

Ж. С. Строганов

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ
ФИЗИОЛОГИЯ
РЫБ

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

1962

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемый курс лекций «Экологическая физиология рыб» создавался в течение ряда лет. Начиная с 1937 г. мной читался курс лекций «Физиология рыб» для студентов V курса кафедры гидробиологии биологического факультета Московского университета.

В то время уже имелись сводки по отдельным вопросам физиологии рыб (Г. Вундш — по питанию, М. Ляйнер — по дыханию, П. Штайман — по токсикологии; большой материал содержался также в руководствах по сравнительной физиологии — Г. Винтерштейн, А. Пюттер, Г. Иордан, В. Будденброк). В 1936 г. вышла сводка В. Вундера «Физиология рыб», в 1939 г. — сборник «Физиология рыб», напечатанный в Ученых записках Московского университета № 33. В 1941 г. был выпущен учебник Н. В. Пучкова «Физиология рыб». Как в сводках по отдельным вопросам, так и в специальных руководствах по физиологии рыб излагается материал, в основном не учитывающий особенностей среды обитания рыб. Такой взгляд на физиологию рыб не мог оказать заметной помощи нашей практике. Практические работники искали ответа на интересующие их вопросы не в «классической физиологии», а в физиологии, учитывающей особенности среды.

Нам казалось, что вопросы практики принципиально правильны и поэтому необходимо было переработать курс в этом направлении.

Начиная с 1949 г. мной уже читался курс «Экологическая физиология рыб» для студентов IV курса.

В печатаемом курсе лекций автору не удалось свести весь богатый материал по экологической физиологии рыб, а пришлось ограничиться вопросами, составляющими содержание данной книги, рассматриваемой как первый том.

Автор надеется, что вопросы об эмбриональном развитии, нервной системе и поведении рыб будут рассмотрены во втором томе курса.

Данный курс лекций следует рассматривать как первую попытку объединить имеющийся материал по экологической физиологии рыб.

Автор вполне отдает себе отчет в сложности поставленной задачи и в том, что не все удалось изложить достаточно четко и ясно.

Наука «Экологическая физиология» еще очень молода, в ней много неустоявшегося, дискуссионного.

Мы надеемся, что предлагаемая сводка явится стимулом к разработке проблем экологической физиологии рыб, а критические замечания специалистов помогут в дальнейшем устранить имеющиеся недостатки.

Курс создавался при постоянном общении с сотрудниками кафедры гидробиологии и ее руководителем проф. С. Н. Скадовским, а также с большим коллективом биологов биолого-почвенного факультета Московского университета.

Автор особенно благодарен проф. В. А. Пегелю и сотрудникам его кафедры за просмотр рукописи и сделанные замечания, а также проф. П. А. Коржуеву и проф. С. Н. Скадовскому за ряд ценных указаний.

Введение

Экологическая физиология есть часть физиологии. Она изучает закономерности физиологических процессов в организме в зависимости от условий существования. Экологическая физиология рыб есть раздел экологической физиологии животных, ее методом исследования является экспериментальный метод.

Исследователь активно вмешивается в жизненные процессы организма, ставя его как целостную систему под влияние какого-то фактора внешней среды. Такой прием позволяет лучше изучить физиологические процессы организма и дать оценку биологической значимости влияющего фактора.

Экологическая физиология рыб, изучая как физиологическое реагирование рыбы на внешние воздействия, так и связь внутреннего состояния организма с условиями существования, направляет внимание на физиологические особенности процесса реагирования организма на влияние внешней среды.

Организм, находясь в определенной среде, вступает с ней во взаимодействие. Среда влияет на организм, изменяя его, и организм влияет на среду, также ее изменяя. Взаимодействия организма и среды проявляются в разных формах, ибо отношения организма к среде не только специфичны для данного организма, вида, но и для разных стадий онтогенетического развития любой особи.

Постоянное отношение, взаимодействие организма со средой и есть единство организма со средой или, более точно, с условиями жизни. Принцип единства организма со средой был высказан давно и получил широкое освещение в работах К. Ф. Рулье, И. М. Сеченова, И. П. Павлова и целого ряда других исследователей.

Последовательно разбирая изменения, происходящие в организме рыбы при изменениях во внешней среде, мы пытаемся установить не только роль того или иного фактора среды для нормальной жизнедеятельности рыбы, но и вскрыть возможности и способы реагирования организма на влияния разных компонентов внешней среды*. Организм может реагировать весьма разнообразно: он может отвечать той или иной физиологической, биохимической реакцией на любой фактор внешней среды, если последний достигнет определенной интенсивности. Можно видеть определенную связь между характером реагирования организма и интенсивностью влияющих факторов разных по своей природе. Здесь особен-

* Внешняя среда учитывается как неорганическая, так и органическая.

но четко выявляется лабильность пластического обмена веществ. При длительном действии того или иного фактора среды на организм рыбы меняется пластический обмен ее, а также и тесно связанный с ним генеративный обмен, а следовательно, и процесс размножения.

Большая лабильность пластического обмена дает ряд преимуществ организму, например, переживать неблагоприятное время, а затем вернуться к нормальной жизнедеятельности. Раскрывая внутренние стороны физиологического реагирования организма рыбы на внешние воздействия, мы понимаем единство организма и среды конкретнее и глубже.

Любой фактор внешней среды, достигнув определенной интенсивности, окажет влияние на организм. Этот фактор, будь он чуждым для природы данного организма или естественным, вызовет ряд изменений в крови, дыхании, питании, росте и развитии и в ряде других физиологических и биохимических процессов. Степень изменения будет зависеть как от консерватизма организма, так и от действующего фактора.

Организм рыбы окружен водной средой, все компоненты которой как живые, так и неживые находятся в связи между собой. Одни нужны рыбе для построения своего тела, другие — для нормального функционирования, причем, значимость компонентов среды для организма изменяется в связи с его развитием. Некоторые из них необходимы на протяжении всей индивидуальной жизни особи (кислород, пища и др.), а другие — только в определенные периоды жизни (субстрат для откладываемой икры и др.). Поэтому организм и среда представляют такое единство, которое постоянно нарушается в результате изменений среды и самого организма и которое постоянно восстанавливается в результате приспособляемости организма к внешней среде.

В историческом развитии вида внешняя среда выступала как формирующее начало, ибо она постоянно ставила перед организмами определенные требования, и они должны были постоянно приспосабливаться к ним. Из этого следует, что физиологическое изучение организма должно преимущественно исходить из понимания связи, единства организма и среды, так как та или иная функция развивалась в значительной степени потому, что была такая-то среда. Правда, на одни и те же требования среды разные организмы отвечают по-разному, хотя в конечном итоге обязательно должно быть соответствие между данной средой и состоянием организма. Например, на недостаток кислорода в водоеме различные виды рыб реагируют по-разному на основе уже имеющихся приспособлений (морфологических, физиологических, биохимических и биологических). Так как эти приспособления неодинаковы у разных видов, то и решение одной и той же физиологической задачи осуществляется по-разному. Например, решение в приведенном примере может идти по пути миграции, уменьшения обмена веществ, усиления дыхательных движений, мобилизации резервов крови и др. Если дефицит кислорода возникает систематически, то у рыб вырабатываются еще и новые приспособления: спячка, специализация дыхательного пигмента крови, переход к воздушному дыханию и выработка для этого ряда специфических приспособлений.

Знание взаимоотношений организма с внешней средой позволяет нам легче управлять им через изменения условий жизни.

Роль среды в преобразовании организмов огромна. Для того чтобы правильно понять закономерности связей между организмом рыбы и окружающей ее средой, необходим эколого-физиологический подход в познании особенностей рыб. Экологическая физиология рыб и ставит перед собой задачу вскрыть физиологические закономерности в отношениях между организмом рыбы и окружающей ее средой.

Когда данная книга была уже набрана, появилась монография А. Д. Слонима «Основы общей экологической физиологии млекопитающих» (1961), в которой предмет экологической физиологии определяется автором следующим образом.

«Под экологической физиологией понимают раздел физиологии, изучающей влияние природных факторов среды обитания на формирование и протекание физиологических функций отдельных видов и их популяций». Несколько далее он отмечает: «Типичным примером эколого-физиологических исследований является изучение влияния отдельных физико-географических ландшафтов на организм».

