



УЧЕБНИК



А.А. ИВАНОВ

# ФИЗИОЛОГИЯ РЫБ

Издательство «МИР»

УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ДЛЯ СТУДЕНТОВ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ  
ЗАВЕДЕНИЙ

**А. А. ИВАНОВ**  
**ФИЗИОЛОГИЯ РЫБ**

Допущено Министерством сельского хозяйства Российской Федерации в качестве  
учебного пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям  
310700 "Зоотехния" и 310800 "Ветеринария"

МОСКВА "МИР" 2003

УДК 591.1:597(075.8)

ББК 28.693.32я73 И20

Редактор С. Н. Шестах

Рецензенты: д-р с.-х. наук, проф. Н.В.Груздев (кафедра зоотехнии аграрного  
факультета Российского университета дружбы народов), д-р биол. наук, проф. м. И.  
Шатуновский (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН)  
Иванов А. А.

И20 Физиология рыб. - Мир, 2003. - 284 с. ил. - (Учебники и учеб. пособия для  
студентов высших учебных заведений). ISBN 5-03-003564-8.

Рассмотрена физиология рыб как составная часть курса "Общая физиология  
человека и животных". Описаны осморегуляция рыб, деятельность их почек и жабр,  
сенсорные системы (зрение, слух и т. д.). Дана характеристика нервной системы,  
кожного покрова, движения рыб. Изложены особенности кровообращения,  
газообмена, пищеварения. Уделено внимание физиологическим основам  
искусственного питания рыб, физиологии их воспроизводства. Охарактеризованы  
эндокринная система рыб, их иммунитет, поведение в различных условиях,  
стрессовое состояние и т.д.

Для студентов высших учебных заведений по специальностям 310700 "Зоотехния" и  
310800 "Ветеринария".

УДК 591.1:597(075.8)

ББК 28.693.32я73

Учебное издание

Иванов Алексей Алексеевич

**ФИЗИОЛОГИЯ РЫБ**

Учебное пособие для вузов

Художественный редактор В. А. Чуракова. Технический редактор М. А. Шуйская.

Компьютерная верстка В. А. Маланичева. Корректор Л. А. Котова

Лицензия № 010159 от 06.03.97 г.

Сдано в набор 07.02.02. Подписано в печать 05.07.02. Формат 60x88'/,,. Бумага  
офсетная NB 1, Гарнитура Ньютон. Печать офсетная. Усл. п. л. 17,15. Уч. изд. л.  
18,80. Изд. № 036. Тираж 5000 экз. (1-ый завод 3000 экз.). Заказ 776

Издательство "Мир" Министерства РФ по делам печати,

телерадиовещания и средств массовых коммуникаций,

107996, ГСП-6, Москва, 1-й Рижский пер., 2

ОАО Типография № 9, 109033, Москва, ул. Волочаевская, 40.

ISBN 5-03-003564-8

## ВВЕДЕНИЕ

Первичный океан, в котором зародилась жизнь (примем за основу идею самозарождения жизни на Земле), представлял собой довольно стабильную среду с постоянным химическим составом, температурой, давлением и освещением. Класс рыб на определенном этапе эволюции животного мира стал господствующим. Однако по мере остывания Земли, формирования суши, современной атмосферы часть рыб эволюционировала в наземных обитателей. Позвоночные вырвались из зависимости от водной среды как среды обитания. С точки зрения эволюции Вселенной класс рыб остался в невыгодном положении и обречен на вымирание. По расчетам физиков, наше Солнце остынет через 8-10 млрд лет, а Земля превратится в такую же холодную планету, как Луна, Венера, Марс, непригодную для той формы органической жизни, которая сформировалась на Земле. Поскольку при остывании Земли уже при 0 °С вода перейдет в твердое состояние, то первыми от него пострадают рыбы. Та форма наземной жизни, которая обладает разумом, будет иметь шанс на выживание или за счет создания искусственной среды обитания, или переселения на другие пригодные для обитания космические тела.

Водная среда определила морфофункциональные особенности класса рыб. Наиболее специфичны у них органы дыхания. У рыб они достаточно эффективны, однако эволюция, не вполне полагаясь на жабры, вооружает водные организмы и другими специфическими инструментами извлечения кислорода из воды (плавательный пузырь, лабиринт, наджаберный орган, кожа и др.). В результате эффективность газообмена у рыб достигает 90 %. Жизненно важное значение для рыб имеет осморегуляция. В пресной воде существует опасность нарушения гомеостаза за счет проникновения в организм избыточных количеств воды, а в соленой воде гомеостаз подвергается потрясениям противоположного характера - возникает опасность потери воды. В механизме поддержания осмотического давления участвуют многие системы органов, однако основная нагрузка приходится на почки и жабры рыб. Рыбы очень чутко реагируют на изменения внешней среды; для водных животных адекватная и своевременная реакция на изменения среды обитания - вопрос жизни и смерти. Высокую чувствительность и реактивность к факторам; внешней среды обеспечивают хорошо развитый рецепторный аппарат и сенсорные системы рыб. Рыбы воспринимают более широкий спектр стимулов из внешней среды по сравнению с высшими позвоночными животными. Следует отметить важность появления у рыб сложного зрительного анализатора. Развитие его центральных механизмов создало предпосылки для эволюции головного мозга у наземных животных, усложнения их поведения, развития высшей нервной деятельности.

Изучение поведения рыб, у которых отмечается широкое разнообразие стереотипов врожденного одиночного, парного и группового поведения, позволяет лучше понять сложное поведение высших позвоночных животных, разработать оптимальные приемы управления поведением домашних животных. Анализ развития поведения в онтогенезе и механизма научения рыб в процессе жизненного опыта дает возможность специалистам научно обосновать процесс управления высшими позвоночными, а коррекцию неправильного поведения сделать более эффективной. Специфична и система крови рыб. У рыб особые органы гемопоэза. У этих

животных в широких пределах изменяются физико-химические свойства крови, для них характерен клеточный полиморфизм. Рыбы имеют один круг кровообращения, что предполагает и морфофункциональные особенности сердца. Пищеварительная система рыб проявляет чудеса эволюционной пластичности. Пищеварительная трубка видоспецифична, ее строение изменяется непредсказуемо даже в пределах одного семейства. Причем наличие или отсутствие того или иного органа пищеварения не отражает эволюционного положения вида. Так, в семействе карповых известны безжелудочные мирные виды (каarp, сазан, карась) и хищники с ампулообразным расширением пищеварительной трубки (голавль, жерех). Спектр питания рыб очень широк, поэтому по типу питания рыб делят на несколько групп: от хищников до макрофитофагов, детритофагов и паразитов. Не следует заблуждаться относительно происхождения целлюлозолитической активности кишки рыб, питающихся детритом и растительностью. Ее источник - симбиотические микробы, населяющие средний и каудальный участки кишки. Хитиная активность желудочно-кишечного тракта также имеет экзогенное происхождение: это или автолиз, или результат микробной деятельности. Морфофункциональная пластичность пищеварительной системы рыб служит предпосылкой для разработки рационов с включением различных кормовых средств.

В основе большого видового разнообразия класса рыб (около 25000 видов только костистых рыб), их широкого географического расселения и многочисленности популяций лежит необычайно высокая плодовитость. У некоторых видов рыб самки выметывают за нерестовый сезон сотни миллионов икринок. Однако незащищенность икры, вероятностный характер оплодотворения и уязвимость молоди на ранних этапах онтогенеза приводят к тому, что эффективность воспроизводства рыбы составляет всего несколько процентов. У живородящих рыб плодовитость ниже, но выживаемость молоди выше. При искусственном воспроизводстве эффективность размножения возрастает тысячекратно. У рыб эндокринная регуляция тесно связана с нервной, контакты с которой прослеживаются на трех уровнях: клеточном, органном и организменном. Стресс-реакции у рыб имеют тот же генерализованный ответ, что и описанный для млекопитающих Г. Селье. Однако постадийная стресс-реактивность рыб весьма специфична.

Рыбы имеют хорошо развитый механизм специфической и неспецифической иммунной защиты. У них те же механизмы реализации иммунитета, что и у высших позвоночных: клеточный ответ осуществляется за счет фагоцитоза, пиноцитоза, цитотоксического влияния - инструментов, которыми обладают у рыб не только все формы лейкоцитов, но и эритроциты, а в особых случаях даже тромбоциты. Гуморальный ответ осуществляется посредством лизоцима, интерферона, пропердина, а также гамма-глобулинов. Ветеринарная иммунология в рыбоводстве находится в зачаточном состоянии, однако имеет очень хорошие перспективы развития.

Большое значение для понимания физиологических потребностей рыбы и комплексной оценки ее состояния имеют этологические наблюдения. Отклонение от нормального поведения рыбы должно настораживать исследователя. "Неправильное" поведение свидетельствует или о несоответствии среды обитания потребностям рыбы, или об изменении констант внутренней среды организма рыб. При искусственном рыборазведении и в первом, и во втором случае потребуется

вмешательство специалиста. Характер вмешательства должен быть обоснован с позиции физиологии Рыбы, понимания ее потребностей и возникающих мотиваций поведения.

Таким образом, рыба как объект хозяйственной деятельности человека требует к себе особого внимания и прежде всего, более глубокого понимания физиологии поведения

обмена веществ, размножения, зоогигиенических требований к среде обитания. Знание физиологических особенностей рыбы создает основу для разработки современных технологических систем производства рыбной продукции или для выращивания декоративных рыб, в которых полностью ревизуется генетический потенциал объекта разведения.

К сожалению, авторы современной учебной литературы, обходят стороной особенности физиологии рыб, а зачастую просто вводят читателя в заблуждение в этой области физиологии. Специальные учебники и учебные пособия для студентов по физиологии рыб единичны и издавались давно. В последние годы в специальной литературе появились интересные материалы по морфофункциональным особенностям рыбы, которые ввиду языковых и иных барьеров недоступны для студентов и специалистов. Многолетний опыт исследовательской работы с рыбами, преподавания основ физиологии рыб студентам и аспирантам Московской сельскохозяйственной академии имени К. А. Тимирязева, а также систематический анализ научной литературы по физиологии рыбы побудили автора к написанию этого учебника.

Автор надеется, что учебник будет полезен для студентов, аспирантов, а также специалистов, занятых рыборазведением.

Автор готов к сотрудничеству со всеми заинтересованными лицами. Все замечания от читателей будут приняты с благодарностью.

## **Глава 1. ВОДА – СРЕДА ОБИТАНИЯ РЫБ**

Вода является средой, в которой зародилась органическая жизнь на Земле. Клеточная протоплазма первичных организмов по своим физико-химическим свойствам практически не отличалась от окружающей среды. С развитием эволюции усложнялось строение клеточной мембраны, что придавало цитозольной части клетки все большую независимость от внешней среды. У многоклеточных животных появились специализированные ткани: кожа, слизистые оболочки, которые сделали независимость внутренних процессов еще более совершенной. Однако полной победы над водной зависимостью нет ни у одного животного организма с планеты Земля, так как все внутренние процессы животных протекают в водных растворах и все животные организмы нуждаются в обновлении растворителя. Вода выполняет важнейшую структурную роль в организме рыбы. Молекула  $H_2O$  с асимметрией в расположении атомов имеет вид биполярной конструкции. При контакте молекулы воды с липидной мембраной образуются бимолекулярные липидные мембраны. Вода образует гидратные оболочки и с белками. Интересно, что чем больше жизненный цикл животных привязан к водной среде, тем выше концентрация воды в тканях этих животных (табл. 1.1).

### 1.1. Содержание воды в теле животных, %

Животные	Содержание воды, %	Животные	Содержание воды, %
Рыбы (каarp)		Птицы (куры)	
сеголетки	89—75	цыплята в возрасте 1—3 дня	80—75
взрослые	70-65.	бройлеры товарные	70—65
Земноводные <i>Rana sp</i>		взрослые куры	65—60
головастики	90—80	Млекопитающие (среднее)	
молодь массой 1-10 г	76-70	новорожденные	80—70
взрослые массой 150-200 г	70-65	взрослые	60—50

Для представителей класса рыб вода является и основным по количеству компонентом клетки и остается внешней средой обитания. Эволюционный прогресс связан с выходом животных из воды на сушу. Филогенетическую связь наземных животных с водной средой подчеркивает эмбриональное развитие птиц и млекопитающих. Эмбриогенез даже высших млекопитающих вызывает прямые ассоциации с жизнью в воде. На земле животные получили новую экологическую нишу, а эволюция в целом получила полигон для экспериментов по созданию новых видов. В этом свете ихтиофауна, остающаяся в водной среде, представляет эволюционные задворки. Рыбы обречены на вымирание по мере остывания Солнца и Земли, в то время как наземные обитатели получили шанс продлить свое присутствие на планете или за ее пределами. Жизнь в водной среде накладывает отпечаток на морфологии и физиологию животных. Сопоставление физико-химических свойств водной и воздушной сред позволяет говорить и о преимуществах, и о недостатках водного образа жизни. Вода - более плотная среда, чем воздух. Поэтому движение в воде более проблематично, чем в воздухе. Вместе с тем с плотностью воды связана нейтральная плавучесть водных животных и их способность легко менять положение тела в трехмерном пространстве. Гравитационное влияние на физическое тело в воде уменьшается, от чего в воде облегчается перемещение. Вода, обладающая высокой теплоемкостью, нивелирует суточные и сезонные температурные перепады. Количественная характеристика энергетики водородных связей меняется в зависимости от температуры. Так, при 0°С вода утрачивает примерно 15 % водородных связей, а при 40 °С -уже 50%. Эта особенность воды крайне важна для рыб. Образование и разрушение водородных связей сопровождаются выделением или поглощением теплом энергии. Следовательно, при суточных и сезонных колебаниях температуры воздуха вода обеспечивает некоторую стабильности внешней и, что еще более существенно, внутренней среде организма рыб. Поэтому явление пойкилотермии обеспечивает в воде довольно

равномерную физиологическую активность в течение года, тогда как наземная пойкилотермия сопровождается такими явлениями, как зимняя спячка, ночное оцепенение.

На заре формирования животного мира на Земле пойкилотермия была естественным и единственно оправданным явлением. Температура воды первичного океана была благоприятна для биохимических процессов, а огромная масса океана гарантировала относительное температурное постоянство. В изменяющихся в историческом смысле условиях жизни на Земле больше шансов выжить у видов, защищенных от температурных перепадов. Поэтому гомойотермия рассматривается биологами как крупнейший ароморфоз, т. е. как важнейшее эволюционное приобретение. Довольно велики различия в свойствах воды и воздуха в плане обеспечения животных кислородом. Здесь следует признать несомненное преимущество воздуха как дыхательной среды. Растворимость кислорода в воде невелика - максимум 15 мг/л при нормальных атмосферных условиях. В таком же объеме воздуха содержится в 20 раз больше кислорода. Надо отметить и то, что извлечь животным кислород из воды значительно труднее. Чтобы в организм рыбы поступило необходимое количество кислорода, ей приходится прокачивать через органы дыхания большую массу воды. Кроме того, дыхание у рыб осложняется и тем, что жабры как орган помимо дыхания выполняют и другие функции, например осморегуляцию, кроветворение, регуляцию кровообращения. Однако благодаря противоточному характеру движения воды и крови через жабры эффективность извлечения кислорода из воды очень высока. Интересно отметить, что жабры являются очень хорошим теплообменником, который обеспечивает терморегуляцию. Жабры обеспечивают равенство температуры окружающей воды и внутренней среды организма рыб. В животном мире гомойотермия появляется лишь после утраты животными в процессе эволюции жаберного аппарата. Солевой состав воды также создает определенные проблемы для рыб. Содержание воды в организме рыб составляет 60-80 %, содержание минеральных веществ - 0,6-1 %. У морских рыб и миксин солевой состав крови практически не отличается от солевого состава среды их обитания. Поэтому у них нет серьезного осмотического барьера. И в пресной воде морские виды очень быстро погибают из-за нарушения водно-солевого состава тела. У пресноводных и проходных рыб механизм осморегуляции очень эффективен и заслуживает отдельного рассмотрения.

## **§ 1. ОСМОРЕГУЛЯЦИЯ РЫБ**

Все виды животных имеют механизм осморегуляции. Осмотическое давление клетки - это основа мембранного потенциала, определяющего важнейшие свойства тканей - раздражимость и возбудимость. Осмотическое давление можно рассматривать как первый признак настоящей животной клетки, зародившейся в первичном океане.

У рыб можно выделить два основных механизма осморегуляции. Первый (примитивный) механизм осморегуляции характерен для акул. Плазма, лимфа и другие жидкости организма этих рыб по электролитному составу мало отличаются от морской воды, соленость которой равнозначна 1 % NaCl. На первый взгляд в таких условиях отпадает необходимость тратить энергию на осморегуляцию. Однако специфика азотистого обмена такова, что в крови акул накапливается большое количество (5 %) мочевины и триметиламинооксида, которые

плохо диффундируют через мембраны клеток почек и жабр. Поэтому у акул возникает повышенное осмотическое давление внутренней среды (26атм против 24атм в морской воде) (1атм= 10<sup>5</sup>Па). Это создает условия для свободного проникновения воды из внешней среды в межклеточную жидкость и кровь,; что, в свою очередь, меняет градиент концентрации NaCl и приводит к диффузии натрия и калия. Фактически мембраны удерживают только мочевины. Организм акулы представляет собой устойчивую биологическую систему, т. е. обладает гомеостазом, как и у всех других животных. Другими словами, у акул есть механизм поддержания электролитного состава. Эволюция снабдила акул для поддержания гомеостаза специальным органом - ректальной железой, которая выводит в клоаку избыток солей. Второй тип осморегуляции присущ костистым рыбам. Этот механизм более эффективен, однако и более сложен (рис. 1.1). Костистые обитают как в пресной, так и в соленой воде. Поэтому и внутри этой группы есть некоторые различия в механизме осморегуляции. У пресноводных костистых рыб осмоляльность крови выше, чем окружающей их воды: соответственно 6 и 0,3 атм. В соленой воде картина обратная: осмотическое

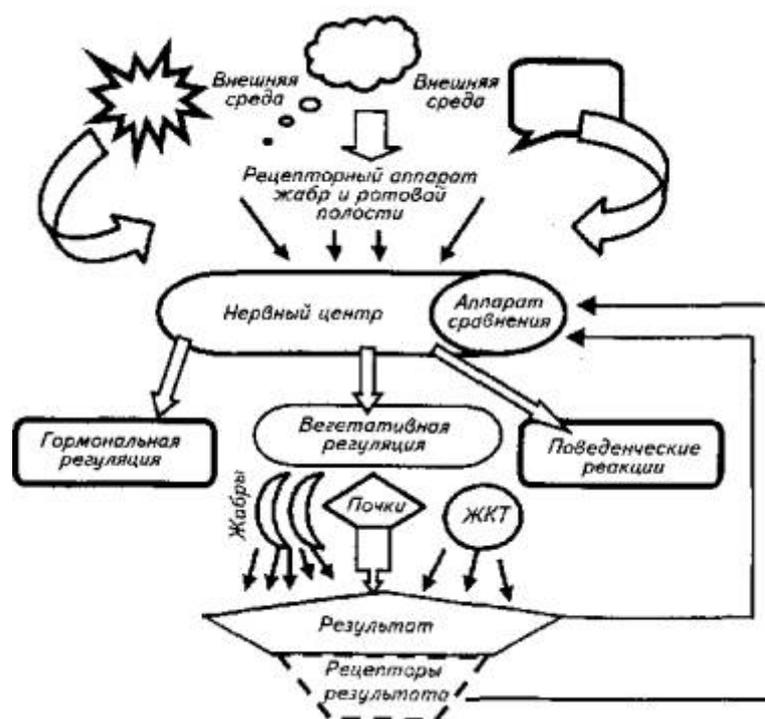


Рис. 1.1. Схема функциональной системы осморегуляции рыб

давление крови составляет 9 атм, а морской воды - 24 атм. Следовательно, и в первом, и во втором случае требуются затраты энергии для поддержания осмотического давления внутренней среды организма рыб. В морской воде покровные ткани костистых рыб избирательно пропускают воду и не пропускают растворенные в ней соли. Рыбы активно заглатывают воду, однако слизистая желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) избирательно абсорбирует только воду и одновалентные ионы натрия, калия, хлора. Остальные удаляются из организма в составе каловых масс. Вероятный избыток двухвалентных ионов (кальций, магний, сульфат) выводится почками. Помимо этого имеется и

дополнительный механизм регуляции ионного состава. Слизистая жаберного аппарата включает в себя сеть специфических клеток, которые экскретируют во внешнюю среду ионы хлора и натрия. Они так и называются - "хлоридные". Необходимо подчеркнуть, что жабры имеют особый мембранный потенциал, который облегчает экскрецию катионов. Этот потенциал оценивается в 20-25 мВ. Учитывая, что снаружи жаберная мембрана несет положительный заряд, экскреция натрия в таких условиях становится довольно эффективной даже без затрат энергии.

В пресной воде угрозу гомеостазу создает сама вода (не электролиты). Поэтому заглатывание воды пресноводными рыбами биологически нецелесообразно. Однако через жабры вода диффундирует активно. Компенсируется эта избыточность очень эффективной работой почек. У костистых рыб в пресной воде образуются и выделяются сравнительно большие количества мочи. По крайней мере, эта величина на порядок выше, чем у морских пластинчатожаберных. Почки пресноводных имеют очень высокую эффективность реабсорбции электролитов. Солевой гомеостаз регулируется нейрогуморальным путем. Осморецепторы располагаются не только в кровеносных сосудах, но и на слизистых жабр и ротовой полости. Их возбуждение приводит к активизации гипоталамо-гипофизарного механизма. Непосредственно на проницаемость мембран, через которые осуществляется транспортирование электролитов и воды, влияют соматотропин, пролактин, вазопрессин, окситоцин, кортизол. Помимо проницаемости мембран эти гормоны контролируют синтез белков - переносчиков ионов, влияют на регуляцию кровотока, Фильтрации и реабсорбции в почках. Жаберные мембраны более активно пропускают электролиты за счет активного переноса и диффузии по сравнению с водой (только диффузия). Мембранный потенциал жаберных мембран костистых рыб в пресной воде составляет минус 30 - минус 40 мВ, что благоприятствует переносу катионов из внешней среды в кровь. Осморегуляция находится в большой зависимости и от функционального состояния органов дыхания. Так, гипоксия и сопровождающая ее одышка неизбежно приводят к поступлению в кровь избыточных количеств воды через жабры. Экспериментальная гипоксия мальков лосося приводит к увеличению живой массы на 15 % за счет обводнения. Несмотря на наличие специфических органов осморегуляции, основная работа в этом процессе выполняется почками. Поэтому именно здесь представляется целесообразным рассмотреть механизм мочеобразования рыб.

## **§ 2. ПОЧКИ КАК ОРГАН ОСМОРЕГУЛЯЦИИ**

Почки особенно хорошо развиты у костистых пресноводных рыб. Подсчитано, что у взрослой форели величина диуреза колеблется от 200 до 300 мл на 1 кг живой массы. Диурез в морской воде сокращается в 10 раз. Именно в этих пределах изменяется интенсивность диуреза у эвригалинных видов костистых рыб при их миграциях. В механизме адаптации рыб центральное место занимает эндокринная система.

В классе рыб отмечается большое разнообразие морфологию почек. Самые примитивные почки у рыбообразной миксины. Почка у нее представляет собой воронкообразное скопление клеток реснитчатого эпителия в брюшной полости,

называемое нефростомом. Реснички нагнетают в воронку полостную жидкость, где и происходят фильтрация и реабсорбция. Понятно, что нефростом работает малоэффективно.

У более совершенных видов рыб почки устроены сложнее. Они представляют собой два тяжа паренхимы, расположенные вдоль тела параллельно спинной аорте. 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 элементом почки является нефрон, который у рыб имеет аналогичное с другими позвоночными строение и состоит из сосудистого клубочка и капсулы с отходящим от нее мочесобирательным канальцем (рис. 1.2). Базальная мембрана капсулы соприкасается с сосудистым клубочком. Из-за разницы осмотического давления вода, одно- и двухвалентные ионы легко диффундируют из капилляра в полость капсулы. Образующаяся в капсуле жидкость и есть первичная моча. Ее состав близок к составу плазмы крови и не содержит лишь липиды и белки. В канальцах происходит обратное всасывание одновалентных ионов, аминокислот, мочевины и триметиламина. Здесь же реабсорбируется 70-80 % воды. В свою очередь, эпителиальные клетки мочесобирательного канальца секретируют двухвалентные ионы и креатинин.

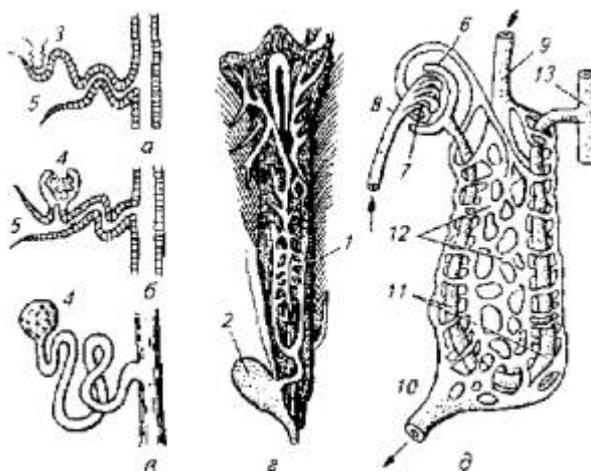


Рис. 1.2. Макро- и микростроение почек: а- головная почка; б, в, д - туловищная почка; г - почка форели; 7 - мочеточники; 2- мочевого пузыря; 3- наружный клубочек; 4- мальпигиево тельце; 5- воронка; 6- капсула; 7- сосудистый клубочек; 8-спинная аорта; 9- воротная вена почек; 10- почечная вена; 11 - почечные канальцы; 12 - венозные синусоиды; 13 - собирательная трубка

В результате фильтрации плазмы крови в капсуле Боумена и процессов реабсорбции и секреции в канальцах формируется вторичная моча. В табл. 1.2 на примере форели показаны основные ионы мочи.

**1.2. Ионный состав мочи радужной форели**

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

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.

В литературе можно встретить взаимоисключающие суждение о том, есть ли у рыб мочевого пузырь. В классическом понимании у рыб нет мочевого пузыря. Однако перед впадением в клоаку мочеточники образуют довольно выраженные расширения, своеобразные ампулы, в которых собирается вторичная моча. Эксперименты показали, что эти ампулы участвуют и в осморегуляции. Доказано, что в них происходит активная абсорбция хлорида натрия, что жизненно важно для пресноводных видов рыб. Правда вслед за натрием абсорбируется и вода.

### **§ 3. РОЛЬ ЖЕЛУДОЧНО-КИШЕЧНОГО ТРАКТА В РЕГУЛЯЦИИ ВОДНО-СОЛЕВОГО ОБМЕНА**

Вода поступает в пищеварительный тракт и морских, и пресноводных рыб. Однако этот процесс физиологически более важен для морских видов. Кроме того, и у тех и у других желудочно-кишечный тракт причастен к осморегуляции. Показано, что ЖКТ избирательно всасывает воду и блокирует абсорбцию солей в соленой воде в зависимости от физиологических потребностей рыбы. У большинства рыб основным местом всасывания воды является последняя треть кишки (у угря - пищевод). У желудочных морских рыб заглоченная вода, минуя желудок, сразу поступает в кишечник. При этом морская вода не влияет на pH желудочного сока (pH желудочного содержимого рыб 1,0-4,0; pH морской воды 8,5). Доказано наличие постэпителиального потенциала у рыб. У пресноводных он имеет отрицательное значение и соответственно облегчает абсорбцию одновалентных катионов. У морских видов рыб потенциал эпителия кишечника имеет положительное значение, препятствует абсорбции катионов и стимулирует всасывание воды. Постэпителиальный потенциал эвригалинных рыб меняется в зависимости от солености окружающей рыбу воды.

### **§ 4. ЖАБРЫ КАК ОРГАН ОСМОРЕГУЛЯЦИИ И ЭКСКРЕЦИИ**

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

В обобщенном виде осморегуляцию рыб можно представить в форме классической функциональной системы, в которой полезным приспособительным эффектом является осмотическое давление плазмы крови и химический гомеостаз (см. рис. 1.1).

Таким образом, осморегуляция для рыб, обитающих в том же растворителе, в котором протекают все внутренние биохимические процессы, т. е. в воде, имеет исключительно большое значение. Эффективность осморегуляции обеспечивается взаимодействием нескольких физиологических систем - выделительной, дыхательной, пищеварительной, нервной, гуморальной и рядом других.

## **Глава 2. СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ РЫБ**

Органическая жизнь - часть природы. Поэтому все живые организмы на Земле существуют в тесном взаимодействии с окружающей средой. Система органической и неорганической жизни на Земле достаточно устойчива в значительной степени благодаря способности живых организмов чутко реагировать на малейшие изменения внешней среды. Смысл этой реакции заключается в том, чтобы поддерживать состояние организма максимально адекватным окружающей среде. Если функциональных возможностей организма для приспособления к изменению среды не хватает, то для выживания потребуются органические изменения, которые в случае их безусловной пользы для вида закрепляются генетически. Именно так исторически возникали важнейшие ароморфозы, на основе которых осуществлялось видообразование.

Таким образом, своевременная рецепция изменений параметр ров внешней (и внутренней) среды - жизненно важная функция любого индивидуума, а также вида в целом.

Поэтому раздражимость является одним из основных признаков живого, обязательным свойством всех живых (растительных и животных) клеток. Благодаря ей все живые существа объединяются с окружающим миром как бы в единое информационное поле, нарушение которого пагубно отражается на индивидууме популяции, виде и биосе в целом. Раздражимость является унифицированной реакцией клеток и тканей организма на изменения внешней среды. На организм из внешней среды действуют слишком много раздражителей, отличающихся качественно и количественно. Поэтому реактивность организма должна быть избирательной.

Рыбы воспринимают большое количество сигналов из внешней среды: от ионных до механических. В физиологии стимулы внешней среды принято делить на благоприятные и неблагоприятные (табл. 2.1). Строго говоря, это деление с точки зрения эволюционного развития нелепо, так как любая информация из внешней среды животному необходима для своевременной адекватной рН акции. Это тот случай, когда справедливо высказывание "проинформирован - значит защищен".

### **2.1. Внешние стимулы, воспринимаемые представителями класса рыб**

Электромагнитная и тепловая энергия

Свет

Тепло/холод

Электричество

Магнитная энергия

Механическая энергия  
Звук/вибрация  
Давление/осмотическое давление  
Гравитация  
Прикосновение  
Инерция  
Химические факторы  
Влажность  
Вкус  
Запах

На большое значение факторов внешней среды для нормального функционирования животного организма указывал патриарх физиологии И. П. Павлов. В его "башне молчания" создавалась полнейшая изоляция животного от внешнего мира. В отсутствие внешних раздражителей у подопытных животных развивались психические патологии,

У рыб контакт с внешней средой еще более плотный, чем у высших позвоночных. Поэтому и контроль за изменениями во внешней среде у рыб должен быть более чутким. Этому способствует хорошо развитый рецепторный аппарат. Рыбы реагируют на видимый человеком свет, электромагнитные поля, гравитационное поле Земли, низко- и высокочастотные колебания среды, атмосферное давление, образование волн на поверхности водоема, химический состав воды, изменение скорости потока воды, ее температуры, механическое раздражение. Практически все известные человеку физико-химические и биотические изменения, возникающие в водоеме, рецептируются рыбой посредством хорошо развитых сенсорных систем.

Мощный афферентный поток, исходящий от органов зрения, акустико-латеральной системы, органов химической рецепции, механорецепторов, проприорецепторов, электрорецепторов, магниторецепторов, терморецепторов, органов рецепции давления, стекается в центральную нервную систему, где подвергается анализу, на основании которого принимается оптимальное решение метаболического или этологического характера. Такой мониторинг за изменениями окружающей среды позволяет рыбе с наибольшей биологической эффективностью адаптировать свой обмен веществ или запустить локомоторные реакции с целью удовлетворения индивидуальных физиологических потребностей и в конечном счете биологических потребностей стаи, популяции, вида в целом, распознавать наиболее важные сигналы из внешнего мира и адекватно на них реагировать. Другая информация из внешнего мира, менее значимая на данный момент, либо вообще не воспринимается, либо как бы принимается к сведению, но не сопровождается сомато-вегетативными реакциями животных.

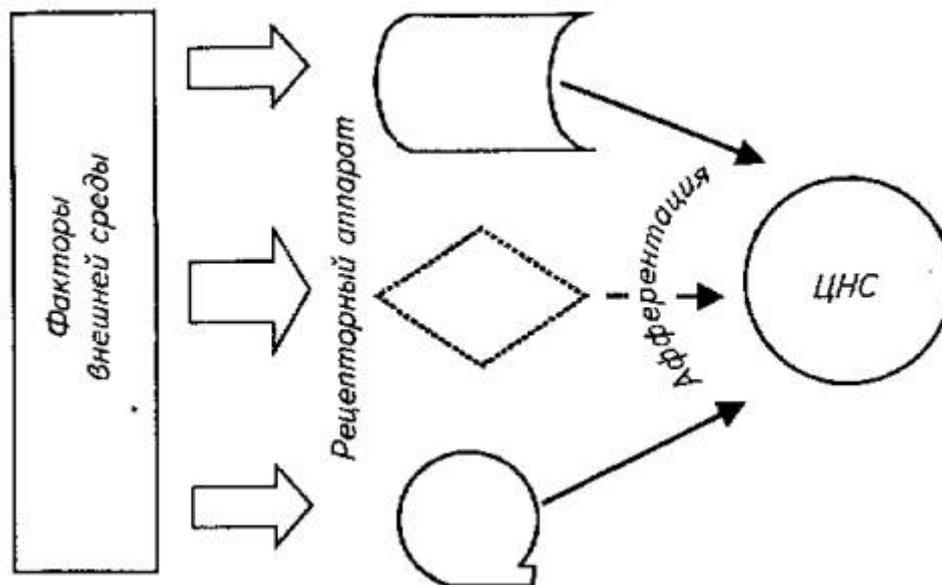


Рис. 2.1. Общая схема рецепции раздражителей из окружающей среды

Для восприятия и анализа наиболее важных сведений из внешней среды эволюция снабдила животных высокоспециализированными структурами - сенсорными системами, которые обладают высокой чувствительностью и избирательной реактивности по отношению к свету, звуку, химическому составу и температуре окружающей среды, электромагнитному полю, изменению гравитации, давления. Сенсорная система включает в себя рецепторный аппарат (глаз, ухо, ампулы Лоренцини и др.) и анализирующий аппарат в составе центральной нервной системы (рис. 2.1).

Обращает на себя внимание то, что сенсорные органы у рыб не так четко дифференцированы по функциям, как у высших позвоночных. Например, у рыб трудно назвать орган слуха. Экспериментально установлено, что рыбы реагируют на звук. Но за восприятие колебаний воды у рыбы отвечают несколько органов: боковая линия, лабиринт, плавательный пузырь, а у пластинчатожаберных еще и особые образования - ампулы Лоренцини на голове и окончаниях лицевого нерва. Более того, термин "органы чувств" применительно к рыбам зачастую лишен первоначального смысла, так как сенсорная информация может и не поступать в центральную нервную систему. В этом случае она не подвергается чувственной оценке, следовательно, и структуры, отвечающие за эту рецепцию факторов внешней среды, нельзя называть органами чувств. Тем не менее сенсорные системы рыб обеспечивают надежную связь между водной средой и организмом рыбы. Тот факт, что при отсутствии больших полушарий мозга (и тем более кортикальных структур) рыбы проявляют эмоциональные реакции на действие раздражителей из внешней среды, за формирование которых у рыб отвечает лимбическая система, оправдывает применение термина "сенсорные" (чувственные) системы при изучении физиологии рыб.

## § 5. ЗРЕНИЕ

Под зрением принято понимать способность к рецепции электромагнитного излучения определенного (воспринимаемого глазом человека) спектра (рис. 2.2.). В ряду сенсорных органов рыб органам зрения принадлежит особая роль. Свет ввиду своей высокой скорости и прямолинейности распространения обеспечивает животное уникальной информацией. Органы зрения информируют животное

одновременно о месте расположения, контурах, величине, подвижности или неподвижности объекта, направлении движения и его удаленности от животного. Источником света является Солнце. Все жизненные ритмы рыб прямо или опосредованно связаны с цикличностью солнечной активности. Поэтому фоторецепция - это и пусковой механизм биологических циклов. Экспериментально установлено, то видимый для рыб спектр электромагнитного излучения лежит в той же зоне, что и у высших позвоночных. Однако водная среда определенным образом изменяет диапазон восприятия электромагнитного излучения. Так, инфракрасные лучи (ИК) не проникают в воду, поэтому не воспринимаются глазом рыб.

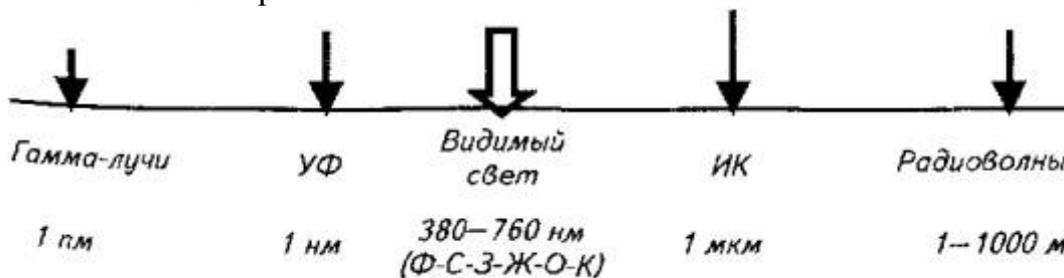


Рис. 2.2. Место видимого света в спектре электромагнитных излучений

Ультрафиолетовые лучи (УФ) также рыбами не воспринимаются, хотя в свое время экспериментально удавалось выработать условный рефлекс у некоторых видов на этот тип излучений. Впоследствии было установлено, что глаз рыбы не способен к восприятию ультрафиолетовых лучей. Однако они могут создавать эффект флюоресценции различных органических и неорганических частиц в воде, на что рыбы и реагируют.

Будучи непрозрачными телами, рыбы создают в воде характерные оптические поля благодаря способности рассеивать света воде. Важную роль здесь играет и форма тела рыбы. Уплощение тела в вертикальной плоскости уменьшает оптическое поле для наблюдателя, располагающегося ниже рыбы. Горизонтальное уплощение, наоборот, увеличивает оптическое поле рыбы и делает ее более заметной для обитателей нижних горизонтов водоема. Для большинства пелагических рыб характерны округлые формы дорсальной и латеральных поверхностей тела. Их маскировка обеспечивается неодинаковым расположением отражающих пластин и, следовательно, более или менее равномерным рассеиванием света в разных направлениях.

Рассеивание света возникает благодаря особым оптическим свойствам как наружных покровов рыб, так и среды их обитания. В разных водоемах при различной их освещенности (характер облачности, расположение солнца относительно горизонта, сезон года) оптическое поле одной и той же особи будет иметь разные характеристики (рис. 2.3). Имеет значение и местоположение наблюдателя.

Отражающая поверхность рыб формируется прежде всего, структурой их кожи. В наружных слоях кожи рыб располагаются кристаллы гуанина и гипоксината, которые имеют вид тонких блестящих пластин - своеобразных микроскопических зеркал обладающих высокой отражательной способностью. Эти миниатюрные зеркала не только отражают свет с определенной длиной волны, но и производят его поляризацию. Благодаря этим кожным структурам рыбы имеют серебристую окраску тела.

Под и над отражательными пластинами гуанина и гипоксината располагается большое количество меланофоров и иридоцитов - структур, отвечающих за цветовую окраску тела рыбы. В результате взаимодействия отражающих пластин и пигментации кожи возникает специфический оптический эффект. Именно поэтому субъективная оценка окраски рыб бывает столь неоднозначной. Данное явление хорошо известно аквариумистам, которые для демонстрации эффектной цветовой гаммы рыб используют источники света с разными характеристиками; устанавливают их под разными углами по отношению к наблюдаемому объекту, применяют светоотражающие и светопоглощающие ширмы, грунты и прочее оборудование аквариума. Таким образом, задача аквариумиста прямо противоположна той, что стоит перед рыбой в естественной среде обитания. Аквариумист, демонстрируя рыб на выставке, создает максимальное оптическое поле рыбы. В природных условиях рыба минимизирует свое оптическое поле, так как у пелагической рыбы другая биологическая задача - стать наименее заметной для хищника.

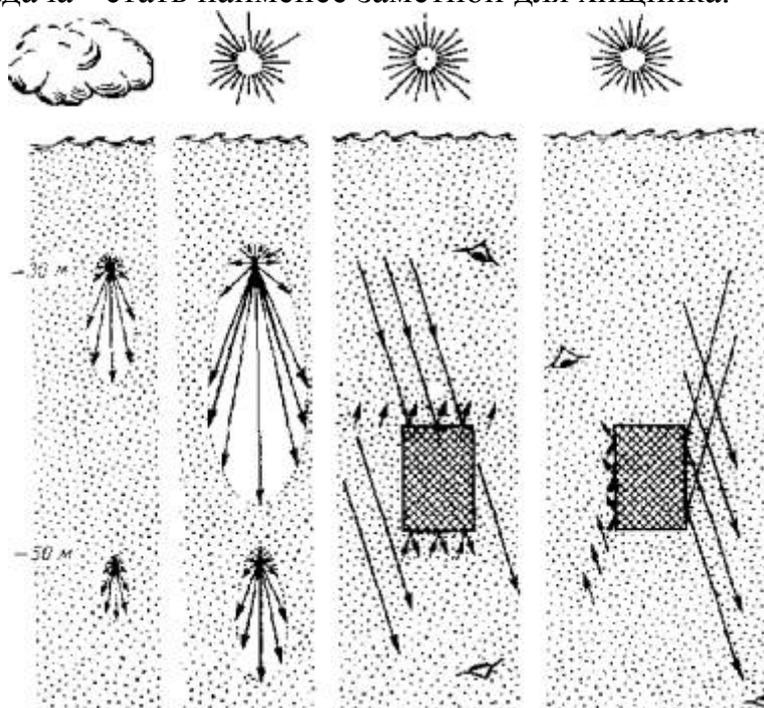


Рис. 2.3. Оптическое поле рыбы при различных условиях:

*а* - влияние солнечного света и толщи воды; *б* и *в* - влияние расположения наблюдателя. Интенсивность отраженного света ( $R$ ) характеризует длина стрелки

В случае если стратегия самозащиты рыбы иная (напугать противника, предупредить о своей ядовитости), окраска рыбы может быть яркой, а сама рыба заметна издалека. Подобная стратегия распространена в биоценозах коралловых рифов.

Иногда отражающие пластины и органы пигментации тела выполняют еще одну функцию - коммуникативную.

Так, у тропических стайных рыб, например голубых и красных неонов, "неоновая" полоса и яркая красно-голубая окраска тела служат для быстрого распознавания членов стаи в мутных водах притоков реки Амазонки. В других случаях (бойцовая рыбка) яркая окраска тела сама, служит для привлечения самки и запугивания соперника. Цветовое зрение. Для рыб характерно цветовое зрение. Однако цвета рыбы воспринимают не в таких красках, как человек. Водная среда может быть сильно

пигментирована за счет планктонных организмов или неорганических веществ. Таким образом, вода выступает в качестве светового фильтра. Кроме того, водная поверхность производит поляризацию света, что также приводит к искажению цветовой гаммы. Наконец, особенности морфологии зрительного анализатора рыб предполагают особое восприятие цветов. Экспериментально показано, что ганглионарный слой глаза рыб по-своему анализирует возникающий в фоточувствительных клетках потенциал действия. Цвет объекта формируется в результате двух процессов: суммирования основных цветов с одной стороны и вычитания с другой стороны (рис. 2.4). В формировании цветовой палитры участвуют и структуры головного мозга, например зрительные бугры среднего мозга. К. Фриш методом условных рефлексов доказал способной! пескаря, голяна, колюшки и других рыб различать кормушки, окрашенные в различные цвета.

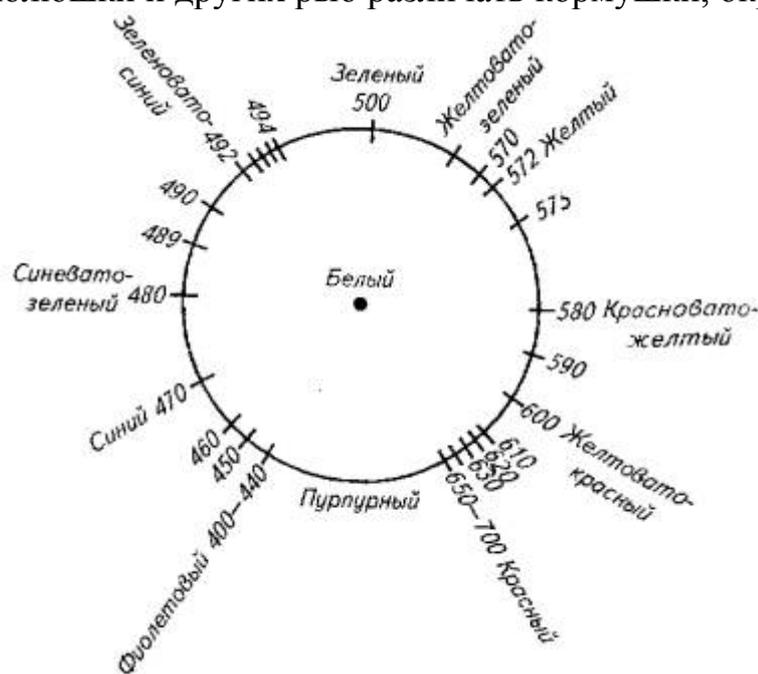


Рис. 2.4. Спектральный состав видимого света

Цветовая чувствительность глаза рыб утрачивается при уменьшении общей освещенности объекта до 1 лк и менее.

Свет как внешний раздражитель и, следовательно, зрение имеет неодинаковое значение для разных видов рыб. Планктонофаги и пелагические рыбы значительно зависят от света. При их искусственном ослеплении они утрачивают способность активно питаться.

Рыбы-планктонофаги имеют хорошо развитую зрительную систему, у них крупные глаза, большой зрачок, сложно организованная ретина и хорошо развитые отделы головного мозга, отвечающие за формирование зрительных образов (прежде всего средний мозг).

Активность таких видов рыб, как укляя, верховка, плотва, вобла связана с освещенностью водоема. При изменении освещенности от 1 до 500 лк пищевая активность рыб не меняется. Критическим уровнем освещенности является 0,1лк, при котором рыбы прекращают активный поиск зоопланктона и поедают рачков только при непосредственном контакте с ними.

Для донных рыб (бентософагов) свет и зрение имеют меньшее значение. Так, при ослеплении осетровых их пищевая активность практически не менялась. Глаза у них

мелкие, ретина чаще всего однослойная, средний мозг менее развит. Пищевая активность рыб наблюдается и при хорошей освещенности, и при полной темноте. Многие хищные рыбы открытых вод при поиске и захвате добычи также полагаются исключительно на зрение, в связи с чем их пищевая активность проявляется только днем. У таких хищников, как окунь, судак, хорошо развит зрительный анализатор. Но среди хищных рыб есть и придонные виды, а также виды с пиком активности в ночное время. Понятно, что у этих хищников зрение развито хуже, второстепенно или вообще не имеет значения, по крайней мере, при поиске пищи.

Оптическая рецепция глаза основана на способности сетчатки поглощать достаточное количество световых квантов за счет разрушения светочувствительного пигмента. Установлено, что в сетчатке глаза большинства рыб с хорошим зрением присутствуют четыре фоточувствительных пигмента:

родопсин с максимумом поглощения света при длине волны около 500 нм;

порфиросин с максимумом поглощения света при длине волны 522 нм;

йодопсин с максимумом поглощения света при длине волны 562 нм;

цианопсин с максимумом поглощения света при длине волны 62 нм.

Измерения показали, что для рецепции синего света необходима структура, поглощающая излучение с длиной волны около 450 нм, для восприятия зеленого цвета - соответственно около 525 нм и красного - около 555 нм. Исходя из этого, можно предположить, что у рыб могут быть проблемы с восприятием сине-фиолетовой части видимого спектра и более широкие возможности рецепции оранжево-красной части.

Однако практика показывает, что шкалы световосприятия рыб зависят от их местообитания (химического состава, цвета воды и прозрачности). У морских рыб шкала световосприятия сдвинута в коротковолновую часть спектра, у пресноводных рыб - в длинноволновую.

Характер световосприятия зависит и от глубины обитаний рыбы, так как по мере увеличения глубины происходит резкое усиление поглощения водной средой красных и УФ-лучей. На больших глубинах преобладают лучи из синей части спектра. У донных обитателей (скаты, камбала) и глубоководных рыб воспринимаемый спектр сужен до 410-650 нм, у рыб из поверхностных слоев расширен до 400-750 нм.

В основе спектральной чувствительности глаза рыб лежит несколько явлений.

Во-первых, в ретине глаза рыб обнаружены все четыре известных у хордовых животных светочувствительных пигмента, хотя для цветового зрения достаточно и двух.

Во-вторых, все колбочки сетчатки глаза рыб (клетки, обеспечивающие цветовое восприятие) имеют в своем составе жировые капли, представляющие собой раствор каротиноидов. И прежде чем световой луч попадет на фоточувствительный пигмент, подвергается фильтрации раствором каротиноидов.

Теоретически с такими морфологическими и физиолого-биохимическими особенностями глаза рыбы могут иметь очень насыщенные цветом зрительные образы. По крайней мере, механизм цветового восприятия у высших наземных позвоночных (включая человека) проще.

Среда обитания наложила отпечаток на функции и морфологию органов зрения рыб. Известно, что за восприятие света у рыбы отвечает не только глаз. Так, у круглоротых имеются светочувствительные клетки на коже. При помощи этих образований животные определяют силу источника света.

У всех рыб имеется эпифиз - структура в составе промежуточного мозга со специфическими функциями. Однако изначально это светочувствительный орган. У миноги он имеет вид пузырька и расположен на голове близко к коже, которая в этом месте прозрачна. Это, по существу, теменной глаз, при помощи которого минога довольно сносно ориентируется в воде - определяет силу и направление источника света.

Настоящий глаз, конечно, более совершенен и по строению и по функциям. Относительная величина глаз у рыб может колебаться в значительных пределах в зависимости от образа жизни и места обитания.

Морской окунь, судак, щука и многие другие рыбы имеют сравнительно крупные глаза. А глаза различных сомов, пескаря, вьюна относительно размеров их тела небольшие.

У морских глубоководных рыб, приспособившихся к жизни при очень низкой освещенности, глаза достигают огромных размеров. Диаметр их глаза может составлять 30-50 % длины головы (*Polyipnus* sp., *Vathymacrops* sp., *Mycthophium* sp.). Однако у других глубоководных видов рыб глаза могут быть редуцированы или вообще отсутствовать (*Idiacanthus* sp., *Ipnops* sp.). Для пещерных рыб также характерно большое разнообразие в строении глаза: от хорошо развитого до полностью редуцированного.

На глубине 800-900 м рыбы и другие водные животные широко применяют такое явление, как люминесценция, для облегчения зрительной коммуникации (табл. 2.2).

## 2.2. Характеристика свечения некоторых морских организмов

Организмы	Максимальная длина волны, нм	Интенсивность освещения, Вт/м <sup>2</sup>	Продолжительность свечения, с
Бактерии	470-500	10 <sup>4</sup> квантов за секунду	Постоянно
Кишечнополостные	—	8x10 <sup>-11</sup>	2
Ракообразные	470-480	(0,05-5,9)10 <sup>-9</sup>	Постоянно
Рыбы	400-700	1x10 <sup>-10</sup>	0,5—4,0 или постоянно

У отдельных видов морских животных яркость люминесцентного свечения очень высока - до 1 кд/м<sup>2</sup> (освещенность поверхности ночного моря в ясную лунную погоду на три порядка ниже!). Заметить такой яркий объект в мрачной морской пучине способны рыбы с плохо развитым зрением. Так, глубоководная акула *Isistius* sp. испускает люминесцирующий зеленый свет такой интенсивности, что эта рыба в темноте морской пучины заметна с расстояния 10-15 м.

Люминесцируют рыбы по двум причинам. Так называемое внутреннее свечение рыб (семейства *Macruridae*, *Serranidae*, *Galedae* и др.) возникает благодаря люминесценции симбиотических микробов, обитающих в пищеварительном тракте этих рыб.

Наружное свечение создается самой рыбой. Некоторые виды рыб таких семейств, как *Elasmobranchii*, *Myctophidae*, *Stomatidae* и др., имеют особые клетки на теле, которые выделяют специфический секрет, содержащий вещество люциферин. При контакте с морской водой люциферин окисляется с образованием кванта света.

Органы свечения рыб имеют сложное и разнообразное строение. Люцифериновые железы располагаются по бокам тела рыб в виде одиночных или двойных тяжей

(Elasmobranchii, Stenoptyx sp, Stomias sp.). Однако описаны виды рыб, у которых люминесцирующие органы имеют вид прожектора в передней части тела (Photoblepharon sp., Maurolicus sp.).

У рыбы *Searsia* имеется особая надключичная железа, которая при возбуждении выбрасывает в воду люминесцирующий секрет.

Рыбы *Anomalops* sp. и *Photoblepharon* sp. напоминают роботизированных монстров. У них люминесцирующие органы локализованы в вентральной части глазниц. При возбуждении эти рыбы могут включать и выключать люминесценцию. Причем светящийся поток не попадает на собственную сетчатку. Аномалон втягивает орган люминесценции, имеющий форму горошины, в глазную ямку при помощи стебелька, на котором расположен орган люминесценции. А фотоблефарон закрывает свой люминопрожектор ложным нижним веком.

Отдельные виды светящихся рыб испускают свет постоянно, а некоторые виды осуществляют пульсирующую люминесценцию при возбуждении. Излучаемый при этом свет имеет оттенок от зелено-голубого до зелено-желтого. Длина волны этого свечения лежит в пределах 400-700 нм.

Таким образом, в условиях плохой освещенности рыбы могут утратить орган зрения или, наоборот, довести его строение до совершенства, с тем чтобы использовать даже минимальную освещенность мест их обитания. При этом у рыб развиваются дополнительные адаптационные изменения.

Рыбий глаз. Расположение глаз на голове рыб также заслуживает обсуждения. Они могут быть расположены на голове симметрично или асимметрично. Классическим примером глазной асимметрии служат камбала, палтус и некоторые другие морские донные рыбы, причем их асимметрия развивается в онтогенезе.

На стадии личинки глаза у этих рыб располагаются строго по бокам головы, а по мере роста и развития рыбы один глаз перемещается на противоположную сторону головы (рис. 2.5).

Глаз рыбы обычно в передней части немного сплюснут. Хрусталик имеет форму шара (рис, 2.6). Снаружи глазное яблоко покрыто прозрачной роговой оболочкой, являющейся продолжением кожи. Глазное яблоко заполнено стекловидным телом. Коэффициент преломления роговицы и стекловидного тела глаза рыбы близок к коэффициенту преломления воды (1,33). У хрусталика коэффициент преломления в среднем составляет 1,63. Отсюда следует, что степень сфокусированности изображения на светочувствительный слой - сетчатку у рыб зависит только от положения хрусталика.

Хрусталик обладает подвижностью благодаря наличию так называемого Галерова органа. За счет сокращения его мышц хрусталик аккомодирует (фокусирует) зрение, обеспечивая четкое восприятие различно удаленных от рыбы объектов.

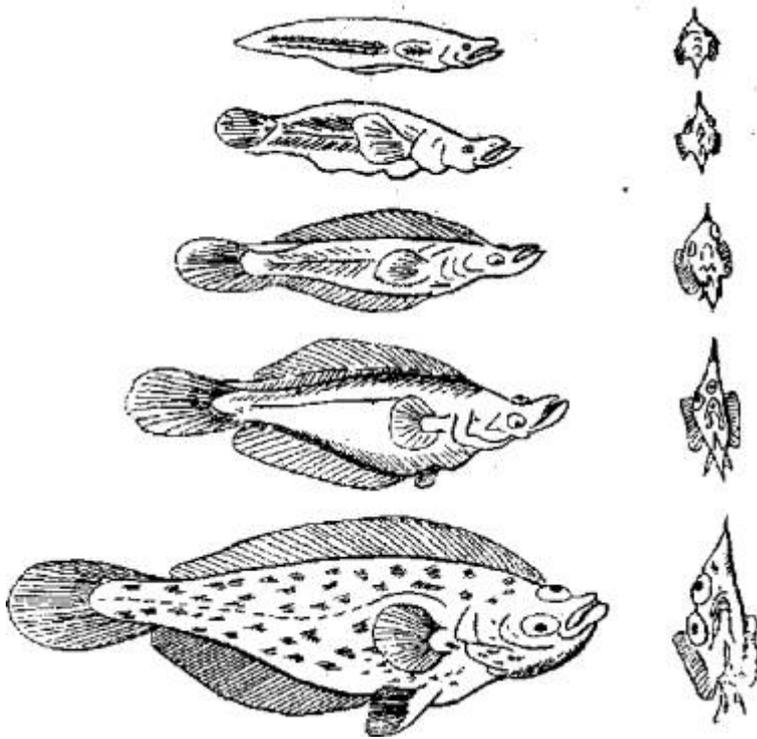


Рис. 2.5. Развитие глазной асимметрии у камбалы в процессе онтогенеза

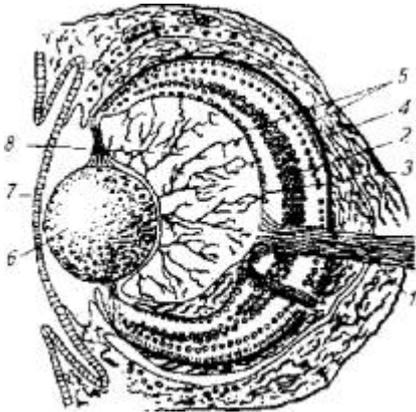
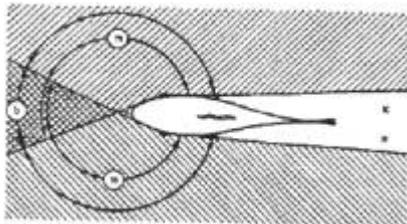


Рис. 2.6. Схема строения глаза рыбы:

1-зрительный нерв; 2- биполярные клетки; 3- ганглиозные клетки; 4- палочки и колбочки; 5-сетчатка; 6- хрусталик; 7 - роговица; 8- стекловидное тело ; .



Рис, 2.7. Схема зрительных полей рыбы (площадь бинокулярного и монокулярного зрения в горизонтальной плоскости)

Хрусталик в форме шара, безусловно, более предпочтителен для рыб по сравнению с двояковыпуклой линзой наземных животных. Сферическая линза имеет наибольшую светосилу. На сетчатку глаза рыбы попадает в 5 раз больше световой энергии по сравнению с глазом человека. Для водного образа жизни в условиях пониженной освещенности это большое преимущество.

Радужная оболочка образует зрачок, но его отверстие у рыб меняется незначительно, т. е. зрачковый рефлекс у рыб практически отсутствует.

Углы зрения у рыб очень большие и достигают 170° по горизонтали и 150° по вертикали (рис. 2.7).

Хрусталик в глазном яблоке смещен от центра и занимает нижнее или

передненижнее положение относительно продольной оси глаза. В результате при одной и той же аккомодации рыба одновременно отчетливо воспринимает объекты, расположенные на разном расстоянии и под разным углом к ней. Такое видение для рыб (особенно молоди) чрезвычайно важно, так как позволяет в одно и то же время отслеживать мелкие планктонные организмы и врагов, подкрадывающихся сзади и сбоку от рыбы.

Дальность видимости объектов в воде зависит от ее прозрачности и освещенности. Во внутренних водоемах, например прудах, она не превышает 1 м. В морских водах она значительно выше и достигает десятков метров. Правда, на этот показатель большое влияние оказывает величина объекта наблюдения, а также подвижен он или нет. Движущиеся крупные объекты, а также их тени воспринимаются рыбами с большого расстояния и оцениваются как источник опасности с соответствующими оборонительными реакциями.

Видимость объектов в воде рыбами изменяется в процессе онтогенеза. Связывают это с тем, что с ростом рыбы увеличиваются размеры глаза и возрастают функциональные возможности зрительного анализатора (табл. 2.3).

### 2.3. Дальность распознавания атериной своих сородичей (длиной 1,5 см) в процессе онтогенеза

Длина рыбы, см	Диаметр глаза, мм	Дальность видимости, см
5,5	4,5	90
2,0	2,0	45
1,5	0,9	24
0,8	0,5	7

Однако следует иметь в виду, что сравнительно большая дальность видения у рыб не обеспечивается четкостью распознавания предметов. Большая дальность зрения скорее всего имеет сигнальное значение в распознавании опасности.

В процессе роста рыб изменяется и разрешающий угол глаза. Связанная с этим острота зрения рыб возрастает в 6 раз (табл. 2.4).

### 2.4. Изменение остроты зрения у гуппи с возрастом

Длина рыбы, мм	Разрешающий угол глаза, мин
7	53
10	18
15	16
22	10
31	9

Сетчатка глаза у рыб устроена примерно так же, как и у высших позвоночных (рис. 2.8). Она имеет инвертированный характер восприятия света. Прежде чем попасть на светочувствительные клетки, расположенные в базальной части ретины, свет проходит через ганглионарные, биполярные и частично через амокринные и горизонтальные клетки в составе сетчатки. Несомненно, что при этом происходит частичное рассеивание света, Биологический смысл данного явления остается

неясным, Однако ни один исследователь не берет на себя смелость заявлять об инвертированности сетчатки глаза как эволюционной ошибке природы.

Инвертированность сетчатки отмечается в строении глаза всех позвоночных животных от рыб до высших млекопитающих. Если бы инвертированность сетчатки была ошибкой природы, то в процессе эволюционирования от низших животных к высшим она была бы устранена за ненадобностью.

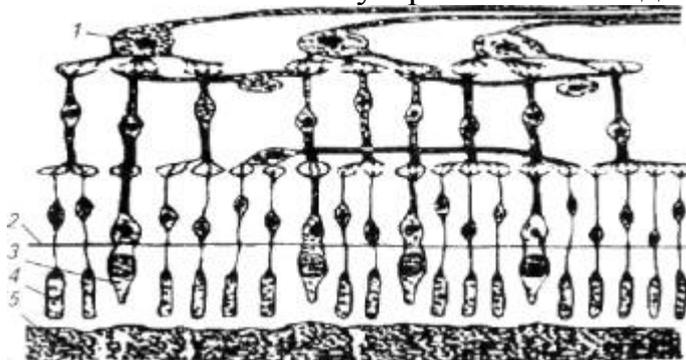


Рис. 2.8. Схема строения сетчатки глаза рыб: 1- ганглионарная клетка; 2- наружная пограничная мембрана; 3- колбочка; 4- палочка; 5- пигментный эпителий

Как видно из рисунка 2.8, ретина имеет довольно сложное микростроение, представленное, по крайней мере, четырьмя функционально важными слоями специфических клеток (слой ганглионарных, биполярных, амокринных и горизонтальных клеток) после проникновения светового луча через ганглионарные биамокринные и горизонтальные клетки квант света воспринимается слоем пигментного эпителия, клетки которого имеют включения красителя фусцина (реже гуанина). Пигментные клетки обладают подвижностью и могут подниматься или опускаться в соседний слой - слой рецепторных клеток, открывая или прикрывая их от световых лучей, т.е. слой пигментного эпителия служит фильтром (подобно темным солнцезащитным очкам у человека), дозирующим общую освещенность фоторецепторов.

Фоторецепторный слой клетчатки образован клетками трех типов палочками, одиночными колбочками и сдвоенными (близнецовыми) колбочками (Рис 2.9). По мнению ряда авторов одиночные колбочки костистых рыб морфологически неоднородны и делятся на клетки с коротким миоидом и клетки с удлиненным миоидом

По сетчатке палочки и колбочки рассредоточены неравномерно. На периферии обнаруживаются только палочки. В центральной части сетчатки могут присутствовать и палочки, и колбочки. В области центральной ямки светочувствительный слой образован одними колбочками. Экспериментально установлено, что палочки обеспечивают восприятие световой энергии в условиях недостаточной освещенности (при сумеречном свете).

При высокой освещенности в работу включаются колбочки, обеспечивая при этом высокую остроту зрения и цветовое видение объектов. Соотношение палочек и колбочек в ретине неодинаково у разных рыб и определяется двумя факторами: эволюционным положением вида и образом жизни. Например, у многих пластинчатожаберных рыб ретина состоит исключительно из палочек.

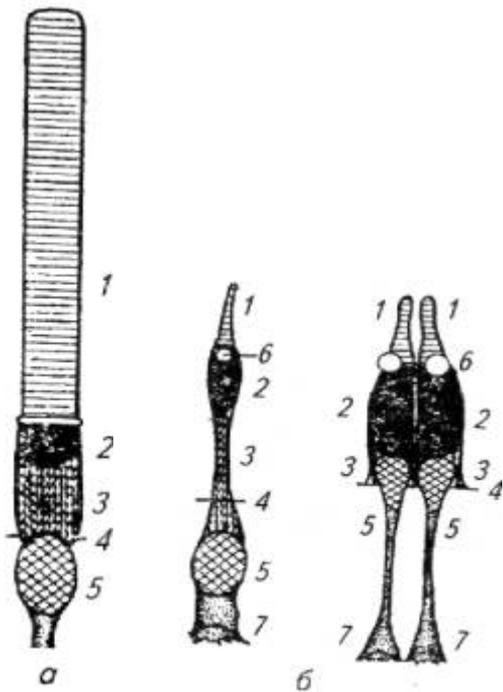


Рис. 2.9. Фоторецепторные клетки рыб:

а - палочки; б- колбочки (одиночные и близнецовые); 1- наружный сегмент; 2- эллипсоид; 3- миоид (сократительный элемент); 4-наружная пограничная мембрана сетчатки 5-клеточное ядро; 6- масляная капля, содержащая каротиноид; 7- основание (ножка клетки)

У костистых морских глубоководных рыб количество колбочек очень небольшое. Если быть точным, то надо отметить и влияние стадии онтогенеза на соотношение светочувствительных клеток в сетчатке глаза рыб. На личиночной стадии развития у большинства рыб преобладают колбочки, а у некоторых, например сельдей, палочки вообще отсутствуют. И лишь при переходе на активное питание происходит разрастание палочек. Это биологически оправдано, так как у активно питающейся молодежи из-за высокого уровня обменных процессов возникает потребность в пищевом поведении и в условиях ограниченной видимости.

Слой сетчатки глаза, образованный биполярными клетками, обеспечивает самый первый уровень интеграции сигналов, поступающих от фоточувствительных клеток - палочек и колбочек.

У активных дневных рыб с хорошим зрением четыре светочувствительных клетки образуют синапсы с четырьмя биполярными клетками, которые, в свою очередь, контактируют с одной ганглиозной клеткой.

У сумеречных рыб каждая биполярная клетка интегрирует большее количество фоторецепторов. Так, у налима на теле одной биполярной клетки обнаруживается 3-4 десятка синапсов с фоторецепторами, а на каждую ганглиозную клетку приходится 7 биполярных клеток.

Из вышесказанного ясно, что слой ганглиозных клеток сетчатки выполняет функцию дальнейшей интеграции зрительных сигналов. Аксоны ганглиозных клеток дают начало зрительному нерву, идущему в зрительные центры головного мозга.

Ретиномоторная реакция. Сетчатке рыб свойственна ретиномоторная реакция, позволяющая зрительному анализатору формировать адекватную зрительную картину независимо от степени освещенности наблюдаемого объекта. Этот механизм особенно важен для рыб, так как возможности зрачка глаза как регулятора светового потока у рыб очень ограничены. Поэтому только

ретиномоторная реакция дает рыбам возможность быть активными в условиях меняющегося освещения.

Схема адаптации сетчатки к уровню светового потока представлена на рис. 2.10. При попадании на сетчатку яркого света после темновой адаптации (правая часть рис. 2.10) в сетчатке наблюдаются перемещения светочувствительных клеток. Первыми реагируют клетки пигментного эпителия: они погружаются в слой палочек и колбочек и закрывают палочки. При этом колбочки за счет своих сократительных структур - миоидов - подтягиваются и как бы вылезают из пигментного слоя. Палочки производят перемещения в противоположном от колбочек направлении, что обеспечивает их плотное укрытие пигментом. Таким образом, колбочки поглощают энергию яркого света, а палочки реципроктно блокируются и не участвуют в процессе фоторецепции.

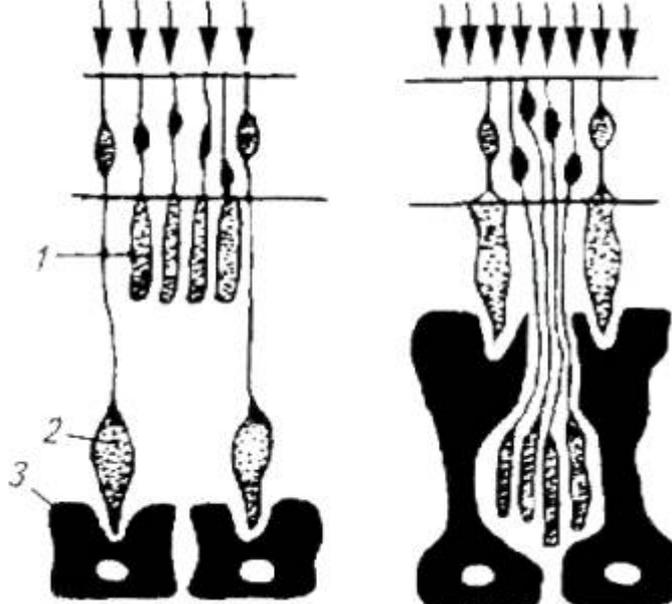


Рис. 2.10. Ретиномоторная реакция:

1-палочки; 2- колбочки; 3- пигментные клетки

В условиях ограниченной освещенности (левая часть рис. 2.10) к наружной мембране подтягиваются палочки, а колбочки погружаются в пигментный слой и изолируются от световых лучей.

Границы освещенности, при которой запускается ретиномоторный механизм, различны у разных рыб. У морской атерины ретиномоторная реакция возникает при освещенности 1-10лк, у ставриды - 0,01-1,0лк, у карася - 0,01 -1,0 лк, у выюна - 0,01-0,1 лк, у голавля - 0,001-0,0001 лк.

На чувствительность глаза рыбы к яркости света влияет процесс темновой (световой) адаптации. Темновая адаптация глаз рыб занимает около 30 мин, световая адаптация происходит быстрее - всего за 10-30с. Однако полная настройка глаза на эффективную рецепцию света может продолжаться и несколько часов. Контрастная чувствительность глаза в сумерках ниже, чем при ярком освещении. Способность выделять предмет из общего фона зависит от яркости фона, характеристик самого предмета (его яркости, размеров, подвижности) и адаптационного состояния глаза.

Выше уже отмечалось, что рыбы видят недалеко, если проводить сравнение с наземными животными. Здесь отметим следующее. Дальность видимости предметов в воде зависит и от их цветности. Сети, окрашенные в разный цвет, хамса, например, замечает на разном расстоянии (в м):  
сине-зеленые 0.5-0,7

темно-синие 0,8-1,2  
темно-коричневые 1,3 - 1,5  
серые и черные 1,5-2,0  
белые 2,0-2,5

Предметы в воде и предметы над водой воспринимаются рыбой неодинаково из-за разной преломляющей способности воды и воздушной среды. На рис. 2.11 показано поле зрения рыбы.

Предметы у поверхности воды рыба воспринимает крупнее, чем они есть на самом деле, а дальние объекты - как мелкие. Такая информация, несмотря на ее необъективность, не лишена смысла, так как объекты у поверхности воды представляют большую опасность для рыбы, чем удаленные объекты.

В поле зрения рыбы попадают предметы, даже расположенные у горизонта (дерево). Однако они воспринимаются рыбами в сильно искаженном виде. Зрительное поле рыбы настолько специфично, что в оптике широкоугольные объективы, создающие по периферии искажение, получили название "рыбий глаз".

В воде рыба (имеются в виду активные дневные виды рыб с хорошим зрением) видит не только предметы в окне (угол  $97,6^\circ$ ), но и предметы, отраженные водной поверхностью со дна (на рис. 2.11 это камни).

Механизм фоторецепции. Большой интерес представляет интимный механизм фоторецепции и трансформации энергии кванта света в энергию нервного импульса.

Чувствительность палочек и колбочек к свету обусловлена наличием в них пигментов. В химическом отношении любой из встречающихся в классе рыб зрительный пигмент является сложным белком, в составе которого имеется полипептидная структура, различная в палочках и колбочках, соединенная с одним из производных витамина А:

Родопсин = Ретиналь + палочковый белок опсин

Порфиросин = Ретинен + палочковый белок опсин

Йодопсин = Ретиналь + колбочковый белок опсин

Цианопсин = Ретинен + колбочковый белок опсин

Молекулярную массу зрительных пигментов оценивают в 28 000-40 000, диаметр молекулы - в 40-50 ангстрем (А). В фоточувствительных клетках пигменты локализованы в мембранах наружных сегментов.

И ретиналь, и ретинен являются альдегидами витамина А. Они различаются только строением циклической части молекулы. У ретинена кольцо в положении "3" имеет дополнительную двойную связь (рис. 2.12).

Это различие приводит к смещению спектра поглощения пигмента в красную область. На действие кванта света реагирует 11-цисизомер ретиналя и ретинена. Под действием света углеродная цепь 11-цисизомера распрямляется и тянет за собой молекулу опсина, который изменяет свою конформацию



Рис. 2.11. Поле зрения рыбы

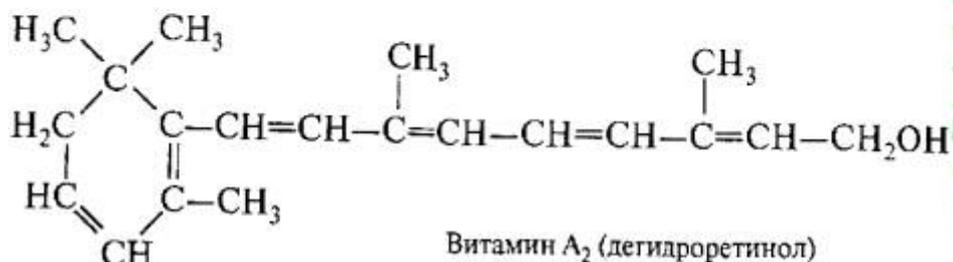
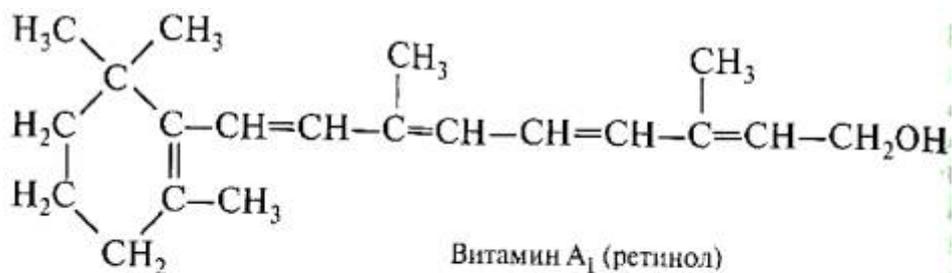


Рис. 2.12. Ретинол и ретинен (витамин А<sub>2</sub>)

Далее происходят два важных события.

Во-первых, светочувствительная клетка перемещается в пигментный слой сетчатки, где осуществляется восстановление изомера.

Во-вторых, конформационные изменения белка опсина приводят к изменению состояния мембраны эндоплазматического ретикулума с открыванием кальциевых каналов светочувствительных клеток.

В конечном счете изменяется мембранный потенциал базальной мембраны палочки (колбочки), которая является одновременно и пресинаптической частью синаптического образования с биполярной клеткой.

Палочки и колбочки имеют отрицательный потенциал покоя, реакция рецепции кванта света приводит к гиперполяризации клеточной мембраны, т. е. ее внутренняя сторона становится еще более электроотрицательной по отношению к наружной. Экспериментально доказано, что гиперполяризация мембраны не влияет на калиево-натриевый насос, однако изменяет мембранную проницаемость для ионов натрия. Все эти электрохимические изменения фоторецепторов приводят к возбуждению биполярных клеток, а их деятельность в свою очередь, интегрируют ганглиозные клетки. Так рождается нервный импульс, затем поступающий в зрительные центры головного мозга.

Зрительный анализатор и развитие головного мозга. Уровень развития фоторецепции оказывает большое влияние на морфологию головного мозга, в частности развитие среднего мозга, мозжечка и ретикулярной формации ствола (рис. 2.13).

У активных дневных рыб - верховки и плотвы - хорошо развиты зрительные бугры среднего мозга, которые выполняют функцию конечной интеграции нервных импульсов, поступающих по зрительным нервам. У белуги, рыбы с сумеречным зрением, средний мозг развит хуже, зато хорошо развит обонятельный и продолговатый мозг, отвечающий за осязание. У рыб с острым зрением большой удельный вес в структуре головного мозга приходится на мозжечок. Возможно, это связано с тем, что рыбы с хорошим зрением, как правило, ведут активный образ жизни, т. е. обладают более сложными локомоторными реакциями.

У таких рыб, как щука, судак, окунь, лосось, на верхней проекции головного мозга средний мозг занимает 50-55 % площади проекции. У осетровых рыб площадь проекции среднего мозга составляет 13-23 %.

Роль зрительной сигнализации в онтогенезе существенно меняется. Параллельно

меняется и морфология головного мозга. Например, мальки сазана длиной 7-10мм питаются планктоном, в поиске которого животные полагаются на зрение. Поэтому на этой стадии развития у сазана крупные глаза и хорошая острота зрения. Средний мозг на проекции головного мозга в это время занимает 45 % площади. У сазана, перешедшего на питание бентосом (длина 327мм), острота зрения падает, а проекция среднего мозга сокращается до 31 %. У взрослых рыб, ориентирующихся при поиске пищи в основном на химическую и тактильную сигнализацию, этот показатель еще ниже.

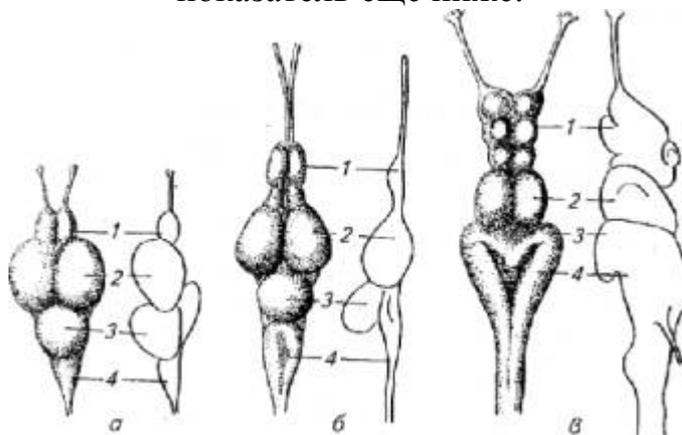


Рис. 2.13. Строение головного мозга трех видов рыб с различным зрением: а -верховка, б- плотва, в -белуга; 1- передний мозг; 2- средний мозг; 3, 4- задний мозг

Похоже, что и степень развития мозжечка у рыб связана с функцией зрения. Мозжечок хорошо развит у светлюбивых видов.

