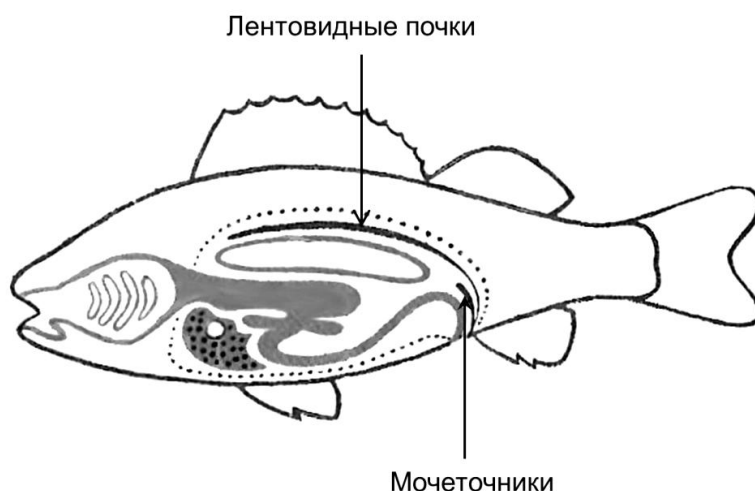


Рисунок 12 – Схема расположения почек рыб

Обилие крови в почках придает им характерный темно-красный цвет. 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. Передняя (проксимальная) часть почек не имеет отношения к осморегуляции и отвечает за кроветворение,

иммунитет, а также выполняет эндокринную функцию. Средняя и дистальная части почек обеспечивают осморегуляцию и выделение.

Структурным морфофизиологическим элементом почки является извитой почечный мочевой каналец – нефрон, который у рыб имеет аналогичное с другими позвоночными строение и состоит из сосудистого клубочка и капсулы с отходящим от нее мочесобирательным канальцем (рис. 13). Снабжаются нефроны специальной почечной артерией или ветвями сегментарных артериол. Сосуды, которые формируют приносящие артериолы, называют гломерулами. Гломерулы питают гломерулярные капилляры и сливаются в выносящие артериолы, они же затем образуют сеть синусов и перитубулярных капилляров. Артериальная кровь поступает в почки по почечным артериям, венозная по воротным венам почек. Железистые клетки стенок секретируют продукты азотистого распада (мочевину), которые попадают в просвет канальцев. Здесь же, в стенках канальцев, происходит обратное всасывание воды, сахаров, витаминов и пр.

Фильтрующим элементом нефрона является *мальпигиево тело*, состоящее из *боуменовой капсулы* и *гломерулы*. Капсула Боумена (расширенная начальная часть почечного канальца) со всех сторон охватывает *гломерулу* (клубочек артериальных капилляров).

Из капилляров гломерулы во внутреннее пространство боуменовой капсулы идет фильтрация жидкой части крови с растворенными в ней веществами. Фильтрация происходит под действием кровяного давления. Гломерулярная, или клубеньковая, фильтрация очень эффективно освобождает организм рыбы от избытка воды. Если в этом нет необходимости, механизм блокируется эндокринной системой, например посредством антидиуретического гормона, что характерно для эвригалинных рыб при переходе из пресной воды в соленую. У морских рыб клубеньковой фильтрации нет; отсюда происходит термин «агломерулярные» рыбы. Сразу за боуменовой капсулой следует шейка, способная сужаться и расширяться, что способствует усилению или ослаблению фильтрации. Иногда клетки шейки снабжены

ресничками, создающими дополнительный приток жидкости в канальце. Шейка может иметь разветвление – одна ветвь начинается мальпигиевым телом, а другая – нефростомом.

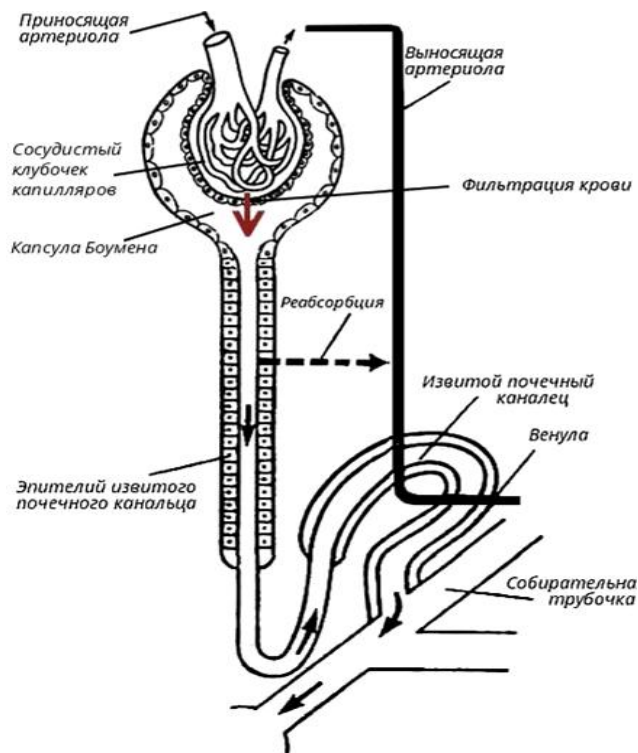


Рисунок 13 – Схема строения нефрона

Внутреннее строение почек рыб весьма разнообразно. У миксин функционирующий *мезонефрос*, или туловищная почка, содержит 30-35 пар очень крупных мальпигиевых телец. Боуменовы капсулы соединены с мочеточниками короткими шейками. Сорбционно-секретирующими свойствами обладают эпителициты самих мочеточников, которые имеют щеточную кайму, а в своей протоплазме – лизосомы. Несмотря на большую фильтрующую площадь скорость клубочковой фильтрации у миксин небольшая – 4-10 мл/кг в сутки. Это происходит по причине слабого кровяного давления – 3-9 мм рт. ст.

*Почки миног* имеют мало общего с почками миксин и во многом подобны таковым у пресноводных костистых рыб. У миноги почки являются в основном органом, выводящим лишнюю воду. В мочу у миног идет не

более 1% эндогенного аммиака. Большая часть азотистых метаболитов выделяется через жабры. Нефрон взрослой миноги состоит из мальпигиева тельца, снабженной ресничками шейки, проксимального сегмента, клетки которого обладают щеточной каймой, и извитого сегмента, не обладающего щеточной каймой. У ряда видов, включая ручьевую миногу, все гломерулы слиты в единое огромное сосудистое сплетение (глобус) длиной в несколько сантиметров и диаметром 0,25 мм. К глобусу примыкают капсулы нефронов.

*Почки пластинчатожабрных* представляют собой ремнеобразные тела, расположенные по бокам аорты в задней части тела. Передняя часть почек акул превращается у самцов в придаток семенника, а у самок не функционирует. Нефроны у акул длинные, кроме мальпигиевых телец, они могут иметь нефростомы. Шейка нефрона длинная с ресничками, эпителий проксимального сегмента канальца снабжен щеточной каймой, богат митохондриями и лизосомами, дистальный сегмент толст, клетки его богаты митохондриями и лизосомами, но без щеточной каймы. Почки акул способны к образованию большого количества первичной мочи. При стрессе диурез (выделение мочи) может уменьшаться или даже совсем прекращаться в отличие от морских костистых рыб, у которых при стрессе диурез усиливается.

Регуляция интенсивности диуреза может происходить в результате изменения кровоснабжения гломерул и изменения просвета шейки под действием гормонов. В почечных канальцах реабсорбируется (всасывается) из просвета канальцев обратно в кровь 70-85% воды. Реабсорбция воды коррелирует с реабсорбцией мочевины. Мочевина реабсорбируется активно, а вода всасывается пассивно, по законам диффузии, в силу уменьшения общей концентрации электролитов в первичной моче. Регуляция реабсорбции натрия, калия и хлора происходит отдельно. Натрий и хлор обычно реабсорбируются в эквивалентных количествах. Секреция эпителием почечных канальцев катионов магния, сульфат-анионов и фосфат-анионов в 10 раз больше, чем их фильтрация из крови и полостной

жидкости. Секретируется также креатинин – продукт деградации мышечного креатинфосфата. В канальцах реабсорбируется 90-95% мочевины и 96-98% окиситриметиламина, однако, часть этих веществ все-таки выводится с мочой.

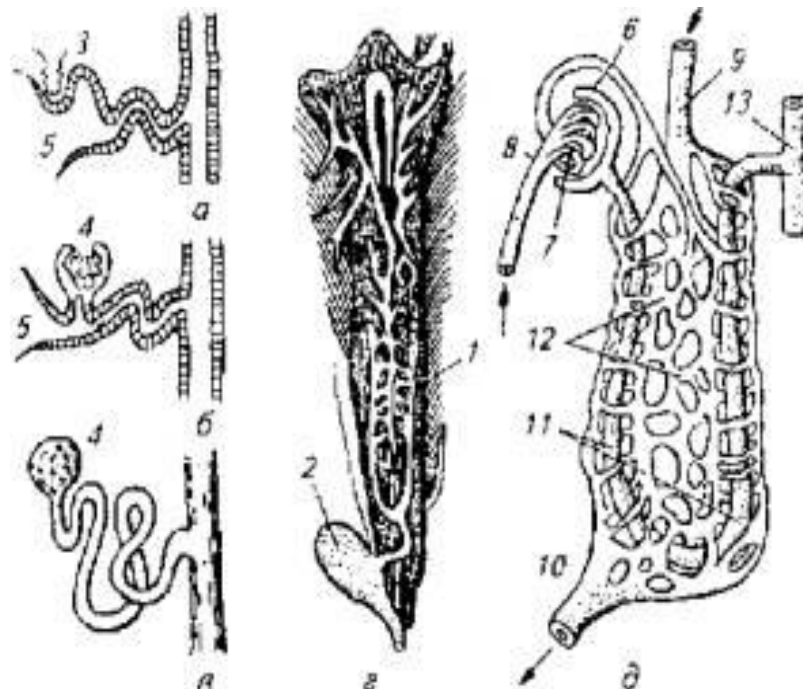


Рисунок 14 – Строение головной (а), туловищной (б, в, д) почек и почки форели (г):  
 1 – мочеточники; 2 – мочевого пузыря; 3 – наружный клубочек; 4 – мальпигиево тельце; 5 – воронка; 6 – капсула Боумена; 7 – сосудистый клубочек; 8 – спинная аорта; 9 – воротная вена почек; 10 – почечная вена; 11 – почечные канальцы; 12 – венозные синусоиды; 13 – собирательная трубка.