Физиологическое реагирование организма на изменяющиеся факторы внешней среды протекает сложно и затрагивает многие функции. Существенно здесь то, что направление изменений в организме способствует лучшему соответствию физиологического состояния организма новым условиям среды. Другими словами, на меняющуюся внешнюю среду организм реагирует всегда адаптивно, хотя результат такого реагирования не всегда может быть эффективным. (Например, в норме организм реагирует задержкой дыхания на повышение рН. При этом накапливается CO_2 в крови, и рН крови нормализуется. Если же в воде имеется много аммиака и рН крови увеличивается, то задержка дыхания не помогает, и рыба гибнет от асфиксии при достаточном количестве O_2 во внешней среде.)

Поэтому мы и уделяем больше внимания физиологическим реакциям рыб на изменения среды. Что касается ландшафта, то его необходимо разложить на более простые факторы. Это позволит правильнее представлять реакции организма не только на комбинацию факторов, но и на отдельные составляющие ландшафта.

Автор монографии прав, когда пишет, что «Вопросы приспособления организма к окружающей среде занимают центральное место в проблемах современной биологии и физиологии». Проблема адаптирования уже давно привлекает внимание исследователей.

А. Д. Слоним поставил перед собой задачу систематически изложить материал о роли физиологических реакций в сложной картине приспособления организма к условиям существования. Исходя из этого стремления, он рассматривает не отдельные функции, а комплекс их в процессе реагирования организма на внешнюю среду.

Мы же считаем более важным рассматривать изменения отдельных функций рыбы при меняющихся условиях среды. Иными словами, мы отмечаем, как изменяется та или иная функция организма при изменении того или иного фактора среды. Такой подход позволяет уяснить, в каком направлении и в каких пределах изменяются физиологические реакции рыб под влиянием меняющейся среды.

А. Д. Слоним отмечает: «Итогом эколого-физиологических исследований является знание тех физиологических особенностей организмов, которые позволяют им существовать в самых разнообразных условиях среды. Сам факт этого существования и есть то высшее уравнивающее организма со средой, о котором говорил И. П. Павлов».

В некотором противоречии с этим стоит следующее высказывание автора указанной монографии: «основной прием эколого-физиологического исследования — это сравнение близких видов организмов». Мы же считаем основным приемом эколого-физиологического исследования сравнение физиологического реагирования (изменение в функции) в процессе изменения внешней среды.

Исходя из такого понимания вопроса, мы и стремились обобщить имеющийся материал по экологической физиологии рыб.

Самыми смежными науками экологической физиологии являются физиология и экология животных.

Физиология есть наука о функциях организма. Современные физиологи определяют ее как науку, изучающую отправления организма в его взаимодействии с окружающей средой (К. М. Быков, Г. Е. Лебединцев, В. Е. Делов, Г. П. Конради, А. Д. Слоним — «Учебник физиологии». Медгиз, 1954). Такое определение возникло не сразу.

В XIX в. физиология отделилась от анатомии и оформилась как самостоятельная наука. Примерно до начала XX в. она развивалась преимущественно как органная и клеточная физиология. Основным методом ее был острый опыт — вивисекция, т. е. живосечение.

И. П. Павлов предложил новый метод, получивший название «хронического опыта», который стал основным методом современной физиологии. Этот метод позволяет изучать отправления на целостном, заранее оперированном организме. Такой экспериментальный прием позволил правильнее понять функции органов в целостном организме животного при взаимодействии его с внешней средой. Теперь наряду с оперированными животными изучаются и нормальные, не подвергшиеся операции, под влиянием разных факторов внешней среды. Эта ветвь физиологии, изучающая физиологические процессы в организме при условиях влияния на них определенных факторов внешней среды, обособляется теперь как экологическая физиология.

Экологическая физиология тесно соприкасается с экологией. Связь и граница между этими науками идет по степени анализа биологического явления — взаимоотношения организма и среды.

Как было уже сказано, каждый организм на любой стадии своего онтогенетического развития вступает в определенные отношения с внешней средой как физико-химической, так и биологической. Чтобы жить, надо питаться (в широком понимании этого слова), а это означает, что организм должен вступить в пищевые взаимоотношения, которые складываются не только из связей между потребителем и пищей, но и из связей между данным потребителем и другими потребителями. В период размножения отношения принимают весьма своеобразный характер. Для размножающейся особи (рыбы) нужны не только особи другого пола, но и определенная среда для размножения (гидрохимический и гидрологический режим, субстрат для откладываемой икры и вообще экологический ландшафт).

Физико-химическая среда несет в себе не только нужные организму компоненты, но и вредные, поэтому необходимо противостоять им, чтобы сохранить физиологическую специфику.

Так как внешняя среда постоянно изменяется, организм должен все время приспосабливаться. Количество связей, взаимоотношений организма со средой очень велико.

Внутренней основой отношений организма со средой является физиологический процесс. Этот процесс в биологическом аспекте и изучается экологической физиологией. Внешняя сторона этих отношений изучается экологией.

Экология изучает такие отношения, как сезонные биологические циклы, выживаемость, размножение, численность и распределение в пространстве, внутривидовые и межвидовые отношения. Если эколога интересует прежде всего биоценоз, группа особей, популяция и их отношения, то экологического физиолога интересует особь, «развертывание» физиологических процессов в ней, обуславливающих ее отношения с внешним миром. Экология вскрывает широкие связи без углубленного анализа физиологических процессов в особи. Экологическая физиология, раскры-

вая внутреннюю сторону физиологических процессов, углубляет наше знание об организме в его отношениях со средой. В этом аспекте экология и экологическая физиология часто решают одну и ту же хозяйственную или научную проблему (размножение, выживаемость, численность популяции и др.), но с разных точек зрения, на разных уровнях анализа биологического явления.

Экология, вскрывая широкие закономерности, уже накопила большой материал, который получил далеко не полное физиологическое обоснование.

Смежными с экологической физиологией науками являются также гидробиология и ихтиология. Гидробиология за последние 30 лет стала усиленно развиваться в экологическом направлении, давая много примеров о связях и взаимоотношениях между водными организмами и окружающей их средой (С. А. Зернов, С. Н. Скадовский).

Исходя из определения содержания современной гидробиологии и путей ее развития, которое дал С. А. Зернов, С. Н. Скадовский писал, что «эколого-физиологическое изучение водных организмов является прямой и важнейшей задачей общей гидробиологии в ходе ее исторического развития».

Ихтиология, обособившаяся в самостоятельную науку из зоологии и гидробиологии, перестает быть только анатомической и систематической дисциплиной. Экологическое направление в ней все более успешно развивается, давая много материала для экологической физиологии.

Такие науки, как рыбоводство и рыболовство также дают много материала для экологической физиологии рыб, постоянно стимулируя ее развитие. Практика рыбоводства и рыболовства ставит большие и сложные вопросы перед экологической физиологией рыб, на которые еще нет даже приблизительного ответа (пищевые и нерестовые миграции, отсутствие размножения в новых условиях, приспособления и акклиматизация проходных рыб, физиологическая основа стайного поведения, реакция рыб на орудия лова и многие др.). Экологическая физиология рыб призвана решать и другие проблемы народнохозяйственного значения.

Бурное развитие индустрии и ввод в строй новых видов производств, кардинальным образом меняющих условия жизни рыб в водоеме, ставят перед рядом наук, в том числе и перед экологической физиологией рыб, большие и сложные задачи об увеличении количества добываемой рыбы. Решение этих задач идет не только по линии усовершенствования техники лова и освоения новых бассейнов, но и по линии реконструкции ихтиофауны наших внутренних водоемов. Вопросы рыборазведения и акклиматизации ценных промысловых рыб приобретают все большее значение.

Загрязнение водоемов сточными водами промышленности сильно изменяет среду обитания рыб. В таких случаях рыбы приходят в контакт с новыми компонентами среды, которые или чужды природе рыб, или если они и не чужды, то находятся в чрезмерно больших концентрациях. В результате этого в организме рыбы происходят изменения, сильно уклоняющиеся от нормы, что в большинстве случаев приводит к глубоким изменениям: уход рыбы с привычных мест обитания, снижение темпа роста и уменьшение плодовитости, отказ от размножения и постепенное вымирание. По этим вопросам экологическая физиология контактирует с водной токсикологией — наукой о токсичности водной среды обитания.

Как теоретические, так и практические науки оказывают значительное влияние на развитие экологической физиологии рыб. Успехи, достигнутые в смежных науках, являются часто стимулом для развития экологической физиологии, а запросы практики ставят обычно большие и

сложные задачи, решение которых приносит пользу не только практике, но и теории.