Таким образом, зрительный анализатор у рыб имеет большое значение. Зрение позволяет рыбам осуществлять адекватные реакции на изменения внешней среды. В процессе филогенеза развитие функции зрения стимулировало возникновение многих прогрессивных морфофункциональных адаптации и прежде всего развитие центральной нервной системы. В то же время следует подчеркнуть, что класс рыб достаточно разнообразен, и в нем имеется немало представителей, пищевая, половая, оборонительная и прочие виды активности которых не зависят или слабо зависят от зрения

## §6. ХЕМОСЕНСОРИКА

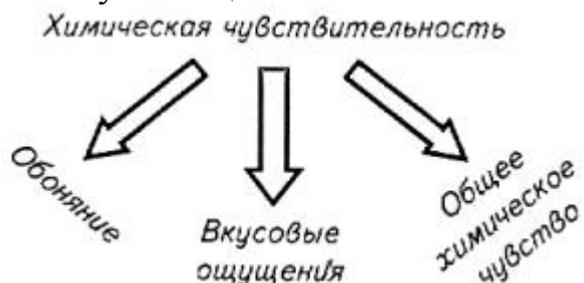
Хеморецепция является древней формой взаимодействия организма со средой обитания. Вода служит одним из лучших растворителей химических веществ различной природы. Поэтому рыбы - обитатели водной среды - постоянно находятся в химических растворах. Естественно, что в процессе эволюции у рыб сформировался эффективный хеморецепторный аппарат, позволяющий им в своих целях использовать химическую информации из внешней среды.

Хеморецепция дает возможность рыбам отыскивать пищу, уходить от врагов, находить половых партнеров, узнавать представителей своего вида и своей стаи, наконец, отыскивать свои "исторические" места нереста и избегать неблагоприятных (по химическому составу воды) мест обитания.

Органы рыб, обеспечивающие восприятие и анализ химической информацией, условно подразделяют на органы обоняния, вкуса, общей химической рецепции (Рис. 2.14).

Под обонянием рыб (ольфакторная рецепция) понимают рецепцию специфических веществ, находящихся в воде в малой концентрации. Обонятельные рецепторы

обладают высокой чувствительностью и избирательностью и улавливают отдельные молекулы вещества в большом



*Рис 2.14 Механизмы химической рецепции у рыб*

объеме воды, т.е. являются дистантными рецепторами, позволяющими рыбам ориентироваться по запаху.

Контактные хеморецепторы возбуждаются при непосредственном соприкосновении с химическим веществом, например пищей. Этот тип рецепторов лежит в основе органов вкуса. Они возбуждаются сравнительно узким кругом химических веществ.

Кроме того, у рыб имеются малоспецифичные и низкочувствительные хеморецепторы, которые возбуждаются при раздражении веществами различной химической природы. Их часто называют рецепторами "общего химического чувства", призванными обеспечивать защитную реакцию на губительные для организма рыбы изменения химического состава среды обитания. Общее химическое чувство возникает при химическом раздражении свободных нервных окончаний тройничного, блуждающего и некоторых спинномозговых нервов.

Такое деление хеморецепторного аппарата рыб достаточно условно, поскольку, например, вкусовые ощущения складываются в результате афферентного синтеза импульсации, поступающей и от органов вкуса, и от органов обоняния. Пища с неприятным запахом невкусна, так же как и пища без ожидаемого запаха. Часто вкусовые ощущения рыб складываются в результате раздражения вкусовых почек и механорецепторов ротовой полости, головы, усиков и плавников.

В то же время неблагоприятные изменения химического состав водоема (например, накопление аммиака, изменение раздражающие рецепторы общего химического чувства, искажают и вкусовые, и обонятельные ощущения у рыбы.

Обоняние рыб. Биологическое значение запахов в жизни рыб трудно переоценить. Химические раздражители воздействуют на рецепторы длительное время, т.е. не исчезают, как свет или звук. Пахучий след может сохраняться достаточно долго. Это важно при поиске пищи, обнаружении сородичей, а также уклонении от встречи с врагами.

У рыб хорошая память на запахи. Количество пахучих веществ (для рыб) велико, и они не поддаются классификации. В экспериментах рыбы успешно определяют возраст, стадию половой зрелости, иерархическое положение своего партнера, полагаясь исключительно на органы обоняния. Мигрирующие рыбы безошибочно определяют по химическому составу воду водоема, в котором они появились на свет.

Строение органов обоняния у рыб специфично и отражает водный образ жизни. К органам обоняния относят следующие парные (за исключением круглоротых) образования: ноздри, ольфакторные мешки, обонятельные нервы, обонятельные луковицы, у большинства видов рыб ноздри располагаются на верхней челюсти и ведут в ольфакторные (обонятельные) мешки.

Обонятельный мешок имеет сложное макро- и микростроение. Каждый мешок имеет вводное и выводное отверстия, через которые вода входит и после анализа

удаляется из мешка. Дно мешка имеет складчатое строение, причем количество складок колеблется от двух до нескольких сотен. Кроме того, выделяют складки второго и третьего порядков. Есть мнение, что от количества складок (следовательно, обонятельной площади) зависит острота обоняния. Однако это обобщение справедливо для водных животных в целом. Среди рыб же имеются виды с хорошим обонянием, но с малым (всего 10-15) количеством складок (например, лососевые рыбы). У судака посредственное обоняние, но количество складок в 2-3 раза больше. Очевидно, что острота обоняния зависит и от микростроения слизистой оболочки ольфакторных мешков. Складки мешков имеют и еще одно назначение. Они обеспечивают определенную турбулентность воды при ее движении через ольфакторные мешки. Интенсивность и характер циркуляции воды играют большую роль в процессе рецепции запахов.

Экспериментальные измерения показали, что угорь может менять скорость движения воды в мешках от 2 до 10 см/с.

Рыбы, с добавочными обонятельными мешками увеличивая скорость воды до 300 см/с даже при неподвижных челюстях.

Обонятельный эпителий, выстилающий ольфакторные мешки рыб, имеет сложную микроструктуру, отдаленно напоминающую микроструктуру сетчатки глаза (рис. 2.15).

Снаружи обонятельный эпителий покрыт двумя слоями слизи, под которыми находятся клетки эпителия. Основными рецепторными элементами принято считать биполярные нейроны трех типов: палочковидной, колбовидной и нитевидной форм. Однако не все исследователи согласны с такой классификацией рецепторных клеток обонятельных клеток, считая, что в данном случае исследователи имеют дело с одним и тем же типом нейронов, находящихся в разном функциональном состоянии.

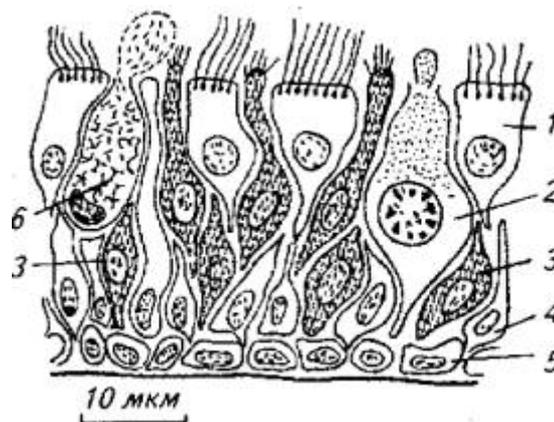


Рис. 2.15. Микроструктура эпителия:

1 и 3 - рецепторные клетки; 2 - большая слизистая клетка; 4 и 5 - опорные клетки; 6 - малая слизистая клетка

Периферическая часть нейрона имеет булавовидное утолщение с одной или несколькими ресничками. Между булавой и основным телом клетки имеется миоид - структура, способная к сокращениям. Поэтому в активном состоянии реснички булавки выдвигаются из слоя слизи, контактируя с водой, протекающей над слизистой оболочкой. В пассивном состоянии рецепторной клетки булавовидное утолщение втягивается в глубь эпителия. Это явление известно как ольфактомоторная реакция. Нейроны обонятельного эпителия при контакте с одорантом генерируют электрический импульс.

Рецепторы расположены вдоль поверхности обонятельного эпителия неравномерно. Например, у костистых рыб на 1 мм<sup>2</sup> обонятельного эпителия приходится 46-85 тыс. рецепторных клеток. Каждая рецепторная клетка плотно окружена опорными клетками, которые концентрируются в два слоя: у поверхности эпителия и на базальной мембране. Опорные клетки верхнего слоя имеют множественные реснички, движение которых обеспечивает направленный ток воды вдоль слизистой оболочки. Опорные клетки состоят из многочисленных гранул разного химического происхождения, что свидетельствует об их активном участии в метаболизме обонятельного эпителия.

В состав обонятельного эпителия входят большие и малые слизистые клетки, вырабатывающие слизь разного химического состава. Соотношение больших и малых слизистых клеток у разных видов рыб различно. Так, большие клетки преобладают у морских рыб. Большинство пресноводных видов имеют примерно одинаковое соотношение больших и малых клеток.

Слизь играет не только защитную по отношению к клеткам эпителия роль. Сложная структура и химический состав слизистого слоя обонятельного эпителия свидетельствуют об его активной роли в распознавании одорантов.

Нижнюю треть обонятельного эпителия формируют базальные клетки. Они имеют очень эластичную клеточную мембрану, образуют выпячивания, которыми окружают аксоны рецепторных клеток, имитируя миелиновую оболочку. Базальные клетки способны к фагоцитозу, поэтому им приписывают функцию защиты обонятельных нейронов от микробов и удаления отмирающих клеток обонятельного эпителия.

Ниже базальных клеток находится базальная мембрана. Выйдя за ее пределы, аксоны рецепторов объединяются в пучки и в конечном счете формируют обонятельный нерв. Таким образом, ольфакторные мешки соединяются с обонятельными луковицами при помощи обонятельного нерва. Его длина зависит от места расположения луковиц. По этому признаку рыб можно разделить на три типа: а) луковицы расположены вблизи ольфакторных мешков (карповые и некоторые другие рыбы); б) луковицы удалены от ольфакторных мешков и расположены на головном мозге рыб (большинство костистых, хрящевые ганоиды); в) луковицы расположены в равном удалении от ольфакторных мешков и переднего мозга рыб (харацинидовые рыбы). Ольфакторная афферентация в обонятельных луковицах подвергается первичной обработке. В луковицах аксоны рецепторных клеток образуют синапсы с дендритами вторичных обонятельных нейронов. Аксоны последних формируют обонятельные тракты нисходящие в составе латерального и медиального пучков в передний мозг.

При регистрации электрических возбуждений обонятельных луковиц у лососей выяснилось, что различные химические вещества (аминокислоты, запахи рыб, спирты, эфиры, кетоны и др.) при раздражении ольфакторных мешков вызывают различную электрическую реакцию обонятельных луковиц. При этом в активное состояние приходят разные участки обонятельных луковиц, а их электрический ответ характеризуется различной величиной потенциала, частоты и ритма. У всех рыб независимо от уровня организации их органов обоняния отмечена более высокая ольфакторная чувствительность к сложным органическим веществам или их комбинациям. Так, у рыб с хорошо развитым обонянием (угорь, сом, налим) и у рыб с менее развитым чувством обоняния (щука, окунь) более сильный электрический ответ на обонятельных луковицах получали при раздражении

ольфакторных мешков экстрактами кожи и гонад от рыб своего вида. Однако чувствительность рыб к очищенным протеинам и липоидам из этих экстрактов была существенно ниже.

Следует признать, что интимный механизм распознавания запахов остается неясным. Известно несколько гипотез расшифровки этого непростого механизма. Согласно гипотезе Эймура в природе существует семь основных запахов. На обонятельных клетках соответственно имеется семь активных рецепторов, которые избирательно контактируют со "своим" запахом.

Другие гипотезы предполагают адсорбцию запахов слизью обонятельного эпителия с последующим контактом одорантов с булавовидной частью чувствительной клетки.

Эти гипотезы имеют одно слабое место. Они предполагают обязательный контакт ольфакторных мешков с химическим веществом. Однако если принять во внимание чрезвычайно высокую обонятельную чувствительность некоторых рыб, можно предположить, что распознавание одоранта у рыб происходит и без непосредственного с ним контакта.

В ряде случаев чувствительность рыб к отдельным химическим веществам настолько высока, что вероятность попадания этого вещества обонятельные мешки очень низка. Так, доказано, что лососи находят свои места нереста в значительной мере благодаря обонянию. Предполагают, что рыбы ощущают "запах" родной реки за тысячи километров. Однако многие специалисты сомневаются в том, чтобы рыбы при таком разбавлении одорантов родной реки могли их использовать для ориентации при многокилометровых миграциях.

Голодные акулы обладают феноменальной чувствительностью и определяют местоположение своей жертвы на расстоянии в несколько сотен метров. Поймав одорант, акула направляется к жертве по прямолинейной траектории, хотя химический след в воде никогда не имеет прямолинейной траектории.

Лосось чувствует сок креветки в разбавлении 1 : 1 000000. Угорь "ощущает" фенилэтиловый спирт в концентрации 0,5 о 10-15 мг/л. Карась и данио проявляли защитную реакцию на кумарин в концентрациях 10-15М. Сомы "унюхивают" бутиловый спирт в концентрации 10-15 М.

Для положительной ольфакторной реакции угрю достаточно ввести в ноздрю одну молекулу одоранта. Невероятно, чтобы одна молекула вещества могла возбудить рецепторный аппарат напрямую.

С другой стороны, нервный ответ на запах у рыб имеет характер двухфазного процесса.

Первую кратковременную фазу провоцирует не одорант, а струя воды, омывающая обонятельный эпителий.

Вторая фаза электрической активности обонятельных луковиц сопровождается возможным контактом обонятельного эпителия с одорантом.

В экспериментах с разными концентрациями водорастворимых одорантов у рыб выявлена низкая дифференциальная чувствительность органов обоняния. Имеется в виду то, что электрореактивность обонятельных луковиц изменяется после того, как концентрацию раздражителя повышают на порядок или более.

После анализа вышеизложенного можно предположить, что распознавание одоранта у разных видов рыб может протекать по нескольким схемам.

Во-первых, для рыб с низкой обонятельной чувствительностью действительно необходим контакт одоранта со слизистой оболочкой обонятельных мешков. Без

него рецепторные клетки не возбуждаются. Количество молекул одоранта должно быть большим, и количество нейронов, вступивших в контакт с одорантом, должно быть большим. В противном случае рыбы запах не чувствуют.

Во-вторых, для рыб с хорошо развитым обонянием также важен контакт одоранта со слизью обонятельных мешков. Однако для запуска ольфакторной реакции требуется меньшее количество молекул одоранта, так как одорант вступает во взаимодействие со слизью, которая изменяет свои свойства таким образом, приводит к активизации чувствительных клеток обонятельного эпителия.

Реактивность слизи имеет волновой характер, поэтому для активизации требуется всего несколько молекул одоранта. Таким образом, слизь является активным участником распознавания одоранта. Вероятно, адсорбционная способность слизи видоспецифична. Ее химический состав и структура запрограммированы на адсорбцию определенных химических веществ.

В-третьих, у рыб с очень хорошим обонянием (акулы, угри, сомы) возможна детекция запахов в воде без непосредственного контакта с одорантом. Для них достаточен контакт обонятельного эпителия с водой, в которой некоторое время назад был растворен одорант. Вода обладает химической памятью: после контакта с химическими веществами, сопровождающегося образованием р. створа, вода меняет свои свойства (за счет водородных связей формируются грозди, цепочки и другие конструкции из двух, трех и более молекул  $H_2O$ : напоминающие полимерные цепочки, которые могут иметь и вторичную структуру).

Такая вода, даже не содержащая одорант, воздействует на ели: обонятельного эпителия с последующей активизацией обонятельных рецепторов. С этой позиции становится понятной способность акул чрезвычайно быстро и точно определять местоположение своей жертвы. При этом одоральный след, строго говоря, не является таковым. Акула использует не одорант, а след (изменения структуры воды) на воде от него.

Распознавание запахов независимо от схемы детекции одорантов производят нейроны обонятельного эпителия. Даже если признать существование одного типа нейронов в обонятельном эпителии, то этого достаточно для распознавания запахов, так и нейрон может находиться в трех морфофункциональных состояниях и содержать на булавообразном утолщении большое количество белков-рецепторов к различным одорантам.

Таким образом, обоняние у рыб играет исключительную роль в процессе взаимодействия рыб с окружающей средой. Все виды рыб в той или иной мере используют обоняние для поиска пищи, внутри- и межвидового общения, ориентации при миграциях в поисках благоприятной среды обитания.

Вкусовая сенсорика. Вкусовая рецепция рыб обеспечивается системой специальных хеморецепторов, организованных в специфические структуры, называемые вкусовыми почками. Эти структуры в различном количестве имеются у всех видов рыб. Они располагаются в слизистой оболочке ротовой полости, глотки, жабрах и наружной поверхности тела (рис. 2.16).

У рыб, имеющих усики (сомовые, тресковые), отмечается достаточно плотная концентрация вкусовых почек и на этих органах. У рыб, использующих грудные плавники для копания и осязания (хек, морской петух), обнаружены вкусовые анализаторы на плавниках.

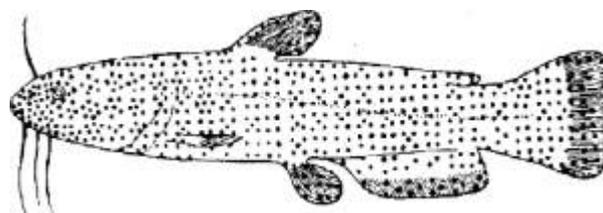
Пойдем наружных вкусовых почек больше всего у костистых рыб. Например, у карповых и сомовых рыб их количество приближается к миллиону. У карповых рыб

выделяют так называемый "небный орган" - значительное скопление вкусовых почек в ротовой полости.

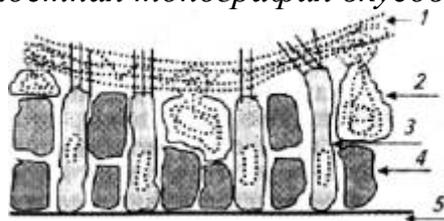
Вкусовая почка рыб имеет овальную форму. Снаружи ее покрывает слой слизи, под которым располагаются несколько десятков вытянутых рецепторных клеток (рис. 2.17).

Рецепторные клетки плотно окружены опорными. Кроме того в клеточном слое присутствуют секреторные клетки, обеспечивающие почку слизью. Апикальная мембрана чувствительных клеток имеет несколько ресничек, выступающих из слизистого слоя, реснички (волоски) обладают высокой чувствительностью к химическим веществам по принципу стереохимического средства.

Со стороны базальной мембраны к хемочувствительным клеткам вкусовой почки подходят волокна 7, 9 и 10-й пар черепно-мозговых нервов, оканчивающиеся в вагусных долях (первичных вкусовых центрах) продолговатого мозга. Интересно, что у карповых и сомовых рыб вкусовая афферентация поступает по лицевому нерву, который в продолговатом мозге имеет хорошо выраженные вкусовые доли.



*Рис. 2.16. Поверхностная топография вкусовых почек у силурид*



*Рис. 2.17. Строение хемочувствительного слоя вкусовой почки рыбы:  
1- слой слизи; 2- секреторная клетка; 3 - чувствительная клетка; 4- опорная клетка; 5- базальная мембрана*

От вагусных и вкусовых долей в продолговатый мозг отходят вторичные вкусовые тракты. От продолговатого мозга идут восходящие пути к крыше среднего мозга, переднему ядру таламуса и ядрам гипоталамуса.

В составе блуждающего, языкоглоточного и лицевого обнаружены не только вкусовые волокна, но и волокна рецепторов головы, что обеспечивает корреляцию вкусовой и механической афферентации.

Механизм вкусовой рецепции. Механизм вкусовой рецепции хорошо изучен. Рыбы различают четыре основных вида вкуса: сладкий, горький, кислый и соленый. Это подтверждено результатам многочисленных экспериментов разных авторов. Однако скорее; всего вкусовые ощущения у рыб богаче, чем у многих высших животных, и не ограничиваются четырьмя видами.

В экспериментах рыбы различают вкус угольной кислоты, крови, а также слюны человека. Отмечается также вкусовая реакция рыб на отдельные аминокислоты. Гольяны, например, дифференцируют вкус различных углеводов (сахарозы, лактозы, глюкозы).

Чувствительность вкусовых почек рыб к различным пищевым веществам неодинакова у разных видов. Доказано, что вкусовая чувствительность у рыб во

много раз выше, чем у человека. Например, у форели чувствительность к сахарозе в 20 раз, а у пескаря в 100 раз выше, чем у человека. У голяна вкусовые ощущения к хинину острее в 24 раза, поваренной соли в 205 раз, глюкозе в 1,5 раза, фруктозе в 2,5 раза, чем у человека.

Особое место в ряду химических раздражителей у рыб занимает угольная кислота. Все рыбы выделяют этот раздражитель среди других, проявляя очень высокую чувствительность.

Порог чувствительности к  $\text{CO}_2$  в экспериментах составляет 0,5-0,5 мг/л. Отмечено, что уровень углекислоты (диоксида углерода) в воде {1-4 мг/л} значительно изменяет характер пищевые рефлексов рыб. Существует точка зрения, согласно которой углекислота рассматривается как химический агент коммуникаций отдельных особей в стае.

Интересно, что реакции рыб на органические и неорганические кислоты в воде определяются экологией вида. Пресноводные рыбы проявляют более высокую чувствительность к соляной, угольной, карбоновым кислотам. Морские рыбы менее чувствительны к кислотам, так как последние в значительной мере определяют буферные свойства морской воды, от которых зависят многие физиологические процессы у морских рыб.

Однако следует иметь в виду, что у одной и той же рыбы вкусовая чувствительность определяется и физиологическим состоянием. Так, у голодной акулы она резко повышается, а у мигрирующих лососей уменьшается по мере приближения к нерестилищу вплоть до абсолютной анорексии. У карпа вкусовая чувствительность носит сезонный характер и зависит от температуры воды

Молекулярные основы вкусовой хеморецепции у всех видов животных одинаковы. Чувствительная клетка имеет белок-рецептор, который избирательно соединяется со "своим" вкусовым веществом, в результате чего возникает специфическая афферентация.

Даже если согласиться с наличием четырех белков-рецепторов у первичных нейронов вкусовых почек, то в результате координации только вкусовой афферентации в нервных центрах можно получить широкую палитру вкусовых ощущений.

Таким образом, вкусовая рецепция рыб базируется на хорошо развитой морфофункциональной основе и обеспечивает рыбам сложные стереотипы ориентировочного, пищевого, полового и оборонительного поведения.

Общая химическая рецепция. Морфологической основой "общего химического чувства рыб" является их собственный рецепторный аппарат, представленный свободными окончаниями блуждающего, тройничного и некоторых спинномозговых нервов.

Результатами электрофизиологических исследований доказана причастность первой четверти боковой линии рыб к хеморецепции (одно- и двухвалентные катионы). У акул к химической рецепции имеют отношение и ампулы Лоренцини.

Необходимо отметить, что далеко не все исследователи соглашались с таким взглядом на морфологическую базу "общего химического чувства", так как полагают нецелесообразным отделять его от вкусового чувства.

В основу признания самостоятельности "общего химического чувства" могут быть положены, по крайней мере, два соображения.

Во-первых, дифференцированная рецепция вкусовых веществ вкусовыми почками. Во-вторых, различный характер ответных реакций на раздражение вкусовых почек

(реакция может быть как положительной, так и отрицательной) и рецепторного аппарата общего химического чувства (реакции бывают только отрицательными, т.е. имеют ярко выраженный защитный характер).

Электрические ответы вкусовых почек и свободных нервных окончаний совершенно различны. Для вкусовых почек характерен медленный электрический разряд, для хемосенситивных нервных окончаний - быстрый разряд.

Да и химические агенты, раздражающие рецепторный аппарат общего химического чувства, другие. Это не сладкие, горькие, соленые и кислые продукты, а рН (чувствительность рыб 0,05-0,07 ед.), общая соленость воды (чувствительность 0,3-0,03% обычной для водоема солености), катионный состав воды. Химические агенты опасности рыбами рецептируются органами общей химической чувствительности (ихтеоптерин, молекулярный хлор, ионы цинка, меди и др.). Аfferентация от рецепторов общей химической чувствительности поступает в общий с вкусовым чувством центр продолговатого мозга по общим (за исключением третьей пары спинномозговых нервов) нервным путям и, вероятно, влияет на аfferентный синтез вкусовых центров.

Результаты электрофизиологических исследований пресноводных и морских рыб с использованием метода вызванной активности нейронов продолговатого мозга выявили особенности в хеморецепции кислот и солей. У пресноводных рыб, например карпа, отмечается высокая чувствительность рецепторов головы к растворам кислот и изменению рН воды. Чувствительность к изменению солевого состава воды у них на порядок ниже.

У морских рыб (треска, сом) изменения электроактивности нейронов продолговатого мозга фиксировали при орошении головы 0,001 М раствором хлорида натрия (поваренной соли). Для карпа нижний порог раздражимости определен как 0,05 М раствор. При этом у трески отмечена пониженная чувствительность (по сравнению с карпом и пресноводным сомом) к изменению рН воды и растворам соляной кислоты.

Анализ волокон, входящих в состав лицевого и блуждающего нервов пресноводных рыб, выявил преобладание "кислотных" волокон над "солевыми".

У морских рыб, наоборот, "солевые" волокна превалируют над "кислотными".

Очевидно, что для пресноводных рыб кислотный анализ среды обитания более актуален, чем анализ солевого состава воды. Отсюда и существенные морфофункциональные различия системы общего химического чувства пресноводных и морских рыб.

Система контроля за химическим составом воды особенно хорошо развита у проходных рыб, для которых жизненно важно быстро перестроить работу внутренних органов при резком изменении солености среды обитания. Так, семга различает концентрации хлорида натрия  $10^{-2}$ - $10^{-5}$  М/л и одновременно имеет высокую чувствительность (0,05-0,07 ед.) к изменениям рН среды.

Очевидно, что эволюционно общая химическая рецепция является более древним механизмом контроля за окружающей средой. По мере развития животного мира химическая рецепция подверглась дифференцировке на обонятельную и вкусовую. С выходом животных на сушу, общая химическая рецепция была утрачена. У водных животных она все-таки присутствует в той или иной степени, так как "жизнь в химическом растворе", каким является любой водоем, требует постоянного контроля за изменениями химического состава среды. Поэтому деление

хемотрецепции у рыб на обонятельную, вкусовую и общую химическую отражает объективные морфофункциональные реалии водного образа жизни.

## § 7. СЛУХ

Вопрос о том, слышат ли рыбы, долго дискутировался. В настоящее время установлено, что рыбы слышат и сами издают звуки. Звук представляет собой цепочку регулярно повторяющихся волн сжатия газообразной, жидкой или твердой среды, т. е. в водной среде звуковые сигналы так же естественны, как и на суше. Волны сжатия водной среды могут распространяться с различной частотой. Низкочастотные колебания (вибрация или инфразвук) до 16 Гц воспринимаются не всеми рыбами. Однако у некоторых видов инфразвуковая рецепция доведена до совершенства (акулы). Спектр звуковых частот, воспринимаемый большинством рыб, лежит в диапазоне 50-3000 Гц. Способность к восприятию рыбами ультразвуковых волн (свыше 20 000 Гц) до настоящего времени убедительно не доказана.

Скорость распространения звука в воде в 4,5 раза больше, чем в воздушной среде. Поэтому звуковые сигналы с берега доходят до рыб в искаженном виде.

Острота слуха у рыб не так развита, как у наземных животных. Тем не менее у некоторых видов рыб в экспериментах наблюдаются довольно приличные музыкальные способности. Например, гольян при 400-800 Гц различает 1/2 тона. Возможности других видов рыб скромнее. Так, гуппи и угорь дифференцируют два различающихся на 1/2-1/4 октавы. Есть и совершенно бездарные в музыкальном отношении виды (беспузырные и лабиринтовые рыбы).

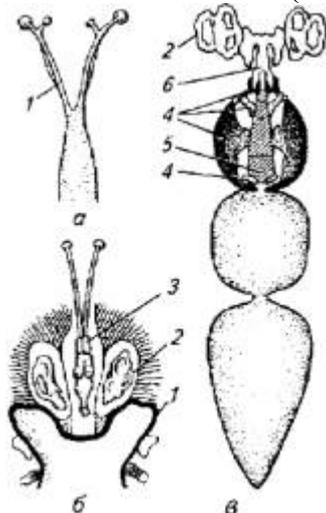


Рис. 2.18. Связь плавательного пузыря с внутренним ухом у разных видов рыб: а - сельдь атлантическая; б - треска; в - карп; 1 - выросты плавательного пузыря; 2 - внутреннее ухо; 3 - головной мозг; 4 и 5 - косточки Веберова аппарата; общий эндолимфатический проток

Острота слуха определяется морфологией акустико-латеральной системы, к которой помимо боковой линии и ее производных относят внутреннее ухо плавательный пузырь и Веберов аппарат (рис. 2.18).

И в лабиринте, и в боковой линии чувствительными клетками выступают так называемые волосатые клетки. Смещение волоска чувствительной клетки как в лабиринте, так и в боковой линии приводит к одинаковому результату-генерации нервного импульса, поступающего в один и тот же акустико-латеральный центр продолговатого мозга. Однако эти органы рецептируют и другие сигналы (гравитационное поле, электромагнитные и гидродинамические поля, а также

механические и химические раздражители).

Слуховой аппарат рыб представлен лабиринтом, плавательным пузырем (у пузырных рыб), Веберовым аппаратом и системой боковой линии.

Лабиринт. Парное образование - лабиринт, или внутреннее ухо рыб (рис. 2.19), выполняет функцию органа равновесия и слуха. Слуховые рецепторы в большом количестве присутствуют в двух нижних камерах лабиринта - лагене и утрикулюсе. Волоски слуховых рецепторов очень чувствительны к перемещению эндолимфы в лабиринте. Изменение положения тела рыбы в любой плоскости приводит к перемещению эндолимфы, по крайней мере, в одном из полукружных каналов, что раздражает волоски.

В эндолимфе саккулы, утрикулюса и лагены находятся отолиты (камешки), которые повышают чувствительность внутреннего уха.

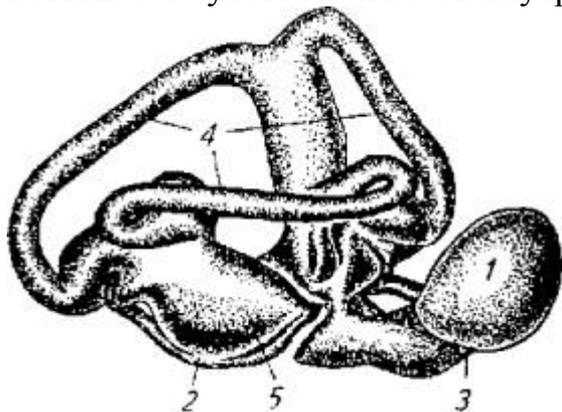


Рис. 2.19. Лабиринт рыбы:

1-круглый мешочек (лагена); 2-ампула (утрикулюс); 3-саккула; 4-каналы лабиринта; 5- расположение отолитов

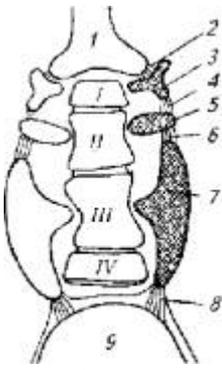
Их общее количество по три с каждой стороны. Они различаются не только расположением, но и размерами. Самый крупный отолит (камешек) находится в круглом мешочке - лагене.

На отолитах рыб хорошо заметны годовые кольца, по которым в некоторых видов рыб определяют возраст. Они также обеспечивают оценку эффективности маневра рыбы. При продольном, вертикальном, боковом и вращательном движениях тела рыбы происходит некоторое смещение отолитов и раздражение ими чувствительных волосков, что, в свою очередь, создает соответствующий афферентный поток. На них же (отолиты) ложатся и рецепция гравитационного поля, оценка степени ускорения рыбы при бросках.

От лабиринта отходит эндолимфатический проток (см. рис. 2.18,6), который у костистых рыб закрыт, а у хрящевых открыт и сообщается с внешней средой.

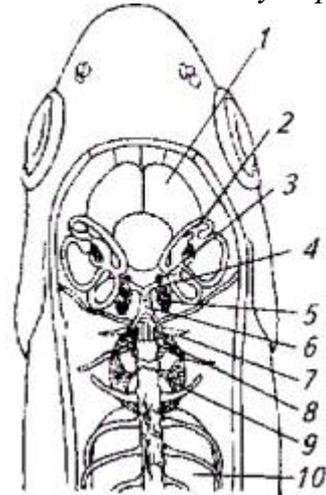
Веберов аппарат. Он представлен тремя парами подвижно соединенных косточек, которые называются стапесом (контактирует с лабиринтом), инкусом и малеусом (эта кость соединена с плавательным пузырем). Кости Веберова аппарата являются результатом эволюционной трансформации первых туловищных позвонков (рис. 2.20, 2.21).

При помощи Веберова аппарата лабиринт контактирует с плавательным пузырем у всех пузырных рыб. Другими словами, Веберов аппарат обеспечивает связь центральных структур сенсорной системы с воспринимающей звук периферией.



*Рис.2.20. Строение Веберова аппарата:*

*1- перилимфатический проток; 2, 4, 6, 8- связки; 3 - стапес; 5- инкус; 7- малеус; 8 - плавательный пузырь (римскими цифрами обозначены позвонки)*



*Рис. 2.21. Общая схема строения органа слуха у рыбы:*

*1 - головной мозг; 2 - утрикулус; 3 - саккула; 4- объединительный канал; 5 - лагена; 6- перилимфатический проток; 7-стапес; 8- инкус; 9-малеус; 10- плавательный пузырь*

Плавательный пузырь. Он является хорошим резонирующим устройством, своеобразным усилителем средне- и низкочастотных колебаний среды. Звуковая волна извне приводит к колебаниям стенки плавательного пузыря, которые, в свою очередь, приводят к смещению цепочки косточек Веберова аппарата.

Первая пара косточек Веберова аппарата давит на мембрану лабиринта, вызывая смещения эндолимфы и отолитов. Таким образом, если проводить аналогию с высшими наземными животными, Веберов аппарат у рыб выполняет функцию среднего уха.

Однако не у всех рыб есть плавательный пузырь и Веберов аппарат. В этом случае рыбы проявляют низкую чувствительность к звуку. У беспузырных рыб слуховую функцию плавательного пузыря частично компенсируют воздушные полости, связанные с лабиринтом, и высокая чувствительность органов боковой линии к звуковым стимулам (волнам сжатия воды).

Боковая линия. Она является очень древним сенсорным образованием, которое и у эволюционно молодых групп рыб выполняет одновременно несколько функций.

Принимая во внимание исключительное значение этого органа для рыб, позволим себе более подробно остановиться на его морфофункциональной характеристике.

Разные экологические типы рыб демонстрируют различные варианты латеральной системы. Расположение боковой линии на теле рыб часто является

видоспецифичным признаком. Есть виды рыб, у которых более чем одна боковая линия. Например, терпуг имеет по четыре боковых линии с каждой стороны, отсюда

происходит его второе название - "восьмилинейный хир".

У большинства костистых рыб боковая линия тянется вдоль туловища (не прерываясь или прерываясь в отдельных местах), достигает головы, образуя сложную систему каналов. Каналы боковой линии расположены или внутри кожи (рис. 2.22), или открыто на ее поверхности.

Примером открытого поверхностного расположения невромастов - структурных единиц латеральной линии - является боковая линия у гольяна.

Несмотря на очевидное разнообразие морфологии латеральной системы, следует подчеркнуть, что наблюдаемые различия касаются только макростроения этого сенсорного образования. Собственно рецепторный аппарат органа (цепочка невромастов) на удивление одинаков у всех рыб как и морфологическом, так и функциональном отношении.

Система боковой линии реагирует на волны сжатия водной среды, обтекающие потоки, химические

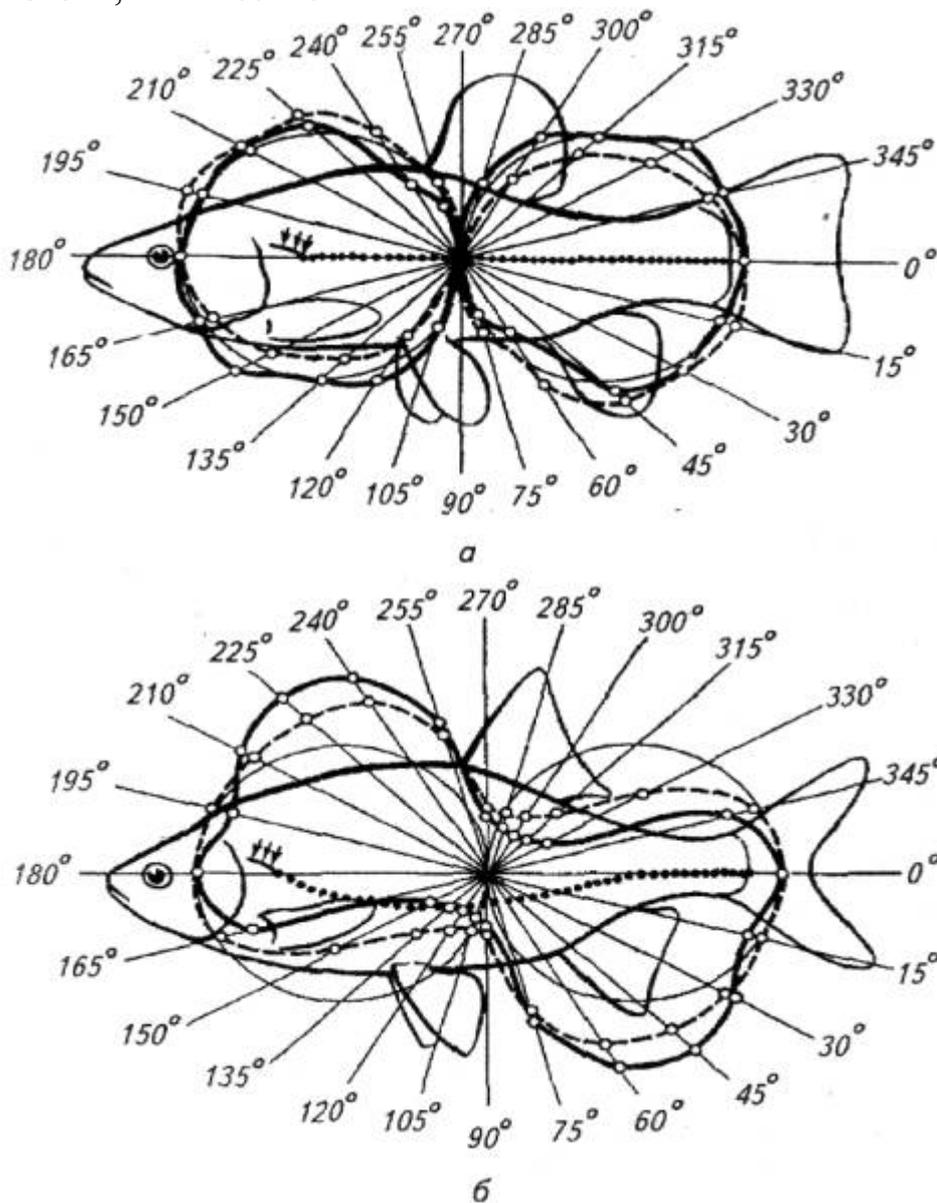


Рис. 2.22. Канал боковой линии рыбы

раздражители и электромагнитные поля при помощи невромастов - структур, объединяющих несколько волосковых клеток (рис. 2.23).

Невромаст состоит из слизисто-студенистой части - капюлы, в которую погружены волоски чувствительных клеток. Закрытые невромасты сообщаются с внешней средой небольшими прободающими чешую отверстиями (рис. 2.24).

Открытые невромасты характерны для каналов латеральной системы, заходящих на голову рыбы (см. рис. 2.23, а).

Канальные невромасты тянутся от головы до хвоста по бокам тела, как правило, в один ряд (у рыб семейства *Hexagramidae* шесть рядов и бол ее). Термин "боковая линия" в обиходе относится именно к: канальным невромастам. Однако у рыб описаны и невромасты, отделенные от канальной части и имеющие вид самостоятельных органов (рис. 2.25).

Канальные и свободные невромасты, расположенные в разных частях тела рыбы, и лабиринт не дублируют, а функционально дополняют друг друга.

Считается, что саккулюс и лагена внутреннего уха обеспечивают звуковую чувствительность рыб с большого расстояния, а латеральная система позволяет локализовать источник звука (правда уже вблизи источника звука).

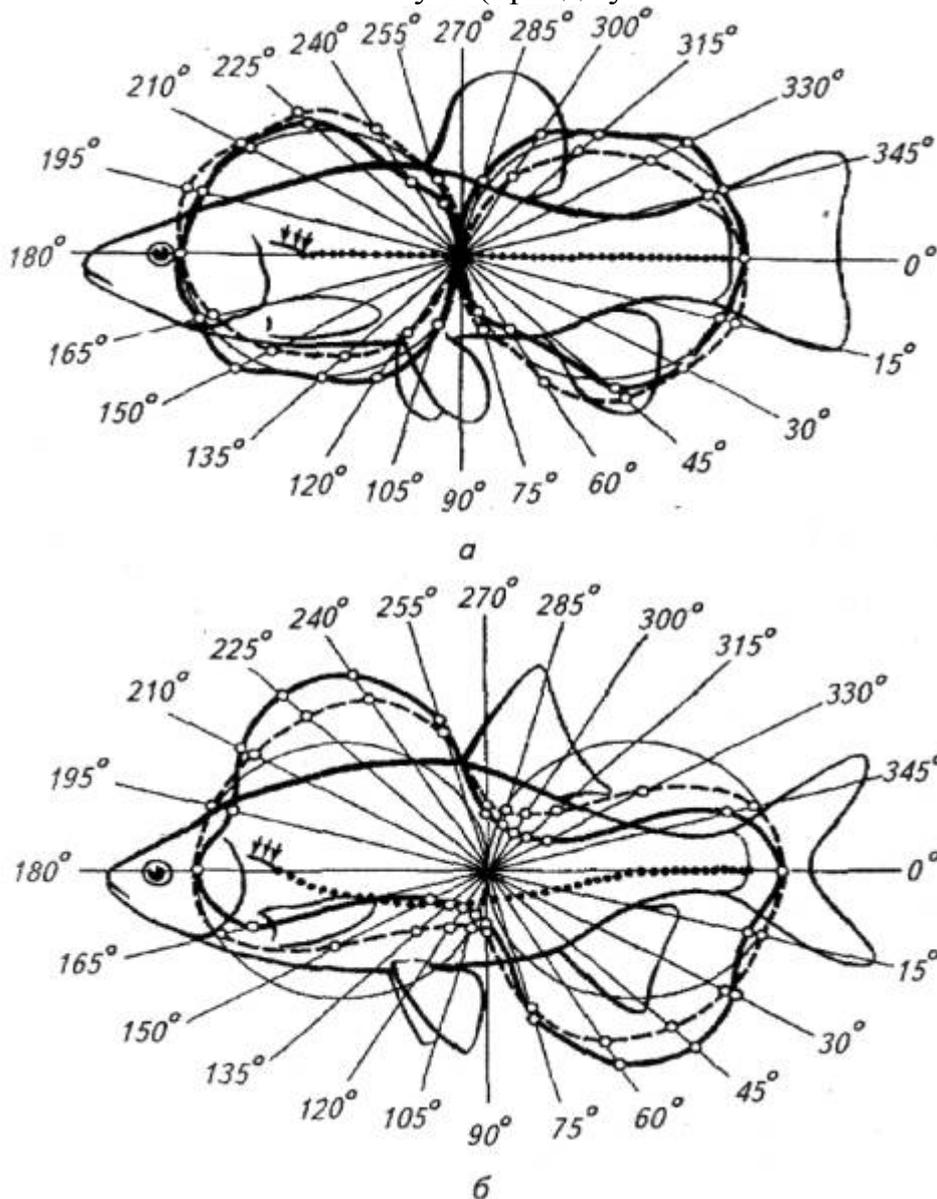
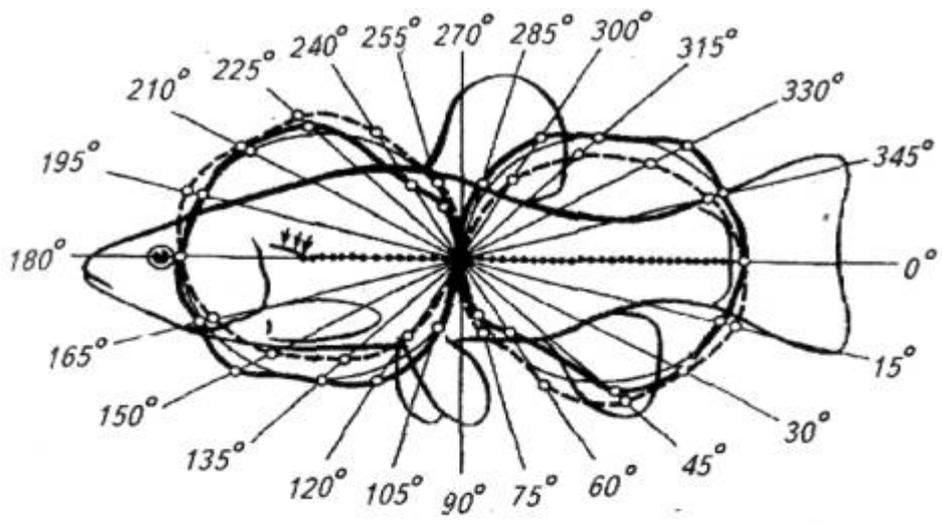
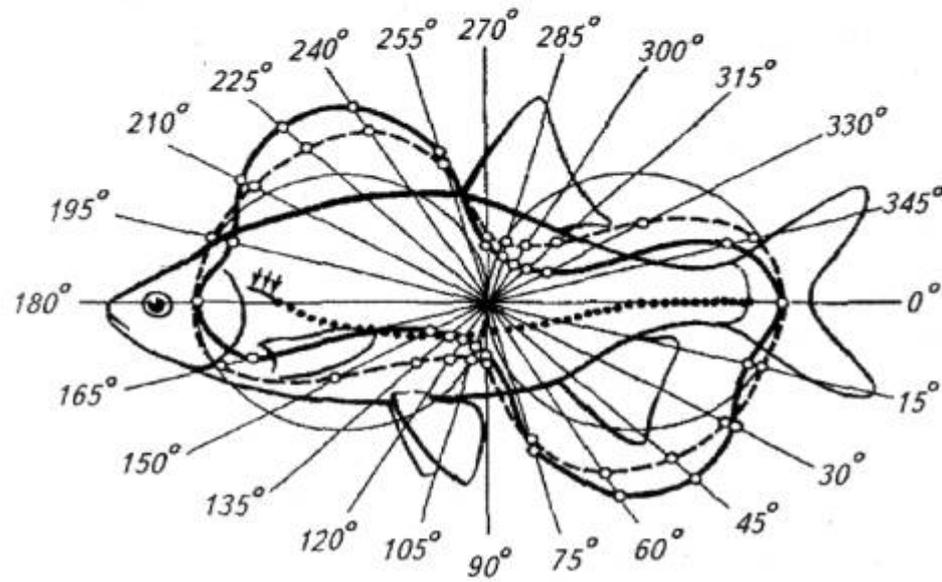


Рис. 2.23. Строение невромаста рыбы:  
а - открытый; б - канальный



a



б

Рис. 2.24. Отверстия каналов боковой линии в чешуе рыб

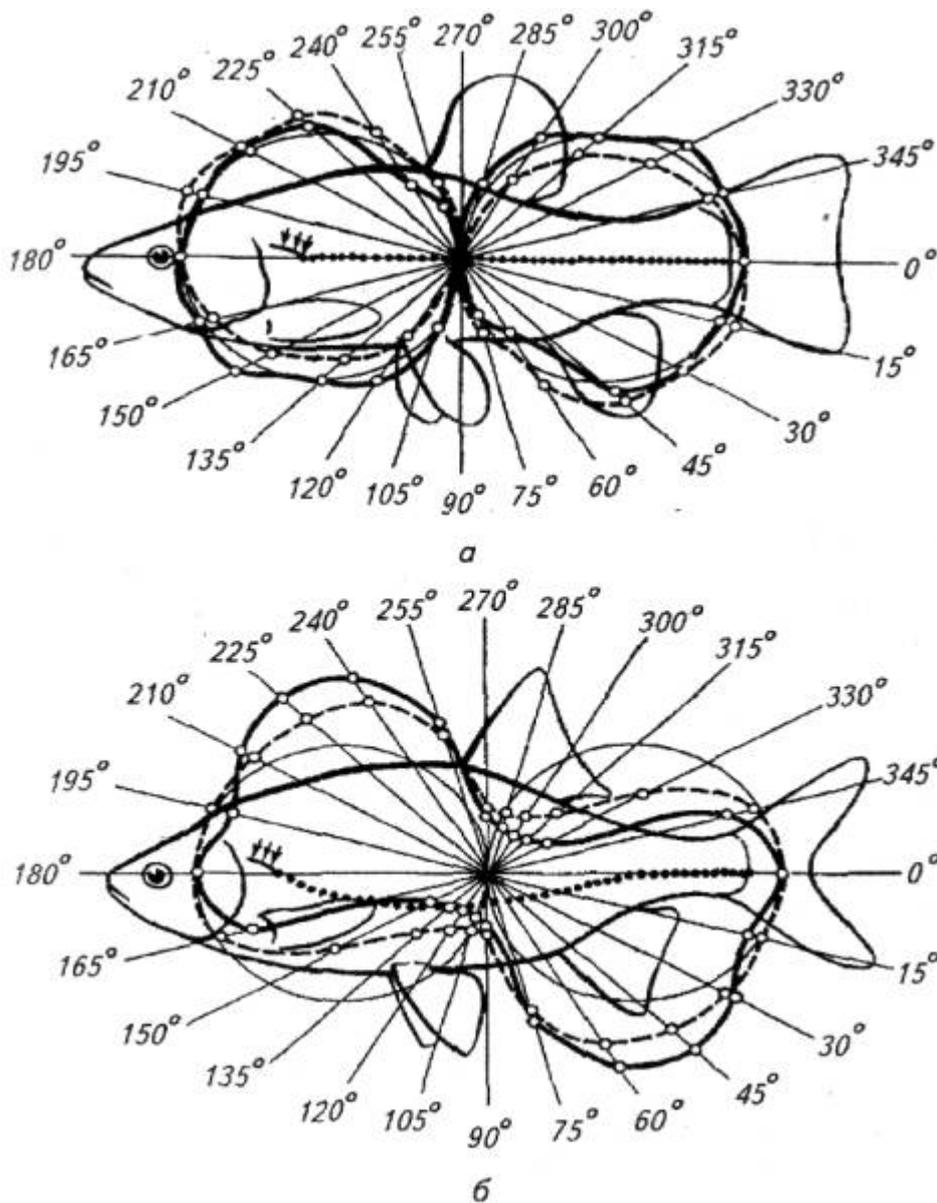


Рис. 2.25. Расположение элементов латеральной системы на голове вьюна

Экспериментально доказано, что боковая линия воспринимает низкочастотные колебания, как звуковые, так и связанные с движением других рыб, т. е. низкочастотные колебания, возникающие от удара рыбы хвостом по воде, воспринимаются другой рыбой как низкочастотные звуки.

Таким образом, звуковой фон водоема довольно разнообразен и рыбы располагают совершенной системой органов для восприятия волновых физических явлений под водой.

Заметное влияние на активность рыб и характер их поведения оказывают волны, возникающие на поверхности воды. Причинами данного физического явления служат многие факторы: движение крупных объектов (крупная рыба, птицы, животные), ветер, приливы, землетрясения. Волнение служит важным каналом информирования водных животных о событиях как в самом водоеме, так и за его пределами. Причем волнение водоема воспринимается и пелагическими, и донными рыбами. Реакция на поверхностные волны со стороны рыбы бывает двух типов: рыба опускается на большую глубину или перемещается на другой участок водоема. Стимулом, действующим на тело рыбы в период волнения водоема, является движение воды относительно тела рыбы. Перемещение воды при ее волнении рецептируется акустико-латеральной системой, причем чувствительность боковой

линии к волнам чрезвычайно высока. Так, для возникновения афферентации от боковой линии достаточно смещения купулы на 0,1 мкм. При этом рыба способна очень точно локализовать как источник волнообразования, так и направление распространения волны. Пространственная диаграмма чувствительности рыб видоспецифична (рис. 2.26).

В экспериментах использовали искусственный волнообразователь как очень сильный раздражитель. При изменении его местоположения рыбы безошибочно находили очаг возмущения.

Реакция на источник волн состоит из двух фаз.

Первая фаза - фаза замирания - является результатом ориентировочной реакции (врожденного исследовательского рефлекса). Продолжительность этой фазы определяется многими факторами, наиболее существенными из которых являются высота волны и глубина погружения рыбы. Для карповых рыб (каarp, карась, плотва) при высоте волны 2-12 мм и погружении рыб на 20-140 мм ориентировочный рефлекс занимал 200-250 мс.

Вторая фаза - фаза движения - условно-рефлекторная реакция вырабатывается у рыб довольно быстро. Для интактных рыб достаточно от двух до шести подкреплений для ее возникновения у ослепленных рыб после шести сочетаний волнообразования пищевого подкрепления вырабатывался устойчивый поисковый пищедобывающий рефлекс.

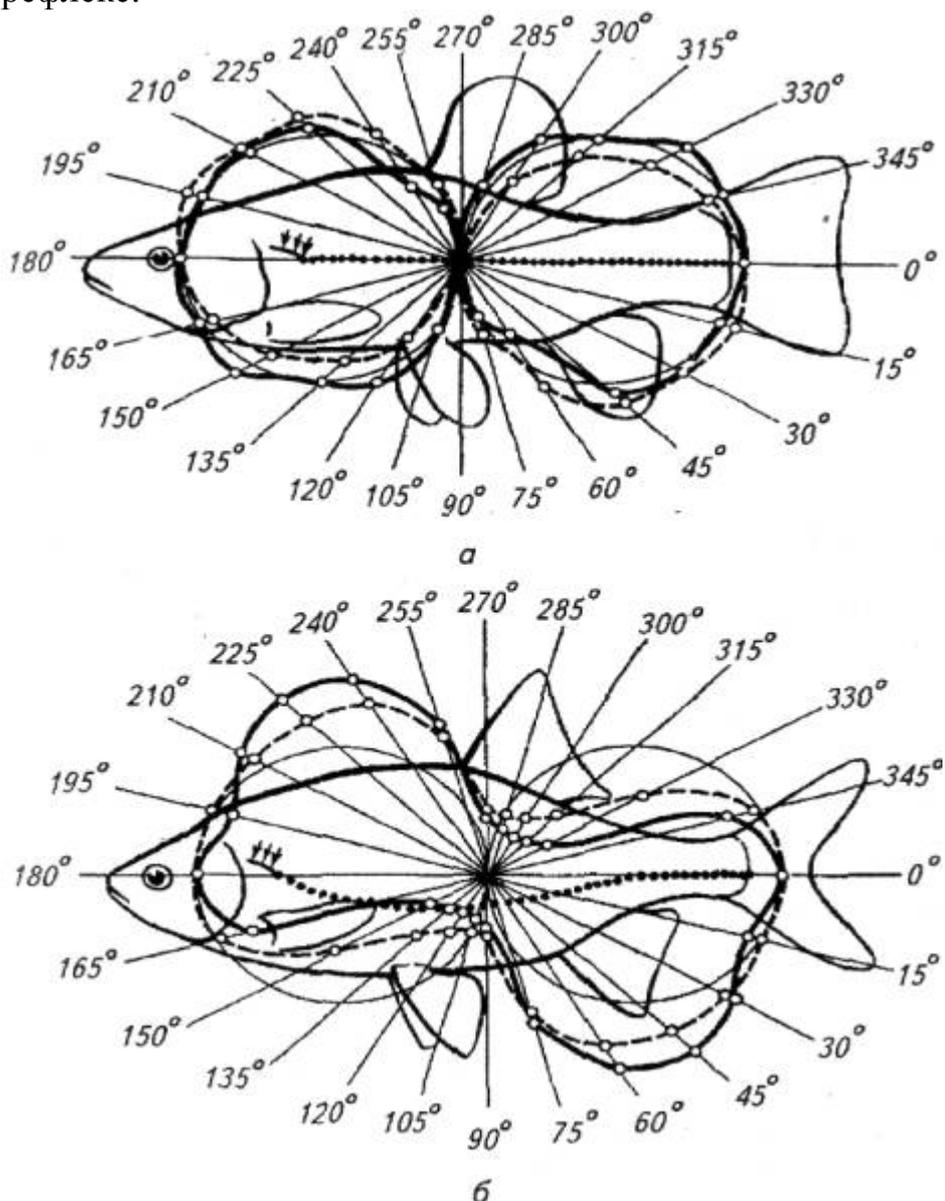


Рис. 2.26. Диаграмма чувствительности к поверхностным волнам у линя (а) и красноперки (б)

Большей чувствительностью к поверхностной волне отличаются Мелкие пелагические планктонофаги, меньшей - крупные донные рыбы. Так, ослепленные верховки при высоте волны всего 1- 3 мм уже после первого предъявления стимула демонстрировали ориентировочную реакцию. Для морских донных рыб характерна чувствительность к сильному волнению на поверхности моря. На глубине 500 м их латеральная линия возбуждается, когда высота волны достигает 3 м и длины 100 м. Как правило, волны на поверхности моря порождают качку Поэтому при волнении в возбуждение приходит не только боковая линия рыбы, но и ее лабиринт. Результаты экспериментов по, казали, что полукружные каналы лабиринта реагируют на вращательные движения, в которые водяные потоки вовлекают тело рыбы. Утрикулус рецептирует линейное ускорение, возникающее в процессе качки. Во время шторма меняется поведение как одиночных, так и стайных рыб. При слабом шторме пелагические виды в прибрежной зоне опускаются в придонные слои. При сильном волнении рыбы мигрируют в открытое море и уходят на большую глубину, где влияние волнения менее заметно. Очевидно, что сильное волнение оценивается рыбами как неблагоприятный или даже опасный фактор. Он подавляет пищевое поведение и вынуждает рыб совершать миграции. Алогичные изменения в пищевом поведении наблюдаются и у видов рыб, обитающих во внутренних водоемах. Рыболовы знают, что при волнении моря клев рыбы прекращается.

Таким образом, водоем, в котором обитает рыба, является источником разнообразной информации, передаваемой по нескольким каналам. Такая информированность рыбы о колебаниях внешней среды позволяет ей своевременно и адекватно реагировать на них локомоторными реакциями и изменением вегетативных функций.

Сигналы рыб. Очевидно, что рыбы сами являются источником разнообразных сигналов. Они издают звуки в диапазоне частот от 20 Гц до 12 кГц, оставляют химический след (феромоны, кайромоны), имеют собственные электрические и гидродинамические поля. Акустические и гидродинамические поля рыбы создают различными способами.

Издаваемые рыбами звуки довольно разнообразны, однако из-за низкого давления зафиксировать их можно лишь при помощи специальной высокочувствительной техники. Механизм формирования звуковой волны у разных видов рыб может быть различным (табл. 2.5).

### 2.5. Звуки рыб и механизм их воспроизведения

Механизм образования звука	Частотная характеристика издаваемого звука	Субъективная характеристика звука
Трансформация плавательного пузыря	40 Гц - 2,0 кГц	Ритмические стуки, стоны, хрюканье
Работа хвоста и плавников при движении рыб	Около 100 Гц	Шорох, шелест
Движения при приеме пищи, дыхании, работе Веберова аппарата	20 Гц — 10 кГц с максимумом около 200 Гц	Глухие удары, хруст, треск, щелканье

Звуки рыб видоспецифичны. Кроме того, характер звука зависят от возраста рыбы и ее физиологического состояния. Звуки, исходящие от стаи и от отдельных рыб, также хорошо различимы. Например, звуки, издаваемые лещом, напоминают хрипы. Звуковая картина стаи сельдей ассоциируется с писком. Морской петух Черного моря издает звуки, напоминающие кудахтанье курицы. Пресноводный барабанщик идентифицирует себя барабанной дробью. Плотва, вьюн, щитовка издают писки, доступные для восприятия невооруженным ухом.

Пока трудно однозначно охарактеризовать биологическое значение издаваемых рыбами звуков. Часть из них является шумовым фоном. Внутри популяций, стай, а также между половыми партнерами издаваемые рыбами звуки могут выполнять и коммуникативную функцию.

Шумопеленгация успешно применяется в промышленном рыболовстве.

Превышение звукового фона рыб над окружающими шумами составляет не более 15 дБ. Шумовой фон судна может десятикратно превышать рыбный звуковой пейзаж. Поэтому пеленг рыб возможен только с тех судов, которые могут работать в режиме "тишины", т. е. с заглушенными двигателями.

Таким образом, известное выражение "нем, как рыба" явно не соответствует действительности. Все рыбы имеют совершенный аппарат звуковой рецепции. Кроме того, рыбы являются источниками акустических и гидродинамических полей, которыми они активно пользуются для общения внутри стаи, обнаружения жертвы, предупреждения сородичей о возможной опасности и других целей.

## **§8. ЭЛЕКТРОМАГНИТНАЯ СЕНСОРИКА**

Электромагнитные поля широко распространены в природе.

Земля имеет собственное магнитное поле. Ионосфера Земли насыщена электрическими токами, постоянно подпитываемыми из Космоса. Электрические и магнитные явления связаны между собой. Магнитное поле Земли, величина и направление которого меняются во времени, способствует возникновению электрических полей (закон Фарадея). Единство этих двух физических явлений отразилось и на механизме восприятия рыбами электрических и магнитных полей. Электрорецепция. Функционирование всех органов рыб и особенно органов, состоящих из возбудимых тканей, сопровождается образованием электрических и магнитных полей. Для морской воды характерен электрический потенциал 0,1-0,5 мкВ/см, созданный течением. Водная среда, в которой обитают рыбы, обладает высокой электропроводностью. Поэтому вполне закономерно, что электромагнитные поля играют важную роль в жизни рыб. Электрический потенциал воды может выполнять роль своеобразных маяков при миграциях рыб. Электрическую реактивность (электрораздражимость) рыб принято делить на три уровня.

Первый (нижний) уровень (порог) ее характеризуется легким подергиванием всего тела или его части. Для большинства рыб нижний порог электрораздражимости оценивают в 10-100 мВ/см.

Второй уровень (гальванотаксис) проявляется в направленной локомоторной реакции на действие электрического раздражителя.

Третий уровень -электрошок--это ответ рыбы на раздражитель сверхпороговой величины.

Существуют виды, у которых в процессе эволюции сформировались

высокоспециализированные электрические органы, обеспечивающие электромагнитную рецепцию или генерирующие электрические импульсы различной величины. Их довольно много (около 300 морских и пресноводных видов). Различают 3 группы рыб.

В первую группу входят сильноэлектрические виды с хорошо развитыми специализированными электрическими органами (создают импульсы 100-400 В), во вторую - слабоэлектрические виды, имеющие биологические электрогенераторы (создают импульсы до 1 В).

У сильноэлектрических видов нижний порог электрочувствительности на 3-4 порядка выше, чем у слабоэлектрических. Например, для отпугивания акул достаточно создать градиент напряжения 10-100 мкВ/см.

Неэлектрические виды без специализированных электрических органов (большая часть ихтиофауны) создают поля с напряжением от нескольких микровольт до сотен милливольт.

Группу сильноэлектрических рыб представляют электрические скаты, электрические угри (пресноводные), электрический сом из водоемов Африки, Все они являются активными хищниками и генерируют мощные электрические разряды (до 600 В с силой тока до 1 А) для поражения своей жертвы на расстоянии нескольких метров или для собственной защиты от более крупных хищников. Поражающий эффект этих хищников таков, что человек, попадающий в их электрическое поле, подвергается мышечному параличу и временно теряет сознание.

Группа слабоэлектрических видов более многочисленна. Это пресноводные рыбы отряда мормирид, которые практически непрерывно генерируют слабые ритмичные импульсы от 0,3 до 12 В. доказано, что эти рыбы используют электрические импульсы для внутри- и межвидового общения.

Неэлектрические виды наиболее заметные электрические импульсы генерируют в состоянии большого напряжения: при бросках на жертву (щука), агрессивных оборонительных реакциях (форель, окунь), нересте (все рыбы). Доказано, что параметры импульсов этих видов рыб (амплитуда, частота, время электроимпульса) зависят от функционального состояния и температуры воды. Хищники и ночные рыбы по сравнению с мирными и дневными рыбами имеют более сильные электромагнитные поля. В табл. 2.6 приведены характеристики электрических разрядов неэлектрических (пресноводных) рыб.

### 2.6. Электрические разряды неэлектрических рыб

Вид рыбы	Поведенческая ситуация	Напряженность электрического поля, мкВ/см	Продолжительность разряда, мс	Диапазон частот, Гц
Вьюн	Испуг	15	50-85	0-10000
Окунь речной	«	15	45	0-10000
Щука	»	8-10	120-280	0-10000
Карась	»	8	8	0-10000
Судак	Удар	65*	50	0-10000
Угорь	Кормление	1500*	8	0-10000
Осетр	Удар	90*	135	0-10000

\*Величина разницы потенциала.

Биологическое значение электрических явлений у неэлектрических рыб выражается в ориентации и коммуникации отдельных особей, а также осуществлении межгрупповых коммуникаций внутри стаи или скопления рыбы.

Электрическая чувствительность этих рыб изменяется в процессе онтогенеза.

Например, у горбуши и семги она составляет  $1 \times 10^{-8}$  А/мм<sup>2</sup> (у молоди она в несколько раз меньше, чем у половозрелых особей). Кроме того, нижний порог чувствительности возрастает с повышением температуры среды. На этот показатель положение тела рыбы относительно линий тока, а также удельное сопротивление воды, свою очередь, рецепторная чувствительность к электромагнитным явлениям рыб обратно пропорциональна их электрогенерирующей способности.

Так, сильноэлектрические рыбы, например акулы и скаты, реагируют на электрические поля напряженностью 0,01 мкВ/см. Поэтому этим рыбам доступны электрические поля, исходящие от затравившейся жертвы, в результате работы дыхательных мышц и сердца.

Слабоэлектрические виды, например минога и химера, чувствительны к электрическим полям напряженностью 0,1-0,2 мкВ/см.

Органы, генерирующие и рецептирующие электрические импульсы, разделены.

Например, электрические органы скатов имеют почкообразную форму и достигают 25 % массы тела рыбы. Они расположены по бокам тела на участке от головы до грудных плавников

У электрических угрей электрогенерирующие органы также очень крупные, тянущиеся по бокам тела.

Электрический орган электрического сома имеет вид длинного тяжа, расположенного практически вдоль всего тела между кожей и мышцами по обеим сторонам.

У слабоэлектрических видов рыб мормирид электрические органы расположены на хвосте.

У неэлектрических видов рыб электрические импульсы генерируются скелетной мускулатурой и сердцем.

Электрорецепторный аппарат представлен различными образованиями боковой линии (у скатов и акул, например, ампулам Лоренцини).

Магниторецепция. Согласно результатам исследований рыбы, чувствительны и к чисто магнитным полям. Реакция на изменение магнитных полей подробно изучена у сильноэлектрических рыб особенно у акул и скатов. В литературе описана реактивность и неэлектрических видов рыб к магнитным полям.

Источниками магнитных полей (рис. 2.27) в водоеме являются магнитное поле Земли, изменение активности Солнца, а также перемещения масс воды и движения самих рыб. Несмотря на то, что магнитное поле Земли хорошо изучено и измерено (см рис. 2.27), причина его формирования остается неясной. Современная измерительная техника позволяет утверждать, что источник регистрируемого на поверхности Земли магнитного поля расположен внутри земного шара. Внешние источники лишь вызывают колебания напряженности магнитного поля Земли.

Наиболее известна гипотеза геомагнитного поля, согласно которой его источником служит некое самовозбуждающееся гидромагнитное динамо, генерирующее электрический ток, который, в свою очередь, индуцирует магнитное поле. Данная модель, однако, не объясняет причины изменения магнитного поля во времени происхождение магнитных аномалий Земли.

Магнитные аномалии Земли и по сей день доставляют человечеству и животному миру большие неприятности. Так, в районе о. Маврикий, в Бермудском треугольнике, у финского о. Юссаро в районе Огненной Земли магнитный компас не работает, электронные навигационные приборы дают сбои. В условиях видимости здесь происходят кораблекрушения.

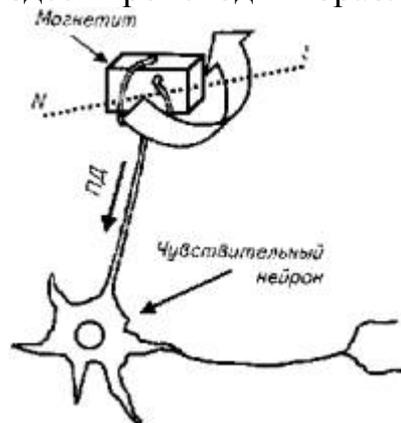


Рис. 2.27. Магнитное поле Земли

Магнитная аномалия, с одной стороны, может помешать мигрирующим животным в ориентации. С другой стороны, магнитная аномалия может быть использована в качестве маяка на маршруте движения. На Аляске магнитная аномалия Земли такова, что почтовые голуби в этом районе сбиваются с пути. А вот морские животные (китообразные, рыбы) используют это природное явление для навигации. На рис 2.28 показана магнитная аномалия в районе юго побережья Великобритании. В этом месте наблюдают странности в поведении мигрирующих животных. Например, здесь очень часто происходят выбросы китов на берег. В этом районе сбиваются с курса почтовые голуби. Кстати, небезызвестную собаку Баскервиллей автор поместил в район этой магнитной аномалии, в известное по девонскому периоду графство Девон. Магнитные аномалии отмечены и в других районах (Курская аномалия, Бразильская аномалия, Бермудский треугольник).

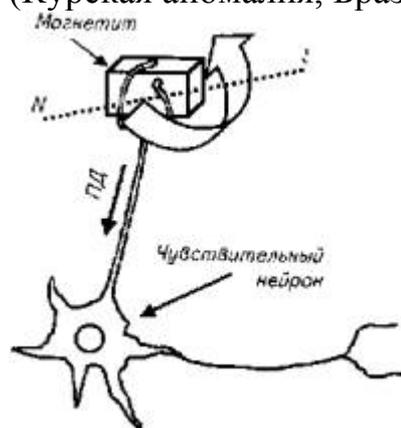


Рис. 2.28. Пример магнитных аномалий Земли (юг Англии)

Попадая в область магнитных аномалий, перелетные птицы сбиваются с маршрута, т.е. становятся неспособными использовать магнитное поле для ориентации. Тот факт, что магнитное поле Земли существовало задолго до возникновения жизни на ней, свидетельствует о том, что процесс эволюции животного мира на протяжении всей своей истории находился под влиянием этого фактора внешней среды. В настоящее время влияние магнитного поля на физиологию животных не вызывает сомнений, так как магниторецепция обнаружена во многих систематических группах живых организмов, начиная с бактерий и кончая млекопитающими.

В последнее время изменения активности Солнца очень значительно отслеживаются

физиками. Для этих изменений характерна определенная цикличность, которая определяет цикличность изменений многих параметров среды обитания живых существ на нашей планете. Так, пищевая активность рыб часто связана со вспышками на Солнце, что хорошо известно рыбакам.

Ионосфера Земли улавливает влияние солнечных и лунных приливных сил. Поэтому магнитное поле Земли проявляет малоамплитудные изменения с периодами, равными солнечным и лунным суткам, синодическому месяцу и тропическому году. Точность этих колебаний магнитосферы Земли чрезвычайно высока. Колебания магнитного поля могут служить синхронизатором биологических часов, давать возможность всем чувствительным организмам, включая рыб, отмечать ход времени.

С помощью условных рефлексов доказано, что не только пластинчатожаберные, но и костистые рыбы, например лососевые, угреобразные, реагируют на изменение магнитного поля и изменяют свою пространственную ориентацию в магнитных полях искусственного происхождения. В природе известно несколько типов вариаций магнитного поля.

Во-первых, это суточные изменения, обусловленные прохождением солнечных ветров через ионосферу и магнитосферу Земли.

Во-вторых, это короткопериодные геомагнитные флуктуации собственного магнитного поля Земли, имеющие суточную периодичность.

В-третьих, это магнитные бури, возникающие эпизодически в результате взаимодействия магнитосферы Земли с потоками электронов и протонов, излучаемых Солнцем (вспышки на Солнце).

Все три типа магнитных возмущений приводят к образованию в земной коре и морской воде так называемых теллурических токов.

Градиент потенциала теллурических токов имеет суточные колебания в 0,01-0,1 мкВ/см. Во время магнитных бурь флуктуации теллурических токов многократно возрастают, достигая 0,1 - 100кВ/см. Градиент теллурических токов существенно выше вблизи берега и вдоль континентального шельфа. Это объясняет привязанность миграционных маршрутов многих птиц и рыб к береговой линии или шельфу.

Теллурические токи, являющиеся пороговыми раздражителями для рыб, используются мигрирующими рыбами для привязки к определенному маршруту.

Доказано изменение электрической активности ампул Лоренцини акул при флуктуациях теллурических токов.

Для других таксономических групп организмов убедительно оказано, что геомагнитное поле Земли является фактором внешней среды, который используется ими для ориентации в пространстве. Это, прежде всего, относится к видам животных, совершающим длительные миграции (перелетные птицы, насекомые, млекопитающие, ведущие ночной или подземный образ жизни). Трудно удержаться от предположения, что и мигрирующие виды используют магнитное поле Земли для ориентации.

Магниторецепция сильно выражена не только у мигрирующих животных, но и обнаружена у видов, обитающих в условиях плохой освещенности, имеющих слабое зрение, - норных грызунов, пещерных животных, летучих мышей.

Известно немало примеров миграций рыб, которые нельзя объяснить лишь использованием ими в пути зрительной и химической рецепции. Так, угорь европейский совершает сложный путь из Саргассова моря в Европу, не сбившись с

которого, опираясь только на зрительную и химическую рецепцию невозможно. Биология угря во многом остается неясной. Так, хотя и считается, что европейский речной угорь нерестится в Саргассовом море, однако до сих пор в местах нереста не было выловлено ни одной половозрелой особи. Интересно, что личинки речного угря на разной стадии развития обнаруживаются в районах со строго определенным напряжением магнитного поля Земли (см. рис. 2.27). Концепция трехлетнего пассивного дрейфа личинок угря в течении Гольфстрим к берегам Европы выглядит малоубедительной.

Тихоокеанские лососи очень быстро и безошибочно совершают тысячекилометровые броски от побережья Северной Америки в Тихий океан и обратно. Полосатый тунец и меч-рыба совершают ежедневные перемещения из океана на прибрежные мелководья независимо от освещенности или мутности воды в океане.

Причем многие пелагические рыбы обладают уникальной генетически детерминированной способностью долго сохранять постоянный компасный курс, удержать который, используя небесные и наземные ориентиры, невозможно. Например, меч-рыба может выдерживать постоянный курс в открытом океане на протяжении нескольких суток. Такой же способностью к навигации в море обладает и атлантический лосось.

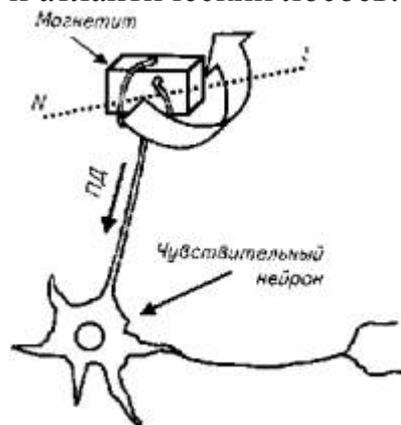


Рис. 2.29. Миграционные пути угря

До недавнего времени на морских судах для навигации использовали в основном компас и карту. Другого способа удержать правильный курс в открытом море при плохой видимости (отсутствие звездного неба, Луны, Солнца) у моряков не было. Следовательно, и у рыб должен быть механизм ориентации в открытом пространстве с ограниченной видимостью, аналогичный компасу и карте. Он может состоять из рецепторного аппарата, карты электромагнитного поля Земли и центрального аппарата сравнения.

Механизм магниторецепции. У рыб (тунцы, угри, лососи, скаты, акулы) обнаружены ткани и органы с магнитными свойствами. Табл. 2.7 на примере желтоперого тунца дает представление о магнитных свойствах некоторых тканей и органов рыб.

### 2.7. Магнитные свойства тканей и органов желтоперого тунца

Ткани и органы	Магнитный момент, ** пА м	Магнитная индукция
Кишечник	14,5	4,8
Белые мышцы	155,0	5,7
Красные мышцы	184,0	3,5

Жабры	95,0	20,6
Кожа	41,7	35,7
Сергии	500,0	4,5
Глаз	1242,5	13,7
Решетчато-обонятельная кость	1320,6	127,0

\* М. М. Уокер, Д. Л. Киривинк, Э. Э. Дайзон, 1989-\*\* Приставка "н" - "нико" (10-12).

Наиболее ярко выраженными магнитными свойствами у рыб отличается передняя часть головы. Более детальный анализ показал, что магнитный материал рыб концентрируется в области решетчато-обонятельной кости. Анализ ряда видов рыб из пяти семейств показал, что их решетчато-обонятельная кость отличается высокими магнитными характеристиками. Однако наибольший магнитный момент этой части черепа зафиксирован у видов рыб, совершающих длительные миграции (голубой марлин, тунцы, лососи, угорь).

Магнитный материал решетчато-обонятельной кости выделен и изучен. Это магнетит - кристаллы с магнитными свойствами, заполняющие решетку кости. Химический состав магнетита рыб идентичен составу магнетитных структур насекомых, пресмыкающихся и птиц, и представлен оксидами железа, марганца и кальция (табл. 2.8).

Форма кристаллов размером 45x38нм близка к кубической. Правильная форма, химическая и пространственная однородность у разных видов позвоночных животных, занимающих разное эволюционное положение, подчеркивают их эндогенное биогенное происхождение, т.е. синтез на органической матрице костей.

### **2.8. Химический состав магнетитных кристаллов тунца**

Оксид Массовая доля, %

FeO	86,3
MnO	0.2
CaO	0,2
Всего	86,7

Магнетитные кристаллы находятся во взаимодействии друг с другом посредством собственных магнитных полей. При изменении внешнего магнитного поля отдельные кристаллы способны поворачивать-ся наподобие стрелки компаса, изменяя при этом свое собственное поле и суммарное поле решетчатой кости. Ферромагнитная гипотеза магниторецепции позволяет объяснить реактивность рыб на магнитные поля и использование рыбами магнитных полей для навигации. Однако до сих пор не описана анатомическая структура, в которой происходит трансформация магнитного поля в потенциал действия, т.е. в нервный импульс. Гипотетически магниторецептор рыбы может иметь следующую схему (рис. 2.30). Поворот кристалла магнетита раздражает чувствительное окончание дендрита нейрона. В результате образовавшийся потенциал действия возбуждает нейрон. В магнитной решетке решетчатой кости ориентация и величина магнитного напряжения отдельных кристаллов магнетита генетически детерминированы. Однако экологические условия, в которых растет молодь, могут внести поправку в структуру решетки и напряженность кристаллов. Суммарное магнитное напряжение магнитной решетки рыбы может быть достаточно высоким. Поэтому изменение напряженности магнитного поля рыбы,

например, при изменении солнечной активности может привести ее в состояние тревоги, дискомфорта. Отсюда, снижение кормовой активности рыб, что рыбаки оценивают как отсутствие клева.