У многих пресноводных рыб почечные клубочки довольно слабо развиты, но их эпителиальный барьер, отделяющий кровь от боуменовой полости, очень тонок и легкопроницаем для воды и небольших молекул и ионов. Шейка канальца тонка и узка. Проксимальный и дистальный сегменты имеют типичное строение: первый имеет щеточную кайму, у второго развитие каймы слабое, клетки обоих богаты митохондриями, т. е. способны к энергичным противоградентным секреторным и сорбционным процессам. Оба снабжены лизосомами для деградации захваченных из просвета сосуда макромолекул. Промежуточный сегмент снабжен подвижными ресничками. Дистальный сегмент сложен из высоких

столбчатых клеток и снабжен гладкой мускулатурой. В мочеточниках обнаруживается много бокаловидных слизевых клеток. Эти клетки у самцов колюшки во время нерестового периода выделяют особое клеящее вещество, используемое рыбой при постройке гнезда.

## 12.2 Жабры

В жаберном эпителии миног, акул и костистых рыб имеются особые клетки, очень богатые митохондриями т. е. способные к энергоемким процессам. В 1932 г. Кейс и Вильмер предположили, что эти клетки могут иметь отношение к сорбции из окружающей среды и секреции в окружающую среду хлоридов. В дальнейшем это было многократно подтверждено. Эти так называемые «хлоридные» клетки имеют специфическую, ямчатую структуру поверхности со свойствами ионообменника, их внутренняя структура состоит из специальной «лабиринтовой» субстанции, имеющей множество каналов. Изменение направления транспорта ионов у эвригалинных рыб происходит под действием гормонов гипофиза и урофиза. У пресноводных рыб и у эвригалинных и проходных рыб в пресной воде «хлоридные» клетки извлекают натрий из пресной воды, в которой он всегда содержится хотя бы в следовых количествах. Через жабры рыб проходит в сутки порядка 1 м<sup>3</sup> воды, где содержится до 100 г хлоридов. В соленой воде хлоридные клетки выводят лишний натрий из организма. Перестройка работы клеток требует некоторого времени. Угри, адаптированные к пресной воде, начинают усиленно секретировать натрий через 1-2 ч после помещения их в соленую воду. При работе на полную мощность «хлоридные» клетки угря способны вывести за час 1/3 натрия, содержащегося в организме.

Разные виды отличаются различной адаптационной способностью. У карпа, карася, морского окуня, тунца эта способность ограничена – они довольно стеногалинны. У лососевых эта способность развивается в онтогенезе, они становятся способными перейти в морскую воду по достижении так называемой покатной стадии. Эта стадия характеризуется посеребрением

покрова и исчезновением придонной пятнистой окраски. Мальки горбуши способны адаптироваться к морской воде вскоре после рассасывания желточного мешка при массе тела в несколько сот миллиграммов. Молодь семги становится способной к переходу в морскую воду по достижении массы в 20 г и более. Другие лососевые (чавыча, кижуч, сима, нерка) занимают промежуточное положение.

Жабры являются основным органом экскреции из организма аммиака, но не мочевины. Например, у бычка-рогатки во время прохождения крови через жабры содержание аммиака уменьшается втрое, а содержание мочевины заметно не изменяется. Поэтому жабры являются главным местом экскретирования продуктов катаболизма белка у аммонотелических рыб, у которых главным продуктом распада белка является аммиак: миног, миксин, пресноводных и морских костистых рыб. Экскретирующие в основном мочевины и окись триметиламина акулы, скаты, химеры и кистеперые используют для этого в основном почечную систему. Через жабры экскретируется большое количество растворимых в воде ксенобиотиков и их метаболитов. Это связано с тем, что вся кровь постоянно проходит через жаберные капилляры, имеющие огромную площадь соприкосновения с окружающей средой.

### **12.3 Ректальная железа**

В заднем отделе кишечника акулы имеется специфический орган, функцией которого является экскреция лишних хлоридов. Он развивается как выпячивание задней кишки и располагается в полости тела над кишечником. Это так называемая ректальная железа. Она обильно снабжается кровеносными сосудами и имеет в своем составе много богатых митохондриями и микротрубочками клеток, подобных жаберным клеткам Кейса-Вильмера. Выделения ректальной железы акул содержат вдвое больше натрия и хлора, чем кровь, и почти совсем не содержат мочевины. Ректальная железа, таким

образом, является специализированным органом экскреции хлоридов. Нечто подобное – «древовидный орган» – имеется у морских сомов.



### Вопросы для самоконтроля

1. Имеются ли отличия в химическом составе плазмы крови и первичной мочи?
2. Чем первичная моча рыб отличается от вторичной?
3. Каким термином называют туловищную почку рыб?
4. Назовите основные отличия почек рыб.
5. Какие рыбы имеют наиболее примитивное строение почек?
6. Какое образование является фильтрующим элементом нефрона?
7. Какие виды рыб используют жабры как основной орган экскреции из организма аммиака?
8. У каких видов рыб продуктом катаболизма белков является мочевины?
9. Какие физиологические функции выполняют «хлоридные» клетки?
10. Какие продукты обмена выводятся через жабры?
11. Как продукты катаболизма белка выводятся из организма аммонотелических рыб?
12. В чем заключаются особенности строения так называемых «хлоридных» клеток?
13. Как продукты катаболизма белка выводятся из организма уреотелических рыб?
14. Как называют орган, расположенный в заднем отделе кишечника акул?



## РАЗДЕЛ 12

### МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КОЖИ РЫБ

---

---

Кожа находится на границе между телом рыбы и внешней средой, поэтому для многих видов рыб кожный покров – основное средство защиты от неблагоприятных факторов. Кожа рыб слабопроницаема для воды и растворенных в водной среде химических соединений. Она также является барьером для проникновения в организм бактерий. Этому способствуют кожные секреты, обладающие бактерицидными свойствами. Кроме того, выделение слизи и *десквамация* (слущивание) эпителия ведет к постоянному обновлению поверхности кожи. Кожа имеет значительную механическую прочность и упругость. В роли средств защиты от механических повреждений выступают жесткая чешуя, различного рода жучки, пластинки и колючки. *Плакоидная чешуя* акул, скатов, хрящевых рыб по прочности и строению напоминает кости, поэтому некоторые исследователи называют ее «кожными зубами».

Кожа многих морских рыб снабжена железами, вырабатывающими яды. Секретом этих желез покрыты колючки плавников и шипы на жаберных крышках. Хищники стараются избегать контактов с такими рыбами. Яды многих ядовитых рыб, относящиеся к группе нейротоксинов, оказывают быстрый отравляющий эффект. Например, тетродотоксин – яд наиболее опасных рыб (сем. иглобрюхие, или рыбы-собаки) – в 10 раз токсичнее яда кураре. Он смертелен для человека. Не менее опасна и бородавчатка страшная (семейство бородавчатки), распространенная в Индийском и Тихом океанах. В спинном плавнике этой рыбы находится 13 колючек с ядовитыми железами. Рана, нанесенная этой рыбой, болезненна и вызывает паралич конечности человека. При попадании в рану большого количества яда у человека развиваются одышка, сердечная недостаточность, судороги, расстройства психики, а в тяжелых случаях может наступить смерть. Наиболее ядовит обитатель Черного моря – морской дракончик (сем. морские дракончики). У

него ядовитые железы расположены у основания колючек спинного плавника и в основании шипов жаберных крышек. Сильными ядами снабжены плавники морского ерша (скорпены) и глубоководных морских окуней (себастосы). Последние являются объектом промысла и потому вызывают тяжелые заболевания рук у рыбаков.

В коже рыб находится много нервных окончаний. Поэтому ее можно рассматривать как орган рецепции (механической, термической, химической, электрической). Для многих рыб кожа является органом газообмена (кожное дыхание). У рыб кожа выполняет также довольно специфическую опорную функцию. На внутренней стороне кожи рыб закрепляются мышечные волокна скелетной мускулатуры, составляющие миомеры. Таким образом, она выступает как опорный элемент в составе опорно-двигательного аппарата. Физические свойства кожи (снижение гидродинамического сопротивления, понижение коэффициента трения воды и тела) таковы, что создают особые условия для эффективного перемещения в плотной водной среде за счет обтекания тела рыбы водными потоками.

### **12.1 Строение кожи**

Кожа рыб состоит из двух слоев – наружного (*эпидермис*), и лежащего под ним, соединительнотканного слоя (*дерма*). Между ними расположена базальная мембрана. Эпидермис происходит из первого зародышевого листка – эктодермы, а дерма имеет мезодермальное происхождение.

Эпидермис состоит из многослойного эпителия, состоящего из 2-15 рядов клеток. Основание эпидермиса составляет базальный слой, состоящий из одного ряда высоких призматических клеток, которые, размножаясь, дают начало клеткам слоев, лежащих выше. Средний слой эпидермиса состоит из нескольких рядов клеток, форма которых изменяется от цилиндрической до плоской. По мере роста молодые клетки вытесняют более старые клетки, уплощаются и переходят в верхние слои. Наружные слои подвергаются ороговению и отторжению (рис. 15).