Экологическая физиология рыб принимает участие в решении целого ряда практических вопросов. Так например, по линии рыболовства — вопросы миграций, поведение стай, отношение к орудиям лова; по линии рыбоводства — повышение продуктивности выращиваемых рыб, повышение плодовитости и ускорение полового созревания, рост и развитие молоди, повышение зимостойкости и другие вопросы; аквариумное рыбоводство. В последнее время большое значение приобретает вопрос о перевозке живой рыбы на дальние расстояния, а также вопросы акклиматизации и реконструкции ихтиофауны.

Многие задачи рыбоводства, рыболовства, водной токсикологии не могут быть удовлетворительно разрешены без серьезного знания экологической физиологии рыб.

Глава I

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ТЕЛА РЫБ

Каждый организм в процессе своего роста и развития черпает извне целый ряд веществ разного химического состава.

Организм рыб создается из веществ, находящихся в пище (если понимать пищу в широком смысле слова). Современной химией известны 102 элемента, из которых построен органический и неорганический мир. Большинство из них входит в разных количествах в состав тела рыбы. По мере углубления наших знаний о живом и совершенствования аналитических методов изучения химического состава организмов число открываемых элементов, входящих в состав тела рыбы, увеличивается. Это происходит преимущественно за счет редких элементов. По-видимому, почти все элементы химической таблицы Д. И. Менделеева в том или ином количестве входят в состав организмов, и это является прекрасным доказательством единства живой и неживой природы. Можно легко заметить, что некоторые элементы составляют главную массу тела рыбы, а другие содержатся в нем только в малых количествах или даже в виде следов.

По терминологии школы В. И. Вернадского, химические элементы можно разделить на три большие группы по их количеству в теле: макро-, микро- и ультрамикроэлементы. Макроэлементы составляют главную массу тела рыбы — около 99%. Ультраэлементы, хотя и содержатся в организмах, однако концентрация их ничтожна, а физиологическая и биохимическая роль не ясна.

К макроэлементам относятся: O, H, C, N, S, P, Ca, Na, Cl, K, Mg; к микроэлементам — Mn, Cu, Co, Ni, Zn, J, Fe, Mo и др. Они содержатся в организме в концентрациях от 10^{-3} до 10^{-12} %.

Материальный субстрат живого — белки, жиры и углеводы — состоит в основном из C, O, H, N, S, P. Химические элементы, составляющие наибольшую массу тела, легко образуют в биосфере легкоподвижные соединения (воду, угольную кислоту, аммиак, сероводород). Если к этому еще добавить вещества, легкорастворимые в воде и благодаря этому становящиеся подвижными, то получим группу элементов, составляющих главную массу живого. Неподвижные элементы (те, которые не дают газов и почти нерастворимы в воде) находятся в рыбах в малых или в ничтожных количествах, хотя в земной коре они широко распространены (Al, Si, Ti).

В. И. Вернадский неоднократно указывал на то, что среда и организм связаны между собой общей историей химических элементов.

Химические элементы среды тем или иным путем попадают в орга-

Таблица 1

Элементарный состав морской и пресной воды (в весовых процентах)*

Элемент	Морская вода	Пресная вода	Элемент	Морская вода	Пресная вода
O	85,82	88,8	Cr	—	$1 \cdot 10^{-7}$
H	10,72	11,1	Se	$4 \cdot 10^{-7}$	—
Cl	1,89	$2 \cdot 10^{-4} - 1,7 \cdot 10^{-2}$	Ni	$3 \cdot 10^{-7}$	$3,4 \cdot 10^{-7}$
Na	1,06	Вместе с К $2 \cdot 10^{-4} - 3 \cdot 10^{-2}$	Sn	$3 \cdot 10^{-7}$	—
Mg	0,14	$1 \cdot 10^{-5} - 2 \cdot 10^{-3}$	Cs	$2 \cdot 10^{-7}$	—
S	0,09	—	U	$2 \cdot 10^{-7}$	$2 \cdot 10^{-9}$
Ca	0,04	$3 \cdot 10^{-4} - 1 \cdot 10^{-2}$	Co	$1 \cdot 10^{-7}$	$2 \cdot 10^{-6} - 2 \cdot 10^{-7}$
K	0,038	Вместе с Na $2 \cdot 10^{-4} - 3 \cdot 10^{-2}$	Mo	$1 \cdot 11^{-7}$	—
Br	$7 \cdot 10^{-3}$	$1,6 \cdot 10^{-6}; 1 \cdot 10^{-7} - 2 \cdot 10^{-5}$	Ti	$1 \cdot 10^{-7}$	$1 \cdot 10^{-7} - 1 \cdot 10^{-6}$
C	$2 \cdot 10^{-3}$	$1 \cdot 10^{-3} - 1 \cdot 10^{-2}$	Ge	$1 \cdot 10^{-7}$	—
Sr	$1 \cdot 10^{-3}$	$1 \cdot 10^{-5}$	V	$5 \cdot 10^{-8}$	—
B	$5 \cdot 10^{-4}$	$3,2 \cdot 10^{-6} - 2 \cdot 10^{-4}$	Ga	$5 \cdot 10^{-8}$	—
F	$1 \cdot 10^{-4}$	$5 \cdot 10^{-6} - 4 \cdot 10^{-6}$	Th	$4 \cdot 10^{-8}$	—
Si	$5 \cdot 10^{-5}$	$1 \cdot 10^{-4} - 1 \cdot 10^{-3}$	Y	$3 \cdot 10^{-8}$	—
Rb	$2 \cdot 10^{-5}$	$1,6 \cdot 10^{-7}$	La	$3 \cdot 10^{-8}$	—
Li	$1,5 \cdot 10^{-5}$	—	Ce	$3 \cdot 10^{-8}$	—
N	$1 \cdot 10^{-5}$	$1 \cdot 10^{-5} - 2 \cdot 10^{-5}$	Bi	$2 \cdot 10^{-8}$	—
As	$1 \cdot 10^{-6}$	—	Sc	$4 \cdot 10^{-9}$	—
J	$5 \cdot 10^{-6}$	$3 \cdot 10^{-7}; 9 \cdot 10^{-7}$	Hg	$3 \cdot 10^{-9}$	$1 \cdot 10^{-9}$
P	$5 \cdot 10^{-6}$	$1 \cdot 10^{-7} - 1 \cdot 10^{-6}$	Ag	$n \cdot 10^{-9}$	—
Zn	$5 \cdot 10^{-6}$	$3 \cdot 10^{-6} - 8 \cdot 10^{-4}$	Au	$4 \cdot 10^{-10}$	$6 \cdot 10^{-10} - 1 \cdot 10^{-8}$
Ba	$5 \cdot 10^{-6}$	—	Ra	$1 \cdot 10^{-14}$	$1 \cdot 10^{-13}$
Fe	$5 \cdot 10^{-6}$	$1 \cdot 10^{-7} - 2 \cdot 10^{-6}$			
Cu	$2 \cdot 10^{-6}$	$1,6 \cdot 10^{-4} - 2 \cdot 10^{-7}$			
Al	$1 \cdot 10^{-6}$	$1 \cdot 10^{-3} - 1 \cdot 10^{-4}$			
Pb	$5 \cdot 10^{-7}$	$5 \cdot 10^{-7}$			
Mn	$4 \cdot 10^{-7}$	—			

* Морская вода, по А. П. Виноградову; пресная вода, по Т. Ф. Боровик-Романовой, А. П. Виноградову, В. И. Вернадскому, Д. П. Малюге, К. К. Вотинцеву, М. И. Каргеру и А. В. Чапыжникову, Л. С. Селиванову, Н. В. Коновалову, О. А. Алекину.

низм рыбы и в зависимости от концентрации подвижной формы и избирательности организма накапливаются в нем в определенных количествах.

В зависимости от своей доступности (подвижности) и от избирательности организма рыбы элемент может концентрироваться в организме или постоянно выбрасываться во внешнюю среду. Например, такие элементы, как С, N, P, J, концентрируются в организме в больших количествах, а в земной коре и воде их мало. Напротив, Na, Cl, Mg содержатся в морской воде в значительных количествах, а в организмах, живущих в море, — в меньших.

Анализ показывает, что в морской воде содержится больше половины всех химических элементов**, известных современной химии. По мере совершенствования аналитической методики в морской воде обнаруживают все новые и новые элементы.

В табл. 1 приводятся данные по анализу морской и пресной воды. Надо заметить, что химический состав морской воды меняется в меньшей степени, чем пресной (последнее зависит от места расположения водоема).