Магнитная решетка может выполнять и функцию своеобразной навигационной карты. Перед миграцией магнитное напряжение отдельных кристаллов магнетита и суммарное магнитное поле всей решетки настраиваются относительно магнитных линий Земли на пути предстоящей миграции. Отклонение от генетически детерминированного маршрута приводит к напряжению магнитного поля рыбы,

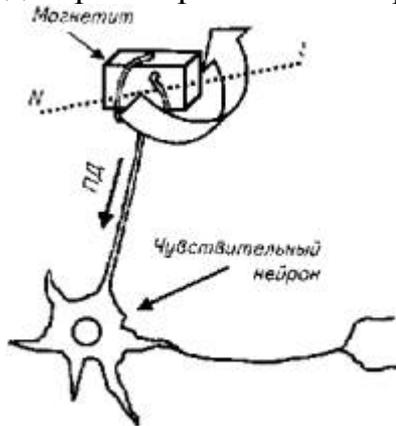


Рис.2.30. Гипотетическая схема магниторецептора

что она оценивает как дискомфортное состояние. Выйти из него можно лишь одним способом - привести кристаллы решетки в исходное напряжение, а это, в свою очередь, возможно только через изменение положения тела относительно магнитных линий Земли, т.е. рыба вынуждена вернуться на заданный маршрут.

Наличие магниторецепторов решетчатой кости объясняет реактивность к электромагнитным полям неэлектрических и слабоэлектрических видов рыб.

У сильноэлектрических видов рыб рецепция магнитного поля осуществляется боковой линией рыб и производными от нее структурами. В магнитном поле тело рыбы является источником индукционных электрических полей, которые фиксируются структурами боковой линии. В опытах на скатах показано, что электрическая активность ампул Лоренцини изменяется как в электромагнитном поле, так и в поле постоянного магнита.

Интересно, что реакции рыб на изменение магнитного поля зависят еще и от движения воды. Так, у ската реакция на магнитное поле в искусственном водоеме возникала тогда, когда ампулярный канал рецептора (ампулы Лоренцини) находился под углом к направлению тока воды. Если канал располагался вдоль водного потока, электроактивность ампул Лоренцини на изменение магнитного поля не регистрировалась. Следовательно, морские течения при миграциях рыб могут выполнять функцию корректировки направления движения рыб.

Некоторые специалисты высказывают мнение о том, что кроме описанных выше структур лабиринт является морфологической основой вероятной магниторецепции. Однако экспериментальных доказательств участия полукружных каналов в магниторецепции у рыб для этого недостаточно. Их связь с рецепцией магнитных полей у диких перелетных птиц и почтовых голубей убедительно доказана многочисленными экспериментами. Имеются указания и на то, что изменение напряженности магнитного поля приводит к изменению возбудимости узлов симпатической нервной системы без промежуточной магниторецепции.

Известно, что магнитное поле влияет на движение любого электрического заряда или частицы. Следовательно, реакция на магнитное поле организмом

осуществляется и без специфических рецепторов. Мембранный потенциал, круговые токи, электрические явления в сердечной мышце и в нейронах изменяются в магнитном поле. Электрочувствительные органы также могут информировать об изменении магнитного поля. Изменения самочувствия человека, поведения домашних животных при изменениях геомагнитной обстановки общеизвестны. Изменение электромагнитного поля Земли перед глобальными катастрофами - землетрясениями, извержениями вулканов, ураганами - сопровождается этологическими аномалиями животных разного уровня организации (от муравьев до приматов). Массовую гибель животных, как и появление новых видов на Земле, многие исследователи связывают именно внезапно возникшими электромагнитными аномалиями, которые лишают животных пространственной и временной ориентации.

Магнитная афферентация, как и всякая другая сенсорная информация, поступает в промежуточный мозг. Вероятно, к магнитосенсорике имеет отношение эпифиз. У почтовых голубей, морских свинок и крыс наблюдали повышение электрической активности эпифиза в искусственном магнитном поле. У крыс искусственное магнитное поле изменяло секреторную активность эпифиза. В ночное время 15-минутная магнитная экспозиция повышала активность фермента ацетилтрансферазы и образование гормона мелатонина в эпифизе. Таким образом, таламус получает информацию об изменении геомагнитного поля по двум традиционным каналам - нервному и гуморальному.

Принимая во внимание, что электроактивность эпифиза возрастает и при световой стимуляции, можно предположить, что эпифиз причастен к афферентному синтезу при позиционировании рыбы в процессе навигации. При этом магнитосенсорная афферентация может играть ключевую роль.

Таким образом, теллурические токи, магнитные поля и флуктуация электромагнитного поля Земли, морские течения, световые и химические раздражители, а также соответствующие им сенсорные органы создают объективные предпосылки для механизма точного географического позиционирования и навигации у мигрирующих рыб.

## **§9. ТЕРМОРЕЦЕПЦИЯ**

Температура воды для рыб как пойкилотермных животных имеет исключительное значение. У рыб активность ферментных систем проявляется в широком диапазоне температур. Поэтому и жизненная активность рыб не прекращается в осенне-зимний период, когда температура их тела достигает 4 °С, а у полярных - более низкой отметки.

Температурный диапазон природных водоемов очень широк, причем в большинстве водоемов присутствует ихтиофауна. Так, рыба семейства харацинидовых *Surginodon macularis* обитает в горячих источниках Калифорнии, выбирая участки водоема с температурой 52 °С, в то время как антарктическая сайка активна при отрицательной температуре воды (минус 2 °С). Известно, что обычный карась в нашей полосе вмерзает в лед, а после размораживания оживает, т. е. ихтиофауна приспособилась к самым разнообразным температурным условиям. Тем не менее, ихтиологам известны случаи массовой гибели рыб, которые не смогли приспособиться к изменениям температуры среды обитания. Причем гибель возможна как при понижении, так и при повышении температуры воды. В литературе описан случай массовой гибели рыбы *Lophalotilus chamaeleonticeps* у

берегов Новой Англии в 1882 г. в результате понижения температуры прибрежных вод. Этот вид рыб стал вновь появляться у берегов Новой Англии лишь спустя 70 лет.

Вместе с тем гибель холодноводных рыб (форель, белорыбица) при повышении температуры воды не является редкостью.

Рыб делят на stenothermic, приспособленных к узкой амплитуде колебаний температуры окружающей среды, и eurythermic, выдерживающих большие перепады температур. У рыб высоких широт обмен веществ не угасает в широком диапазоне температур. Например, карп при температуре 1 °C обходится минимальной концентрацией кислорода в воде 0,8 мг/л, а при температуре 30 °C - 1,8 мг/л. Однако у таких видов, как сиги, таймень, налим, повышение температуры на 7-10 °C снижает активность обмена веществ.

Естественно, что все виды рыб имеют зону температурного комфорта и предпочтительные температуры. Например, для тилапии это 28-30 °C, для карася и карпа 25 °C, для ельца 20 °C, для радужной форели 15-18 °C, а для беломорской трески всего 9 °C.

Причем у многих пресноводных европейских видов имеется летний и зимний температурный пре-ферендум. Например, карп, плотва, лещ летом отдают предпочтение участкам водоема с температурой 25-27 °C, а в осенне-зимний период - 2-4 °C.

Питаются рыбы при узком температурном интервале, который ограничен 10-15 °C. Наибольшая интенсивность питания у большинства рыб средних широт приходится на 10 - 22 °C. Рыбы высоких широт при повышении температуры воды испытывают дискомфорт; максимум их пищевой активности наблюдается в довольно узком диапазоне температур - от минус 1 до плюс 4 °C.

Рост рыб также ограничен температурой среды. Температурный интервал определяется всего 5-7 °C. За пределами этого "ростового" коридора рыба проявляет пищевую активность при отсутствии роста.

С температурой среды связана и функция размножения (табл. 2.9). В зоне с резкими сезонными перепадами температур для большинства рыб сигналом к нересту является не только увеличение светового дня, но и весенний прогрев водоема. Исключения здесь редки (лососевые, налим).

Многие черноморские рыбы реагируют на повышение температуры воды даже на 0,03 °C. Карась реагирует на изменение температуры на 0,05 °C. Большинство видов рыб средней полосы проявляют меньшую термочувствительность, которая не превышает десятых долей градуса Цельсия.

### 2.9. Температура воды, при которой происходит нерест

Вид рыб	Температура нереста, °C	Вид рыб	Температура нереста, °C
Карп	17-18	Плотва	5-10
Карась серебряный	19-21	Лосось	7-14
Сом	18-19	Налим	0,2-4
Лещ	17-20	Стерлядь	10-15
Линь	18-20		

Таким образом, пойкилотермия предопределяет необходимость хорошо развитой

терморцепции.

Специальных органов терморцепции у рыб не обнаружено. Считают, что чувствительные к температуре нервные окончания имеются на всей поверхности тела рыбы. Вероятно, к терморцепции способны многие чувствительные окончания, включая баро-, механорецепторы, а также боковая линия и ампулы Лоренцини.

## **§10. МЕХАНО- И БАРОРЕЦЕПЦИЯ**

Тело рыб находится под постоянным воздействием различных механических раздражителей: это и сама вода, имеющая достаточно высокую плотность, и различные подводные объекты (растения, камни, пищевые организмы), а также контакты с сородичами. Восприятие действия данных раздражителей из окружающей рыбу среды обеспечивают два типа рецепторов: механорецепторы и барорецепторы.

**Механорецепция.** Механическое воздействие на клетку сводится к ее деформации за счет давления или растяжения. Так как раздражимость - свойство всех клеток животного организма, то и механорецепция обеспечивается всеми клетками.

Конечно же, рецепторные образования поверхностных тканей имеют более высокую чувствительность к воздействию механических раздражителей. Это прежде всего относится к органам боковой линии и ее производным.

У рыб имеются и узкоспециализированные механорецепторы - тактильные нейроны и свободные нервные окончания. Последние разбросаны по всему телу и расположены или между эпителиальными клетками, или под ними.

Специализированные механорецепторы различного строения (луковицы, спирали, диски) концентрируются на коже головы, плавниках, усиках. Потенциал действия в клетках этих органов возникает в ответ на давление, растяжение или прикосновение.

У рыб в отличие от высших позвоночных нет мышечных проприорецепторов в виде мышечных веретен, однако имеются механорецепторы соединительнотканной части скелетных мышц в миоsepтах, а также в сухожилиях. При помощи механорецепторов сухожилий локомоторные центры спинного мозга рыб осуществляют обратную связь с мышцами, т. е. оценивают степень их укорочения в режиме изотонической и напряжения - в режиме изометрической работы.

Кроме того, сильные механические воздействия на тело рыбы отражаются на состоянии внутренних органов, например плавательном пузыре, который имеет развитую систему рецепторов.

Таким образом, механические воздействия на тело рыбы регистрируются большим количеством клеток, включая специализированные механо-, барорецепторы и рецепторы растяжения.

**Барорецепция.** Рецепция давления у рыб представляет собой разновидность механорецепции. Од-нако жизнь в водной среде заставляет ее обитателей более чутко реагировать на изменение давления окружающей среды.

Независимо от того, какую часть толщи воды предпочитает рыба (придонные слои или пелагиаль), ей рано или поздно приходится совершать вертикальные перемещения в водоеме. Они связаны с защитно-оборонительным поведением, преследованием Добычи, нерестовыми миграциями, приготовлениями к зимовке. Вертикальные миграции рыб составляют от нескольких сантиметров в мелководных водоемах до сотен метров в морях.

Известно, что погружение на десятиметровую глубину сопровождается увеличением

давления на тело рыбы на 1 атм ( $1 \text{ атм} = 10^5 \text{ Па}$ ). При давлении более 3 атм резко изменяется растворимость газов в крови (например, начинает растворяться азот, нерастворимый в воде при нормальных атмосферных условиях), изменяется скорость биохимических реакций. Смена давления отражается на обменных процессах и функциональном состоянии центральной нервной системы.

Увеличение давления изменяет гидростатическое состояние, т. е. плавучесть рыбы. Тело рыбы уплотняется при погружениях из-за уменьшения объема воздушных полостей (например, плавательного пузыря). Изменения давления внешней среды вызывают опасные морфофункциональные изменения в организме рыб.

В этих условиях рыбы должны иметь повышенную барочувствительность, а также гомеостатирующие и гидростатирующие компенсаторные защитные механизмы. У вертикально мигрирующих рыб главным гидростатирующим органом выступает плавательный пузырь.

У пелагических рыб плотность тела превышает плотность среды обитания, поэтому они проявляют отрицательную плавучесть. Однако все (за редким исключением) пелагические виды рыб имеют плавательный пузырь, заполненный газовой смесью с очень низкой плотностью. Благодаря этому органу тело пелагической рыбы принимает или нейтральную, или положительную плавучесть. Рыбы с плавательным пузырем встречаются в Мировом океане на глубинах до 7 тыс. м. На больших глубинах наличие плавательного пузыря, заполненного газовой смесью, становится бесполезным, так как на глубине более 7 тыс. м давление таково, что газы переходят в жидкое состояние.

Объем плавательного пузыря составляет от 5% (морские рыбы) до 1% (пресноводные рыбы) объема всего тела. Нейтральная плавучесть рыб, имеющих плавательный пузырь, выгодна с энергетической точки зрения. Беспузырные (донные) рыбы затрачивают на поддержание плавучести около 5% энергетических затрат, связанных с движением.

Среди рыб литоральной зоны имеются беспузырные виды - тунцы, скумбрии, акулы. Они компенсируют отрицательную плавучесть большой подъемной силой, возникающей при большой скорости движения в воде.

Путем различных экспериментальных ухищрений удалось установить, что многие виды рыб при перемещении в водной среде не уступают в скорости наземным животным.

Многие лососи (пузырные рыбы) передвигаются на большой скорости (или обитают в водоемах с быстрым течением) и испытывают большую подъемную силу. При этом ввиду того, что объем плавательного пузыря у них не более 2 % объема тела, для них характерна нейтральная плавучесть.

У рыб наблюдаются и другие приспособления для создания нейтральной плавучести. Например, у некоторых акул (*Centroscymnus*) уменьшение удельного веса тела достигается за счет накопления в печени особого вещества - гидрокарбоната сквалина (удельный вес  $0,86 \text{ г/см}^3$ ).

Нейтральная плавучесть у многих морских рыб обеспечивается высоким содержанием в теле жира, достигающим у некоторых видов более 50 %. У глубоководных рыб семейства *Gonostomatidae* жир заполняет полость плавательного пузыря.

Для многих акул характерна нейтральная плавучесть за счет обводнения скелета. Беспузырные сомы с кишечным дыханием, обитающие на дне водоемов, периодически всплывают за атмосферным воздухом к поверхности воды с целью

заполнения кишки воздухом. Таким образом они могут регулировать плавучесть своего тела.

Рыбы, имеющие плавательный пузырь, делятся на открытопузырных и закрытопузырных (табл. 2.10).

### 2.10. Некоторые открыто- и закрытопузырные рыбы

Открытопузырные рыбы	Закрытопузырные рыбы
Сазан	Окуневые рыбы
Карп, карась	Тиляпия
Сельди	Треска
Лещ	Кефаль
Плотва	Гуппи
Лососи	Колюшка
Угорь	Ставрида
Щука	Сайра
Линь	Зеленушка
Осетры	Пикша

У первых плавательный пузырь сообщается с пищеварительным трактом при помощи воздушного протока - ductus pneumaticus. Открытый пузырь имеет одну камеру (за исключением карповых, у которых плавательный пузырь состоит из двух камер, соединенных перетяжкой). Открытопузырные рыбы могут изменять объем плавательного пузыря и таким образом регулировать свою плавучесть. У сельдей, некоторых вьюнов и сомов эта функция утрачена, так как воздушный проток или редуцирован, или заполнен слизью.

Закрытый плавательный пузырь имеет "чудесную" сеть и газовую железу - приспособления, которые выполняют несколько функций, включая газообмен и механизм гидростатического регулирования.

Гистологическое строение открытого и закрытого плавательных пузырей сходно. Они состоят из внутреннего эпителиального, мышечного, рыхлого волокнистого (среднего и наружного) соединительнотканых слоев. Различия между ними существенны в части газовой регуляции.

Открытый плавательный пузырь заполняется атмосферным воздухом после заглатывания его рыбой через пищеварительный тракт. Изменение газового состава закрытого пузыря осуществляется только путем газообмена с кровеносной системой.

Перед глубоким погружением многие открытопузырные рыбы предварительно поднимаются к поверхности и заглатывают воздух, переполняя пузырь на 20-30 %. Другие виды рыб (сельди, лососи) при испуге, наоборот, выпускают воздух через рот, изменяя собственную плавучесть на отрицательную и тем облегчая погружение. Этим же компенсируется выталкивающая сила, т.е. создаются более благоприятные условия для движения на большой скорости (бегство от хищника).

Глубина суточных погружений атлантической сельди достигает 300 м. Выделение газов косяком сельди и лососей бывает столь заметным (вода "шипит"), что рыбаки по этому признаку прогнозируют величину возможного улова.

У закрыто пузырных рыб для подъема с больших глубин плавательный пузырь заполняется газами, поступающими из крови. Естественно, что этот процесс довольно продолжителен, что объясняет отсутствие резких вертикальных перемещений глубоководных рыб.

Данные экспериментальных исследований показали, что для изменения давления газа в закрытом плавательном пузыре морского окуня на 1 атм уходит 5-12 ч. При подъеме трала с морскими окунями с глубины 200-300 м наблюдаются увеличение объема пузыря в 2-3 раза, его выпячивание через рот и разрыв стенки от чрезмерного давления.

Безопасной зоной вертикальных перемещений для большинства рыб является глубина, в пределах которой объем плавательного пузыря увеличивается на 20-30 %. Однако из этого правила есть исключения (табл. 2.11).

### 2.11. Травмобезопасная зона увеличения давления в плавательном пузыре закрытопузырных рыб

Вид рыб	Увеличение давления, мм рт. ст.*	Увеличение объема плавательного пузыря. %
Окунь речной	210-250	34-43
Колюшка девятииглая	270	45
Зеленушка	480	120
Кефаль	550	150

\*1 мм рт. ст. = 133,3 Па.

Травмобезопасная зона увеличения давления в плавательном пузыре закрытопузырных рыб при их погружении шире, чем при подъеме с глубины. Следует отметить, что эластичность плавательного пузыря у разных видов рыб различна. Не вызывает сомнений, что пластичность открытопузырных рыб выше по сравнению с пластичностью закрытопузырных. Однако и у первых адаптационные возможности зависят от скорости изменения давления в плавательном пузыре (табл. 2.12).

### 2.12. Летальные скорости перепада давления для некоторых открытопузырных рыб

Вид рыб	Длина, мм	Скорость изменения давления, атм/с	Летальность, %
Верховка	15-25	1,5-2,0	69
	33-60	2,0	85
Плотва	20—25	3,0	100
	60	0,8—1,5	100
Карась	86	1,0—1,3	100
Гольян	60—70	2,0	60
Семга	90	2,0	20
Хариус	150	3,0	0,0
Ряпушка	18—130	1,0—3,0	100

Осетры	30—90	0,3—6,0	0,0
--------	-------	---------	-----

\*  $1 \text{ атм} = 10^5 \text{ Па}$ .

Данные табл. 2.12 свидетельствуют о неодинаковых возможностях разных видов рыб. Например, изменения давления в 2- 3 атм/с (что в природных условиях абсолютно невероятно) осетровым и лососевым рыбам оставляют шансы для выживания. Для типично пелагических видов - верховки и плотвы -такие перепады давления смертельны. В естественных условиях максимальная скорость изменения давления для подавляющего большинства пелагических рыб не превышает 0,6 атм/с для взрослых особей и 0,2 атм/с для молоди рыб.

Наиболее вероятным рецептором давления является сам плавательный пузырь, стенки которого обладают высокой эластичностью и растяжимостью и имеют разветвленную нервную сеть. Это предположение основано на том, что денервация пузыря (перерезка *ramus intestinalis* - ветви блуждающего нерва) приводит к прекращению компенсаторных реакций на изменение давления. Стимуляция *ramus intestinalis* приводит к возбуждению центров продолговатого мозга и мозжечка. Выработать условный рефлекс на изменение давления удастся только у слепых (пещерных) рыб. У всех остальных видов рыб изменение давления вызывает гидростатические поведенческие реакции лишь в комплексе со зрительной стимуляцией (изменение освещенности, движение зрительных ориентиров). В природе увеличение глубины (увеличение давления воды) сопровождается снижением освещенности воды. Для глубоководных Рыб, обитателей мутных вод, всех ночных видов и слепых (пещерных) рыб зрительная стимуляция при выработке временных связей не требуется.

Отдельные исследователи считают, что помимо плавательного Пузыря рецепцию изменения давления могут осуществлять и другие органы, например лабиринт, Веберов аппарат и боковая линия.

Это весьма вероятно, так как не все рыбы имеют плавательный пузырь. Однако даже для беспузырных рыб давление является адекватным раздражителем, который используется ими для ориентации в водной среде. Несомненно, что чувствительность перечисленных органов к изменениям давления уступает таковой плавательного пузыря.

Помимо адаптационных способностей к изменению давления воды для рыб жизненно важна и способность оценивать величину изменения давления воды.

Чувствительность к колебаниям давления воды у рыб довольно высока (табл. 2.13).

### 2.13. Нижний порог чувствительности рыб к изменению давления воды, м водного столба

Вид рыб	Признаки возбуждения рыбы	
	гидростатические реакции рыб	проявление испуга
Цихлозома-пчелка	16	20
Ерш	—	15
Речной окунь	14	14
Щука	5	—
Гольян	5	—

Это подтверждают наблюдения за гидростатическими реакциями рыб, а также специальные опыты с применением электрофизиологических методов и методик с

выработкой условных рефлексов на изменение гидростатического давления в искусственных водоемах.

Экспериментально доказано, что рыбы чувствительны не только к высоким, но и к низким скоростям изменения давления, которые характерны для погодных атмосферных процессов. Благодаря такой чувствительности рыбы на любой глубине предвидят смену атмосферного давления и связанные с ней возможные изменения гидрохимического режима (например, разбавление воды ливневыми потоками) и кормовой базы (падение в водоем насекомых и других пищевых объектов из атмосферы или с берега).

По-видимому, усиление или ослабление клева при перемене погоды можно объяснить с вышеизложенной позиции.

Чувствительность беспузырных рыб к изменению давления изучена недостаточно. Предполагают, что рецепция изменений давления внешней среды у рыб, лишенных плавательного пузыря, может осуществляться рецепторным аппаратом различных полостей тела или органов, имеющих полости (лабиринт, череп, спинномозговой канал и др.).

### **Глава 3. НЕРВНАЯ СИСТЕМА РЫБ**

Нервная система животного возникла в процессе его эволюции как инструмент, специализированный на объединении огромного количества структур многоклеточного организма в единое целое.

Важнейшая задача нервной системы заключается в поддержании постоянной связи животного со средой обитания и поддержании гомеостаза организма, адекватного изменениям, происходящим во внешней среде.

С позиции этологии можно рассматривать нервную систему как аппарат хранения опыта (исторического и личного) и инструмент научения под влиянием стимулов из внешнего мира.

Реактивность организма к факторам среды существовала и в донервный период. Так, у простейших, например амебы или инфузории туфельки, существует реактивность по отношению к изменениям среды (температуры, химического состава, освещенности). Однако их реакция на стимул чаще всего избыточно велика. Из-за отсутствия специализированных органов рецепции простейшие вынуждены реагировать на стимул всем организмом, т. е. с позиции многоклеточного животного неадекватно, с чрезмерными затратами энергии и (что не менее важно) времени.

Появление нервной системы в процессе эволюционного развития позволило животным оптимизировать свои отношения со средой обитания, сделать реакции организма более экономными и биологически более эффективными. Появление "многоклеточности" неизбежно привело к формированию нервной системы. Для слаженной работы многоклеточного организма химической регуляции недостаточно: она медлительна, требует больших затрат энергии и жестких стабильных условий (рН, температура, содержание кислорода).

У многоклеточных животных регуляцию физиологических функций осуществляет сложная система нейрогуморальных механизмов. Гуморальная (химическая) регуляция досталась им от низших форм жизни. Нервная регуляция - собственное эволюционное приобретение многоклеточных, обусловившее быстрое эволюционно-адаптивное развитие многоклеточных животных. Эволюция сохранила химическое звено, поскольку в определенных ситуациях химическая регуляция незаменима. Это прежде всего касается метаболической регуляции,

регуляции процессов хранения генетической информации, дифференцировки клеток и тканей, органогенеза, иммунной защиты животного.

Основные свойства нервных клеток - чувствительность, раздражимость и возбудимость - позволяют нервной системе чутко реагировать на изменения среды, анализировать стимулы, оценивать со-стояние собственного организма и быстро принимать оптимальные решения при крайне малых затратах энергии. Нервная система призвана обеспечивать срочную регуляцию.

И. П. Павлов создал учение о нервизме, в соответствии с которым каждая клетка организма независимо от того, в составе соматического или висцерального органа она находится, является подконтрольной нервной системе. В то же время он подчеркивал, что между гуморальной и нервной регуляцией сохраняется тесная многоуровневая связь даже у высших позвоночных животных. Однако чаще всего в этом гармоничном ансамбле регуляторных механизмов лидирующую позицию занимает нервная система.

В своем эволюционном развитии нервная система прошла путь от малоэффективной диффузной структуры до сложнейшего трубчатого образования, строение и функции которого еще долго будут оставаться предметом напряженного изучения человеком.

Это подтверждают наблюдения за гидростатическими реакциями рыб, а также специальные опыты с применением электрофизиологических методов и методик с выработкой условных рефлексов на изменение гидростатического давления в искусственных водоемах.

Сопоставление размеров головного мозга и всего тела животных показало, что у рыб головной мозг менее развит, чем у наземных позвоночных. В ряду рыбы - амфибии - рептилии различия невелики. Однако при сравнении головного мозга рыб с головным мозгом птиц и особенно млекопитающих выявляется огромная разница. Головной мозг рыб отличается не только размерами, но и уровнем организации. Он состоит из заднего, среднего и переднего отделов. Степень их развития различна и порой зависит не от эволюционного положения рыбы, а от ее экологической ниши (рис. 3.1). Например, мозжечок более развит у акулы, чем у карася.

Анализ диаграммы 3.1 доказывает зависимость развития той или иной части головного мозга у костистых рыб от занимаемой ими экологической ниши и этологической характеристики. Так, передний мозг наиболее развит у угря, продолговатый - у сазана и язя. Средний мозг занимает больший удельный вес у активных рыб с острым зрением. У сома более развит мозжечок.



Рис. 3.1. Этологический анализ строения головного мозга костистых рыб: а - обонятельные луковицы; б - передний мозг; в - средний мозг; г - мозжечок; д -

*продолговатый мозг (по М.Никитенко)*

Фактическое 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. Интегратором сложных локомоторных реакций у рыб является спинной мозг.

Необходимо подчеркнуть, что спинной мозг рыб вообще проявляет большую степень автономности и имеет причастность к регуляции практически всех без исключения функций организма (локомоторных, висцеральных, метаболических).

Единственное, что ускользает от его контроля, это сенсорная афферентация, афферентный синтез и механизм принятия решений на его основе.

Глубокому и всестороннему пониманию той или иной физиологической функции помогает анализ филогенетического развития обеспечивающей эту функцию системы органов. С этой позиции большой интерес представляет изучение морфофункциональных особенностей нервной системы у первичных хордовых, например у ланцетника.

## **§11. НЕРВНАЯ СИСТЕМА ЛАНЦЕТНИКА**

Нервная система ланцетника - яркий пример ароморфоза, обеспечившего качественный эволюционный скачок в развитии животных организмов. Сейчас бесчерепные хордовые представлены единичными видами. Однако в свое время они дали начало такому идеоадаптивному изменению нервной системы, как цефализация, позволившему сохраниться и дойти до наших дней целому классу водных животных.

Что представляет собой нервная система ланцетника? Эмбриогенез ланцетника свидетельствует о том, что центральная нервная система позвоночных животных образуется за счет качественно нового материального источника - эктодермы. У беспозвоночных предшественник нервной системы другой - субэпителиальные чувствительные клетки.

Важной особенностью нервной системы ланцетника является неоднородность. Нервный тяж ланцетника представлен передним участком, условно называемым "головным мозгом", и каудальным участком, условно называемым "спинным мозгом". Поэтому деление центральной нервной системы бесчерепных многими исследователями не принимается, поскольку дифференциация краниальной и каудальной частей мозга выражена неярко. Действительно, нервный тяж ланцетника представляет собой диффузное образование, не имеет деления на дорзальные и вентральные рога.

Однако при рассечении тела ланцетника пополам только передняя половина сохраняет реактивность к механическим раздражителям. Задняя половина утрачивает чувствительность и подвижность. Таким образом, головной конец мозга оказывает регулирующее влияние, по крайней мере, на двигательные рефлексы ланцетника.

Собственно нервных центров в мозге ланцетника не обнаружено. Их функции выполняют гигантские нервные клетки, которые располагаются в областях между 6-м и 11-м сегментами, а также между 39-м и 61-м сегментами. Указанные сегменты имеют по одной гигантской клетке. От нее отходит толстое волокно, которое тянется через другие сегменты. Считают, что эти биполярные клетки осуществляют

одновременно связующую, координационную и проводниковую функции. Интересно, что мозг ланцетника проявляет высокую чувствительность к свету. Гистологические исследования мозга выявили большое количество глазков, состоящих из пары клеток: крупной ганглиозной и покрывающей ее пигментной клетки. Светочувствительные глазки располагаются вдоль всего нервного тяжа, причем их концентрация в головном и каудальном участках мозга выше, чем в центральной части.

Реакция ланцетника на свет выражается в форме отрицательного фототропизма. При искусственном освещении ланцетник закапывается в грунт. Рефлекторные ответы на световой стимул у ланцетника получали только при условии морфофункциональной целостности головного участка мозга.

В головном участке имеются примитивные структуры - обонятельные ямки Келликера и инфундибулярный орган, которые рассматриваются в качестве прообразов переднего (обонятельного) и среднего мозга черепных хордовых. В передней стенке мозга имеется пигментное пятно, которое не обладает светочувствительностью, но функционально может быть аналогом эпифиза у рыб. Сенсорные системы ланцетника изучены плохо. Кроме светочувствительных глазков самого мозга, известны реснитчатые клетки кожи, чувствительные к гидродинамическим полям (прообраз боковой линии черепных рыб).

Особое место у ланцетника занимают первые две пары нервов. Они включают в себя чувствительные волокна, отходящие от предротовой области, пигментного пятна, жаберного аппарата и дыхательной мускулатуры.

Периферическая часть нервной системы ланцетника образована соматическими и вегетативными нервами и сплетениями. От нервного тяжа отходят 62-64 пары нервов, обеспечивающих сегментарный характер иннервации мышц. Эфферентные волокна нервов заканчиваются на мышцах особыми образованиями - концевыми конусами.

Внутренние органы иннервируются от дорзальных корешков. Трубочатые органы имеют нервные сплетения диффузного характера.

Следует отметить, что не только морфологически, но и функционально нервная система ланцетника уступает нервной системе черепных рыб (по чувствительности, скорости ответов и сложности нервных процессов). Однако ее можно принять за начальный этап цефализации нервной системы.

## **§12. НЕРВНАЯ СИСТЕМА КРУГЛОРОТЫХ**

Промежуточное положение между примитивной нервной системой бесчерепных и развитой системой черепных рыб занимает нервная система круглоротых. У миноги и миксин наблюдается дифференцирование головного и спинного мозга. Головной мозг у круглоротых достаточно примитивен (рис. 3.2).

В нем уже можно выделить передний, средний и задний отделы. Для круглоротых уже применимо понятие "нервный центр" как совокупность нейронов, отвечающих за определенную функцию. Однако для круглоротых все еще характерна высокая степень диффузности мозга.

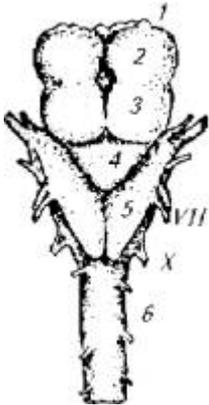
В мозге круглоротых выявлены примитивные нисходящие проводящие пути, начало которых лежит в продолговатом мозге. Их основу составляют гигантские клетки, появившиеся у ланцетника.

У круглоротых можно найти хоть и примитивно устроенные, но уже настоящие сенсорные органы. Так, у миноги фоторецепция производится глазом, масса

которого составляет более 20 % массы головного мозга. У миног и миксин хорошо развито обоняние, что подтверждается наличием специфических центральных нервных структур: габенулярного узла и обонятельных луковиц.

Для круглоротых применим термин "ганглионарный" тип строения вегетативного отдела периферической нервной системы.

У круглоротых интегрирующую функцию выполняют так называемый габенулярный узел (передний мозг), ретикулярная формация среднего мозга и подбугорная область. Сюда поступает вся афферентация. Габенулярный узел получает информацию от чувствительных нервных окончаний, отвечающих за химическую рецепцию. Средний мозг и гипоталамус соответственно осуществляют афферентный синтез световой рецепции и рецепции гидродинамических полей. На этих участках головного мозга сходятся и все эфферентные соматические и вегетативные влияния.



*Рис. 3.2. Головной мозг миксины: 1 - обонятельный нерв; 2 - передний мозг; 3 - средний мозг; 4-5- продолговатый мозг; 6 - спинной мозг; римскими цифрами обозначены головные нервы*

Таким образом, на стадии круглоротых эволюция совершает существенный шаг вперед по пути цефализации нервной системы

Дифференциация отделов головного мозга вызвана скорее всего развитием сенсорных систем у рыб. Если у ланцетника отсутствует дифференциация мозга на головной и туловищный отделы при отсутствии сенсорных органов, то у круглоротых уже имеется сильно развитый передний мозг, обслуживающий афферентный анализ и синтез ольфакторной сенсорики. Средний мозг развит слабо, поскольку фоторецепция примитивна.

### **§13. НЕРВНАЯ СИСТЕМА ХРЯЩЕВЫХ РЫБ**

У хрящевых рыб (акулы, скаты, химеры) есть три группы хорошо развитых сенсорных органов: химической рецепции, фоторецепции и органы акустико-латеральной системы. Соответственно происходит дифференциация головного мозга на три хорошо различимых отдела: передний (обонятельная луковица и обонятельная доля), средний (зрительные бугры) и задний (продолговатый мозг, мозжечок - отделы, собирающие афферентацию с органов акустико-латеральной системы). Степень развития того или иного отдела головного мозга отражает экологическую роль соответствующего сенсорного комплекса (рис. 3.3).

Определяющее значение в дифференциации головного мозга и всей центральной нервной системы имеют экологические факторы, что будет показано на примере костистых рыб. Здесь же отметим, что степень цефализации нервной системы у всех водных пойкилотермных животных (круглоротые, хрящевые рыбы, костистые рыбы, земноводные) примерно одинакова. Велика автономность спинного мозга у

ЭТИХ ЖИВОТНЫХ.

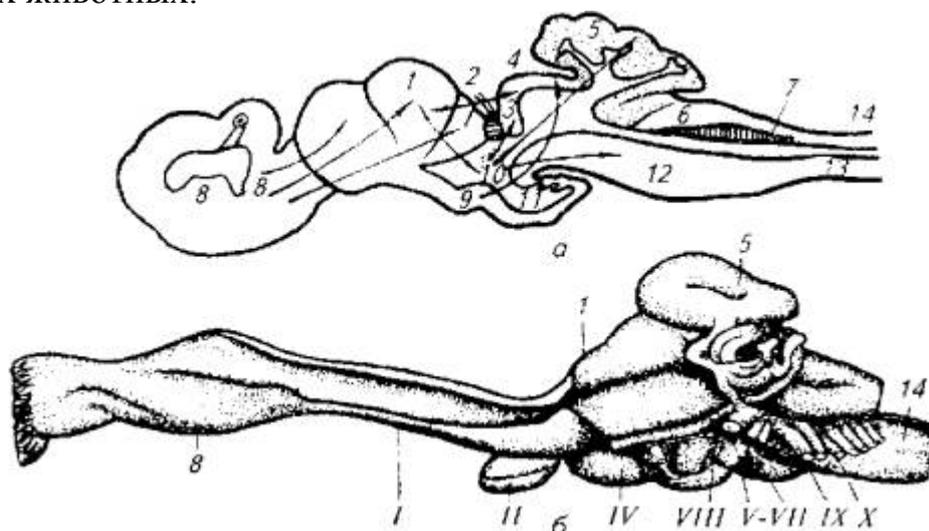


Рис. 3.3. Строение мозга хрящевых рыб:

*a* - акула; б- химера; 1-передний мозг; 2- эпифиз; 3- габенулярный узел; 4-средний мозг; 5- мозжечок; 6, 7, 12- центры акустико-латеральной системы; 8 - обонятельная луковица; 9, 10, 11 - структуры промежуточного мозга; 13 -- продолговатый мозг; 14- спинной мозг; римскими цифрами обозначены головные нервы

Существенный скачок в развитии нервной системы (ароморфоз, или идеоадаптация) появляется с выходом на сушу и приобретением животными гомойотермии.

#### §14. НЕРВНАЯ СИСТЕМА КОСТИСТЫХ РЫБ

У костистых рыб известно огромное количество особенностей (как правило, морфологического характера), которые ассоциируются как с видовой принадлежностью рыбы, так и с ее экологической нишей. Общими признаками для всех костистых рыб (как двоякодышащих *Dipnoi*, так и высших *Teleostomi*) являются одинаково хорошо развитая периферическая часть нервной системы, структурированный по функциям спинной мозг, сегментарный характер иннервации как опорно-двигательного аппарата, так и висцеро-вегетативных функций. Наиболее заметные различия между отдельными видами (или экологическими группами) рыб *Osteichyes* проявляются на уровне головного мозга.

Возникновение сложного сенсорного аппарата и морфофункциональное усложнение опорно-двигательного аппарата предопределили дальнейшую цефализацию нервной системы костистых рыб. Несмотря на разницу в дифференциации головного мозга в группе костистых рыб, для них характерны общие филогенетические приобретения: расширение связей между головным и туловищным отделом центральной нервной системы. Прежде всего это нисходящие пути, связывающие аппараты центральной регуляции движений со спинным мозгом: вестибулоспинальный тракт,ocerebellоспинальный тракт и бульбоспинальный тракт.

При перерезке головного мозга выше продолговатого мозга, т. е. при сохранении бульбоспинального тракта, рыбы сохраняют способность к передвижению, но чувствительность животных и реактивность к ряду раздражителей резко сокращаются, нарушается координированность двигательных актов. Однако спинальная рыба (после перерезки мозга между продолговатым и спинным отделами) демонстрирует большую реактивность, что свидетельствует о дифференцированном тормозящем влиянии продолговатого Мозга на проявление спинальных рефлексов.

Более того, первое время спинальные рыбы вообще утрачивают реактивность. У них развивается шоковое состояние, продолжающееся от нескольких минут до 1 часа. Спинной мозг. Результаты исследований показали, что движения спинальных, медулярных (бульбарных) и мезэнцефальных рыб качественно различаются (рис. 3.4).

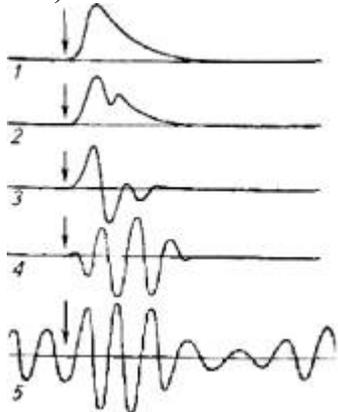


Рис. 3.4. Влияние уровня перерезки нервного тяжа золотой рыбки на характер движений ее хвостового стебля: 1-ниже 16-го позвонка; 2 - ниже 7-го позвонка; 3-спинальная рыба; 4- медулярная рыба; 5- мезэнцефальная рыба

У спинальных рыб отмечается рефлекторная активность всего тела, которая прекращается после стимуляции.

Для медулярных рыб характерны ритмические движения или всего туловища (вьюны, золотые рыбки), или только плавников (*Sargus*, *Labrus*, *Serranus*). Движения мезэнцефальных рыб еще сложнее. Причина различий заключается в наличии ганглиозных структур в продолговатом и среднем мозге, оказывающих нисходящее активизирующее влияние на спинной мозг. Клетки, лежащие в основании среднего мозга, выполняют функцию, аналогичную функциям красного ядра среднего мозга наземных позвоночных. Эти клетки (*nucleus reticularis mesencephali*) играют большую роль в регуляции координации движений рыб через распределение тонуса антагонистической мускулатуры. Данное явление характерно только для костистых рыб. У более примитивных рыб, например акул, спинной мозг имеет большую функциональную самостоятельность.

Расчленение головного и спинного мозга у хрящевых рыб не нарушает ритмическую активность спинного мозга при условии, что рыба находится во взвешенном положении. Если хрящевую спинальную рыбу положить на грунт, то она утрачивает ритмическую активность. Другими словами, даже у хрящевых рыб активность спинного мозга находится под влиянием головного мозга (по крайней мере, вестибулярного аппарата).

Большое влияние на рефлекторную двигательную активность спинного мозга оказывает периферическая афферентная импульсация, исходящая от внешних (кожных) и внутренних (мышечных, сухожильных) воспринимающих приборов. Перерезка чувствительных волокон при сохранении эфферентных путей резко нарушает двигательную активность в пределах денервированного сегмента тела, что хорошо заметно на фоне соседних интактных сегментов. Полная деафферентация спинного мозга приводит к полной остановке ритмических движений.

Интересно, что экспериментальная электрическая стимуляция спинного мозга деафферентированной рыбы не может заменить афферентный поток. Она вызывает лишь одиночные сокращения мышцы туловища. Установлено, что биоэлектрическая активность

головного мозга поддерживается афферентным потоком, идущим кожи, мышц и

сухожилий, постоянно как при раздражении чувствительного аппарата, так и в состоянии покоя. Роль афферентной стимуляции спинного мозга доказывают и такие опыты. При перерезке спинного мозга гольяна на уровне переднего края спинного плавника у рыбы исчезают спонтанные движения хвоста. Однако раздражение кожи рыбы восстанавливает ритмическую активность каудальной части спинного мозга и соответственно мышечную активность хвостового стебля. Афферентная стимуляция спинного мозга не является эволюционным приобретением костистых рыб. Она имеет глубокие эволюционные корни, поскольку хорошо развита у более древних животных - хрящевых рыб (рис. 3.5).

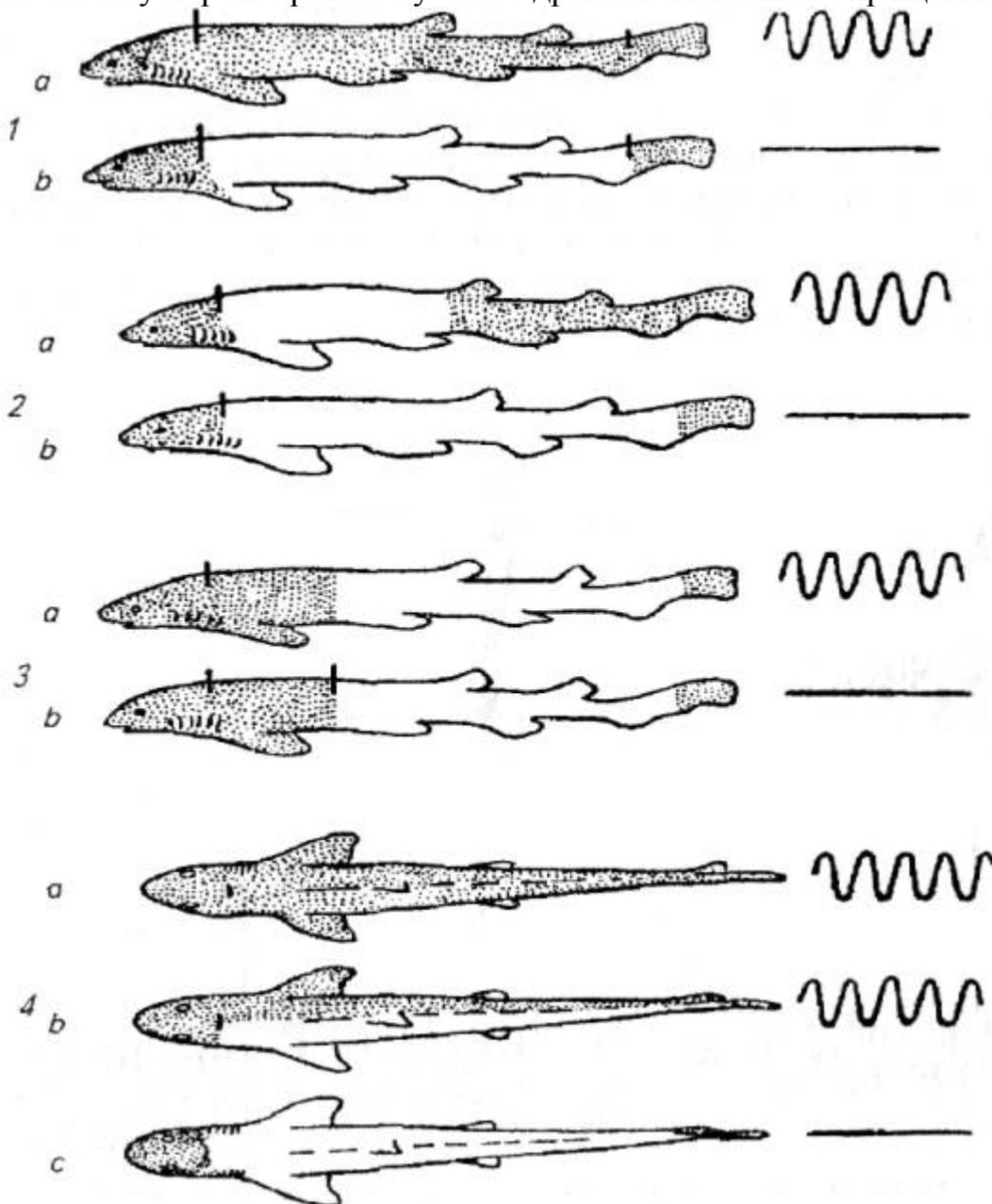


Рис. 3.5. Проявление ритмической двигательной активности акулы при различной деафферентации (светлое поле - зона деафферентации, серое поле - интактная зона) Как следует из рис. 3.5, ритмическая двигательная активность зависит от топографии и площади деафферентации как у спинальных рыб (позиции 1, 2, 3), так и у рыб с интактным мозгом (позиция 4). Интересно, что односторонняя (даже тотальная) деафферентация не нарушает ритмической активности рыб при условии сохранения нисходящих путей из головного мозга. Последнее указывает на приоритетную роль головного мозга в поддержании ритмической активности спинного мозга и вторичность периферической афферентации,

При полной деафферентации и сохранении связи с головным мозгом в спинном мозге регистрируется высокая биоэлектрическая активность. Считают, что рефлекторные влияния головного мозга осуществляются по чувствительным путям сенсорных систем головного мозга. Биоэлектрическая активность спинного мозга при тотальной деафферентации последнего видоизменяется в ответ на звуковые и световые стимулы.

Доказаны влияние висцеральной афферентации на электрическую активность спинного мозга и его рефлекторное воздействие на вегетативные функции. При повышении или понижении давления газов в плавательном пузыре наблюдается усиление двигательной активности всех плавников рыбы, а также учащение дыхания и сердцебиения (рис. 3.6).

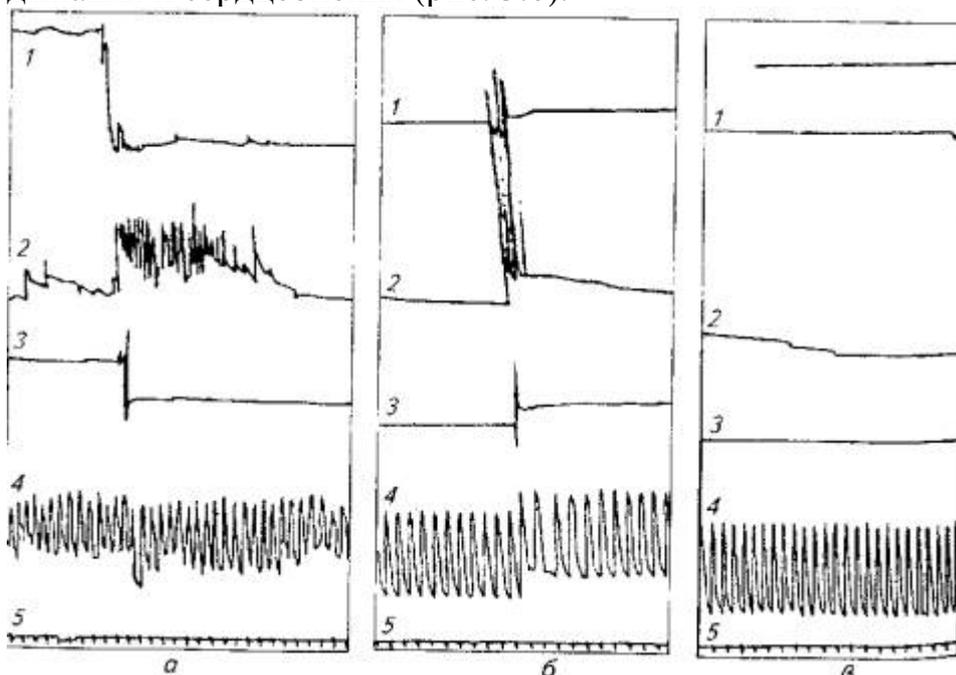


Рис. 3.6. Афферентные влияния плавательного пузыря на движение хвоста (1), плавников (2), частоту дыхания (3), сердечный ритм (4, 5)

Афферентный поток меняется как при изменении давления газов в плавательном пузыре (см. рис. 3.6, а), так и при раздражении вагосимпатического нерва плавательного пузыря (см. рис. 3.6, б). Нервный характер описанного явления доказывает рис. 3.6, в, на котором отсутствует возбуждающий эффект раздражения плавательного пузыря после перерезки вагосимпатического нерва (Х. С. Коштоянц, 1957).

Помимо соматических рефлексов спинной мозг рыб обеспечивает регуляцию практически всех висцеральных рефлексов. В спинном мозге расположены нейроны, которые регулируют функции всех внутренних органов по принципу безусловных рефлексов.

Таким образом, рефлекторная активность спинного мозга проявляется как результат взаимодействия его нейронов со структурами головного мозга при постоянном активизирующем афферентном влиянии со стороны опорно-двигательного аппарата и висцеральных органов.

Условно-рефлекторная активность спинного мозга рыб отвергается большинством ученых. Считают, что временные связи в спинном мозге рыб не образуются.

Головной мозг. Строение головного мозга костистых рыб прежде всего связано с этологическими особенностями этих животных. Анализ анатомии головного мозга и развития сенсорных систем позволяет утверждать, что развитие сенсорных систем привело к цефализации нервной системы в целом и дифференциации головного

мозга в частности.

В табл. 3.1 приведены данные о связи между степенью развития головного мозга и глаз. Головной мозг 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. Большое соотношение массы глаз и массы головного мозга приходится на хищных рыб (щука, форель, жерех, голавль).

Соотношение масса глаз: масса мозга у костистых рыб в 4 раза больше по сравнению с хрящевыми рыбами. Это согласуется с этологическими наблюдениями, которые свидетельствуют о том, что зрительный анализатор у костистых рыб более развит и играет большую роль в формировании мотиваций поведения.

Продолговатый мозг. Продолговатый мозг занимает большую часть заднего мозга. Он расположен на границе спинного и головного мозга. Поэтому прежде всего на него ложится проводниковая функция. В его состав входят как нисходящие, так и восходящие пути, соединяющие спинной мозг с разными отделами головного мозга. Кроме того, в составе продолговатого мозга имеются гигантские клетки, образующие с ганглиозными клетками сетчатую Формацию, которая формирует собственные проводящие пути продолговатого мозга.

В продолговатом мозге рыб лежат ядра шести нервов: с V по X.

Ядра черепно-мозговых нервов у разных рыб имеют разную степень развития: от невыраженного ядра VI нерва (отводящего) до гипертрофированных вагусных долей X нерва (блуждающий) у карповых рыб.

### 3.1. Абсолютная и относительная масса головного мозга и глаз у некоторых видов рыб (М. Ф. Никитенко, 1969)

Вид рыб	Масса тела, г	Головной мозг		Глаза	
		масса, г	% от массы тела	масса, г	% от массы мозга
Лосось	5361	2,14	0,04	380	8,14
Щука	352	0,46	0,13	1069	4,92
Жерех	1461	0,62	0,04	630	3,91
Сом	5600	2,83	0,05	135	3,83
Налим	1122	0,96	0,08	169	1,62
Угорь речной	1100	0,36	0,03	117	0,42
Форель ручьевая	86	0,18	0,21	561	1,01
Окунь речной	167	0,25	0,15	372	0,93
Плотва	80	0,21	0,26	485	1,02
Карась	70	0,40	0,60	230	0,92
Сазан	1042	1,28	0,12	224	2,87
Карп	800	0,37	0,05	441	1,63
Голавль	65	0,16	0,25	550	0,88

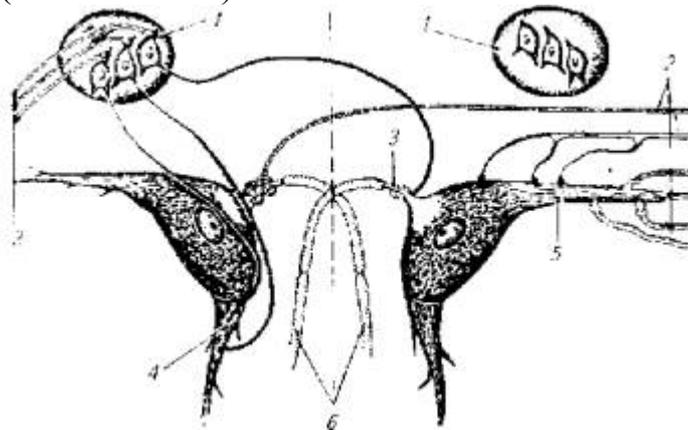
Исключительно важная роль принадлежит ядрам боковой линии и вестибулярного аппарата. Поэтому продолговатый мозг рассматривают как коллектор акустико-

латеральной афферентации. Помимо того, что они регулируют сложные двигательные акты, на этих ядрах замыкаются многие условные рефлексy рыб. Вышеупомянутые гигантские маутнеровские клетки продолговатого мозга имеют большое количество синапсов, образованных с аксонами чувствительных нейронов (рис. 3.7). Эти клетки способны к особому рода интегральным процессам, нехарактерным для обычных нервных клеток.

Как следует из рис. 3.7, маутнеровская клетка получает информацию от аппарата акустико-латеральной системы (1 и 2). Эти клетки суммируют афферентацию и от других участков центральной нервной системы -- спинного мозга, мозжечка и среднего мозга. Таким образом, гигантские клетки продолговатого мозга являются своеобразными интегрирующими станциями.

Аксоны маутнеровских клеток уходят к передним мотонейронам и мотонейронам спинного мозга и осуществляют реципрокное торможение аналогичных мышц правой и левой сторон. Это позволяет рыбе производить удар хвостом или движения плавником при перемещении в продольном или вертикальном направлении (рис. 3.8).

Гигантские аксоны маутнеровских клеток образуют электрические синапсы с мотонейронами, скорость проведения возбуждения через которые очень высока (около 100м/с).



*Рис.3.7. Гигантские маутнеровские клетки (5) продолговатого мозга и их связи с чувствительными нейронами (2, 3 и 4) и мотонейронами (6 - аксон, направленный на мотонейрон)*

Синаптическая задержка при этом не превышает 0,05 м/с. Благодаря такой физиологической особенности гигантских клеток продолговатого мозга рыба совершает резкие броски. Поэтому значение маутнеровских клеток в поведении рыб заключается в обеспечении реакций тревоги и избегания большой опасности. В продолговатом мозге находятся центры регуляции вегетативных функций - дыхания, пищеварения, кровообращения. При одностороннем разрушении продолговатого мозга наблюдается одностороннее прекращение дыхательных движений жаберных крышек.

В экспериментальных условиях за счет искусственной электрической стимуляции исследователи получают усиление или угнетение сердечной деятельности и Дыхания. Электрическая активность дыхательного центра продолговатого мозга изменяется в зависимости от газового состава воды, протекающей через жаберный аппарат.

При недостатке кислорода частота электрической ритмической активности дыхательного повышается. На этом фоне увеличение концентрации Углекислоты (диоксида углерода) в воде (и соответственно в крови) тормозит дыхательный центр.

Повышение концентрации углекислоты (диоксида углерода) при нормальной обеспеченности кислородом не влияет на дыхательный ритм рыб.

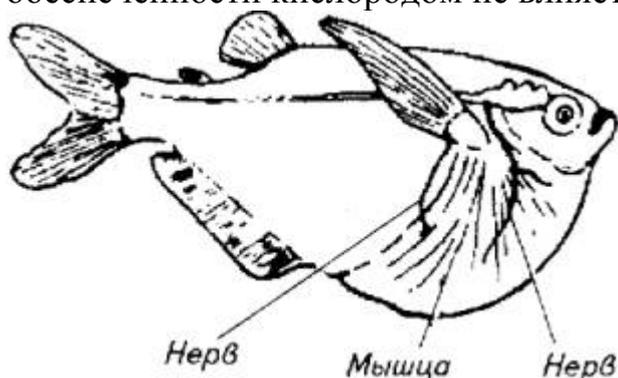


Рис. 3.8. Иннервация мышц грудного плавника у клинобрюшки с участием маутнеровских клеток

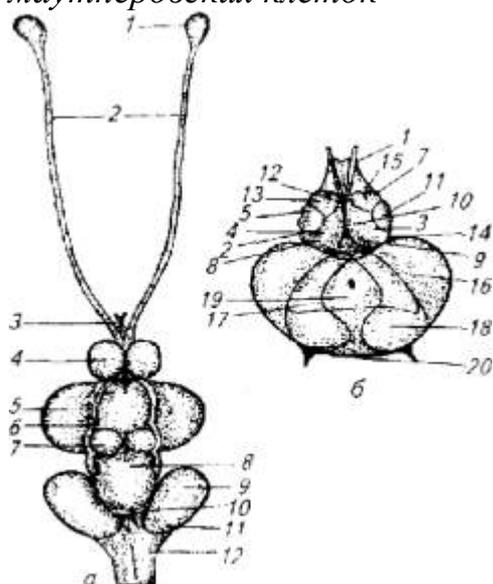


Рис. 3.9. Головной мозг карпа:

(а): 1 - обонятельная луковица; 2 - обонятельный тракт, 3-хиазма; 4-передний мозг; 5, 6- средний мозг; 7, 8- мозжечок; 9 - вагусная доля; 10, 11 - лицевые доли; 12 - продолговатый мозг (б): 1 - обонятельный тракт; 2- 8 - борозды переднего мозга; 9-15-бугорки переднего мозга; 16, 17- средний мозг 18 - 20- мозжечок

У костистых рыб в составе продолговатого мозга выделяются ядра лицевого нерва (VII пара), что объясняется сильным развитием вкусового анализатора и органов обонятельной рецепции. У сазана, карпа, пескаря, вьюна, сома именно они обеспечивают успешный поиск пищи. У остальных рыб афферентация от вкусовых почек поступает в продолговатый мозг по волокнам, входящим в состав блуждающего нерва.

Особое значение для регуляции вегетативных функций имеют ядра блуждающего нерва. У большинства карповых рыб на продолговатом мозге заметны крупные вздутия - вагусные доли (рис. 3.9), с базальной поверхности которых отходят многочисленные пучки блуждающего нерва. Крупный размер вагусных долей и ядер (особенно у карповых) подчеркивает исключительность X пары нервов в регуляции физиологических функций рыб.

Блуждающий нерв, который делится на две ветви (боковой и жаберно-кишечный нерв), иннервирует все висцеральные органы как головной, так и туловищной части тела. Раздражение вагусных долей приводит к изменению функций органов дыхания, пищеварения и кровообращения.

Клетки, образующие ретикулярную формацию продолговатого мозга, обладают

ритмической электрической активностью частотой 30 Гц. Однако ее частота может изменяться под влиянием афферентных потоков от экстеро-, проприо- и интерорецепторов и фактически всех сенсорных систем.

Поэтому изменения внешних условий отражаются на состоянии электрической активности ретикулярной формации, которая, в свою очередь, задает ритм дыханию, сердечным сокращениям, влияет на ритмическую активность спинного мозга.

Большое влияние на физиологическую активность спинного мозга оказывает так называемая олива продолговатого мозга.

О функциональном значении этого образования свидетельствуют мощные проводящие пути, соединяющие оливу со спинным мозгом (спинооливный путь), с мозжечком (оливоцеребеллярный ПУТЬ), с промежуточным мозгом (таламооливный путь). Олива лучше развита у подвижных видов рыб с хорошо развитой мускулатурой хвоста и туловища. У высокоактивных пелагических рыб имеется добавочное ядро оливы.

Таким образом, продолговатый мозг у рыб выполняет роль интегрирующего отдела центральной нервной системы, обеспечивающего адекватную реакцию организма на изменения внешней среды, которая проявляется как в локомоторных, так и в вегетативных ответах. Особо надо отметить роль продолговатого мозга в выработке условных рефлексов у рыб.

Средний мозг. Появление у рыб хорошо развитого зрительного анализатора привело к формированию в головном мозге оптических путей, концентрирующих афферентный поток в среднем мозге (рис. 3.10).

У более организованных животных оптические пути ветвятся и расходятся в область таламуса (зрительные бугры) и коры больших полушарий (затылочная область), оставляя за средним мозгом менее значимые функции, связанные с ориентацией глаза, адаптацией к изменению уровня освещенности.

У рыб все, что связано с функцией зрения, ассоциируется со зрительными долями среднего мозга. Даже процесс формирования временных связей при выработке условных рефлексов является прерогативой среднего мозга.

У костистых рыб в среднем мозге формируется примитивная кора (тектум) и тегментум. В ней происходит афферентный синтез. Сюда поступает афферентный поток не только от зрительного анализатора. Он имеет афферентные 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 органов общей химической рецепции, т.е. в среднем мозге собирается и суммируется афферентация со всех сенсорных систем рыб.

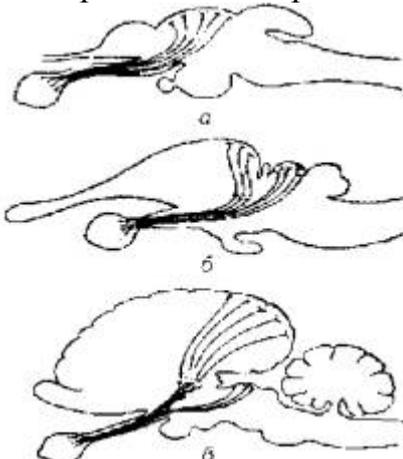


Рис. 3.10. Связи оптического пути со средним мозгом у рыб (а), рептилий (б) и

*млекопитающих (в)*

В свою очередь, кора среднего мозга образует нисходящие пути к продолговатому мозгу (текто-бульбарный) и спинному мозгу (тектоспинальный). Мощный нервный пучок связывает средний мозг костистых рыб и с мозжечком (мезэнцефально-мозжечковый тракт). Эфферентная связь соединяет средний мозг с таламусом и гипоталамусом.

В коре среднего мозга высших рыб, несмотря на ее (в целом) примитивное строение, насчитывают до 10 слоев. Она (тектум) имеет проекции некоторых органов, что доказано при помощи электрической стимуляции ее различных участков.

В тегментуме среднего мозга находятся ядра III и IV черепно-мозговых нервов. К нему подходят также чувствительные волокна V и VIII нервов.

Электрическая стимуляция среднего мозга провоцирует определенные локомоторные реакции у рыб (рис. 3.11).

В среднем мозге рыб еще нет красного ядра, но тем не менее этот участок головного мозга имеет прямое отношение к поддержанию мышечного тонуса, о чем свидетельствуют опыты с перерезкой головного мозга выше и ниже среднего мозга. Одностороннее разрушение среднего мозга вызывает нарушения реципрокной иннервации мышц туловища. При этом наблюдается сокращение мышц тела на стороне разрушения мозга, и рыба движется по кругу. Следовательно, средний мозг рыб отвечает за перераспределение тонуса антагонистических мышц - аналогичных мышц правой и левой сторон тела.

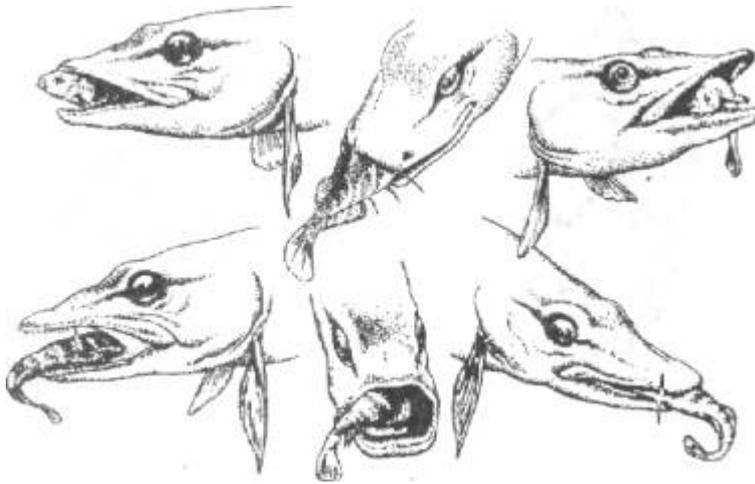
У спинальных рыб отмечаются спонтанные движения плавников, которые отсутствуют у рыб с интактным продолговатым и средним мозгом. Это свидетельствует о тормозящем влиянии среднего мозга на двигательные центры продолговатого и спинного мозга.

В среднем мозге замыкаются связи безусловной хватательной реакции со зрительной и акустико-латеральной афферентацией. Они определяют технику броска и захвата жертвы хищником (рис, 3.12).

В этой реакции задействованы мышцы тела, плавников и глаз. Возбуждение центра захвата формируется под влиянием сенсорной афферентации от органов боковой линии, слуха и зрения. Однако бросок осуществляется только после ориентации тела по отношению к жертве и попадания образа жертвы в область наибольшей остроты



*Рис. 3.11. Локомоторные ответы форели на электрическую стимуляцию разных участков среднего мозга (движения глаз, плавников, хвоста)*



*Рис. 3.12. Реакция захвата жертвы хищником зрения на сетчатке глаза. Последнему способствуют не только мышцы тела (хищник занимает наиболее удобное положение для броска), но и движения глаз (возбуждение ядра глазодвигательного нерва среднего мозга).*

Эволюционисты считают усложнение структуры среднего мозга и формирование его проводящих путей важным филогенетическим событием, поскольку оно стимулировало образование новых отделов головного мозга: промежуточного, полушарий переднего мозга.

Развитие среднего мозга послужило причиной качественного изменения функций мозжечка.

**Мозжечок.** У костистых рыб мозжечок хорошо развит (рис. 3.13), однако степень его развития зависит от этологических особенностей вида или популяции. У активных пелагических рыб, а также хищников он более развит по сравнению с малоподвижными, например донными, рыбами.

Мозжечок не только обеспечивает центральную регуляцию локомоторных реакций, но и наравне со средним мозгом берет на себя функцию интеграции деятельности нервных структур. Выше отмечались его связи со средним мозгом. Но помимо этого мощные нервные пучки соединяют мозжечок с продолговатым мозгом (мозжечково-бульбарный путь) и лабиринтом (мозжечково-вестибулярный путь). В мозжечок тянут-ся волокна от ядер VIII и X нервов.

Удаление мозжечка может иметь неодинаковые последствия разных видов рыб. Так, у подвижных рыб (окунь, судак, щука) 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. Интересно, что у рыб, лишенных мозжечка или отдельных его частей (тела, заслонки), нарушается условно-рефлекторная деятельность. В этом случае условные рефлексы на световые и звуковые стимулы вырабатываются при значительно большем числе сочетаний. К тому же сохраняются такие рефлексы в течение очень короткого времени. Установлено, что при удалении тела мозжечка исчезают ранее выработанные рефлексы. Таким образом, мозжечок следует рассматривать как орган, в котором происходит замыкание условных рефлексов с центрами зрительных органов и органов акустико-латеральной системы.

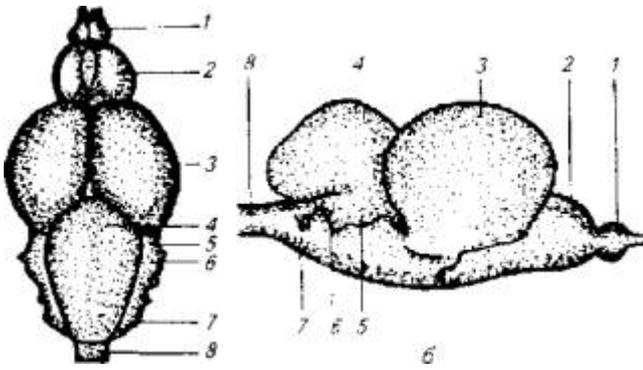


Рис. 3.13. Головной мозг лосося:

а-вид сверху; б-вид сбоку; 1 - обонятельная луковица; 2- передний мозг; 3- средний мозг; 4- мозжечок; 5- eminentia granularis; 6- n. trigeminus; 7- блуждающий нерв; 8- спинной мозг

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.

Промежуточный мозг. Этот мозг у рыб еще не дифференцировался в самостоятельную структуру в том виде, в каком он присутствует у высших позвоночных. Филогенетическое формирование промежуточного мозга тесно связано со средним и передним мозгом.

Развитый промежуточный мозг состоит из трех основных частей: дорзальной (эпиталамус, эпифиз), средней (таламус, или зрительные бугры) и вентральной (подбугорье, или гипоталамус).

Наиболее древней частью промежуточного мозга является дорзальный таламус - эпифиз. Он имеется у всех позвоночных, включая бесчерепных. Его изначальная функция сводилась к светорецепции. У костистых рыб роль эпифиза усложняется. Он превращается в орган чувствительной дифференциации. Электрическая активность эпифиза изменяется под влиянием зрительной, химической и электромагнитной стимуляции. При этом у рыб за ним сохраняется функция фоторецепции и эндокринного органа. У голяна, например, местное освещение эпифиза приводит к потемнению тела за счет экспансии пигмента в хроматофорах. К эпиталамусу можно отнести и еще одно древнее образование головного мозга - габенулярный узел. Он представлен парой ганглиев, связанных между собой комиссурой. Габенулярный узел имеет нервные связи как с передним мозгом, так и с эпифизом. Функционально он рассматривается как одно из центральных звеньев афферентного синтеза химической и зрительной информации.

Эволюционное развитие габенулярного узла тесно связано с выделением из состава среднего мозга его базальной части - таламуса. У большинства рыб он морфологически все еще зависит от среднего мозга. Его морфологическое обособление в зрительные бугры вызвано изменением образа жизни - развитием конечностей, выходом на сушу, повышением роли зрения. Поэтому зрительные бугры как самостоятельные морфологические структуры можно увидеть у животных, начиная с амфибий. Среди рыб только двоякодышащие с их хорошо развитым зрительным анализатором и примитивными конечностями имеют вздутия таламуса - зрительные бугры.

Связь таламуса с функцией движения отмечают и у рыб. По крайней мере, при его разрушении у рыб наблюдаются серьезные нарушения координации движений. Морфологической основой функциональной самостоятельности таламуса являются

его дорзальные и вентральные ядра.

Афферентный поток поступает в таламус по обонятельным путям, а также нервным волокнам вкусовых и обонятельных рецепторов. Таламус рыб осуществляет анализ и синтез афферентной информации, ее интеграцию, а также регулирует чувствительность организма.

Поскольку у рыб отсутствуют таламические зрительные бугры, то нет и подбугорья. Несмотря на то что гипоталамус у рыб еще не оформлен в самостоятельную морфологическую структуру и является вентральной частью среднего мозга, 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. К гипоталамусу подходит терминальный нерв, функциональное предназначение которого неясно. Он берет своё начало в обонятельном эпителии носовых мешков и проходит параллельно обонятельному нерву. Известно мнение, что этот нерв отвечает за передачу информации от органов общей химической рецепции в соответствующее (терминальное) ядро гипоталамуса.

Особое положение в составе промежуточного мозга занимает мозговой придаток - гипофиз, Гипоталамо-гипофизарный тракт объединяет придаток и промежуточный мозг в единую структуру, но с функциональными различиями. Гипофиз является нейросекреторным органом. Следует подчеркнуть, что это единственная железа внутренней секреции у рыб. Все остальные железы таковыми можно считать с большим допущением. Морфологически они не составляют систему железистых органов, так как представляют собой классический пример паракриновой секреции. Таким образом, с одной стороны, гипоталамус можно рассматривать как коллектор афферентной информации, с другой - как центр интеграции ряда функций. Он связан афферентными и эфферентными путями с таламусом, средним мозгом, мозжечком и продолговатым мозгом. Эфферентные пути, идущие от гипоталамуса к ядрам продолговатого мозга (тройничного, слухового, блуждающего нервов), обеспечивают его регулируемую роль по отношению к висцеральным функциям. Поскольку у рыб большинство нервов содержат как парасимпатические, так и симпатические волокна, то становится понятным регулирующее влияние гипоталамуса рыб на вегетативные функции: работу сердца, дыхание, пищеварение и др.

В ядрах гипоталамуса обнаруживаются нейросекреторные клетки. Особенно высока секреторная активность трех ядер гипоталамуса: супраоптического, паравентрикулярного и ядра терминального нерва. Нейросекреция является общебиологическим явлением, так как характерна для животных разного уровня организации (рис. 3.14). 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. Тесные структурные и функциональные связи ядер гипоталамуса с гипофизом лежат в основе нейрогуморальной регуляции физиологических функций. Наиболее изучена эта связь в отношении функции размножения, развития адаптационного синдрома (стресс-реакция), течения ряда обменных процессов (прежде всего углеводного и жирового обмена). Гипоталамус посредством своих гуморальных агентов и нервных связей оказывает регулирующее влияние на все функции организма рыб.

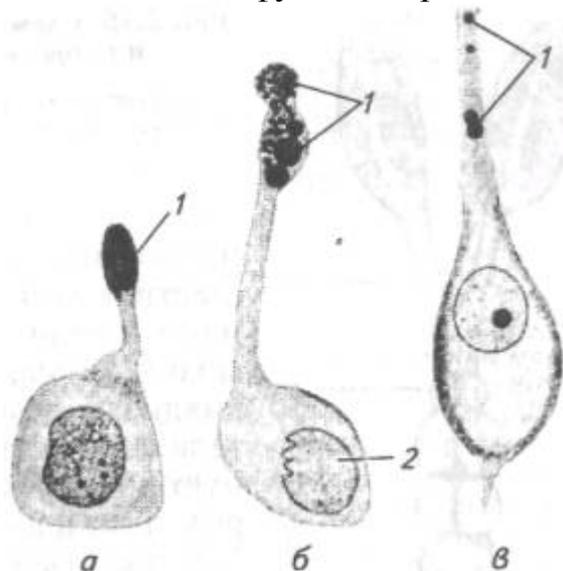


Рис. 3.14. Нейросекреторные клетки разных животных:

а- улитки; б-линя; в -человека; 1 -нейросекрет; 2-клеточное ядро

Промежуточный мозг у рыб играет существенную роль в афферентном синтезе ольфакторной и зрительной информации. Сюда же поступает информация от акустико-латеральной системы и тактильных рецепторов. Промежуточный мозг осуществляет дифференциацию разных видов чувствительности. Не исключено, что он причастен к анализу и афферентному синтезу электромагнитной рецепции, которая играет важную роль в формировании навигационных способностей мигрирующих рыб.

Промежуточный мозг имеет отношение к образованию условных рефлексов. Его повреждение отражается на скорости выработки рефлексов и проявлении ранее выработанных рефлексов. Однако механизм участия промежуточного мозга в выработке условных рефлексов неясен. Не исключено, что образование условного рефлекса сопряжено с нейросекреторной активностью мозга. Однако нельзя исключать и другое: промежуточный мозг просто повышает (а его разрушение понижает) возбудимость других отделов головного мозга к определенным условным раздражителям.

Передний мозг. У костистых рыб эта часть головного мозга представлена двумя группами структур (рис. 3.15). Это прежде всего обонятельный мозг, в состав которого входят мантия (плащ) и гиппокамп (первичная мантия). Однако довольно большая часть Среднего мозга рыб (пограничный участок между передним и промежуточным мозгом) не имеет отношения к ольфакторной рецепции. Это полосатые тела, которые составляют основную массу среднего мозга рыб.

Несмотря на то что полосатые тела рыб - структуры крупные, их физиологическая роль до конца неясна. Очевидно, что одной проводниковой функции для оправдания

существования полосатых тел недостаточно. Однако среди афферентных связей переднего мозга описана только связь с обонятельным анализатором. У высших животных полосатые тела как часть базальных ганглиев играют важную роль в регуляции сложных поведенческих реакций, а в качестве составного элемента лимбической системы определяют эмоциональное состояние животного. Однако у одиночных костистых рыб удаление переднего мозга никак не отражается на их двигательной активности. Мантия и гиппокамп выполняют роль высшего обонятельного центра.

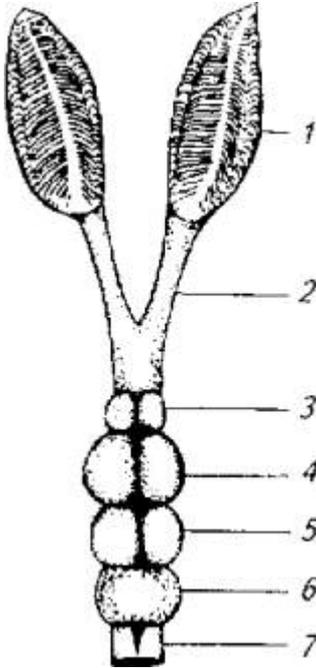


Рис. 3.15. Схема, иллюстрирующая соотношение переднего и головного мозга в целом у европейского угря:

1- обонятельная розетка; 2 - обонятельный нерв; 3- обонятельная луковица; 4- передний мозг; 5-средний мозг; 6- мозжечок; 7- продолговатый мозг

Мантия рассматривается физиологами как конечная станция вторичных обонятельных волокон, идущих от обонятельных луковиц. Эта часть обонятельного анализатора 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. Абсолютный размер луковиц составляет 3-5мм, а масса- 10- 15мг (рис. 3.15).

Обонятельный мозг угря в функциональном отношении очень активен. Порог обонятельной чувствительности у европейского угря в 1000 раз превышает таковой гольяна и в 100 раз - форели. Столь высокая чувствительность угря к запахам позволяет исследователям считать передний мозг основным отделом центральной нервной системы, обеспечивающим навигационный поиск при миграциях рыбы. Интересно, что целостность переднего мозга является обязательным условием для проявления группового поведения. После удаления переднего мозга у стайных рыб оперированные рыбы начинают плавать в одиночку. При этом нарушается и процесс стайного обучения, т.е. выработка условных рефлексов у группы рыб. У некоторых рыб (например, *Lepomis cyanellus* - американского ушастого окуня), обладающих высокой агрессивностью, разрушение переднего мозга приводит к превалированию миролюбивых стереотипов поведения, т.е. снижает агрессию.

Очевидно, что передний мозг рыб играет важную роль в формировании приспособительных реакций. Его развитые нервные связи с промежуточным и средним мозгом обеспечивают соответствующие влияния на высшие интегративные

органы рыб. Передний мозг рыб является регулятором рефлекторных ответов за счет способности понижать порог чувствительности к разнообразным стимулам внешней среды. Таким образом, передний мозг создает предпосылки для развития процесса облегчения в ассоциативных отделах центральной нервной системы рыб.

#### **Глава 4. КОЖНЫЙ ПОКРОВ**

Кожа рыб выполняет ряд важных функций. Располагаясь на границе внешней и внутренней среды организма, она выступает фактором неспецифического иммунитета, защищая рыбу от внешних воздействий. Одновременно, отделяя организм рыбы от окружающей ее жидкой среды с растворенными в ней химическими веществами, кожа рыб является эффективным гомеостатирующим механизмом.

Для многих видов рыб кожный покров - основное средство защиты от неблагоприятных факторов. Кожная слизь характеризуется высокой бактерицидной активностью. Благодаря большому содержанию тканевой тромбокиназы и кининов (фактор свертывания крови) в кожной слизи обеспечивается высокая скорость свертывания крови при травмировании рыбы.