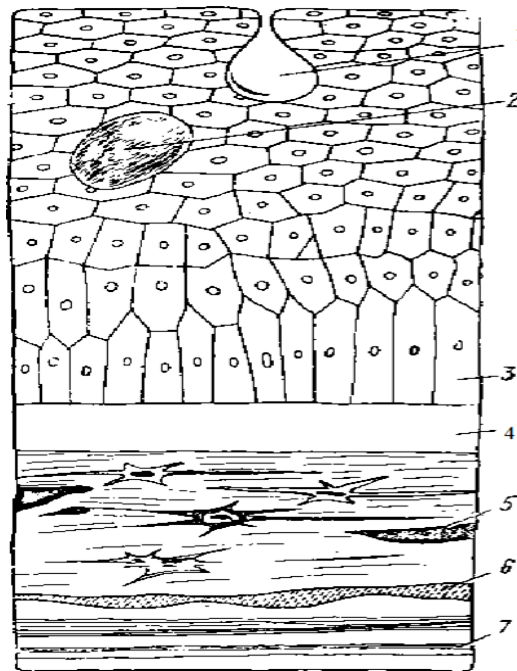


Рисунок 15 – Строение кожи плотвы (по Аминевой):

1 – бокаловидная слизистая клетка; 2 – зернистая округлая слизистая клетка; 3 – базальные клетки; 4 – пограничная мембрана; 5 – пигментные клетки; 6 – чешуеобразующие клетки; 7 – чешуя

У большинства высших рыб эпидермис пронизан чувствительными нервными окончаниями, но не содержит кровеносных сосудов. В эпидермисе могут быть заложены слизистые клетки трех типов. У базальной мембраны располагаются колбовидные клетки, чуть выше, в среднем слое, просматриваются округлые клетки, а у поверхности, в слое плоских клеток, находятся бокаловидные слизистые клетки. Однако все три типа клеток одновременно присутствуют лишь у некоторых видов рыб. У быстроплавающих рыб (тунцы, мерлин) в эпидермисе представлены только округлые клетки, выделяющие серозный секрет. У пелагических рыб, плавающих со средними скоростями, помимо округлых клеток имеются бокаловидные клетки. У донных и других малоподвижных рыб можно обнаружить все три типа клеток

Дерма (кутис) состоит из трех слоев: тонкого верхнего, представленного соединительной тканью, толстого среднего сетчатого слоя коллагеновых и эластиновых волокон и тонкого базального из высоких призматических клеток, дающих начало двум верхним слоям. У активных пелагических рыб дерма

хорошо развита. Толщина ее в участках тела, обеспечивающих интенсивное движение (например, на хвостовом стебле акулы), сильно увеличена. Средний слой дермы у активных пловцов может быть представлен несколькими рядами прочных коллагеновых волокон, которые между собой связываются еще и поперечными волокнами. У медленноплавающих литоральных и донных рыб дерма рыхлая или вообще слабо развита.

Под дермой находится рыхлый слой соединительной ткани с жировыми включениями (подкожная клетчатка). У быстроплавающих рыб на участках тела, обеспечивающих плавание (например, хвостовом стебле), подкожная клетчатка отсутствует. В этих местах к дерме прикрепляются мышечные волокна. У других рыб (чаще всего медлительных) подкожная клетчатка хорошо развита и включает много жира (например, у зубатки или нототении). В дерме расположены как нервные элементы, так и капиллярная сеть.

## **12.2 Слизистые клетки кожи**

В эпидермисе имеются клетки, вырабатывающие слизь, которая отличается как по химическому составу, так и по назначению. Рыбы с хорошо развитой чешуей обычно выделяют сравнительно мало слизи (лососевые, окуневые). Рыбы с плохо развитой чешуей (угорь, стерлядь, сомы, линь), а также круглоротые (миксины, миноги) выделяют много слизи.

В основании эпидермиса, прилегая к базальной пластинке, лежат крупные колбовидные клетки. Секрет колбовидных клеток обычно не содержится в кожной слизи, так как колбовидные клетки лежат в глубине эпидермиса и не имеют протоков. Их секрет попадает на поверхность тела лишь при травмировании кожного покрова и разрушении этих клеток. Однако секрет колбовидных клеток обладает сильным биологическим эффектом. Его называют «веществом испуга» – настолько сильно его воздействие на окружающих травмированную особь рыб. Низкомолекулярные соединения из кожи хищных рыб (кайромоны) несут информацию о присутствии в водоеме хищника. Причем этот сигнал воспринимается как мирными, так и хищными

рыбами. В свою очередь, мирные рыбы выделяют через кожу феромон тревоги, который обладает межвидовой активностью. Установлено, что чувствительность половозрелых рыб к феромону тревоги чрезвычайно велика.

В среднем слое эпидермиса расположены зернистые клетки, имеющие круглую и грушевидную форму. Наиболее близко к поверхности расположены бокаловидные клетки. Секрет бокаловидных клеток имеет густую консистенцию и содержит сравнительно большое количество полисахаридов, гликопротеидов и производных холестерина.

### **12.3 Чешуйчатый покров кожи**

Практически у всех рыб, кроме круглоротых, есть чешуя. Размеры и характер чешуйчатого покрова рыб во многом зависит от видовых различий. Активные пловцы литоральной зоны любого водоема имеют хорошо развитую крупную чешую, обеспечивающую хорошую обтекаемость тела. Чешуя препятствует образованию складок кожи при движении, улучшает обтекающие и защищает мышечные волокна, прикрепленные к дерме, а также внутренние органы от давления воды.

Чешуя в среднем на 50% состоит из органических соединений, типичных для соединительной ткани. Минеральную часть составляют, главным образом, фосфаты кальция (около 40%). В меньших количествах в чешуе обнаружены карбонаты кальция и натрия, а также фосфат магния и другие соли.

Каждая чешуйка состоит из верхнего костного и лежащего ниже волокнистого слоя. Волокнистый слой состоит из горизонтальных слоистых пластинок, образованных коллагеновыми волокнами, включенных в аморфный матрикс. В пластинках имеются также вертикальные коллагеновые волокна. Все вместе образует прочную и гибкую структуру. Под пластинками расположены фибробласты – клетки, вырабатывающие коллагеновые волокна. Кристаллы гидроксиапатита, составляющие минеральную основу костей и чешуи, вырабатываются специальными клетками – остеобластами

## 12.4 Регенерация покровных структур кожи

Кожа, прежде всего, повреждается при различных механических воздействиях. Пораненные участки кожи, как правило, восстанавливаются – регенерируют. Скорость регенерации, как и скорость роста, гораздо выше у молодых, чем у взрослых особей. В ходе заживления эпидермис нарастает на пораненный участок. Эпителиальные клетки, мигрирующие в поврежденную область, обладают фагоцитарной активностью и могут поглощать бактерии. Клетки эпидермиса образуют на поверхности пробку, в которую со всех сторон врастает кутикс. Образование в области раны базальной пластинки эпидермиса обусловлено взаимодействием дермы (кутикса) и эпидермиса. В регенерирующей ткани выявлено значительное количество лейкоцитов, попадающих в кожу из кровяных сосудов (макрофаги, нейтрофилы, эозинофилы и др.).

В регенерации чешуи наблюдается несколько стадий. В начале образуется новый центр роста в виде диска, не разделенного на концентрические склериты. По внешнему краю чешуи образуются широкие склериты. Регенерирующая чешуя растет очень быстро, пока не догонит по размеру окружающую чешую. После этого чешуя продолжает расти в соответствии с ростом всех чешуй.

### Вопросы для самоконтроля



1. Назовите основные физиологические функции кожи.
2. Сколько слоев формируют кожу рыб?
3. Каким образованием в коже рыб эпидермис отделяется от дермы?
4. Какие слизистые клетки располагаются у базальной мембраны?
5. Какие слизистые клетки преобладают у быстроплавающих рыб?
6. Какие физиологические процессы протекают при регенерации чешуи?

## РАЗДЕЛ 13

### ОКРАСКА РЫБ И ЕЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

---

---

Окраску рыбе придают пигментные клетки кожи – хроматофоры (от греч. «хромос» – крашу и «форос» – несущий), расположенные в дерме. Выделяют два основных класса молекул, которые могут содержать хроматофоры: *биохромы* и *хемохромы*. К биохромам относятся истинные пигменты, которые избирательно поглощают часть видимого солнечного спектра и отражают другую. Хемохромы, также известные как «структурные цвета», создают окраску путем отражения волн определенной длины при пропускании других, путем интерференции и рассеивания.

#### 13.1 Классификация хроматофоров

Выделяют четыре вида хроматофоров:

- 1) *меланофоры* – содержат черный и коричневый пигмент меланин;
- 2) *эритрофоры* – содержат красный пигмент;
- 3) *ксантофоры* – содержат пигменты от светло-желтого до темно-оранжевого цвета;
- 4) *гуанофоры* или иридоциты (иридоформы) – содержат кристаллы гуанина.

В одном и том же хроматофоре может быть два типа пигментов. Хроматофоры располагаются в коже в два слоя: в глубоком слое, лежащем под кутисом, и в поверхностном слое над кутисом. Пигменты ксантофоров и эритрофоров относятся к разряду жироподобных веществ, липоидов, поэтому такие клетки называются *липофоры*. Однако желтые и красные пигменты рыб могут иметь *птериновую* природу. В гуанофорах нет пигмента. Так называются окрашенные клетки, которые отражают свет с помощью хемохромов из кристаллизованного гуанина, в них содержится гуанин, имеющий кристаллическую структуру. Дифракция падающего света на гранях

гуаниновых пластин вызывает появление окраски. Природа наблюдаемого цвета определяется ориентацией хеомрома, характерной переливающейся серебристой (иридирующей) окраски. Пигментные клетки с кристаллами гуанина обычны для большинства рыб. Однако окраска кожи рыбы формируется как результат сочетания нескольких пигментов. По поверхности тела пигментные клетки рассредоточены неравномерно. В результате на теле образуются узоры различного цвета, яркости и формы (полосы, пятна, кольца и др.).

### **13.2 Строение пигментных клеток**

Пигментная клетка отличается особым строением. Цитоплазма в ней неоднородна. Верхний слой (эктоплазма) неподвижен, так как пронизан особыми жесткими органеллами – радиальными фибриллами. Внутренний слой цитоплазмы пигментной клетки (киноплазма) подвижен и содержит зерна пигмента. Киноплазма обладает способностью концентрироваться в центре клетки или растекаться по всей клетке. Если зерна пигмента собираются в центре клетки в каплю (контракция пигмента) – клетка светлеет, и окраска рыбы становится более светлой. Если наоборот, зерна пигмента распространяются по отросткам клетки (экспансия пигмента) – клетка окрашивается, и окраска особи темнеет.

Изменение окраски за счет контракции или экспансии пигмента является физиологическим, а изменение окраски за счет увеличения или уменьшения количества меланофоров – морфологическим. Окраска рыбы может иметь различное биологическое значение. Она позволяет рыбе оставаться незамеченной при нападении на жертву (полосы у щуки или окуня скрывают рыбу в зарослях подводной растительности). В ряде случаев стратегия окрашивания прямо противоположна – яркой окраской тела рыба пытается напугать врага или пищевого (полового) конкурента. Брачные наряды имеют другую цель – привлечь внимание полового партнера.