** Не считая синтезируемых изотопов.

Разделение на макро-и микроэлементы носит чисто количественный характер. Физиологи и биохимики давно ведут исследования по определению биоэлементов. Биоэлементами считают те элементы, которые являются неперменной составной частью организма и играют в нем специфическую биологическую роль. Для нормальной жизнедеятельности разных организмов нужны разные элементы. Поэтому у организмов, особенно далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении, набор биоэлементов будет несколько отличаться. В этом основная трудность, порождающая противоречивость в определении количества биоэлементов.

Одни из этих элементов (С, О, Н, N, P, S, Na, K, Ca, Mg, Mn, Cl, J, Fe, Cu, Zn) единодушно причисляются всеми учеными к группе биоэлементов, в отношении других (Co, Si, Al, Br, F, V) — такого единства нет.

Наборы биоэлементов в организмах различных систематических групп могут несколько различаться (главным образом за счет микроэлементов).

В периодической системе Менделеева биоэлементы занимают первые 30 клеток (по порядковым номерам элементов), располагаясь в первых 4 периодах системы, и только один йод из 5-го периода занимает 53-е место. Весьма интересно, что элементы нулевой группы совсем не входят в состав организмов, а элементы III группы встречаются в них в малых количествах, к тому же биологическое значение их еще не вполне выяснено. Даже такие элементы из III группы, находящиеся в первых 30 клетках периодической системы, как В (5-е место) и Al (13-е место), многие исследователи не признают за биоэлементы.

Биоэлементы из II и III групп (Na, K, Mg, Ca, и H) играют большую роль в создании внутренней среды организма (осмотическое давление, рН, соотношение ионов и др.), а Cu и Zn входят в химический состав белковых тел, образуя высокоактивные вещества, имеющие большое биологическое значение, (кровообразование, процессы тканевого дыхания — Cu входит в состав ряда оксидаз; Zn — в угольную ангидразу; Cu и Zn являются катализаторами окислительно-восстановительных процессов).

Из IV группы только один С является бесспорным и очень важным биоэлементом. Из V и VI групп в организме имеются наиболее важные биоэлементы — N, P, O, S, которые входят в химический состав белковой молекулы.

Биоэлементы из VII группы участвуют в создании внутренней среды организма (Cl) и в образовании сложных веществ с большой биохимической активностью (Mn, J).

Из VIII группы только Fe является бесспорным биоэлементом, входящим в дыхательный пигмент — гемоглобин, что касается Co и Ni, то их роль для жизни рыб не совсем еще выяснена, хотя известно, что Co входит в состав витамина В₁₂.

На рис. 1 показано распределение биоэлементов и прочих элементов, находящихся в организме, в периодической системе Менделеева.

Элементы из 5—7-го периодов менделеевской системы (за исключением J), хотя и встречаются в организмах, но не являются такими биологически важными элементами, как большинство элементов из 1—4-го периодов.

Отмечается следующая закономерность: с увеличением атомного веса элементов в каждой группе увеличивается и их токсичность для организма, а в связи с этим уменьшается их концентрация в нем. Надо заметить, что в отношении некоторых редких элементов, находящихся в организмах в очень малых концентрациях, уже известна их биохимическая роль как активаторов роста, размножения и др. Имеются указания на-

ПЕРИОДИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ЭЛЕМЕНТОВ Д. И. МЕНДЕЛЕЕВА

		Г Р У П П Ы										Э Л Е М Е Н Т О В																			
		I		II		III		IV		V		VI		VII		VIII		O													
1	I	He 4,003 ГЕЛИЙ																	Ne 20,183 НЕОН												
2	II	Li 6,941 ЛИТИЙ	Be 9,012 БЕРИЛИЙ																	Ar 39,944 АРГОН											
3	III	Na 22,990 НАТРИЙ	Mg 24,312 МАГНЕЗИЙ	Al 26,981 АЛЮМИНИЙ	Si 28,086 КРЕМНИЙ	P 30,974 ФОСФОР	S 32,066 СЕРА	Cl 35,453 ХЛОРОД																							
4	IV	K 39,102 КАЛИЙ	Ca 40,078 КАЛЬЦИЙ	Sc 44,956 СКАНДИЙ	Ti 47,88 ТИТАН	V 50,942 ВАНАДИЙ	Cr 51,996 ХРОМ	Mn 54,938 МАРГАНЕЦ	Fe 55,847 ЖЕЛЕЗО	Co 58,933 КОБАЛЬТ	Ni 58,71 НИКЕЛЬ																				
5	V	Cu 63,546 МЕДИ	Zn 65,38 ЦИНК	Ga 69,723 ГАЛЛИЙ	Ge 72,63 ГЕРМАНИЙ	As 74,921 АРСЕН	Se 78,96 СЕЛЕН	Br 79,904 БРОМ																							
6	VI	Rb 85,468 РУБИДИЙ	Sr 87,62 СТРОНЦИЙ	Y 88,906 ИТРИЙ	Zr 91,224 ЦИРКОНИЙ	Nb 92,906 НИОБИЙ	Mo 95,94 МОЛИБДЕН	Tc 98 ТЕХНЕЦИЙ	Ru 101,1 РУТЕЦИЙ	Rh 101,07 РОДИЙ	Pd 106,42 ПАЛЛАДИЙ																				
7	VII	Ag 107,868 СЕРЕБРО	Cd 112,411 КАДМИЙ	In 114,818 ИНДИЙ	Sn 118,710 ОЛОВО	Sb 121,757 СВЯТОСЛАВ	Te 127,6 ТЕЛУРИЙ																								
8	VIII	Cs 132,905 ЦЕЗИЙ	Ba 137,327 БАРИЙ	La 138,905 ЛАНТАНЫ	Hf 178,49 ГАФНИЙ	Ta 180,948 ТАНТАЛ	W 183,84 ВОЛЬФРАМ	Re 186,207 РЕЙНИЙ																							
9	IX	Au 196,967 ЗОЛОТО	Hg 200,59 РУТУТИЙ	Tl 204,387 ТАЛЛУРИЙ	Pb 207,2 СВИЦЕЦ	Bi 208,980 ВИСМУТ	Po [209] ПОЛОНИЙ	At [210] АСТАТИЙ																							
10	X	Fr [223] ФРАНЦИЙ	Ra [226] РАДИЙ	Ac [227] АКТИНИЙ	(U)																										
* ЛАНТАНИДЫ		58 Ce 140,32 ЦЕРИЙ	59 Pr 140,907 ПРАЗЕОДИЙ	60 Nd 144,242 НЕОДИМ	61 Pm [147] ПРОМЕТИЙ	62 Sm 150,358 САМАРИЙ	63 Eu 151,964 ЕВРОПИЙ	64 Gd 157,25 ГАДОЛИНИЙ	65 Tb 158,925 ТЕРБИЙ	66 Dy 162,50 ДИСПРОЗИЙ	67 Ho 164,930 ГОЛЬМИЙ	68 Er 167,259 ЭРБИЙ	69 Yb 173,054 ИТТЕРБИЙ	70 Lu 174,967 ЛУТЕЦИЙ																	
** АКТИНИДЫ		88 Ra [226] РАДИЙ	89 Fr [227] ФРАНЦИЙ	90 Th [232] ТОРИЙ	91 Pa [231] ПРОТАКТИНИЙ	92 U 238,0289 УРАН	93 Np [237] НЕПОЛУЧИЙ	94 Pu [244] ПУТОРИЙ	95 Am [243] АМЕРИЦИЙ	96 Cm [247] КЮРИЙ	97 Bk [249] БЕРКЛИЙ	98 Cf [251] КАЛИФОРНИЙ	99 Es [252] ЭЙЗЕНСТАДТОВ	100 Fm [259] ФЕРМИЙ	101 Md [258] МЕНДЕЛЕВИЙ																

Рис. 1. Распределение биоэлементов в периодической системе Д. И. Менделеева. Обозначено: клетка — биоэлементы; тонкая — элементы, обладающие выраженной биологической активностью; штрих — элементы, обнаруженные в организмах; белая — элементы, не найденные в организмах.

то, что даже Ra необходим в ничтожных концентрациях ($10^{-14}\%$) для нормального роста и развития.

Надо полагать, что современный список биоэлементов будет дополняться и дифференцироваться по мере расширения и углубления наших знаний в этой области.

Замечено, что количество микроэлементов в теле рыб изменяется по сезонам. Однако остается еще неясным, стоит ли это изменение в какой-то связи с сезонной изменчивостью функций рыб, разной поглотительной способностью тканей или это просто отражение различий в питании в разные сезоны года.