В роли средств защиты тела рыбы от механических повреждений выступает жесткая чешуя, покрывающая кожу большинства рыб. Чешуя (плакоидная) акул, скатов, хрящевых рыб по прочности и строению напоминает кости. Поэтому некоторые исследователи называют ее кожными зубами.

Кожа многих морских рыб снабжена железами клетки, вырабатывающими яды (рис. 4.1).

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 морской дракончик (сем. морские дракончики) - обитатель Черного моря. 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.

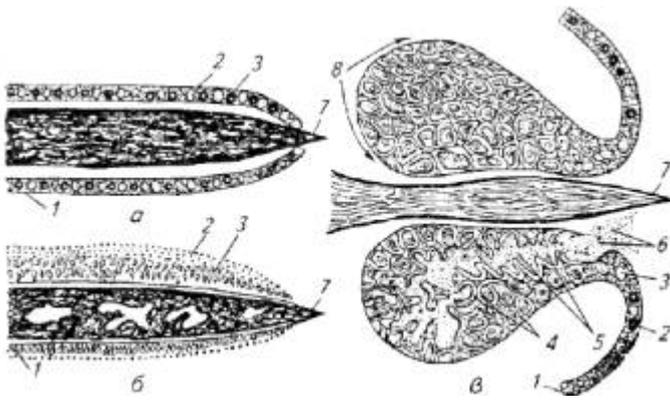


Рис. 4.1. Ядовитые железы рыб:

а- ядовитые железы (одноклеточные) плавниковой колючки морского ерша; б - ядовитые железы хвостового шипа ската-хвостокола; в - ядовитые железы жаберной крышки морского дракончика: 1 - эпидермис; 2 - слизистые клетки; 3 - железистые клетки; 4 - опорные клетки; 5 - проток; 6 - ядовитый секрет; 7- шип; 8 - ядовитая железа

Пигментные клетки кожи придают рыбе определенную окраску, что важно для ее маскировки. В общении индивидуумов окраска рыбы имеет, кроме того, информационное значение. Наиболее распространена серебристая окраска рыб, которую обеспечивает пигмент гуанин. Пигментные клетки с кристаллами гуанина обычны для большинства рыб. Они расположены не только в дерме кожного покрова, но и на чешуе. Поэтому чешуя и имеет серебристый цвет. В промышленности рыба чешуя используется для производства пата, из которого получают искусственный жемчуг.

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). Слизистый покров кожи защищает некоторых рыб от высыхания на воздухе (угри, сомы), обеспечивая поглощение кислорода из воздуха.

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.

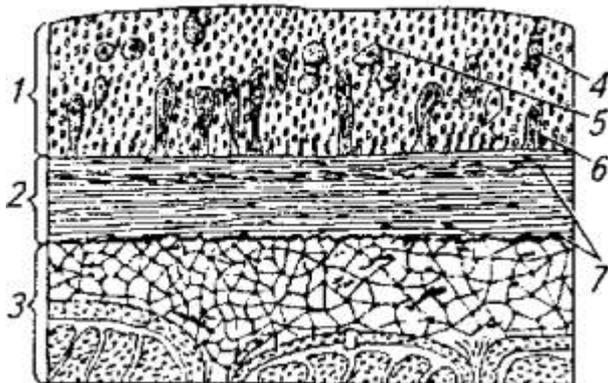


Рис. 4.2. Строение кожи рыб (обобщение):

1 - эпидермис; 2 - дерма; 3 - подкожная клетчатка; 4 - бокаловидные клетки; 5 - округлые клетки; 6- колбовидные клетки; 7 - пигментные клетки.

Наконец, физические свойства кожи таковы, что создают особые условия для эффективного перемещения в плотной водной среде. Скорости плавания таких рыб, как мерлин, тунцы, скумбрии и др., настолько высоки, а энергетические затраты рыб

при этом настолько низки, что ставят в тупик физиков, пы-тающихся описать движение рыб классическими законами для неживых физических тел. Тело рыбы при движении в воде оказывает меньшее гидродинамическое сопротивление по сравнению с неживым телом той же формы, массы и плотности.

Большую роль в снижении гидродинамического сопротивления играет кожа, способная понижать коэффициент трения воды и тела, а также особым образом создавать обтекающие тело рыбы водные потоки.

Кожа рыб состоит из двух слоев: наружного, или эпидермиса, и нижнего, или соединительнотканного, - дермы (рис. 4.2).

Между ними выделяют базальную мембрану. У большинства высших рыб эпидермальный слой тонкий и мягкий. Он пронизан чувствительными нервными окончаниями, но не содержит кровеносных сосудов. В дерме просматриваются как нервные элементы, так и капиллярная сеть.

## §15. ЭПИДЕРМИС

Эпидермис кожи рыб представлен многослойным эпителием, состоящим из 2-15 рядов клеток. Клетки верхнего слоя имеют плоскую форму. Часть клеток верхнего ряда ороговеет и отторгается. Нижний (ростковый) слой представлен одним рядом цилиндрических клеток, которые, в свою очередь, происходят от призматических клеток базальной мембраны. Средний слой эпидермиса состоит из нескольких рядов клеток, форма которых изменяется от цилиндрической до плоской.

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, т. е. в виде исключения. 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. Секреты слизистых клеток отличаются по своему химическому составу и имеют различное предназначение. Так, слизь кожи тунца не такая густая, как у сома, но очень богата белком. 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. 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. Однако феромон своего вида производит более выраженное воздействие на сородичей по сравнению с феромоном других даже генетически близких видов рыб. Феромон тревоги выделяется рыбами под влиянием не только биотических факторов (хищник), но и гипоксии, изменения рН среды, а также в результате антропогенного воздействия (например, контрольный облов пруда, механизированное выкашивание водной растительности и др.).

Было установлено, что чувствительность половозрелых рыб к феромону тревоги чрезвычайно велика и составляет для большинства исследованных видов 0,1-0,01 мкг сырой кожи на 1 л воды. Для некоторых видов рыб пороговая концентрация была на 3-4 порядка ниже.

Секрет бокаловидных клеток имеет густую консистенцию и содержит сравнительно большое количество мукополисахаридов, гликопротеидов и производных холестерина.

Слизь как продукт кожного эпидермиса играет важную роль в Жизни рыб. Кожа активных пловцов (например, тунцов и скумбрий) вырабатывает меньше слизи, чем кожа менее подвижных рыб (сом, налим, вьюн). Количество слизи положительно коррелирует с уровнем развития кожного дыхания рыб.

Роль слизи как средства снижения коэффициента трения в литературе сильно преувеличена: активные пловцы - мерлин, тунцы, акулы - имеют жесткую и шершавую кожу с малым количеством слизи.

Химический состав слизи у рыб разного филогенетического положения и из разных экологических ниш различается незначительно. Плотность составляет 1,01 - 1,03 г/см<sup>3</sup>, рН 5,0-5,4. Значительно большее влияние на состав слизи оказывают факторы среды. Так, в зависимости от степени возбуждения (стрессированности) рыбы ее кожная слизь содержит 0,25-3,0 г/л белка, 2-5 мг/д гемоглобина, 0,1-0,4 ммоль/л кетонов, а также углеводный комплекс сложного состава (гексозы, мукополисахариды, сиаловые кислоты) и нуклеиновые кислоты.

При стрессах в слизи обнаруживаются эритроциты (до 500 в 1 мм<sup>3</sup>) и лейкоциты.

## §16. ДЕРМА

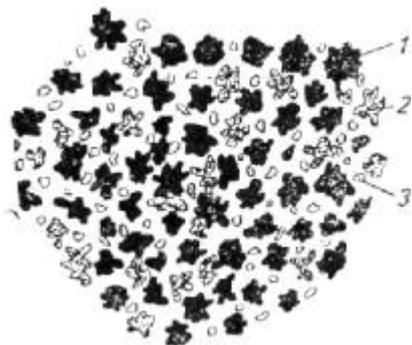
Дерма (кутис) состоит из трех слоев: тонкого верхнего (соединительнотканного), толстого среднего сетчатого слоя коллагеновых и эластиновых волокон и тонкого базального из высоких призматических клеток, дающих начало двум верхним слоям.

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.

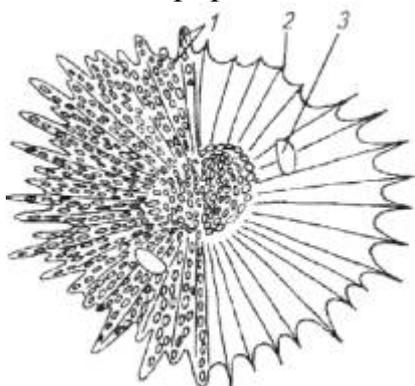
Под дермой находится рыхлый слой соединительной ткани с жировыми включениями (подкожная клетчатка). У быстроплавающих рыб на участках тела, обеспечивающих плавание (например, хвостовом стебле), подкожная клетчатка отсутствует. В этих местах к дерме прикрепляются мышечные волокна. У других рыб (чаще всего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

Как известно, для рыб характерна определенная окраска, что справедливо прежде всего для тропических рыб. Последние отличаются как цветовой гаммой, так и яркостью раскраски. Цвет рыбы обусловлен наличием в дерме пигментных клеток - хроматофоров и лейкофоров (рис. 4.3).



*Рис. 4.3. Пигментные клетки кожи рыб:*

*1 - меланофоры, 2- ксантофоры и эритрофоры; 3- гуанофоры*



*Рис. 4.4. Пигментная клетка рыбы:*

*1 - зерна пигмента; 2 - фибриллы; 3 - клеточное ядро*

В этих клетках обнаруживается, по крайней мере, четыре типа пигмента. 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.).

Большинство видов рыб, обитающих в водоемах средней полосы, окрашено скромно. Спинка у этих рыб пигментирована в темный цвет, что делает их незаметными с берега. Бока и брюшко имеют серебристую окраску, что позволяет рыбе слиться с бликующей на солнце поверхностью воды. Рыбы, обитающие в зарослях (окунь, щука), имеют маскировочные серо-зеленые поперечные полосы. Донные рыбы (сом, ротан, пескарь) принимают окраску дна водоема, зачастую копируя при этом не только цвет, но и рисунок грунта.

Меланофоры содержат зерна пигмента черного цвета. Эритрофоры содержат красный пигмент, ксантофоры - желтый, лейкофоры (гуанофоры) - кристаллы гуанина (см. рис. 4.3).

Пигментная клетка отличается особым строением. Цитоплазма в ней неоднородна. Верхний слой (эктоплазма) неподвижен, так как пронизан особыми жесткими органеллами - радиальными фибриллами (рис. 4.4).

Внутренний слой цитоплазмы пигментной клетки (киноплазма) подвижен и содержит зерна пигмента. Киноплазма обладает способностью концентрироваться в центре клетки или растекаться по всей клетке. При этом происходит или концентрация пигмента в единую каплю (клетка светлеет), или распределение пигмента по всей площади клетки (клетка окрашивается).

## **§17. ОКРАСКА ТЕЛА**

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.

Изменение окраски кожи происходит под влиянием нервной и гуморальной систем. Быстрое "перекрашивание" обеспечивается нервной регуляцией. Центры пигментации тела у рыб лежат спинном мозге, у разных видов в разных сегментах. Так, пигментно-моторные 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. У карповых перерезка симпатической цепочки у 12-го позвонка вызывает потемнение передней части тела, а перерезка за 18-м позвонком приводит к потемнению задней части тела.

Гуморальная регуляция пигментации тела обеспечивает более поздние изменения окраски. Парентеральное введение гормонов (адреналин, аденокортикотропный гормон, гистамин) приводит к изменению пигментации через несколько десятков минут.

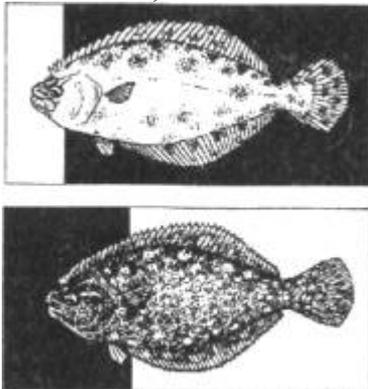
Решающее значение в запуске реакций пигментации у рыб имеет зрительная афферентация. Например, камбала принимает окраску тела в зависимости от того, на грунте какого цвета находится ее голова. При этом на теле воспроизводится не только тон, но и рисунок (полосы, пятна).

Реакция пигментации тела запускается быстро: уже через 5 мин камбала окрашивается в соответствии с тоном и рисунком грунта (рис. 4.5). Однако завершается пигментация в течение 1-5 ч. Процесс потемнения занимает меньше времени, чем процесс посветления.

Существуют и межвидовые различия в скорости пигментации и депигментации тела.

Так, у трески потемнение кожи заканчивается за несколько минут, в то время как у камбалы на это уходит несколько часов. Морской петух, бойцовая рыбка и скорпена при раздражении изменяют свою окраску за несколько секунд. Это свидетельствует о том, что у разных видов рыб соотношение нервного и гуморального звеньев в регуляции пигментации тела различно.

У быстро изменяющих окраску своего тела рыб активность хроматофоров в большей мере подконтрольна нервной системе. Слепленные рыбы утрачивают способность изменять окраску. Очевидно, что брачный наряд рыб (горбуша, бычки, колюшки) возникает вследствие гормональных перестроек.



*Рис. 4.5. Зависимость окраски тела камбалы от цвета грунта, на котором находится ее голова*

## §18. ЧЕШУЯ

Подавляющее большинство пластинчатожаберных и костистых рыб имеют чешую. Однако ее количество на коже и размер отдельных чешуек сильно различаются у разных видов рыб. У скатов, бычков и сомов чешуя редуцирована. У угрей чешуя очень мелкая и практически невидима невооруженным глазом.

В водоемах разных широт обитают рыбы с очень крупной чешуей. Например, у старых особей зеркального карпа и индийского усача диаметр отдельных чешуек достигает нескольких сантиметров.

Характер чешуйчатого покрова рыб определяется их этолого-экологическим положением. Активные пловцы литоральной зоны любого водоема имеют хорошо развитую крупную чешую, обеспечивающую хорошую обтекаемость тела. Чешуя препятствует образованию складок кожи при движении, особым образом организует обтекающие потоки и защищает мышечные волокна, прикрепленные к дерме, а также внутренне органы от давления воды. В особых случаях чешуя защищает рыбу от зубов хищника.

Химический анализ чешуи рыб показывает, что она на 50 % состоит из органического вещества, представленного в основном соединительной тканью. Минеральную часть образует главным образом фосфат кальция (около 40 %). В меньших количествах в чешуе обнаружен карбонат кальция и натрия, а также фосфат магния. Довольно разнообразен и микроминеральный состав чешуи. Среди рыб распространена чешуя трех типов, различающихся по химическому составу и форме: плакоидная, ганоидная, костная.

Плакоидная чешуя является самой древней в филогенетическом плане. Она свойственна ископаемым рыбам, а также современным акулам и скатам. Отдельные чешуйки имеют форму ромбической пластинки с шипом, который выступает из кожи наружу. Минеральная часть представлена дентином, который пропитывает соединительнотканную основу чешуи. Шип плакоидной чешуи отличается очень высокой прочностью, так как снаружи покрыт особой эмалью - витродентином. Плакоидная чешуйка имеет полость, заполненную рыхлой соединительной тканью с кровеносными сосудами и нервными окончаниями (рис. 4.6, I). У некоторых видов хрящевых рыб плакоидная чешуя видоизменена. Например, у морской лисицы на поверхности тела имеются крупные бляшки. Колючки скатов также являются преобразованными плакоидными чешуйками.

Ганоидная чешуя появляется на более поздней стадии филогенеза рыб. Ее можно наблюдать у многоперов, осетровых (на хвосте), кистеперых рыб. Ганоидные чешуйки имеют вид ромбических толстых пластин, соединяющихся между собой посредством особых сочленений (рис. 4.6, II). Поэтому ганоидная чешуя, как правило, формирует характерный плотный панцирь, кожные кости или щитки на коже рыб. Прочность ганоидной пластинке придает в верхней части ганоин, а в нижней - костное вещество.

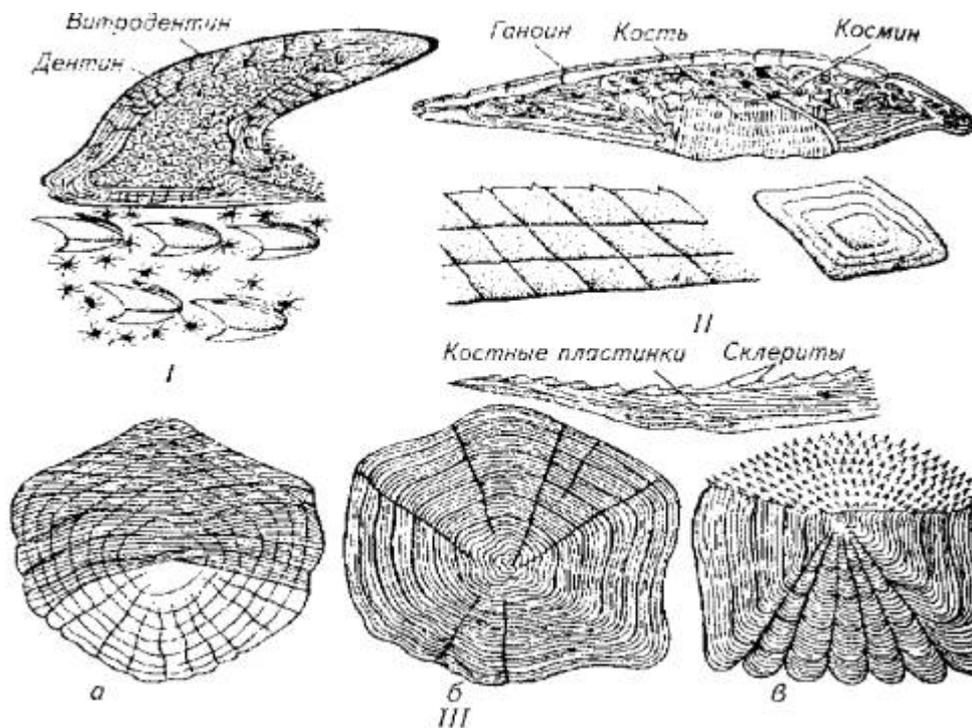


Рис. 4.6. Чешуя современных рыб:

I- плакоидная чешуя; II-ганоидная чешуя; III- костная чешуя; а - сельдь; б- лещ; в- окунь

Костная чешуя современных рыб отличается тем, что в ней присутствует лишь костное вещество. В зависимости от формы костная чешуя подразделяется на циклоидную и ктеноидную (рис. 4.6, III). Циклоидная чешуя (карповые, сельдевые рыбы) имеет форму округлой и гладкой пластинки. Ктеноидная (окуневые рыбы) отличается от циклоидной чешуи наличием мелких шипиков по заднему краю. Циклоидная и ктеноидная чешуя очень похожи не только морфологически. Они имеют идентичный химический состав. Один вид рыб может иметь оба типа чешуи. Так, у камбалы самцы имеют ктеноидную, а самки - циклоидную чешую. Характерной особенностью костной чешуи является наличие на ней концентрических колец.

Кольца образуются в результате неравномерного роста рыбы в целом и прироста чешуи в частности (рис. 4.7).

Исследования показали, что между ростом тела и ростом чешуи рыбы существует прямолинейная зависимость, которая описывается уравнением  $L_n = (V_n/V)L$ ,

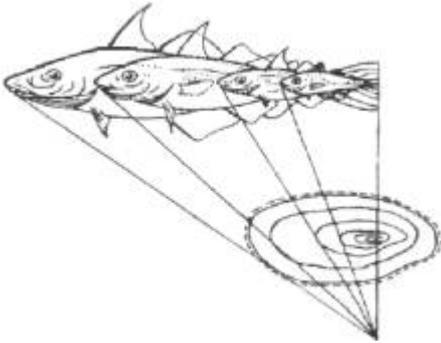
где  $L_n$  - ожидаемая длина рыбы в возрасте  $n$ ;  $V_n$  - расстояние от центра чешуи до годового кольца в возрасте  $n$ ;  $V$  - длина чешуи от центра до края;  $L$  - длина рыбы.

Рыба растет всю жизнь. Однако рост ее тела и отдельных его частей идет неравномерно на протяжении как всей жизни, так и каждого года ее жизни. В летнее время рыба активно питается и потому растет быстрее. На период зимовки рост рыбы замедляется или вообще прекращается.

При активизации обменных процессов в организме рыбы происходит и ускоренный рост чешуи, что сопровождается образованием широкого темного кольца. Периоды замедленного роста отмечаются на чешуе в виде светлых полос и колец (рис. 4.8). Закладка годовых колец у разных рыб приходится на разное время года. Известно, например, что у молоди азовского судака закладка годового кольца приходится на весну, у половозрелых особей - на вторую половину лета. У молоди леща годовое кольцо закладывается весной, у рыб старших возрастов - осенью. Следовательно, закладка годового кольца определяется не только температурными колебаниями и

интенсивностью питания, но и наследственными факторами.

У неполовозрелых и половозрелых рыб линейный рост тела по времени не совпадает. Молодь начинает расти с весны, в то время как половозрелые рыбы первую половину вегетационного периода накапливают питательные вещества. Образование годового кольца есть результат взаимодействия факторов внешней среды с обменными процессами организма рыбы посредством нейрогуморальных регулирующих механизмов. Это соображение подтверждает и то, что годовые кольца отмечены у рыб в тропическом поясе, где сезонные колебания температуры воды и колебания доступности пищи отсутствуют. Тем не менее многие жизненные функции тропических рыб цикличны. Для них характерны циркадные, лунные и годовые циклы.



*Рис. 4.7. Изменение размеров тела и чешуи в процессе роста рыбы (прямолинейная зависимость)*

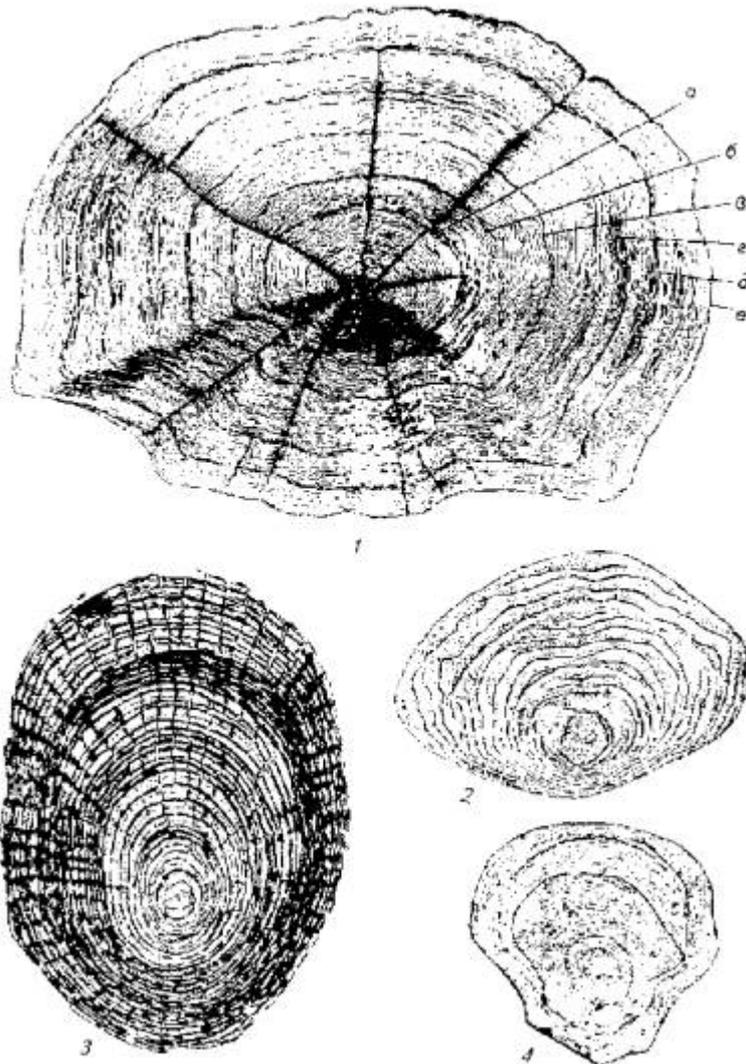


Рис. 4.8. Годичные кольца на чешуе рыб:

1-вобла; 2 -пресноводная колюшка; 3-треска; 4-лосось; а, б, в,-годичные; г, д - добавочные кольца; е - край чешуи

## §19. ВОЗРАСТ РЫБ

Возраст рыб можно определить по количеству концентрических колец на чешуе.

А. Левенгук (1684) первым обратил внимание на соответствие числа колец на чешуе количеству прожитых рыбой лет. Методика подсчета колец довольно проста. Для определения возраста обычно используется чешуя с участка у основания первого спинного плавника.

Чешую промывают в растворе нашатыря, протирают, зажимают между двумя предметными стеклами и просматривают под лупой или при малом увеличении микроскопа. (Мелкую чешую перед просмотром целесообразно смазать глицерином.)

Часто между годовыми кольцами просматриваются добавочные кольца, происхождение которых связывают с нерестом (лососи, сельди) или изменением интенсивности питания (карповые рыбы). Добавочные кольца выражены не по всей длине, а лишь с какой-то одной стороны чешуи.

Следует признать, что не все виды рыб имеют чешую с ясно различимыми годовыми кольцами. Поэтому для уточнения результата подсчета количества годовых колец используют годовые кольца костей. Для этой цели подходят различные кости: у окуней - жаберная крышка, у осетровых - лучи грудных плавников, у судака и сома - лучи спинного или анального плавника (рис. 4.9).

Возраст многих морских рыб Удобнее определять по годовым кольцам на отолитах (камбала, нототения, треска). В этих случаях производят поперечный распил костей или делают шлифы. Годовые кольца рассматривают под лупой (шлифы лучей - под микроскопом), при необходимости для большей четкости препараты смазывают глицерином или смачивают водой.

Трактовка полученных результатов может быть затруднительной или неоднозначной. Поэтому для рыб обитающих в

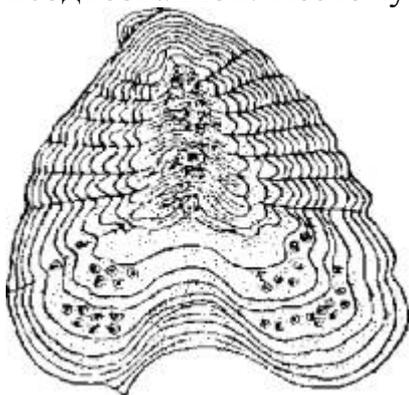


Рис. 4.9. Годовые кольца на спице луча рыб, грудного плавника севрюги водоемах средних и высоких широт, приняты определенная терминология и специальные обозначения для характеристики возраста рыб по годовым кольцам. Количество колец на чешуе (костях, лучах, отолитах) и календарный возраст рыб увязаны следующим образом:

Число колец	Обозначение	Термин
Нет	0+	Сеголеток

Одно	1	Годовик
Одно	1+	Двухлеток
Два	2	Двухгодовик
Два	2+	Трехлеток
Три	3	Трехгодовик
и т.д.		

Движение следует рассматривать как важнейшее свойство всего живого. На субклеточном уровне наравне с раздражимостью клетки оно является отличительным признаком жизни. Однако движение в микромире характерно как для растений, так и для животных. Движение многоклеточных структур при помощи специализированных клеток и тканей (мышечных) является отличительной особенностью животных организмов. Появление способности к движению обозначило новый этап эволюции. Возникновение поперечнополосатой мускулатуры у животных позволило им завоевать всю биосферу.

В эволюционном плане именно движение послужило поводом для возникновения нервной системы в животном мире. По мере усложнения двигательной активности животных происходило усложнение их нервной системы. В пределах любого класса как беспозвоночных, так и позвоночных животных уровень развития нервной системы отражает степень сложности двигательной активности. У позвоночных животных уровень развития опорно-двигательного аппарата коррелирует со сложностью строения нервной системы и определяет сложность поведенческих реакций, обеспечивающих питание, расселение, размножение, освоение новых территорий, внутри- и межвидовых отношений.

С усложнением движения связан эволюционный прогресс. Животные, по каким-то причинам утратившие подвижность (например, паразиты), представляют собой тупиковую ветвь эволюционного дерева. Все крупнейшие эволюционные изменения связаны с совершенствованием двигательной функции. Такие ароморфозы, как выход из водной среды на сушу, легочное дыхание, внутреннее оплодотворение, вскармливание новорожденных, обусловлены прогрессивным развитием функции движения.

Движение позволяет животным эффективно приспосабливаться к изменению внешней среды, т. е. сохранить свою жизнеспособность, сберечь популяцию и вид в целом. В основе приспособляемости организма лежат два двигательных процесса: уклонение (защита) от неблагоприятного фактора или изменение самого себя. В первом случае животное использует опорно-двигательный аппарат (уклоняется от опасности, находит пищу, строит убежище). Во втором случае животное адаптирует свой организм: усиливает кровообращение, повышает частоту дыхания, усиливает (сокращает) теплоотдачу и т. д. Однако в обоих случаях исполнительными органами выступают структуры, включающие сократительные элементы.

## **§20. ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ**

Морфологическую основу движения образует опорно-двигательный аппарат. Собственно движителем выступают мышцы. Именно в мышце происходит трансформация химической энергии АТФ в механическую энергию. Однако мышце для сокращения и производства движения нужна точка опоры. Такими точками

опоры для многочисленных мышц рыбы выступают кости скелета. Скелет выполняет и формообразующую функцию (рис. 5.1).

Строение скелета рыб (рис. 5.2). По многообразию форм тела рыб можно судить и о сложности строения их скелета (рис. 5.2). Особенностью рыб является то, что многие из них имеют как традиционный для всех позвоночных животных внутренний, так и наружный скелет. Последний можно рассматривать как признак эволюционного застоя. У костистых рыб наружный скелет представляет только чешуя. Однако у осетровых рыб наружный скелет довольно хорошо развит.

Собственно чешуя у них присутствует лишь на хвостовом стебле, а туловищная часть и голова несут на себе костные образования - жучки, бляшки, колючки и шипы, доставшиеся современным рыбам от их предков - панцирных рыб.

У рыб требования к жесткости и прочности костей ниже, чем у наземных позвоночных. Следует отметить, что и относительная масса костей у рыб в 2 раза меньше. Размеры скелета костистых рыб меняются пропорционально массе тела.

Эта зависимость может быть описана уравнением регрессии:

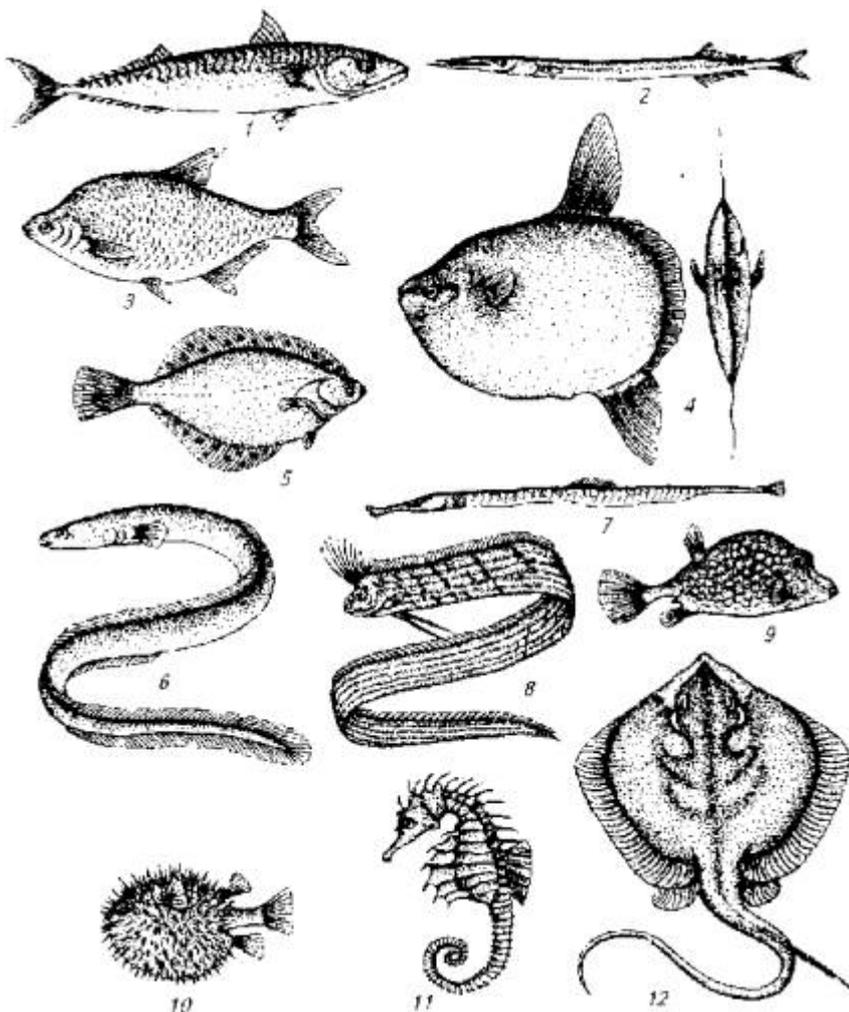
$$M_{\text{ск}} = 0,033 M_{\text{тела}}^{1,03},$$

где  $M_{\text{ск}}$  - масса скелета, г;  $M_{\text{тела}}$  - масса тела, г.

Меньшая масса костей для водных животных очень важна, Имея большой удельный вес, костная ткань существенно влияет на плавучесть тела водных животных.

Поэтому даже вторично водные животные (китообразные) в процессе своей адаптации к водной среде получили нейтральную плавучесть в значительной степени благодаря облегчению скелета.

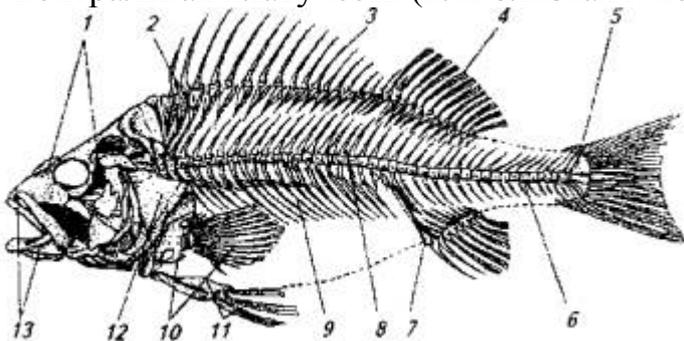
Практически отсутствующая гравитация в водной среде объясняет существенные различия и в строении отдельных костей рыб. Так, у рыб нет трубчатых костей, которые отличаются большой прочностью. На растяжение они выдерживают силу  $170 \text{ мН/м}^2$ , а на сжатие еще больше -  $280 \text{ мН/м}^2$ .



*Рис. 5.1. Форма тела рыб:*

*1-скумбрия; 2-сарган; 3-леш; 4-луна-рыба; 5-камбала; 6-угорь; 7-морская игла; 8-сельдяной король; 9-кузовок; 10- рыба-ёж; 11- морской конек; 12-скат*

В воде подобных нагрузок не существует: рыбий скелет не выполняет функцию поддержания тела, как у наземных позвоночных. Их тело поддерживает сама вода: у рыб нейтральная плавучесть (или близкая к нейтральной).



*Рис. 5.2. Скелет рыбы (окуня):*

*1 - кости черепа; 2-4, 7, 10, 11 - кости плавников; 5- уrostиль; 6-хвостовые позвонки; 8 - туловищные позвонки; 9- ребра; 12- жаберные крышки; 13- верхняя и нижняя челюсти*

Рыбьи кости лишены и губчатого вещества, заполняемого у наземных животных красным костным мозгом. Последний у рыб отсутствует, а функцию кроветворения выполняют другие органы.

Рыбьи кости являются упругими и эластичными, однако не очень прочными структурами. Кость имеет хорошо развитую органическую матрицу и минеральную часть. Первая образована эластиновыми и коллагеновыми волокнами и придает костям определенную форму и эластические свойства. Минеральные компоненты

обеспечивают нужную прочность и жесткость костных образований.

Степень минерализации костей рыб (костистых) колеблется в широких пределах: от 20 % у молодых до 60 % у старых особей, причем наиболее активно минерализация скелета происходит у рыб на первом году жизни (табл. 5.1).

### 5.1. Зависимость общей минерализации костей сеголетков карпа от интенсивности их роста, % золы в сухом веществе жаберной крышки

Сеголетки	Масса рыбы, г				
		5,2	15,8	27,4	34,7
Чешуйчатый карп	23,7	33,9	48,5	54,6	56,7
Голый карп	24,1	36,0	50,0	55,3	56,2

Примечание. Средние данные по трем водоемам Московской, Смоленской областей и Ставропольского края {октябрь 1983 г.}.

Кроме возраста на минерализацию костей влияет видовая принадлежность. У одновозрастных особей карпа, плотвы, окуня и сома из одного водоема различия в степени минерализации жаберной крышки достигают 15 %.

Степень минерализации воды (58-260 мг/л) и характер питания (включая 30-дневное голодание) не влияют на уровень золы в костях рыб. Однако темп роста существенно влияет на этот показатель. Сеголетки карпа, выращенные в одних и тех же условиях, но различающиеся по массе тела, имеют большие различия в степени минерализации костной ткани.

Элементный состав костной золы менее стабилен по сравнению с общей минерализацией и изменяется под влиянием условий содержания рыбы. Для сеголетков карпа разных породных линий (голый, зеркальный, линейный и чешуйчатый) можно привести следующие усредненные характеристики макро- и микроминерального состава костной ткани (табл. 5.2).

### 5.2. Содержание макро-(%) и микроэлементов (мг%) в костной золе сеголетков карпа

Зола	Ca	P	Ca:P	Mg	Cu	Mn	Zn	Fe
45,3	75,0	9,3	8	0,220	2,41	11,39	78,57	16,75

Содержание кальция в сумме макроэлементов велико, однако подвержено большим изменениям, так как кости представляют собой депо этого элемента. В экстремальных условиях уровень кальция в скелете может уменьшаться на 30-35 % без губительных последствий.

Значительная доля минеральных образований кости представлена соединениями фосфора, входящими в состав гидроксиапатита. Содержание фосфора в костях рыб в 2 раза ниже по сравнению с наземными животными, но довольно стабильно (около 10 %). Соотношение Ca : P в костях сеголетков карпа составляет примерно 2,7 : 1. Магний в составе кристаллов гидроксиапатита обеспечивает прочность костной ткани наземных животных. У рыб требования к прочности костей иные, поэтому уровень магния в костях невысок (220 мг% вместо 1500 мг% у наземных животных). У рыб больше и соотношение Ca: Mg (114: 1 у сеголетков карпа и 50 :1 у наземных домашних животных).

Микроминеральный состав костей не отличается единообразием. На него влияют многие факторы (питание, возраст, видовая принадлежность). Однако главным фактором следует считать алиментарный. Соотношение же отдельных

микроэлементов в костной ткани при стабильных условиях выращивания рыбы более постоянно. Так, больше всего в костях цинка (60-100 мг% на золу), второе место занимает железо (15-20 мг%), далее марганец (7- 16 мг%) и медь (1-5 мг%). Интересно, что концентрация железа в воде не влияет на накопление элемента в скелете.

Концентрация тяжелых металлов в костях напрямую определяются их распространенностью во внешней среде. Интенсивность аккумуляции тяжелых металлов выше у молоди. Концентрация стронция ( $Sr^{90}$ ) в костях ушастого окуня и тиляпии может превышать его уровень в воде в 10 раз. У тиляпии уже через 2 дня после содержания ее в радиоактивной воде уровень радиации костей достигает уровня радиации воды. Через 2 мес концентрация стронция в скелете тиляпии в 6 раз превышала таковую в воде. Причем насколько легко тяжелые металлы проникают в костную ткань рыб, настолько же медленно ее покидают. Стронций остается в скелете рыб десятилетиями даже при условии содержания рыбы в свободной от этого элемента среде.

Скелет костистых рыб принято делить на осевой и периферический (см. рис. 5.2). Осевой скелет включает в себя позвоночный столб (туловищная и хвостовая части), ребра и кости головы. Количество позвонков у разных видов неодинаково и колеблется от 17 у луны-рыбы до 114 у речного угря. У хрящевой рыбы - морской лисицы - количество позвонков достигает 365. Первые четыре туловищных позвонка могут быть трансформированы в так называемый Веберов аппарат. Позвонки туловищной и хвостовой частей неодинаковы по строению. Туловищный позвонок имеет тело, верхний остистый отросток и два нижних остистых отростка. У основания верхнего остистого отростка и верхнего края тела позвонка находится невральная дуга. Внизу справа и слева от туловищных позвонков отходят ребра, которые соединены с позвонками подвижно.

Позвонки хвостового стебля отличаются тем, что их нижние остистые отростки, срастаясь, формируют гемальную дугу и непарный гемальный отросток. К тому же в хвостовой части отсутствуют реберные кости.

Между телами позвонков располагаются прослойки студенистой массы - остатки хорды, которые обеспечивают эластичность и упругость позвоночного столба. Таким образом, позвоночник не представляет собой единой кости. Он имеет вид цепочки, состоящей из жестких элементов - позвонков и эластичных дисков. Позвонки соединены между собой подвижно при помощи эластических связок. Такая конструкция позвоночного столба обеспечивает большую подвижность и упругость позвоночника в горизонтальной плоскости. Для рыб это очень важно, так как поступательное движение рыб достигается благодаря S-образным изгибам туловища и хвостового стебля.

Скелет головы имеет сложное строение и объединяет более 50 в основном парных костей (рис. 5.3). Он включает в себя кости черепа и висцеральную часть головы (кости верхней и нижней челюстей, 5 пар жаберных дуг и 4 кости жаберных крышек).

Периферический скелет представляют кости непарных плавников, кости поясов парных плавников, а также мускульные косточки. Основу непарных спинного и анального плавников составляют радиалии, к которым крепятся лучи плавников.

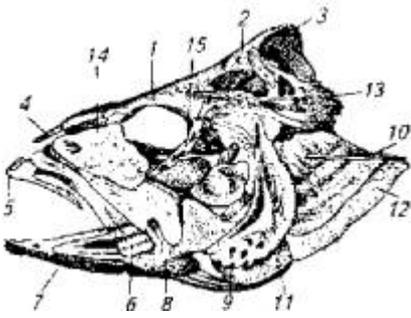


Рис. 5.3. Основные кости головы окуня:

1 - лобная; 2- теменная; 3- верхнезатылочная; 4- носовая; 5 - предчелюстная; 6 - верхнечелюстная; 7- зубная; 8- суставная; 9 - предкрышка; 10- крышка; 11 - межкрышка- 12- подкрышка; 13- задневисочная; 14- предглазничная; 15- глазничные кости

Парные плавники (рис. 5.4) - грудные и брюшные - имеют собственный скелет, который представлен костями свободного плавника и костями соответствующего пояса (плечевого или тазового). Плечевой пояс костистых рыб состоит из лопатки, коракоида, трех костей клейтрума и задневисочной кости. Задневисочная кость является элементом черепа и поэтому придает плечевому поясу прочность и относительную неподвижность, которая усиливается неподвижным соединением клейтрумов правой и левой половин тела.

Тазовый пояс (пояс брюшных плавников) с осевым скелетом жестко не связан. Он состоит из двух (правой и левой) треугольных костей, к которым крепятся плавники. Костная основа грудных и брюшных плавников неодинакова. В состав грудных плавников входит три типа костных образований: базалии, множественные радиалии и плавниковые лучи.

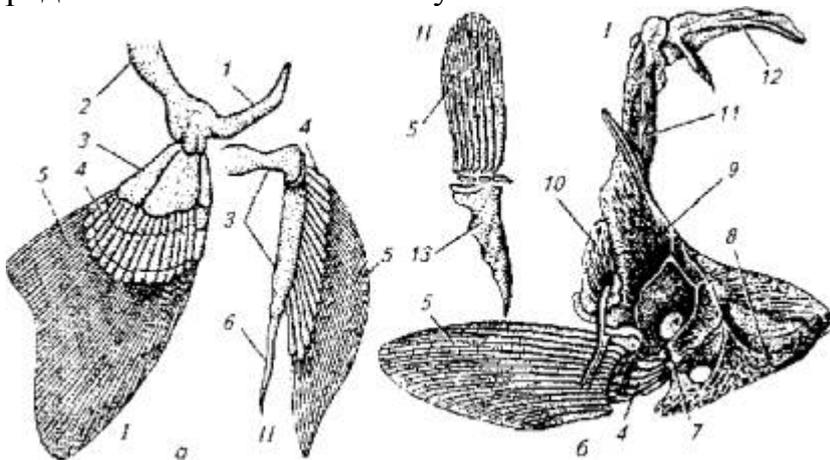


Рис. 5.4. Кости парных плавников и их поясов:

а-хрящевая рыба- б-костистая рыба; I-грудной плавнике плечевым поясом; II - брюшной плавник с тазовым поясом; 1 - лопаточный отдел; 2- коракоидный отдел; 3-базалии; 4-радиалии; 5 -лучи плавников; 6- птеригоподии; 7-лопатка; 8- коракоид; 9-клерум; 10-задний клейтрум; 11 -надклейтрум; 12-задневисочная кость; 13- тазовая кость

В брюшных плавниках костистых рыб радиалии, как правило, отсутствуют. Следует подчеркнуть, что в целом опорная часть грудных плавников более совершенна. Они имеют и более развитую мышечную систему. Именно поэтому грудные плавники обеспечивают сложные поведенческие акты, о чем будет сказано отдельно

## §21. МЫШЦЫ РЫБ

В организме рыб имеется три типа мышечной ткани: скелетная, гладкая и сердечная.

Помимо топографии они различаются морфофункциональными свойствами. В этой главе обсуждаются физиологические особенности первых двух типов мышечной ткани рыб. Свойства сердечной мышцы рассматриваются в главе, посвященной кровообращению.

Скелетные мышцы обеспечивают сложные локомоторные реакции рыб в воде: поиск и потребление пищи, оборона или нападение, ритуальные движения во время нереста, миграции рыб и т. д.

Существенное влияние на характер движений рыбы оказывает форма ее тела (см. рис. 5.1). Она отражает этолого-экологические особенности рыб. Пелагические быстрые рыбы (скумбрия, тунец) имеют торпедообразное тело. У донных рыб (камбала, скаты) чаще всего уплощенное тело. Удлиненное тело облегчает передвижение по грунту или даже по суше (угорь) или обеспечивает проникновение в расщелины между камнями или норы (вьюн, мурена).

Перемещение в пространстве рыбы осуществляют за счет сокращения или туловищной мускулатуры (рис. 5.5), или мышц грудных плавников (рис. 5.6).

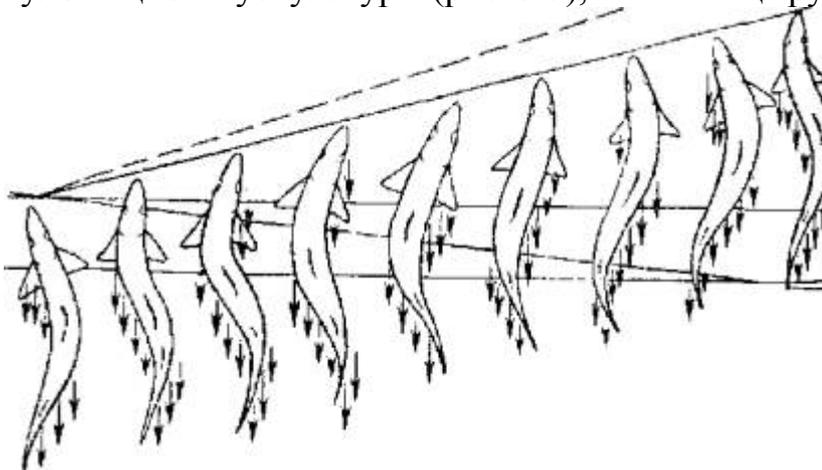


Рис. 5.5. Локомоторная волна туловища и хвостового стебля

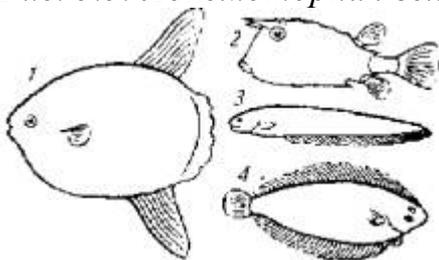


Рис. 5.6. Примеры движения рыбы при помощи мышц плавников:

1 - луна-рыба; 2 - кузовок; 3 - электрический угорь; 4 - камбала

В первом случае рыбы отталкиваются туловищем, хвостовым стеблем и хвостовым плавником от воды. В результате изгибания и разгибания туловища в горизонтальной

плоскости возникает локомоторная волна. Такой механизм внешней кинематики лежит в основе движения большинства активных рыб. Этот тип движения имеет две разновидности: угревидную и скумбриевидную.

У рыб с удлиненным телом (угорь, вьюн, мурена) количество изгибов тела может быть больше одного. У рыб с вытянутым телом длина локомоторной волны все время остается постоянной: амплитуда колебаний тела от головы к хвосту не возрастает. Угревидный тип движения обеспечивает невысокие скорости перемещения, однако дает преимущества в энергетике, поскольку является более экономичным.

Известно, что самые быстрые пловцы (тунцы), развивающие скорость свыше 100 км/ч, имеют укороченное торпедообразное тело с хорошо дифференцированным

хвостовым плавником. Такая форма тела обеспечивает рыбе минимальное гидродинамическое сопротивление, что существенно при высоких скоростях движения. Особо следует подчеркнуть роль хвостового плавника при скумбриевидном движении. Примерно 40 % мощности обеспечивают хвостовой стебель и плавник. Высокий и узкий хвостовой плавник тунцов и скумбрий способствует развитию больших скоростей плавания. Локомоторная волна от головы к хвостовому плавнику возрастает.

Кроме того, хвостовой плавник обеспечивает высокую маневренность рыбе на большой скорости. Так, карась при помощи хвостового плавника легко совершает поворот на 90° за одно движение хвоста. При удалении хвостового плавника для выполнения этого же маневра рыбе требуется уже несколько взмахов хвоста. У многих рыб хвостовой плавник создает определенную подъемную силу, что важно при их отрицательной плавучести.

## **§22. МЕТАМЕРИЯ СКЕЛЕТНОЙ МУСКУЛАТУРЫ**

Расположение скелетной мускулатуры у рыб носит сегментарный характер.

Количество мышечных сегментов соответствует числу позвонков и колеблется (в зависимости от видовой принадлежности) от 25 до 100 сегментов и более.

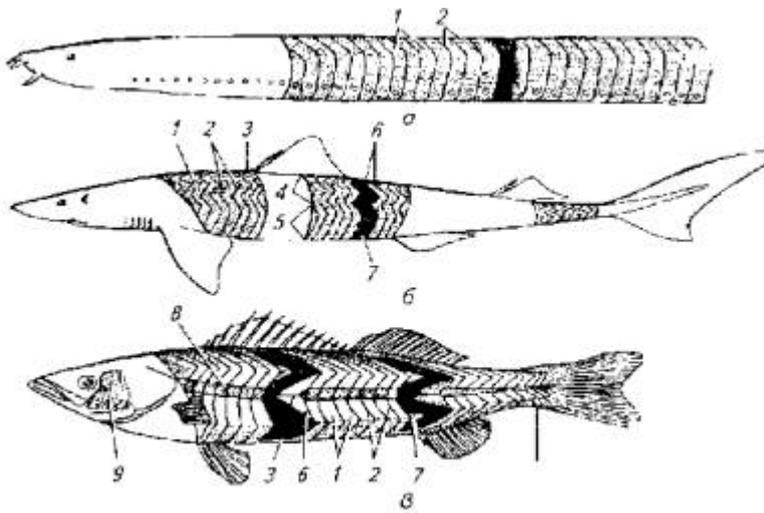
Отдельный мышечный сегмент у рыб принято называть миомером. В пределах одного миомера мышечные волокна расположены в краниально-каудальном направлении. Два соседних миомера разделяет миосепт - соединительнотканый сегмент, закрепленный на скелете рыбы.

Отдельное мышечное волокно в составе миомера прикрепляется к костям скелета при помощи миосептов, Миосепты у рыб выполняют функцию, аналогичную мышечным сухожилиям у высших позвоночных животных. Следует отметить, что скелетная мускулатура рыб лишена проприорецепторов - мышечных веретен.

Однако соединительнотканые элементы мышц, включая миосепты, имеют нервные окончания, играющие роль тензорецепторов. Таким образом, обратная связь локомоторных центров с мышцами осуществляется посредством миосептальных проприорецепторов, степень возбуждения которых прямо пропорциональна степени возбуждения (сокращения) скелетных мышц.

С другой стороны, миосепты можно рассматривать как соединительные мостики между мышечными волокнами соседних миомеров. В единичный локомоторный акт вовлекается одновременно несколько соседних миомеров, что создает достаточное усилие для изгиба позвоночного столба. Чем больше миомеров возбуждается, тем больший изгиб совершает позвоночный столб и тем большее толчковое усилие создает хвостовой стебель.

Объемная геометрия отдельного миомера костистых рыб имеет довольно замысловатый вид. Только у бесчерепных рыб миомер можно рассматривать как более или менее правильный сегмент тела поперечной ориентации (рис. 5.7).



120

Рис. 5.7. Метамерия тела рыб:

а - круглоротые; б - пластинчатожаберные; в - вышние костистые рыбы; 1 и 2 - миомеры; 3 - миосепты; 4 - спинная мускулатура; 5 - латеральная мускулатура; 6 и 7 - мышечные конусы; 8 и 9 - красные мышцы; 10 - мускулатура хвостового плавника

У пластинчатожаберных рыб миомер уже 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. Острые углы зигзагов миомеров формируют так называемые мышечные конусы, в состав которых попадают мышечные волокна (слои) от 4-6 соседних миомеров. Усложнение геометрии миомера, очевидно, обеспечивает преимущества в скорости и выносливости. Самая сложная метамерия тела обнаружена у активных пловцов - тунца и акул, у которых количество мышечных слоев в мышечных конусах достигает 20.

Скелетная мускулатура рыб морфологически и функционально разнородна. В ней различают красные (темные) и белые (светлые) мышцы (табл. 5.3).

### 5.3. Характеристика красных и белых мышц

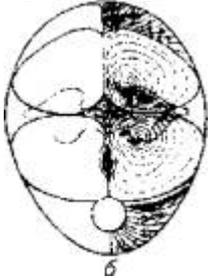
Красные мышцы	Белые мышцы
Обеспечивают медленные движения рыб	Обеспечивают быстрые движения рыб
Преобладание анаэробных процессов	Преобладание аэробных процессов
Богаты гликогеном	Гликогена в 2 раза меньше, чем в красных мышцах
Функциональные нагрузки влияют на уровень гликогена незначительно	Резкое падение уровня гликогена при быстром плавании
Богаты жиром	Небольшое содержание жира (20 % содержания жира в красных мышцах)
Богаты миоглобином	Миоглобин отсутствует

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.

Лишь у видов, использующих для движения грудные плавники, красная мускулатура локализована в непосредственной близости от плавников и жаберных крышек. У активных пловцов (например, тунца) красные мышцы пронизывают всю толщу белых мышц и достигают позвоночного столба (рис. 5.8).

Темный цвет мускулатуре придают железосодержащие белки. Мышечные волокна содержат большое количество миоглобина и цитохромов. Кроме того, темная мускулатура имеет обильную васкуляризацию. В состоянии покоя кровоток в красных мышцах в 3 раза превышает таковой в белых мышцах. При возбуждении приток крови к темным мышцам многократно возрастает.



*Рис. 5.8. Топография красной мускулатуры на поперечном разрезе тела тунца*  
Функционально красная мускулатура также выделяется. Она обеспечивает медленную, но продолжительную работу. Красные мышцы меньше утомляются и быстрее восстанавливаются при интенсивных нагрузках. Именно в такого рода мышечной деятельности испытывают повышенную потребность активные пелагические рыбы - тунцы и макрели, покрывающие за сутки расстояния в сотни и тысячи километров.

В качестве источника энергии красные мышцы используют жирные кислоты и кетонные тела, что возможно лишь при наличии кислорода. 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, т. е. волокнами малого диаметра. 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. Как для светлых, так и для красных мышц характерны тетанические сокращения, что определено природой электрического импульса, поступающего по аксону мотонейрона, - спайк с частотой 30- 50 Гц. Иннервация светлых мышц осуществляется за счет быстрых (миелинизированных) нервных волокон большого диаметра. Каждое мышечное волокно у костистых рыб имеет несколько нервно-мышечных синапсов.

Кровоснабжение светлых мышц не такое интенсивное, как красных. В качестве источника энергии светлые мышцы используют глюкозу. Тот факт, что в возбужденных светлых мышцах всегда присутствует молочная кислота, свидетельствует о приоритете гликолиза в процессе мышечного сокращения. Приверженность светлых мышц к анаэробному использованию энергии глюкозы подчеркивает и высокая активность ферментов анаэробного цикла в светлых

мышцах рыб. Известно, что гликолиз - неэф-фективный путь использования энергии по сравнению с окислительным фосфорилированием. В данном случае природа приносит в жертву энергетическую экономию для получения выигрыша в скорости мышечного сокращения.

Клетка мышечной ткани (мышечное волокно) имеет специфическое строение. Снаружи она покрыта особой мембранной оболочкой - сарколеммой, а ее протоплазма (саркоплазма) наряду с традиционными цитозольными структурами включает в себя особые органеллы - миофибриллы, Миофибрилла является структурным элементом мышечного волокна, обеспечивающим укорочение (сокращение) (рис. 5.9).

При световом микроскопировании миофибрилл видна их поперечная исчерченность из-за разницы в светопреломлении входящих в их состав белков - актина и миозина. В состав миофибрилл входят толстые и тонкие протофибриллы. Тонкие актиновые протофибриллы образуют так называемые изотропные диски (I-диски). В средней части изотропного диска расположена Z-пластина.

Более толстые миозиновые протофибриллы и заходящие своими концами актиновые нити образуют анизотропные диски (А-диски). В средней части анизотропных дисков тонких нитей нет, поэтому эту зону выделяют в самостоятельную H-зону. В области взаимного перекрытия в пределах А-диска актиновые и миозиновые нити соединены при помощи особых мостиков. Кроме того, актиновые нити закреплены на поперечных Z-пластинах (рис. 5.10).

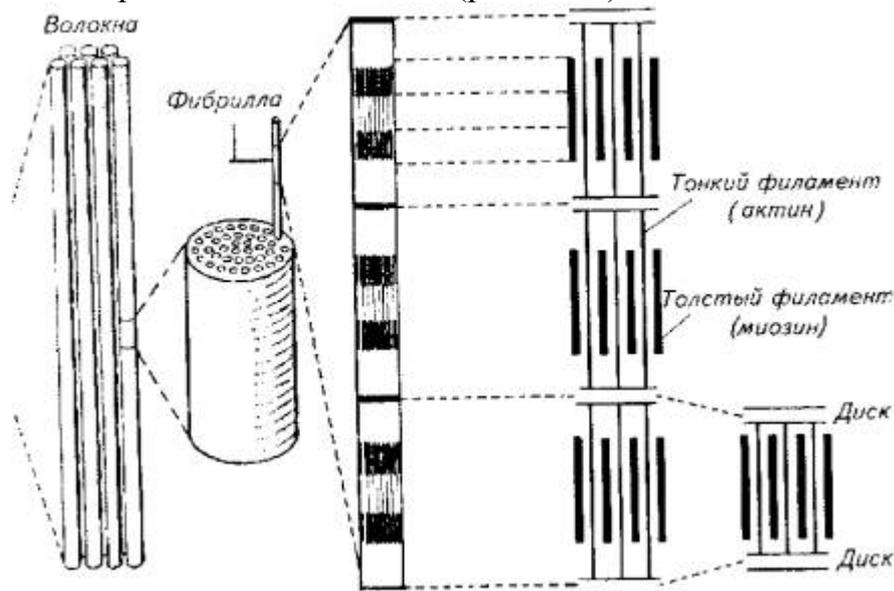


Рис. 5.9. Микроструктура скелетной мышцы

Исследования позволили выявить в составе тонких актиновых нитей и элементы другого белка - миозина (в виде тропомиозина).

Участок миофибриллы между двумя Z-пластинами называют саркомером.

Количество и соотношение толстых и тонких протофибрилл колеблется не только у разных видов рыб, но и в разных мышцах у одной особи. Быстрые мышцы имеют большее количество нитей и меньше саркоплазмы. В медленных мышцах больше саркоплазмы.

Помимо нитевидных структур - миофибрилл и протофибрилл, в составе мышечного волокна скелетных мышц выделяется хорошо развитая тубулярная система - сеть каналов и трубочек. Подсчитано, что общая поверхность мембран тубулярной системы в 10 раз превышает площадь наружной мембраны мышечного волокна. Сарколемма образует разветвленные выпячивания, проникающие в область Z-

пластин. Их называют Т-канальцами. К Т-канальцам прилегает другая тубулярная система, которая относится к саркоплазматическому ретикулуму. Она образует сложную ячеистую сеть вокруг саркомера (рис. 5.11).

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-канальцев значительно меньше по сравнению с их объемом в быстрых мышцах.

Потенциал действия, возникающий на сарколемме при возбуждении мышцы, передается по Т-канальцам, а затем по каналам саркоплазматического ретикулума достигает непосредственно протофибрилярного аппарата.

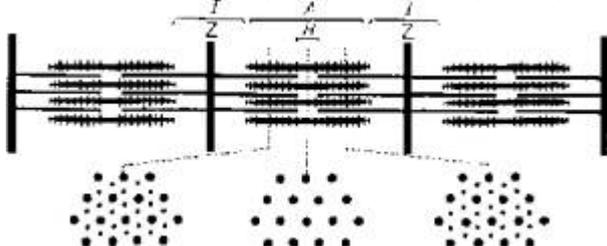


Рис. 5.10. Взаимное расположение актиновых и миозиновых протофибрилл

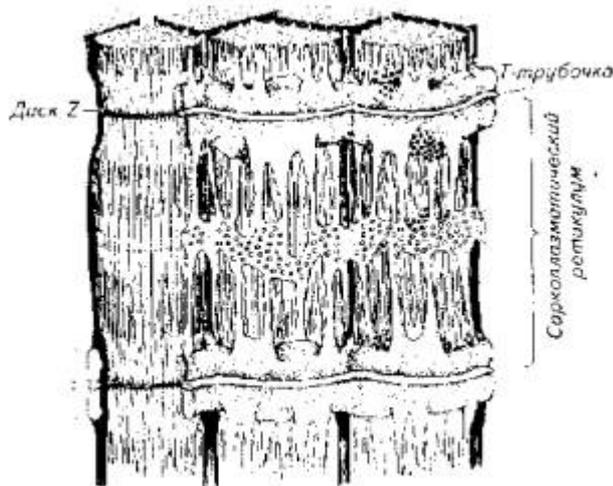


Рис. 5.11. Схема, иллюстрирующая расположение фибриллярных элементов и тубулярной сети мышечного волокна

В целом 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.

## §23. ГЛАДКИЕ МЫШЦЫ

Гладкие мышцы образуют стенки внутренних трубчатых органов. Микроструктура этого типа мышц не так однородна, как микроструктура скелетной мускулатуры. У них нет поперечной исчерченности, так как нет упорядоченности расположенных толстых и тонких протофибрилл. Во многих висцеральных мышцах толстых протофибрилл вообще нет. Однако при химическом анализе мышцы в них обязательно обнаруживается белок миозин. Считают, что в последнем случае сокращение мышечного волокна происходит за счет полимеризации молекул миозина.

В составе некоторых гладких мышц обнаружены очень толстые Темные протофибриллы сложного строения. Их основу составляет белок тропомиозин, а на

поверхности находится миозин.

Помимо специфики фибриллярного аппарата гладкие 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, Протофибриллярный аппарат имеет непосредственные зоны соприкосновения с сарколеммой.

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.

Гладкие мышцы способны к спонтанному возбуждению. Большинство висцеральных органов имеет интрамуральные нервные сплетения, которые обеспечивают высокую степень автономности трубчатых органов.

Гладкие мышцы в отличие от скелетных не чувствительны к электрической стимуляции и очень чувствительны к механическому раздражению (например, растяжению). Отличаются гладкие мышцы и своей высокой реактивностью по отношению к химическим раздражителям (ацетилхолин, норадреналин, окситоцин, соли калия, кальция, магния, иногда желчь, соляная кислота), что не свойственно поперечнополосатым мышцам.

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.

## **§24. МЕХАНИЗМ МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ**

События, развивающиеся на микроскопическом (субклеточном) уровне при возбуждении мышцы, выглядят следующим образом. Потенциал действия, возникающий в результате нервной или иной стимуляции на мембране мышечного волокна, в скелетных мышцах по Т-каналам достигает мембран цитоплазматического ретикулула. Мембрана последнего высвобождает ионизированный кальций, который, в свою очередь, активизирует процесс взаимодействия актиновых и миозиновых протофибрилл.

В гладких мышцах, лишенных тубулярной системы, высвобождение  $Ca^{++}$  происходит непосредственно в самой сарколемме. А так как сарколемма напрямую контактирует с актомиозиновым комплексом гладких мышц, то активизация сокращения гладких мышц также происходит под влиянием ионизированного кальция.

Интимный механизм взаимодействия актиновых и миозиновых структур до конца не расшифрован. Однако ясно, что в присутствии АТФ в поперечнополосатых мышцах при выбросе  $Ca^{++}$  начинается скольжение тонких и толстых протофибрилл относительно друг друга (рис. 5.12). Считается, что непосредственной причиной этого движения протофибрилл является активизация актомиозиновых мостиков, которые либо изменяют угол наклона, либо подвергаются торсионному скручиванию (рис. 5.12).

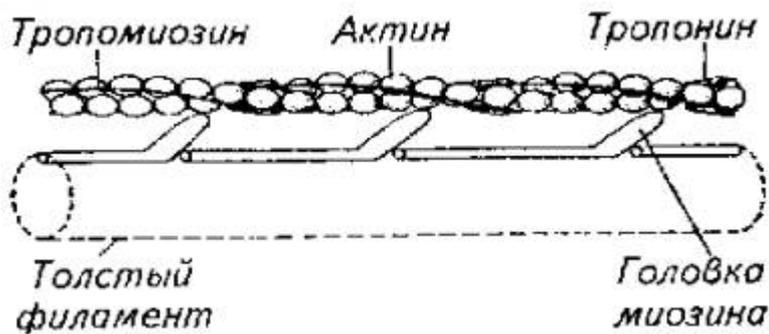


Рис. 5.12. Модель взаимодействия актиновой и миозиновой нитей

Установлена АТФ-азная зависимость конформационных изменений актомиозиновых мостиков. В отсутствие АТФ эти изменения невозможны, т. е. процесс скольжения протофибрилл не происходит.

Следует подчеркнуть исключительно важную роль ионов кальция в этом процессе, который не только влияет на конформационные изменения актомиозина, но и является активатором АТФ-азы. Более того, процесс расслабления мышцы зависит от  $\text{Ca}^{++}$ . Актиновые и миозиновые нити не возвращаются в исходное положение до тех пор, пока не произойдет обратное поглощение ионов кальция мембраной цитоплазматического ретикулума или мембраной сарколеммы (в гладких мышцах), причем это обратное движение кальция зависит от активности АТФ-азы соответствующего мембранного комплекса. Поэтому не только сокращение, но и расслабление мышцы протекает с затратами энергии.

Эксперименты показали, что АТФ-азную активность проявляет сам белок миозин. Он же при наличии АТФ способен соединяться с актином. Причем АТФ-азная часть миозина активируется актином. Однако белок тропонин в составе актиновой нити блокирует эту активность. И только выброс  $\text{Ca}^{++}$  снимает тормозящее действие тропонина. Поэтому тропонин-тропомиозиновую систему рассматривают как предохранительный механизм взаимодействия актиновых и миозиновых нитей в состоянии физиологического покоя.

Механизм укорочения гладкомышечного волокна менее понятен. Распространена точка зрения, согласно которой укорочение гладкомышечного волокна есть результат конформационного изменения актомиозинового комплекса. Белок актомиозин выделен из гладких мышц многих животных, включая рыб. По своим свойствам он близок к миозину млекопитающих. Как актиновая, так и миозиновая молекула имеют фибриллярную спиралевидную часть. Активизация актомиозина приводит к изменению конформации молекулы белка с соответствующим изменением его пространственного внутрицеллюлярного положения. Это и приводит к общему укорочению мышечного волокна, так как актомиозиновые структуры морфологически связаны с сарколеммой гладкомышечного волокна. Нервная регуляция гладкомышечной активности у рыб довольно специфична и заслуживает специального обсуждения. Влияние нервной системы на гладкие мышцы может быть как возбуждающим, так и тормозящим. Характер нервной стимуляции гладких мышц существенно зависит от гормонального статуса рыб и функционального состояния самого висцерального органа (например, степени наполнения желудка, мочеточников, стадии созревания половых клеток в ястыке и их наличия в матке или яйцеводе и т. д.).

Гладкая мускулатура иннервируется симпатическим и парасимпатическим отделами нервной системы. Кроме того, многие висцеральные органы (например, желудочно-кишечный тракт крупные сосуды) обладают собственной интрамуральной нервной

системой в виде нервных сплетений разной степени сложности.

Как правило, симпатические нервные волокна в качестве медиаторов выделяют норадреналин, а парасимпатические волокна - соответственно ацетилхолин. Однако исследования показали, что в составе парасимпатической системы есть адренергические, а в составе симпатической системы -холинергические волокна. Поэтому у рыб симпатическая и парасимпатическая нервные системы являются смешанными по функциональным признакам. У ацетилхолина имеется два типа рецепторов - мускариновые и никотиновые. Для норадреналина описано также два функциональных типа рецепторов, называемых  $\alpha$ - и  $\beta$ -рецепторами.

Стимуляция вагуса как представителя парасимпатической части нервной системы у рыб вызывает различные эффекты не только по отношению к различным физиологическим системам, но и в пределах одной системы. Так, у форели и других желудочных рыб вагус тормозит работу желудка. Возбуждающему эффекту желудок подвергается при стимуляции чревного нерва.

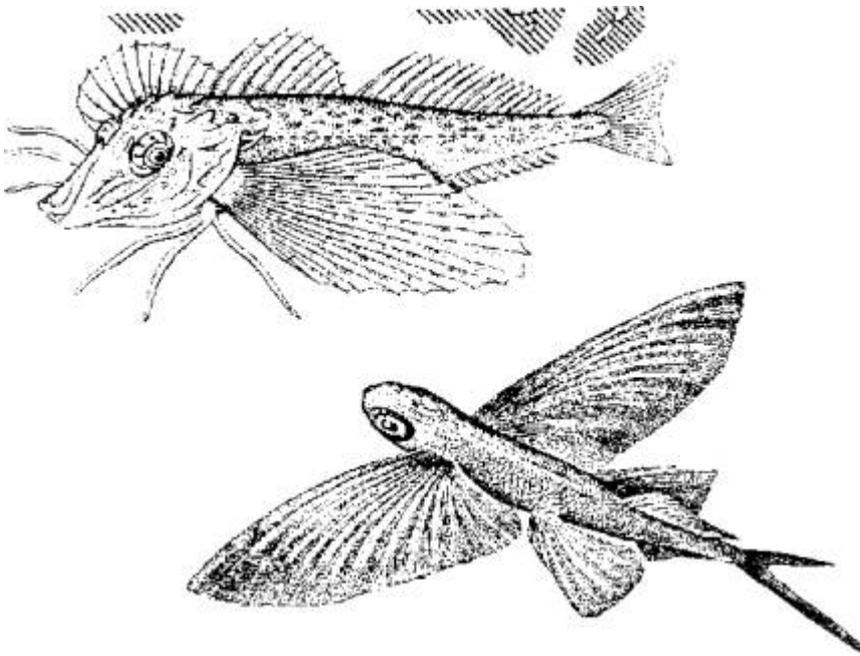
Далее желудка (кишечник) влияние симпатической и парасимпатической систем изменяется на прямо противоположное. Адренергические волокна и адреналин оказывают тормозящее действие, а холинергические волокна и ацетилхолин стимулируют перистальтику кишечника. Интересно и то, что ацетилхолин возбуждает все отделы кишечника у рыб. Адреналин же возбуждает только желудок и оказывает тормозящее действие на весь кишечник.

У некоторых рыб пищеварительная трубка содержит элементы поперечнополосатой мускулатуры. Например, у линя кишка покрыта своеобразным чехлом подобных мышц. Поэтому его кишечник одинаково отвечает как на электрическую, так и на гуморальную стимуляцию.

Кроме плавания и висцеральных функций мышцы обеспечивают и некоторые довольно специфичные движения рыб. Так, тайландский ходячий сом в составе грудных плавников имеет шипы-ходули, которыми он пользуется для переползания по суше из одного водоема в другой. Наличие таких ходуль и приспособленность к дыханию атмосферным воздухом (имеет хорошо развитую систему наджаберных полостей) позволяют этой рыбе преодолевать в период засухи довольно большие расстояния в поисках

Правда, при движении по суше (точнее сказать грязи, так как рыба для передвижения все-таки выбирает увлажненные места) сом использует не только грудные плавники-ходули, но и при вытянутом теле, извиваясь подобно змее, облегчает работу мышц плавников. Эта особенность тайландского сома позволила ему освоить большие территории на юге США, куда он случайно попал из Азии. Морской петух тригла (рис. 5.13) также ползает по дну, но при этом опирается сразу на три луча грудных плавников (отсюда и его название "тригла"). Интересно, что эти ходильные лучи у петуха обособлены от других и способны сгибаться. Кроме движения по дну видоизмененные лучи грудных плавников обеспечивают этой рыбе тактильную рецепцию.

В других случаях рыбы используют грудные плавники для планирования в воздухе. Так, летучие рыбы при испуге за счет броскового движения туловищных мышц, мышц хвостового стебля и интенсивной работы нижней лопастью хвостового плавника выскакивают из воды и пролетают в воздухе расстояния, позволяющие им избавиться от преследователей (рис. 5.14).



*Рис. 5.13. Морской петух использует лучи грудных плавников для "хождения" по дну. Рис. 5.14. Полет пальцекрыла*

На поверхности воды летучая рыба достаточно продолжительно работает хвостом, развивая большую тягу, позволяющую ей преодолеть силу притяжения. Скорость полета этих мелких рыб превышает скорость движения преследователей (тунцы, меч-рыба), а пролетаемые ими расстояния достигают нескольких сотен метров. Другие виды рыб, например пальцекрыл, могут не только парить, но и выполнять сложные маневры в воздухе. Пальцекрыл поднимается к поверхности воды и скользит по ней со скоростью 18м/с. Такую высокую скорость рыба приобретает благодаря зигзагообразным движениям хвостового плавника с гипертрофированной нижней лопастью (рис. 5.15).

Сильный удар хвоста поднимает рыбу в воздух на высоту 5-7 м. Пальцекрыл пролетает в воздухе до 200м, используя при этом и воздушные потоки. Рыба способна при необходимости изменить направление полета за счет движений хвостового плавника. У нее также отмечены колебательные движения грудных плавников.

Скорость полета пальцекрыла сопоставима со скоростью движения современных морских судов и нередко достигает 60- 70 км/ч,

Интересен механизм движений, приводящий в "боевое" положение колючки плавников таких рыб, как ерши, окуни, колюшки, сомы. Острые и крепкие колючки плавников этих рыб защищают их от хищников.

В случае опасности плавники расправляются, а колючки поднимаются перпендикулярно телу. При этом несколько увеличиваются границы тела рыбы. Проглотить или схватить такую рыбу может не каждый хищник, так как надавливание на колючки не приводит к их складыванию. Следовательно, хищник при захвате неизбежно травмирует ротовую полость. Вероятнее всего, в следующий раз хищник откажется от нападения на такую рыбу.



*Рис. 5.15. След на поверхности воды, оставляемый летучей рыбой при взлете*

Кроме того, расправленные плавники и торчащие колючки ложно увеличивают размеры рыбы, что также повышает ее шансы на выживание.

Важно отметить, что колюшкам и сомам не приходится прибегать к мышечной силе, так как колючки в "боевом" положении

удерживаются не мышцами, а при помощи особого механизма. (Рис. 5.16.)

В механизме фиксации колючки заложен принцип замка, который используется и другими животными (коленный сустав лошади, суставы нижних конечностей вороны и др.). Чем сильнее хищник давит на колючку, тем прочнее колючка фиксируется в замке, т.е. прочность замка возрастает за счет использования энергии хищника, а не потенциальной жертвы.

Опорой для колючки и ее замка служит особое образование из нескольких костей и мышц, формирующих шарнир (см. рис.5.16,///)

Шарнир запирается при помощи V-образной косточки, которая имеет прочные связки с колючкой и скелетом. При возбуждении рыбы мышцы 5 и 6 сокращаются, колючка поднимается, а кость 3 блокирует шарнир. В таком положении давление на колючку делает фиксацию шарнира только жестче.

Для опускания колючки необходимо, чтобы расслабились мышцы 5, 6 и 7, но сократилась мышца 8. На удержание колючки в поднятом состоянии расходуется минимум мышечных усилий, а для приведения в горизонтальное положение требуется сокращение всего одной мышцы 8.

Рыбы-брызгуны используют мышечный аппарат глотки, рта и жабр для выплевывания струи воды (рис. 5.17).

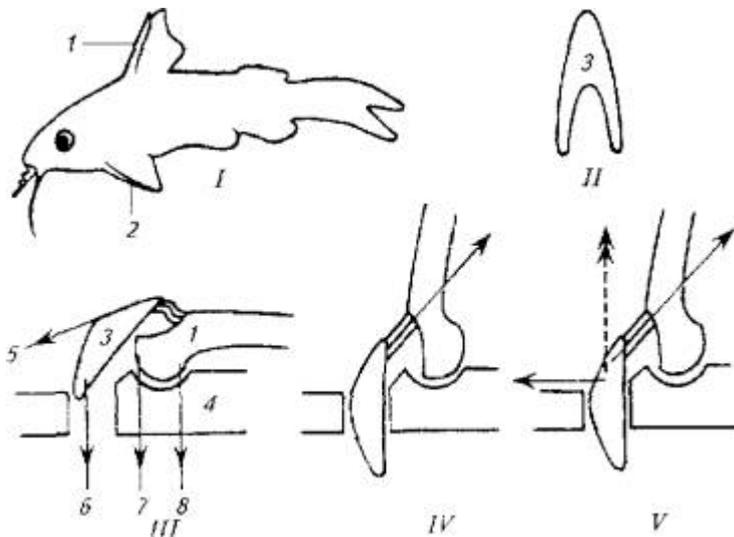


Рис. 5.16. Схема фиксации плавниковых колючек:

I- общий вид рыбы; III- IV- разные положения сочленения костей; 1 - колючка спинного плавника; 2- колючка грудного плавника; 3- опорный скелет; 4, II-V-образная косточка; 5-8- места прикрепления мышц



Рис. 5.17. Рыба-брызгун: охота на насекомых при помощи струи воды

Рыба-брызгун достигла большого совершенства в прицельной стрельбе по насекомым. При длине собственного тела не более 20 см рыба выбрасывает мощную струю воды, которая сбивает насекомых на расстоянии до 1,5 м от поверхности воды. Впечатляет и высокая результативность такой охоты. Промахи у этой рыбы - крайне редкое явление.

Все это разнообразие движений, наблюдаемое в классе рыб, обеспечивает сложная система опорно-двигательного аппарата и гладкомышечных образований, объединенных в единое целое при помощи нервной системы. Движения рыбы, в какой бы форме они ни проявлялись, осуществляют оперативное реагирование организма на изменения среды обитания с целью избежания опасности или адаптации к новым условиям.