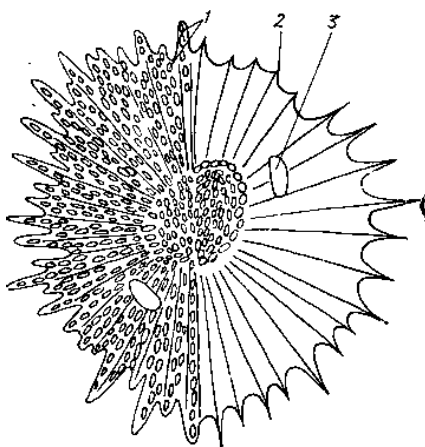


Рисунок 16 – Схематическое изображение меланофора карася (по Аминовой):  
(слева – экспансия, справа – контракция пигментных зерен);  
1 – зерна; 2 – фибриллы; 3 – ядро

Изменение окраски кожи происходит под влиянием нервной и гуморальной систем. Быстрое «перекрашивание» обеспечивается нервной регуляцией. Центры пигментации тела у рыб лежат в спинном мозге, у разных видов в разных сегментах. Так, пигментномоторные волокна спинного мозга у карповых переходят в симпатическую цепочку на уровне 12-18-го позвонков, у камбалы – на уровне 5-6-го позвонков. Отсюда они распространяются в краниальном и каудальном направлениях. Гуморальная регуляция пигментации тела обеспечивает более поздние изменения окраски. Парентеральное введение гормонов (адреналин, аденокортикотропный гормон, гистамин) приводит к изменению пигментации через несколько десятков минут.

Решающее значение в запуске реакций пигментации у рыб имеют те раздражения, которые воспринимают глаза – зрительная афферентация. Например, камбала принимает окраску тела в зависимости от того, на грунте какого цвета находится ее голова. При этом на теле воспроизводится не только тон, но и рисунок (полосы, пятна), а реакция пигментации тела запускается достаточно быстро – уже через 5 мин камбала окрашивается в соответствии с тоном и рисунком грунта. Завершается пигментация в течение 1-5 ч. Процесс потемнения занимает меньше времени, чем процесс посветления.

## Вопросы для самоконтроля



1. Какое биологическое значение имеет окраска рыб?
2. Какие клетки отвечают за окрас у рыб?
3. Как располагаются в коже рыб хроматофоры?
4. Чем отличаются биохромы от хемохромов?
5. В чем заключаются особенности строения пигментных клеток?
6. Какой пигмент содержат меланофоры?
7. Могут ли хроматофоры содержать два типа пигментов?
8. Является ли изменение окраски за счет контракции пигмента физиологическим?
9. Какие физиологические особенности характерны для киноплазы пигментной клетки?
10. Какой из систем (нервной или гуморальной) обеспечивается быстрое изменение окраски рыб?
11. Какими физиологическими особенностями вызвано образование на теле рыб узоров различного цвета, яркости и формы?
12. Какое значение в запуске реакций пигментации у рыб имеют раздражения, которые воспринимают глаза?

## **РАЗДЕЛ 14**

### **РАЗМНОЖЕНИЕ У РЫБ**

---

---

По биологическому значению функция размножения у животных уступает только функции добывания корма. Однако в период высокой половой активности рыб половая доминанта может даже подавлять чувство голода.

#### **14.1 Функции размножения**

Функцией гонад рыб является продуцирование яиц (икринок) и сперматозоидов. Икринки и сперматозоиды образуются из первичных половых клеток, которые дифференцируются еще во время эмбрионального периода онтогенеза и имеют размер от 9 до 20 мкм. Как правило, длина зрелых сперматозоидов не превышает 30-60 мкм, а размеры икринок изменяются в достаточно широком диапазоне – от нескольких десятков микрометра до нескольких сантиметров, как, например, у яйцекладущих скатов. В целом для класса рыб характерна высокая плодовитость. Количество женских гамет за один период икрометания у представителей пелагических видов рыб достигает десятков и даже сотен миллионов, а количество сперматозоидов еще больше.

Межвидовые различия сроков полового созревания у рыб значительны и варьируют от 1 месяца (у гамбузии) до 10-16 лет (у белуги). Сроки полового созревания могут различаться даже у рыб разных популяций одного вида. Помимо возраста на половое созревание рыб влияют факторы внешней среды – температура и химический состав воды, интенсивность питания, плотность посадки в искусственный водоем.

#### **14.2 Дифференциация полов**

Рыбы не имеют единой хромосомной системы первичных наследственных структур, ответственных за пол особи, как у человека. Хотя встречаются виды рыб, которые также обладают системой половых гетерохромосом. Так самки рыба в диплоидном наборе имеют две одинаковые

половые хромосомы (XX), а самцы – две разные половые хромосомы (XY). В то же время у некоторых видов, например, японского угря, у самца имеется пара одинаковых половых хромосом (ZZ), а у самки имеют две разные половые хромосомы (WZ). Обнаружены виды, у которых у одного из полов половая хромосома непарная. Так самка фундулюса имеет парные половые хромосомы (XA), а самец имеет непарную половую хромосому (X0). Напротив, у лабиринтовой рыбки коллизии половую хромосому имеют только самцы. Чаще всего у рыб половых хромосом нет (каarp, лососи, осетровые), а гены, кодирующие половые признаки, рассредоточены по соматическим хромосомам. Иногда система, определяющая пол, различна не только у близких видов (разные виды угрей), но даже у разных популяций одного вида (пецилии).

До момента полового созревания у молодежи, как правило, нет половых различий. Внешние признаки пола выражаются в первую очередь в развитии гонад. Ранние стадии развития гонад отличаются разнообразием. Первичные половые клетки могут развиваться как «по мужскому», так и «по женскому» пути. Некоторым видам рыб свойствен функциональный *гермафродитизм*, т.е. гермафродитизм при котором одни из параллельно развивающихся мужских или женских гонад впоследствии отмирают. Особенно много примеров таких явлений у окуневых.

При сортировке рыб по полу особое значение имеют вторичные половые признаки. Так у лососей признаком самцов являются более яркая окраска и изменения опорно-двигательного аппарата – искривление челюстей, появление горба. У карповых (вобла, язь) на голове и теле самцов в преднерестовый период появляется «жемчужная сыпь» – роговые образования белесого цвета. Брачная окраска в нерестовый период может выполнять защитную роль. У лососевых брачный наряд маскирует рыб, делает их менее заметными на галечном грунте в прозрачной воде. В других случаях нерестовая окраска имеет сигнальное значение (горбуша, кета). Пол одних рыб можно определить по форме анального отверстия, других – по форме плавников. Важным половым признаком может служить половое поведение рыб перед нерестом. Это может

быть преследование самцом самки (карап, щука и др.) или более сложное поведение – устройство гнезда (лабиринтовые), охрана территории. После нереста у многих видов рыб наблюдаются элементы родительского поведения: вентиляция икры, инкубация икры в ротовой полости. Половое поведение проявляется при изменении гормонального статуса рыб в ответ на действие внешней среды.

Регулировать пол в искусственных условиях выращивания удается при помощи стероидных гормонов. Андрогены и эстрогены не разрушаются в желудочно-кишечном тракте, поэтому они могут эффективно действовать при добавлении в корма. Включения метилтестостерона в рацион личинок тилапии в количестве 30-50 мг/кг приводит к тому, что в стаде половозрелых рыб самцы составляют 95-100 %. При добавлении в рацион форели этого же гормона (3 мг/кг) все особи превращались в самцов. При добавлении в рацион гормона эстрадиола (20 мг/кг корма) у лососей формировалось полностью (100 %) женское гомосексуальное стадо. Такой же эффект получали у тилапии при помощи этинилэстрадиола в количестве 50 мг/кг корма.

### **14.3 Ово- и сперматогенез**

К нересту ястыки и семенники увеличиваются в размерах, относительное содержание в них запасных веществ становится существенным и занимает значительную долю в общем содержании органических соединений в организме. Морфологически половая система рыб достаточно проста, но разнообразна. Как правило, семенник рыб соединяется с мочеточником. Сперма извергается по мочевому каналу в клоаку. У самок после овуляции икринки попадают в брюшную полость, затем захватываются воронкой яйцевода и выводятся в клоаку.

У круглоротых процесс упрощен: сперма и икра при созревании гонад поступают в брюшную полость, а затем половые клетки через поры проникают в просвет мочеточника. У осетровых и акул мочевые протоки головной почки

формируют мюллеровы протоки, по которым половые продукты покидают половые железы (после созревания).

Овуляция и спермиация – процессы, которые управляются гормонально. Функциональные изменения ткани, происходящие под действием гормонов, приводят к разрушению фолликулярной ткани, при этом овоциты (спермии) выдавливаются и образуется овариальная (спермиальная) жидкость. Овуляция может происходить как во всем ястыке, в этом случае рыба способна к одноразовому нересту, так и только в какой-либо части созревающих овоцитов, тогда рыба способна к многократному порционному нересту. Спермиация происходит, как правило, в меньших масштабах. Зрелые спермии находятся в семенниках длительное время, поэтому самцы, как правило, участвуют в нересте неоднократно.

#### **14.4 Плодовитость и оплодотворение**

Плодовитость самок рыб, как правило, связана с величиной икринок. Так, акуловые имеют очень невысокую плодовитость, но большая часть потомства остается живой, т.к. развивается внутри материнского организма или внутри яйцевой оболочки. Самки вынашивают всего одно яйцо, причем его диаметр может достигать нескольких сантиметров. Плодовитость костистых рыб изменяется в широких пределах. У рыб, обладающих крупной икрой (лососевые, нототении) на один грамм общей массы приходится по одной икринке, у живородящих на один грамм тела приходится несколько десятков икринок, а у карповых – несколько сотен. У костистых рыб при величине икринки менее 1 мм их общее количество достигает нескольких миллионов. Плодовитость рыб в значительной мере определяется и абиотическими факторами, среди которых, прежде всего, следует назвать обеспеченность кормом, размер популяции, температурный режим водоема.