При рассмотрении химического состава рыб приходится иметь в виду, что наши знания по этому вопросу очень ограничены. А. П. Виноградов (1953) указывал, что примерно из 20 000 известных видов рыб проанализировано около 400 и то с малой точностью. Многие анализы проведены с коммерческой целью (как пищевого продукта), анализировались преимущественно морские рыбы. Причем проводился анализ не всей рыбы, а главным образом мышц; не живой рыбы, а пролежавшей некоторое время; не на многих экземплярах, а на одном-трех; применялись разные методы анализа. Все это затрудняет трактовку химических анализов, поскольку они не всегда отражают химическую характеристику вида.

Кроме этого, химический состав рыб изменяется от места обитания (разная среда, разный состав пищи), от сезона, пола и возраста.

Вода *

В количественном отношении вода занимает первое место в составе веществ. Содержание воды в теле рыб показано в табл. 2. Как видно из таблицы, количество воды в теле рыбы велико. По Н. Я. Клейменову, промысловые рыбы содержат воды в среднем 70—80%. Этот факт указывает на то громадное значение, какое имеет вода в жизни рыбы.

Вода в теле рыбы необходима как среда, в которой протекают разнообразнейшие физико-химические и физиологические процессы, а также как вещество, участвующее во многих химических и физико-химических реакциях.

В различных клетках и тканях количество воды разное. Так например, жировая ткань содержит мало воды, костная несколько больше, еще больше мышечная ткань и особенно много воды в слизи и плазме крови (Кизеветтер, 1942; Клейменов 1952 и др.). В молодом организме рыбы воды больше, чем во взрослом.

Для нормального течения биохимических процессов, для нормальной жизнедеятельности клеток и тканей необходимо определенное количество воды. При его уменьшении в клетках нарушаются физико-химическое состояние белков протоплазмы, специфический для данной клетки порядок биохимических процессов, а следовательно, и нормальные функции организма.

Количество воды в теле рыб разных систематических групп колеблется в широких пределах как в рамках всего класса рыб, так и каждого семейства.

Как видно из табл. 2, нет простой зависимости содержания воды в теле рыб от ее систематического положения или от ее образа жизни. Од-

* Ввиду особой физиологической важности воды мы рассмотрим ее отдельно от остальных минеральных веществ.

Таблица 2

Содержание воды в теле рыб в процентах к весу половозрелой рыбы
(по Ф. С. Касаткину, Д. С. Елисееву и П. И. Куликову)

Название систематических групп рыб; в скобках—число видов	Среднее количество воды для группы	Размах колебаний
Миноговые (6)	59,1	52,0—71,0
Настоящие лососи—Salmo (11)	63,6	56,0—74,4
Сельдевые (11)	69,7	58,5—77,4
Осетровые (10)	71,3	60,2—77,8
Карповые (6)	72,9	67,1—78,7
Сомовые (4)	72,0	65,1—77,2
Тихоокеанские лососи (10)	69,6	66,5—72,5
Сиги (6)	72,6	58,8—76,7
Акуловые (6)	70,0	66,3—78,1
Тресковые (4)	80,6	79,0—81,2
Щука (1)	80,0	—
Судак (1)	75,6	—
Окунь речной (1)	79,9	—
Окунь морской (1)	79,2	—
Хамса азовская (1)	65,3	—
Снеток (1)	80,0	—
Корюшка (1)	78,9	—

нако, как правило, в организме пресноводных рыб содержится воды больше, чем в организме морских рыб того же семейства.

Отмечается определенная связь между количеством жира и воды, содержащимися в теле рыбы. У рыб с большим содержанием жира воды в тканях меньше и наоборот. Например, в теле камчатской (жупановской) сельди, у которой в мышцах много жира, содержится 48% воды, а в теле менее жирной трески — 85% (Клейменов, 1952).

Вода — наиболее подвижное вещество, следовательно, ее количество в теле рыбы изменяется наиболее легко. Организм рыбы быстро реагирует на приход и расход воды и поддерживает количество ее в определенных границах (водный обмен). Наряду с этим объемом воды в теле рыб значительно колеблется в связи с функциональными изменениями, связанными с приспособлением к новой обстановке.

Изменение количества воды в пределах 3—7% от общего веса всей рыбы происходит довольно быстро (5—15 часов) и наблюдается часто. Большие изменения в количестве воды связаны с глубокими физиологическими перестройками в организме рыбы в периоды зимовок, нерестовых миграций, длительного голодания, изменения внешней среды (например, ее солености). Приспособление рыбы к новой обстановке связано в первую очередь с изменением ее водного обмена.

В организме рыбы вода содержится не только в форме моногидроля $(H_2O)_1$, но и в форме дигидроля $(H_2O)_2$; тригидроля $(H_2O)_3$ и полигидролей $(H_2O)_n$.

В последние годы выяснилось, что вода может быть образована из тяжелых атомов водорода и кислорода, и тогда ее молекулярный вес становится равным не 18, а 19, 20, 21, 22.

Сколько таких тяжелых молекул воды имеется в организме рыбы и какую роль они играют, пока остается загадкой. Надо полагать, что тяжелая вода концентрируется в глубоководных рыбах в больших количествах, чем в рыбах, живущих на малых глубинах, и оказывает влияние

на ход биохимических процессов. Сложность строения воды, вероятно, играет значительную роль в жизненных процессах рыбы.

Многие белки тела связывают воду в больших количествах. Такая коллоидно связанная вода похожа на полимерную воду, находящуюся в виде льда-VI. Коллоидно связанная вода очень прочно удерживается живой тканью и отдается или при отмирании ее, или в присутствии очень сильных гидрофильных веществ (например, ионов солей). В таком случае вода из формы лед-VI переходит в жидкую форму.

Вода — сильный растворитель многих веществ, благодаря этому она является весьма важным веществом, обеспечивающим нормальное течение биохимических реакций.

Постоянное регулирование количества воды в организме (поступление и отдача) есть водный обмен. Он сильно отличается у морских и пресноводных рыб (см. раздел осморегуляции).

Минеральные вещества

Минеральные вещества (зольные) содержатся в организме рыбы в различных соотношениях. Они поступают из внешней среды с пищей и путем осмоса накапливаются в теле рыбы. Поэтому химический состав зольных веществ в теле рыбы будет определяться как внешней средой (морская или пресная вода), так и специфическими особенностями рыбы, ее систематическим положением и избирательными способностями организма.

Можно предполагать, что почти все известные нам химические элементы мертвой природы содержатся в теле рыб. Однако одни элементы содержатся в нем в таких количествах, что определить их обычными аналитическими методами не представляет затруднений, другие же, напротив, содержатся в таких ничтожнейших количествах, что для открытия их требуются специальные высокочувствительные методы (например, спектрографические). Однако физиологическая роль элементов, содержащихся в организме рыбы в ничтожнейших концентрациях, может быть очень велика. По мере углубления наших знаний в этой области появляются все новые и новые факты, которые показывают, что некоторые микроэлементы физиологически активны и играют важную роль в жизненных процессах. Установлена связь между микроэлементами (Co, Zn, Mn, J), витаминами и гормонами.

Общее количество минеральных веществ в теле рыб достигает 3%, причем наибольшее количество содержится в костях. А. П. Виноградов (1944) указывает, что в мышцах морских рыб минеральных веществ содержится 1—1,5% (на сырое вещество), у щуковых и осетровых — больше 2%.

По нашим определениям, количество зольных веществ у осетровых, выращенных в прудах, достигает 3—4% и изменяется с возрастом и по сезонам, а также в связи с голодовкой. Количество зольных веществ в разных частях тела рыбы разное (табл. 3). С увеличением возраста рыбы количество зольных веществ в ее теле возрастает.

Главную массу зольных веществ составляют K, Na, Ca, Mg, P, Cl, S (табл. 4).

Морские и пресноводные рыбы отличаются по своему химическому составу. В теле морских рыб больше кальция и фосфора, чем в теле пресноводных.

Содержание P, S, Cl в мясе морских рыб приводится в табл. 5.

Содержание фосфора в мышцах некоторых рыб Волго-Каспийского района колеблется в значительных пределах (табл. 6).