## §25. СКОРОСТЬ ДВИЖЕНИЯ

Скорость плавания рыбы в воде пропорциональна частоте и амплитуде колебаний тела и хвоста и укладывается в рамки определенных математических уравнений.

Например, для карася, ельца и форели предельная скорость плавания  $v=(1/4)[L(3f^4)]$ ,

где L - длина тела; f- частота колебаний тела (хвоста).

Несмотря на то что вода является более плотной средой по сравнению с воздухом, рыбам удается достичь очень высоких скоростей (км/ч):

Рыба-меч 130

Голубой марлин 90

Голубой тунец 80

Терпуг 70

Голубая акула 60

Атлантический лосось 40

Естественно, что для обеспечения таких скоростей природа наделила рыб рядом морфологических, гидродинамических и метаболических приспособлений.

Поскольку предельные абсолютные скорости рыб зависят от их чиненных размеров, специалисты предлагают использовать для сопоставления скоростных возможностей рыб относительный показатель - коэффициент скорости:

Этот коэффициент характеризует скорость рыбы, равную числу ее корпусов (длин) в секунду. Тогда все виды рыб можно классифицировать, как минимум, шестью категориями (табл. 5.4). Понятно, что рыбы с одинаковыми максимальными скоростями движения, но с различной длиной тела согласно этой классификации могут относиться к разным категориям.

#### 5.4. Коэффициент скорости разных видов рыб

Категория	Вид рыб	Скоростная характеристика	Kv
1	Меч-рыба, тунцы	Очень быстро плавающие	70 и более
2	Скумбрия, лосось, акулы	Быстро плавающие	60-30
3	Кефаль, треска, сельди	Умеренно быстрые	30-20
4	Сазан, лещ, карп, плотва	Умеренно небыстрые	20-10
5	Бычки, сомы	Медленно плавающие	10-5
6	Луна-рыба, морской конек	Очень медленные	Менее 5

Рыбы, у которых изгибы тела затруднены, используют для передвижения плавники (см. рис. 5.13). Плавники совершают либо волнообразные (ундулярные), либо гребковые движения. При этом скат и морской конек используют грудные, угорь - анальный, а кузовок - хвостовой плавники.

Следует принимать во внимание и то, что многие виды рыб при относительно небольших крейсерских скоростях движения могут развивать высокую бросковую скорость (например, щука, акулы). При небольшой крейсерской скорости (1-4 L/C) во время скоротечного броска рыбы доводят скорость своего перемещения до 30-70 L/C.

Для уменьшения гидродинамического сопротивления рыбы применяют две тактические уловки. Во-первых, они сохраняют ламинарность обтекающего потока по всей длине тела от головы до хвостового плавника. Достигается это сглаживанием неровностей тела. У активных пловцов даже глаза могут быть закрыты жировыми веками, создающими своеобразные обтекатели. Все плавники, за исключением хвостового, прижимаются к телу, а у тунцов даже убираются в

специальные желоба и впадины тела.

Многие рыбы при движении с большими скоростями переходят на так называемое пассивное дыхание. При этом вода как бы самотеком проходит через ротовую полость и жабры. На выходе из жаберного аппарата вода не создает турбулентных завихрений как у малоподвижных видов при активном прокачивании воды через жабры, а ламинируется.

Снижение сопротивления достигается и за счет снижения трения тела о водную массу. Этому способствуют эластические свойства кожи, чешуя и кожная слизь. В опытах со щукой искусственное удаление слизи с ее тела повышало гидродинамическое сопротивление на 50%. Слизь выступает главным фактором ламинирования обтекающего тело водяного потока у таких рыб, как угри и сомы. Эти рыбы не отличаются высокой скоростью плавания, но способны на короткие броски с высокой стартовой скоростью, что требует ламинирования потока.

Однако у быстрых рыб - тунцов и акул - слизи на коже очень мало и кожа имеет шершавую, а не гладкую поверхность,

Подмечено, что размер и распределение чешуи по телу также связаны с гидродинамическими характеристиками рыбы. Наличие чешуи на туловище препятствует образованию складок кожи при мышечных сокращениях, т. е. сохраняет обтекаемость тела рыбы. Крупная чешуя обычна для малоподвижных рыб с коротким, но высоким телом. Мелкая чешуя характерна для рыб с вытянутым телом, совершающих угревидные движения. Лучшие пловцы среди рыб имеют среднюю и мелкую чешую, причем у последних чешуя может вообще отсутствовать в наиболее гибкой части хвостового стебля.

Следует признать, что способность рыб к снижению гидродинамического сопротивления до сих пор остается во многом загадочным явлением природы. Физические методы измерения сопротивления тел живых и мертвых рыб показали, что у живых рыб гидродинамическое сопротивление значительно ниже. Для поддержания скорости движения 4 Л/С живая рыба затрачивает энергии в 2 раза меньше ожидаемой расчетной величины. Предполагают, что решающая роль в преодолении гидродинамического сопротивления принадлежит особым свойствам живого тела - мышечным сокращениям и взаимодействиям кожных покровов с водяными потоками.

Кроме того, живые рыбы умело используют энергию вихревых потоков воды, возникающих при каждом резком изгибе тела. В интересных опытах М. V. Rosen рыб помещали в сосуд, заполненный водой и слоями молока. Оказалось, что при каждом движении тела или хвоста рыбы в области жабр возникают местные водовороты. Рыба движется вдоль дорожки ("дорожка Кармана"), состоящей из водяных завихрений. Тело рыбы получает дополнительную энергию ускорения при контакте с каждым завихрением, так как завихрение слегка подталкивает тело рыбы по оси движения. Это явление описано не только у рыб, но и у всех подвижных водных животных от насекомых до дельфинов. Особенно эффективно используются водяные вихри животными при движении в плотной стае.

Частота изгибов тела рыб, или ундуляция, довольно высока (табл. 5.5). Она в основном и определяет относительную скорость рыб. Чем чаще рыба совершает изгибы тела, тем большую скорость она развивает.

### 5.5. Максимальная ундуляция некоторых видов рыб

Вид рыб	Длина тела, см	Ундуляция, Гц
Тунец	100	30

Карп	25	10
Вьюн	20	10
Бычок	15	20
Гольян	7	15
Коллюшка	7	15
Хамса	12	30
Тиляпия	21	12

Физики добавляют к уже отмеченной способности рыб снижать гидродинамическое сопротивление еще и способность сохранять энергию при импульсном характере движения.

В соответствии с этим законом при волнообразном и импульсном движении тела в воде импульсный характер движущей силы распространяет в воде свое действие на движущееся тело и при расслаблении скелетной мускулатуры рыбы. Этот эффект дополняется вихревым потоком, возникающим позади рыбы.

Исследования показали некорректность сопоставления движения рыбы и неживых физических тел в воде. В физиологии известен так называемый "парадокс Грея". Еще в 30-е годы американский исследователь Дж. Грей при сопоставлении расчетных энергетических затрат, необходимых для движения в воде дельфина, с реальными затратами энергии животного обнаружил парадоксальное явление. Для движения со скоростью 40 км/ч дельфину длиной 180 см необходимо развить мощность не менее 2,5 л. с. Реально дельфин не способен развить мощность даже в 0,5 л. с.

Подобный парадокс обнаружен и у рыб. Например, лососи не обладают необходимыми энергетическими и мощностными ресурсами для нерестовых миграций. В действительности лосось при миграциях затрачивает энергии в несколько раз меньше по сравнению с идеальной физической (неживой) моделью. Коэффициент полезного действия энергетических затрат, расходуемых на двигательные усилия у рыб, в разных экспериментах оценивается 60-90%. Максимальный КПД зарегистрирован при скоростях движения от 1 до 8 Л/С. Удельная мощность, развивается при этом рыбой, составляет около 8 Вт/(кг о с). Интересно, что при быстром плавании или резком броске обмен энергии возрастает в 2-7 раз по сравнению со стандартным обменом на фоне большой кислородной задолженности. Величина кислородного долга оценивается в 45 % величины стандартного обмена и ликвидируется в течение нескольких часов относительного покоя.

Неожиданно высокая мощность скелетной мускулатуры рыб отчасти объясняется повышением температуры тела во время движения. Так, у тунцов разница между температурой воды и температурой тела составляет 5-13 °С. Однако, оставаясь пойкилотермными животными, рыбы проявляют большую зависимость от температуры окружающей среды. Показано, что максимальную скорость движения каждый вид рыбы проявляет в определенных температурных диапазонах.

Для нерки температурным оптимумом является температура воды 15 °С. Только при этой температуре она развивает крейсерскую скорость 5 Л/С в течение 1 ч движения. Как понижение температуры воды до 10 °С, так и ее повышение до 20 °С снижает скоростные возможности рыбы.

Подобная закономерность обнаружена и у других видов рыб - карася, пикши, нототении, но в другом температурном диапазоне, зачастую очень узком. Например, нототения наиболее активна при минус 1,8 °С и уже при 2 °С прекращает движение.

Влияние температуры окружающей среды на крейсерскую скорость рыб осуществляется через обмен веществ и изменение вязкости воды в зоне контакта с кожными покровами рыбы.

У рыб с хорошо выраженным бросковым характером двигательной активности несколько другие свойства. Бросковые скорости остаются высокими в широком диапазоне температур, что увязывают с некоторым прогревом мышц при броске. Двигательная активность рыбы зависит и от некоторых дополнительных факторов. Так, предельные скорости движения у большинства рыб с хорошим зрением достигаются лишь при достаточном уровне освещенности. Более того, у рыб при этом возникает потребность в зрительных ориентирах. Например, у верховки увеличение зрительных ориентиров с 0 до 50 на 1 м пути сопровождалось ростом линейной скорости движения с 32 до 47 см/с.

Влияет на скорость движения и гидрохимический состав воды. Так, снижение концентрации кислорода в воде с 2 до 1 мг/л сопровождалось снижением скорости движения с 3 до 1 L/С, т. е. в 3 раза. Еще большей чувствительностью к содержанию кислорода в воде отличается форель. Уменьшение концентрации кислорода в воде с 2,5 мг/л всего на 0,5 мг/л сопровождается четырехкратным падением крейсерской скорости рыбы.

Скорость и характер движения рыбы меняются при изменении солености, осмотического давления, содержания диоксида углерода в водной среде. Скорость движения зависит и от физиологического состояния рыбы. Так, критические скорости движения леща после нереста уменьшаются в 3-5 раз. Лососи с незрелыми половыми продуктами (1-3-я стадия зрелости) развивают большую скорость и проявляют большую выносливость, чем рыбы перед нерестом. Отмечены половые различия в скоростных возможностях рыб одного вида. Самцы развивают более высокую скорость по сравнению с самками. У стайных рыб изоляция отдельной особи меняет характер двигательной активности. При этом крейсерская скорость и выносливость уменьшаются, а бросковые скорости могут увеличиваться.

Известно и влияние сытости (голода), наличия (отсутствия) течений на двигательную активность рыб, причем эти влияния различны. Голодные рыбы более активны по сравнению с сытыми, однако предельные крейсерские скорости выше у сытых рыб.

## **Глава 6. КРОВЬ - ВНУТРЕННЯЯ СРЕДА ОРГАНИЗМА**

Кровь вместе с лимфой и межклеточной жидкостью составляет внутреннюю среду организма, т. е. среду, в которой функционируют клетки, ткани и органы. Чем стабильнее окружающая среда тем эффективнее действуют внутренние структуры организма, так как в основе их функционирования лежат биохимические процессы, контролируемые ферментными системами, которые, в свою очередь, имеют температурный оптимум и очень чувствительны к изменению рН и химического состава растворов. Контроль и поддержание постоянства внутренней среды - важнейшая функция нервной и гуморальной систем.

Гомеостаз обеспечивают многие (если не все) физиологические системы организма

рыб - органы выделения, дыхания, пищеварения, кровообращения и др. Механизм поддержания гомеостаза у рыб не так совершенен (из-за их эволюционного положения), как у теплокровных животных. Поэтому пределы изменения констант внутренней среды организма у рыб шире, чем у теплокровных животных.

Следует подчеркнуть, что кровь рыб имеет существенные физико-химические отличия. Общее количество крови в организме у рыб меньше, чем у теплокровных животных. Оно варьирует в зависимости от условий жизни, физиологического состояния, видовой принадлежности, возраста. Количество крови у костистых рыб составляет в среднем 2-3 % массы их тела. У малоподвижных видов рыб крови не более 2 %, у активных - до 5 %.

В общем объеме жидкостей тела рыб кровь занимает незначительную долю, что видно на примере миноги и карпа (табл. 6.1).

### 6.1. Распределение жидкости в организме рыб, %

Вид рыб	Общее количество жидкости	Внутриклеточная жидкость	Внеклеточная жидкость	Кровь
Минога	76	52	24	8,5
Карп (+)	80	-	25	4,0
Карп (1+)	71	56	15	3,0

Как и у других животных, кровь у рыб делится на циркулирующую и депонируемую. Роль депо крови у них выполняют почки печень, селезенка, жабры и мышцы. Распределение крови по отдельным органам неодинаково. Так, например, в почках кровь составляет 60% массы органа, в жабрах - 57, в сердечной ткани - 30, в красных мышцах - 18, в печени - 14 %. Доля крови в процентах от всего объема крови в организме рыб высока в почках и сосудах (до 60 %), белых мышцах (16 %), жабрах (8 %), красных мышцах (6 %).

## §26. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Кровь рыб имеет ярко-красный цвет, маслянистую на ощупь консистенцию, солоноватый вкус, специфический запах рыбьего жира.

Осмотическое давление крови костистых пресноводных 6 - 7 атм, температура замерзания минус 0,5 °С. рН крови рыб колеблется от 7,5 до 7,7 (табл. 6.2).

### 6.2. рН крови у разных видов рыб

Вид рыб	рН	Вид рыб	рН
Стерлядь	7,5	Пескарь, ерш	7,7
Карп, карась	7,6	Плотва, голавль	7,7

Наибольшую опасность представляют кислые метаболиты. Для характеристики защитных свойств крови по отношению к кислым метаболитам используют щелочной резервуар (запас бикарбонатов плазмы).

Щелочной резерв крови рыб разными авторами оценивается в 5-25см/100мл.

Для стабилизации рН крови у рыб существуют те же самые буферные механизмы, что и у высших позвоночных. Самой эффективной буферной системой является система гемоглобина, на долю которой приходится 70-75 % буферной емкости крови. Далее по функциональным возможностям следует карбонатная система (20-

25%). Активируется карбонатная система не только (а возможно и не столько) эритроцитарной карбоангидразой, но и карбоангидразой слизистой жаберного аппарата и других специфических органов дыхания. Роль фосфатной и буферной систем белков плазмы менее значительна, так как концентрация компонентов крови, из которых они состоят, может изменяться у одной и той же особи в широких пределах (в 3-5 раз).

Осмотическое давление крови имеет также широкие пределы колебаний, поэтому состав изотонических растворов для разных видов рыб неодинаков (табл. 6.3).

### 6.3. Изотонические растворы для рыб (NaCl, %)

Вид рыб	Концентрация NaCl, %	Вид рыб	Концентрация NaCl, %
Белый амур, толстолобик, севрюга	0,60	Линь	0,83
Серебряный карась	0,65	Угорь	1,03
Карп, сазан, щука	0,75	Скаты	2,00
Скумбрия, морской петух	0,75 + 0,2%		Мочевина

Различия ионного состава плазмы крови диктуют особый подход к приготовлению физиологических растворов для манипуляций с кровью и другими тканями и органами *in vitro*. Приготовление физиологического раствора предполагает использование не большого количества солей. Его состав, а также физико-химические свойства приближены к таковым морской воды (табл. 6.4).

### 6.4. Состав физиологических растворов, %

Вид рыб	NaCl	KCl	CaCl <sub>2</sub>	MgSO <sub>4</sub>
Пресноводные (в среднем)	7,5	0,2	0,2	-
Лососевые	6,42	0,15	0,22	0,12
Морские костистые	7,8	0,18	0,17	-
Пластинчатожаберные	16,4	0,9	1,1	-

Толерантность рыб к изменению солевого состава окружающей среды в значительной мере зависит от возможностей клеточных мембран. Эластичность и избирательную проницаемость мембран характеризует показатель осмотической резистентности эритроцитов.

Осмотическая резистентность эритроцитов рыб имеет большую изменчивость в пределах класса. Она также зависит от возраста, сезона года, физиологического состояния рыб. В группе teleosts она оценивается в среднем 0,3-0,4 % NaCl.

Существенным изменениям подвержен и такой жесткий у теплокровных животных показатель, как содержание белков в плазме крови. Для рыб допустимо пятикратное изменение концентрации плазменных белков (альбуминов и глобулинов), что абсолютно несовместимо с жизнью у птиц и млекопитающих.

В благоприятные периоды жизни содержание плазменных белков в крови рыб выше, чем после их голодания, зимовки, нереста, а также болезней. Так, например, у форели оно в среднем составляет 6-7%, у сеголетков карпа - 2-3 %, у более старших

рыб-5-6%. В целом отмечается увеличение концентрации плазменных белков с возрастом рыб, а также в течение вегетационного периода. Например, у сазана в двухмесячном возрасте она составляет 1,5 %, в годовалом возрасте - 3 %, в 30-месячном возрасте - 4 %-, а у производителей в конце нагульного периода - 5-6 %. Возможны также и половые различия (0,5-1,0 %).

Спектр белков плазмы представлен типичными группами, т.е. альбуминами и глобулинами, однако как физиологическая норма, у рыб в плазме обнаруживаются и другие белки - гемоглобин, гептоглобин. Например, из плазмы крови арктических видов рыб выделили группу гликопротеидов, играющих роль антифризов, т.е. веществ, препятствующих кристаллизации клеточной и тканевой воды и разрушению мембран.

Естественно, при такой динамике белкового состава плазмы можно ожидать и непостоянства соотношения альбуминов и глобулинов крови, например, в процессе роста рыбы (табл. 6.5).

#### **6.5. Онтогенетические изменения белкового спектра сыворотки крови карпа, %**

Возраст рыбы	Общий белок	Альбумины(А)	Глобулины(Г)*	Соотношение:А/Г
Сеголетки	4,2	47,5	13/31/9	0,9
Двухлетки	3,9	41,4	13/38/8	0,7
Производители(5-6-летки):				
самки	5,9	33,7	12/36/18	0,5
самцы	4,2	49,7	18/20/14	1,0

\* фракции: альфа/бета/гамма.

Заметно изменяется фракционный состав белков плазмы и в течение вегетационного периода. Так, например, у сеголетков карпа различия в содержании белка к осени достигают 100 % по отношению к моменту посадки в выростные пруды (табл. 6.6).

Содержание в крови молоди карпа альбуминов и бета-глобулинов находится в прямой зависимости от температуры воды. Кроме того, гипоксия, плохая кормовая база в водоемах также приводят к снижению обеспеченности организма рыбы альфа- и бета-глобулинами.

В хороших условиях при обильном питании отмечают рост концентрации сывороточного белка за счет альбуминовой фракции, В конечном счете обеспеченность рыбы альбуминами (г/кг живой массы) качественно и количественно характеризует питание рыбы, по крайней мере, в периоды ее интенсивного роста. По обеспеченности организма рыбы альбуминами можно составить прогноз на выход сеголетков из предстоящей зимовки.

#### **6.6. Белковый состав сыворотки крови сеголетков карпа в зависимости от сезона года, %**

Показатели	Июль	Октябрь(т - 30 г)
Концентрация общая	2,6	5,0
Альбумины	41,0	45,0
Глобулины:		
альфа	25,0	28,0
бета	30,0	23,0
гамма	4,0	4,0

Например, в водоемах Московской области хорошие результаты выращивания сеголетков и максимальный выход годовиков после зимовки (80-90 %) отмечены у рыб с общим количеством белка в плазме крови около 5 % и содержанием альбуминов около 6 г/кг живой массы. Особи с количеством белка в сыворотке крови до 3,5 % и содержанием альбуминов 0,4 г/кг живой массы и чаще погибали в процессе роста (выход сеголетков менее 70%) и тяжелее переносили зимовку (выход годовиков менее 50%)

Очевидно, что альбумины плазмы крови рыб выполняют функцию резерва пластического и энергетического материалов, который используется организмом в условиях вынужденного голодания. Высокая обеспеченность организма альбуминами и гамма-глобулинами создает благоприятные предпосылки для оптимизации обменных процессов и гарантирует высокую неспецифическую резистентность,

## §27. КЛЕТКИ КРОВИ

Морфологическая картина крови рыб имеет яркую классовую и видовую специфичность. Зрелые эритроциты у рыб крупнее, чем теплокровных животных, имеют овальную форму и содержат ядро (рис. 6.1 и 6.3). Наличием ядра специалисты объясняют большую продолжительность жизни красных клеток (до года), поскольку наличие ядра предполагает повышенную способность клеточной мембраны и цитозольных структур к реставрации.

Вместе с тем наличие ядра ограничивает способность эритроцита связывать кислород и адсорбировать на своей поверхности различные вещества. Однако отсутствие эритроцитов в крови личинок угря, многих арктических и антарктических рыб свидетельствует о том, что функции эритроцитов у рыб дублируются другими структурами.

Гемоглобин рыб по своим физико-химическим свойствам отличается от гемоглобина других позвоночных. При кристаллизации он дает специфическую картину (рис. 6.2).

Количество эритроцитов в крови рыб в 5-10 раз меньше, чем в крови млекопитающих. У пресноводных костистых рыб их в 2 раза меньше чем, в крови морских рыб. Однако даже внутри одного вида возможны многократные изменения, которые могут быть вызваны факторами внешней среды и физиологическим состоянием рыбы.

Анализ табл. 6.7 показывает, что зимовка рыб оказывает существенное влияние на характеристику красной крови. Общее количество гемоглобина за зиму может снизиться на 20 %. Однако при пересадке годовиков в нагульные пруды эритропоэз настолько активизируется, что показатели красной крови восстанавливаются до осеннего уровня за 10-15 дней нагула. В это время в крови рыб можно наблюдать повышенное содержание незрелых форм всех клеток.

### 6.7. Характеристики красной крови сеголетков и годовиков карпа

Нб, %	Гематокрит, %	Количество эритроцитов, млн	НЬ в одном эритроците, мг%	Объем эритроцита, мкм
10,8*	35,8*	1,24*	86/32*	292*
9,7**	32,8**	1,20**	86/32**	274**

\* Сеголетки (октябрь). \*\* Годовики (май).

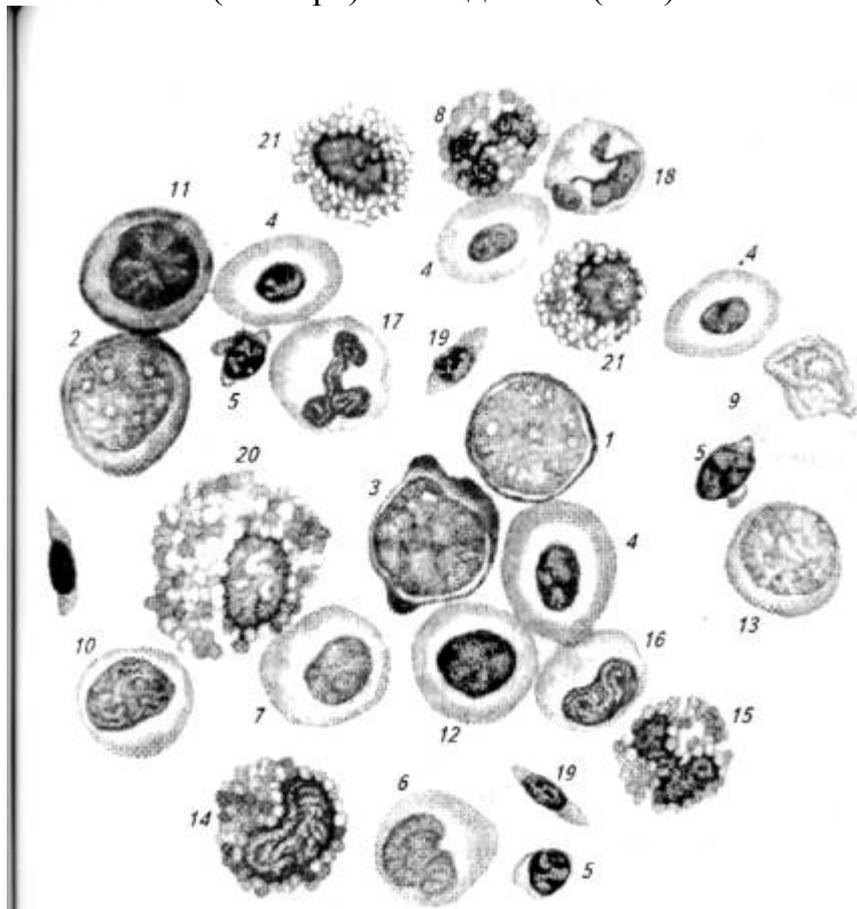


Рис. 6.1. Клетки крови осетра:

1-гемоцитобласт; 2- миелобласт; 3- эритробласт; 4- эритроциты; 5- лимфоциты; 6- моноцит; 7- нейтрофильный миелоцит; 8- сегментоядерный эозинофил; 9- монобласт; 10- промиелоцит; 11 - базофильный нормобласт; 12- полихроматофильный нормобласт; 13- лимфобласт; 14- эозинофильный метамиелоцит; 15- палочкоядерный эозинофил; 16- профильный метамиелоцит; 17- палочкоядерный кейтрофил; 18- сегментоядерный нейтрофил; 19 - тромбоциты; 20- эозинофильный миелоцит; 21 - клетки с вакуолизированной цитоплазмой

Характеристика красной крови зависит от факторов внешней среды. Обеспеченность рыбы гемоглобином определяется температурой воды. Выращивание рыбы в условиях пониженного содержания кислорода сопровождается увеличением общего объема крови, плазмы, что повышает эффективность газообмена.

Характерной особенностью рыб является полиморфизм красных - одновременное присутствие в кровяном русле эритроцитных клеток различной степени зрелости (табл. 6.8).

#### 6.8. Эритроцитарный ряд форели (%)

Длина рыбы, см	Незрелые формы эритроцитов				Зрелые эритроциты
	эритробласт	нормобласт	базофильный	полихроматофильный	
4,2	1,5	4,1	11,8	19,5	63,1
7,6	0	4,4	5,7	15,3	74,6
18,2	0	2,2	7,7	12,3	77,8

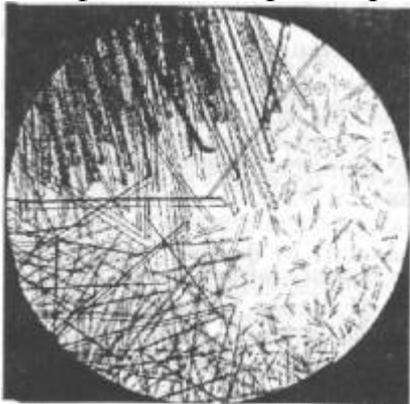
Увеличение количества незрелых форм эритроцитов связано с сезонным усилением обмена веществ, кровопотерями, а также с возрастными и половыми особенностями рыб. Так, у производителей наблюдается 2-3-кратное увеличение незрелых эритроцитов по мере созревания гонад, достигающее 15 % у самцов перед нерестом. В эволюции красных клеток крови рыб выделяют три этапа, каждый из которых характеризуется образованием морфологически довольно самостоятельных клеток - эритробласта, нормобластов и собственно эритроцита.

Эритробласт является самой незрелой клеткой эритроидного ряда. Эритробласты рыб можно отнести к средним и крупным клеткам крови, так как их размеры составляют от 9 до 14 мкм. Ядро этих клеток имеет красно-фиолетовый цвет (в мазке). Хроматин равномерно распределяется по ядру, образуя сетчатую структуру. При большом увеличении в ядре можно обнаружить от 2 до 4 ядрышек. Цитоплазма этих клеток резко базофильна. Она образует сравнительно правильное кольцо вокруг ядра.

Базофильный нормобласт образуется из эритробласта. Эта клетка имеет более плотное ядро меньшего размера, которое занимает Центральную часть клетки.

Цитоплазма характеризуется слабовыраженными базофильными свойствами.

Полихроматофильный нормобласт отличается еще меньшим, с резко очерченными краями ядром, которое несколько смещается от центра клетки. Другой его особенностью является то, что ядерный хроматин располагается радиально, образуя довольно правильные сектора в пределах ядра. Цитоплазма клеток в мазке имеет не базофильное, а грязно-розовое (светло-сиреневое) окрашивание.



*Рис. 6.2. Кристаллы гемоглобина рыб*

Оксифильный нормобласт имеет округлую форму с центрально расположенным округлым и плотным ядром. Цитоплазма располагается широким кольцом вокруг ядра и имеет хорошо различимую розовую окраску.

Эритроциты рыб завершают эритроидный ряд. Они имеют овальную форму с повторяющим их форму плотным ядром красно-фиолетового цвета. Хроматин образует скопления в виде специфических глыбок. В целом зрелый эритроцит похож на оксифильный нормобласт как по характеру окраски ядра- и цитоплазмы в мазке, так и по микроструктуре протоплазмы. Его отличает лишь вытянутая форма. Скорость оседания эритроцитов (СОЭ) у рыб в норме составляет 2-10 мм/ч.

Белые клетки крови (лейкоциты). Лейкоциты крови рыб представлены в большем количестве, чем таковые у млекопитающих. Для рыб характерен лимфоцитарный профиль, т. е. более 90 % белых клеток составляют лимфоциты (табл. 6.9, 6.10).

### 6.9. Количество лейкоцитов в 1 мм<sup>3</sup>

Вид рыб	Количество клеток, тыс/мм <sup>2</sup>	Вид рыб	Количество клеток, тыс/мм <sup>2</sup>
---------	--	---------	--

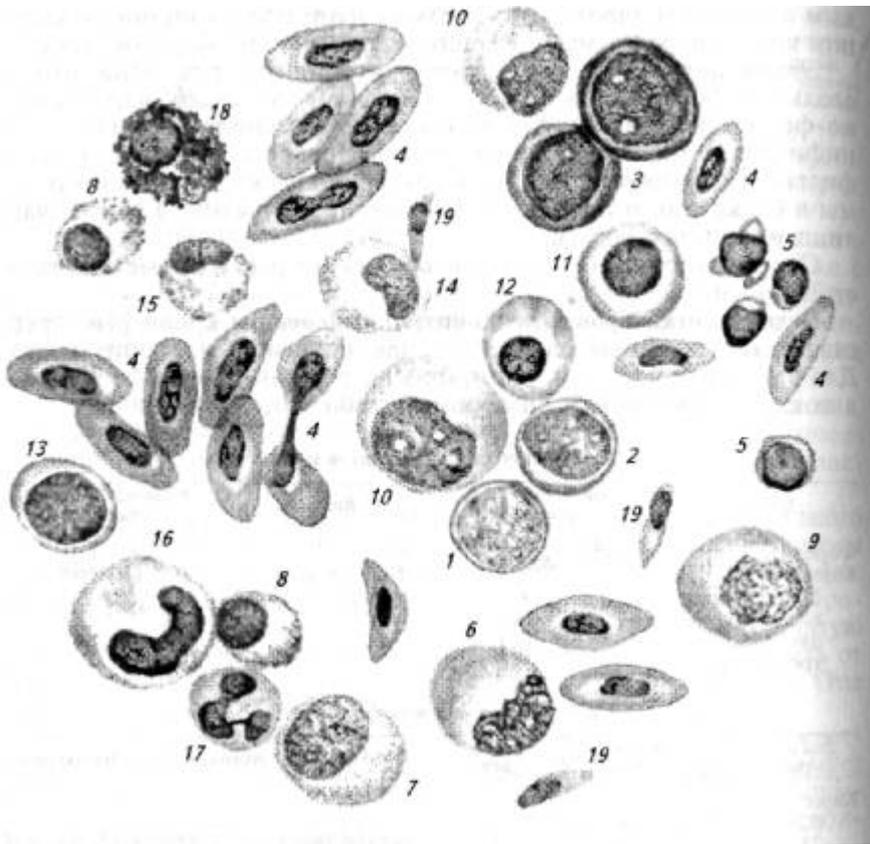
Форель	25	Щука	30-110
Карп:		Толстолобик	60-100
сеголетки	50-80	Осетр	15-30
годовики	80-160		
двухлетки	30-120		
трехлетки	60-90		

### 6.10. Лейкоцитарная формула, %

Вид и масса рыб, г	Лимфоциты	Моноциты	ПМЯ клетки	Эозинофилы	Нейтрофилы
Карп:					
0,26	96	4	0,1	-	-
25	93	5	2	0,1	0,1
500	95	4	1	-	-
1000	96	3	0,1	-	-
Форель:					
20	91	5	3	1	1
150	99	1	0,3	-	-
800	98	2	0,5	-	-
Толстолобик					
100	90	4	1	5	4,5

Фагоцитирующими формами являются моноциты и полиморфноядерные клетки. На протяжении жизненного цикла лейкоцитарная формула меняется под влиянием факторов внешней среды. Во время нереста снижается количество лимфоцитов в пользу моноцитов и полиморфноядерных клеток.

В крови рыб присутствуют полиморфноядерные клетки (гранулоциты), находящиеся на разных стадиях зрелости. Родоначальником всех гранулоцитов следует рассматривать миелобласт (рис. 6.3).



*Рис. 6.3. Клетки крови карася:*

1 - гемоцитобласт; 2 - миелобласт; 3 - эритробласт; 4 - эритроциты; 5 - лимфоциты; 6 - моноцит; 7 - нейтрофильный миелоцит; 8 - псевдоэозинофильный миелоцит; 9 - монобласт; 10 - промиелоцит; 11 - базофильный нормобласт; 12 -- полихроматофильный нормобласт; 13 - лимфобласт; 14 - нейтрофильный метамиелоцит; 15 - псевдоэозинофильный метамиелоцит; 16 - палочкоядерный нейтрофил; 17 - сегментоядерный нейтрофил; 18 - псевдобазофил; 19 - тромбоцит

Эта клетка отличается крупными размерами и большим ядром красно-фиолетового цвета, которое занимает большую ее часть. Размеры миелобластов колеблются от 12 до 20 мкм. Микроструктура клеток характеризуется обилием рибосом, митохондрий, а также интенсивным развитием комплекса Гольджи. При созревании миелобласт переходит в промиелоцит.

Промиелоцит сохраняет размеры своей предшественницы, т.е. является крупной клеткой. По сравнению с миелобластом промиелоцит имеет более плотное ядро красно-фиолетового цвета с 2-4 ядрышками и слабобазофильную цитоплазму зернистой структуры. Кроме того, в этой клетке меньше рибосом.

Миелоцит мельче предыдущих клеток (10-15 мкм). Плотное круглое ядро утрачивает ядрышки. Цитоплазма занимает больший объем, имеет ярко выраженную зернистость, которая выявляется кислыми, нейтральными и основными красителями.

Метамиелоцит отличается ядром вытянутой формы с пятнистым хроматином. Цитоплазма клеток имеет неоднородную гранулярную структуру.

Палочкоядерный гранулоцит представляет собой дальнейший этап эволюции гранулоцитов. Отличительным признаком его является форма плотного ядра. Оно у него вытянутое, с обязательным перехватом. К тому же ядро занимает меньшую часть объема клетки.

Сегментоядерный гранулоцит представляет конечную стадию созревания миелобласта, т.е. является наиболее зрелой клеткой гранулярного ряда крови рыб. Его отличительной особенностью является сегментированное ядро. В зависимости

от того, какой краской окрашиваются гранулы цитоплазмы, сегментоядерные клетки дополнительно классифицируют на нейтрофилы, эозинофилы, базофилы, а также на псевдозозинофилы и псевдобазофилы. Некоторые исследователи отрицают наличие базофильных форм гранулоцитов у осетровых рыб.

Полиморфизм клеток отмечается и у лимфоцитов крови рыб. Наименее зрелой клеткой лимфоидного ряда считают лимфобласт, формирующийся из гемоцитобласта.

Лимфобласт отличается крупным округлым ядром красно-фиолетового цвета с сетчатой структурой хроматина. На долю цитоплазмы приходится узкая полоска, окрашиваемая основными красителями. При изучении клетки под большим увеличением обнаруживается много рибосом и митохондрий на фоне слабого развития комплекса Гольджи и эндоплазматического ретикулума.

Пролимфоцит представляет собой промежуточную стадию развития клеток лимфоидного ряда. От предшественника пролимфоцит отличается структурой хроматина в ядре: он утрачивает сетчатое строение.

Лимфоцит имеет красно-фиолетовое ядро различной формы (округлое, овальное, палочковидное, дольчатое), которое располагается в клетке асимметрично.

Хроматин распределен в пределах ядра неравномерно. Поэтому на окрашенных препаратах в пределах ядра видны облаковидные структуры. Цитоплазма располагается асимметрично относительно ядра и часто образует псевдоподии, что придает клетке амёбовидную форму.

Лимфоцит рыб - мелкая клетка (5-10 мкм). При микроскопировании мазков крови лимфоциты можно спутать с другими мелкими клетками крови - тромбоцитами. При их распознавании следует учитывать различия в форме клеток, ядра и границ распределения цитоплазмы вокруг ядра. К тому же и окрашенность цитоплазмы у этих клеток неодинакова: у лимфоцитов она синяя, у тромбоцитов -- розовая.

В свою очередь, лимфоциты крови - неоднородная группа клеток, различающихся по морфофункциональным признакам. Здесь довольно упомянуть о том, что выделяют Т- и В-лимфоциты, которые имеют неодинаковое происхождение и свои собственные уникальные функции в реакциях клеточного и гуморального иммунитета.

Моноцитоподобный ряд белой крови рыб представляют, по крайней мере, три типа довольно крупных (11 - 17 мкм) клеток.

Монобласт является наименее зрелой клеткой этого ряда. Он выделяется крупным ядром красно-фиолетового цвета неправильной формы: бобовидной, подковообразной, серповидной. Клетки имеют широкий слой цитоплазмы со слабобазофильными свойствами.

Промоноцит отличается от монобласта более рыхлой структурой ядра и хроматином дымчатого вида (после окрашивания). Неравномерно окрашивается и цитоплазма этих клеток, отчего приобретает дымчатость.

Моноцит - наиболее зрелая клетка ряда. Имеет крупное ядро красно-фиолетового цвета с относительно небольшим количеством хроматинового вещества. Форма ядра чаще неправильная. На окрашенных препаратах цитоплазма сохраняет дымчатость.

Ухудшение условий содержания рыбы (гипоксия, бактериальная и химическая загрязненность водоема, голодание) приводит к увеличению фагоцитирующих форм. В процессе зимовки карпа отмечают 2-16-кратный рост количества моноцитов и полиморфноядерных клеток при одновременном уменьшении на 10-30 % количества лимфоцитов. Таким образом, за физиологическую норму следует

принимать показатели рыб, выращенных в хороших условиях.

Тромбоциты крови рыб. Нет более противоречивой информации о морфологии и происхождении клеток крови, чем сведения о тромбоцитах рыб. Отдельными авторами существование этих клеток вообще отрицается. Однако более убедительной выглядит точка зрения о большом морфологическом разнообразии и высокой изменчивости тромбоцитов в организме рыб. Не последнее место в этом споре занимают особенности методических приемов при исследовании тромбоцитов.

В мазках крови, сделанных без применения антикоагулянтов, многие исследователи обнаруживают, как минимум, четыре морфологические формы тромбоцитов - шиловидную, веретенообразную, овальную и округлую. Овальные тромбоциты внешне практически неотличимы от мелких лимфоцитов (рис. 6.4).

Поэтому при подсчете тромбоцитов в мазке крови их количественная характеристика в 4 %, вероятно, занижается при использовании данной методики.



*Рис. 6.4. Тромбоциты крови рыб*

Известна и другая крайность. Некоторые авторы 82-95 % окрашенных по Романовскому клеток причисляют к тромбоцитам.

Более совершенные методы, например иммунофлюоресцентный со стабилизацией крови гепарином, позволили определить соотношение лимфоциты: тромбоциты как 1 : 3. Концентрация тромбоцитов в 1 мм<sup>3</sup> при этом составила 360 000 клеток. Остается открытым вопрос о происхождении тромбоцитов у рыб. Распространенная точка зрения о едином с лимфоцитами происхождении из мелких лимфоидных гемобластов в последнее время подвергается сомнению. Ткань, производящая тромбоциты, у рыб не описана. Однако обращает на себя внимание то, что в отпечатках от срезов селезенки практически всегда обнаруживается большое количество овальных клеток, сильно напоминающих овальные формы тромбоцитов. Следовательно, есть основания полагать, что тромбоциты рыб образуются в селезенке.

Таким образом, можно определенно говорить о существовании тромбоцитов в классе рыб *de facto*, отметив при этом их большое морфологическое и функциональное разнообразие.

Количественная характеристика этой группы клеток не отличается от таковой у других классов животных.

Среди исследователей крови рыб существует единая точка зрения относительно функциональной значимости тромбоцитов. Подобно тромбоцитам других классов животных у рыб они осуществляют процесс свертывания крови.

У рыб время свертывания крови - довольно нестабильный показатель, который зависит не только от способа взятия крови, но и от факторов внешней среды, физиологического состояния рыбы (табл. 6.11).

### 6.11. Время свертывания крови в зависимости от способа получения крови (на примере форели)

Способ взятия крови	Время свертывания, с
Пункция аорты	150-250
Пункция желудочка сердца или хвостовых сосудов	50-150
Каудоэктомия	20-60

Стресс-факторы повышают скорость свертывания крови у рыб, что свидетельствует о значительном влиянии центральной Нервной системы на этот процесс (табл. 6.12).

### 6.12. Влияние стресса на время свертывания крови у форели, с

До стресса	175	Через 30 мин	105
Через 1 мин	135	Через 60 мин	130
Через 20 мин	105	Через 180 мин	160

Данные табл. 6.12 свидетельствуют о том, что реакция адаптации у рыб включает в себя механизм защиты организма от кровопотерь. Первый этап свертывания крови, т. е. образование тромбопластина, контролируется гипоталамо-гипофизарной системой и адреналином. Кортизол, вероятно, не затрагивает этот процесс. В литературе описаны и межвидовые различия свертывания крови у рыб (табл. 6.13). Однако к этим данным следует относиться с определенным скептицизмом, помня о том, что отловленная рыба - это рыба, подвергнутая резкому стрессу. Поэтому межвидовые различия, описанные в специальной литературе, вполне могут оказаться результатом различной устойчивости рыб к стрессам.

### 6.13. Время свертывания крови у разных видов рыб, с

Вид рыб	Время свертывания крови, с	Условия
Карп, лещ, густера	600-840	Выловлены из природных водоемов
Плотва, язь	300-380	То же
Ерш, окунь, судак	120-180	То же
Радужная форель	150-250	Выловлена из искусственных бассейнов

Таким образом, организм рыб надежно защищен от больших кровопотерь. Зависимость времени свертывания крови рыб от состояния нервной системы является дополнительным защитным фактором, поскольку крупные кровопотери возможны скорее всего в стрессовых ситуациях (нападение хищника, драки).

## §28. КРОВЕТВОРЕНИЕ

Постоянное присутствие в крови незрелых форм эритроцитов и белых клеток 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. У рыб функцию гемопоэза выполняют другие органы. К ним относятся почки, сердце, жабры, селезенка, образования лимфоидной ткани. Почки у рыб выполняют не только выделительную, как у других позвоночных, но и кроветворную функцию. Например, у сеголетков карпа в гистоструктуре почек 60 % площади приходится на ретикулярный синцитий и только 40 % - на выделительные канальцы. Наиболее активный гемопоэз у карповых рыб, некоторых окуней и сомов происходит в периферической части почек. У большинства рыб повышенная кроветворная активность зафиксирована в каудальной и головной частях почки. Селезенка рыб обеспечивает образование клеток эритроидного ряда. Поэтому селезенка функционально напоминает красный костный мозг высших позвоночных. Многие исследователи считают селезенку и органом лимфогранулопоэза. Сердце рыб внутри выстлано однослойным плоским эпителием, который также причастен к процессу кроветворения, как и эндотелий кровеносных сосудов рыб. Наличие лимфоидных образований в слизистой пищеварительной трубки рыб позволяет ассоциировать с кроветворением и желудочно-кишечный тракт. Однако многие исследователи считают, что его лимфоидные образования являются резервуарами белых клеток, за счет которых происходит постоянное пополнение пула белой крови, циркулирующей по сосудам. Важное место в процессе образования белой крови отводится тимусу и лимфоидному органу.

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. В отличие от млекопитающих тимус у рыб функционирует всю жизнь. Он имеет корковый и мозговой слои. Мозговой слой отвечает за образование Т-лимфоцитов. Эндокринная функция тимуса рыб не изучена.

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 (рис. 6.5). Он представляет собой парное, почти округлое образование. У трехлетней белуги его масса достигает 0,8 % массы тела. На гистосрезях лимфоидного органа всегда присутствуют нейтрофилы, эозинофилы, базофилы, тромбоциты и даже незрелые эритроциты, т. е. лимфоидный орган причастен к процессу формирования всех клеток крови.

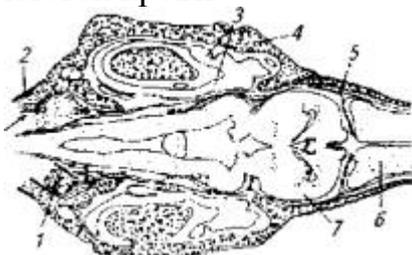


Рис. 6.5. Топография лимфоидного органа у осетровых:

1 - лимфоидный орган; 2- черепная коробка; 3-полукружные каналы; 4-хрящ; 5- мозговая оболочка; 6-передний мозг; 7- средний мозг

Ретикулярный синцитий обнаружен во всех висцеральных органах, за исключением печени.

Таким образом, кроветворная функция характерна для многих органов рыб.

Интенсивность кроветворения разных органов характеризует табл. 6.14.

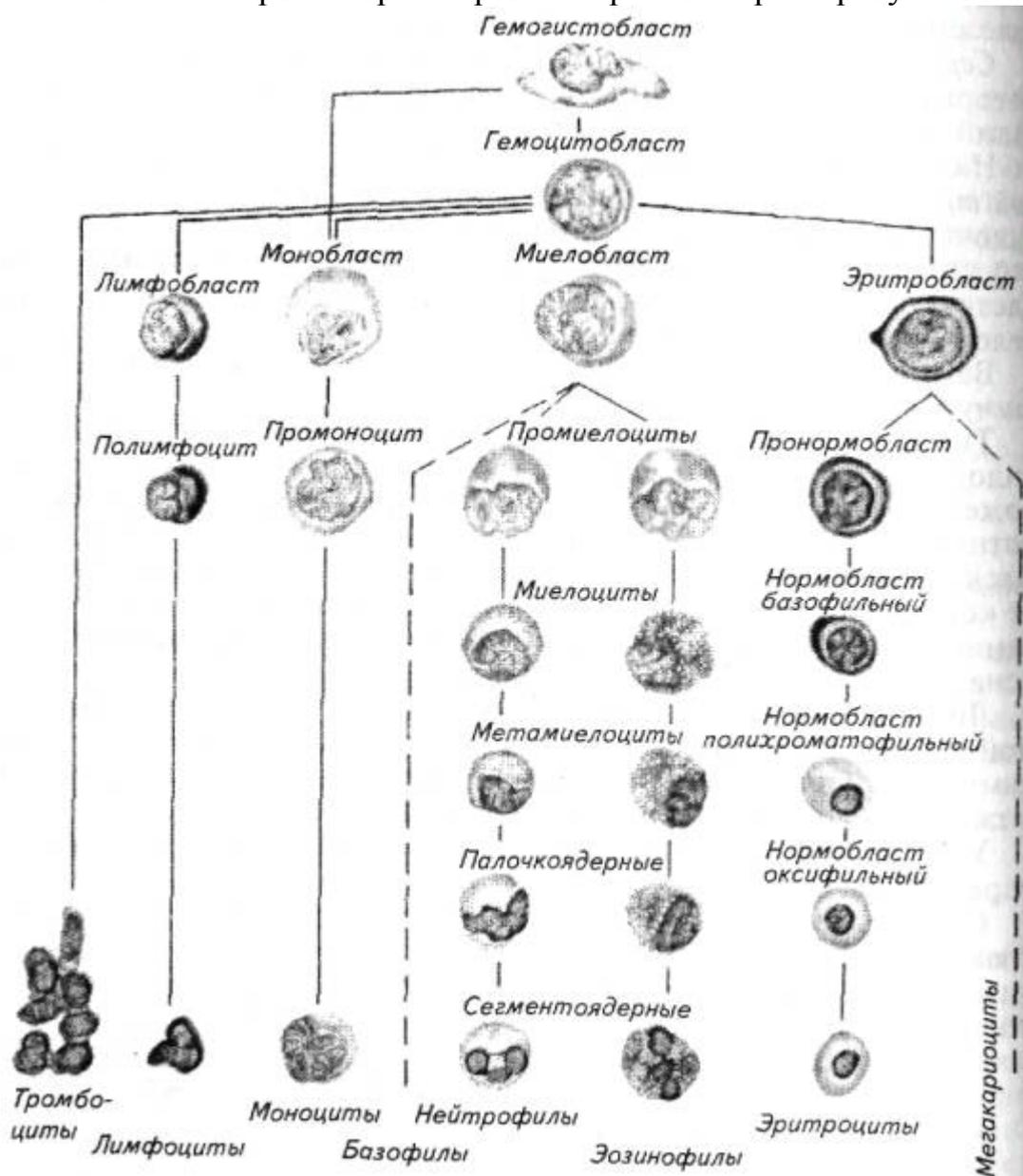


Рис. 6.6. Происхождение отдельных клеток крови рыб

#### 6.14. Содержание форменных элементов в различных органах кроветворения и сосудистой крови, %

Клетки	Жабры	Почки	Желудочно-кишечный тракт	Сердце	Селезенка	Лимфоидный орган	Сосудистая кровь
Эритробласты	7,6	3,3	-	2,5	2,5	3,3	1,0
Эозинофилы	2,0	-	-	-	5,0	-	2,0
Эозинофилы	3,5	6,0	1,0	8,0	15,2	18,2	1,8
Гемоцитобласты	1,0	2,9	-	-	3,0	2,5	1,5
Миелобласты	1,0	2,0	-	-	2,0	-	1,0
Промиелобласты	2,5	2,2	-	1,0	2,5	1,0	3,5
Миелоциты	3,6	3,4	-	2,5	5,2	7,0	2,7
Метамиелоциты	3,0	4,8	2,0	2,11	5,2	3,5	4,0

n-Гранулоциты	6,5	9,6	2,0	5,0	9,1	20,0	10,6
С-Гранулоциты	4,0	11,6	1,0	12,2	9,9	3,5	12,2
Лимфоциты	61,3	53,6	93,5	38,4	65,5	39,0	54,7
Моноциты	4,0	-	0,5	1,7	2,0	2,0	5,0

Жабры как хрящевых, так 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 участвует в кроветворении у рыб.

Все клетки крови имеют единое происхождение от гемоцитобласта (рис. 6.6). Созревание отдельных форм лейкоцитов протекает в лимфоидной ткани пищеварительной трубки, лимфоидном органе, тимусе. Созревание тромбоцитов, скорее всего, происходит в селезенке.

Интенсивность гемопоэза зависит от внешних и внутренних факторов. Так, при дефиците кислорода наблюдается усиление эритропоэза; пониженная температура воды и ее загрязненность органическими веществами стимулируют лейкопоэз за счет фагоцитирующих форм. Инфицирование рыбы, кроме фагоцитоза, усиливает и морфогенез лимфоцитов.

## §29. ФУНКЦИИ ОТДЕЛЬНЫХ КЛЕТОК КРОВИ

В литературе можно найти обширный материал по количественной характеристике клеток крови рыб. Однако большинство авторов очень сдержанны в отношении функциональных характеристик клеток крови рыб. Не всегда понятно происхождение отдельных клеток крови рыб и их функциональное предназначение. Поэтому представляется полезным сделать специальное обобщение по данному разделу физиологии рыб.

Эритроциты рыб (рис. 6.7) подобно эритроцитам высших позвоночных связывают с функцией переноса кислорода, поддержанием кислотно-щелочного равновесия, в меньшей мере с транс сортированием диоксида углерода. Помимо этого эритроциты рыб причастны к транспортированию низкомолекулярных органических соединений и механизму дезинтоксикации организма.

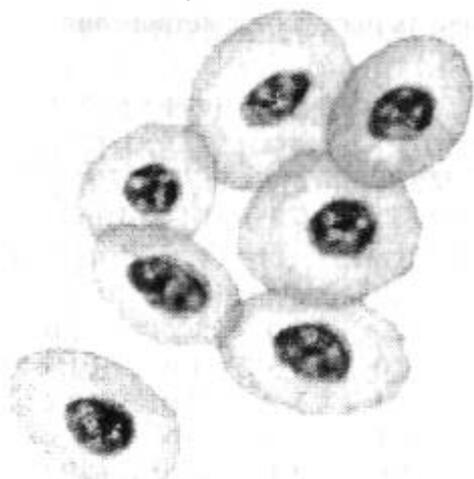


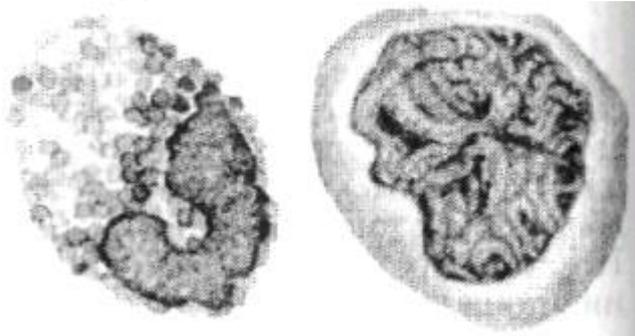
Рис. 6.7. Эритроциты рыб

Молодые формы эритроцитов рыб способны к фагоцитозу. Практически у всех видов рыб эритроциты имеют овальную (или близкую к ней) форму с продольным размером от 8 мкм у щуки до 18 мкм у карася.

Лейкоциты крови рыб представляют собой менее однородную по сравнению с эритроцитами группу клеток с большим разнообразием линейных размеров (4-20 мкм), различной структурой ядра, цитоплазмы и даже клеточной оболочки. Все белые клетки классифицируют на основе их способности при окрашивании демонстрировать гранулярную или негранулярную структуру цитоплазмы (рис. 6.8). Не всегда ясно происхождение отдельных форм лейкоцитов. Отсюда и естественная осторожность при оценке их функционального назначения.

Лимфоциты являются самой представительной у рыб группой и занимают до 99 % лейкоцитарного ряда. Они делятся на мелкие (4-8 мкм) и крупные (9-12 мкм) формы. Лимфоциты имеют очень крупное ядро, занимающее большую часть объема клетки. Они постоянно присутствуют в лимфе. Лейкоциты легко мигрируют из кровеносной системы в лимфатическую систему и обратно. Возможно, этим объясняется неоднородность и противоречивость экспериментальных данных о количестве лимфоцитов в кровяном русле.

Несмотря на то что лимфоциты обнаружены в мазках почек, селезенки, жабр, тем не менее их происхождение связывают с тимусом. Клетки, производящие антитела, чаще обнаруживают в мазках передней почки. У рыб лимфоциты функционально можно отнести к двум группам. В-клетки имеют рецепторы к гамма-глобулинам (аналог В-лимфоцитов высших позвоночных). Т-группа включает, как минимум, два вида клеток - киллеров и их хелперов. Супрессоры и клетки памяти крови рыб не описаны в литературе, но без их наличия трудно объяснить реакции иммунитета у рыб. Иммунокомпетентность лимфоцитов подчеркивает продолжительность их жизни. Для Т-клеток она составляет 90 дней, для В-клеток - 4-5 дней.



*Рис. 6.8. Пример белых клеток крови с гранулированной (гранулоцит) и негранулированной (агранулоцит) структурой*

Лимфоциты рыб обеспечивают и специфические иммунологические реакции, реакции отторжения. Кроме того, лимфоциты являются предшественниками макрофагов, фибробластов, "мачтовых" клеток.

Лимфоциты рыб не способны к фагоцитозу. Все литературные указания на этот счет не более чем ошибка. При использовании несовершенной техники идентификации лимфоцитов их легко спутать с моноцитами и тромбоцитами и ошибочно приписать несвойственные им функции.

Моноциты составляют 0,1 % общего количества крови. По достижении стадии зрелости через 48 ч они покидают циркуляционное русло и превращаются в макрофаги тканей. По этой причине ряд исследователей отказываются признавать моноциты самостоятельной группой и считают их "гематогенными" макрофагами у костистых рыб. Однако экспериментально установлена выраженная способность этих клеток к хемотаксису по отношению ко многим веществам и корпускулярным структурам, а также их высокая фагоцитирующая активность.

Нейтрофилы - довольно постоянная группа клеток у рыб. Например, у карповых

рыб их количество составляет 150 тыс/мм<sup>3</sup>, или 25 % всех лейкоцитов крови. Это крупные (10-12 мкм) клетки с круглым или овальным ядром полиморфной структуры (отсюда название - "полиморфноядерные" клетки). У рыб нейтрофилы - основные фагоцитирующие клетки, быстро реагирующие на очаг воспаления, инфицированный микроорганизмами. Утверждение о хемотаксисе нейтрофилов, по крайней мере у костистых, спорно. Хорошо изучена нейтрофилия рыб при стрессах. Базофилы обнаружены в крови не всех рыб. На это влияют как внешние, так и внутренние факторы. В тех случаях, когда базофильные клетки удается обнаружить, их размеры оцениваются 10-15 мкм. Количество базофилов составляет от 1 % у австралийской двоякодышащей рыбы до 9 % у карася и карпа. Естественно, функции базофилов изучены недостаточно. Гистохимические методы исследований позволяют говорить об их причастности к синтезу гистамина и гепарина.

Эозинофилы в циркуляторном русле обнаруживаются редко, но в кроветворных органах присутствуют постоянно. У некоторых морских рыб они составляют до 40 % всех белых клеток крови. Есть сообщения о том, что в крови золотой рыбки они занимают 8 %. Это крупные клетки (10-12 мкм) с палочко- или сегментоядерным содержимым. У карася, золотой рыбки и гуппи в экспериментальных условиях эозинофилы фагоцитировали бактериальные клетки. Замечены скопления эозинофилов в очаге воспаления и рост их общего количества до 20% при стрессе. Однако не исключено, что в этих случаях эозинофилы путали с нейтрофилами. Что не подлежит сомнению, так это наличие тканевых эозинофилов, которые в большом количестве обнаружены в жаберном эпителии, коже и в слизистой желудочно-кишечного тракта.

Макрофаги у рыб обнаружены в различных органах, покровных тканях, но не в крови. Клетки отличаются большими размерами (20-40 мкм). В то же время они очень подвижны и не имеют постоянной формы. Цитоплазма макрофагов образует псевдоподии, как у амёбы. В результате клетки могут приобретать вытянутую форму с малым размером в поперечнике. Последнее позволяет макрофагам свободно мигрировать по всему организму.

Доказана высокая фагоцитирующая активность макрофагов в почке, селезенке, сердечной мышце, но не в тимусе. Причем отмечена их способность как к фагоцитозу, так и к пиноцитозу. В цитоплазме макрофагов обнаруживают остатки бактериальных клеток, эритроцитов, а также мелких паразитов. Макрофаги рыб активны и в отношении некротизированной ткани и связаны с выработкой гамма-глобулинов. Макрофаги обладают хемотаксисом, поэтому могут элиминировать различные инородные химические вещества.

Происхождение макрофагов рыб не изучено. Тем не менее их образование ассоциируют с ретикулярным синцитием кроветворных органов.

Плазматические клетки рыб, скорее всего, развиваются, как и у млекопитающих, из В-лимфоцитов. Это крупные розоподобные клетки, цитоплазма которых содержит гамма-глобулины. Красно-фиолетовое ядро клеток имеет облаковидную или колесовидную структуру хроматина. Цитоплазма располагается широким кольцом вокруг ядра и окрашивается в густой синий цвет. Функции плазматических клеток рыб не изучены. Однако наличие глобулина в цитоплазме не оставляет сомнений в том, что они причастны к реакциям специфического иммунного ответа.

"Мачтовые" клетки являются производными лимфоцитов и отличаются базофильной цитоплазмой. Считается, что эти клетки причастны к развитию анафилактического шока, хотя безоговорочно это явление у рыб исследователями не

принимается, Тем не менее в экспериментах на костистых удалось получить после сенсбилизации явление, похожее на анафилаксию на введение в организм рыбы лошадиной сыворотки и яичного альбумина. В протоплазме "мачтовых" клеток обнаруживается гистамин.

"Шнуровидные" клетки -это эозинофильные клетки, обнаруженные на поверхности жаберного эпителия и в слизистой кишечника костистых рыб. Они имеют вытянутую перпендикулярно поверхности ориентированную форму с гранулированной в виде тяжей - "шнурков" - цитоплазмой. "Шнуровидная" клетка посредством поры соединяется с эпителиальными клетками. Клетки имеют тонкую (1 мкм) фиброзную капсулу. Предполагается, что "шнуровидные" клетки происходят от "бродячих" лейкоцитов, физиологическая роль этих клеток не изучена.

функции тромбоцитов рыб изучены недостаточно. Однако имеющейся в специальной литературе информации достаточно, чтобы не ограничиваться механическим переносом на рыб функций, известных у млекопитающих. Принято считать, что у высших позвоночных эти клетки обеспечивают первый этап свертывания крови, т. е. образование тромбопластина. У рыб первый этап свертывания крови более зависим от тканевой тромбокиназы, которая в достаточных количествах выделяется стенками кровеносных сосудов при их повреждении. Более того, кожная слизь рыб имеет высокую тромбокиназную активность.

Таким образом, роль тромбоцитов у рыб в триггерном механизме свертывания крови выглядит скромной. Это подтверждается и исключительно высокой скоростью свертывания крови при ее контакте со слизью кожи. Кроме тромбокиназы кожная слизь содержит кинины - полипептиды, которые активируют фактор Хагемена (фактор XII) и фактор XI системы коагуляции.

Функции тромбоцитов рыб не ограничиваются участием в первом этапе свертывания крови. Установлено, что при формировании тромба на третьем этапе свертывания крови цитоплазма тромбоцитов шнуруется с образованием сетчатой структуры, которая улавливает клетки крови.

Внутривенное введение мелкодисперсного углерода доказывает причастность тромбоцитов и к фагоцитозу. Частицы углерода хорошо просматриваются в цитоплазме не только классических фагоцитов, но и тромбоцитов рыбы.

## **Глава 7. ОСОБЕННОСТИ КРОВООБРАЩЕНИЯ РЫБ**

Кровь выполняет многочисленные функции только тогда, когда движется по сосудам. 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, Строение сердца рыб проще, чем высших позвоночных. Производительность сердца у рыб как нагнетательного насоса значительно ниже, чем у наземных животных. Тем не менее оно справляется со своими задачами. Водная среда создает благоприятные условия для работы сердца. Если у наземных животных значительная часть работы сердца затрачивается на преодоление сил гравитации, вертикальные перемещения крови, то у рыб плотная водная среда существенно нивелирует гравитационные влияния. Вытянутое в горизонтальном направлении тело, небольшой объем крови,

наличие только одного круга кровообращения дополнительно облегчают функции сердца у рыб.

### §30. СТРОЕНИЕ СЕРДЦА

Сердце у рыб небольшое, составляющее примерно 0,1% массы тела. Из этого правила, конечно, есть исключения. Например, у летучих рыб масса сердца достигает 2,5 % массы тела.

Для всех рыб характерно двухкамерное сердце. Вместе с тем существуют видовые различия в строении этого органа. В обобщенном виде можно представить две схемы строения сердца в классе рыб. И в первом, и во втором случае выделяют 4 полости: венозный синус, предсердие, желудочек и образование, отдаленно напоминающее дугу аорты у теплокровных, - артериальную луковичку у костистых и артериальный конус у пластинчатожаберных (рис, 7.1).

Принципиальное различие этих схем заключено в морфофункциональных особенностях желудочков и артериальных образований.

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

У пластинчатожаберных артериальный конус помимо фиброзной ткани содержит и типичную сердечную мышечную ткань, поэтому обладает сократимостью. Конус имеет систему клапанов, облегчающих одностороннее продвижение крови через сердце.

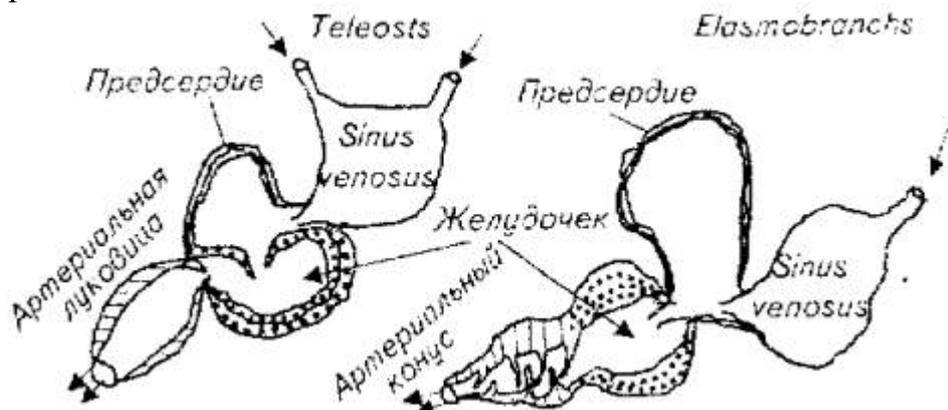


Рис. 7.1. Схема строения сердца рыб

В желудочке сердца рыб обнаружены различия в структуре миокарда. Принято считать, что миокард рыб специфичен и представлен однородной сердечной тканью, равномерно пронизанной трабекулами и капиллярами. Диаметр мышечных волокон у рыб меньше, чем у теплокровных, и составляет 6-7 мкм, что вдвое меньше по сравнению, например, с миокардом собаки. Такой миокард называют губчатым. Сообщения о васкуляризации миокарда рыб довольно запутанны. Миокард снабжается венозной кровью из трабекулярных полостей, которые, в свою очередь, заполняются кровью из желудочка через сосуды Тибезия (Thebesian vessels). В классическом понимании у рыб нет коронарного кровообращения. По крайней мере, медики-кардиологи придерживаются такой точки зрения. Однако в литературе по ихтиологии термин "коронарное кровообращение рыб" встречается часто.

В последние годы исследователи обнаружили много вариаций васкуляризации миокарда. Например, С. Agnisola et. al (1994) сообщает о наличии двуслойного миокарда у форели и электрического ската. Со стороны эндокарда лежит губчатый слой, а над ним слой миокардиальных волокон с компактным упорядоченным расположением.

Исследования показали, что губчатый слой миокарда обеспечивается венозной

кровью из трабекулярных лакун, а компактный слой получает артериальную кровь по гипобронхиальным артериям второй пары жаберных дуг. У elasmobranchs коронарное кровообращение отличается тем, что артериальная кровь из гипобронхиальных артерий доходит до губчатого слоя по хорошо развитой системе капилляров и попадает в полость желудочка по сосудам Тибезия.

Еще одно существенное различие костистых и пластинчатожаберных заключается в морфологии перикарда.

У костистых перикард напоминает таковой наземных животных. Он представлен тонкой оболочкой.

У пластинчатожаберных перикард образован хрящевой тканью поэтому он представляет собой как бы жесткую, но упругую капсулу. В последнем случае в период диастолы в перикардальном пространстве создается некоторое разрежение, что облегчает кровенаполнение венозного синуса и предсердия без дополнительных затрат энергии.

### **§31. ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА СЕРДЦА**

Строение миоцитов сердечной мышцы рыб сходно с таковым высших позвоночных. Поэтому и электрические свойства сердца похожи. Потенциал покоя миоцитов у костистых и пластинчатожаберных составляет 70 мВ, у миксин - 50 мВ. На пике потенциала действия регистрируется изменение знака и величины потенциала с минус 50 мВ до плюс 15 мВ. Деполяризация мембраны миоцита приводит к возбуждению натрий-кальциевых каналов. Сначала ионы натрия, а затем ионы кальция устремляются внутрь клетки миоцита. Этот процесс сопровождается образованием растянутого плато, а функционально фиксируется абсолютная рефрактерность сердечной мышцы. Эта фаза у рыб значительно продолжительнее - около 0,15 с.

Следующая за этим активизация калиевых каналов и выход ионов калия из клетки обеспечивают быструю реполяризацию мембраны миоцита. В свою очередь, реполяризация мембраны закрывает калиевые и открывает натриевые каналы. В итоге потенциал клеточной мембраны возвращается к исходному уровню минус 50 мВ.

Миоциты сердца рыбы, способные к генерации потенциала, локализованы в определенных участках сердца, которые совокупно объединены в "проводящую систему сердца". Как и у высших позвоночных, у рыб инициирование сердечной систолы происходит в синатриальном узле.

В отличие от других позвоночных у рыб роль пейсмекеров выполняют все структуры проводящей системы, которая у костистых включает в себя центр ушкового канала, узел в атриовентрикулярной перегородке, от которого к типичным кардиоцитам желудочка тянутся клетки Пуркинье.

Скорость проведения возбуждения по проводящей системе сердца у рыб ниже, чем у млекопитающих, причем в разных участках сердца она неодинакова.

Максимальная скорость распространения потенциала зарегистрирована в структурах желудочка.

Электрокардиограмма рыб напоминает электрокардиограмму человека в отведениях V3 и V4 (рис. 7.2). Однако техника наложений отведений для рыбы не разработана так подробно, как для наземных позвоночных животных.

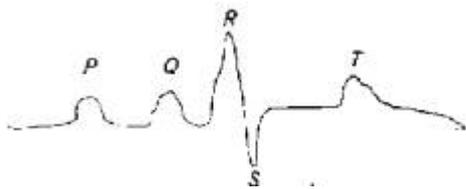


Рис. 7.2. Электрокардиограмма рыбы

У форели и угря на электрокардиограмме хорошо видны зубцы P, Q, R, S и T. Только зубец S выглядит гипертрофированным, а зубец Q неожиданно имеет положительную направленность, у пластинчатожаберных в дополнение к пяти классическим зубцам на электрокардиограмме выявлены зубцы Vd между зубцами S и T, а также зубец Vg между зубцами Г и .P. На электрокардиограмме угря зубцу P предшествует зубец V. Этиология зубцов такова:

зубец P соответствует возбуждению ушкового канала и сокращению венозного синуса и предсердия;

комплекс QRS характеризует возбуждение атриовентрикулярного узла и систолу желудочка;

зубец T возникает в ответ на реполяризацию клеточных мембран сердечного желудочка.

## §32. РАБОТА СЕРДЦА

Сердце рыб работает ритмично. Частота сердечных сокращений у рыб зависит от многих факторов.

### Частота сердечных сокращений (ударов в минуту) у карпа при 20 °С

Личинка

Молодь массой 0,02 г 80

Сеголетки массой 25 г 40

Двухлетки массой 500 г 30

В опытах *in vitro* {изолированное перфузированное сердце) частота сердечных сокращений у радужной форели и электрического ската составила 20-40 ударов в минуту.

Из множества факторов наиболее выраженное влияние на частоту сердечных сокращений оказывает температура среды обитания. Методом телеметрии на морском окуне и камбале была выявлена следующая зависимость (табл. 7.1).

### 7.1. Зависимость частоты сердечных сокращений от температуры воды

Температура, °С	Частота сердечных сокращений, ударов в минуту	Температура, °С	Частота сердечных сокращений, ударов в минуту
8	24	11,5	31
9	26	12	43
10	29		

Установлена видовая чувствительность рыб к перепадам температуры. Так, у камбалы при повышении температуры воды с 8 до 12 °С частота сердечных сокращений возрастает в 2 раза (с 24 до 50 ударов в минуту), у окуня - только с 30 до 36 ударов в минуту.

Регуляция сердечных сокращений осуществляется при помощи центральной нервной системы, а также внутрисердечных механизмов. Как и у теплокровных, у

рыб в опытах *in vivo* при повышении температуры притекающей к сердцу крови наблюдалась тахикардия. Понижение температуры притекающей к сердцу крови вызывало брадикардию. Ваготомия снижала уровень тахикардии.

Хронотропным действием обладают и многие гуморальные факторы.

Положительный хронотропный эффект получали при введении атропина, адреналина, эфедрина. Отрицательную хронотропию вызывали ацетилхолин, эфедрин, кокаин.

Интересно, что один и тот же гуморальный агент при различной температуре окружающей среды может оказывать прямо противоположное воздействие на сердце рыб. Так, на изолированном сердце форели при низких температурах (6°C) эпинефрин вызывает положительный хронотропный эффект, а на фоне повышенных температур (15°C) перфузирующей жидкости - отрицательный хронотропный эффект.

Сердечный выброс крови у рыб оценивается в 15-30 мл/кг в минуту. Линейная скорость крови в брюшной аорте составляет 8- 20 см/с. *In vitro* на форели установлена зависимость сердечного выброса от давления перфузирующей жидкости и содержания в ней кислорода. Однако в тех же условиях у электрического ската минутный объем не изменялся.

В состав перфузата исследователи включают более десятка компонентов.

Состав перфузата для сердца форели (г/л)

Хлорид натрия 7,25

Хлорид калия 0,23

Фторид кальция 0,23

Сульфат магния (кристаллический) 0,23

Фосфат натрия однозамещенный (кристаллический) 0,016

Фосфат натрия двухзамещенный (кристаллический) 0,41

Глюкоза 1,0

Поливинил пиррол идол (PVP) коллоидный 10,0

Примечания:

1. Раствор насыщается газовой смесью из 99,5 % кислорода, 0,5 % углекислого газа (диоксида углерода) или смесью воздуха (99,5%) с углекислым газом (0,5 %).

2. pH перфузата доводят до 7,9 при температуре 10 °C, используя бикарбонат натрия.

Состав перфузата для сердца электрического ската (г/л)

Хлорид натрия 16,36

Хлорид калия 0,45

Хлорид магния 0,61

Сульфат натрия 0,071

Фосфат натрия однозамещенный (кристаллический) 0,14

Бикарбонат натрия 0,64

Мочевина 21,0

Глюкоза 0,9

Примечания:

1. Перфузат насыщают той же газовой смесью. 2. pH 7,6.

В таких растворах изолированное сердце рыб сохраняет физиологические свойства и функционирует очень долго. При выполнении простых манипуляций с сердцем

допускается использование изотонического раствора хлорида натрия. Однако не стоит при этом рассчитывать на продолжительную работу сердечной мышцы.

### §33. КРУГ КРОВООБРАЩЕНИЯ

У рыб, как известно, один круг кровообращения. И, тем не менее, кровь по нему циркулирует дольше. На полный кругооборот крови у рыб уходит около 2 мин (у человека через два круга кровообращения кровь проходит за 20-30 с). Из желудочка через артериальную луковицу или артериальный конус кровь поступает в так называемую брюшную аорту, отходящую от сердца в краниальном направлении к жабрам (рис. 7.3).

Брюшная аорта делится на левые и правые (по количеству жаберных дуг) приносящие жаберные артерии. От них к каждому жаберному лепестку отходит лепестковая артерия, а от нее к каждому лепесточку отходят две артериолы, которые формируют капиллярную сеть из тончайших сосудов, стенка которых образована однослойным эпителием с большими Межклеточными пространствами. Капилляры сливаются в единую выносящую артериолу (по количеству лепесточков). Выносящие артериолы формируют выносящую лепестковую артерию. Лепестковые артерии образуют левую и правую выносящие жаберные артерии, по которым течет артериальная кровь.

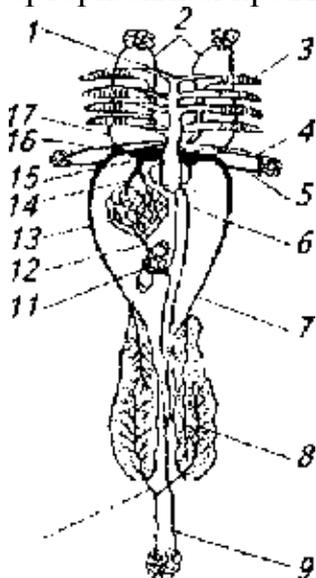


Рис. 7.3. Схема кровообращения костистой рыбы:

1- брюшная аорта; 2 - сонные артерии; 3 - жаберные артерии; 4- подключичные артерия и вена; 5- спинная аорта; 6- задняя кардинальная вена; 7- сосуды почек; 8- хвостовая вена; 9- оборотная вена почек; 10 - сосуды кишечника; 11 - воротная вена; 12 - сосуды печени; 13 - печеночные вены; 14- венозный кювьеров проток; 15- передняя кардинальная вена; 16- кювьеров проток; 17- передняя кардинальная вена

От выносящих жаберных артерий к голове отходят сонные артерии. Далее жаберные артерии сливаются с образованием единого крупного сосуда - спинной аорты, которая тянется по всему телу под позвоночником и обеспечивает артериальное системное кровообращение. Основными отходящими артериями являются подключичная, брыжеечная, подвздошная, хвостовая и сегментарные.

Венозную часть круга начинают капилляры мышц и внутренних органов, которые, объединяясь, формируют парные передние и парные задние кардинальные вены. Кардинальные вены, объединяясь с двумя печеночными венами, образуют кювьеровы протоки, впадающие в венозный синус.

Таким образом, сердце рыб нагнетает и насосывает только венозную кровь. Однако

все органы и ткани получают артериальную кровь, так как перед заполнением микроциркуляторного русла органов кровь проходит через жаберный аппарат, в котором осуществляется обмен газов между венозной кровью и водной средой.

### **§34. ДВИЖЕНИЕ КРОВИ И КРОВЯНОЕ ДАВЛЕНИЕ**

Кровь движется по сосудам вследствие разницы ее давления в начале круга кровообращения и в его конце. При измерении кровяного давления без анестезии в вентральном положении (вызывает брадикардию) у лосося в брюшной аорте оно составило 82/50 мм рт. ст., а в дорзальной 44/37 мм рт. ст. Исследование анестезированных рыб нескольких видов показало, что анестезия существенно снижает систолическое давление - до 30-70 мм рт. ст. Пульсовое давление при этом по видам рыб колебалось от 10 до 30 мм рт. ст. Гипоксия приводила к повышению пульсового давления до 40 мм рт. ст.

В конце круга кровообращения давление крови на стенки сосудов (в кювьеровых протоках) не превышало 10 мм рт. ст.

Наибольшее сопротивление току крови оказывает жаберная система с ее длинными и сильно разветвленными капиллярами. У карпа и форели разница систолического давления в брюшной и дорзальной аортах, т. е. при входе и на выходе из жаберного аппарата, составляет 40-50 %. При гипоксии жабры оказывают еще большее сопротивление току крови.

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, каудальная 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. Экспериментально доказано, что у форели мышечная нагрузка приводит к уменьшению объема селезенки и печени.

Наконец, движению крови способствуют механизм равномерного наполнения сердца и отсутствие резких систолическо-диастолических колебаний сердечного выброса. Наполнение сердца обеспечивается уже при диастоле желудочка, когда создается некоторое разрежение в перикардиальной полости и кровь пассивно заполняет венозный синус и предсердие. Систолический удар демпфируется артериальной луковицей, имеющей эластичную и пористую внутреннюю поверхность.

## **Глава 8. ГАЗООБМЕН РЫБ**

Концентрация кислорода в водоеме - самый неустойчивый многократно меняющийся в течение суток показатель среды обитания рыб. Тем не менее парциальное давление кислорода и углекислого газа в крови рыб достаточно стабильно и относится к жестким константам гомеостаза.

Как дыхательная среда вода уступает воздушной среде (табл. 8.1).