Количество спермы и содержание в ней спермиев также различно. У некоторых видов рыб масса спермы за сезон достигает массы семенников. Общее количество спермы за нерестовый сезон у разных видов рыб различно и

колеблется в очень широких пределах – от нескольких миллилитров до 1 л (у крупных особей осетровых рыб). При этом, чем больше объем эякулята, тем меньше концентрация клеток в семенной жидкости. В семенниках спермии неподвижны. Их активация происходит при разбавлении секретом придатка семенника – эпидимимальной жидкостью.

Слияние половых клеток происходит, как правило, в воде, т.е. является наружным. Однако в классе рыб отмечено и внутреннее оплодотворение разной степени сложности. Внутреннее оплодотворение характерно для хрящевых и некоторых представителей костистых рыб: морского окуня, бельдюги и большинства карпозубообразных (гуппи, гамбузия, меченосцы и др.).

При наружном оплодотворении половые клетки выметываются в воду, где сохраняют свою жизнеспособность ограниченное время – от нескольких минут до нескольких секунд (белый толстолобик). Спермии рыб не обладают таксисом, т.е. способностью искать икринки. Однако они способны совершать колебательные движения, которые позволяют им перемещаться на расстояние от 0,5 до 1,5 см. При контакте с водной средой активность спермиев повышается. Дальнейший онтогенез рыб имеет несколько вариантов развития. Так, у речного угря, камбалы, луны-рыбы и некоторых других видов развитие происходит с метаморфозом, причем личиночная стадия может быть очень продолжительной. Однако у большинства рыб развитие раннего онтогенеза проще и короче по времени. У карповых, окуневых, сомовых икра развивается в течение нескольких дней.

Многие акулы, скаты, а также некоторые костистые рыбы приспособились к внутреннему оплодотворению. Внутриутробное развитие при внутреннем оплодотворении у рыб имеет различную степень совершенства. Например, у некоторых сомов внутреннее оплодотворение способствует лишь полноте оплодотворения, а «выметывание» оплодотворенных икринок происходит сразу же после внутреннего оплодотворения. Дальнейшее развитие происходит во внешней среде. Для черноморской бельдюги характерно живорождение. Желток ее икринки очень маленький, поэтому эмбрион

питается в полости гонад за счет резорбции других половых клеток. К моменту рождения молодь этого вида рыб хорошо развита и способна активно питаться. У живородящих рыб – пецилий, гуппи, молинезий – эмбрионы снабжены внешней кровеносной сетью для осуществления дыхания и псевдоплацентой для получения питательных веществ из крови матери. Многие представители семейства *Apogonidae*, обитающие в тропиках, вынашивают икру в ротовой полости, где между икринкой и слизистой оболочкой формируется своеобразная плацента. У некоторых барбусов местом плодоношения является желудок, у некоторых сомов – брюшная стенка. У самки аспредо (сем. *Bunocephalidae*) плодоношение происходит без внутреннего оплодотворения. Эти сомы откладывают икру на дно. После осеменения икры самцом самка ложится на икру брюшком, которое к тому времени приобретает ячеистую структуру. Оплодотворенные икринки засасываются в ячейки брюшка самки, где срастаются с ее кожей и получают кислород и питательные вещества по псевдоплаценте.

Наиболее сложное внутриутробное развитие у акул. У этих примитивных (с точки зрения эволюционного развития) и высоко организованных (с точки зрения физиологии) рыб внутреннее оплодотворение. Для акул характерно наличие примитивной матки и довольно совершенной системы плацентарной связи. После внутреннего оплодотворения зигота делится, оставаясь в яйцеводе самки. После формирования желточного мешка на его поверхности образуются особые складки и выросты, которые проникают в складки слизистой оболочки стенки яйцевода. Позднее желточный мешок зародыша срастается с яйцеводом. Так образуется детское место – плацента, через которое происходит объединение кровеносных систем самки и плода. Через плаценту зародыш получает для развития питательные вещества и освобождается от конечных продуктов обмена. Часть яйцевода, которую занимает зародыш, видоизменяется и превращается в подобие матки. Продолжительность плодоношения у разных видов акул и скатов различна. Например, у колючей акулы она составляет 22 месяца. Биологическая целесообразность такой



стратегии воспроизводства доказывається тем, что хрящевые рыбы сохраняют за собой свою экологическую нишу более 300 млн. лет.



### Вопросы для самоконтроля

1. В чем заключаются функции гонад рыб?
2. Существует ли система гетерохромосом у рыб?
3. Назовите основные признаки функционального гермафродитизма у рыб.
4. Существуют ли половые различия у мальков рыб?
5. Какие признаки имеют особое значение при сортировке рыб по полу?
6. Могут ли внешние факторы оказывать влияние на сроки полового созревания рыб?
7. Можно ли регулировать пол рыб в искусственных условиях выращивания?
8. Какие физиологические особенности овуляции характерны самок при одноразовом нересте?
9. Почему зрелые самцы способны участвовать в нересте многократно?
10. Как плодовитость самок связана с величиной икринок?
11. Для каких рыб характерно внутреннее оплодотворение?
12. Обладают ли спермии рыб таксисом?
13. Какие рыбы способны к вынашиванию икры в ротовой полости?
14. Для каких рыб характерно наиболее сложное внутриутробное развитие?

## РАЗДЕЛ 15

### ОНТОГЕНЕЗ РЫБ

---

---

В онтогенезе рыб от оплодотворения до гибели выделяют следующие периоды, каждый из которых характеризуется морфологическими и физиологическими особенностями:

- эмбриональный (зародышевый);
- личиночный;
- мальковый;
- ювенильный (юношеский);
- взрослого организма;
- старческий.

*Эмбриональный (зародышевый) период* отличается эндогенным питанием (за счет собственного желтка). Он длится от момента оплодотворения до момента перехода на внешнее (экзогенное) питание и подразделяется на два подпериода:

- собственно эмбриональный, в который развитие происходит внутри яичевой оболочки, а у живородящих рыб протекает внутри тела самки;
- предличиночный (свободного эмбриона), в который выклюнувшиеся свободноживущие особи питаются за счет желтка.

*Личиночный период* характеризуется переходом на активное внешнее питание с сохранением личиночных признаков. В это время внешнее и внутреннее строение организма еще значительно отличается от взрослого. Так плавниковая складка еще не дифференцирована на зачатки парных и непарных плавников.

*Мальковый период* характеризуется тем, что организм начинает приобретать черты взрослой особи. Непарная плавниковая складка дифференцируется на плавники. Закладывается чешуя, начинается

дифференциация пола, однако половые органы еще не развиты. В этот период малек представляет собой сформировавшуюся молодую рыбку.

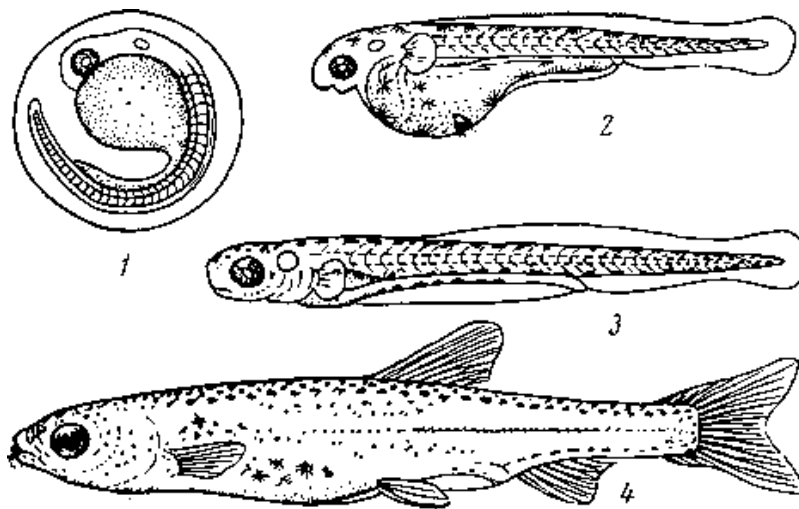


Рисунок 17 – Развитие воблы (по Моисееву):  
1 – икринка; 2 – предличинка; 3 – личинка; 4 – малек.

*Ювенильный (юношеский) период* характеризуется интенсивным развитием половых желез. В этот период особи еще неполовозрелые. Однако вторичные половые признаки уже начинают развиваться.

*Период взрослого организма* начинается с момента наступления половой зрелости. В этот период рыбы имеют все признаки, которые характерны для сформировавшегося организма.

*Старческий период* характеризуется замедлением или полным прекращением роста. Рыба теряет способность размножаться.

Теория поэтапного развития, в соответствии с которой в онтогенезе рыб выделяют различные периоды, этапы и стадии развития, а также определяется их продолжительность, была впервые разработана В. В. Васнецовым, затем дополнена и развита другими исследователями. Согласно этой теории периодами называют довольно длительные интервалы развития особи, слагающиеся из последовательных этапов. К этапам относят интервалы в развитии рыбы, в течение которых происходит рост и медленные, постепенные изменения организма, однако никаких существенных изменений ни в строении,

ни в физиологии, ни в поведении не наблюдается. В этот отрезок времени сохраняется тот же процесс взаимодействия организма с внешней средой, остается тот же способ движения, захвата пищи и пр. Важно отметить, что переход от одного этапа к другому осуществляется скачкообразно и сопровождается изменениями в строении и, как правило, происходит при достижении определенных размеров особи. Морфологические изменения (скачки) происходят очень быстро, иногда менее чем за 3-4 ч, и связаны с существенными биологическими изменениями. Первые этапы жизни рыб обычно короткие и продолжаются от нескольких часов до нескольких суток. У взрослых рыб длительность этапов может измеряться годами.

Незначительные морфологические изменения, отражающие каждый момент развития организма, называются стадиями. Так, например, у трески, период собственного эмбрионального развития подразделяют на несколько, стадий (рис. 18).