Таблица 3

Количество зольных веществ в процентах к весу рыбы в разных частях тела осетровых рыб, выращенных в прудах (наши данные)

Виды рыб	Возраст	Голова	Туловище	Внутренние органы
Осетр	5 мес.	1,2	1,6	0,3
Осетр	3 года 3 мес.	3,2	3,2	0,4
Стерлядь	около 8 лет	4,8	2,2	—
Гибрид (♀ осетр × ♂ стерлядь)	3 года 3 мес.	4,0	2,3	0,4

Таблица 4

Состав золы (в процентах) в мясе* пресноводных и морских рыб (по И. В. Кизеветтеру)

Виды рыб	% золы на сухое вещество	K ₂ O	Na ₂ O	CaO	MgO	P ₂ O ₅	Cl	SO ₃
Лосось	3,22	24,40	13,66	8,60	9,49	20,32	21,44	—
Сельдь	1,35	12,40	18,02	3,47	4,92	37,89	24,08	1,08
Щука	6,13	23,92	20,45	7,38	3,81	38,16	4,74	2,50
Угорь	4,34	0,18	9,48	45,83	—	43,18	0,17	—

* Здесь и в дальнейшем в значении туловища без внутренностей.

Таблица 5

Содержание фосфора, серы и хлора в мясе рыб в процентах на сухое вещество (по И. В. Кизеветтеру)

Виды рыб	P ₂ O ₅	SO ₃	Cl	Вес золы в г
Камбала	2,70	3,10	—	8,63
Палтус	2,11	2,11	—	5,53
Сельдь	1,77	1,77	—	4,83
Скумбрия	1,60	1,42	0,86	4,11
Лосось	2,65	1,52	0,80	4,94
Шед	1,76	1,78	0,74	4,58

Таблица 6

Содержание фосфора в мышцах рыб в процентах к сырому веществу (по И. Я. Клейменову)

Виды рыб	P ₂ O ₅	Виды рыб	P ₂ O ₅
Судак	1,55	Вобла	0,59
Килька	1,11	Сазан	0,50
Сельдь	0,76	Сом	0,53
Лещ	0,65	Севрюга	0,47

Что касается таких элементов, как Na, K, Ca, Mg, Cl, то они не только входят в состав многих соединений, но и создают ту солевую среду внутри организма рыбы, которая обеспечивает элементарные условия для течения физиологических и биохимических процессов. Достаточно сказать, что в солевой комплекс крови и полостной жидкости входят все вышеназванные пять элементов.

Организм рыбы концентрирует некоторые элементы из окружающей его среды в огромных количествах. Например, нами определено, что радиоактивные вещества P, S, Sr, U, Th накапливаются в теле рыбы в 100—40 000 раз больше, чем в воде.

В теле рыбы имеется еще ряд элементов (Fe, Cu, Zn, J и другие), которые хотя и содержатся в нем в меньших количествах, чем O, C, H, N, S, P, K, Na, Ca, Mg, Cl, но имеют чрезвычайно большое физиологическое значение. Соединяясь с белками, они дают металлопротеиды и металлоидпротеиды, которые играют важную роль в биохимических процессах.

Так, например, железо входит в состав гемоглобина. Если отнять железо от гемоглобина, то вместе с этим гемоглобин лишается способности связывать кислород. Роль железа в окислительных процессах организма чрезвычайно велика. Следует отметить, что железо играет также большую роль и в окислительно-восстановительных процессах неорганической природы, на что обращал особое внимание В. И. Вернадский.

Для образования гемоглобина нужно не только железо, но и медь.

Цинк входит в такие физиологически важные вещества, как угольная ангидраза и инсулин. Йод входит в тироксин — гормон щитовидной железы.

Накопление в теле рыб относительно редких металлов и металлоидов достигает значительных величин. Например, в тканях рыб накапливается (в процентах):

железа в количестве от	$n \cdot 10^{-3}$	до	$n \cdot 10^{-1}$
алюминия » »	$n \cdot 10^{-3}$	»	$n \cdot 10^{-1}$
марганца » »			10^{-4}
цинка (в молоках) в количестве от	$n \cdot 10^{-4}$	»	$n \cdot 10^{-3}$
мышьяка (морские рыбы) » »	$n \cdot 10^{-8}$	»	$n \cdot 10^{-6}$
меди (морские и пресноводные рыбы) в количестве от	$n \cdot 10^{-4}$	»	$n \cdot 10^{-3}$
йода в количестве от	$n \cdot 10^{-5}$	»	$n \cdot 10^{-4}$
брома (икра камбал) в количестве от	$2,2 \cdot 10^{-3}$		
фтора (чешуя рыб) » »	$5,9 \cdot 10^{-3}$		

Кроме этого, в плавательном пузыре мурены был найден аргон, в мышцах некоторых рыб — бор, в костях — барий.

Металлы и металлоиды, попадая в организм с пищей или путем осмоса, сперва связываются коллоидно, а затем входят в химические комплексы определенного состава.

Накопление минеральных веществ в организме происходит в виде электролитов, в виде связи с коллоидами и в органических молекулах.

Считается, что связь минеральных веществ с органическим субстратом осуществляется для калия преимущественно в форме альбуминатов, для кремния — в форме эфиров кремневой кислоты со спиртами, для кальция — в форме солей жирных кислот, для магния — в форме полипирольных комплексов, для фосфора — в форме эфиров фосфорной кислоты с оксиаминокислотами, сахарами или спиртами, для серы — в форме аминокислот, сульфогидрильных дериватов аминокислот и в форме эфиров серной кислоты с фенолом.

Наблюдается избирательность в накоплении минеральных веществ как в отношении различных рыб, так и отдельных клеток и органов ры-

бы. Морские рыбы концентрируют в своем теле В, F, Вг, Li, Sr больше, чем пресноводные рыбы (А. П. Виноградов).

В теле рыб содержатся также и редкие элементы. В табл. 7, 8, 9 приводятся данные о содержании некоторых элементов в теле рыб.

Таблица 7

Содержание меди, железа и марганца в мышцах рыб (в мг на 1 кг сырого веса) (по И. В. Кизеветтеру и И. Я. Клейменову)

Виды рыб	Cu	Fe	Mn
Треска	3,8	3,4	0,18
Угорь	1,7	5,1	0,27
Речная камбала	1,8	7,0	0,18
Пикша	2,3	4,8	0,15
Палтус	1,8	9,5	0,10
Сельдь морская	2,8	5,7	0,16
Морская щука	4,1	9,6	0,33
Макрель	2,6	8,7	0,16
Окунь	2,6	5,6	0,44
Щука (молодая)	2,8	6,8	0,18
Щука (взрослая)	1,6	4,5	0,16
Лосось	2,0	8,6	0,14
Корюшка	3,3	4,1	0,26
Луна-рыба	1,4	3,4	0,29
Форель озерная	3,1	7,2	0,31
Скат	—	1,0	—

Содержание меди колеблется в пределах 1,4—4,1 мг, железа — 1,0—9,5 мг и марганца — 0,10—0,44 мг на 1 кг сырого веса. В теле морских рыб содержится несколько больше меди и железа, а в теле пресноводных — несколько больше марганца.

Цинк, свинец, олово и мышьяк, по исследованиям Н. Иванова и других, в мясе пресноводных рыб накапливаются в следующих количествах (табл. 8).

Таблица 8

Содержание цинка, свинца, олова и мышьяка в мясе пресноводных рыб (в мг на 1 кг сырого веса)

Виды рыб	Zn	Pb	Sn	As
Сом	1,15	0,065	4,0	0,02
Лещ	2,5—4,5	0,01	6,15	0,30
Судак	5,0—5,5	0	0	0,005
Щука	2,6—3,3	0,024	0	0
Рыбец	3,0—4,0	—	—	—
Севрюга	3,5	0	0	0,06
Сазан	4,0—4,5	0	4,92	0
Чехонь	3,0—3,3	—	—	—
Бычок	2,0—2,2	—	—	—
Осетр	4,5—5,0	0	2,4	0,4
Сельдь	6,0—7,0	0,025	0	0,4
Шпрот	—	0,1—0,3	—	—
Сельдь	—	0,1—0,2	—	—

По данным Дж. Ноддок (1939, приводится по И. В. Кизеветтеру), в теле рыб содержатся тяжелые металлы в ничтожно малых количествах (табл. 9).

Таблица 9

Содержание тяжелых металлов в теле акулы (*Squalus acanthias*) и губана (*Ctenolabrus rupestris*) на миллион частей сухого вещества (по И. В. Кизеветтеру)

Виды рыб	Ti	W	Cr	Mo	Mn	Fe	Co	Ni	Cu	Ag	Au	Zn	Cd	Ge	Pb	As	Sb	Bi
Акула	7,0	1,6	—	0,5	43,0	330,0	3,8	30,0	53,0	11,0	0,01	140,0	3,0	2,2	0,4	12,0	0,2	0,05
Губан	0,7	1,8	0,2	0,2	3,5	460,0	0,1	0,3	18,0	—	—	155,0	—	0,4	0,2	6,0	0,2	0,025

Какую физиологическую роль в теле рыбы играют тяжелые металлы, сказать сейчас трудно. Может быть, некоторые из них попали в тело рыбы случайно с пищей и не имеют никакого физиологического значения. Но, по-видимому, многие из указанных металлов участвуют в биохимических процессах.