### **8.1. Сравнение воды и воздуха как среды дыхания (при температуре 20 °С)**

Показатели	Воздух	Вода	Вода/воздух
------------	--------	------	-------------

Плотность, г/см <sup>3</sup>	0,00129	1,0	780
Вязкость, Па*с	0,000018	0,0011	61
Коэффициент диффузии O <sub>2</sub> , см <sup>2</sup> /с	0,22	0,000021	10000
Содержание O <sub>2</sub> , мг/л	290	9,2	1/30

При столь невыгодных изначальных условиях для газообмена эволюция пошла по пути создания дополнительных механизмов газообмена у водных животных, которые позволяют им переносить опасные колебания концентрации кислорода в окружающей их среде. Помимо жабр у рыб в газообмене принимают участие кожа, желудочно-кишечный тракт, плавательный пузырь, специальные органы

### **§35. ЖАБРЫ - ЭФФЕКТИВНЫЙ ОРГАН ГАЗООБМЕНА В ВОДНОЙ СРЕДЕ**

Основная нагрузка в обеспечении организма рыб кислородом и удалении из него углекислого газа ложится на жабры. Они выполняют тетаническую работу. Если сравнивать жаберное и легочное дыхание, то приходишь к заключению, что рыбе необходимо прокачивать через жабры дыхательной среды в 30 раз больше по объему и в 20 000 (!) раз больше по массе.

Более пристальное изучение показывает, что жабры хорошо приспособлены к газообмену в водной среде. Кислород переходит в капиллярное русло жабр по градиенту парциального давления, который у рыб составляет 40-100мм рт. ст. Такова же причина перехода кислорода из крови в межклеточную жидкость в тканях.

Здесь градиент парциального давления кислорода оценивается в 1?15ммрт. ст., градиент концентрации углекислого газа - в 3-15 мм.рт.ст.

Газообмен в других органах, например через кожу, осуществляется по тем же физическим законам, однако интенсивность диффузии в них гораздо ниже.

Жаберная поверхность в 10-60 раз превышает площадь тела рыбы. К тому же жабры, высокоспециализированные на газообмене органы, даже при одинаковой с другими органами площади будут иметь большие преимущества.

Самое совершенное строение жаберного аппарата характерно для костистых рыб. Основой жаберного аппарата являются 4 пары жаберных дуг. На жаберных дугах располагаются хорошо васкуляризированные жаберные лепестки, образующие дыхательную поверхность (рис. 8.1).

По стороне жаберной дуги, обращенной в ротовую полость, располагаются более мелкие структуры - жаберные тычинки, которые в большей мере отвечают за механическую очистку воды по мере ее поступления из ротовой полости к жаберным лепесткам.

Поперечно жаберным лепесткам располагаются микроскопические жаберные лепесточки, которые и являются структурными элементами жабр как органов дыхания (см. рис. 8.1; 8.2). Покрывающий лепесточки эпителий имеет клетки трех типов: респираторные, слизистые и опорные. Площадь вторичных ламелей и, следовательно, дыхательного эпителия зависит от биологических особенностей рыбы - образа жизни, интенсивности основного обмена, потребности в кислороде. Так, у тунца при массе 100 г площадь жаберной поверхности составляет 20-30 см<sup>2</sup>/г, у кефали - 10 см<sup>2</sup>/г, у форели - 2 см<sup>2</sup>/г, у плотвы - 1 см<sup>2</sup>/г.

Жаберный газообмен может быть эффективным только при постоянном токе воды через жаберный аппарат. Вода орошает жаберные лепестки постоянно, и этому способствует ротовой аппарат. Вода устремляется из ротовой полости к жабрам. Такой механизм есть у большинства видов рыб.

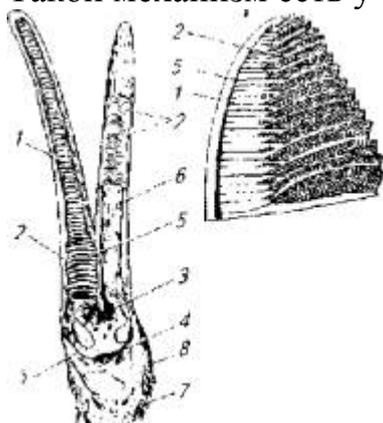


Рис. 8.1. Строение жабр костистых рыб:

1- жаберные лепестки; 2- жаберные лепесточки; 3-жаберная артерия; 4 - жаберная вена; 5-лепестковая артерия; 6 - лепестковая вена; 7-жаберные тычинки; 8- жаберная дуга

Однако известно, что крупные и активные виды, например тунец, рта не закрывают, и дыхательные движения жаберных крышек у них отсутствуют. Такой тип вентиляции жабр называют "таранным"; он возможен только при больших скоростях перемещения в воде.

Для прохождения воды через жабры и движения крови по сосудам жаберного аппарата характерен противоточный механизм, обеспечивающий очень высокую эффективность газообмена. Пройдя через жабры, вода теряет до 90 % растворенного в ней кислорода (табл. 8.2).

### 8.2. Эффективность извлечения кислорода из воды разными видами рыб, %

Вид рыб	Эффективность дыхания, %
Карп	75
Камбала	68
Форель	46
Тунец	40

Жаберные лепестки и лепесточки расположены очень тесно, но благодаря малой скорости движения через них воды они не создают большого сопротивления току воды. Согласно расчетам, несмотря на большой объем работы по перемещению воды через жаберный аппарат (не менее 1 м<sup>3</sup> воды на 1 кг живой массы в сутки), энергетические затраты рыбы при этом невелики.

Нагнетание воды обеспечивают два насоса - ротовой и жаберный. У разных видов рыб возможно превалирование одного из них. Например, у быстроходных кефали и ставриды действует в основном ротовой насос, а у медлительных придонных рыб (камбалы или сома) - жаберный насос.

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. Зависимость частоты дыхания от температуры показана на рис. 8.2.

Таким образом, жаберное дыхание следует рассматривать как очень эффективный

механизм газообмена в водной среде с точки зрения эффективности извлечения кислорода, а также энергозатрат на этот процесс. В том случае, когда жаберный механизм не справляется с задачей адекватного газообмена, включаются другие (вспомогательные) механизмы.

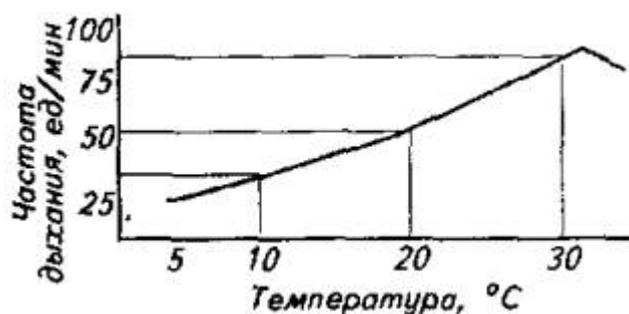


Рис. 8.2. Зависимость частоты дыхания от температуры воды у сеголетков карпа

### §36. КОЖНОЕ ДЫХАНИЕ

Кожное дыхание развито в разной мере у всех животных, но у некоторых видов рыб оно может быть основным механизмом газообмена.

Кожное дыхание имеет существенное значение для видов, ведущих малоподвижный образ жизни в условиях низкого содержания кислорода или на короткое время покидающих водоем (угорь, илистый прыгун, сомы). У взрослого угря кожное дыхание становится основным и достигает 60% общего объема газообмена

#### 8.3. Доля кожного дыхания у разных видов рыб

Вид рыб	Масса, г	Температура, °C	Кожное дыхание, %
Угорь	100-600	13-16	21 (до 60)
Сомик	200	20	19
Карп	20-400	8-11	11-24
Карась	24	20	17
Осетр	90-210	18-22	13
Плотва	40-240	17	9
Налим	100-300	10-12	6
Окунь	70-370	14-18	6
Сиг	175-200	12-13	3

Изучение онтогенетического развития рыб свидетельствует о том, что кожное дыхание первично по отношению к жаберному. Эмбрионы и личинки рыб осуществляют газообмен с окружающей средой через покровные ткани.

Интенсивность кожного дыхания усиливается с повышением температуры воды, так как повышение температуры усиливает обмен веществ и снижает растворимость кислорода в воде.

В целом интенсивность кожного газообмена определяется морфологией кожи. У угря кожа имеет гипертрофированные по сравнению с другими видами васкуляризацию и иннервацию.

У других видов, например у акул, доля кожного дыхания незначительна, но и кожа у них имеет грубое строение со слабо развитой системой кровоснабжения.

Площадь кровеносных сосудов кожи у разных видов костистых рыб составляет от

0,5 до 1,5 см:/г живой массы. Соотношение площади кожных капилляров и капилляров жабр варьирует в широких пределах - от 3:1 у вьюна до 10:1 у карпа. Толщина эпидермиса, колеблющаяся от 31-38 мкм у камбалы До 263 мкм у угря и 338 мкм у вьюна, определяется количеством и размером мукозных клеток. Однако есть рыбы с очень интенсивным газообменом на фоне ординарной макро- и микроструктуры кожи.

В заключение надо подчеркнуть, что механизм кожного дыхания у животных изучен явно недостаточно. Важную роль в этом процессе играет кожная слизь, в составе которой обнаруживается и гемоглобин, и фермент карбоангидраза.

### **§37. КИШЕЧНОЕ ДЫХАНИЕ**

В экстремальных условиях (гипоксия) кишечное дыхание используется многими видами рыб. Однако есть рыбы, у которых желудочно-кишечный тракт претерпел морфологические изменения с целью эффективного газообмена. 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, во-первых, за счет гипертрофированной капиллярной васкуляризации и, во-вторых, за счет наличия респираторного цилиндрического эпителия. Заглоченный пузырек атмосферного воздуха в кишке находится под определенным давлением, что повышает коэффициент диффузии кислорода в кровь. В этом месте кишка обеспечивается венозной кровью, поэтому возникают хорошая разница парциального давления кислорода и углекислого газа и однонаправленность их диффузии. Кишечное дыхание широко распространено у американских сомов. Среди них есть виды с приспособленным для газообмена желудком.

Плавательный пузырь не только обеспечивает рыбе нейтральную плавучесть, но и играет определенную роль в газообмене. Он бывает открытым (лососевые) и закрытым (камп). 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. Эндотелий газовой железы способен выделять молочную кислоту и тем самым локально изменять рН крови. Это, в свою очередь, заставляет гемоглобин отдавать кислород прямо в плазму крови. Получается, что кровь, оттекающая от плавательного пузыря, перенасыщена кислородом. Однако противоточный механизм кровотока в газовой железе приводит к тому, что этот кислород плазмы диффундирует в полость пузыря. Таким образом, пузырь создает запас кислорода, который используется организмом рыбы в неблагоприятных условиях.

Другие приспособления для газообмена представлены лабиринтом (гурами, лялиус, петушок), наджаберным органом (рисовый угорь), легкими (двоякодышащие), ротовым аппаратом (окунь ползун), глоточными полостями (*Ophiocephalus* sp.). Принцип газообмена в этих органах такой же, как в кишке или в плавательном пузыре. Морфологическая основа газообмена в них -это видоизмененная система капиллярного кровообращения плюс утончение слизистых оболочек (рис. 8.3).

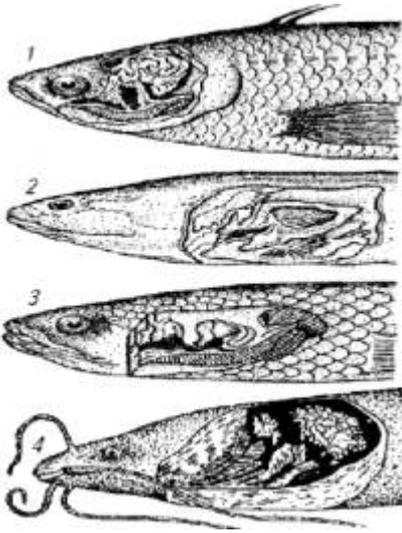


Рис. 8.3. Разновидности наджаберных органов:

1- окунь-ползун; 2- кучия; 3- змееголов; 4- нильский шармут

Морфологически и функционально с органами дыхания связаны псевдобранхии - особые образования жаберного аппарата. Их роль до конца не изучена. То, что к этим структурам притекает кровь от жабр, насыщенная кислородом, свидетельствует о том, что 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.

Функционально 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. Есть точка зрения, что сосудистая железа обеспечивает снабжение сильно насыщенной кислородом кровью сетчатки глаза при максимально низком поступлении в нее углекислого газа. Вероятно, что фоторецепция требовательна к рН растворов, в которых она осуществляется. Поэтому систему псевдобранхии - сосудистая железа можно рассматривать как дополнительный буферный фильтр сетчатки глаза. Если принять во внимание, что наличие этой системы не связано с таксономическим положением рыб, а скорее связано со средой обитания (эти органы имеются чаще у морских видов, обитающих в воде с высокой прозрачностью, и зрение у которых является важнейшим каналом связи с внешней средой), то данное предположение выглядит убедительным.

### §38. ПЕРЕНОС ГАЗОВ КРОВЬЮ

Принципиальных отличий в транспортировании газов кровью у рыб нет. Как у легочных животных, у рыб транспортные функции крови реализуются за счет высокого сродства гемоглобина к кислороду, сравнительно высокой растворимости газов в плазме крови, химической трансформации углекислого газа в карбонаты и бикарбонаты.

Основным транспортировщиком кислорода в крови у рыб выступает гемоглобин. Небезынтересно, что гемоглобин рыб функционально делится на два типа - чувствительный к кислоте и нечувствительный к кислоте.

Чувствительный к кислоте гемоглобин при понижении рН крови утрачивает способность связывать кислород.

Нечувствительный к кислоте гемоглобин не реагирует на величину рН, причем для

рыб его наличие имеет жизненно важное значение, так как их мышечная активность сопровождается большими выбросами в кровь молочной кислоты (естественный результат гликолиза в условиях постоянной гипоксии).

У некоторых арктических и антарктических видов рыб гемоглобина в крови нет вообще. В литературе есть сообщения о таком же явлении у карпа. В экспериментах на форели показано, что рыба не испытывает асфиксии без функционального гемоглобина (весь гемоглобин искусственно связывали при помощи CO) при температуре воды ниже 5 °C. Это свидетельствует о том, что потребность рыб в кислороде значительно ниже, чем у наземных животных (особенно при пониженных температурах воды, когда повышается растворимость газов в плазме крови).

В определенных условиях с транспортированием газов справляется одна плазма. Однако в обычных условиях у подавляющего большинства рыб газообмен без гемоглобина практически исключен. Диффузия кислорода из воды в кровь протекает по градиенту концентрации. Градиент сохраняется, когда растворенный в плазме кислород связывается гемоглобином, т.е. диффузия кислорода из воды идет до полного насыщения гемоглобина кислородом. Кислородная емкость крови колеблется от 65 мг/л у ската до 180 мг/л у лосося. Однако насыщение крови углекислотой (диоксидом углерода) может снизить кислородную емкость крови рыб в 2 раза.

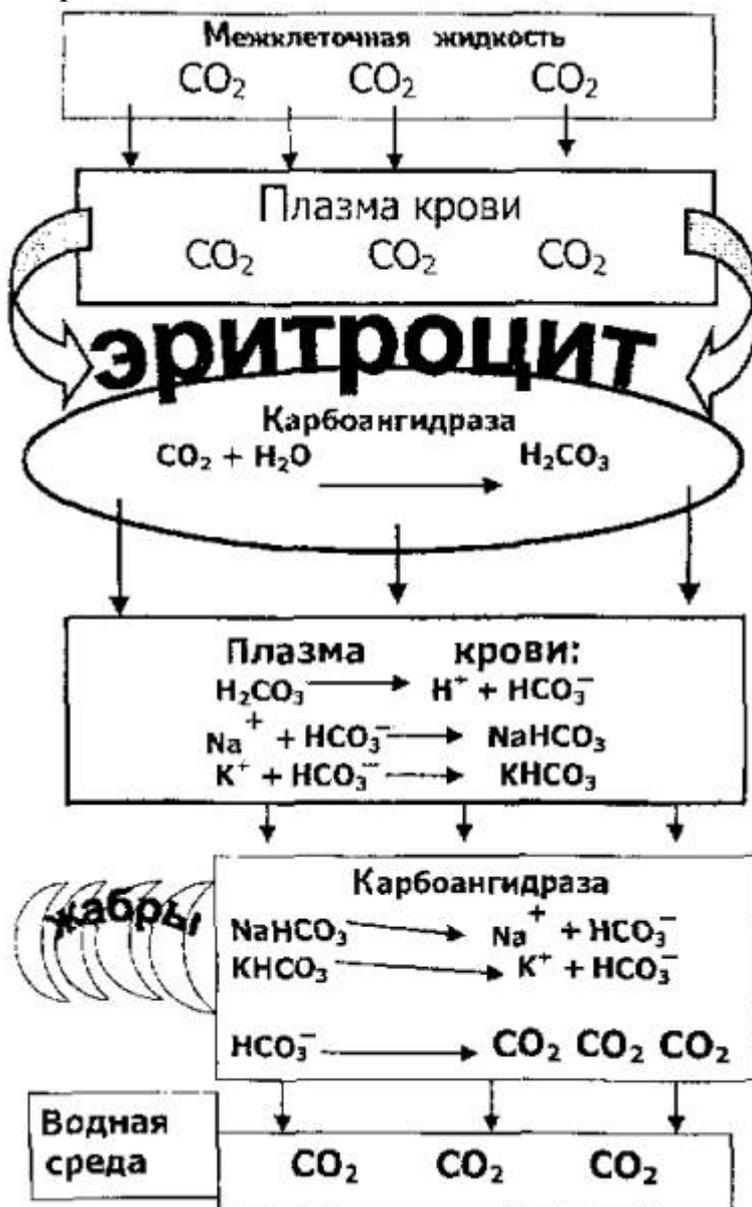


Рис. 8.4. Роль карбоангидразы в переносе углекислого газа кровью

Транспортирование углекислого газа кровью осуществляется по-другому. Роль гемоглобина в переносе углекислого газа в виде карбогемоглобина 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 в результате диффузии 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. На самом деле этого не происходит. В плазме под влиянием 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. Схематично роль карбоангидразы показана на рис. 8.4.

Образующийся бикарбонат с кровью поступает в жаберный эпителий, который также содержит карбоангидразу. Поэтому в жабрах происходит преобразование бикарбонатов в углекислый газ и воду. Далее по градиенту концентрации  $\text{CO}_2$  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. Кроме того, значительные количества углекислого газа, образующегося в результате обмена веществ, выделяются из организма в виде карбонатов с мочой, в составе панкреатического сока, желчи и через кожу.

## **Глава 9. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ РЫБ**

Филогенетическое развитие отдельных групп рыб проходило в резко различающихся условиях среды. Часть рыб оказалась и морской, часть - в пресной воде. Рыбы освоили водоемы всех географических и климатических зон на Земле с температурами атмосферного воздуха от минус 50 до плюс 50 °C. Естественно, формирование разнообразных водоемов сопровождалось параллельным формированием специфических биоценозов, т. е. кормовых баз, к которым рыбы были вынуждены приспособляться. Это, в свою очередь, привело к возникновению морфофункционального разнообразия рыб и прежде всего их систем пищеварения.

Кроме своей основной функции пищеварительный тракт рыб участвует в процессе газообмена, осморегуляции, размножения, защитных реакциях и др.

### **§39. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА РЫБ**

Строение пищеварительного тракта у рыб проще, чем у высших позвоночных. Тем не менее внутри класса рыб имеется огромное разнообразие видовых особенностей, довольно сложных в морфологическом отношении. Из-за этого огромного разнообразия морфологии до сих пор невозможно признать, что строение и функции желудочно-кишечного тракта рыб изучены хорошо. В; обобщенном виде пищеварительная система рыб представлена на рис. 9.1.

Понимая, что разнообразие морфологических особенностей в пищеварительном

тракте рыб требует систематизации, исследователи предлагают ряд классификаций. Одной из наиболее удачных представляется классификация Г. Г. Вундш, к которой специалисты обращаются с 1937 г. В соответствии с ней все известные виды рыб имеют один из 5 типов пищеварительной системы;

1. Лососевый тип (стенка желудка тонкая; имеется от 80 до 400 пилорических придатков).
2. Окуневый тип (толстостенная глотка; цилиндрический желудок; имеется только 3 пилорических придатка).
3. Щуковый тип (толстостенный пищевод; удлинённый желудок; печень вытянута в соответствии с геометрией тела).
4. Карповый тип (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).

Гистологически пищеварительная трубка рыб не отличается от таковой других позвоночных. Пищевод состоит из слизистого, подслизистого, мышечного и серозного слоев. Эпителиальный слой включает в себя клетки реснитчатого эпителия, большое количество мукозных клеток. Здесь же обнаруживаются вкусовые рецепторы, кубические и грушевидные клетки.

Задний отдел пищевода (эзогастр) у некоторых видов имеет секреторные железы желудочного типа. В слизистой встречаются и разветвленные трубчатые железы.

Пищевод для большинства видов рыб - транзитный участок пищеварительной трубки. Однако у некоторых видов он выполняет добавочные функции: респираторную, депонирующую, а также первичной переработки пищи.

По типу пищеварения рыб делят на две группы - желудочные (преимущественно хищные) и безжелудочные (рис. 9.2).

И те и другие встречаются в пределах одного семейства и даже одного рода.

Морфология желудка и присутствие в нем пищеварительных желез не всегда связаны с природой питания рыбы. Эпителий желудка описан подробно. Он имеет простое строение, состоит из цилиндрических клеток, обладает щеточной каймой, включает в себя мукозные клетки.

В желудочных железах костистых рыб идентифицирован только один тип секреторных клеток, которые продуцируют и зимогены, и соляную кислоту. На апикальном конце клеток, образующих железы, имеется компактная система канальцев, сходных со структурами обкладочных клеток у высших животных, вырабатывающих соляную кислоту. В базальной части этих же клеток обнаружены гранулы, содержимое которых высвобождается в апикальной части клетки.

Гистохимический анализ подтвердил предположение о том, что у рыб пепсиноген и соляную кислоту вырабатывают одни и те же клетки желудочных желез.

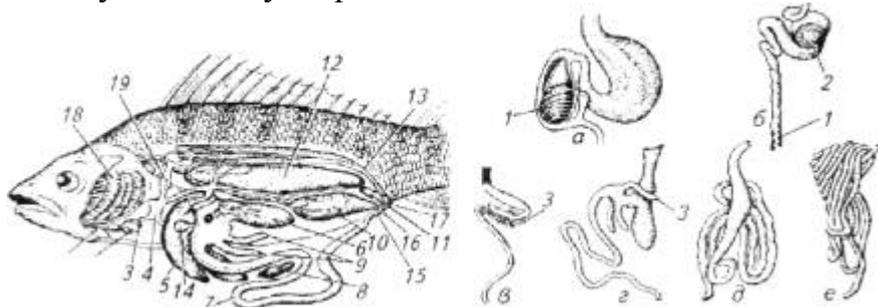


Рис. 9.1. Топография органов пищеварения у костистой рыбы:

1-аорта; 2- 4- сердце; 5- печень; 6- желудок; 7- тонкая кишка; 8- селезенка; 9- пилорические придатки; 10- гонады, 11 - мочевой пузырь; 12 - плавательный пузырь,

13 - почка; 14- желчный пузырь; 15-17- клоака; 18-жабры; 19- кювьеров проток  
Рис. 9.2. Разновидности пищеварительного тракта у разных видов рыб:  
а- скат; б - осетр; в - лосось; г - окунь; д- кари; е - толстолобик; 1 - спиральный клапан; 2- пилорическая железа; 3- пилорические придатки

Кишечник у примитивных рыб - простейшая трубка, площадь которой увеличивается за счет спирального клапана - продольной складки слизистой оболочки. Количество оборотов спирали может быть от 2 до 50.

У костистых высокоорганизованных видов площадь кишки увеличивается за счет ряда приспособлений:

пилорических придатков у желудочных рыб; количество придатков колеблется от 1 до 1000; их слизистая не проявляет ферментативной активности (рис. 9.3);

продольных петель кишки;

складок слизистой оболочки.

Длина кишки у хищных и всеядных рыб примерно равна длине тела. У бентософагов и макрофитофагов длина кишки может превышать длину тела в 2-3 раза. Известно и 15-кратное превышение. При голодании рыб длина кишки уменьшается на 30-45 %.

Гистологи в кишечной стенке рыб выделяют 4 слоя. Однако подслизистый слой, например, у карпа может и не обнаруживаться. Мышечный слой лучше развит у хищных видов. Слизистая кишечника выстлана однослойным цилиндрическим эпителием с реснитчатой каймой. Помимо энтероцитов в составе слизистой описаны бокаловидные, грушевидные и кубические клетки, которые лишены щеточной каймы, а также клетки-мигранты-лимфоциты и различные гранулоциты. Для многих видов типичны клетки реснитчатого эпителия, присутствие которого считается признаком примитивной организации.

Кишечные железы у большинства рыб отсутствуют.

Терминальная часть кишечника называется прямой или задней кишкой. У некоторых видов этот участок кишки отделен особым клапаном. У реснитчатого окуня имеется даже гладкомышечный сфинктер, разделяющий среднюю кишку на две части с разным гистологическим строением.



Рис. 9.3. Топография пилорических придатков

У костистых рыб задняя кишка имеет слизистую, сходную по гистостроению.

Энтероциты кишечника рыб принято делить на зимогенные и абсорбирующие. Есть сообщения о третьем типе энтероцитов - клетках с ярко выраженными эндокринными свойствами.

Застенные пищеварительные железы рыб представлены только печенью и поджелудочной железой. Эти органы ввиду топографической близости называют гепатопанкреасом.

Печень рыб развивается из эпителия пищеварительной трубки. Чаше она разделена на доли. Гепатоциты рыб имеют сходное строение с клетками печени других позвоночных. При химическом анализе в них обнаруживается большая

концентрация липидов и гликогена, Большинство видов рыб имеют желчный пузырь, проток которого открывается в переднюю часть кишечника или (при их наличии) в пилорические придатки. Сюда же открываются и мелкие протоки поджелудочной железы. Сама поджелудочная железа заполняет пространства между петлями кишки вблизи печеночных долей и селезенки. Эндокринная часть поджелудочной железы у рыб имеет свои границы в отличие от островкового строения ее у высших позвоночных.

#### **§40. ВЛИЯНИЕ ХАРАКТЕРА ПИТАНИЯ НА МОРФОЛОГИЮ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА**

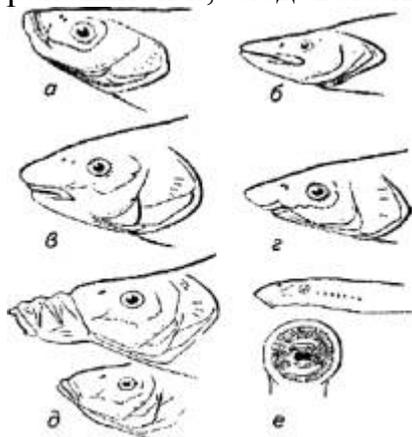
Эволюционное влияние пищевого спектра на строение желудочно-кишечного тракта у рыб проявляется на уровне ротового аппарата и головной кишки. У круглоротых сравнительно простые челюсти образованы передними висцеральными дугами. У костистых рыб они имеют более сложное строение. Механическая переработка пищи в ротовой полости у рыб встречается в редких случаях. Движение челюстей обеспечивают кусание, разгрызание, выброс изо рта инородных тел. а также нагнетание воды в ротовую полость с целью прокачивания ее через жабры.

Строение рта отражает особенности питания (рис. 9.4),

Так, у бентософагов рот нижний (осетр), у планктонофагов- верхний (песядь).

Характер питания отразился и на строении туловищной кишки. Так, наиболее характерным признаком большинства хищных рыб является наличие хорошо развитого мускульного желудка и связанного с ним пепсиногенного пищеварения.

Однако многие хищные рыбы утратили желудок. Существует несколько гипотез, объясняющих исчезновение этого органа. Одни ученые считают причиной исчезновения желудка переход рыб на питание моллюсками с известковой раковиной и, следовательно, нейтрализацию кислого желудочного сока.



*Рис. 9.4. Расположение рта на голове у разных видов рыб:*

*а- верхний; б- конечный; в - полунижний; г - нижний; д- выдвигной; е -круглый рот*

Другие ученые видят причину утраты желудка рыб в высоком проценте балласта (ил, песок, детрит) в пище.

Наконец, у всеядных рыб при частой перемене спектра питания и необходимости в более длительном пребывании пищи в кишке кислотный характер пищеварения (желудок) становится бесполезным

#### **§41. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ**

Состав секретируемых желудочно-кишечным трактом соков сложен и ввиду ряда технических и методических причин до конца не изучен у рыб, как и механизм

самой секреции. Секреторная интенсивность отмечена и в головной, и в туловищной кишке рыб. Однако интенсивность секреции и химическая реактивность секреторируемых продуктов в разных участках пищеварительной системы, конечно, неодинаковы.

Немногие виды рыб имеют механизм секреции в ротовой полости, глотке и пищеводе. 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. Обильная слизь способствует проглатыванию кораллов.

Обильное слизевыделение характерно и для цихлид, однако слизь у них играет несколько иную роль. Она необходима для выкармливания молоди. Лабиринтовые рыбы используют такую же ротовую слизь для построения гнезда. Показатель рН ротовой слизи рыб близок к нейтральной величине.

Слизистая оболочка пищевода имеет множественные борозды и складки, в которых накапливается слизь, задача которой заключается в обеспечении движения пищевого кома из ротовой полости после проглатывания.

У некоторых видов рыб (кефаль) слизистая пищевода имеет секреторные клетки, аналогичные желудочным секреторным клеткам.

Секреторная активность желудка. Секреторная функция желудка у рыб существенно отличается от таковой у наземных теплокровных животных.

Хотя эта функция желудка и находится под нейрогуморальным контролем, как и у других животных, у рыб имеется своя специфика, вызванная их таксономическим положением и образом жизни. Растяжение стенки желудка приводит к возбуждению пищеварительных центров в центральной нервной системе, По блуждающему нерву к секреторному аппарату желудка поступает стимул.

В регуляции секреции не меньшую роль играет и местная эндокринная система желудка, которая посредством биологически активных веществ - гастрина, гистамина, ацетилхолина - стимулирует секрецию желудочного сока.

Ацетилхолин является первым исполнителем воли центра. Он обладает разносторонним действием. Прежде всего он выступает в роли медиатора в синапсах. Ацетилхолин способен непосредственно возбуждать секреторные клетки желудка. Он стимулирует выделение гастрина, вызывает усиление синтеза гистамина.

Гастрин в 1,5 раза активнее гистамина стимулирует выделение соляной кислоты.

Оба слабо влияют на отделение пепсиногена. Гастрин действует на клетки слизистой желудка через кровь, т. е. с определенной временной задержкой.

Гистамин обладает паракриновым эффектом в отношении секреторирующих клеток желудка, т.е. действует непосредственно и, следовательно, быстро.

Основными компонентами желудочного сока рыб являются слизь, ферменты и соляная кислота. Физиологическая роль соляной кислоты исключительна и сводится к следующему.

Соляная кислота активирует зимогены и превращает, например, пепсиноген в пепсин - активную форму.

Соляная кислота создает оптимальное значение рН в желудке, что важно для максимально эффективной работы ферментов. По данным разных исследователей,

pH желудочного сока колеблется от 1,2 до 5,0. Пепсин максимально активен при pH 1,0-2,0.

Соляная кислота способствует набуханию пищи, растворяет кости, кальцинированные кожные образования - чешую, жучки, а также наружный скелет и панцирь моллюсков, кораллов и т. д., а также участвует в регуляции процесса эвакуации желудочного содержимого в кишечник.

Однако анализ пищеварения хищников из семейства карповых (голавль, жерех), у которых нет желудка и не вырабатывается соляная кислота, позволяет говорить о том, что она не является обязательным компонентом пищеварительных соков даже у хищных рыб.

У некоторых рыб, например у акул, концентрация соляной кислоты в желудочном соке достигает 3 %. Поэтому тушка жертвы вынутая из желудка акулы через несколько минут после проглатывания, уже лишена чешуи, жучек и других кальцинированных образований.

Количество секретируемого пепсина у рыб зависит от температуры воды. Как резкое повышение, так и понижение температуры воды уменьшают секрецию фермента. Количество соляной кислоты и слизи в большей мере определяется количеством поступившей в желудок пищи. Механическое растяжение желудка сопровождается усилением секреции соляной кислоты.

Помимо протеолитических ферментов в желудке рыб обнаружена липаза. В желудке некоторых видов, например угря, радужной форели, судака, ставриды, обнаруживают фермент хитиназу. Однако нет доказательств ее эндогенного происхождения. Хитиназная активность желудка - скорее результат автолиза. Как известно, автолиз широко распространен в природе.

Еще одна особенность желудочного пищеварения рыб - высокая лизосомная активность, что для рыб, питающихся зоопланктоном с высоким содержанием различных полисахаридов в качестве строительного материала покровных тканей, очень важно.

Секреторная функция кишечника. Секреторная функция кишечника рыб изучена недостаточно. Пищеварительные соки, обнаруживаемые в кишке, есть смесь секретов самой кишки, поджелудочной железы и печени. Дополнительную сложность при изучении кишечной секреции создают пилорические придатки, у которых имеется собственный секреторный аппарат.

Известно, что секрецию кишечника реализуют энтероциты и слизистые клетки кишечного эпителия, причем первые вырабатывают энзимогены, вторые - слизь.

Считается, что энтероциты рыб продуцируют ферменты всех трех групп: протеолитические, липолитические, гликолитические.

Основным протеолитическим ферментом кишечного сока является трипсин.

Поскольку, как и любой другой фермент, он вырабатывается в форме профермента, то у него должен быть активатор. Таковым в кишечном соке является другая протеаза - энтерокиназа. В свою очередь, активный трипсин выполняет роль активатора по отношению к другим зимогенам кишечного сока и поджелудочной железы, например хемотрипсиногену,

В опытах *in vitro* слизистая кишечника проявляет и липолитическую активность, что позволяет говорить о секреции энтероцитами липаз. Липазы обнаружены и в пилорических придатках.

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. Некоторые авторы относят сюда и целлобиазу, что вызывает сомнение.

Амилаза обнаружена в кишечном соке хищных, например форели, что объясняет успешное выращивание этого вида на кормах, содержащих углеводы.

Хитиназа обычна в кишечном соке карповых. Однако действует она специфично, не до конца. В экскрементах карпа обнаруживают оболочки яиц артемий, эфиппиумы дафний, челюсти хирономид. Скорее всего, хитиназа (???) обеспечивает расчленение наружного скелета насекомых и их личинок. Речь об использовании хитина как питательного вещества вести нельзя. А потому возникает вопрос: хитиназа ли это вообще?

Кроме отмеченных выше, вероятно, кишечник рыб секретирует щелочную фосфатазу и нуклеазы. Однако действие этих ферментов у рыб не изучено.

В регуляции кишечной секреции большую роль играют гормоны и электролиты. В опытах денервация кишечника не влияла на секрецию в кишечнике. Однако степень наполнения кишки влияет на секрецию посредством возбуждения Мейснеровского сплетения, расположенного в подслизистом слое. Следовательно, регуляция кишечной секреции имеет все ту же нейрогуморальную природу.

Конечная (прямая) кишка имеет слизистую, образованную эпителием, продуцирующим слизь.

У безжелудочных рыб кишечная секреция непрерывна, у желудочных - периодична, связана с эвакуацией химуса из желудка.

Характеристика ферментных систем. Гидролиз белков. У желудочных рыб гидролиз белков начинается с денатурации белковых молекул соляной кислотой с последующим расщеплением кислыми карбоксильными протеазами. В желудке основной протеазой является пепсин, который вырабатывается клетками слизистой в неактивной форме, т. е. в виде зимогена.

Под влиянием ионов водорода или протеаз в результате ограниченного протеолиза при pH 2,0-5,0 происходит превращение пепсиногена в пепсин. Активация зимогена связана с отщеплением от N-конца 44 аминокислотных остатков, что приводит к образованию пепсина, после "информационных изменений молекулы которого образуется активный центр. Существует несколько молекулярных форм пепсина (например, у трески - 3, у кошачьей акулы - 4). Молекулярная масса зимогена 40 000, активированного фермента 35000. Пепсин в желудке гидролизует около 10% всех пептидных связей. Для рыб характерна активность ферментов в широком спектре pH (1,0-7,0) и температур (0-30 °C).

В содержимом желудка обнаруживаются и другие ферменты, но механизм их секреции у рыб не описан. Достоверно известно, что у хищных (акул) большую роль играет фермент коллагеназа.

Более глубокому перевариванию белков способствуют ферменты поджелудочной железы и кишечного сока.

У безжелудочных рыб схема переваривания несколько иная: она не имеет стадий воздействия кислых протеаз. Из ротовой полости пища поступает сразу в нейтральную или слабощелочную среду туловищной кишки. Наиболее сильному воздействию химус подвергается со стороны панкреатических ферментов - трипсина, хемотрипсинов А, В и С, эластазы, а также карбоксипептидаз А и В. Подобно желудочным пептидазам протеолитические ферменты поджелудочной железы выделяются в виде зимогенов, которые путем ограниченного протеолиза при

помощи каскадного механизма превращаются в активные формы.

Зимоген трипсиноген активируется кишечной энтерокиназой и трипсином, остальные протеазы - только трипсином.

Молекулярная масса трипсина рыб от 21 400 (карап) до 26000 (амурский сом).

Трипсин карпа активен при рН 4,7 и 9,2. Активность трипсина карпа в 3-7 раз выше таковой млекопитающих.

Трипсин расщепляет связи в основном между основными аминокислотами, хемотрипсин - связи ароматических аминокислот, эластаза - связи между алифатическими аминокислотами. Несмотря на то что аминокислотный состав энзимов довольно разнообразен (трипсиноген - 229 аминокислотных остатков, хемотрипсиноген - А - 245, эластаза - 240), ключевую роль в катализе играют 3 аминокислотных остатка, входящих в состав активного центра, - серина, гистидина и аспарагина.

Указанные ферменты, кроме того, обладают амилазной и эстеразной активностью.

Нативные белки плохо расщепляются трипсином и хемотрипсином. Они становятся доступными для гидролиза только после денатурации за счет изменения вторичной и третичной структур.

Зимоген прокарбонпепсидаза А поджелудочной железы имеет 2 формы: с молекулярной массой 87 000 и 64 000.

Как желудочные, так и панкреатические пептидазы дробят молекулу белка до олигопептидов, состоящих из 2-6 аминокислотных остатков.

Пептидазы кишечного сока завершают процесс деполимеризации белковых молекул.

В кишечном соке содержится несколько пептидаз. Наиболее значимый фермент кишки - аминокислот-пептидаза М (аланин-аминокислот-пептидаза). Этот фермент отщепляет основные кислоты от олигопептидов.

Аминокислот-пептидазы А, имеющие молекулярную массу от 112000 до 350000, отщепляют остаток аспарагиновой и глутаминовой кислот.

Есть в кишечном соке и дипептидазы и энтерокиназы, имеющие свои особые функции.

Гидролиз углеводов. Оптимальным значением активной реакции среды для гидролитических процессов является рН от 6,5 до 7,5.

Субстратами для гликолитических ферментов кишечника и поджелудочной железы потенциально являются 3 группы веществ-

1. Структурные полисахариды (целлюлоза, лигнин, агар, хитин). Однако, согласно современным представлениям, эта группа углеводов не чувствительна к ферментам позвоночных. Если они деполимеризуются, то исключительно под влиянием энзимов, вырабатываемых микробами.

2. Универсальные полисахариды (крахмал, гликоген).

3. Олиго-, дисахариды и моносахара обладают способностью проходить через слизистую кишки без существенных изменений.

Гликолитические ферменты активны при рН, близком к 7, или в слабощелочной среде. Поэтому у желудочных рыб переваривание углеводов начинается только при поступлении корма в кишечник.

Тонкий механизм воздействия ферментов на углеводную цепочку у рыб не описан. Однако если признать, что общие принципы деполимеризации молекулы полисахаридов у высших и низших животных одни и те же, то следует предположить наличие в панкреатическом соке  $\alpha$ - и  $\gamma$ -амилазы.

Экспериментальные данные о происхождении ос-амилазы в кишечнике рыб противоречивы или видоспецифичны. Так, например, у щуки, судака отмечено наличие ос-амилазы в мембране кишки; у карпа, окуня, плотвы - в полости кишки. Как известно, а-амилаза является эндогидролазой, а у-амилаза - экзогидролазой. Причем а-амилаза разрывает полимер в средней части, действуя на 1,4-гликозидные связи с образованием больших обломков молекул. у-амилаза последовательно отщепляет остатки глюкозы от конечной части полимерного остатка после обработки а-амилазой.

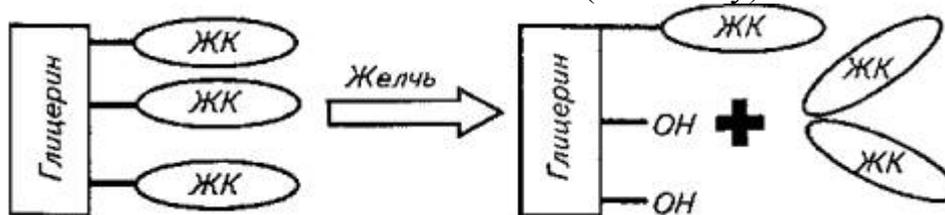
У высших животных, имеющих в составе слюны или в рубце а-амилазу, в кишечник поступают олигосахариды, освобожденные а-амилазой, а также олигосахариды, содержащиеся в пище.

Кишечный и панкреатический соки из желудочно-кишечного тракта рыб содержат помимо у-амилазы мальтазу, сахаразу, лактазу, которые гидролизуют олигосахара до мономеров. Скорее всего, а-амилазная активность у рыб с желудком проявляется в пилорических придатках, а у безжелудочных рыб - раньше - в самом начале туловищной кишки.

Карбогидразы, осуществляющие заключительные этапы гидролиза углеводов, связаны с апикальной мембраной энтероцитов. Они синтезируются в цитоплазме энтероцитов в зоне базальной мембраны, затем транспортируются к апикальной мембране и встраиваются в нее в виде гликопротеиновых комплексов. Они имеют довольно большую молекулярную массу (около 200000) и существуют в виде макромолекулярных комплексов: мальтаза - у-амилаза, мальтаза - сахараза, сахараза - изомальтаза.

Гидролиз жиров. Пищевые жиры представлены чаще всего триглицеридами животного и растительного происхождения.

Начало гидролизу молекул триглицеридов дает панкреатическая липаза в полости кишки, в результате чего образуются моноглицерид и жирные кислоты. Процесс зависит от наличия желчных кислот (см. схему).



Панкреатическая фосфолипаза, активируемая трипсином, гидролизует эфирную связь глицерина и жирных кислот с образованием лецитина, изолецитина и жирных кислот.

Окончательное переваривание 2-моноглицерида осуществляют ферменты апикальной мембраны энтероцитов - моноглицерид-липаза, эстераза и др.

## §42. МЕХАНИЗМ 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 пищеварение (полостное, дистантное) (впервые описано Spallanzani в 1783 г.).
2. Внутриклеточное пищеварение (подробно изучено И. И. Мечниковым).
3. Мембранное пищеварение (открыто А. М. Уголевым в 1958г.).

Внеклеточное пищеварение. Пищеварение протекает во внеклеточной среде - в

специальных полостях. За счет этого процесса происходит начальный этап деструктурирования биополимеров при помощи эндогидролаз.

Основными особенностями дистантного 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 низкая. Другим недостатком внеклеточного пищеварения является разобщенность продуктов гидролиза и транспортных систем.

Следует, однако, подчеркнуть, что полостное пищеварение связано с мембранным. Эти два процесса не являются разобщенными. Однако их взаимоотношения изучены недостаточно.

Внутриклеточное пищеварение. Оно подразделяется на два типа-

Первый тип пищеварения реализуется за счет транспортирования небольших молекул через клеточные мембраны и последующего гидролиза ферментами цитоплазмы (например, пептидов).

Второй тип пищеварения связан со специализированными вакуолями клеток. Вакуоли могут постоянно присутствовать в составе протоплазмы, а иногда иметь временный характер, как, например, при фагоцитозе, пиноцитозе или микропиноцитозе. Подробнее эти явления будут рассмотрены ниже (см. §43).

Внутриклеточное пищеварение лимитировано низкой проницаемостью мембран энтероцитов. Согласно исследованиям ученых, на ранних стадиях онтогенеза, например в личиночной стадии развития, внутриклеточное пищеварение является основным способом ассимиляции питательных веществ рыб.

Мембранное (контактное) пищеварение. Оно осуществляется в основном ферментами, активными к олигополимерам и находящимися на поверхности микроворсинок (рис. 9.5).

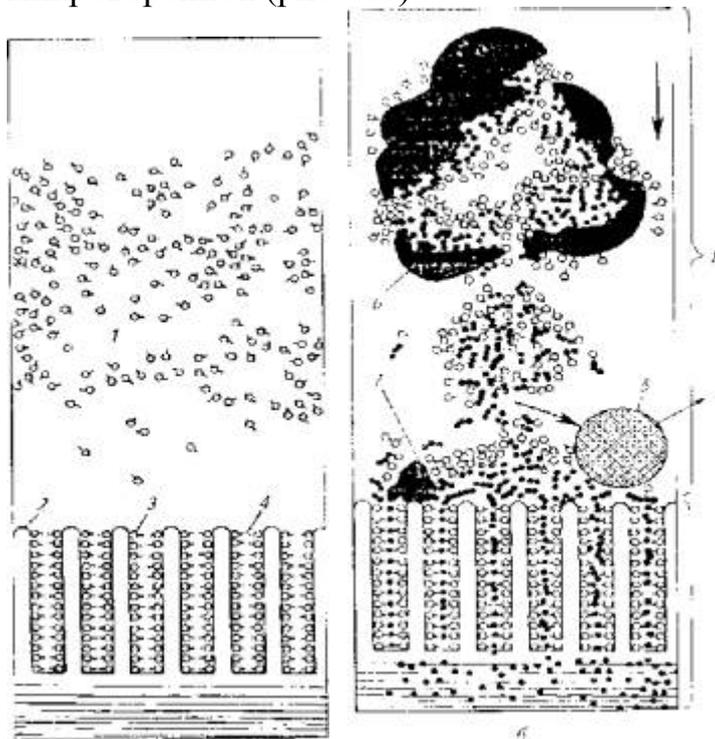


Рис. 9.5. Схема соотношения полостного и мембранного пищеварения: а - пустой кишечник, б-кишечнике пищевыми частицами; I - область полостного пищеварения; II-область мембранного пищеварения; 1-полостные ферменты; 2-микроворсинки; 3- ферменты щеточной каймы; 4-поры щеточной каймы; 5-

*микробная клетка; 6 и 7- пищевые частицы*

В мембрану микроворсинок, имеющую липидную природу, погружены белки и гликопротеиды, причем ее углеводная часть (гликокалекс) довольно сильно развита. Мукополисахаридные нити соединены между собой кальциевыми мостиками, которые, периодически разрушаясь, способствуют проникновению крупных молекул в глубь гликокалекса.

В зоне гликокалекса выявлена высокая протеолитическая, липолитическая и гликолитическая активность, причем ферменты мембраны имеют строгую ориентацию - активным центром в полость. Часть ферментов, фиксированных на мембране, имеют особую "ножку" и как бы удалены от нее.

Преимущества мембранного (контактного) пищеварения следующие.

Гликокалекс защищает мембрану от воздействия химуса.

Ферменты мембран всегда ориентированы активным центром к субстрату.

Микроворсинки препятствуют проникновению в энтероцит клеток микробов и чужеродных белков.

При мембранном (контактном) пищеварении обеспечивается немедленное транспортирование продуктов гидролиза.

Щеточная кайма обеспечивает стабильные условия для активного функционирования фиксированных на ней ферментов (рН, химический и газовый составы водной среды, температура).

Соотношение мембранного и полостного пищеварения (по активности ферментов) различно у разных видов рыб. Оно также изменяется по сезонам и зависит от степени накормленности рыбы.

Как правило, соотношение мембранного (Мб) и полостного (Пл) пищеварения выше у хищных рыб. Например, у налима, щуки, судака и окуня соотношение Мб: Пл в течение года более единицы, у растительноядных и всеядных менее единицы.

Следовательно, мембранное пищеварение для хищников имеет большее значение, что не лишено биологического смысла. У хищных рыб кишечник короче и желудочно-кишечный тракт в целом имеет меньшие объем и площадь всасывания. У хищников период активного питания наблюдается и зимой, т. е. пищеварение протекает в широких температурных границах, например в средней полосе от 0 до 30 °С. У хищных рыб высокая пищевая активность сопровождается интенсивными гидролитическими процессами, так как ферменты гликокалекса у них активны в широком диапазоне температур и рН.

Для сравнения укажем, что у таких мирных рыб, как карп, карась, плотва, при понижении температуры воды до 12 °С снижается пищевая активность на фоне резкой заторможенности пищеварительных процессов.

### **§43. СИМБИОТИЧЕСКОЕ ПИЩЕВАРЕНИЕ**

Роль симбиотического пищеварения хорошо изучена у жвачных. Последние исследования показали, что оно не менее важную роль играет и у низших животных. Общее количество микроорганизмов в пищеварительной системе рыб колеблется в широких пределах в течение года. Пик численности приходится на лето. Большое влияние оказывает и состав пищи. Так, например, в 1 г содержимого кишечника линя и белого амура содержится  $1,29 \times 10^{12}$  клеток, причем в естественной пище микробов больше, чем в комбикормах.

Роль микрофлоры в процессах пищеварения рыб возрастает по мере развития онтогенеза. На примере карпа, белого амура, линя и карася установлена родовая

принадлежность микробов кишки: *Pseudomonas*, *Micrococcus*, *Bacillus*, *Bacterium*, *Pseudobacterium*, *Azotobacter*, *Sarcine*.

Доминируют представители рода *Pseudomonas*. Этот род связан с протеолитической активностью пищевого кома. Присутствие микрофлоры в желудочно-кишечном тракте объясняет и целлюлозолитическую и хитиназную активность химуса.

Микробная масса сама по себе является полноценным белком. Так, в состав микробного белка из кишки карпа входит 13 аминокислот, причем продукция свободных аминокислот микробного происхождения максимальна у сеголетков, минимальна у трехлетков карпа.

Микрофлора рыб способна к фиксации молекулярного азота. При интенсивном питании толстолобика установлена самая высокая нитрогеназная активность по всей длине кишки - 3,648 мг белка в час. Азотфиксация видоспецифична. Она изменяется по возрастающей: щука > карп, лещ, плотва > растительные.

Велика роль микрофлоры в синтезе витаминов. Около 50 % потребности рыб в витаминах обеспечивает микробный синтез,

#### **§44. ВСАСЫВАНИЕ ПРОДУКТОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ**

Системы транспортирования продуктов пищеварения сходны у всех животных.

Известно два типа транспортирования: макромолекулярный и микромолекулярный. Первый тип обеспечивает перенос крупных молекул и надмолекулярных агрегаций через слой эпителиоцитов по межклеточным каналам. Главными механизмами макромолекулярного переноса служат фагоцитоз и пиноцитоз.

Фагоцитоз - это захват клеткой корпускулярных структур при помощи временных цитоплазматических выростов (псевдоподий) и воздействие на них цитоплазматических гидролитических ферментов. Фагоцитировать могут лейкоциты, энтероциты щеточной каймы. Фагоцитированию подвергаются лишь очень мелкие частицы (не более 1 мкм).

Пиноцитоз - это захват (обтекание) клеткой капелек жидкости с последующим их гидролизом. Экспериментально доказано, что у рыб все энтероциты 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. При помощи маркеров доказано пиноцитирование большого количества эмульсии, образующейся из жиров рациона рыбы и желчи, в состав которой входят липиды, липоиды, фосфолипиды, стеринны и эфиры, а также продукты их неполного расщепления, например ди- и моноглицериды.

Топография пиноцитоза разнообразна. Состав пиноцитирующих пузырьков переднего отдела кишки представлен в основном жировыми веществами, а в задних отделах кишечника пиноцитозу в большей мере подвержены белковые структуры.

Основой транспортирования продуктов гидролиза является микромолекулярный тип, обеспечивающий перенос мономеров и олигомеров с небольшой молекулярной массой. Его обслуживают три физиологических механизма: пассивное транспортирование, облегченная диффузия, активное транспортирование.

Пассивное транспортирование объединяет процессы диффузии и осмоса.

Реализуемое благодаря наличию градиента концентрации, электрохимическому градиенту и пор в мембране, оно протекает без затрат энергии. Скорость пассивного переноса обратно пропорциональна размеру молекул переносимого вещества. Чем мельче молекула, тем быстрее она проникает через клеточную мембрану. Таким

способом транспортируются вода и минеральные вещества.

Облегченная диффузия осуществляется по градиенту электрохимического потенциала под контролем ферментативных систем. Прохождение диффундируемого вещества через клеточную мембрану облегчается другим веществом или молекулой. В качестве примера облегченной диффузии можно привести транспортирование глюкозы из крови в клетку. Процесс протекает против градиента концентрации. Транспортирование глюкозы облегчается транспортными белками клеточной мембраны.

Активное транспортирование требует затрат энергии. Оно осуществляется при помощи специальных транспортных систем всегда против градиента концентрации и электрохимического градиента. В кишечных клетках существуют транспортеры многих типов. Они переносят одну или несколько органических молекул сразу. Мобильный переносчик представляет собой, как правило, высокомолекулярный белок. Источником энергии для транспортеров служит АТФ у всех животных независимо от организации. В редких случаях используется энергия градиента концентрации ионов (при транспортировании аминокислот и глюкозы).

Усвоение пищи у рыб при благоприятных условиях (оптимальная температура, химический и газовый составы воды, рН) достигает 80%. Переедание понижает этот показатель, недоедание, наоборот, повышает. При скудном питании у хищных отмечают высокую усвояемость даже белков костей и чешуи.

Растительная пища в целом менее доступна для организма рыб по сравнению с животной. А при высокой пищевой активности и избыточном потреблении пищи, например, у фитопланктонофагов в фекалиях обнаруживают жизнеспособные водоросли, т.е. степень усвоения пищи становится крайне низкой. Такую же картину наблюдают и с бактериально-протозойной фракцией планктонофагов.

У высших животных слизистая кишечника специализирована на транспортирование определенных групп веществ. У рыб выделяется лишь концевой участок туловищной кишки, в котором ограничено всасывание органических веществ и преобладает всасывание минеральных веществ и воды, хотя в целом в прямой кишке рыб химус обезвоживается не так интенсивно, как у высших животных. Влажность экскрементов у рыб составляет около 90 %.

#### **§45. МОТОРНАЯ ФУНКЦИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА**

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.

Скорость эвакуации химуса из желудка зависит от состава пищи. Чем пища калорийнее, тем она дольше остается в желудке рыб. На этот процесс влияет и температура окружающей среды.

Перистальтика кишечника рыб специфична. Исследователи выделяют три типа сокращений кишки: перистальтические, маятникообразные и сегментирующие. Частота перистальтики кишечника составляет 5-30 циклов в минуту. Она обеспечивает продвижение химуса со скоростью 1-2 см/с. Сокращения кольцевых мышц распространяются медленно. При этом оральный участок не расслабляется, что служит поводом для некоторых авторов называть эту перистальтику тонико-перистальтической.

У безжелудочных рыб перистальтика постоянная, у желудочных она периодически возникает на поступающий из желудка химус.



Рис.9.6. Влияние степени наполнения желудочно-кишечного тракта (%) на скорость продвижения химуса (ч)

Время пребывания пищи в пищеварительном тракте рыб зависит от их возраста, характера питания рыб, а также температуры воды.

У личинок при благоприятных условиях выращивания опорожнение кишечника происходит через 1 - 3 ч. У молоди форели длиной 25 мм этот процесс уже занимает 45-50ч. а при массе тела 150 г- 150-200ч.

При повышении температуры воды на 10 °С время переваривания пищи сокращается вдвое. Кроме того, этот процесс видоспецифичен. Так, при температуре 20 °С опорожнение кишечника у карпа занимает 30 ч, пестрого толстолобика - 13 ч, белого толстолобика - 9ч.

Степень наполнения желудочно-кишечного тракта также влияет на скорость продвижения химуса (рис. 9.6).

## **Глава 10. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИСКУССТВЕННОГО ПИТАНИЯ РЫБ**

Рыба с пищей получает питательные вещества и энергию для поддержания жизни и отправления основных функций (размножение, добыча пищи, миграции и т.д.).

Одни питательные вещества используются как пластический материал для обновления органов и тканей, роста и развития (анаболизм), другие расходуются на производство энергии (катаболизм). Поэтому все нутриенты можно классифицировать на три группы: энергонасыщенные (углеводы и жиры), ростовые (белки) и неэнергетические (минеральные вещества, вода, кислород).

Питанием рыб человек интересовался давно. Однако первые научные опыты относятся только к началу XX в.

### **§46. ПИТАТЕЛЬНАЯ ЦЕННОСТЬ КОРМОВ**

Питательная ценность корма определяется содержанием в нем необходимых химических веществ, достаточным количеством кислорода и воды, адекватным соотношением энергетических, неэнергетических и пластических компонентов.

Переваримость кормов. Питательная ценность корма зависит также от способности рыбы переваривать корм и усваивать продукты переваривания. Переваримость корма, в свою очередь, зависит от физико-химических свойств корма и возможностей пищеварительного аппарата рыб.

Для рыб характерно большое разнообразие анатомо-физиологических особенностей

органов пищеварения. Поэтому прежде чем включать тот или иной корм в рацион рыбы, следует знать, может ли пищеварительная система рыбы переварить его и абсорбировать продукты переваривания.

Несмотря на то что известно много литературных данных о ферментативных системах пищеварительного тракта рыб, информация о переваримости отдельных нутриентов крайне ограничена.

Из опытов с другими видами животных известно, что физическое состояние отдельных ингредиентов рациона зачастую определяет и степень переваримости корма в целом. Так, чрезмерное нагревание в процессе приготовления комбикорма вызывает ускоренное прохождение пищевого кома через желудочно-кишечный тракт и, несмотря на нормальную секреторную функцию, питательные вещества корма остаются в нативном состоянии, т. е. не используются организмом.

Энергетическая ценность кормов. Этот важный показатель принято оценивать количеством теплоты, которое выделяется во внешнюю среду при полном сгорании 1 г вещества в калориметре. За единицу энергии принимается килокалория, т. е. количество теплоты, необходимое для повышения температуры 1 кг воды на 1 °С. Различают два типа энергии в кормах: тепловую и свободную. В обмене веществ теплокровных животных тепловая энергия используется на поддержание температуры тела, свободная - на метаболизм. Применительно к пойкилотермным животным эти два понятия сливаются, так как на поддержание температуры тела рыба не затрачивает энергию.

Известны два способа определения энергетической ценности корма: прямая калориметрия и расчетный метод.

На практике применяют второй метод, так как первый требует специального оборудования и довольно трудоемок.

Энергетическая ценность основных нутриентов оценивается следующими величинами (ккал/г): протеин - 5,65, углеводы-4,15, жиры -9,40.

Однако с учетом доступности и переваримости этих нутриентов в составе различных кормов их энергетическая ценность меньше (ккал/г): протеины - 4, углеводы - 4, жиры - 9.

Следует иметь в виду, что приведенные величины получены при экспериментах на человеке. Следовательно, применительно к другим видам животных энергетическая ценность белков, углеводов и жиров будет отличаться от вида к виду. Тем не менее основные теории и научные школы в области питания жи-вотных базируются именно на приведенных выше цифрах.

Данная проблема обсуждается и применительно к физиологии рыбы. Так, еще в начале 60-х годов XX в. Филиппе и Броквей (Phillips, Brockway) рассчитали энергетическую ценность питательных веществ для трех видов лососевых. Их расчеты используют в кормлении рыбы до сих пор.

Прежде всего они определили средний коэффициент переваримости нутриентов для форели, который составил (%): протеин (растительный и животный) - 90, углеводы (сырой крахмал) - 40, жиры (твердые и жидкие) - 85.

Различия в переваримости растительного и животного белков в опытах с тремя видами лососевых оказались незначительными. Переваримость разных видов углеводов колебалась существенно (табл. 10.1).

### 10.1. Переваримость углеводов в опытах на гольце

Углевод	Коэффициент переваримости, %	Углевод	Коэффициент переваримости, %
---------	------------------------------	---------	------------------------------

Глюкоза	99	Крахмал:	
Мальтоза	92	вареный	57
Сахароза	73	сырой	38
Лактоза	60		

Довольно близкими оказались коэффициенты переваримости разных видов протеина (70-97 %). Причем переваримость свежих белковых кормов (мышечная ткань рыбы, фарш из внутренностей) составляла не менее 90 %, сухих кормов (рыбная и соевая мука).

Используя усредненные показатели переваримости питательных веществ. Филлипс и Броквей (Phillips, Brockway, 1959) рассчитали энергетическую ценность нутриентов для лососевых рыб, которая составила (ккал/г): протеин - 3,9, углеводы - 1,6, жиры - 8,0.

#### **§47. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ УГЛЕВОДОВ В ПИТАНИИ РЫБ**

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

Введение в рацион лососевых более 12 % углеводов приводит к избыточному отложению гликогена в печени, что, в свою очередь, является причиной большого отхода при выращивании этих рыб. Обследование рыб, получавших углеводистый рацион, показало, что их состояние близко к таковому у людей, страдающих диабетом. Например, при включении в рацион форели сахарозы уровень глюкозы в крови рыб повышался на 110 %. Причем кривая концентрации сахара в крови повторяла кривую концентрации сахара у больных диабетом людей. Инъекция инсулина снижала уровень сахара в крови рыб. При этом поджелудочная железа имела диффузный характер, с небольшим количеством островков Лангерганса. Специалисты считают, что углеводистые корма в форелеводстве следует применять осторожно. В естественных условиях форель потребляет углеводы в очень ограниченных количествах, поэтому она эволюционно плохо приспособлена к их утилизации.

Тем не менее известны литературные данные об успешном применении углеводов в кормлении лососевых рыб. Но они относятся не к форели, а к другим видам, например чавыче. В этих случаях углеводы были представлены сырым крахмалом, содержание их в рационе достигало 5-24 %.

Карп более приспособлен к утилизации углеводов. В зависимости от вида углеводов и возраста рыбы переваримость углеводов у карпа может достигать 92 %. При этом физиологических нарушений диабетического типа у карпа не обнаружено.

Углеводы: эффект экономии белка. Исследованиями на форели j (Phillips et al., 1966-1967) и канальном сомике (Tiemeier, 1965) показано, что углеводы можно включать в рацион этих видов Рыбы и получать при этом эффект экономии белка. При тщательном подборе вида и количества углеводов можно обеспечить энергетические затраты организма рыбы исключительно за счет энергии углеводов рациона. При этом белок рациона будет расходоваться на пластические процессы. Установлено, что мальтоза не годится для этих целей, так как при включении в рацион даже незначительных количеств этого углевода (менее 6 %) у рыб

развивается патогенез: увеличение печени, чрезмерное отложение в ней гликогена. В исследованиях других авторов меньше оптимизма. Китамирадо и др. (Kitamirado et al., 1965) установили, что на фоне сберегающего эффекта по отношению к протеину углеводы, например крахмал в больших количествах, снижают переваримость протеина, так как доступная для метаболизма доля протеина снижается. Следовательно, сберегающий эффект сводится к нулю.

Очевидно и другое обстоятельство. Высшими позвоночными углеводы используются как источник энергии и могут резервироваться в виде гликогена для срочной мобилизации или в виде жировых отложений для долгосрочного использования. У рыб положение иное. Экспериментально доказано, что углеводы выполняют роль носителей энергии для немедленного использования. За счет добавок углеводов в рацион у рыб не удавалось получить жировых отложений или существенных запасов гликогена.

По данным японских ученых, лососевые рыбы не способны трансформировать углеводы рациона в жиры. Другие исследователи пришли к заключению, что реакция рыб на введение в рацион углеводов зависит от ряда факторов: возраста рыбы, видовой принадлежности и температуры, при которой рыба выращивается. Так, добавка углеводов в рацион сеголетков карпа не способствовала отложениям жира. У рыб более старшего возраста кормовой эффект углеводов получали, но только при температуре воды выше 20 °С.

Положение с другими видами рыб еще более запутанно. Некоторые специалисты в области кормления рыбы пришли к заключению, что в ряде ситуаций добавку значительных количеств углеводов в рацион можно использовать в качестве эффективного технологического приема. В частности, если подмешивать крахмал в рацион личинок форели, то получаемые отложения гликогена в печени могут играть и положительную роль. При пересадке молоди в водоемы она проходит адаптацию через стадию большой депрессии. Некоторое время молодь не питается в новой обстановке, что приводит к большому отходу рыбы.

Анализ состояния депрессированной и погибшей молоди показывает, что у такой рыбы в печени исчерпаны запасы гликогена, что и является вероятной причиной смерти. Переживающие данную ситуацию рыбы имеют некоторое остаточное количество гликогена.

Молодь, предварительно подготовленная к процедуре пересадки путем усиления рациона углеводами, не испытывает столь глубокого потрясения в связи с переходом на новый тип питания и потому имеет больше шансов на выживание. Целесообразна подкормка молоди углеводистым рационом и перед транспортированием, которое сопровождается в обычных условиях тем же отходом рыбы по той же причине.

Однако во многих опытах на лососевых рыбах добавление углеводов в рацион было неэффективным.

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

Еще в 1948г. лактазу обнаружили в пилорических придатках гольяна. Сахараза

(инвертаза) также содержится в пилорических придатках и в полости кишки у многих исследованных объектов - карпа, щуки, окуня.

Количество сахаразы у окуня и карпа значительно больше, чем у щуки, что увязано с характером питания этих видов. Углеводы в рационе щуки случайны, тогда как у карпа и окуня, всеядных рыб, этот нутриент в рационе присутствует всегда. У щуки не нашли мальтазу, а гепатопанкреос карпа продуцирует этот фермент в избытке. Амилазная активность пищеварительных соков отмечается у многих пресноводных рыб. У форели она меньше, чем у карпа, но больше, чем у угря. Этот фермент не найден у щуки. У тилапии, большей части растительноядных рыб амилаза обнаруживается по всей длине пищеварительной трубки при очень высокой гидролитической активности. У хищного речного окуня амилаза имеет низкую активность.

Согласно литературным данным, самая активная амилаза обнаружена у карпа. Количественно ее можно оценить с помощью сравнительной шкалы. Амилазная активность пилорических выростов лососей составляет 1/400 таковой карпа в полости кишки, 1/300 активности пилорических выростов трески, 1/100 активности кишки камбалы. Оптимальные условия для каталитической активности амилазы рыб - температура 20 °С, рН около 8,5.

#### **§48. ПРОТЕИНОВОЕ ПИТАНИЕ**

Потребность рыбы в пластическом материале может быть удовлетворена животными и растительными белками. Практика рыбоводства свидетельствует о том, что даже типичные хищники (лосось, форель) довольно сносно переносят включение в рацион растительных белков как единственного источника азота. Потребность рыбы в белке меняется в процессе жизненного цикла. Молодь и растущие особи более требовательны к белковому питанию по сравнению с половозрелыми и тем более старыми.

Факторы внешней среды способны изменить потребность рыбы в белке, который является неэффективным источником энергии. Однако в определенных обстоятельствах белок катаболизируется именно с целью извлечения энергии: при недостатке в рационе углеводов и жиров, когда рацион перенасыщен белком, а также при низком качестве белка.

Биологическая ценность белка, определяемая содержанием в нем незаменимых аминокислот. Измерение биологической ценности белка в рыбоводстве - очень большая проблема. Незаменимость той или иной аминокислоты следует констатировать с большой осторожностью, так как абсолютная "незаменимость" недоказуема на рыбах по техническим причинам.

Перечень незаменимых аминокислот приблизителен даже в отношении таких рыб, как лосось и форель. С натяжкой можно признать, что для лососевых рыб незаменимыми являются те же 10 аминокислот, что и для теплокровных животных. Потребность в аминокислотах этого ряда у чавычи дана в табл. 10.2.

##### **10.2. Потребность чавычи в аминокислотах**

Аминокислота	Потребность, %	Аминокислота	Потребность, %
Аргинин	2,5	Метионин	0,5
Гистидин	0,7	Фенилаланин	2,0
Изолейцин	1,0	Треонин	0,8
Лейцин	1,5	Триптофан	0,2

Лизин	2,1	Валин	1,5
-------	-----	-------	-----

Установлено, что цистин обладает сохраняющим эффектом по отношению к метионину. Это позволяет частично заменять метионин цистином в рационе лососевых рыб.

Тем не менее следует признать, что данный вопрос на рыбах изучен недостаточно. Поэтому оптимизацию аминокислотного состава рациона рыб, выращиваемых в искусственных условиях, следует приближать к аминокислотному составу традиционных кормов рыб в их естественном окружении.

У лососевых аминокислотный состав тела с возрастом практически не меняется (за исключением глицина). Целесообразно и аминокислотный состав их рациона ориентировать соответствующим образом (табл. 10.3).

### 10.3. Примерная потребность молодежи лососевых и карпа в незаменимых аминокислотах (% белка рациона)

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

При использовании растительных белков могут возникнуть проблемы дисбаланса аминокислот. Растительные белки содержат в 5-8 раз меньше метионина и в 2-3 раза меньше лизина, чем белки тела рыбы. Поэтому выращивание молодежи карпа и лососевых на рационах с растительными белками дает плохие результаты если рацион не обогащен белками животного происхождения.

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

Для лососей подобраны комбикорма с 20 % белка при соотношении белок : жир около 1 : 1 для молодежи и 1 : 1,35 для взрослой рыбы.

Для форели удалось разработать рацион, содержащий всего 18 % протеина, из которых менее половины (48 %) расходуется на энергетические затраты при соотношении протеин: жир 1:1,4, что близко к лососевому комбикорму.

С возрастом рыб доля протеина, расходуемого на энергетические потребности их организма, возрастает. Поэтому целесообразность замены части протеина на более дешевые источники энергии очевидна. Это должно быть учтено при составлении рационов и производстве комбикормов для разновозрастных групп рыбы.

## §49. ЖИРОВОЕ ПИТАНИЕ

Жиры являются обычными компонентами естественных кормов всех видов рыб. Поэтому включение жиров в кормовые смеси для рыб оправданно и не требует экспериментальных обоснований. Возникает лишь вопрос, какие жиры и в каком количестве включать в рацион того или иного вида, той или иной возрастной

группы рыб.

Пищевая ценность жиров определяется прежде всего их энергетической емкостью и жирнокислотным составом. В то же время незаменимость жиров в питании рыб требует доказательств. Во всяком случае, не удастся вызвать серьезную патологию у рыб при кормлении их кормами без жиров. Однако очевидно, что подобные опыты не являются абсолютно корректными. В любых условиях рыба получает липиды за счет потребления микроорганизмов, всегда присутствующих в воде, а также детрита и собственных фекалий, богатых бактериями, инфузориями и коловратками.

Однако не вызывает сомнений целесообразность добавок в рацион рыбы полиненасыщенных жирных кислот. Карп положительно реагирует на введение в рацион линолевой и линоленовой кислот в количестве 2 % общей массы жиров рациона. Для угря оптимум определен в 0,5 % ненасыщенных кислот в общем количестве жиров искусственного рациона.

В то же время согласно результатам многих исследований повышение 1%-ного рубежа жиров у большинства рыб вызывает жировое перерождение печени.

## §50. ВИТАМИНЫ И МИНЕРАЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА В ПИТАНИИ РЫБ

Моделировать авитаминозы на рыбах (особенно труппу В) методически очень сложно. Нельзя отрицать их роль в метаболизме любого животного организма, и рыбы не являются исключением. Однако к количественной оценке потребностей рыб в том или ином витамине следует подходить с определенной долей здорового скептицизма. Желудочно-кишечный тракт всех без исключения рыб заселен микробами, способными к биосинтезу витаминов. Следовательно, частично потребности рыбы удовлетворяются за счет собственного эндогенного синтеза. Исключить этот фактор в экспериментах при определении потребности рыб в витаминах практически невозможно.

Более объективна оценка потребностей рыб в жирорастворимых витаминах, так как экспериментальное моделирование А-, D- и E-витаминовой недостаточности не вызывает больших трудностей.

В литературе можно найти следующие характеристики потребности рыб в витаминах (табл. 10.4).

### 10.4. Потребность рыб в витаминах (на примере карпа и лосося)

Витамины	Потребность, мг/кг•сут)	Необходимое количество витаминов в корме, мг/кг	
		Карп	Лосось
Тиамин	0,15-0,20	2-3	10-15
Рибофлавин	0,5-1,0	7-10	20-30
Пиридоксин	0,2-0,4	10-15	15-20
Пантотенат	1,0-1,5	30-40	40-50
Ниацин	3,7	30-50	120-200
Фолиевая кислота	0,15-0,20	—	6-10
Цианокобаламин, мкг	2,1	—	15-20
Инозитол	15-20	200-300	200-400

Холин	50-60	500-600	3000
Биотин, мкг	30-70	1,0-1,5	1,0-1.5
Аскорбиновая кислота	3-5	30-50	50-150
Ретинол, ИЕ	60	1000-2000	2000-2500
Токоферол	1,0	80-100	30-50
Витамин К	2,0	—	80

Данные, приведенные в табл. 10.4, приблизительны. Например, потребность карпа в тиамине скорее всего сильно занижена, а в ретиноле и аскорбиновой кислоте завышена. Гомогенаты печени карпа содержат ферменты, превращающие глюкозу в аскорбиновую кислоту независимо от наличия ее в корме. В наших опытах депривация молоди карпа в ретиноле и (или) каротине на синтетических кормах не отражалась на росте и развитии рыбы.

Во многих экспериментах недооцениваются роль и значение витамина D для рыбы, особенно для ее молоди. Исследования автора показали, что при кормлении полусинтетическими кормами без витамина D сеголетков карпа при содержании их в аквариумах уже через 3 нед развиваются такие патологии, как искривление позвоночника, деформация плавников и изменения морфологии чешуи. Добавление в корм хеле кальциферол а в количестве 50- 100 МЕ на 1 кг корма предотвращало развитие авитаминоза.

Потребность рыбы (прежде всего молоди) в минеральных веществах изучена лучше, так как технически эта проблема решается проще, чем с витаминами. По оценкам разных авторов, потребность карпа и форели в основных макро- и микроэлементах довольно высока (табл. 10.5).

#### **10.5. Потребность молоди карпа и форели в некоторых макро- и микроэлементах**

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

По нашим данным, существенное влияние на обмен минеральных веществ у рыбы имеет их количество не только в корме, но и в воде. Так, в опытах при выращивании сеголетков карпа в деминерализованной воде наблюдалось торможение роста и развития рыбы. Химический анализ костей и чешуи показал существенные отклонения в минеральном составе этих тканей. Поэтому у нас есть все основания для того, чтобы нормирование минерального питания рыбы связывать с уровнем минерализации воды, в которой содержится рыба.

## **Глава 11. ВОСПРОИЗВОДСТВО РЫБ**

По биологическому значению функция размножения у животных уступает только добыванию корма. Однако в период высокой половой активности половая доминанта подавляет и чувство голода. В водной среде процесс размножения отличается относительной простотой по технике исполнения. Чаще всего оплодотворение в воде носит вероятностный характер, а потому количество вариантов должно быть достаточно большим, чтобы сделать процесс оплодотворения результативным. Поэтому 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 и того больше.

Среди животных с таким внутриклассовым морфофункциональным разнообразием, как рыбы, всегда есть исключения из общего правила. Это справедливо и по отношению к процессу размножения.

Существует ряд общих требований, без которых размножение невозможно. Во-первых, рыбы должны достичь возраста полового созревания. Правда, у рыб понятие "возраст полового созревания" достаточно расплывчато и не так привязано к календарному возрасту, как у высших позвоночных.

Межвидовые различия сроков полового созревания у рыб огромны: от 1 мес у гамбузии до 30 лет у некоторых видов осетровых рыб. У рыб сроки полового созревания помимо календарного возраста определяет ряд факторов внешней среды (температура воды, химический состав воды, интенсивность питания, плотность посадки в искусственные водоемы). Время полового созревания коррелирует с живой массой рыб.

Сроки полового созревания различаются у рыб разных популяций одного вида. Например, у леща половая зрелость наступает в популяции Ладожского озера в 8-9 лет, в популяции леща Средней Волги - в 6-7 лет, в Северном Каспии - в 4-6 лет. Азово-черноморская популяция леща начинает нереститься уже в 3 года. То же можно сказать и о других видах рыб. Например, у волжского и азовского осетров половая зрелость наступает в 9-10 лет. У курина осетра половая зрелость самок наступает лишь в 30 летнем возрасте.

### **§51. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОЛОВ**

Половая дифференциация у рыб - явление уникальное. Рыбы обладают очень пластичной системой репродукции, которая позволила им занять практически все существующие на Земле водоемы. В соответствии с биологической необходимостью рыбы могут изменять половую принадлежность отдельных особей. У рыб нет единообразной хромосомной системы полового детерминизма, как, например, у человека (XX-, XY-хромосомы, т. е. системы половых гетерохромосом). Точнее, как вариант она встречается в классе рыб, например у рыба. Самки рыба в диплоидном наборе имеют две одинаковые половые хромосомы (XX), самцы рыба имеют две разные половые хромосомы (XY).

У других видов, например японского угря, картина прямо противоположная: у самца имеется пара одинаковых половых хромосом (ZZ), а у самки - две разные половые хромосомы (WZ). Кроме того, есть виды, у которых у одного из полов половая хромосома непарная. Так, например, самка фундулюса имеет парные половые хромосомы (XX), а самец - непарную половую хромосому (XO).

У лабиринтовой рыбы коллизии только самец несет половую хромосому, да и ту непарную.

У основных объектов рыборазведения -- карповых, лососевых, представителей осетровых рыб -половых хромосом нет. У этих рыб половой детерминизм имеет полихромосомную основу, т. е. гены, кодирующие первичные и вторичные половые признаки, рассредоточены по другим соматическим хромосомам.

Такие резкие различия полового генно-хромосомного детерминизма у рыб едва ли связаны с филогенезом, так как они встречаются в пределах одного семейства и даже в пределах одного вида (последнее характерно для разных популяций угрей и пецилий).

Неопределенность с половой принадлежностью остается и в онтогенезе. Чаще всего у молоди нет половых различий до момента полового созревания. При этом даже гистологические исследования гонад не проясняют ситуации с полом.

У рыб первичные половые клетки способны развиваться как по Женскому, так и по мужскому пути. Многим видам рыб свойствен ювенальный гермафродитизм, т. е. параллельное развитие и мужских, и женских гонад и соответственно половых клеток, одни из которых впоследствии отмирают.

У рыб известно явление проандрии и прототинии, когда на раннем этапе онтогенеза рыбы развиваются мужские гонады, а на Последующем - женские. Как нормальное физиологическое явление у рыб встречается несколько типов функционального гермафродитизма. Особенно много примеров этого явления у окуневых рыб. Есть виды окуней, которые первую половину репродуктивного периода являются самками, а вторую- самцами. При этом рыбы имеют и первичные, и вторичные половые признаки с нормальным оно- или сперматогенезом и соответствующим полу нерестовым поведением.

И уж совсем необычно выглядит истинный суточный транссексуализм у морских окуней. В течение суток одна и та же особь многократно меняет свою половую принадлежность, выметывает или икру, или молоки. Самооплодотворение здесь маловероятно, но возможно.

Вторичные половые признаки рыб, которые особенно ярко проявляются в период нереста, имеют важное практическое значение в рыбоводстве при сортировке рыб по половому признаку.