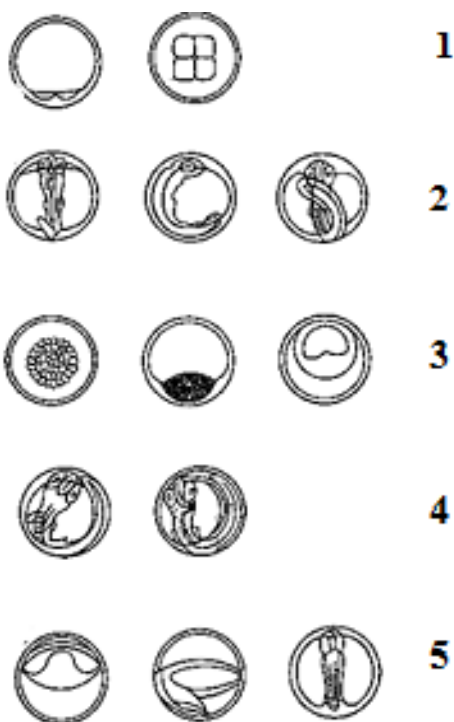


Рисунок 18 – Стадии эмбрионального развития трески (по Моисееву):

- 1 – начальная стадия дробления;
- 2 – стадия дробления и обрастания;
- 3 – стадия образования зародышевой полоски;
- 4 – стадия неоформившегося эмбриона;
- 5 – стадия оформившегося эмбриона.

Начало дробления характеризуется образованием от 2 до 8 бластомеров. Дальнейшее дробление сопровождается обрастанием желтка зародышевым слоем (гастрюляция). Эта стадия длится до появления зародышевой полоски. На

стадии образования зародышевой полоски продолжается дифференцировка туловищных миотомов. Заканчивается стадия отделением хвостовой почки от желтка. Следующая стадия – стадия неформившегося эмбриона, начинается от момента обособления хвоста и продолжается до охвата эмбрионом всего желтка. На стадии оформившегося эмбриона начинается пульсация сердца и подергивание эмбриона. Она длится от момента охвата эмбрионом всего желтка до выхода его из икринки. На этой стадии у эмбрионов многих рыб глаза уже пигментированы.

Знание этапов развития рыб необходимо для совершенствования биотехники разведения и перевозки икры и личинок, понимания причин колебаний численности популяций. Следует отметить, что у разных рыб наблюдается различное количество этапов развития. В частности у щуки выделяют три личиночных этапа развития, у литофилов – четыре, а у фитофилов – шесть.

В качестве примера можно привести описание развития камчатской пресноводной микижи, выполненное согласно теории этапности развития. В эмбриональном периоде особей этого вида выделяют два подпериода. Первый подпериод (собственно эмбриональный), во время которого зародыш называется эмбрионом. Собственно эмбриональный подпериод включает 6 этапов развития. Первый этап характеризуется набуханием икринки, появлением перивителлинового пространства, образованием бластодиска. На втором этапе происходит дробление от двух бластомеров до бластулы включительно. На этом этапе выделяют следующие стадии: 2 бластомеров; 16 бластомеров; ранней морулы; поздней морулы; бластулы. Третий этап – гастрюляция. Четвертый этап – органогенез, включающий стадии образования глазных пузырей; образования 7 сомитов; образования глазных бокалов и появления слуховых капсул; образования желточной пробки; обособления хвостового отдела от желтка. Пятый этап – начало подвижного состояния зародыша. Шестой этап – начало зародышевого кровообращения, на котором выделяют следующие стадии: образования подкишечно-желточной системы

кровообращения; печеночно-желточного кровообращения; запустевания подкишечно-желточной вены. На этом этапе зародыш готов к вылуплению.

Второй подпериод эмбрионального периода развития камчатской пресноводной микижи – это развитие зародыша вне оболочки. Подпериод развития задорыда вне оболочки характеризуется тем, что после вылупления зародыш продолжает питаться за счет желтка и называется свободным эмбрионом, или предличинкой. Во втором подпериоде выделяют седьмой и восьмой этапы развития. Седьмой этап – вылупление зародыша из оболочки (длина вылупившегося эмбриона 11-12 мм). Последний, восьмой этап эмбрионального развития – образование подвижного челюстно-жаберного аппарата. Он включает следующие стадии: начала подвижного состояния жаберно-челюстного аппарата; окончания дифференциации непарных плавников. Длина зародыша на этом этапе изменяется в пределах от 13 до 22 мм.

Личиночный период состоит из двух этапов развития. Девятый этап характеризуется смешанным питанием личинки длиной 24 мм. Десятый этап – переход личинок длиной 25-26 мм на полное экзогенное питание

Мальковый период – особь (малек) приобретает черты взрослого организма. Длина малька в начале этого периода около 27 мм.

### Вопросы для самоконтроля



1. Какими физиологическими изменениями характеризуется эмбриональный период развития рыб?
2. Как называется период, который начинается с момента наступления половой зрелости?
3. Согласно теории поэтапного развития на какие интервалы разделяют развитие особи в ходе онтогенеза?
4. Какие морфологические изменения, отражающие развитие организма, называют стадиями?

## РАЗДЕЛ 16

### ПЕРЕДВИЖЕНИЕ РЫБ

---

---

Известны три способа передвижения рыб – плавание, ползание и полет. Рыбы способны передвигаться в воде с различной силой течения. В зависимости от формы тела и строения плавников они могут двигаться по-разному и с различной скоростью. Поступательные движения могут обеспечиваться за счет волнообразных движений всего тела (угорь, треска). Способность изгибать тело зависит, главным образом, от числа позвонков рыбы, которое может изменяться в широких пределах – от 16 (рыбы-луна) до 400 (рыбы-ремень). Рыбы, имеющие мелкую чешую, могут изгибать тело лучше, чем рыбы с крупной чешуей.

В случае перемещений с неподвижным телом, передвижение может осуществляться за счет колебательных движений плавников – анального (электрический угорь), спинного (ильная рыба), сильно увеличенных грудных плавников (скаты). Камбалы передвигаются, совершая колебательные движения одновременно спинным и анальным плавниками.

Несмотря на то, что водная среда обладает более высокой плотностью по сравнению с воздушной, рыбы могут перемещаться с достаточно большой скоростью. Так, например, максимальная скорость рыбы-меч составляет 130 км/ч, голубого марлина – 90 км/ч, а голубого тунца – около 80 км/ч. Следует учитывать, что скорость движения во многом зависит от физиологического состояния животного. Так, например, после нереста скорость движения леща уменьшаются в 3–5 раза. Лососи в 1–3 стадии зрелости способны развивать большую скорость, чем особи непосредственно перед нерестом. Как правило, голодные рыбы проявляют большую активность по сравнению с сытыми, однако сытые рыбы чаще развивают более высокие скорости. Рыбы с острым зрением быстрее передвигаются при хорошей освещенности. Половые различия существуют в скорости передвижения особей

одного вида. В частности, самцы способны развивать более высокую скорость, чем самки.

Подвижность рыб может меняться при изменении внешних условий – осмотического давления, солености, содержания растворенных газов и т.д.

Различают следующие скорости движения рыб:

- крейсерская скорость – скорость передвижения в течение нескольких часов при перемещении на большие расстояния;
- максимальная скорость – скорость передвижения в течение 0,5–1 мин;
- бросковая скорость или скорость броска – скорость передвижения в течение 3–5 с.

Как правило, крейсерская скорость (м/с), которую может развивать особь не превышает 1,5–2 длины тела рыбы. Таким образом, зная длину тела, можно оценить скорость передвижения рыбы. В большинстве случаев максимальная скорость передвижения можно рассчитать по формуле:

$$V_{\max} = (3,5-7) \times L, \quad (1)$$

где  $V_{\max}$  – максимальная скорость, м/с;

$L$  – длина тела рыбы, м;

В общем случае, скорость движения рыбы пропорциональна частоте и амплитуде колебаний тела. Для карася и форели максимальную скорость движения можно определить по формуле:

$$V = \frac{1}{4} \times [L \times (3f - 4)], \quad (2)$$

где  $V$  – предельная скорость;

$L$  – длина тела;

$f$  – частота колебаний тела (или хвоста).



Очевидно, что, максимальная скорость, которую способна развить та или иная особь, во многом определяются ее линейными размерами. Для оценки скоростных возможностей рыб предлагается использовать так называемый *коэффициент скорости*, который связывает максимальную скорость с длиной тела рыбы:

$$K_v = \frac{V}{\sqrt{L}}, \quad (3)$$

где  $K_v$  – коэффициент скорости;

$V$  – максимальная скорость рыбы м/с;

$L$  – длина рыбы до конца позвоночного столба, м.

Ориентировочные коэффициенты скорости некоторых рыб представлены в таблице 1.

Таблица 1 – Оценка скорости передвижения рыб по коэффициенту скорости [7]

Представители ихтиофауны	Характеристика передвижения	Коэффициент скорости, $K_v$
Тунцы	Очень быстро плавающие	Более 70
Акулы, скумбрия, лосось	Быстро плавающие	60–30
Кефаль, треска, сельди	Умеренно быстрые	30–20
Сазан, лещ, карп, плотва	Умеренно небыстрые	20–10
Бычки, сомы	Медленно плавающие	10–5
Рыба-луна, морской конек	Очень медленно плавающие	Менее 5

Важно учитывать, что максимальную скорость движения рыбы проявляют только в определенном температурном диапазоне, который определяются видовой принадлежностью. Так нерка способна развивать крейсерскую скорость, пятикратно превышающую длину тела (м/с), на протяжении 1 ч движения только при температуре воды 15 °С. Подобные закономерности обнаружены и для других рыб – нототении, карася, пикши. Так, нототения наиболее активно двигается при –1,8 °С, а при +2 °С прекращает

движение. У рыб, часто использующих бросковую скорость, уменьшение в воде содержания кислорода (с 2 до 1 мг/л) сопровождается снижением скорости в 3 раза (с 3 до 1×L м/с). Еще большей чувствительностью к содержанию кислорода в водоеме характеризуется форель. Уменьшение концентрации кислорода с 2,5 мг/л до 2,0, т.е. всего на 0,5 мг/л сопровождается четырехкратным падением крейсерской скорости.