В табл. 10 приводятся данные Т. Ойя и К. Шимада (Oya and Shimada, 1930) о количестве алюминия в мышцах некоторых рыб.

Физиологическая роль алюминия не совсем ясна. Нет прямой связи между образом жизни рыбы и содержанием алюминия в ее мышцах. Также не наблюдается связи между систематическим положением рыб и содержанием алюминия. Необходимо собрать большой материал, чтобы сделать более определенный вывод о значении этого элемента в жизни рыб. Весьма интересно, что алюминий содержится в теле рыб в больших количествах, чем железо.

Нами совместно с Г. А. Предит были проведены сравнительные определения железа и алюминия в золе некоторых рыб (табл. 11).

В морской воде больше йода, чем в пресной. Морские рыбы содержат в своем теле больше йода, чем пресноводные. Содержание йода зависит от вида рыб, но больше определяется средой обитания, чем систематическим положением рыбы. Так, например, И. В. Кизеветтер (1942) указывает, что на миллиард частей мяса рыбы приходится следующее ко-

Таблица 10

Содержание алюминия в мышцах рыб (в мг на 1 кг сырого веса)

Виды рыб	Al
Сазан	7,4
Тунец	12,8
Морской судак	5,7
Камбала	16,9
Морской карась	2,4
Сардина	12,8
Акула	2,3

Таблица 11

Содержание железа и алюминия (в мг % на сухой вес туловища) в золе туловища рыб (наши данные)

Виды рыб	Возраст	Fe	Al
Осетр	15 мес.	31,2	227,3
Осетр	3 года 3 мес.	29,6	291,3
Стерлядь	около 8 лет	18,2	199,5
Гибрид (♀ осетр × ♂ стерлядь)	3 года 3 мес.	22,3	208,7
Язь	6 лет	8	143,5
Белый амур	1 год 9 мес.	21,5	243,0

Таблица 12

Содержание йода в теле рыб (частей йода на миллиард частей тела) (по И. Я. Клейменову)

Виды рыб	г
Горбуша	397
» (кожа)	1610
Скумбрия	530
» (кожа)	450
Треска (мышцы)	4890
» (кожа)	20500
Чавыча	139
» (кожа)	1800
» (печень)	1394
» (икра)	1113
Окунь (мышцы)	20
» (икра)	124
» (печень)	600

Если же взять весь класс рыб, то размах колебаний общего химического состава будет еще больше.

В основе физиологической и морфологической дифференциации лежит химическая дифференциация. Разные органы имеют разный химический состав. Для примера приведем данные О. Юдановой (1936) по химическому составу разных органов (или их частей) сибирского осетра из р. Оби (табл. 14).

Еще большее разнообразие в химическом составе наблюдается в отдельных клетках как в отношении качественного состава белков, жиров и минеральных веществ, так и в отношении их количества.

Поддержание специфического химического состава отдельных клеток, тканей, органов осуществляется через обмен веществ. Для этого необходим постоянный приток веществ, как минеральных, так и в виде сложных органических соединений.

Жир в теле рыб — вещество весьма лабильное не только в количественном, но и в качественном отношении.

Он является главным энергетическим источником и поэтому количество его сильно меняется с возрастом, в зависимости от сезона года, изменения в питании, а также в связи с голоданием, длительными передвижениями рыбы и т. п.

Жир откладывается в определенных местах тела рыбы, типичных для данного вида (рис. 2, 3).

Жировые прослойки реже всего наблюдаются в области головы и хвоста и чаще всего в мышцах и на внутренних органах. У тресковых

количество частей йода: у пресноводных рыб 2,5—120,0 (пресная вода 0,01—0,1); у морских рыб 120,0—1030 (морская вода 20—40).

Как пресноводные, так и морские рыбы аккумулируют йод из внешней среды в огромных количествах (табл. 12).

Различные органы рыбы аккумулируют разное количество йода. Много этого элемента аккумулирует кожа и печень; значительно меньше мышцы. Основная масса йода в теле рыб связана органическими соединениями.

Органические вещества

Общий химический состав мышц у рыб колеблется в значительных пределах. И. Я. Клейменов (1952), обобщая химические анализы по основным промысловым рыбам, приводит следующие данные (табл. 13).

Таблица 13
Общий химический состав основных промысловых рыб (по И. Я. Клейменову)

Составные вещества мышц	Содержание в %	
	минимум	максимум
Влага	48,0	85,1
Протеины (белки)	10,3	24,4
Жиры	0,1	54,0
Минеральные вещества	0,5	5,6

Таблица 14

Химический состав разных частей тела (в %) у сибирского осетра

Части тела и органы рыбы	Влага	Белки	Жиры	Минеральные вещества	Безазотистые экстрактивные вещества
Мышцы	56,43	13,73	29,01	0,83	—
Голова:					
мягкие части и хрящи	67,56	11,50	18,88	1,53	0,53
кости	54,82	18,23	13,99	13,06	1,42
Хрящи туловища	61,89	11,95	25,04	1,12	0,49
Половые продукты	18,00	2,60	79,10	0,30	—
Оболочки хорды					
хорда	86,28	11,98	0,77	0,97	—
Кожа и жучки	62,20	29,80	5,20	2,80	—
Печень	52,78	9,67	31,75	0,89	4,91
Желудок	81,55	15,44	1,75	0,87	0,39
Кишечник, пилорические придатки, брыжейка	78,15	14,35	5,74	1,41	0,45
Сердце	82,05	13,30	3,65	1,00	—
Почки	80,75	15,55	2,35	1,35	—
Плавники	71,10	15,80	10,00	3,10	—
Плавательный пузырь	53,82	44,88	0,93	0,37	—
Кровь	80,40	14,70	3,45	1,45	—
Желчь	90,00	7,80	0,60	1,60	—
Слизь	88,82	8,20	1,58	1,40	—

рыб много жира накапливается в печени и очень мало в мышцах. Жир рыб состоит преимущественно из триглицеридов жирных кислот, как непредельных (до 84%), так и предельных (около 16%).

По исследованиям Д. А. Ловерна (1953), качественный состав жира у морских рыб отличается от такового у пресноводных. Причем, при пе-

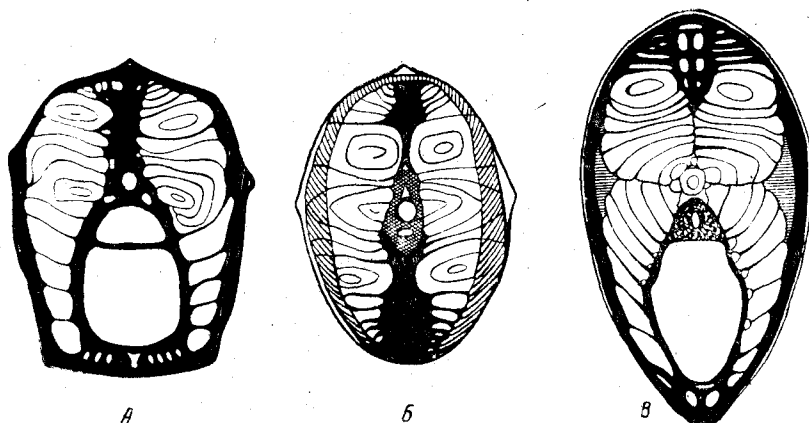


Рис. 2. Расположение жировых отложений (обозначено черной краской) в теле рыб:

А — в брюшной части осетровых рыб и Б — в хвостовой части; В — у сельди-бешенки (по И. С. Кизеветтеру)

переходе рыб из одной среды в другую происходит изменение жира. По-видимому, это связано с переменой качества пищи.

Так как жир рыб содержит много непредельных жирных кислот, то он легко подвергается гидролизу, легко усваивается человеческим организмом и легко окисляется кислородом воздуха (прогоркание жира).

В жире рыб находятся витамины А и Д — вещества, имеющие большое значение для развития и роста.