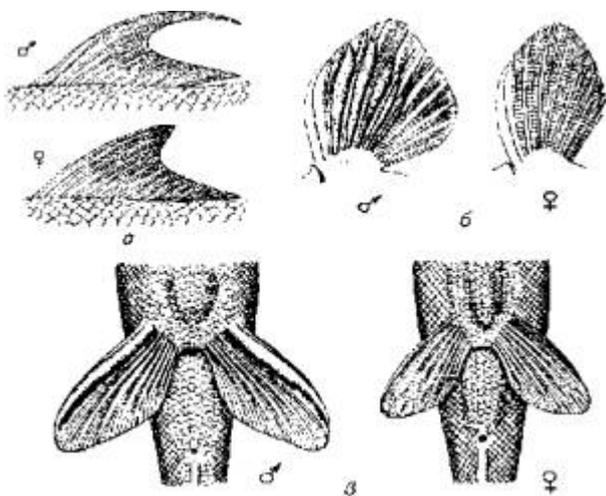
Например, у лососей признаком самцов являются более яркая окраска и изменения опорно-двигательного аппарата - искривление челюстей, появление горба.

У самца колюшки перед нерестом брюшко окрашивается в алый цвет. Самцы многих морских бычков перед нерестом становятся абсолютно черными.

У карповых (вобла, язь) на голове и теле самцов в преднерестовый период появляется "жемчужная сыпь" - роговые образования белесого цвета.

Появление брачного наряда у рыб определяется гормональными перестройками в этот период жизни. Значение его специалисты трактуют по-разному. 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 (рис. 11.1).



202

*Рис. 11.1. Вторичные половые признаки рыб:*

*а-спинные плавники Labeo deero; б-грудные плавники тибетского гольца; в - брюшные плавники лия*

Например, у живородящих пициллид половой диморфизм довольно рано проявляется в особом строении анального плавника самцов, выполняющего роль совокупительного органа. У акул такую же роль выполняет придаток брюшного плавника.

Важным половым признаком может служить половое поведение рыб перед нерестом. Это может быть преследование самцом самки (каarp, 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, охрана молоди (тиляпия). Конечно, какими бы сложными формами поведения рыбы не обладали в период размножения, все они являются результатом врожденных стереотипических поведенческих актов. Половое поведение проявляется при изменении гормонального статуса рыб в ответ на действие внешней среды. Половая доминанта формируется под влиянием усиления функции гипоталамо-гипофизарно-гонадо-адреналовой системы.

Управление половым детерминизмом при искусственном разведении рыб имеет большое практическое значение. Особенно полезным этот прием может быть при разведении ценных рыб - осетровых, лососевых. Здесь желательно иметь большое поголовье самок и ограниченное количество самцов, однако половые признаки у этих видов проявляются довольно поздно, когда уже затрачено много средств и времени.

Регулировать пол в искусственных условиях выращивания удастся при помощи стероидных гормонов. Андрогены и эстрогены не разрушаются в желудочно-кишечном тракте. Поэтому они добавляются 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 (на 100 %) женское гомосексуальное стадо. Такой же "феминистический" эффект получали у тилапии при помощи этинилэстрадиола в количестве 50 мг/кг корма.

Таким образом, гормональная регуляция пола у рыб при помощи синтетических или

природных стероидов может претендовать на самостоятельный технологический прием в рыбоводстве.

## §52. ОСОБЕННОСТИ ОВОГЕНЕЗА И СПЕРМАТОГЕНЕЗА

К моменту полового созревания рыб масса их гонад (семенников и ястыков) возрастает в результате деления половых клеток. До определенного момента гонады самцов и самок не различаются по массе. Однако в последний период перед нерестом происходит активное накопление питательных веществ в ястыках и поэтому разница в массе ястыков и семенников перед нерестом становится весьма существенной (рис. 11.2).

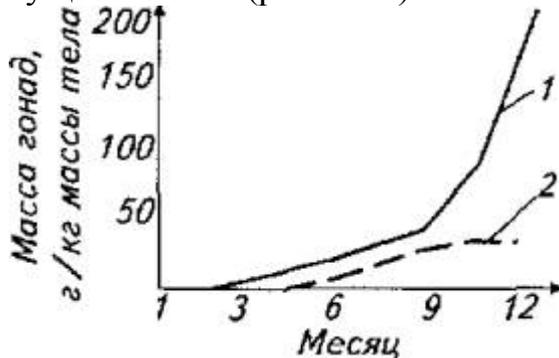


Рис. 11.2. Изменение массы гонад у форели в течение года (г/кг массы тела)

У некоторых рыб с внутренним оплодотворением бывает асинхронное созревание самок и самцов. В этом случае совокупление приводит к тому, что сперма хранится в половых путях самки до времени овуляции, когда и происходит оплодотворение икринок.

Чаще масса икры превосходит массу спермы при одинаковой живой массе самцов и самок (табл. 11,1).

В тропическом поясе у многократно нерестующих рыб масса выметанной икры может превысить массу тела самой самки.

Не все половые клетки достигают полного развития и резорбируются. Компоненты этих клеток служат питательным материалом для дальнейшего развития других зигот.

Половые клетки богаты белками, жирами и биологически активными веществами, такими, как витамины, гормоны, простагландины.

Морфологически половая система рыб очень разнообразна и тем не менее достаточно проста (рис. 11.3). У рыб семенник соединен 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. Затем половые клетки через поры проникают в просвет мочеточника.

У осетровых и акул мочевые протоки головной почки формируют мюллеровы протоки, по которым половые продукты и самца, и самки после созревания покидают половые железы.

Овуляция и эякуляция находятся под гормональным контролем. Овуляция протекает сразу во всем ястыке и захватывает все зрелые овоциты, созревание которых происходит циклично. Для самок характерен порционный нерест.

### 11.1. Масса зрелых гонад, %

Вид рыб	Самки	Самцы
---------	-------	-------

Белый толстолобик	10-15	0,4-0,5
Карп	10-25	2-9
Радужная форель	10-15	5-8
Треска	До 30	До 30

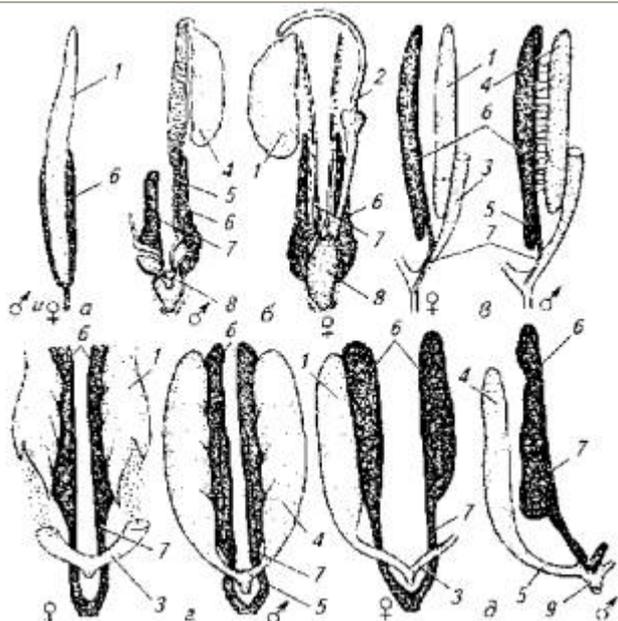


Рис. 11.3. Строение половой системы рыб:

А-минога; б- акула; в- осетр; г - лосось; д - карп; 1- яичник; 2 - яйцевод; 3 - вторичный яйцевод; 4 - семенник; 5 - семяпровод; 6- почка; 7- мочеточник; 8 - клоака; 9 - мочеполовой синус

Сперматогенез - процесс более равномерный, чем овогенез. Поэтому самцы участвуют в нересте более продолжительное время.

Плодовитость рыб связана с величиной икринок. Так, у акулы диаметр яйца достигает нескольких сантиметров, причем самки могут вынашивать всего одно яйцо. У костистых рыб при величине икринки менее 1 мм их общее количество достигает нескольких миллионов (табл. 11.2).

### 11.2. Плодовитость рыб

Вид рыб	Плодовитость за сезон, икринок	Возраст половой зрелости, лет	Периодичность икрометания, годы
Белуга	2400000	16-20	5
Севрюга	200000	9-11	3
Стерлядь	25000	3-4	2
Карп	800000	4-5	1
Язь	80000	3-4	1
Уклея	250000	3-4	1
Окунь	1 50000	2-3	1
Бычок-кругляк	800	1	1

Высокая плодовитость рыб характерна для пелагического икрометания (пелагофильные виды рыб). При этом луна-рыба выметывает до 300 млн икринок, мойва - до 60 млн, треска - до 10 млн, белый амур и толстолобики - до 1 млн икринок.

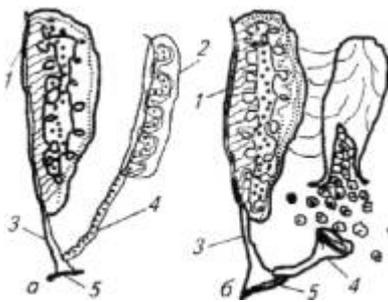


Рис. 11.4. Схема семяизвержения и овуляции у костистых рыб:  
 а - самка; б - самец; 1-почка; 2-гонады; 3 - мочеточник; 4 - семяпровод и воронка яйцевода; 5 - клоаки

Высока плодовитость и у филофильных рыб, откладывающих икру на растительность. Например, плодовитость сазана достигает 1,5 млн икринок, а плотвы леща, красноперки - 200 тыс. икринок.

Плодовитость рыб, проявляющих в той или иной форме заботу о потомстве, значительно ниже. В ряде случаев (крупные акулы) их плодовитость составляет всего 1 икринку (яйцо) в год.

Плодовитость рыб в значительной мере определяется и абиотическими факторами, среди которых прежде всего следует назвать обеспеченность кормом, размер популяции, температурный режим водоема.

Отмечена зависимость плодовитости и от гидрохимического режима водоема. Так, летние заморы, загрязненность водоема органическими веществами и хозяйственно-бытовыми стоками снижают плодовитость рыб.

Количество мужских клеток также различно. У некоторых видов рыб масса спермы за сезон достигает массы семенников. Общее количество спермы за нерестовый сезон у разных видов рыб различно (при искусственном разведении рыбы) и колеблется в очень широких пределах - от нескольких миллилитров до 1 л и более у крупных особей осетровых рыб (рис. 11.4). При этом чем больше объем эякулята, тем меньше концентрация клеток в семенной жидкости.

### 11.3. Объем спермы (мл) у разных видов рыб

Вид рыб	Объем спермы, мл
Щука (8 эякулятов)	6
Форель (20 эякулятов)	77
Толстолобик	25
Осетровые	До 1000

Величина сперматокрита изменяется в широких пределах (в %): лосось - 25, карп - 45, морской карась - 77, камбала - 97.

Спермин, полученные непосредственно из гонад, не имеют активности. Они приобретают подвижность при смешении с секретами придаточных желез, причем она возрастает при попадании спермиев в воду.

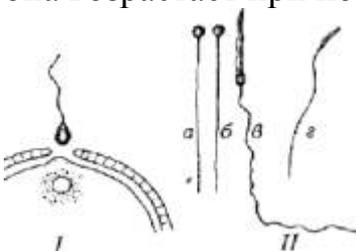


Рис. 11.5. Проникновение спермия в яйцеклетку при оплодотворении (I) - спермии

*разных видов рыб (II):*

*а- щуки; б- окуня; в -ската колючего; г - ската мраморного*

Морфология сперматозоидов имеет видовую специфику (рис. 11.5).

Сперма рыб при хранении в условиях низких температур (жидкий азот) сохраняет высокую (70-90 %) оплодотворяющую способность. Однако предельные сроки ее хранения для разных видов рыб различны (в днях): семга -365, сельдь- 180, карп- 19, форель -7.

Хранение охлажденной до 4 °С спермы допустимо в течение нескольких часов.

Рыб делят на моно- и полициклических.

Моноциклические рыбы участвуют в процессе размножения один раз в жизни. К ним относятся речной угорь, речная минога, байкальская голомянка и многие виды лососевых рыб.

подавляющее большинство рыб относится к полициклическим видам, т. е. размножающимся несколько раз на протяжении жизни.

### **§53. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ**

У рыб 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).

Спермин рыб не обладают таксисом, т. е. способностью искать икринки. Однако под микроскопом в препарате "висящая капля" хорошо просматриваются колебательные движения сперматозоидов, которые позволяют им перемещаться на 0,5-1,5 см. При контакте с водной средой активность спермиев повышается. Однако оплодотворение у рыб в воде имеет вероятностный характер.

Сперматозоид проникает в икринку через микропиле (см. рис. 11.5). Через другие многочисленные поры икринки диффундирует вода, которая вызывает сильное набухание кортикальных оболочек. В результате гидратации образуется перивителлиновое пространство, защищающее зародыш от повреждающих воздействий внешней среды.

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.

Например, у угря она длится три года и происходит постадийно. Личинки угря подвергаются сложным превращениям. У только что вылупившихся личинок тело прозрачно и сжато с боков, большой рот с длинными зубами. Молодые личинки угря поднимаются со дна к поверхности моря. За это время они сильно изменяют свою внешность, превращаясь в лептоцефалов. На этой стадии развития личинка имеет маленькую голову с небольшим ртом и глазами.

По завершении дрейфа к берегам Европы лептоцефалы трансформируются в "стеклянных" угрей. На этой стадии метаморфоза угорь имеет цилиндрическое прозрачное тело. При входе в русло рек "стеклянные" угри уменьшаются в размерах, приобретают пигментацию тела. Таким образом, в метаморфозе угря

выделяются, по крайней мере, 4 стадии развития.

Интересно, что только на четвертой стадии метаморфоза происходит половая детерминация рыбы. Молодь, поднимающаяся вверх по течению реки, превращается в самок. Молодь, которая задерживается в устье реки, превращается в самцов. У большинства рыб развитие раннего онтогенеза проще и короче по времени. У карповых, окуневых, сомовых икра развивается в течение нескольких дней. У наваги этот процесс занимает 3-4 мес, у лососей - до 6 мес. Огромное влияние на продолжительность инкубации икры оказывает температура воды (табл. 11.4).

#### 11.4. Влияние температуры воды на продолжительность инкубации икры

Вид рыб	Температура, °С	Число суток	Сумма градусо-дней
Салака	12	8,0	95
	18	4,5	81
Карп	16	6,0	96
	21	3,0	63
Форель	2,0	200,0	400
	7,0	65,0	455

Развитие икры требует времени и определенного количества теплоты. При повышении температуры инкубационной среды развитие икры происходит быстрее. Однако очевидно и другое. Для каждого вида рыб существует собственный температурный коридор.

В раннем онтогенезе рыб можно выделить несколько периодов развития; эмбриональный (зародышевый), личиночный и мальковый (рис. 11.6).

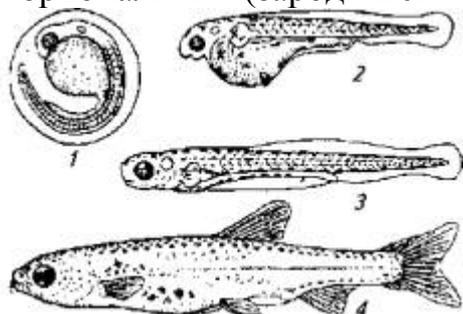


Рис. 11.6. Периоды раннего онтогенеза костистой рыбы:  
1- икринка; 2- предличинка; 3 - личинка; 4- малек

Эмбриональный период начинается с момента оплодотворения и заканчивается переходом на экзогенное питание. Он может быть подразделен на два подпериода: собственно эмбриональный, предполагающий дробление и органогенез, и предличиночный (выклюнувшийся эмбрион питается за счет желтка).

Личиночный период отличается активным питанием молоди при незавершенном органогенезе. На этом этапе развития тело у рыбы прозрачно, внутренние органы не сформированы, плавников нет.

Мальковый период характеризуется наличием всех плавников, появлением чешуи, кожной пигментации. При движении рыбка совершает сложные движения за счет не только изгибания тела, но и использования парных и непарных плавников.

#### §54. ВНУТРИУТРОБНОЕ РАЗВИТИЕ

Внутриутробное развитие при внутреннем оплодотворении у рыб имеет различную степень совершенства.

Например, у некоторых сомов сразу после внутреннего оплодотворения происходит выметывание оплодотворенных икринок.

Для черноморской бельдюги характерно живорождение. Желток ее икринки очень маленький, поэтому эмбрион вынужден питаться за счет резорбции других половых клеток. К моменту "родов" молодь этого вида рыб хорошо развита и способна активно питаться.

У пециллий, гуппи, молинезий эмбрион образует псевдоплаценту, через которую получает из крови матери кислород и питательные вещества.

У рыб есть примеры, когда "беременность" развивается в ротовой полости. Так, многие представители семейства *Arogonidae*, обитающие в тропиках, вынашивают икру в ротовой полости, где между икринкой и слизистой оболочкой формируется своеобразная плацента. Причем у некоторых рыб "беременность" развивался в ротовой полости у самца (рис. 11.7).

У некоторых барбусов местом плодоношения является желудок, у некоторых сомов - брюшная стенка (рис. 11.8).

У самки аспреда (сем. *Vinocerphalidae*) плодоношение происходит без внутреннего оплодотворения. Эти сомы откладывают икру на дно. После осеменения икры самцом самка ложится на икру брюхом, которое к тому времени приобретает ячеистую структуру. Оплодотворенные икринки засасываются в ячейки брюшка самки где срастаются с ее кожей. По псевдоплаценте эмбрионы получают кровь матери, насыщенную кислородом и питательными веществами (см. рис. 11.8, 3, 4).

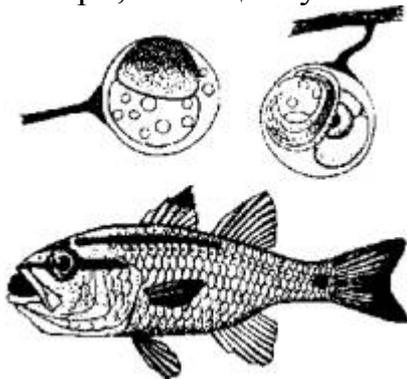


Рис. 11.7. Самец *Arogon semilineatus* с икрой в ротовой полости; вверху показана "плацентарная связь" икринки со слизистой оболочкой рта

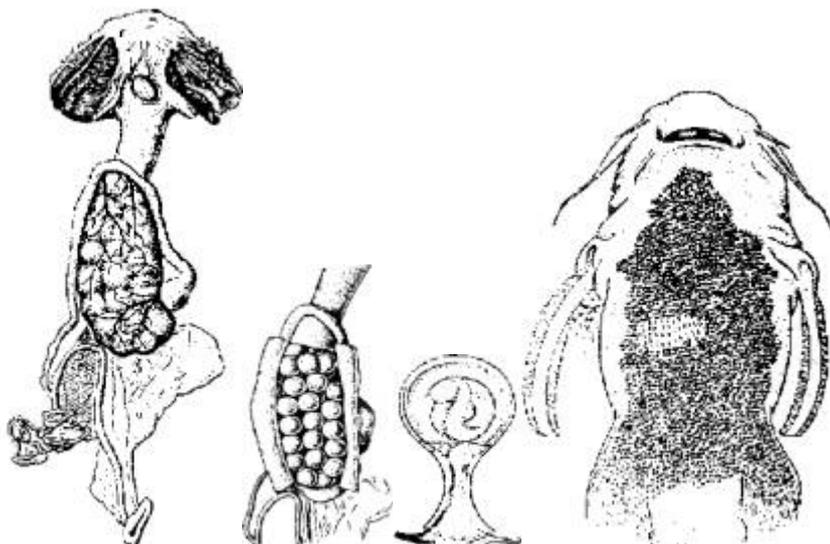


Рис. 11.8. Разновидности плодоношения:

1, 2-развитие икры в желудке барбуса; 3, 4- развитие икры на брюхе аспреда  
Плацентарная связь не относится к поздним эволюционным приобретениям.  
Доказательством этого служит широкая распространенность внутреннего

плодоношения у исторически древних групп ихтиофауны - сельхий (рис. 11.9).

У рыбы цитомагастера внутриутробное развитие настолько затягивается, что к моменту рождения молодь мужского пола становится половозрелой.

Особенно высокого совершенства внутриутробное развитие достигает у акул. У этих примитивных с точки зрения эволюционного развития и сложно организованных с точки зрения физиологии рыб внутреннее оплодотворение, примитивная матка и довольно совершенная плацентарная связь.

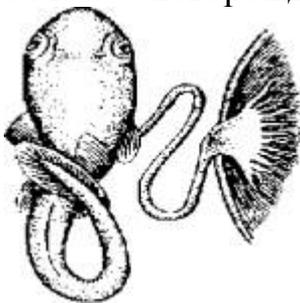
Плацентарная связь эмбриона с организмом матери у акул была обнаружена еще древними. Так, в IV в. до н. э. Аристотель в своем гениальном труде "История животных" описывает особенность внутриутробного развития у куньей акулы, обитающей в Средиземном море.

Динамика образования плаценты такова. После внутреннего оплодотворения зигота делится, оставаясь в яйцевоме 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 матери и плода. Через плаценту зародыш получает из крови матери все необходимые для дальнейшего развития питательные вещества и освобождается от конечных продуктов обмена веществ. Часть яйцевода, которую занимает зародыш, видоизменяется и превращается в подобие матки. Плод развивается в матке и появляется на свет хорошо приспособленным к самостоятельной жизни.

Продолжительность плодоношения у разных видов акул и скатов различна.

Например, у колючей акулы она составляет 22 мес.

В зависимости от видовой принадлежности акуленок имеет длину тела 10 см и более. У новорожденного хорошо развиты опорно-двигательный аппарат,



*Рис. 11.9. примитивная плацентарная связь сельхий*

пищеварительная система и сенсорные органы. Все это позволяет ему самостоятельно питаться и быстро наращивать живую массу. Некоторое время после рождения акуленок находится под присмотром матери.

Благодаря такой эффективной заботе о потомстве молодь акул имеет высокий коэффициент выживаемости, а вид - биологически обоснованную низкую плодовитость (овулирует от 2 до 100 яйцеклеток). Биологическая целесообразность такой стратегии воспроизводства доказывается тем, что хрящевые рыбы сохраняют за собой свою экологическую нишу с девонского периода палеозойской эры, т. е. более 300 млн лет!

## **Глава 12. ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА РЫБ**

Эндокринная система - одна из составляющих морфологической основы нейрогуморальной регуляции, прошедшей длинный эволюционный путь. В этой сложной системе гуморальная регуляция (в историческом плане) первична.

Система гуморальной регуляции развивалась параллельно с развитием клеточной мембраны, т. е. эта система регуляции имеется уже у одноклеточных животных. Прimitивные одноклеточные обладают раздражимостью. Их клеточная мембрана проявляет избирательность, т.е. свойства, в основе которых функционируют гуморальные агенты- электролиты (ионы калия, натрия, хлора, кальция, водорода, гидроксила). Более сложные функции клетки (размножение, регенерация, рост) контролируются уже с участием гормонов или гормоноподобных веществ. У многоклеточных организмов роль гуморальной системы в регуляции физиологических функций дополняется нервной системой, которая обеспечивает более адекватную реакцию животного на внешние и внутренние раздражители. Нервная и гуморальная системы функционируют как единое целое. Взаимодействие между ними осуществляется на трех уровнях: клеточном, органном, организменном. Примером взаимодействия на клеточном уровне может служить работа нейрохимического синапса (рис. 12.1).

Нервный импульс поступает к регулируемой клетке по аксону соответствующего нейрона. Однако синаптическую щель нервный импульс преодолеть не может. С этого момента функцию регуляции берет на себя гуморальное звено: под действием нервного импульса в пресинаптической мембране образуется химическое вещество - медиатор (например, норадреналин), который выбрасывается в синаптическую щель, связывается рецепторами клетки-эффектора и вызывает соответствующие физиологические изменения в этой клетке.

Межорганное взаимодействие иллюстрирует работа гипоталамо-гипофизарно-адреналовой системы (рис. 12.2).

Афферентация рецепторного аппарата приводит в возбуждение определенные структуры таламуса. В результате возбуждается гипоталамус, а затем гипофиз. Здесь заканчивается нервное звено и начинается химическая регуляция.

Гипофиз вырабатывает и выделяет в кровь адренокортикотроп-гормон (АКТГ), который возбуждает интерреналовые тела головной почки рыб. Результатом этого возбуждения являются образование и выделение в кровь кортикостероидов.

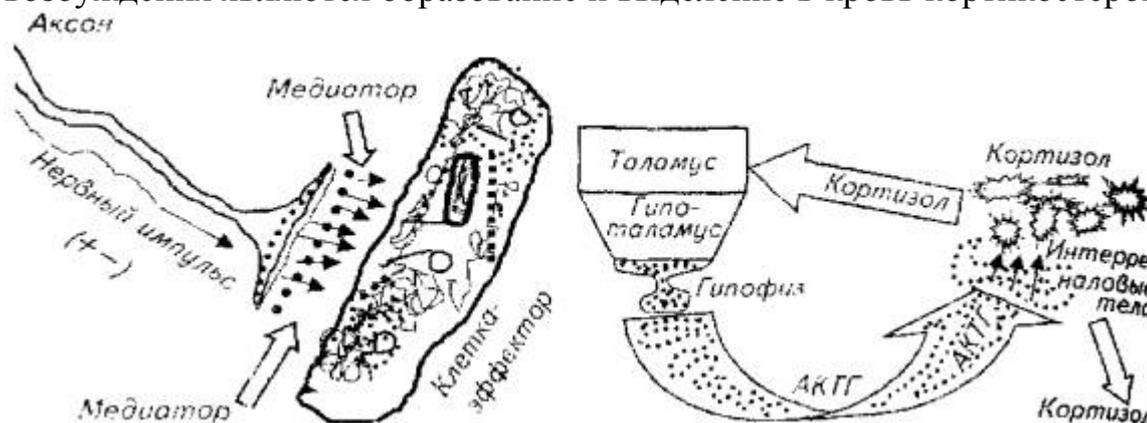


Рис. 12.1. Схема нейрохимического синапса

Рис. 12.2. Взаимодействие нервного и эндокринного (гуморального) звеньев из органном уровне

Примером взаимодействия нервной и гуморальной систем на организменном уровне является реакция адаптации, которая будет детально рассмотрена на рыбах ниже. Главными агентами гуморальной регуляции служат гормоны, вырабатываемые специализированными клетками, которые могут быть вкраплены в слизистую оболочку, например, желудка, концентрироваться группами, образуя "тельца", например интерреналовые, или могут образовывать самостоятельные структуры, как в случае с щитовидной железой у млекопитающих. У рыб истинных желез

внутренней секреции, кроме гипофиза, по существу, нет.

И тем не менее гуморальная система рыб имеет много общего с эндокринной системой высших позвоночных. Прежде всего эта общность затрагивает гормоны, многие из которых, например инсулин, тироксин, адреналин, не имеют видовой специфичности.

## §55. ХИМИЧЕСКАЯ ПРИРОДА И МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ ГОРМОНОВ

Химическая природа гормонов различна. Это и стероиды, и пептиды, и производные аминокислот, и производные жирных кислот. При этом все они обладают рядом общих черт:

контролируют синтез белка;

активны в чрезвычайно малых количествах;

имеют дистантный характер действия;

действуют только на свои клетки-мишени, имеющие рецепторы к конкретному гормону;

имеют непродолжительный период активности;

многие из них не имеют видовой специфичности.

Стероидные гормоны (кортизол, тестостерон, эстрадиол, прогестерон и др.) образуются из холестерина. К этой же группе специалисты причисляют арахидоновую кислоту и ее производные (простагландины, простаглицлины, тромбоксаны, лейкотриены).

Все стероидные гормоны гидрофобны; их транспортирование по кровеносному руслу осуществляют специальные переносчики. Однако внутрь клетки ввиду своей липофильности они проникают легко (рис. 12.3).

Рецепторы этих гормонов обнаруживают в цитоплазме клеток-мишеней. Белки-рецепторы одновременно выступают и транспортным средством в пределах клетки, доставляя гормон в клеточное ядро.

В ядре стероиды взаимодействуют с ДНК и вызывают синтез матричной РНК, затем рибосомальной РНК и полисом - комплекса дополнительных рибосом с мембранами эндоплазматического ретикулума. В результате индуцированной стероидным гормоном транскрипции и трансляции в клетке-мишени в течение нескольких часов образуется 3-5 новых белков.

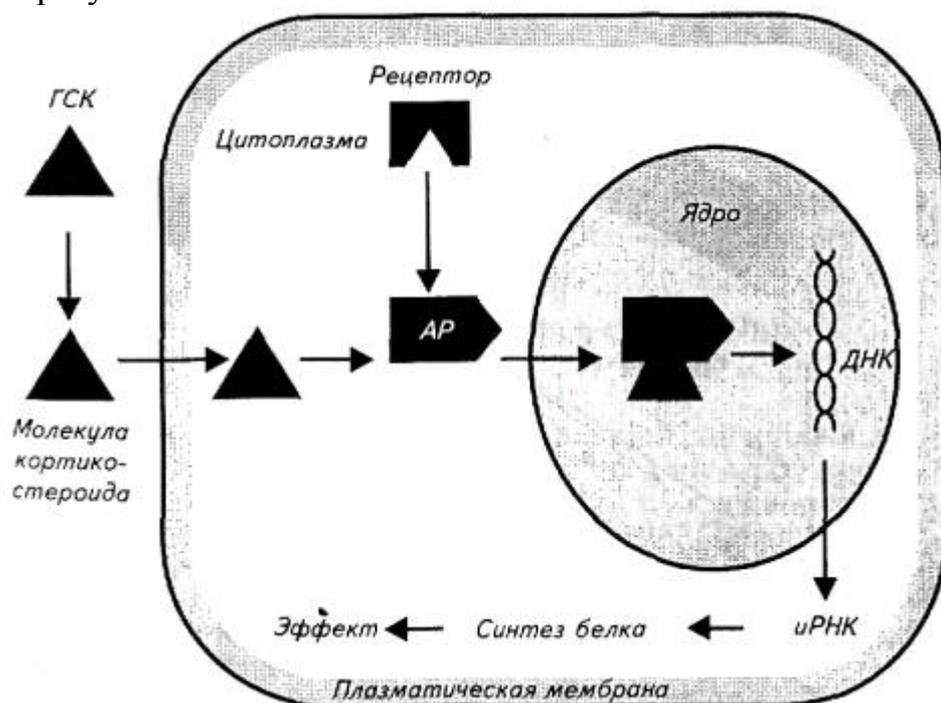


Рис. 12.3. Механизм действия стероидных гормонов:

комплекс стероидного гормона и молекулы глобулина крови; AP - активированный клеточный рецептор

Белковые гормоны (СТГ, ТТГ, ФСГ, ЛГ, пролактин, инсулин и др.) имеют слишком крупные размеры молекулы и не в состоянии самостоятельно проникать через клеточную мембрану (рис. 12.3) На поверхности клетки-мишени гормон улавливается рецептором. Механизм действия белковых гормонов заключается в активации цитозольных протеинкиназ, запускающих реакции синтеза определенных белков.

Этому предшествует этап синтеза ряда химических веществ называемых месенджерами, под влиянием комплекса из гормона и белка-рецептора мембраны клетки-мишени. Роль месенджеров выполняют в основном три агента - цАМФ, ионизированный кальций и диацилглицерин.

Месенджеры активируют протеинкиназы, которые, в свою очередь, вызывают фосфорилирование белков и определенные физиологические эффекты (изменение проницаемости мембран, синтетические процессы, механические эффекты и др.).

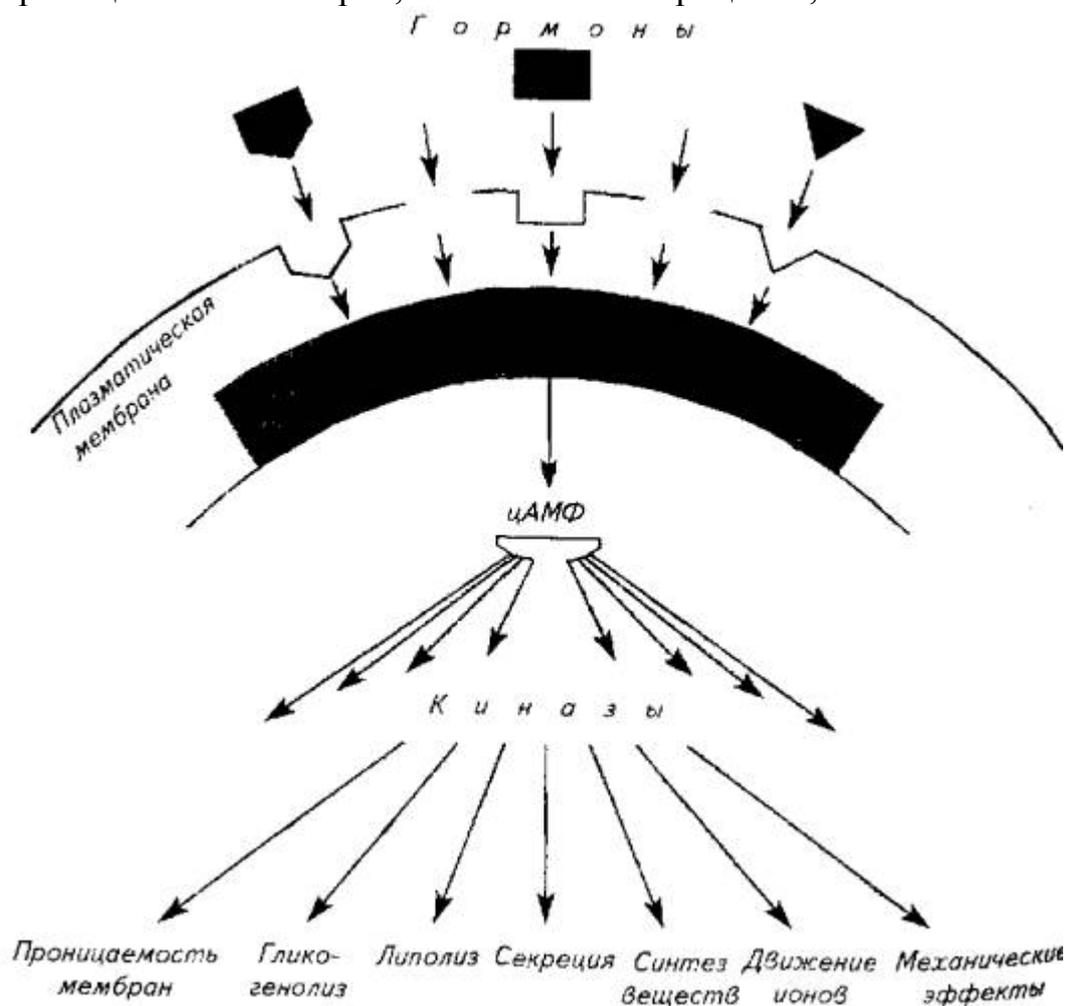


Рис. 12.4. Механизм действия гормонов нестероидной природы



Рис. 12.5. Разновидности паракринной секреции: а- паракринная; б - изокринная; в - аутокринная

цАМФ-зависимыми гормонами являются АКЛТ, ТТГ, ФСГ, ЛГ, адреналин (через р-рецепторы). Кальцийзависимыми считаются окситоцин, вазопрессин, гастрин, катехоламины (через а-рецепторы).

Таким образом, эндокринной системе рыб больше подходит название "паракринная система", так как истинной железой можно считать только гипофиз. Остальные структуры, производящие гормоны, либо относятся к железам смешанного типа, либо являются паракринным аппаратом в чистом виде.

Различают несколько видов паракринных эффектов (рис. 12.5):

собственно паракринный механизм: специализированная клетка вырабатывает гормон, который поступает в межклеточное пространство и находит поблизости клетку-мишень;

изокринный механизм: клетка-продуцент гормона плотно контактирует с клеткой-мишенью, поэтому гормон переходит из клетки в клетку;

аутокринный механизм: клетка-продуцент одновременно является и клеткой-мишенью.

## §56. ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ЭНДОКРИННЫХ СТРУКТУР

Гипофиз справедливо считается главной железой внутренней секреции, поскольку прямо или опосредованно все железы зависят от него. В отличие от гипофиза высших животных гипофиз Рыб имеет упрощенное строение: он не имеет четко разграниченных передней, задней и средней долей (рис. 12.6).

Передняя доля гипофиза (аденогипофиз) у рыб может занимать большую часть железы. В этом случае его подразделяют на проаденогипофиз и мезоаденогипофиз. Задняя доля гипофиза является продолжением промежуточного мозга, поэтому и называется нейрогипофизом. По существу, нейрогипофиз и не образует компактной доли у рыб. Чаще он имеет древовидную структуру и пронизывает своими ветвями всю массу гипофиза.

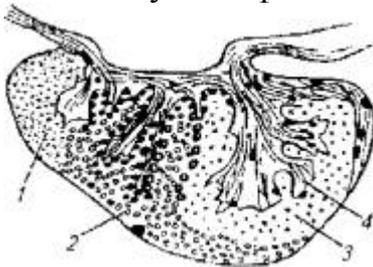


Рис. 12.6. Гипофиз костистых рыб:

1, 2- аденогипофиз; 3- промежуточная доля. 4- нейрогипофиз

Филогенетические корни аденогипофиза и нейрогипофиза различны. Аденогипофиз берет свое начало от органов пищеварения. В эмбриогенезе он формируется как выпячивание задней стенки глотки. Поэтому аденогипофиз рыб состоит из эпителиальной железистой ткани. Нейрогипофиз исторически связан с нервной трубкой. Поэтому он состоит из элементов нервной ткани - глиальных клеток, отростков нейро-секреторных клеток гипоталамуса и тел Герринга (особые окончания нейронов, выполняющих функцию накопителей нейросекретов). Средняя доля гипофиза у рыб отсутствует. Однако в составе гипофиза имеются скопления клеток, которые у рыб принято называть метааденогипофизом, являющимся аналогом средней доли гипофиза высших позвоночных животных.

Из гипофиза у рыб выделен тот же набор гормонов, что и у высших животных. Однако их физиологические эффекты на рыбе несколько отличаются от известных эффектов у высших позвоночных животных (рис. 12.7).

Соматотропный гормон (СТГ) образуется в передней доле гипофиза. Имеет различные органы-мишени. Основные физиологические эффекты на рыбе - рост, органогенез, регенерация органов и тканей.

Тиреотропный гормон (ТТГ) активизирует функцию щитовидной железы, Адренокортикотропный гормон (АКТГ) контролирует активность интерреналовых тел головной почки. Является участником гуморальной фазы реакции адаптации при воздействии на организм стресс-факторов.

Пролактин имеет клетки-мишени в ряде органов: почках, жабрах, желудочно-кишечном тракте, плавательном пузыре, коже. Играет большую роль в регуляции избирательных свойств мембраны органов, причастных к осморегуляции у пресноводных видов рыб. Этот гормон стимулирует также образование кожной слизи.



Рис. 12.7. Эффекты гормонов гипофиза у рыб

(ФСГ, ЛГ) гипофиза регулируют сперматогенез у самцов и овогенез у самок рыб. Влияют на половое поведение.

Окситоцин (ихтиотоцин) - гормон нейрогипофиза. Строго говоря, он вырабатывается гипоталамусом, а в нейрогипофизе просто накапливается. Этот гормон у рыб влияет на избирательную проницаемость клеток мембраны почек и жабр. Поэтому можно говорить о его причастности к осморегуляции. Интимный механизм его действия на рыбах изучен недостаточно.

Вазопрессин (вазотоцин) нейрогипофиза рыб регулирует тонус кровеносных сосудов и влияет на их проницаемость, регулирует водно-солевой обмен.

Меланофорный гормон (МФГ) метааденогипофиза у рыб, как и у других животных, регулирует пигментный обмен. Не все исследователи связывают происхождение этого гормона у рыб со средней долей гипофиза и причисляют его к продуктам нейрогипофиза. Однако, скорее всего, просто технические сложности не позволяют отделить продукт метааденогипофиза от продуктов нейрогипофиза. Секреторная активность метааденогипофиза стимулируется освещением. Выброс в кровь меланофорного гормона приводит к возникновению более темной окраски кожи рыб.

Щитовидная железа у рыб не оправдывает своего названия, заимствованного у высших позвоночных. У рыб под "щитовидной железой" понимают небольшое скопление специфических фолликулов на аорте между сердцем и жабрами и частично на мышцах нижней челюсти. Таким образом, собственно железы как таковой у большинства костистых рыб нет (рис. 12.8).

По некоторым данным, тиреоидные фолликулы встречаются и на стенках спинной аорты, в головной почке и даже в ткани селезенки. У двоякодышащих и, как ни странно, у хрящевых рыб тиреоидные фолликулы формируют компактный орган. Из тиреоидных образований рыб выделены три гормона - Т2, Т3 и Т4. Из них в крови обнаруживается тетраиодтиренин (14). Функция тиреоидных гормонов у рыб

до конца неясна. Тироксин не дает у рыб такого однозначного эффекта по отношению к основному обмену, как у наземных животных. Метаморфоз, органогенез и регенерация тканей у рыб зависимы от тиреоидных гормонов лишь частично. Исследователи отмечают гиперфункцию тиреоидных фолликулов у рыб при сезонных, пищевых миграциях и при нересте.

Эвригалинные рыбы при попадании в соленую воду также отвечают повышением функциональной активности щитовидной железы, что на-

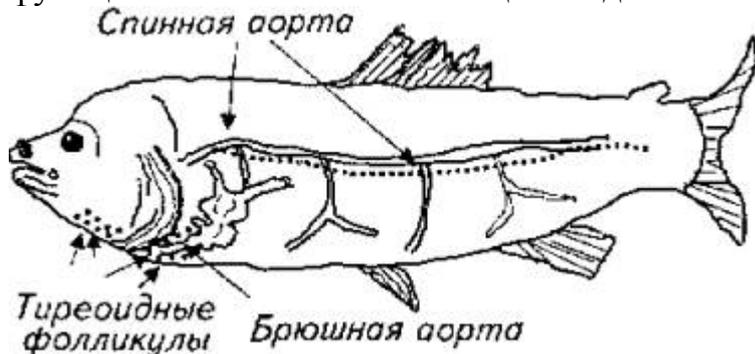


Рис. 12.8. Топография тиреоидных образований у рыб ("щитовидная железа")

водит на мысль о причастности тиреоидных гормонов к осморегуляции. Есть свидетельства того, что пероральное назначение тиреоидных гормонов вызывает усиление роста молоди рыб.

Иптерреналовые тельца (функциональный аналог корковой части надпочечников) невооруженным глазом увидеть невозможно так как они представляют собой микроскопические вкрапления в ткань головной почки. Кортикостероиды рыб аналогичны и по химическому составу, и по физиологическим эффектам гормонам корковой части надпочечников высших позвоночных. Из глюкокортикоидов рыб наиболее изученными являются кортизол и кортикостерон.

Кортизол обеспечивает адаптацию организма рыб в стрессовых ситуациях. Он стимулирует глюконеогенез в печени, поддерживает на постоянном уровне концентрацию глюкозы в крови, подавляет жиросотложение. Этот стероид у рыб причастен и к процессу осморегуляции в пресной воде, так как активно удерживает натрий в почечных канальцах.

Кортикостерон тоже участвует в осморегуляции. Поскольку он выражение подавляет гломерулярную фильтрацию воды, то можно с уверенностью говорить об его особой роли в процессе поддержания водно-солевого гомеостаза у рыб в соленой воде.

Роль минералокортикоидов у рыб изучена крайне плохо. Известно, что главный минералокортикоид млекопитающих - альдостерон - на рыбах неэффективен.

Хромаффиновые железы - аналоги мозгового слоя надпочечников - секретируют в кровь катехоламины. Хромаффиновые клетки можно обнаружить при гистологических исследованиях головной почки в области ее прилегания к задней кардинальной вене. При помощи гистохимических методов в цитоплазме хромаффиновых клеток выявляют два гормона - норадреналин и адреналин. Есть сообщения о том, что соотношение этих гормонов в крови рыб иное, чем у наземных животных. По крайней мере, у карпа преобладающей формой является норадреналин.

Физиологические эффекты катехоламинов на рыбах аналогичны таковым наземных животных, т. е. они дублируют симпатические влияния. В стресс-реакциях на стадии тревоги у рыб в крови повышается уровень адреналина и возникают классические изменения физиологических показателей.

Ренин-ангиотензиновая система у рыб представлена окологломерулярными клетками, т. е. является еще одной эндокринной системой в составе почек. Гормон этой структуры - ренин - довольно хорошо изучен. Его основная роль - активация ангиотензина-1 (вырабатывается печенью) в ангиотензин-Н, повышающий кровяное давление в почках. Ренин является видоспецифичным гормоном. Выделенный из почек рыб, он у млекопитающих не вызывает прессорных реакций. Ренин образуется и в тельцах Станниуса - еще одном почечном образовании рыб.

Тельца Станниуса - это два микроскопических образования на центральной стороне каудальной части почки рыб. Гистохимические исследования, к сожалению, не позволяют выделить в их структуре какой-либо из известных у млекопитающих гормон или гормоноподобное вещество. Однако мало кто сомневается в их эндокринном предназначении, так как их экстирпация сопровождается эффектом выпадения с явными признаками нарушений гормональных регуляций. Их удаление у рыб вызывает серьезные нарушения водно-солевого гомеостаза. Некоторые исследователи считают, что тельца Станниуса вырабатывают вещество гипокальцин, влияющее на обмен кальция у рыб.

Ультимобранхиальная железа - структура, обнаруженная на мембране между сердцем и печенью, имеет вид белесой полоски. Клетки, ее образующие, секретируют в кровь гормон кальцитонин. Этот гормон вызывает сильнейший гипокальциемический эффект у человека и, что совершенно неожиданно, не влияет на уровень кальция в крови у лососей, из железы которых он был выделен.

Объяснить это странное явление, наверное, можно следующим. У рыб кальциемию контролирует несколько систем. Роль кальцитонина, возможно, сводится только к контролю за экскрецией кальция через жабры при содержании рыб в соленой воде. В пресной воде его жаберно-экскреторная функция блокируется.

Урофиз - нейросекреторная зона концевой отдела спинного мозга - был обнаружен при изучении гистоструктуры спинного мозга еще в середине XIX века. Однако эта железа остается загадкой для физиологов и по сей день.

Установлено, что урофиз вырабатывает и секретирует в кровь несколько близких по химическому строению веществ. Их называют уротензинами. У карпа эта железа вырабатывает также ацетилхолин. Считается, что уротензины участвуют в осморегуляции пресноводных рыб. Экспериментально доказано, что они снижают периферическое давление крови, вызывают сокращения гладких мышц и способствуют сохранению натрия в организме пресноводных рыб. Уротензины стимулируют поглощение натрия из воды жаберными мембранами и такое же поглощение натрия в почках из первичной мочи.

Поджелудочная железа - железа смешанного типа. Она представляет собой компактный орган только у хрящевых рыб. У костистых она объединена с печенью и потому называется гепатопанкреасом. Этот орган располагается вдоль кишки и достигает разной степени развития, составляя от 1,5 % живой массы у карпа до 10% живой массы у трески.

Разбросанные по печеночной паренхиме дольки поджелудочной железы имеют индивидуальные экзосекреторные протоки, которые после слияния впадают в желчный пузырь. У некоторых видов экзосекреторная часть поджелудочной железы имеет собственные протоки, открывающиеся в головной кишке и пи лирических придатках.

Эндокринная часть разбросана по долькам железы и формируется из клеток четырех типов, включая нервные клетки. Как и у высших позвоночных, поджелудочная

железа как эндокринный орган причастна к регулированию углеводно-жирового обмена. Однако в экспериментах после парентерального введения инсулина далеко не всегда получают гипогликемический ответ.

Вероятно, глюкоза крови не является для рыб жесткой константой гомеостаза, так как в норме ее концентрация в крови колеблется от 50 до 150 мг%. Более того, экспериментально у рыб удается довести концентрацию глюкозы в крови до нуля без каких-либо клинических признаков патологий, например судорог (как у млекопитающих). Объяснить это можно тем, что у рыб глюкоза не является главным источником энергии для мозга и мышц, как у наземных животных. В мышечном энергетическом обмене у рыб основную роль источников энергии выполняют липиды. И тем не менее во многих случаях инсулин понижает уровень глюкозы в крови рыб, а его антагонист глюкагон соответственно вызывает противоположную реакцию.

Гонады как железы смешанной секреции имеют хорошо развитый эндосекреторный аппарат, который вырабатывает половые стероиды.

В ястыках вырабатываются в больших количествах эстрогены, которые регулируют у самок овогенез, влияют на развитие вторичных половых признаков при половом созревании, формируют половое поведение самок.

Определяющая роль эстрогенов в половом детерминизме ювенальных гермафродитов доказана в экспериментах по скармливанию эстрона и эстрадиола молоди тилапии и лососевых рыб. Причем эстрадиол оказывал более сильный по сравнению с эстроном эффект. При его использовании и на тилапии, и на лососях выход самок составлял 100 %.

Роль прогестерона у самок рыб пока изучена плохо.

Активность эндокринной системы яичников характеризуется цикличностью. Большую часть года она находится в состоянии относительного покоя. С приближением нерестового периода под влиянием гонадотропных гормонов гипофиза происходит ее активизация.

Семенники рыб вырабатывают мужские половые гормоны, наибольшее значение из которых имеет тестостерон. Андрогены стимулируют сперматогенез, формируют вторичные половые признаки, определяют половое поведение самцов при нересте. Тестостерон и другие мужские половые гормоны обладают ярко выраженным анаболическим эффектом и при добавлении в корм уже в количестве 1 -10мг/кг вызывают ускоренный рост многих видов рыб (карась, форель, тилапия, кижуч). Таким образом, эндокринная (паракринная) система рыб регулирует основные вегетативные функции рыб и определяет многие стереотипические поведенческие реакции.

### **Глава 13 ИММУНИТЕТ У РЫБ**

Под иммунитетом понимают способность организма к самозащите от чужеродных корпускулярных биологических тел, а также веществ, несущих чужеродную генетическую информацию.

Иммунная система рыб представлена нефросом, селезенкой, лимфоидным органом, печенью, а также множественными включениями лимфоидной ткани в желудочно-кишечном тракте, сердце, жабрах. Непосредственными исполнителями функции защиты являются органы с барьерными функциями - кожа, жабры, желудочно-кишечный тракт, а также лейкоциты (все виды).

Различают специфический и неспецифический иммунитет.

Специфический иммунитет обеспечивает защиту организма от строго определенных антигенов. По существу, иммунная реакция организма сводится к уничтожению, нейтрализации или удалению из организма антигена.

Неспецифический иммунитет осуществляет защиту организма от любого чужеродного вещества или тела.

Механизм элиминации антигена может быть клеточным или гуморальным.

Клеточный иммунитет предполагает прямую атаку антигена клетками иммунной системы, например фагоцитоз или пиноцитоз.

Лейкоциты могут элиминировать антиген и на расстоянии, не вступая с ним в прямой контакт. Это явление называется цитотоксическим эффектом.

Гуморальный иммунитет обеспечивают различные структуры как иммунной системы, так и других систем. Он заключается в продуцировании различных химических веществ - лизоцима, интерферона, кининов и других веществ, слизи, антител, которые так или иначе инактивируют антиген.

Неспецифический иммунитет является врожденным свойством организма. Его клеточную форму обеспечивают нейтрофилы, моноциты, макрофаги, клетки РЭС (рис. 13.1).

Гуморальная форма неспецифического иммунитета обеспечивается различными органами и клетками, производящими лизоцим, интерферон, пропердин, комплемент, фибронектин и некоторые другие биологически активные вещества.

Часто общую оценку неспецифического иммунитета проводят по активности лизоцима сыворотки крови. Этот фермент с ярко выраженными бактерицидными свойствами вырабатывается в организме всех позвоночных. Сообщения о его отсутствии у того или иного вида рыб, скорее всего, связаны с некорректными оценками его активности. У рыб сезон года, физиологическое состояние сильно меняют титр лизоцима. Так, у карпа активность лизоцима максимальна осенью, в конце сезона выращивания, и минимальна в конце зимовки. Есть сообщения, что хищные рыбы имеют более высокие титры лизоцима по сравнению с мирными рыбами.

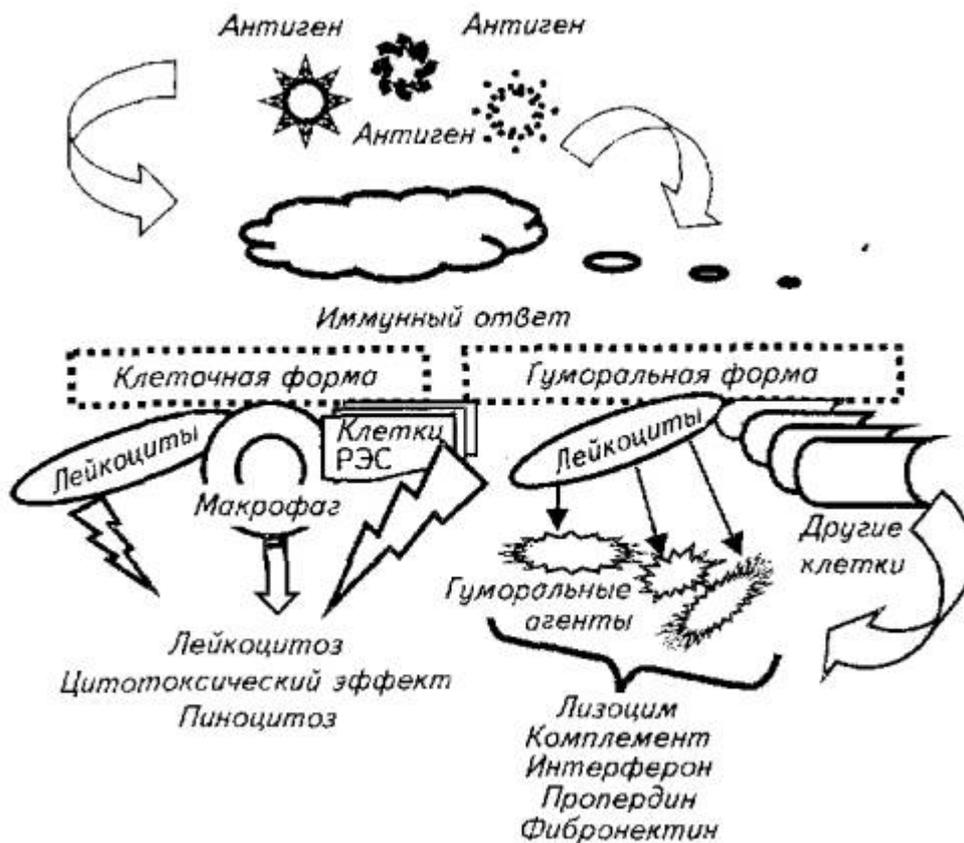


Рис. 13.1. Схема неспецифического иммунного ответа

Интерферон - группа веществ, происхождение которых связывают с макрофагами, нарушает процесс размножения вирусов. Интерферон обнаруживается в крови всех рыб, но у мирных видов его титры выше, чем у хищников.

Комплемент - группа белков (около 20) - продукт жизнедеятельности макрофагов. Он способен обезвреживать как корпускулярные, так и гуморальные чужеродные вещества. Комплекменту приписывают несколько функций:

опсонизация - взаимодействие с чужеродной клеткой с целью ее подготовки к фагоцитозу;

цитолитическое воздействие на антигены клеточного типа;

активизация тучных клеток и привлечение фагоцитов в очаг воспаления;

нейтрализация антигенов и дальнейшее их удаление из организма;

Фибронектин - еще один гуморальный компонент неспецифического иммунитета.

Он вырабатывается во многих клетках, включая макрофаги. Механизм его действия напоминает комплементарную опсонизацию.

Пропердин - бактерицидное вещество, вырабатываемое моноцитами и макрофагами. В большом количестве присутствует в крови карповых и других рыб.

Кинины - мелкие полипептиды с разносторонними функциями. Они вызывают сокращение и расслабление гладких мышц повышают сосудистую проницаемость (в первую очередь посткапиллярных венул), активируют фактор Хагемана системы коагуляции. Кинины в большом количестве содержатся в кожной слизи рыб.

Клеточный неспецифический ответ обеспечивают в основном лейкоциты посредством следующих механизмов:

фагоцитоз;

пиноцитоз;

цитотоксический эффект;

синтез гистамина, серотонина, простагландинов;

удержание антигена на пути в кровеносную систему.

Фагоцитоз характерен для нейтрофилов, одна клетка которых способна поглотить десятки корпускулярных тел. Нейтрофилы вырабатывают активные соединения кислорода - перекись водорода, супероксидный радикал, которые оказывают разрушительное влияние на клеточные мембраны микробов. Лизосомальные ферменты нейтрофилов растворяют микробные клетки. Подобным образом действуют и другие фагоцитирующие клетки - моноциты, макрофаги.

У рыб в определенных условиях отмечают фагоцитоз у эритроцитов, тромбоцитов, клеток РЭС, некоторых клеток слизистой оболочки желудочно-кишечного тракта. Пиноцитоз напоминает фагоцитоз, но происходит за счет инвагинации клеточной мембраны, которая как бы засасывает антиген внутрь цитоплазмы. Пиноцитозу подвергаются не корпускулярные жидкие чужеродные вещества.

Цитотоксический эффект осуществляется как при непосредственном контакте с антигеном, так и на расстоянии за счет атаки клетки-мишени перекисью водорода, гипохлорной кислотой. Цитотоксический эффект свойствен в той или иной степени всем видам лейкоцитов и макрофагам.

Специфический иммунитет (рис. 13.2) возникает при обязательном участии лимфоцитов и имеет два варианта развития: клеточный и гуморальный.

Клеточный ответ осуществляют Т-лимфоциты-киллеры. После активации Т-киллера чужеродным антигеном он убивает клетку-мишень (бактерию, вирус, гриб) цитотоксическим способом (супероксидный ион, перекись водорода, лимфотоксин), вступая или не вступая с ней в непосредственный контакт.

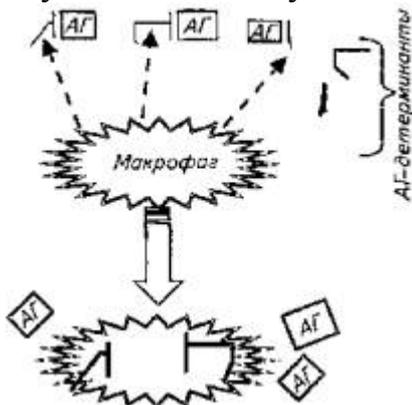


Рис. 13.2. Схема процессинга

Гуморальный ответ лимфоцитов выглядит сложнее. Для удобства его изучения можно разбить этот процесс на три этапа:

распознавание антигена и активация исполнительных клеток;

вовлечение клеток памяти и исполнителей элиминации антигена;

процесс элиминации антигена. В качестве антигенов животный организм воспринимает такие вещества, как белки, полисахариды, нуклеиновые кислоты, в виде отдельных молекул с большой массой или групп молекул или корпускулярные тела. Независимо от химической природы и сложности строения любой антиген имеет специфические функциональные группы - антигенную детерминанту, количество которых определяет валентность антигена. Для запуска иммунного ответа необходимо, чтобы в организм попал определенный минимум единиц антигена. Антиген улавливается еще в тканях организма макрофагами, но если все же антиген успевает попасть в кровяное русло, то он атакуется Т-лимфоцитами-хелперами, которые собирают антигены в "кассету".

Макрофаги подвергают антигены процессингу, т. е. концентрации антигенных детерминант (см. рис. 13.2). За счет процессинга антигенность чужеродного тела или вещества возрастает в десятки и сотни раз.

После процессинга макрофагами антиген передается Т-лимфоциту-хелперу, который, в свою очередь, предоставляет его для элиминации или Т-лимфоцитам-киллерам, или В-лимфоцитам для формирования гуморального ответа (рис. 13.3). Последний процесс получил название кооперации Т- и В-лимфоцитов. Он не так прост и состоит из трех фаз.

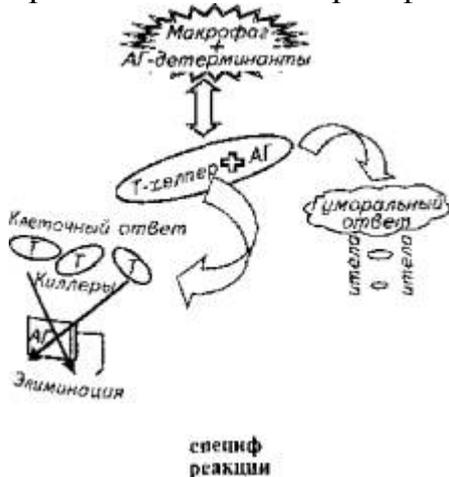


Рис. 13.3. Схема специфической иммунной реакции

1. Распознавание антигенной детерминанты В-лимфоцитами. Каждый лимфоцит имеет на своей клеточной мембране десятки тысяч молекул у-глобулинов, которые выполняют функцию рецептора к антигену. Поэтому один В-лимфоцит распознает сотни тысяч антигенов разной химической природы и организации.

2. Т-лимфоцит-хелпер отыскивает комплекс макрофаг - антиген, после чего начинает продуцировать интерлейкин-II, т. е. вещество, которое инициирует трансформацию части В-лимфоцитов в плазматическую клетку - продуцент антител.

3. Макрофаг в ответ на действия t-хелпера секретирует интерлейцин-1. Последний стимулирует усиление образования В-лимфоцитов лимфоидными органами для компенсации трансформированных в плазматические клетки В-лимфоцитов крови. Адекватность компенсаторного ответа лимфоидной ткани находится под контролем Т-лимфоцитов-супрессоров.

Таким образом, агентом гуморального специфического ответа выступает антитело к данному антигену, продуцируемое трансформированным В-лимфоцитом (рис. 13.4). По химической природе все антитела - гликопротеиды. В составе антитела имеется особая зона, определяющая специфичность данного антитела. Благодаря этой зоне антитело узнает "свой" антиген.

У млекопитающих выделены антитела пяти классов (иммуноглобулины G, M, A, D, E), которые отличаются первичной и вторичной структурой. У рыб удается найти только два из них: IgG и IgM. Элиминация антигена при воздействии на него антитела происходит путем:

преципитации растворимых в сыворотке антигенов; агглютинации чужеродных клеточных структур;  
лизиса свободных от комплемента антигенов.

Кроме того, антиген подвергается нейтрализации путем связывания с антителом. Возможна и опсонизация антигена, т. е. образование комплекса, который легко фагоцитируется макрофагом. Собственно защита организма от специфического антигена возникает тогда, когда в сыворотке крови лимфоцитами вырабатывается определенное количество антител. Это возможно в двух случаях.

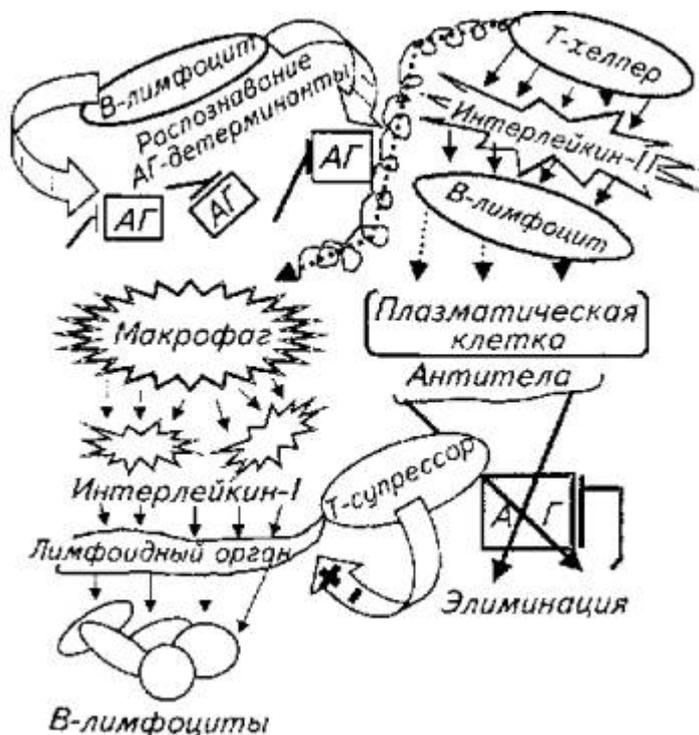


Рис. 13.4. Гуморальный ответ специфического иммунитета

Во-первых, когда антиген попадает в организм животного естественным путем в достаточном для запуска ответа количестве. В этом случае формируется естественный иммунитет.

Во-вторых, образование антител можно спровоцировать, например, введением ослабленной культуры микроорганизмов.

В этом случае иммунный ответ развивается менее болезненно для организма животного. Однако эффективность искусственного иммунитета ненамного уступает естественному иммунитету.

Возможно введение готовых антител в кровь (пассивный иммунитет), однако при этом, как правило, продолжительность иммунной защиты невелика.

Искусственная иммунизация против инфекционных заболеваний применяется и в рыбоводстве. Основным методом иммунизации является включение в корм рыбы ослабленных форм антигенов. В условиях товарного производства рыбы парентеральная иммунизация по экономическим соображениям невозможна.

Пассивная иммунизация (введение сыворотки с антителами) используется в редких случаях, чаще в экспериментах, для сохранения ценных видов рыбы (например, для борьбы с вибриозом лососевых).

## Глава 14 СТРЕСС У РЫБ

Стресс у высших животных и человека - это прежде всего психофизиологическая реакция, в формировании которой важнейшее место занимает кора больших полушарий.

У рыб психоэмоциональных состояний такого рода нет либо они находятся в зачаточном состоянии, так как у них нет не только коры, но и больших полушарий (исключение составляют некоторые виды двоякодышащих рыб).

Из рис. 14.1 видно, что у рыб сенсорные системы и их центры обладают высокой степенью развития и обособленности.

В классе рыб отмечается большое разнообразие морфологических особенностей головного мозга. Причем в строении головного мозга рыб не просматривается связи между эволюционным положением вида и организацией центральной нервной

системы.

У разных видов рыб отдельные части головного мозга имеют неодинаковый уровень развития. Так, у активных видов акул (катран) мозжечок хорошо развит, а у их родственников (скатов) зачастую эту часть головного мозга даже обнаружить непросто. У карпа хорошо развиты обонятельные доли и обонятельные луковицы, а у кефали обращают на себя внимание сильно развитые зрительные доли. У карповых в заднем мозге имеется два крупных образования, напоминающих доли, - сильно развитые ядра нервов X пары (вагусные доли), а у других видов рыб они невооруженным глазом не видны.

Передний мозг у рыб (кроме двоякодышащих) ввиду примитивного строения не может выполнять интегрирующие функции, как у высших позвоночных. У рыб функцию интеграции выполняет лимбическая система, например промежуточный мозг, который и у млекопитающих, включая человека, играет далеко не последнюю роль в формировании психоэмоциональных состояний. Промежуточный мозг у рыб развит хорошо. Поэтому определение стресса как психофизиологической реакции организма вполне допустимо и по отношению к рыбе.

У рыб в качестве стрессорных факторов выступают абиотические факторы внешней среды (температура, химический состав воды, pH, содержание кислорода и др.), факторы внутренней среды (болевые ощущения, изменения констант внутренней среды, инфекционно-инвазионные интоксикации), социальные факторы (иерархическое положение, контакт с хищником, половым конкурентом), антропогенные факторы (контрольный облов, пересадки



Рис. 14.1. Схема строения головного мозга рыбы

из зимовальных в нагульные пруды, транспортирование рыбы, ветеринарные мероприятия, высокие плотности посадки и др.).

Во всех перечисленных случаях наблюдается генерализованная реакция организма рыбы, которая сводится к адаптации к изменившимся условиям (восстановление констант внутренней среды, достижение полезно-приспособительного эффекта в соответствии с той или иной программой стереотипического поведения). При этом может быть два результата.

1. Если стрессор был в меру сильным, или действовал ограниченное время, или изменения среды происходили не очень быстро, то организму удастся адаптироваться. Более того, в этом случае чаще всего стресс-фактор оказывает положительное влияние на организм рыбы.
2. Возможности рыбы к адаптации исчерпаны, а полезно-приспособительный эффект не достигнут.

В соответствии с классическими представлениями Г. Селье стресс имеет три стадии.

1. Стадия тревоги. Характеризуется резким усилением симпатического влияния на вегетативные и соматические реакции организма.
2. Стадия резистентности. Характеризуется устойчивым состоянием гомеостаза и

поведенческих реакций.

3. Стадия истощения. Напоминает первую по напряжению симпатoadреналовой системы, которая развивается, однако, на фоне глубокого истощения организма. Поэтому на этой стадии возможна гибель рыбы.

Для рыб пока не разработано таких унифицированных показателей глубины стресса, как для млекопитающих (уровень катехоламинов и кортизола в крови, психоэмоциональные и вегетативные реакции). Механический перенос этих показателей на Представителей класса рыб невозможен по ряду причин. Так, например, не совсем понятен адреналовый ответ. У карпа катехоламины представляет главным образом но-радреналин (70 %), у кижуча - адреналин. Другие виды рыб выбрасывают равные количества адреналина и норадреналина в кровь. У форели уровень катехоламинов в крови в состоянии физиологического покоя составляет примерно 100мкг%, а после получасового содержания без воды-20 000 мкг%.

По данным разных авторов, рост концентрации кортизола у Рыб отмечается не ранее чем через 15 мин после начала воздействия стресс-фактора. Однако количественная характеристик кортикального ответа рыб изучена недостаточно. С некоторой натяжкой у рыб в качестве индикаторов глубины стресса используют концентрацию глюкозы и хлоридов в крови. Однако, принимая во внимание мягкость этих констант гомеостаза у рыб, вряд ли их можно признать универсальными показателями стрессированности рыбы.

Автор предпринял попытку увязать клинические показатели и локомоторные реакции рыб с глубиной стресса (рис. 14.2). В качестве стресс-фактора использовали рН воды (резкое изменение с 7,0 до 12,0), а в качестве критериев стрессированности рыбы - частоту дыхания, стайное и индивидуальное поведение, а также рефлекс позы. Опыты проводили на тилпии живой массой около 50 г при ее содержании в бассейнах при температуре воды 28 °С. Наблюдения показали, что частота дыхания рыб коррелирует поведенческими реакциями, а на стадии истощения рыбы - и органическими изменениями.

Стадия тревоги у стайных рыб проявляется очень ярко. Для этой стадии характерны особая сплоченность стаи и общая настороженность по отношению к любому раздражителю внешней среды-свету, звуку, появлению в бассейне инородного предмета. Стая при этом или держится у дна, или удаляется в угол бассейна. Частота движений жаберных крышек повышается по сравнению с состоянием покоя в два раза.

Не составляло большого труда определить и границу начала стадии истощения. Стая "рассыпалась", периодически рыба всплывала к поверхности и жадно хватала ртом воздух. Дыхание было частым и неритмичным. Рыба ложилась на бок, плавала кругами в таком положении или опускалась под углом 45°. При длительном пребывании рыбы в воде с рН более 30,0 развивались органические изменения (повреждения слизистой глаза, кожи на грудных плавниках с последующим некрозом тканей).

При вскрытии рыб констатировали нарушение процесса желчеобразования - преобладание в со-ставе желчи билирубина вместо биливердина.

При достижении рН 12,0 часть рыб исчерпывала свои адаптационные возможности и погибала.

Сложнее было уловить границы стадии адаптации. Условно мы их определили в рН 8,5-10 рН. В этом диапазоне стая успокаивалась. Рыбы начинали пересматривать

свое иерархическое положение, естественно, стремясь занять более высокое положение в "обществе". Восстанавливались пищевые рефлексy. Все это происходило на фоне нормализации частоты дыхания.

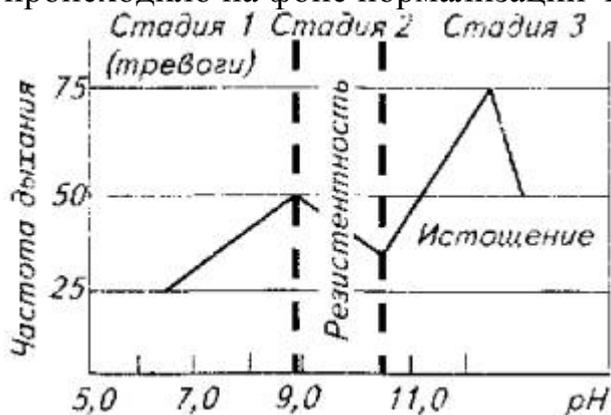


Рис. 14.2. изменения рН воды и глубина стрессового состояния тилляпии

Несомненно, более объективно можно судить о глубине стресса ПО комплексу клинических, поведенческих и биохимических показателей. Однако при работе с рыбой это не всегда возможно по техническим причинам. Поэтому в особых случаях при использовании рыб-аналогов, хорошем знании биологии вида границы стадий стресс-реакции можно определять только по поведению и доступным клиническим показателям.

Последние исследования показали, что адренкортикальный ответ гораздо сложнее, чем принято считать. Он возникает в том случае, когда симпатико-адреналовый механизм не обеспечивает достижения полезно-приспособительного эффекта.

Центральным событием адренкортикального механизма является выделение глюкокортикоидов (кортизол, гидрокортизон). Эти гормоны повышают глюконеогенез, что восстанавливает уровень глюкозы и пула жирных кислот в крови, утраченных в результате симпатико-адреналовой накачки.

Избыточная продукция кортизола при затяжном воздействии стресс-факторов приводит к нежелательным последствиям, т. е. переводит стадию резистентности в стадию истощения. В этих условиях лейкоциты и лимфоидная система в целом атрофируются, так как белки, составляющие белые клетки крови и лимфоидные структуры, используются в процессе глюконеогенеза. Результатом являются резкое понижение защитных реакций организма и развитие вторичных патологий с инфекционным началом. Последнее находит благоприятную почву в стрессированном организме на фоне возникших геморрагических изменений (язвы желудочно-кишечного тракта, жаберного аппарата, плавников).

Современные представления о развитии стресс-реакции не ограничиваются симпатико-адреналовым ответом. Возбуждение гипоталамуса при воздействии стрессора приводит к выделению соматолиберина, т. е. активизирует соматотропный механизм. Одна из функции СТГ - противодействие инсулину, что способствует гомеостазу глюкозы и жирных кислот крови.

Также возникает и тиреоидный ответ. Выброс ТТГ активизирует тиреоидные структуры. Тироксин повышает чувствительность клеток к действию катехоламинов и в целом повышает уровень основного обмена, что изменяет ряд клинических показателей - Частоту дыхания, сердцебиения, повышает артериальное давление.

Стрессовое возбуждение гипоталамуса стимулирует образование гипофизом Б-липотропина, являющегося предшественником так называемых эндогенных опиатов - энкефалина, эндорфина, инорфина. У млекопитающих опиаты снижают психогенную реактивность, т. е. способствуют адаптации к стресс-воздействию и

переводят стадию тревоги в стадию резистентности (подавляют чувство тревоги, нормализуют соматические ответы).

Кроме опиатов на психогенную адаптацию влияют и другие системы. Среди них: ГАМК-эргическая система. у-аминомасляная кислота (ГАМК) сама по себе является тормозным медиатором, следовательно способна подавлять избыточную стресс-реактивность. ГАМК в структурах центральной нервной системы, и прежде всего в промежуточном мозге, превращается в уокс и масляную кисло-ту (ГОМК). В экспериментах на высших позвоночных доказан сильнейший антистрессовый эффект ГОМК;

простагландин P<sub>gE</sub> снижает чувствительность нейронов к катехоламинам; парасимпатическое влияние тропных ядер гипоталамуса и вагусных долей стимулирует восстановительные процессы и стабилизирует константы гомеостаза. Таким образом, при стресс-ответе организма происходит конкуренция двух противоборствующих систем: 1) системы, мобилизующей энергетические ресурсы организма ради спасения жизни, но в ущерб иммунной и другим системам; 2) системы, ограничивающей глубину стресс-ответа. Сила и продолжительность стресс-воздействия существенно влияют на баланс сил этих систем.

## **Глава 15. ПОВЕДЕНИЕ РЫБ**

Под поведением рыбы понимают индивидуальные или групповые сомато-вегетативные реакции, направленные на удовлетворение определенной биологической потребности индивидуума или группы животных.

При изучении поведения животных в целом и рыб в частности многое зависит от языка исследователя, слов, которыми он описывает поведенческие реакции, и личностного, эмоционального отношения человека к наблюдаемому явлению. В этом кроются причины антропоморфизма и примитивизма в подходе к поведению животных. Применительно к рыбам мы будем излагать данную проблему с позиции "потребности", а потребность - как генетически детерминированную необходимость строго соответствовать условиям среды обитания.

Биологическая потребность развивается под влиянием изменений окружающей среды. Поэтому в конечном счете поведение рыбы преследует одну главную цель - привести в соответствие с изменением среды свой организм (стаю, популяцию, вид). Если морфофункциональные возможности животного не обеспечивают адекватных реакций на изменение окружающей среды, ему угрожает или болезнь, или гибель. Правда, есть еще один способ справиться с поставленной природой задачей - изменить морфологию и, следовательно, функциональные возможности организма, т. е. изменить генотип вида. Таким образом, этологическое несовершенство животных является причиной возникновения новых популяций и видов.

Рыбы как представители пойкилотермных животных наглядно подтверждают последний тезис. Ни в каком другом классе позвоночных животных не найти такого количества географических популяций и подвидов внутри одного вида, как в классе рыб. Достаточно вспомнить разнообразие популяций воблы, сельди, карася, бычка-ротана, окуней, лососевых и осетровых рыб. Гомойотермия предполагает меньшую зависимость от внешней среды и большую генетическую устойчивость.

Поскольку любая физиологическая функция организма регулируется нейрогуморальным путем, то и любая поведенческая реакция организма базируется на изменениях опорно-двигательного аппарата и вегетативных функций. Поэтому, строго говоря, объективно описать поведение животного можно, только

охарактеризовав состояние (изменение состояния) его опорно-двигательного аппарата и описав изменения вегетативных функций организма. Однако из-за технических трудностей этологи часто ограничиваются только первой частью исследований.

При изучении поведения рыб учитывают следующие явления-сокращения отдельных мышц;

движения группы мышц;

движение одной части тела относительно другой (например, одного из парных плавников или движения удилица у европейского удильщика);

движение части тела или всей рыбы относительно элементов окружающей среды (например, выдвижение рта по отношению к бентосным организмам при питании или бросок хищной рыбы оптомоторная реакция);

воздействие на окружающую среду с целью изменения физико-химического состояния последней (например, построение нерестового гнезда из воздушных пузырьков у лабиринтовых рыб, подготовка на дне спального места у пикши);

воздействие одного индивидуума на другого (например, поза угрозы у бойцовых рыб, электрический удар по жертве у электрических скатов).

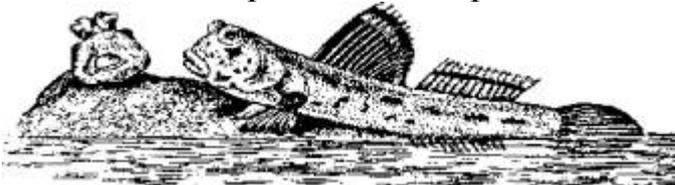
## §57. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ И ГРУППОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Поведение рыб - сложный многоуровневый процесс, который складывается из реакций двух типов.

Первая группа поведенческих актов направлена на удовлетворение сугубо индивидуальных потребностей конкретного индивидуума. Данный тип поведенческих реакций обеспечивает метаболический комфорт и личную безопасность.

Рыба ищет для себя участок водоема с оптимальным кислородным, температурным, световым режимами. Так, илистый прыгун находит безопасным даже выход на сушу, чему способствуют специальный дыхательный наджаберный орган и хорошо развитое кожное дыхание (рис. 15.1). Часто этот тип поведения называют "физиологическим". Л. Г. Юнг предложил термин "интравертное поведение" для обозначения данного типа активности.

Вторая группа поведенческих реакций как бы социально ориентирована. В природе одиночки, отшельники встречаются крайне редко. Однако даже у таких животных-индивидуалистов, как рак-отшельник, мурена, акулы, скаты, зубатка, бычки, черепахи, у высших позвоночных (дикие кошки, медведи, крупные приматы) одиночество ограничено во времени.