Скорость рыб во многом определяется показателями среды обитания. Снижению силы трения способствуют эластические свойства кожи, а также чешуя и слизь на поверхности тела. Так, например, в экспериментах со щукой удаление слизи вызывало повышение гидродинамического сопротивления в 2 раза. Однако у быстроходных рыб (тунцов и акул) слизь на коже практически отсутствует, а кожа имеет шершавую поверхность. Важно отметить, что наличие чешуи препятствует образованию складок кожи при мышечных сокращениях, таким образом, обтекаемость тела рыбы сохраняется. Крупная чешуя характерна для малоподвижных рыб с коротким, но высоким телом, мелкая – для рыб с вытянутым телом, совершающих угревидные движения. Быстро передвигающиеся рыбы, в большинстве случаев, имеют среднюю и мелкую чешую, причем, в наиболее гибкой части хвостового стебля чешуя может вообще отсутствовать.

### Вопросы для самоконтроля



1. Назовите способы передвижения рыб.
2. Каким образом можно узнать предельную скорость рыбы?
3. Какие особенности в передвижении рыб характеризует коэффициент скорости?
4. За счет каких движений перемещаются рыбы с неподвижным телом?
5. Существуют ли половые различия в скорости передвижения особей одного вида?

## ОСНОВНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОНЯТИЯ И ТЕРМИНЫ

---

---

Абсолютная рефрактерная фаза – состояние, при котором ткань утрачивает способность отвечать на новое раздражение.

Абсолютная сила – сократительная функция мышцы, которая является величиной пропорциональной сечению мышцы, направленной перпендикулярно ее волокнам и выражается в кг/см<sup>2</sup>.

Автоматизм – деятельность, не связанная с поступлением нервных импульсов из ЦНС.

Аденогипофиз – состоит из эпителиальной железистой ткани и образован из эпителиального выпячивания задней стенки глотки.

Адреналовая железа – представляет комплекс интерреналовых и хромафинных клеток (тканей). У хрящевых рыб интерреналовая ткань находится между почками (межпочечная железа), хромафинная ткань располагается около симпатических ганглиев или в них. У костистых интерреналовая и хромафинная ткань находится в области головной почки.

Азотистый баланс – разница между количеством азота, поступающего с пищей, и количеством выделяемого азота.

Активное состояние – состояние, которое возникает под действием раздражителя и характеризуется выраженным изменением уровня обменных процессов и функциональными проявлениями.

Альбумины – простые белки, хорошо растворимые в воде и умеренно растворимые в концентрированных растворах солей с молекулярной массой около 65 кДа.

Амилолитические ферменты – или амилазы, ферменты класса гидролаз, катализирующие гидролиз гликозидных связей в углеводах.

Аммонотелические животные – животные, в том числе костные рыбы, выделяющие в окружающую среду амминный азот в качестве конечного продукта NH<sub>3</sub>, или аммиачные соли, хорошо растворимые и легко диффундирующие через дыхательные полости(жабры), омываемые водой.

Анаболизм – совокупность реакций обмена веществ, обеспечивающих внутриклеточный синтез необходимых организму соединений.

Анаэробная фаза мышечного сокращения – фаза, которая осуществляется за счет энергии химических процессов, совершающихся без участия  $O_2$ .

Ассимиляция – процесс использования организмом внешних по отношению к нему веществ и синтез свойственных ему сложных органических соединений.

Аутосомы – парные хромосомы у организмов с хромосомным определением пола, одинаковые у мужских и женских особей. Их обозначают порядковыми номерами. Так, у человека диплоидном наборе имеется 46 хромосом, из них – 44 аутосомы.

Аэробная фаза мышечного сокращения – фаза, которая осуществляется за счет энергии химических процессов, совершающихся с участием  $O_2$ .

Белки – органические биополимеры, мономерными звеньями которых являются протеиногенные аминокислоты.

Биохромы – «истинные» пигменты, избирательно поглощающие волны определенной длины волны видимой области светового спектра и отражающие другую.

Буферная емкость – способность буферного раствора сохранять свой pH. Она определяется в г-экв. сильной кислоты или основания, которые следует прибавить к 1 л буферного раствора, чтобы его pH изменился на единицу.

Буферный раствор – (англ. *buffer*, от *buff* – смягчать удар) растворы с определенной устойчивой концентрацией водородных ионов, pH которых мало изменяется при прибавлении к ним небольших количеств сильного основания или сильной кислоты, а также при разбавлении и концентрировании.

Быстрые мышечные волокна – волокна, не имеющие миоглобина («белые волокна»).

Возбудимость – способность живых клеток воспринимать изменения внешней среды и отвечать на эти изменения (раздражения) реакцией возбуждения.

Возбуждение – реакция клетки на раздражение, выработанная в процессе эволюции. При возбуждении живая система переходит из состояния

относительного физиологического покоя к деятельности. Признаком возбуждения служит деятельность, присущая данной ткани (органу).

Вторично-активный (сопряженный) транспорт – обеспечивают белки, транспортирующие одновременно два соединения. Однонаправленный (симпорт); Разнонаправленный (антипорт):  $3\text{Na}^+ + 2\text{K}^+ + \text{АТФ-аза}$

Гаптоглобин – это белок, биологическая роль которого заключается в связывании гемоглобина, попадающего в кровь при повреждении эритроцитов. При связывании «свободного гемоглобина» образуется комплекс гемоглобин-гаптоглобин, который поглощается клетками печени и утилизируется ими. Это физиологический процесс, в ходе которого печень возвращает организму аминокислоты глобина и железо гема. Чем больше свободного гемоглобина в крови, тем ниже уровень гаптоглобина.

Гастрин – гормон из группы пептидных, регулирующих пищеварение.

Гемоглобин – сложный железосодержащий белок животных, обладающих кровообращением, способный обратимо связываться с кислородом, обеспечивая его перенос в ткани.

Гермафродитизм – продукция женских и мужских половых клеток особью, имеющей женские и мужские половые железы.

Гетерохромосомы – (от греч. *heteros* – разный) термин, первоначально обозначавший хромосомы, отличающиеся некоторыми особенностями во время деления (синоним *аллосомы*). В последнее время часто применяется в более узком смысле и означает хромосомы в клетках особей одного из полов в одиночном числе (синоним *идиохромосомы*), в противоположность *аутосомам*, которых имеется всегда по паре каждого типа.

Гиперполяризация – увеличение разности потенциалов клеточной мембраны.

Гипоксия – пониженное содержание кислорода в органах и тканях.

Гипофиз – расположен у дна промежуточного мозга и включает аденогипофиз и нейрогипофиз.

Гистамин – биогенный амин.

Гладкий тетанус – длительное сокращение мышцы при большей частоте стимуляции, когда мышца не успевает расслабляться.

Глобулины – простые белки, которые в отличие от альбуминов имеют ограниченную растворимость в воде и хорошо растворимы в растворах нейтральных солей и щелочных растворах. Молекулярная масса глобулинов свыше 100 кДа. Глобулины имеют существенные различия в строении, в количественном содержании и в функциональном назначении. Глобулины крови делят на 5 фракций:  $\alpha_1$  (альфа-1),  $\alpha_2$  (альфа-2),  $\beta_1$  (бета-1),  $\beta_2$  (бета-2),  $\gamma$  (гамма). Обычно глобулины бета-1- и бета-2 на фракции не разделяют и употребляют термин глобулины  $\beta$ -фракции или  $\beta$ -глобулины.

Гонохоризм – раздельнополость.

Деполаризация – перезарядка клеточной мембраны: внутренняя ее поверхность заряжается положительно, а наружная отрицательно.

Диссимиляция – процесс распада клеточных структур до мономерных звеньев без высвобождения энергии.

Железа ректальная – вырост от спинной поверхности прямой кишки у хрящевых рыб.

Зубчатый тетанус – длительное сокращение мышцы при такой частоте раздражения, когда импульс действует на мышцу в фазе расслабления.

Интерренальная ткань – выделяет гормоны стероидной природы: глюкокортикостероиды (кортизон и гидрокортизон) и минералкортикостероиды, которые влияют на обмен белков и углеводов, водно-солевой обмен, стимулируют половое поведение.

Капилляр – самый тонкий сосуд в организме животных.

Катаболизм – совокупность реакций обмена веществ, приводящих к распаду органических соединений с высвобождением энергии, которая запасается в форме АТФ.

Киноплазма – часть протоплазмы, связанная с движениями клетки или ее частей. Термин применяется для обозначения жидкой протоплазмы, входящей в состав сократительных элементов, сокращение которых и происходит

благодаря ее поверхностным изменениям. Вокруг киноплазмы виде чехла располагается текоплазма, которая отделяется от нее фибриллами.

Лабильность (функциональная подвижность) – скорость протекания элементарных циклов возбуждения в тканях. Лабильность отражает время, в течение которого ткань восстанавливает работоспособность после очередного цикла возбуждения.

Липиды – название большой и относительно разнородной по химическому строению группы органических веществ, содержащихся в тканях живых организмов. Общим для липидов является то, что они обладают сходными физико-химическими свойствами: не растворимы в воде, но растворимы в неполярных и малополярных органических растворителях (эфирах, спиртах, бензоле, ацетоне и пр.).

Липолитические ферменты – или липазы, ферменты класса гидролаз, катализирующие гидролиз эфиров глицерина и высших карбоновых кислот.

Медленные мышечные волокна – волокна, содержащие дыхательный пигмент миоглобин («красные волокна»).

Мезонефрос – туловищная почка, парный орган выделения у позвоночных животных.

Мембранный потенциал – разность потенциалов между наружной и внутренней поверхностями мембраны клетки в состоянии покоя.

Мера лабильности – наибольшая частота раздражения ткани, воспроизводимая ею без преобразования ритма.

Метанефрос – тазовая почка, парный орган выделения у высших позвоночных (в том числе у человека).

Миомеры – сегменты туловищных мышц рыб, имеющие форму полых, входящих один в другой конусов, обращенных вершиной к голове рыбы.

Миосепты – соединительнотканые перегородки, разделяющие туловищные мышцы рыб на сегменты.

Мочевина – диамид угольной кислоты, конечный продукт белкового обмена у так называемых уреотелических животных.

Натрий-калиевый насос – механизм, обеспечивающий разность концентрации ионов  $K^+$  и  $Na^+$  в клетке и во внеклеточной жидкости.

Нейрогипофиз – продолжение нижней части промежуточного мозга (гипоталамус). Он состоит из нейроглии, отростков нейросекреторных клеток и тел Герринга, которые представляют собой окончания нервных волокон и выполняют функции накопителей гормонов. Нейрогипофиз у рыб представлен, как правило, корнями, которые пронизывают доли аденогипофиза.

Неомыляемые липиды – липиды, которые не подвергаются гидролизу. К ним относят терпены, жирорастворимые витамины, простагландины, стероиды.

Нефрон – структурно-функциональная единица почки, состоящая из почечного тельца, где происходит фильтрация, и системы канальцев, в которых осуществляются реабсорбция

Нормобласты – клетки, которые образуются на начальной стадии формирования эритроцитов.

Обмен веществ (метаболизм) – совокупность химических превращений, происходящих в живом организме и обеспечивающих его жизнедеятельность во взаимосвязи с внешней средой.

Овогенез – нормальное созревание половых клеток у самок.

Омыляемые липиды – липиды, при щелочном гидролизе которых образуются соли высших карбоновых кислот, т.е. мыла.

Оптимум – частота раздражений, которая вызывает максимальное сокращение мышцы.

Организмы эвригалинные – (гр. *euryus* широкий + *gals* соль) водные организмы, способные переносить без вреда для себя значительные колебания в степени солености воды.

Осмотическое давление – это такое гидростатическое давление (давление, вызванное силой тяжести, действующей на жидкость), приложение которого к данному раствору может прекратить диффузию частиц, то есть осмос.



Относительная рефрактерность – состояние, при котором на пороговое раздражение ткань еще не отвечает, но на сильное раздражение отвечает возбуждением.

Парабиоз – состояние, при котором отсутствуют видимые признаки жизни (возбудимость и проводимость). Фазы парабиоза: уравнительная (одинаковое сокращение мышцы на слабое и сильное раздражение); парадоксальная (на слабое раздражение мышца отвечает сильным сокращением, а на сильное – сокращается очень слабо); торможения (мышца не сокращается при действии как слабого, так и сильного раздражения).

Пассивный транспорт – концентрационный, электрохимический градиент.

Первично-активный транспорт – наличие специальных структур, использование энергии.

Пессимум – частота раздражений, которая вызывает уменьшение сокращения или даже прекращение сокращения мышцы.

Плазменный тромбопластин (фактор XI) - термостабильный липопротеид.

Пластичность – свойство мышцы сохранять удлиненную форму после удаления груза, вызвавшего ее растяжение.

Половая зрелость рыб – стадия развития, которая наступает при созревании их половых продуктов (у самок – яйцеклеток, у самцов – сперматозоидов).

Половое созревание – процесс изменений в организме, вследствие которых он становится способным к размножению.

Половые хромосомы – хромосомы, набор которых отличает мужские и женские особи. Их обозначают буквами X, Y, Z или W. Отсутствие половой хромосомы обозначается цифрой 0. Как правило, один из полов определяется наличием пары одинаковых половых хромосом (XX или ZZ), а другой – комбинацией двух непарных хромосом либо одной половой хромосомы (XY, ZW, X0, Z0).

Порог возбудимости – наименьшая сила раздражителя, способная вызвать ответную реакцию возбуждения.

Пороговое время – минимальное время, в течение которого должен действовать на ткань раздражитель пороговой силы.

Потенциал действия – пикообразное колебание мембранного потенциала, возникающее в результате кратковременной деполяризации мембраны и последующее восстановление ее исходного заряда.

Потенциал покоя (мембранный потенциал) – разность потенциалов между наружной и внутренней стороной мембраны в состоянии физиологического покоя клетки.

Пронефрос – головная почка, предпочка, парный орган выделения у зародышей низших позвоночных парный орган и некоторых рыб и амфибий.

Простые липиды – группа омыляемых липидов, которые состоят из углерода, водорода и кислорода. К ним относятся воски и жиры.

Протеиногенные аминокислоты –  $\alpha$ -аминокислоты, являющиеся мономерами белковых молекул.

Протеолитические ферменты – или протеазы, ферменты класса гидролаз, катализирующие гидролиз (протеолиз) пептидных связей.

Протофибриллы – тонкие и толстые белковые нити. Толстые протофибриллы образованы из белка *миозина*, тонкие – из *актина*.

Протромбин (фактор II) – второй плазменный фактор свертывания крови. Это гликопротеин, являющийся предшественником тромбина.

Птерин – биологически активное производное птеридина (химическое соединение, состоящее из пиримидинового и пиразинового гетероциклических колец), с кето-группой и амино-группой в положении 4 и 2 соответственно.

Раздражимость – свойство внутриклеточных структур, клеток, тканей и органов реагировать на изменения различных факторов внешней и внутренней среды.

Раздражитель – это агент внешней или внутренней среды организма, который при своем действии на клетки, ткани, органы вызывает возбуждение.

Растяжимость – свойство мышцы растягиваться, если к ней подвесить груз.

Реадсорбция – (от лат. *re* приставка, здесь означающая обратное или противоположное действие, и *absorptio* – поглощение), обратное всасывание

воды и растворенных в ней веществ из ультрафильтрата плазмы крови, поступающего в почки и железы.

Реобаза – минимальная сила тока, которая при неограниченно долгом действии вызывает эффект возбуждения.

Синапс – структурное образование, посредством которого осуществляется проведение возбуждения с нерва на мышцу и с нерва на нерв.

Сложные липиды – группа неомыляемых липидов, которые помимо углерода, водорода и кислорода включают в свою структуру другие химические элементы, чаще всего – фосфор, серу, азот.

Сперматогенез – нормальное созревание половых клеток у самцов.

Стеногалинные организмы – (гр. *stenos* узкий, тесный + *gals* соль) водные организмы (виды), переносящие лишь небольшие колебания солености, с узким диапазоном толерантности к солевому фактору.

Сфинктер – мышечная структура, отвечающая за переход имеющегося содержимого из отделов одного органа в другой.

Тельца Станниуса – парные тельца костистых рыб, расположенные в туловищной почке.

Тетанус (тетаническое сокращение) – длительное сокращение мышцы, в том случае, когда к мышце поступает несколько частых импульсов возбуждения.

Тоническое сокращение – медленно развивающееся слитное сокращение, способное длительно поддерживаться без значительных энергетических затрат.

Тонус – некоторое напряжение скелетных мышц, сохраняющееся в покое.

Торможение – состояние, при котором деятельность ткани или органа ослабляется или полностью прекращается. Это активный процесс, приводящий к угнетению или предупреждению возбуждения.

Углеводы – альдо- или кето-производные многоатомных спиртов.

Уреотелические животные – животные, выделяющие в окружающую среду аммонийный азот в качестве конечного продукта – мочевины.

Утомление – временное понижение или прекращение работы органа или целого организма в результате их деятельности.

Фибриноген (фактор I) – первый плазменный фактор свертывания крови. Это гликопротеин с молекулярной массой 340 кДа. Молекула фибриногена состоит из шести полипептидных цепей, которые связаны друг с другом дисульфидными связями.

Физиологический покой – состояние, в котором клетка, ткань или орган не проявляют признаков присущей им деятельности. Характеризуется относительно постоянным уровнем обмена процессов и отсутствием функциональных проявлений ткани.

Фосфолипазы – или фосфотидазы, ферменты класса гидролаз, катализирующие гидролиз фосфолипидов.

Хемохромы – соединения, создающие окраску путем отражения волн определенной длины и пропускания других (интерференция и рассеивание).

Хроматофоры – пигментсодержащие и светоотражающие клетки, присутствующие у земноводных, рыб, рептилий, ракообразных и головоногих.

Хромафинная ткань – выделяет гормоны адреналин и норадреналин, которые влияют на силу сердечных сокращений, уровень сахара в крови.

Хронаксия – наименьшее время действия на ткань постоянного электрического тока удвоенной пороговой силы, вызывающего возбуждение ткани.

Щитовидная железа – состоит из фолликулов, имеет различную форму, располагается вблизи брюшной аорты.

Эластичность – свойство мышцы возвращаться к своей первоначальной длине после удаления груза.

Энтероциты – эпителиальные клетки кишечника. Поверхность энтероцитов, обращенная в просвет кишечника, значительно увеличена за счет пальцевидных выростов (микроворсинок). Микроворсинки покрыты гликокаликсом, у основания которого располагаются ферменты, связанные с мембраной энтероцитов. Энтероциты рыб принято делить на зимогенные и абсорбирующие.

Эпителиоцит – (*epitheliocytus*; эпителий + гист. *cytus* клетка) т.е. эпителиальная клетка.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

---

1. Аминова, В.А. Физиология рыб / В.А. Аминова, А.А.Яржомбек. – М.: Легкая пищевая промышленность, 2000. – 200 с.
2. Головина, Н.А. Лабораторный практикум по физиологии рыб: учебное пособие / Н.А. Головина, Н.Н. Романова. – Санкт-Петербург : Лань, 2019. – 136 с.
3. Иванов, А.А. Физиология рыб / А.А. Иванов - М. : Лань, 2011. - 288 с.
4. Лебедев, С.В. Лабораторный практикум по физиологии рыб: учебное пособие / С.В. Лебедев, Е.П. Мирошникова, О.В. Кван. – Оренбург: ОГУ, 2014. – 120 с.
5. Неваленный, А.Н. Функциональная организация и адаптивная регуляция процессов пищеварения рыб / А.Н. Неваленный, А.В. Туктаров, Д.А. Бедняков. – Астрахань: АГТУ, 2003 – 151 с.
6. Смит Л.С. Введение в физиологию рыб/ Л.С. Смит. – М.: Агропромиздат, 1986. – 166 с.
7. Сухаренко, Е.В. Эффекты ионов алюминия на состояние нервной ткани солнечного окуня в различные сроки онтогенеза / Е.В. Сухаренко, В.С. Недзвецкий, В.И. Максимов // Вестник АПК Ставрополя. – 2015. – № 1(17). – С. 119–125.
8. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум : учебно-методическое пособие / М.М. Усов. – Горки : БГСХА, 2017. – 114 с.
9. Яржомбек, А.А. Физиология рыб: учебное пособие / А.А. Яржомбек. – М.: Колос, 2007. – 156 с.
10. Sukharenko, H.V. Systematic characteristic and molecular structure features of the hydrobionts: Monograph. / H.V. Sukharenko., V.S. Nedzvetsky. – Yelm, WA, USA: Science Book Publishing House, 2014. – 264 p.