*Рис. 15.1. Илистый прыгун на суше: неординарный способ уклонения от опасности и поиска пищи*

Общение с сородичами неизбежно. Это связано с размножением, миграциями, необходимостью отвоевывать свои права на занимаемую территорию. Все без исключения рыбы в процессе онтогенеза имеют стадии развития, когда они вследствие объективных причин вынуждены объединяться в группы.

Все рыбы, за редким исключением, многоплодны. Количество икринок в одной кладке исчисляется тысячами и миллиолами (треска, луна-рыба). Выклев

происходит более или менее одновременно в ограниченном пространстве. Следовательно, на стадии раннего постэмбрионального онтогенеза все виды рыб живут коллективно. При переходе на активное питание молодь всех видов рыб (независимо от того, какой образ жизни, групповой или одиночный, они будут вести позже), по крайней мере, некоторое время держится в стаях. Другими словами, рыбы обладают сложными формами группового поведения, которые облегчают выживание. Этот тип поведения известен как "этологическое" поведение. По Л. Г. Юнгу, поведение этого типа называют "экстравертаым". Для коммуникаций рыбы используют большой набор сигнальных средств (табл. 15.1).

### 15.1. Сигналы, используемые рыбами для коммуникаций

Тип поведения рыб	Сигналы	Рыбы
Ориентировочное и пищевое поведение	Акустические, оптические	Все виды рыб
	Оптические, акустические	Дневные пелагические рыбы
	Акустические, гидродинамические	Пелагические ночные и сумеречные рыбы
	Электрические, световые	Сильноэлектрические и глубоководные виды рыб
	Химические, тактильные	Донные рыбы с плохим зрением
Оборонительное поведение	Оптические, химические, акустические, гидродинамические, электрические	Все виды рыб
	Электрические	Сильноэлектрические виды рыб
Половое (нерестовое) поведение	Оптические, звуковые, гидродинамические, химические, тактильные	Большинство видов
	Электрические, световые	Сильноэлектрические и глубоководные рыбы
Групповое (стайное) поведение	Оптические, гидродинамические, акустические, электрические, химические	Все рыбы, ведущие стайный образ жизни



Рис. 15.2, Удильщик. Его цилиум (удилище) является источником сигналов первого порядка

В зависимости от происхождения стимулы делят на сигналы первого порядка и сигналы второго порядка. Сигналы первого порядка производятся специальными

органами. Сюда можно отнести призывные акустические сигналы половых партнеров, электрические разряды сильноэлектрических рыб или сигналы удильщиков (рис. 15.2).

У европейского удильщика конец удилица производит движения, напоминающие движения червя. Эти движения привлекают мелкую рыбу, которую удильщик поедает. У глубоководного удильщика из сем. Ceratidae удилице несет на себе световой орган, который испускает яркий свет, привлекающий мелкую рыбу. В целом сигналы первого порядка ассоциируются с половым, оборонительным и агрессивным поведением.

Сигналы второго порядка возникают в различных ситуациях. Они сопровождают пищевое поведение рыб, дыхание, миграции, питание рыб. Это гидродинамические поля, низкочастотные импульсы, различные акустические эффекты, электрическое поле рыбы.

Велико значение химических стимулов, производимых самой рыбой. Группа водорастворимых соединений из кожи карповых рыб является для них феромоном тревоги - химическим сигналом опасности. Комплекс низкомолекулярных соединений из кожи хищника кайромоны служит основным, как и у млекопитающих, источником запаха вида. Установлено, что водорастворимые соединения из кожи и слизи хищных рыб - щуки, судака, змееголова, угря, трески и форели - несут информацию о присутствии хищника в водоеме.

Метаболиты, выделяемые при стрессе у трески, при предъявлении их интактным особям вызывают у последних биохимические изменения, аналогичные ответам при стрессе. Сигнальное значение таких метаболитов у хищника (форели) при стрессе приобретает дополнительную функцию, становясь внутривидовым сигналом тревоги - феромоном стресса.

Метаболиты из кожи и слизи рыб могут не только вызывать стресс, но и проявлять антистрессовые свойства. Так, показано, что развитие стрессовой реакции у карпа, вызванной изоляцией, можно корректировать с помощью метаболитов (fish water) от стайных рыб. В эволюционном плане кайромоны и феромоны, скорее всего, появились как видоспецифические продукты метаболизма, выделяемые организмом в окружающую среду, а позднее приобрели сигнальную роль в биоценозах.

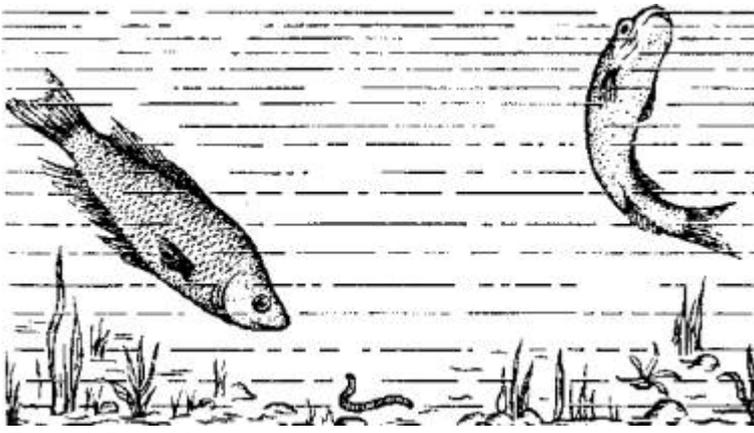
После выделения и частичной очистки установлено, что это низкомолекулярные соединения пептидной природы. Удалось выделить, идентифицировать и определить некоторые свойства феромона тревоги карповых и изготовить на его основе антистрессорный препарат "циприн".

Безусловно, химический язык общения рыб разнообразнее, чем нам сегодня представляется. Однако изучение этого канала общения рыб только начинается. Групповое поведение, в свою очередь, представляет собой многоуровневое явление. В нем выделяют два подуровня:

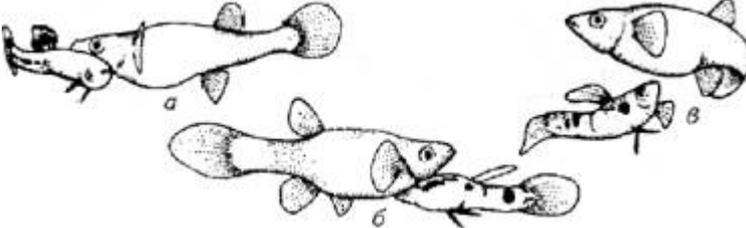
- 1) взаимоотношения индивидуума с сообществом;
- 2) межгрупповые отношения.

Взаимоотношения первого подуровня включают в себя половое, родительское, пищевое поведение, а также поведение члена стаи, связанное с пересмотром его иерархического положения. На рис. 15.3 члены стаи сигнализируют о местонахождении пищи.

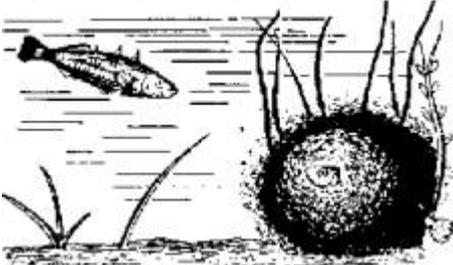
Половое поведение проявляется между самцом и самкой при подготовке к нересту (оплодотворению), в процессе нереста и при уходе за оплодотворенной икрой (или молодь) у некоторых видов рыб (рис. 15.4).



*Рис. 15.3. Члены стаи сигнализируют о местонахождении корма*



*15.4. Половое поведение гуппи (для самца врожденным пусковым механизмом служат размер самки и форма ее живота)*



*Рис. 15.5. Пример построения гнезда рыбами: самка колюшки откладывает икру в гнездо*

Большинство рыб не заботятся о своем потомстве, а воспроизводство численности вида (популяции) обеспечивается высокой плодовитостью. Например, луна-рыба откладывает до 300 млн икринок, треска - до 10 млн икринок.

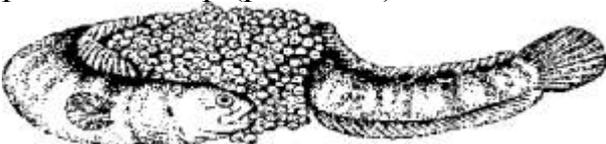
Однако в классе рыб имеются примеры заботливого отношения к потомству (колюшка, бычки, судак, лабиринтовые рыбы, тилляпия и др.). В этом случае плодовитость рыб невысока.

Немало видов рыб строят гнезда (лососи, судак, бычки, колюшки и др.). многие виды охраняют икру (рис. 15.5; 15.6).

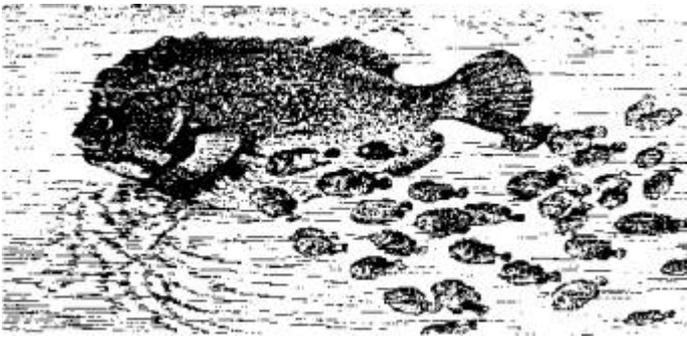
Интересно, что гнездо с кладкой оплодотворенной икры у судаков в случае гибели отца охраняется другими самцами.

Самки тилляпий вынашивают оплодотворенную икру в ротовой полости. После выклева мальков ротовая полость матери еще некоторое время остается убежищем для молоди. При малейшей опасности самка широко раскрывает пасть и молодь прячется в ее ротовой полости.

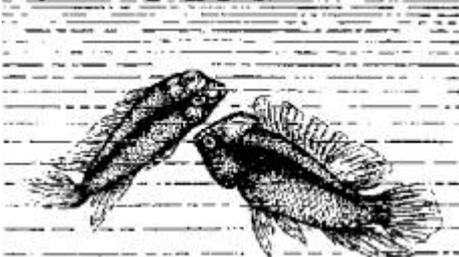
Примером заботливого отношения к своей молоди служит абориген северных морей рыба пинагор (рис. 15.7).



*Рис. 15.6. Маслюк (Pholis gunellus), охраняющий свою икру*



*Рис. 15.7. Самец пинагора (Cyclopterus lumpus), охраняющий своих мальков*



*Рис. 15.8. Встреча двух соперников*

Живорождение у акул, бельдюги, гуппи или меченосцев также следует рассматривать как одну из форм заботы о потомстве.

Кроме того, примером половых взаимоотношений первого подуровня служит конкурентное поведение самцов. Очень ярко это поведение демонстрируют цихлидовые рыбы, хотя оно в той или иной степени характерно для многих видов рыб. Самцы при встрече принимают особые позы, изменяя пространственное положение тела, положение плавников и жаберных крышек (рис. 15.8).

В целом тактика наступательного поведения сводится к тому, чтобы увеличить размер тела за счет поднятия всех плавников, раскрытия рта до предела, "надувания" жаберного аппарата (рис. 15.9).

У рыб, как у многих других животных, большие размеры тела означают силовое преимущество.

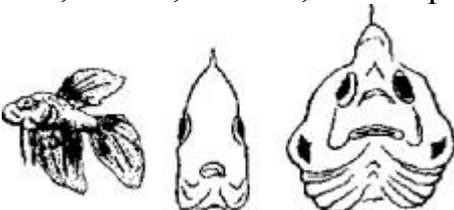
Этой же цели служит своеобразная рыбья косметика: крупные цветочные пятна на жаберных крышках, цветные кольца вокруг глаз. Все это демонстрирует решительность и агрессивность самца, существенно преувеличивает его физические возможности и потенциальную опасность для соперника.

Наполнены однозначным смыслом и волнообразные движения тела и плавников соперников при встрече. Чем физически сильнее соперник, тем большее гидродинамическое давление на латеральную систему противника оказывают волны от движений его плавников и хвостового стебля (рис. 15.10).

Таким образом, свои физические возможности половые и пищевые конкуренты могут сопоставить и без кровопролития.

Побежденный самец прижимает плавники и жаберные крышки, т. е. уменьшает свои размеры, чем признает себя побежденным. Покоренный самец открывает самую незащищенную часть тела - брюшко.

Подобное поведение демонстрируют более слабые особи и у других видов жирных. Так, волки, собаки, некоторые представители



*Рис. 5.9. Приемы устрашения соперника у петушка и цихлид*

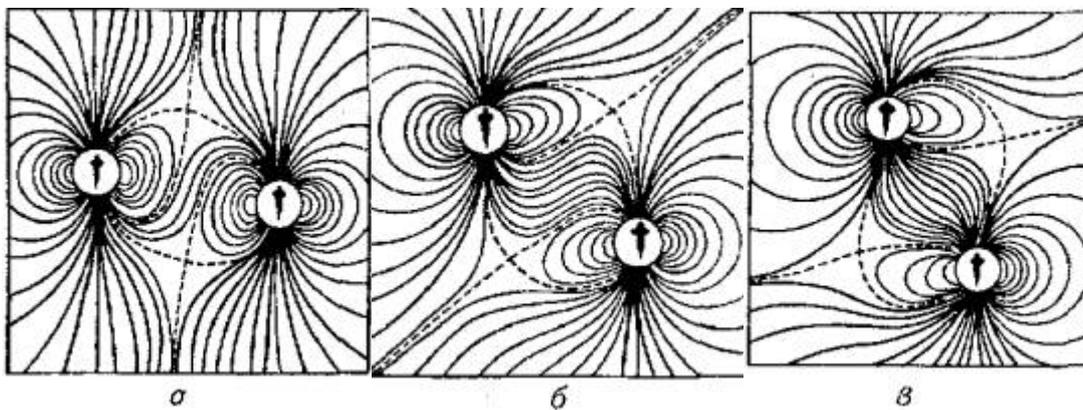


Рис. 15.10. Гидродинамические поля двух рыб:

а - при параллельном движении; б- при движении в одном направлении с некоторым смещением; в - одна рыба следует за другой

кошачьих в знак покорности подставляют более сильному противнику шею. Травмирование этой части тела представляет большую опасность для жизни животного, так как сопряжено с возможностью повреждения крупных кровеносных сосудов - яремной вены и сонной артерии. В случае безоговорочного подчинения побежденный подставляет живот, ложась на спину и поднимая лапы вверх.

Специальные опыты на рыбах петушках показали, что размер соперника имеет решающее значение в их соперничестве. Предъявление самцу модели, размеры которой вдвое меньше, чем его размеры, вызывает у петушка реакцию нападения на противника. Крупная модель пугает самца. Он уклоняется от контакта с соперником, принимает позу покоренного, прижимает плавники к телу, уплощает голову за счет соответствующего изменения положения жаберного аппарата. Модель, размеры которой не отличаются от его собственных размеров, возбуждает петушка, стимулирует решительность и агрессивное поведение.

При помощи поз рыбы решают и другие биологические задачи. Исследователи выделяют четыре типа поз, имеющих строгое адресное предназначение:

- позы угрозы, обороны и поражения самцов;
- позы половых партнеров (самцов и самок);
- позы призыва молодежи (цихлидовые, судак, колюшка и др.);
- позы, сигнализирующие о наличии пищи.

Позы, имеющие оборонительное значение, у рыб достаточно унифицированы.

Тактика такого поведения сводится к тому, чтобы показать свою покорность, уменьшив до предела размеры своего тела. Для этого рыбы прижимают грудные, брюшные и спинные плавники к телу. Обороняющийся самец занимает максимально удобную для возможного бегства позицию.

Интересно и поведение разнополых партнеров при нересте. У некоторых видов рыб изучены признаки, по которым самец распознает самку, а самка самца (табл. 15.2).

### 15.2. Вторичные половые признаки, имеющие большое значение при распознавании пола партнера

Вид рыб	Признаки, принимаемые во внимание	
	самцом при распознавании самки	самкой при распознавании самца
Хромис красавец	Поза покорности самки. Следование самки за самцом	Яркая окраска. Ритуальное ухаживание самца (преследование).
Петушки	Окраска самки:	Яркая окраска тела,

	металлический отлив, появление полос на теле. Надувание жаберного аппарата. Следование за самцом	большие расправленные плавники. Специфическое ухаживание самца. Ритуальные удары хвостом
Гуппи	Более крупное тело самки. Большое брюшко. Отсутствие агрессивного поведения	Меньшие размеры, хорошо развитые плавники. Преследование самки и кружение вокруг нее
Колюшка	Отсутствие красного пятна на выпуклом брюшке. Ритуальное поведение самки: плавает наклонно вниз головой, вибрируя телом	Красное брюшко. Зигзагообразные движения тела. Ложные заходы в гнездо для нереста
Горчак	Наличие яйцеклада	Окраска самца
Меченосец	Выпуклое брюшко, отсутствие меча. Отсутствие агрессивного поведения	Наличие меча и копулятивного органа. Ритуальные приставания

Вторичные половые признаки хорошо выражены у пелагических рыб. Рыбы донные, рыбы, обитающие в мутных водах, пещерах. т. е. рыбы с плохим зрением, как правило, имеют плохо выраженные вторичные половые признаки. У этих рыб решающее значение при распознавании половых партнеров приобретают феромоны, а также звуковая, тактильная и электрическая сигнализация. Узнаваемый, индивидуальный портрет создают и гидродинамические поля, сопровождающие движение каждой особи в воде (Рис. 15.11).

У рыб известны примеры группировок парных рыб. Рыбы образуют пары для нереста и последующего ухода за молодью. Для этих рыб характерны сложные ритуальные нерестовые танцы. Некоторые из них строят гнездо ухаживают и охраняют молодь (например, судак, колюшка многие лабиринтовые рыбы)' Чаше всего такие рыбы вне сезона размножения состоят членами больших стай (лососевые сомовые, осетровые).

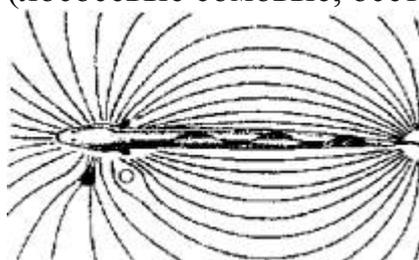


Рис. 15.11. Гидродинамический портрет рыбы

В редких случаях рыбы образуют парные ассоциации, имеющие и другой биологический смысл. Например, между муреной и губаном складываются симбиотические отношения (рис. 15.12).

Губан тщательно обследует кожу и даже пасть мурены. При этом он пожирает паразитов, выкусывает кусочки омертвевшей ткани, очищает ротовую полость от гниющих остатков корма. Губан не одиночка среди рыб. Описано, по крайней мере,

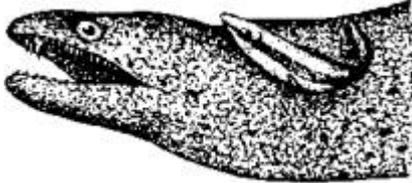
два десятка видов рыб, выполняющих санитарную функцию.

Другим проявлением парных ассоциаций рыб является комменсализм (нахлебничество).

Типичным примером комменсализма служит ассоциация акул и рыб-лоцманов. Рыбы-лоцманы сопровождают акулу круглосуточно. Они провоцируют хищника к атаке, совершая первыми броски на жертву. Рыбы-лоцманы имеют небольшие размеры тела. Поэтому они довольствуются мелкими остатками пищи, которые акулу не интересуют.

Подобным образом удовлетворяет свои пищевые потребности и рыба-прилипала, которая отделяется от акулы только для того, чтобы подобрать объедки.

На рис. 15.13 показан пример парных ассоциаций рыб, название которым сформулировать довольно сложно.



*Рис. 15.12. Пример симбиотических отношений между муреной и чистильщиком губаном*



*Рис. 15.13. Самка и присосший к ее телу самец (глубоководный удильщик)*

У глубоководного удильщика очень большая разница в размерах тела между самкой и самцом. Крошечный самец прирастает к телу самки. Большую часть жизни самец выступает как паразит, так как питается соками тела самки. Однако в период размножения он исправно выполняет свои прямые обязанности, находясь в столь необычном положении. Эта парная ассоциация рыб может быть определена как сексуальный паразитизм.

Среди рыб распространен и истинный паразитизм. Этот вид взаимоотношений с другими представителями водных животных отличает прежде всего миксин, миног и многочисленных представителей сомовых рыб. Мелкие сомики из семейства Trichomycteridae - представители ихтиофауны Южной Америки - прогрызают кожу крупных рыб и питаются их кровью.

Сом-стегофил паразитирует на жабрах крупных рыб при помощи специальных присосок. Другой сомик - ванделия - представляет опасность даже для людей. Обычно он паразитирует в мочеточниках крупных рыб, но может проникать в мочеполовую систему и человека.

Очевидно, что в парных ассоциациях рыб далеко не всегда оба партнера имеют какую-то выгоду. Однако даже в самом благоприятном случае она касается всего лишь пары представителей вида. Многочисленные ассоциации оказывают более выраженное влияние на состояние популяций.

## **§58. СТАЙНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ**

Крупные группировки рыб облегчают выполнение жизненных задач индивидууму (защиту от опасности, поиск пищи, ориентацию при миграциях). Стая - это

группировка близких по возрасту и физиологическому состоянию особей рыб одного вида, объединяющихся на достаточно продолжительный отрезок времени. Стайными являются в основном пелагические виды.

Вероятно, главная биологическая задача стаи - самосохранение. В стае рыбы становятся более пугливыми. Стая проявляет высокую настороженность и активно избегает раздражителей, к которым вне стаи особи относятся терпимо. К стае хищнику подобраться сложнее, чем к одиночной рыбе. Отдельные движущиеся Рыбы в стае трудноразличимы для хищника, так как он не может остановить взгляд на одной особи. Бросок хищника на стаю, как правило, не приносит результата, поскольку стая делится на две части и перед хищником оказывается пустота. Опытный хищник может длительное время кружить вокруг стаи, не нападая на нее. Он стремится отбить отдельную рыбу от стаи и лишь после этого производит результативный бросок.

Стая рыб раньше замечает опасность. Стаю настораживает все и необычное: крупный объект в воде и на берегу, тень от крупного объекта на берегу, посторонние звуки, гидродинамические удары, электромагнитные поля, изменение рН и химического состава воды. Стая рыб менее склонна к исследовательскому поведению, заменяя таковое активным избеганием всего нового.

Стайный образ жизни обеспечивает лучшую выживаемость как молодежи, так и взрослых рыб. Стая эффективнее в поиске корма, распознавании опасностей и нахождении миграционных путей.

Количество особей в стае может быть самым различным: от нескольких десятков (сазан, треска) до тысяч (сельди) и сотен тысяч (анчоус) рыб.

В зависимости от экологической ситуации и биологической пели структура стаи и ее форма могут сильно видоизменяться (рис. 15.14).

Как правило, у большинства видов рыб при быстром движении стая имеет клиновидную форму, при питании - округлую. Реакция на опасность сильно различается у разных видов рыб. Например, стая анчоуса в случае опасности превращается в плотный шар, а стая скумбрии опускается на глубину и там рассеивается.

Для морских рыб обычны скопления стай. Скопления рыб по биологическому значению определяются как нерестовые, нагульные, зимовальные и миграционные. Нерестовые скопления возникают в местах размножения рыб. Они достаточно однородны и представлены только половозрелыми особями.

Нагульные скопления рыб формируются в кормных местах, образуются из разновозрастных особей с большим удельным весом молодежи.

Миграционные скопления еще менее однородны, так как возникают на путях движения рыб к нерестилищам, местам зимовки или местам откорма. Этот тип скоплений может включать в себя даже стаи разных видов рыб.

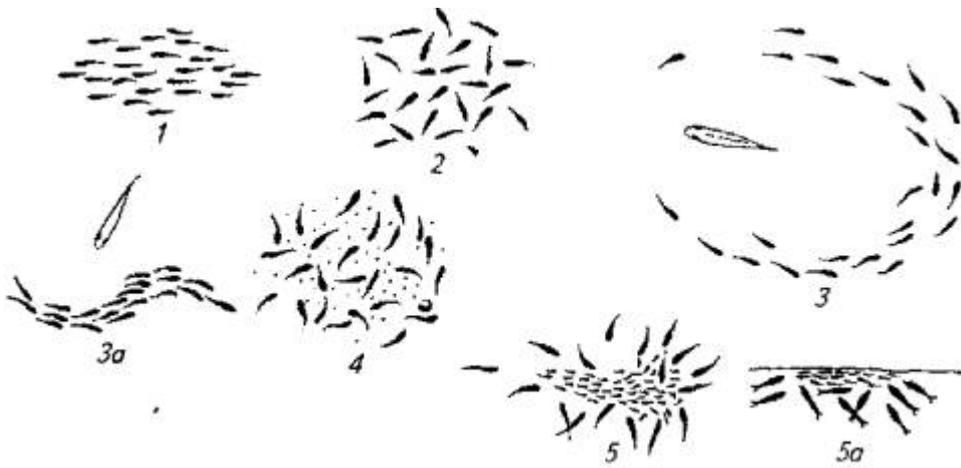


Рис. 15.14. Организационные типы стаи рыб:  
 1-ходовая; 2 -стая кругового обзора; 3 и 3а - оборонительная стая; 4-стая планктонофагов на питании; 5 и 5а - стая хищных рыб при питании

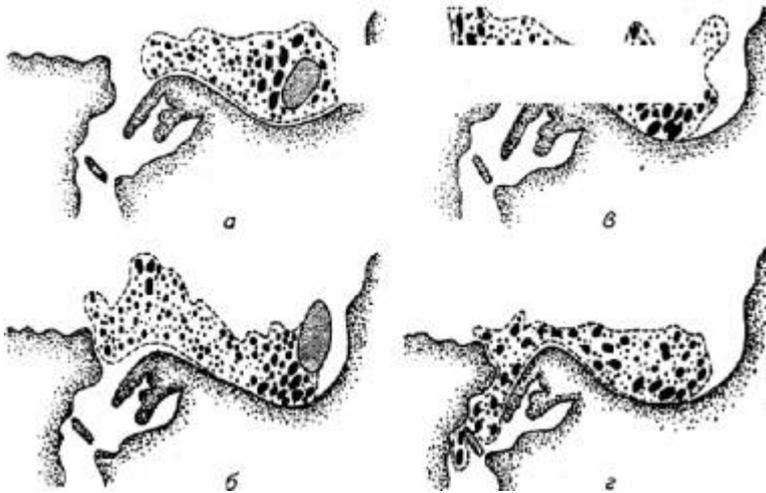


Рис. 15.15. Скопление хамсы в поисках Керченского пролива:  
 а, б, в, г - четыре фазы амебоподобной деформации стаи

Скопления объединяют миллионы особей в единый организм (рис. 15.15). Так, мурманская сельдь, черноморская ставрида, сардинелла, тихоокеанские лососи образуют скопления, которые не поддаются подсчету без специальных инструментов.

В отдельные годы черноморская хамса образует скопления, занимающие площадь в сотни тысяч квадратных метров при высоте до 20 м. Протяженность косяков черноморской кефали достигает 100км.

Такие скопления рыбы регистрируют при помощи авиации или из космоса. Их образование связывают с миграциями, нагулом, нерестом и зимовкой.

Скопления могут быть образованы стаями рыб разных видов. При этом взаимоотношения между стаями не носят хаотичного характера. Между стаями осуществляется обмен информацией по нескольким каналам, что подтверждает организованный характер реагирования скоплений на внезапное появление опасности (крупные хищники, морские суда). Даже простые дыхательные движения рыб сопровождаются особыми сигналами (рис. 15.16).

Стая имеет свое индивидуальное электрическое, а также гидродинамическое поле. Она оставляет после себя химический след.

Результаты наблюдений показали, что периодические контакты имеют определенный биологический смысл. Если по какой-либо причине стая или косяк рыб не встречает на пути своей

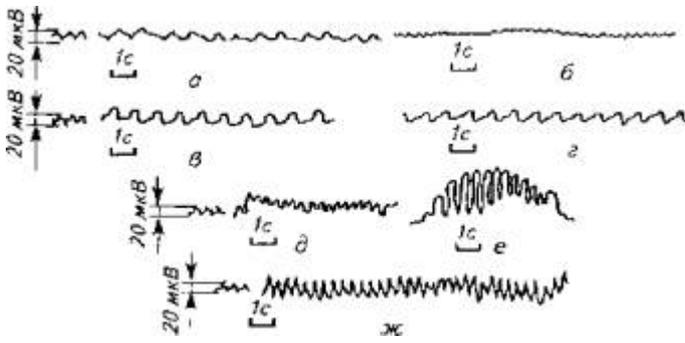


Рис. 15.16. Низкочастотные электрические поля, сопровождающие дыхание рыб: а - вьюн; б - красноперка; в - ратан; г - линь; д - карась; е - циклозома; ж - вуалехвост (В. Р. Протасов, 1978)

миграции другие стаи, то стая (косяк) начинает избегать это место, прокладывая другие маршруты движения в районы, где возможен контакт с другими стаями. Новый маршрут движения будет закреплен, если контакты с другими стаями на новом маршруте постоянны и приходится на определенное время.

Поведение стаи как единого целого плохо поддается пониманию. Так, скопление рыб, занимающее площадь в несколько гектаров (например, черноморская хамса), движется как один организм. Движения головных стай синхронизированы с движениями стай, замыкающих скопление. Движение многотысячного скопления рыб напоминает движение амебы (см. рис. 15.15).

В стаях между отдельными членами складываются взаимоотношения двух типов: равноправные (стая не структурирована, например у хамсы, верховки) и ранжированные (с вожаком, например тунцы, окуневы, кефаль). Стая может быть привязана к определенному месту водоема (территориальная стая). Другой тип стаи (ходовая стая) постоянно перемещается по водоему. В основе поддержания целостности стаи лежит реакция следования, т.е. врожденная реакция отдельной особи следовать за другими. Как структурированная, так и неструктурированная стая имеет две зоны: внутреннюю и наружную.

На факторы внешней среды реагирует ядерная часть стаи. Рыбы, находящиеся на периферии стаи, подражают ядру, т.е. следуют за ним. Эксперименты с моделями показали, что стая как единое целое начинает движение в том случае, если перемещение инициировали не менее 30 % особей ядра. Движению стаи предшествует своеобразное возмущение ядра. И лишь когда моторная активность ядра достигнет "критической массы", стая начинает движение.

Чаще всего движение стаи носит лавинообразный характер.

Обнаружив корм или источник опасности, стая совершает резкий бросок, который затухает после поедания корма или уклонения от опасности. Однако и в отсутствие стимула стая движется волнообразно, так как даже исследовательское поведение отдельных членов стаи привлекает внимание других членов.

Примитивисты полагают, что поведением животных управляют безусловные и условные рефлексы. Их правота заключена лишь в одном: действительно поведение животных складывается в результате непростого суммирования генетически детерминированных локомоторных реакций и новых форм поведения, возникших в результате личного восприятия факторов среды обитания.

Мы исходим из того, что рефлексы, вне всякого сомнения, играют важную роль в поведении и функционировании животного организма в целом.

Однако необходимо признать, что одними рефлексами невозможно объяснить поведение даже беспозвоночных животных. Поведение животных развивается как в филогенезе, так и в онтогенезе. Со временем животные учатся, приобретают опыт,

становятся способными принимать неожиданные решения и выполнять очень сложные действия, понимание которых невозможно с позиций концепции "стимул - ответная реакция".

## **§59. ОПЫТ, НАУЧЕНИЕ, РАЗВИТИЕ ПОВЕДЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ**

**Опыт.** В процессе онтогенеза экспрессия генов и синтетические процессы, лежащие в основе деления клеток и органогенеза, находятся под влиянием окружающей среды. В период роста молоди рыб многие гены сохраняют свою высокую активность и многие процессы растущего организма испытывают прессинг как со стороны самого организма, так и извне. Это относится и к эффекторным структурам двигательных реакций.

Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что среда влияет как на развитие, так и на проявление поведенческих реакций рыб. Врожденные рефлексy и инстинкты корректируются. Отсюда следует, что не существует поведенческих реакций, независимых от генетики рыбы, как не существует поведения, независимого от окружающей среду среды. Другим следствием является то, что любое взаимодействие индивидуума с окружающей средой предопределяет потенциальную возможность изменчивости этого индивидуума.

Влияние среды на поведение индивидуума реализуется как через раздражение специализированных клеток (рецепторный аппарат), так и путем прямого воздействия на прочие клетки организма, включая клетки центральной нервной системы. Например, изменение концентрации кислорода в воде приводит к изменению поведения рыбы. При низкой концентрации кислорода рыба прекращает питаться, уходит в другое место водоема, поднимается к поверхности и начинает глотать атмосферный воздух.

Перечисленные поведенческие акты происходят под влиянием окружающей среды, изменения которой не рецептируются специальными сенсорными клетками. Тем не менее в данном случае рыба получает информацию о заморном участке водоема и о возможных последствиях пребывания в нем.

В другом участке водоема рыба (например, карась) может при помощи сенсорных органов (органов зрения, обоняния или акустико-латеральной системы) обнаружить хищника и уклониться от прямого контакта с ним. В обоих случаях карась приобретает опыт. Некоторый опыт приобретается как результат изменения гормонального статуса рыбы.

Таким образом, рыбы приобретают опыт не только на основе сенсорной информации из внешней среды. Но в любом случае опыт - это изменение функциональной активности мозга (а возможно, и его морфологической структуры), возникшее под влиянием информации из внешней или внутренней среды организма. Некоторый опыт сохраняется в течение короткого времени, а какой-то опыт остается на всю жизнь. Опыт отражает коррекцию филогенетических стереотипов поведения на основе онтогенетической биологической целесообразности. Чем выше эта целесообразность, тем вероятнее генетическое закрепление опыта как этологического приобретения.

**Научение.** Оно имеет прямое отношение к приобретению опыта. Существует ошибочное мнение, что данное нейрофизиологическое явление характерно только для высших позвоночных, имеющих большие полушария и кору. На самом деле это неверное представление. В нашем понимании научение - это изменения в мозге (функциональные и, возможно, морфологические) под влиянием информации извне,

приводящие к достаточно длительно продолжающимся коррекциям поведения, сформированного на основе индивидуального опыта.

Научение относится ко всем видам поведения животных. Существенной особенностью научения является то, что его последствия могут проявляться в любое время: сразу в ответ на действие фактора окружающей среды, или с некоторым запозданием, или не проявиться вовсе на фоне конкретного физиологического состояния организма. Поведенческая реакция может быть цикличной и повторяться многократно в отсутствие стимула. Данное явление теория рефлексов объяснить не может.

Очевидно, что многие факторы среды вообще не приводят к изменениям поведения рыб в будущем. Одни события остаются незамеченными рыбой, другие не достигают центров, отвечающих за принятие решения вследствие фильтрации афферентного потока. Очевидно и то, что определенные раздражители выступают в роли пусковых механизмов проявления поведенческих актов различной сложности. Остается загадкой, как отличают рыбы пусковые (сигнальные) раздражители от несущественных событий.

Предполагают, что в основе научения животных дифференцировать раздражители на значимые в данный момент, менее значимые и несущественные лежат два явления.

Во-первых, генетическая предрасположенность к определенным раздражителям, ассоциируемым с конкретными действиями животного.

Во-вторых, изменчивость реактивности нервной системы животного после многократных повторных реакций на один и тот же раздражитель.

Предрасположенность к научению проявляют практически все позвоночные и многие беспозвоночные (примером служат пчелы) животные. Особенно наглядно она проявляется в опытах с отвергаемыми (негативными) стимулами, опытах, ставших классическими со времен Конрада Лоренца и Нико Тинбергена. Так, реакция избегания стимулов, вызывающих болевые реакции у животного, формируется значительно быстрее, чем двигательные реакции на положительные стимулы (пищевые). Более того, пищевые стимулы неодинаково эффективны при запуске локомоторных реакций, имеющих различное биологическое предназначение.

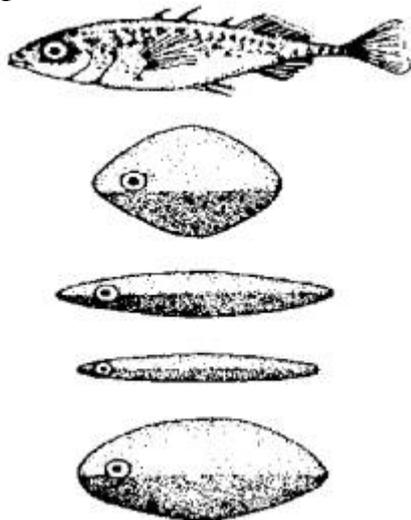
В свое время Лоренц и Тинберген предложили концепцию врожденного пускового механизма (ВПМ). Она базируется на трех постулатах:

1. Механизм ВПМ генетически детерминирован, т.е. имеет врожденный характер.
2. ВПМ выполняет роль рилизинг-фактора, запускающего (активизирующего) нервные процессы в центральной нервной системе. ВПМ может тормозить активизацию центральной нервной системы, если сигнальный раздражитель не распознан животным, а также ввиду других причин.
3. ВПМ запускает стереотипическую ответную реакцию животного на сигнальный раздражитель.

Врожденный пусковой механизм предполагает запуск стереотипической ответной реакции, отличной от рефлекса, так как она возникает на различные изменения окружающей среды, в то время как рефлекс - это ответная реакция только на вполне определенный стимул.

Классическим примером врожденного пускового механизма является реакция самца трехиглой кода юшки в период нереста на красный цвет брюшка другой рыбки или модели (рис. 15.17).

Пример с колюшкой демонстрирует различия между рефлекторной реакцией рыбы на стимул и действием врожденного пускового механизма. Здесь красный цвет выступает сигнальным стимулом только в период половой активности самца, причем красная окраска должна быть нанесена на нижнюю часть модели (брюшко). В случае с рефлексом ответ должен возникать у животного независимо от физиологического состояния и местоположения красного пятна.



*Рис. 15.17. Красный цвет брюшка (модели) в качестве сигнального раздражителя ВПМ у колюшки*

Скорость научения увязывать раздражитель с действием определяется еще характером возможных последствий. Рыбы проявляют большую предрасположенность к научению в ответ на действие стимула, исходящего от хищника или другой смертельной опасности. К стимулам, не ассоциируемым с большой опасностью, развивается привыкание, т. е. реакция замедляется или даже прекращается со временем.

Предрасположенность к научению развивается в результате сочетания генетических факторов и факторов окружающей среды. У каждого индивидуума генетические и экологические факторы взаимодействуют при формировании предрасположенности к научению в общем смысле и применительно к конкретным обстоятельствам. Животные, располагающие большей предрасположенностью к научению, имеют больше шансов на выживание, дают более многочисленное потомство, которое более эффективно защищено от воздействия неблагоприятных факторов. В конечном счете, большая предрасположенность к научению закрепляется генетически, так как особи с пониженной способностью к научению чаще гибнут и не оставляют потомства.

Самой простой формой научения у животных этологи считают импринтинг. Теорию импринтинга детально разработал лауреат Нобелевской премии К. Лоренц. Он показал, что реакция следования проявляется у большинства позвоночных животных. Различия заключаются лишь в природе стимула и времени проявления импринтинга в раннем онтогенезе. Биологическое значение импринтинга велико. Считается, что он имеет отдаленные последствия на половое поведение животных. Импринтинг определяет способность животных распознавать сородичей, выявлять среди них близких родственников, что, в свою очередь, позволяет им избегать близкородственных спариваний и последующего вырождения из-за инбридирования.

Импринтинг у рыб не описан. Однако нет оснований для того, чтобы рассматривать его в качестве этологического проявления ароморфоза, не затронувшего класс рыб.

Автор считает, что импринтинг (так хорошо изученный у птиц и млекопитающих) эволюционизировал из оптомоторной реакции рыб.

Оптомоторная реакция - это врожденное свойство животных направленно двигаться в движущемся зрительном поле. Данное явление описано не только у рыб, но и у более примитивных животных - ракообразных, насекомых.

С возникновением импринтинга у высших позвоночных оптомоторная реакция не утратилась. Она проявляется даже у человека в форме так называемого "железнодорожного нистагма". Когда человек находится в быстро движущемся поезде, человеческий глаз непроизвольно следует за мелькающими за окном объектами.

Это же явление отмечается и у высших животных. Например, когда молодую собаку впервые берут в путешествие на автомобиле, она не в состоянии сосредоточиться на чем-то внутри автомобиля. Ее глаза рефлекторно отслеживают все движения за пределами автомобиля (с точки зрения собаки за окном движется практически все). Из-за столь неадекватной реакции у животного возникает избыточный поток зрительной афферентации, что может привести к нервному срыву. Поэтому собаку надо постепенно приучать к поездкам на автомобиле, дозируя нагрузку.

Зрительно-двигательная реакция проявляется у животных по-разному и заключается не только в движении глаз. Отдельные особи сопровождают движения глаз поворотом головы, изгибами тела. А в вышеописанной ситуации с молодой собакой можно ожидать, что животное бросится в погоню за "убегающим от нее" объектом. У рыб зрительно-двигательные реакции имеют два проявления.

Одно заключается в движении глаз (оптокинетический нистагм), а другое - в движении всего тела (собственно оптомоторная реакция).

Зрительно-двигательная реакция имеет большое биологическое значение для рыб. Она позволяет максимально оптимизировать ориентировочное поведение животных. Эта реакция облегчает поиск пищи, контроль за источниками опасности, позволяет своевременно распознавать половых партнеров и пищевых конкурентов и, конечно, облегчает движение в составе многочисленной стаи.

Способность рыб держаться в определенном месте водоема с сильным течением также объясняется врожденной оптомоторной реакцией. В этом можно убедиться, если провести на рыбах опыт, схема которого показана на рис. 15.18.

При перемещении банки с рыбами навстречу потоку воды рыбы ориентируют тело по направлению перемещения окружающих предметов.

Если сосуд с рыбой оставить неподвижным в том же потоке воды, рыбы утрачивают ориентацию, так как предметы вокруг остаются неподвижными.

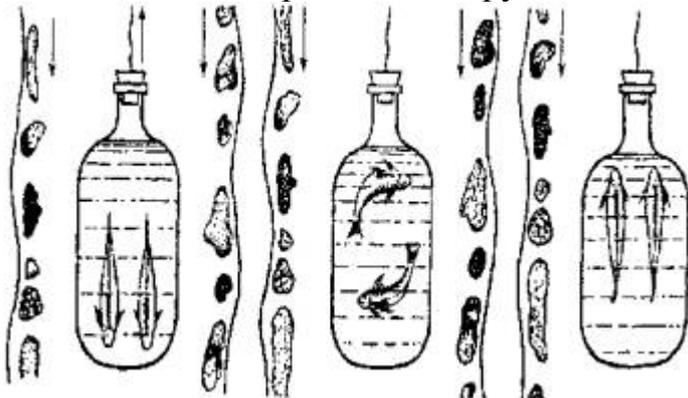


Рис. 15.18. Модель, демонстрирующая оптомоторную реакцию рыб в потоке воды. Наконец, направление движения сосуда совпадает с направлением потока воды, и рыба изменяет положение тела, ориентируясь на движение окружающих предметов.

Таким образом, ориентация рыбы в водном потоке определяется зрительно-двигательной реакцией.

Исключительно важное значение зрительно-двигательная реакция имеет для выключившейся молоди. Шансы на выживание малька-одиночки крайне малы. Стайный образ жизни резко повышает шансы малька на выживание. Поэтому рефлекс следования за сородичами и импринтинг у высших позвоночных можно рассматривать как инструмент решения одной и той же биологической проблемы. Небезынтересно заметить, что у экологически разных видов рыб зрительно-двигательные реакции проявляются неодинаково. Так, для донных рыб характерен оптокинетический нистагм. У пелагических рыб с хорошим зрением превалируют оптомоторные реакции.

Анализ поведения одиночных и стайных пелагических рыб показывает, что оптомоторные реакции - это атрибутика коллективных животных. Более того, степень проявления оптомоторных реакций у отдельных членов стаи зависит от численности стаи. Например, посадка к одной верховке 5-7 рыбок значительно усиливает рефлекс следования. Дальнейшее увеличение численности еще более стабилизирует стаю, делает ее более монолитной, с быстрыми реакциями на стимул. Так реагируют на увеличение численности стаи типично стайные рыбы: уклея, гольян, вобла, сардина. Подобная картина характерна и для нестайных рыб, но в раннем возрасте.

Однако при формировании стаи из взрослых рыб, ведущих одиночный образ жизни или образующих в природе мелкие сообщества, стабилизации стаи не происходит. При объединении в большие стаи гуппи, ершей, шук оптомоторные реакции рыб ослабевают.

Таким образом, реакцию следования, возникающую у рыб на базе оптомоторных эффектов, можно рассматривать как предтечу импринтинга у высших позвоночных животных. Основным стимулом, запускающим оптомоторную реакцию у рыб, является оптическая сенсорика. В раннем онтогенезе оптомоторная реакция проявляется у всех без исключения видов рыб. Последующий переход к одиночному образу жизни ослабляет оптомоторную реакцию. В раннем онтогенезе она является инструментом использования филогенетического и онтогенетического коллективного опыта.

И. П. Павлов экспериментально разработал концепцию условных рефлексов. Используя его концепцию, можно объяснить многие аспекты научения и приобретения опыта. На базе врожденных рефлексов образуются условные рефлексы, обеспечивающие срочное приспособление животных к изменению среды. В свою очередь, условные рефлексы могут быть очень устойчивыми и в конце концов могут закрепляться наследственно, т. е. превращаться в безусловные. Скорость образования и устойчивость условного рефлекса существенным образом определяются экологической значимостью стимула и последствиями его сохранения в качестве врожденного рефлекса.

Важность экологической значимости стимула иллюстрируют опыты по выработке условного рефлекса на свет у экологически различающихся видов рыб. Например, условные оборонительные рефлексы у горбыля образуются после 6-8 сочетаний. У морского ерша - донной рыбы с плохим зрением - тот же условный рефлекс не образуется даже после 345 подкреплений. Условный рефлекс на звук у ската-хвостокола - обитателя мелководий - получали после 5-7 сочетаний, а у глубоководных скатов - после 25-30 сочетаний условного и безусловного стимулов.

С позиции биологической значимости А. Д. Слоним разбил условные и безусловные рефлексы на несколько категорий (см. схему).



Современные исследователи поведения животных не ограничиваются рефлекторным подходом. Надо отметить, что сложные формы поведения животных не укладываются в рамки формулы "стимул - ответная реакция". Однако простые локомоторные акты (прежде всего спинальные) и регуляция вегетативных функций вполне вписываются в рамки рефлекторной теории. Вне всякого сомнения, в процессе научения и накопления опыта условные рефлексы играют важную роль. Привыкание и сенсбилизация в процессе научения. После пересадки годовика карпа из зимовальных прудов в нагульные в ответ на появление на берегу трактора, развозящего комбикорм, рыба проявляет испуг и реакцию избегания. Повторное появление трактора на берегу вызывает менее выраженную реакцию избегания. Через несколько дней большая часть стаи перестает проявлять реакцию бегства в ответ на шум, производимый трактором. Рыба привыкает к данному раздражителю. Привыкание - это понижение реактивности по отношению к стимулу. Скорость привыкания и его степень зависят от природы стимула, его силы, регулярности предъявления, а также от физиологического состояния животного. Так, использование того же нагульного пруда для водопоя стада коров вначале вызывает у рыб реакцию избегания. Регулярное появление стада на берегу пруда вызывает привыкание рыб. Причем ежедневное трехкратное появление коров на водопое сформирует привыкание скорее, чем ежедневное однократное или трехкратное нерегулярное (1-2 раза в неделю).

В то же время привыкание маловероятно в случае посещения водоема хищником, например выдрой. Привыкание не разовьется, даже если хищник будет появляться в водоеме регулярно и часто.

В последнем случае у карпа развивается явление, называемое сенсбилизацией. Сенсбилизация - это повышение реактивности в ответ на действие повторяющихся стимулов. Повторное предъявление рыбе стимула, сопряженного с опасностью для жизни, оценивается рыбой как нарастающая опасность по сравнению с единичным стимулом. Следовательно, в данной ситуации сенсбилизация имеет большую биологическую целесообразность по сравнению с привыканием.

Привыкание имеет вполне определенный биологический смысл, так как позволяет экономить энергию, которая потребуется для выполнения поведенческих актов в случае появления тривиальных раздражителей. Кроме того, привыкание усложняет хищникам поиск потенциальной жертвы во время ответа (карпа) на действие тривиального раздражителя. Привыкание можно рассматривать и как способ фильтрации менее значимых стимулов из внешней среды.

Нейрофизиологическая база привыкания состоит в утомлении рецепторного аппарата и (или) адаптации нейрона мозга к определенной афферентной информации. Возникновение привыкания связывают также и с ассоциативным

обучением.

Знание физиологии привыкания имеет большое практическое значение в условиях искусственного разведения рыб. Любой технологический фактор может привести в стрессовое состояние рыбу с последующим ее отходом. Поэтому каждый новый технологический прием или внедряемый в производство механизм необходимо вводить осторожно, давая возможность рыбе выработать привыкание к нему.

Развитие поведения в онтогенезе. Оно имеет видовую специфичность. В то же время для всех видов рыб в раннем онтогенезе характерны одинаковые проблемы. Перед всеми мальками, поскольку они представляют легкую добычу для врагов, беззащитны перед изменениями окружающей среды, испытывают трудности с добыванием пищи в достаточном количестве и необходимого качества, стоит задача выжить. Проблемы молоди совсем не похожи на проблемы их родителей. Молодь имеет маленькие размеры тела, не способна к самообороне, привлекательна для хищников, которые не являются таковыми по отношению к их родителям, нуждается в особом (детском) питании.

Другая проблема для развивающейся молоди заключается в том, как измениться, чтобы превратиться в более или менее независимую взрослую особь.

Эволюционные изменения поведения молоди начинаются еще на личиночной стадии развития. В этот период молодь проявляет светотаксические и хемотаксические реакции, а также термические предпочтения.

Однако наиболее резкие количественно и качественно заметные изменения в поведении молоди происходят после перехода на активное питание. К этому моменту молодь большинства рыб собирается в стаи. При наличии пищи молодь растет быстро. У нее развиваются сенсорные системы, при помощи которых рыбки устанавливают связь с окружающим миром. Уже в недельном возрасте у мальков карпа наблюдаются исследовательское поведение, реакции избегания на зрительные, звуковые, химические, температурные и некоторые другие стимулы. На первом году жизни карпа его физические возможности невелики. Для выживания сеголетки держатся стаями, в которых численность особей составляет сначала тысячи, а к концу сезона сотни особей. Стаи держатся мелководий, которые хорошо прогреваются днем и в которых размножаются планктонные организмы. Молодь карповых является легкой добычей не только таких хищников, как Щука или окунь, но и других рыб - ротана, пескаря, голавля. Поэтому в естественных условиях выживаемость молоди карповых к зимовке не достигает 10 %. В рыбоводных специализированных прудах жизнь молоди более безопасна, поэтому выживаемость может превышать 95 %.

Зимует молодь в глубоких местах прудов, где вода не промерзает, формируя стаи из нескольких сотен особей. Во время зимовки молодняк не питается, да и в целом малоактивен.

С весенним теплом жизнь рыб активизируется. За период зимовки рыбы расходуют жировые запасы. Поэтому в весенне-летний период обостряется исследовательское поведение рыб, повышается их пищевая активность. Двухлетки начинают осваивать новые пищевые ниши. Если на первом году жизни карп проявляет себя как типичный планктонофаг, то на втором году жизни его пищевое поведение ориентировано в основном на бентос.

К концу лета при благоприятных условиях масса карпа возрастает до 500-700 г, что резко изменяет его зависимость от внешних факторов. Уменьшается количество его потенциальных врагов, но возникает проблема пищевых конкурентов. Поэтому стаи

мельчают, а скорость перемещения рыб по водоему с целью поиска пищи возрастает. Фактически к концу второго года жизни поведение карпа стабилизируется на несколько лет. Оно обогащается только в связи с процессом репродукции. На 4-5-м году жизни карп достигает половой зрелости и у него проявляется половое поведение.

## §60. ДВА ПОДХОДА К ИЗУЧЕНИЮ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА

Проблема поведения животных привлекала внимание ученых на протяжении веков. Однако до сих пор степень понимания поведения животных (особенно сложных форм) не удовлетворяет специалистов. К настоящему времени известны два принципиально различных подхода к изучению проблемы поведения. В основе первого направления лежит рефлекторная теория. Еще в начале XX века основоположники теории рефлексов И. П. Павлов, К. Шеррингтон и др. считали, что теория рефлексов удовлетворительно объясняет только спинальные ответы организма. Однако и в этой части не существует "чистых", обособленных рефлексов. Самая простая реакция организма на раздражитель охватывает не только тот узенький набор структур, который именуется "рефлекторной дугой" (рис. 15.19), но и целый комплекс центральных и периферических образований в пределах нервной системы и вне ее, которые, кроме того, взаимодействуют между собой. Очевидно, что даже простые ответы на стимулы не живут отдельно сами по себе, а интегрируются с другими проявлениями нервной деятельности. И это относится как к низшим, так и к высшим позвоночным. Рефлекторная дуга как морфологическая основа поведенческого акта изначально не выдерживала никакой критики. Любая ответная реакция организма на раздражение циклична. Голодная щука не откажется от поисков жертвы, если бросок на проплывающего перед ней карася оказался нерезультативным. Поиск или ожидание будут продолжаться до тех пор (даже если перед щукой нет раздражителя - карася), пока щука не удовлетворит свой аппетит.

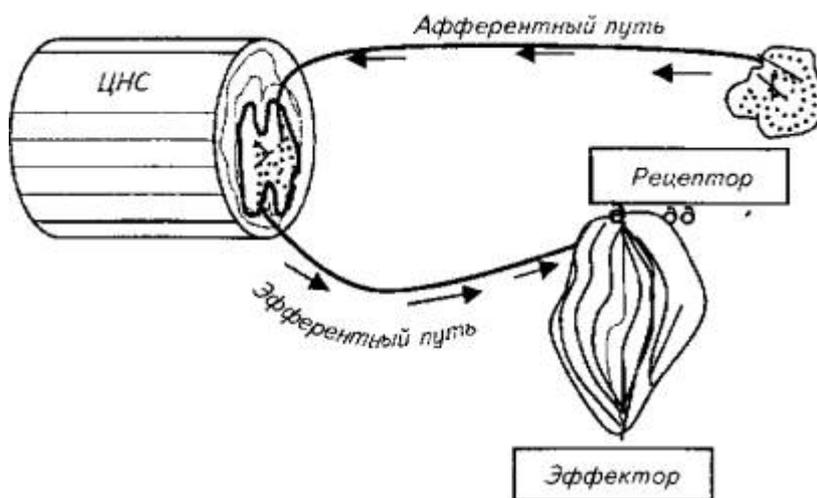


Рис. 15.19. Схема рефлекторной дуги

С другой стороны, раздражитель (карась) не вызовет ответного действия хищника, когда у того переполнен желудок. Раздражитель в паре "стимул - реакция" выполняет триггерную (пусковую) роль, когда есть потребность в данной реакции. Еще более наглядно об этом свидетельствуют половые отношения между потенциальными партнерами в нерестовый период и вне его. Примат стимула в формировании различных поведенческих реакций и по сей день просматривается в методологических подходах при изучении поведения животных

даже у таких выдающихся ученых в области этологии, как К. Лоренс, Дж. Кантор и др. Однако, невзирая на авторитеты, надо признать, что целостного понимания поведения животных эта методология не дает.

Другой принципиально отличный подход к изучению поведения животных постулирует, что моторная реакция животного - это внешнее проявление глубоких внутренних процессов, затрагивающих не только центральную нервную систему, но и метаболизм. Поведение животных диктуется биологической потребностью животного. Соматические реакции проявляются (или не проявляются) при возникновении внутренней мотивации поведения.

Такой подход в изучении поведения животных получил название теории функциональных систем. Основоположником данного направления исследований является П. К. Анохин. Его последователи во главе с К. В. Судаковым успешно развивают этот подход к проблеме поведения. Главная идея теории такова (рис. 15.20).

Внешний стимул только тогда спровоцирует поведенческий акт, когда в организме имеется потребность и раздражитель ассоциируется с возникшей биологической потребностью организма, т. е. если у щуки возникло чувство голода, то она совершит бросок на более мелкую рыбу, попавшую в ее поле зрения (востребованный раздражитель). Она не бросится на рыбу, превышающую ее собственные размеры, или на проплывающую мимо лодку (невостребованные раздражители). Специалисты называют это явление врожденным пусковым механизмом.

Результат броска влияет на потребность положительно или отрицательно (в случае неудачи). В первом случае щука прекращает охоту, во втором - будет повторять свои действия до удовлетворения пищевой потребности. При этом происходит постоянное сопоставление результата поведенческого акта с ожидаемым результатом, т. е. главным в данной ситуации является не раздражитель, а биологическая потребность - чувство голода.

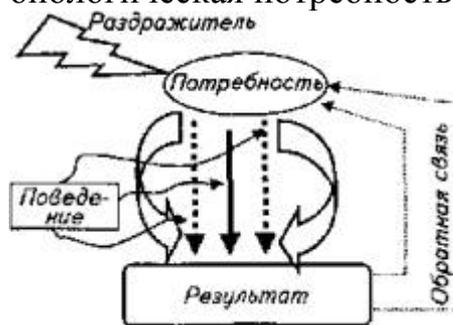


Рис. 15.20. Схема провокации поведенческого акта животного внешним раздражителем

Таким образом, для функциональной системы пищевого поведения рыбы характерны цикличность блока стимул - ответ, наличие обратной связи между результатом поведения рыбы и потребностью; системообразующее значение биологической потребности и принцип саморегуляции системы. Раздражитель в этой схеме всего лишь триггер стереотипической реакции.

Важно понимать, как формируется биологическая потребность и возникает поведенческая мотивация у животного. Согласно теории функциональных систем потребность (чувство голода, жажды, чувство тревоги, опасности, дискомфорт при созревании икры и молок) развивается при изменении гомеостаза, который оценивается определенными показателями внутренней среды. Так, пищевая потребность возникает при изменении следующих гомеостатических констант:

снижении уровня глюкозы в крови; уменьшении пула жирных кислот; снижении осмотического давления крови; возникновении голодной моторики желудочно-кишечного тракта.

В ответ на изменение этих констант происходит возбуждение соответствующих рецепторных механизмов сосудистого русла, желудочно-кишечного тракта, других органов. В лимбической системе происходят анализ поступающей от рецепторного аппарата афферентации, афферентный синтез и созревает решение.

Многочисленные опыты на низших и высших позвоночных позволяют говорить о том, что у всех животных независимо от уровня их организации роль пейсмекера биологической мотивации принадлежит гипоталамусу.

Кора и подкорковые образования высших позвоночных имеют второстепенное значение и больше причастны к выработке тактики удовлетворения потребности (поведения). При разрушении корковых и подкорковых структур биологические мотивации поведения не исчезают. Разрушение ядер гипоталамуса при сохранении коры элиминирует мотивации.

Это же подтверждают и опыты по функциональному нарушению структур головного мозга. Так, аппликация атропина на передние отделы коры больших полушарий кошки лишь частично снижала чувство голода. При инъекции атропина в латеральную часть гипоталамуса чувство голода подавлялось полностью.

У рыб промежуточный мозг имеет еще большее значение в формировании поведенческих мотиваций, так как он в составе лимбической системы одновременно выполняет и интегрирующую функцию, которая у высших позвоночных ложится на кору больших полушарий и подкорковые структуры. В лимбическую систему рыб поступает афферентация от интеро-, проприо-, экстерорецепторов и от всех анализаторов - зрительного, слухового, обонятельного, осязательного, вкусового и от рецепторов боковой линии. Важную роль в формировании биологических мотиваций у рыб играют также средний, задний мозг и ретикулярная формация ствола.

В свою очередь, мотивационное возбуждение гипоталамуса повышает возбудимость и чувствительность рецепторного аппарата. Та же щука в голодном состоянии имеет обостренное зрение и функцию боковой линии, поэтому реагирует на малейшие колебания водной среды (потому и хватает блесну), идет на шум весла, а в темное время может подойти на свет фонаря.

Химическая основа мотивационного поведения изучена недостаточно. Однако известна причастность к нему адренергических, холинергических веществ и дофамина. Эти вещества вызывают специфические изменения химических свойств отдельных нейронов мозга. В результате изменяется функциональная лабильность нервных клеток, повышается их способность к конвергенции афферентации и повышается общая чувствительность ядер гипоталамуса к действию "востребованных" раздражителей, удовлетворяющих биологическую потребность. Таким образом, возникает доминирующая мотивация, настраивающая ядра гипоталамуса на подкрепляющее воздействие.

У голодной щуки вне брачного сезона появление полового партнера только обостряет чувство голода. Во время брачного периода, наоборот, половая доминанта усиливается действием других раздражителей, например появлением потенциальной жертвы - карася.

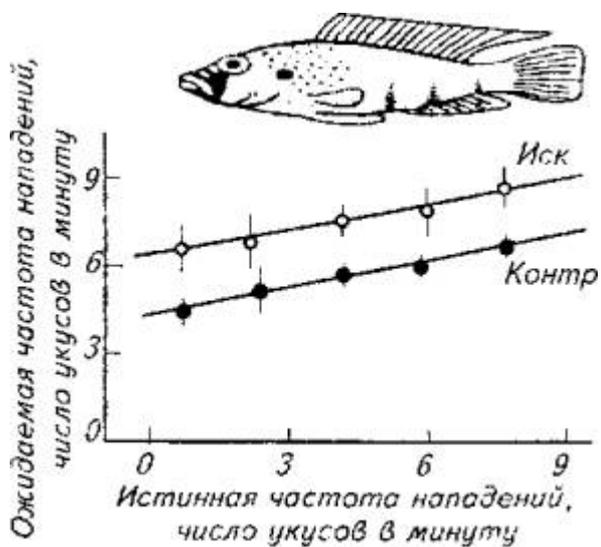


Рис. 15.21. Аддитивный эффект предьявления самца-соперника (верхняя линия)

Изучение данного явления позволило сформулировать закон разнородной суммации, в соответствии с которым разнородные стимулы создают аддитивный эффект в формировании поведенческой реакции. Наглядно этот закон иллюстрирует опыт на агрессивных самцах цихлидовых рыб (рис. §5.21).

Взрослого самца помещали в один аквариум с молодью. Самец периодически совершает броски на молодых рыбок (нижняя линия на рис. 15.21). После того как за стеклом помещали куклу самца того же вида, агрессивность самца по отношению к молоди возросла (верхняя линия на рис. 15.21). Аддитивный эффект наблюдается сразу после предьявления соперника, а затем возвращается к исходному уровню. Степень аддитивного влияния зависит еще и от окраски самца-соперника.

В этих условиях проявляются основные свойства доминанты - способность к суммации, стойкость, инертность.

Возникновение доминанты возбуждения гипоталамуса сопровождается постановкой цели и формированием акцептора результата действия в структурах лимбической системы. Доминанта выбирает и соответствующий тип поведения, т. е. механизм эффекторной реализации поведения.

Таким образом, структурным элементом поведения выступает функциональная система - набор центральных и периферических нервных образований и эффекторных механизмов, действующих согласованно до получения полезного эффекта (удовлетворения потребности), т.е. замкнутая, циклическая и саморегулируемая система.

Мотивационное состояние животного возникает как результат взаимодействия двух факторов: 1) внутренней и 2) внешней среды. В свою очередь, наблюдаемое поведение есть некий оптимизированный процесс взаимодействия физиологического состояния животного и афферентного потока, возникшего в конкретной пространственно-временной ситуации. Данный фундаментальный тезис поясняет следующий пример. Щука может проявить одинаковую пищевую (поисковую) активность при:

- 1) сильном голоде (внутреннее состояние) и сомнительной доступности жертвы (слабый внешний стимул);
- 2) слабом голоде и наличии доступной пищи (сильный внешний стимул).

Зависимость между мотивационным состоянием животного и поведением не прямая. На рис. 15.22 предпринята попытка графической и математической оценки этих двух явлений на примере проявления полового поведения самца гуппи.

Анализ диаграммы показывает, что максимальную активность слабоокрашенный самец гуппи проявляет в ситуации, когда видит крупную (созревшую) самку. С другой стороны, в отношении одной и той же незрелой самки наиболее активен самец, у которого наиболее яркая окраска (т. е. он находится в состоянии наивысшего полового возбуждения). Между этими двумя крайностями есть промежуточные варианты. Максимум активности приходится на вариант, в котором внутренние и внешние стимулы имеют максимальное напряжение (верхняя кривая). Кроме того, поведение животного может быть результатом предвидения последствий одного или другого рода активности. Поведение формируется как компромисс между потребностью и затратами энергии при достижении результата. Очень голодная щука может и не броситься на жертву, если та мала и неуловима. Однако даже сытая щука может совершить бросок, если добыча привлекает ее размером и доступностью. Совершенно очевидно, что поведенческая реакция есть результат внутренней мотивационной компоненты и афферентационного синтеза.

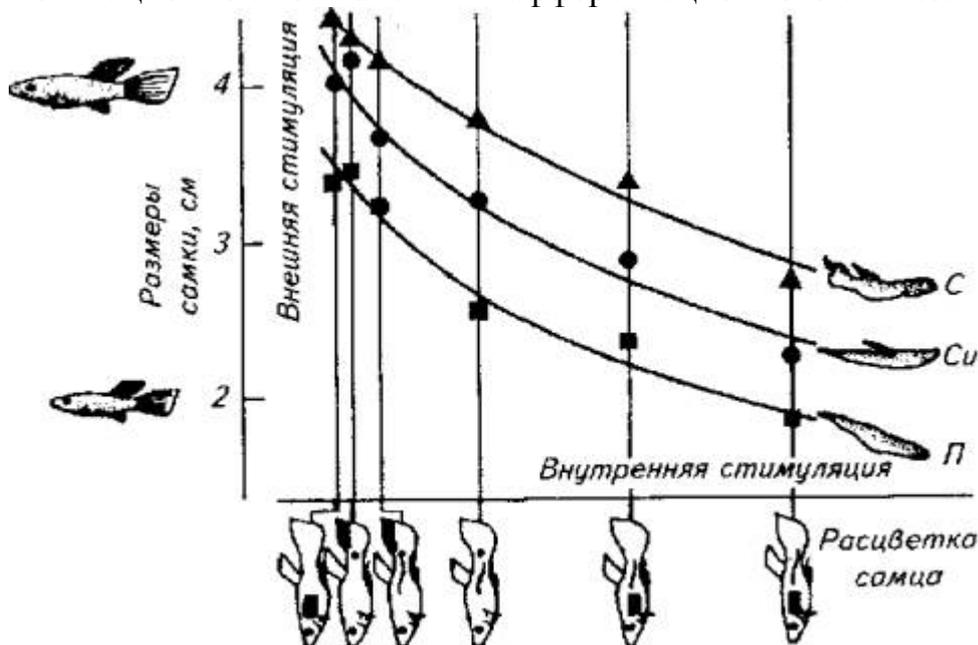


Рис. 15.22. Взаимосвязь внутреннего состояния (яркость окраски тела самца) и силы внешней стимуляции (размер самки) при формировании поведения ухаживания самца за самкой



Рис. 15.23. Смешанная активность (колюшка вентилирует гнездо без икры)

Справедливости ради надо признать, что есть образцы даже простого поведения животных, плохо согласующиеся с постулатом биологической потребности. Примером является так называемая смешанная активность. Под этим термином скрывается поведение животного, не соответствующее обстановке и биологической потребности самого животного. Например, перед началом нереста самец трехиглой колюшки совершает ритуальные движения ухаживания. Однако он может внезапно оставить самку и переключиться на вентиляцию гнезда, что до появления в нем икры лишено смысла (рис. 15.23).

Однако о причинах смещенной активности ведутся споры. Тинберген видел причину в конфликте двух биологических мотиваций, имеющих исключительно большое значение. Избыточная энергия первой мотивации (спаривание) разряжается за счет второй (ухаживание за гнездом).

Подобным образом разрешаются и конфликтные ситуации. Вблизи построенного гнезда (своя территория) самец колюшки активно нападает на чужака, вторгшегося на его территорию. Попав на чужую территорию, тот же самец не нападает на хозяина, а активно ретируется на свою территорию.

Однако, если самцы встречаются на границе владений, конфликт разрешается иначе. Они проявляют смещенную активность. На границе участков самцы принимают позы копательного поведения, что с точки зрения целесообразности лишено всякого смысла (рис. 15.24).

В данной ситуации две сильные мотивации (атаковать или бежать?) разряжаются во внешне бессмысленном копательном поведении.

Не совсем понятен и механизм выбора приоритетности мотиваций. Одновременно в организме рыбы формируется несколько потребностей и, следовательно, несколько мотиваций. В течение одного дня животные осуществляют различные виды полезного поведения. В более или менее константных условиях жизни у животного складывается определенный распорядок, в соответствии с которым каждый мотивированный потребностью вид деятельности занимает определенное время суток. Остается неясным, каким образом происходит распределение времени по видам активности. Заслуживает специального изучения и механизм перераспределения времени по видам активности в случае появления дополнительного сильного биологически значимого фактора.



*Рис. 15.24. Копательная поза (смешенное поведение) агрессивных самцов, встретившихся на границе своих территорий*

Д. Мак-Фарленд (1988) ввел в этологию животных понятие упругости поведения, которое несколько проясняет ситуацию.

Упругость поведения - это мера того, до какой степени может быть сжат во времени любой вид активности животного под влиянием других видов. Данное явление характерно для всех животных независимо от уровня их эволюционного положения. Рыбы не являются исключением из этого правила. Время, затрачиваемое, например, парой лялиусов на исследовательскую деятельность, пищевую активность и игровое поведение, перераспределяется по мере созревания самки. Чем ближе момент нереста, тем меньше времени уделяется игровому поведению. В определенный момент в поведении самца появляются новые виды активности: ухаживание за самкой и построение гнезда. Параллельно ограничивается время на другие виды активности. После нереста самец сокращает время на питание, исследовательскую активность, игры до нуля. Весь суточный запас времени в этот период занимает активность, связанная с ухаживанием и охраной гнезда. В других ситуациях более

эластичным оказывается пищевое поведение.

Эластичность поведения иллюстрирует и следующий опыт на бойцовых рыбках (рис. 15.25).

У бойцовой рыбки вырабатывали условный рефлекс на прохождение через специальный тоннель, помещенный в аквариум.

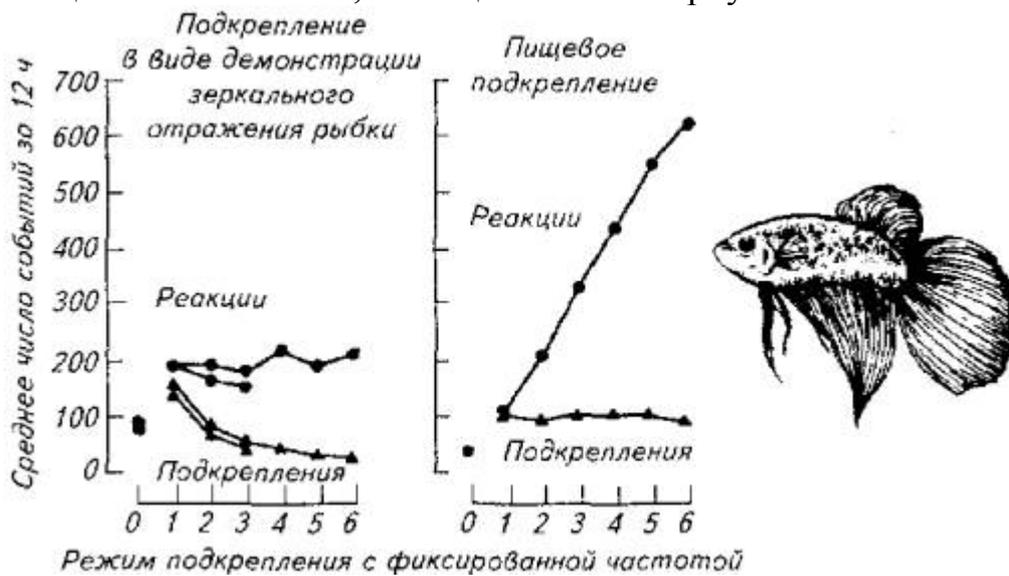


Рис. 15.25. Эластичность агрессивного поведения (слева) и эластичность пищевого поведения у бойцовой рыбки

Появление рыбки в тоннеле подкрепляли зеркальным отражением той же особи, чем провоцировали агрессивность самца. В другом варианте опыта использовали пищевое подкрепление.

Как следует из диаграммы ответов, агрессивная активность оказалась неэластичной в отличие от пищевой активности рыб. В другом варианте время, отводимое на пищевое поведение, расширялось по мере увеличения частоты подкрепления ответных реакций. Количество проходов через тоннель в течение 12ч наблюдений при подкреплении зеркальным отражением не зависело от частоты предъявляемого подкрепления.

По принципу функциональной системы осуществляется не только регуляция поведения рыб (набор моторных реакций), но и поддержание гомеостаза. Константы гомеостаза делят на жесткие и мягкие (изменяющиеся в более широких пределах). Для рыб жесткими константами гомеостаза являются уровень кислорода в крови, осмотическое давление внутренней среды. В широких же пределах изменяются температура тела, давление крови, уровень глюкозы в крови, концентрация сывороточных белков и жирных кислот в крови.

В качестве примера рассмотрим функциональную систему постоянства кислорода в крови. Это гомеостатическая функциональная система с активным внешним звеном саморегуляции.

Результатом действия данной системы является поддержание кислорода на определенном уровне. Его изменения возбуждает (угнетает) дыхательный центр (группа нейронов спинного, продолговатого, промежуточного мозга). Возникающее возбуждение поступает в гипоталамус, где в результате афферентного синтеза формируется программа нормализации уровня кислорода в крови, которая включает в себя соматический (поведенческий) и вегетативный механизмы. Они запускаются напрямую из гипоталамуса или через влияния по нисходящим нервным путям (рис. 15.26).

Соматический ответ заключается в том, что рыба ищет воду с высоким содержанием

кислорода или поднимается к поверхности и жадно хватает атмосферный воздух. Вегетативная регуляция сводится к целому спектру влияний на жаберный аппарат (повышаются частота дыхания, проницаемость через жаберные мембраны кислорода), сердечно-сосудистую систему (возрастает частота сердечных сокращений, выбрасываются в русло депонированные эритроциты). Происходят адаптационные изменения в метаболизме рыбы, включается гормональная регуляция вспомогательных вегетативных процессов. Дополнительно кислород перекачивается из плавательного пузыря, включаются в газообмен кожа и желудочно-кишечный тракт.

И соматические, и вегетативные влияния приводят к одному результату: количество поступающего в организм рыбы кислорода возрастает, его потребление снижается. Акцепторы результата информируют гипоталамус о произошедших изменениях. Если полезный приспособительный эффект достигнут, регулируемая функция гипоталамуса тормозится. Если результат не удовлетворяет лимбическую систему и поставленная цель не достигнута, процесс соматовегетативной регуляции повторяется.

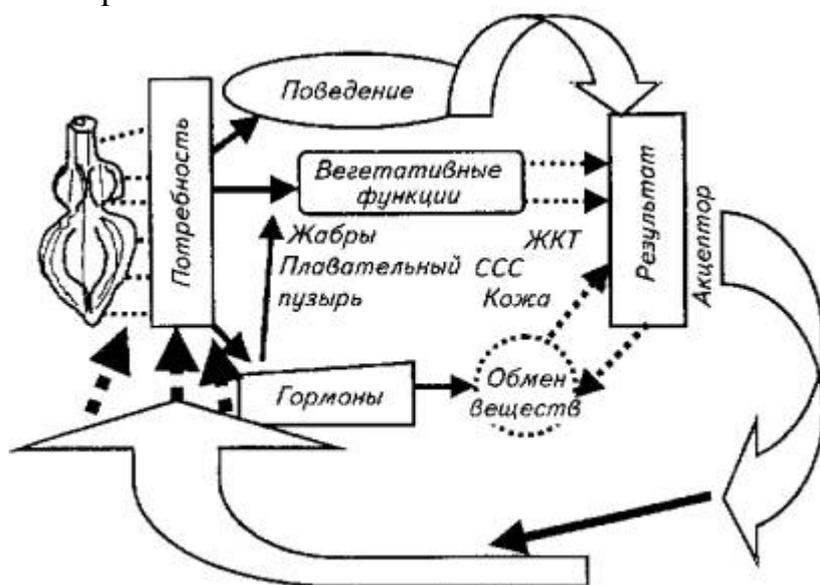


Рис. 15.26. Функциональная система поддержания количества кислорода в крови рыб

Обратная связь осуществляется посредством гуморального канала ( $O_2$ ,  $CO_2$ , pH-рецепторы гипоталамуса оценивают состав крови непосредственно) и нервной афферентации от соответствующих рецепторов периферических органов.

Таким образом, данная функциональная система хотя и относится к гомеостатическому типу, но включает все возможные эффекторные рычаги регуляции - поведенческий, вегетативный, метаболический.

В заключение хочется еще раз подчеркнуть, что теория функциональных систем дает возможность исследователю объяснить цельное поведение рыбы независимо от того, сколь сложна биологическая задача (потребность).

Эта теория применяется для объяснения не только поведения отдельных индивидуумов, но и для трактовки стайного (группового) поведения рыб. Формирование групповых отношений определяется врожденными причинами, которые закрепляют биологическую целесообразность группового образа жизни. Так, трудно представить стайный образ жизни крупных хищников. С другой стороны, мало шансов на выживание в одиночестве у верховки, уклей. Изоляция от группы уклей приводит ее в дискомфортное, стрессовое состояние, из которого рыба старается выйти как можно быстрее, объединившись со стаей.

В стае существуют сложные иерархические отношения; каждая особь в стае занимает определенное место и свою специфическую групповую функцию. Правда, эта позиция индивидуума не прочна; она постоянно подвергается переоценке. Каждый член стаи старается поднять свой статус и занять более выгодное положение.

Структура стаи у разных видов рыб может быть различной, Однако в стае с лидером есть позиции более и менее выгодные, что и побуждает особей к постоянным иерархическим отношениям. Так, менее выгодно положение в конце стаи: последним меньше достается корма, а в случае преследования они первые кандидаты в жертвы хищника. Объединение в стаю выгодно ее членам: в стае им комфортно и безопасно (менее опасно).

В свою очередь, стая полезна для популяции. Стая удовлетворяет СБОИ пищевые, оборонительные, репродуктивные функции и потребности популяции вида в целом. Стая значительно эффективнее адаптируется к изменениям среды обитания, так как, с одной стороны, индивидуальный положительный опыт становится достоянием всех членов стаи, а с другой - стая обеспечивает проверенным временем полезным групповым опытом каждого члена стаи.

В природе постоянно происходит некоторое перемешивание групп, особенно заметное при миграциях молодежи. Последнее также полезно для популяции, так как сводит к минимуму вероятность инбридинга. Кроме того, стая стабильна тогда, когда в ней достаточное количество особей.

Однако полезным результатом функциональной системы группового поведения все равно является равновесное состояние стаи. Стая тем стабильнее, чем большее количество ее членов стереотипично и синхронно реагируют на дестабилизирующий стаю фактор.

Функциональная система поведения стаи складывается из нескольких биологически детерминированных поведенческих блоков:

системы пищевого поведения;

системы оборонительного поведения;

системы игрового поведения;

системы полового поведения;

системы ориентировочного поведения,

Структурированная стая наиболее эффективно достигает полезно-приспособительного результата.

Таким образом, как индивидуальное, так и стайное поведение рыб нацелено на удовлетворение определенных биологических потребностей. Использование стайного или индивидуального образа жизни рыбами - это всего лишь способ решения определенной биологической задачи.