Белки рыб представлены главным образом альбуминами и глобулинами. В мышечной ткани на эти белки приходится около 85%. Сложные белки, как например нуклеопротеиды, содержатся в значительно мень-

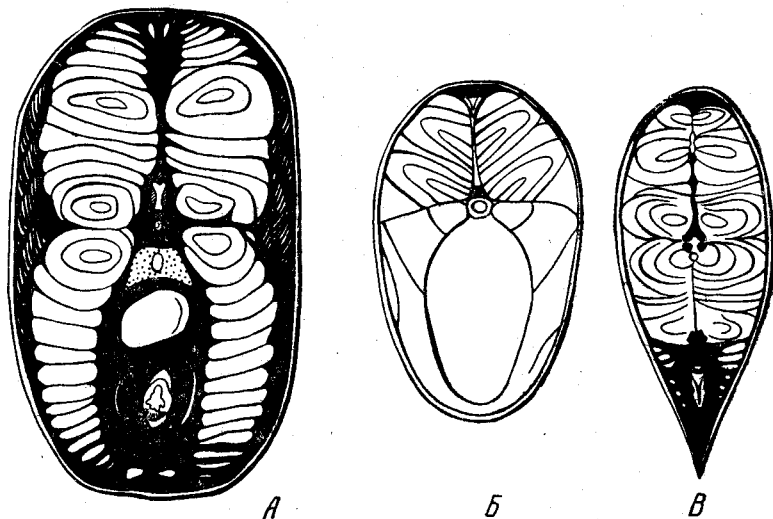


Рис. 3. Расположение жировых отложений:

А — у нельмы; Б — у сома в средней части тела и В — у сома в хвостовой части (жир обозначен черной краской) (по И. С. Кизеветтеру)

ших количествах. Около 15% белков входит в состав соединительной ткани (коллаген и др.).

В теле рыб имеются еще разные экстрактивные азотсодержащие вещества. Количество их в свежем мясе промысловых рыб достигает 19% (по азоту от общего азота). При обработке мяса рыб количество экстрактивного азота возрастает до 30—40% (Кизеветтер, 1942).

Аминокислотный состав белков мышц некоторых рыб приводится в табл. 15.

И. В. Кизеветтер, ссылаясь на Плимера, указывает, что чем выше стоит животное в эволюционном ряду, тем больше у него в белках гликола, аланина, лейцина и пролина.

Мы определили с помощью хроматографической методики в гидролизате из спинных мышц 2—3-летних осетров и карпов (зеркальный и чешуйчатый), выращенных в прудах, 14 аминокислот: лизин, аргинин, аспарагиновая кислота, серин, глютаминовая кислота, треонин, аланин, валин, фенилаланин, лейцин, изолейцин, пролин, тирозин, метионин и 6 аминокислот количественно не определены.

Количество некоторых аминокислот у пресноводных рыб дается в табл. 16.

Таблица 15

Аминокислоты белков мышц (в % к весу белков) (по И. В. Кизеветтеру)

Аминокислоты	Виды рыб						
	паргус	палтус	пелагида		треска	каarp	судак
			обычное мясо	белое мясо			
Глицин	следы	нет	0,00	0,00	0,00	2,0	—
Аланин	1,04	?	2,30	1,10	3,53	5,7	6,88
Валин	0,60	0,79	2,80	1,80	3,88	5,7	6,88
Валин, содержащий лей- цин	2,17	—	—	—	—	—	—
Лейцин	8,82	10,33	10,40	9,20	2,46	8,0	12,02
Пролин	1,22	3,17	3,10	3,00	1,68	10,5	—
Фенилаланин	4,72	3,04	4,10	1,60	2,31	3,9	4,95
Аспарагиновая кислота	1,66	2,73	3,30	3,20	0,61	0,9	7,05
Глутаминовая кислота	1,63	10,13	8,10	12,10	5,24	19,9	33,2
Серин	?	?	?	?	0,51	—	—
Тирозин	2,64	2,39	2,10	2,90	2,46	3,5	4,74
Аргинин	5,15	6,34	7,80	7,08	6,68	14,0	6,62
Гистидин	2,07	2,55	3,04	3,16	2,29	12,3	2,32
Лизин	6,28	7,45	7,41	6,78	8,35	11,3	7,69
Триптофан	+	+	+	+	+	2,23	1,94
Гуанин	—	—	0,09	0,12	—	0	—
Аденин	—	—	0,04	0,10	—	—	—
Ксантин	—	—	?	?	—	—	—
Гипоксантин	—	—	0,08	0,03	—	—	—
Цистин	—	—	—	—	—	—	1,49
Метионин	—	—	—	—	—	—	3,25

Таблица 16

Содержание аминокислот (в мг на 1 г сухого веса) в спинных мышцах рыб (наши данные)

Название аминокислот	Виды рыб						
	Окунь 40,3 г	Амур белый 195 г	Карп че- шуйчатый 396 г	Язь 399 г	Осетр 515 г	Стерлядь 569 г	
Аспарагиновая	48	43	27	24	34	22	
Глутаминовая	100	65	34	40	52	47	
Гликокол	74	66	23	30	35	31	
Лизин	87	64	36	52	43	51	
α -аланин	100	71	41	52	43	36	
Метионин	76	72	90	52	66	55	
Лейцин	109	96		35	66	55	
Общий азот α -амино- кислот по Цуверкалову	73,5	72,0	48,0	44,8	56,1	56,5	

Хищник (окунь) и подвижная рыба (амур) содержат названных аминокислот больше, чем другие рыбы.

В организме рыбы происходят разнообразнейшие синтезы. Однако рыбы не способны синтезировать в своем теле некоторые аминокислоты и должны получать их с пищей. По данным Дж. Ловерна, жир у рыб почти не синтезируется из углеводов и белков, а получается прямо из

жира пищи. Благодаря этому при обильном питании рыбы в ее организме жир пищи откладывается сперва в неизменном виде, а затем превращается в характерный для данной рыбы жир (о белках и жирах будет сказано подробнее в гл. VII).

По исследованиям японских химиков М. Мигита и Т. Ханаока (1937), гликоген образуется преимущественно в печени и накапливается в ней тем больше, чем больше масса самой печени. Содержание гликогена в мышцах рыб составляет (в процентах) у кеты 1,45; у сельди 1,29; у трески 1,22; у камбалы 0,96; у акулы 0,94 и у карпа 1,34.

Содержание гликогена в мышцах рыб сразу после удушья составляет всего 0,01 — 0,276% (Кизеветтер, 1942).

Глава II

КОЖНЫЙ ПОКРОВ

Рассмотрение разных функций рыб мы начинаем с рассмотрения функций, выполняемых кожным покровом. Кожа занимает пограничное положение между телом и внешней средой. Вследствие этого главным физиологическим назначением ее является защита тела от вредных влияний со стороны окружающей среды. Защитная функция кожи проявляется различно у разных рыб.

Кроме защитной функции, кожа выполняет также функцию выделения конечных продуктов обмена веществ и всасывания некоторых веществ извне (кислорода, угольной кислоты, аммиака, воды, солей и др.). Прохождение через кожу газообразных веществ имеет большое значение для дыхания рыбы, а прохождение солей и воды — для процесса осморегуляции.

В ходе эволюции позвоночных эти функции (дыхания, выделения и всасывания), достаточно хорошо выраженные у рыб, претерпели большие изменения, но не утратили своего значения. Кроме этого, в коже имеется целый ряд нервных окончаний, благодаря которым она может также выполнять и функцию органа чувств. Как видно, кожа является весьма важным органом, способным выполнять многие функции.

В этой главе мы рассмотрим кожу только как орган, выполняющий защитную функцию.

Эта функция кожи проявляется в ряде морфологических и физиологических приспособлений, которые можно разделить на следующие пять групп: 1) механическая защита, 2) образование слизи, 3) образование чешуи, 4) регенерация кожи, 5) пигментация кожи (окраска).

Механическая защита

Кожа рыбы образует плотный и прочный покров, хорошо защищающий лежащие под ней ткани и органы от механического внешнего воздействия, а также от потери нужных организму веществ и от проникновения в него болезнетворных начал (паразиты, ядовитые вещества).

В эмбриогенезе рыбы кожа образуется из двух эмбриональных зачатков: из эктодермы — наружный, эпителиальный слой; из мезенхимы (кожной пластинки) — соединительнотканная основа. Кожа рыбы так и подразделяется на две основные части: эпителиальную и соединительнотканную. Первая, наружная часть называется эпидермисом, вторая, сое-

динительнотканная — собственно кожей, или дермой, кутисом, кориумом. Кожа соединяется с лежащими под ней частями тела при помощи рыхлой соединительнотканной прослойки (подкожной соединительной ткани, или подкожной клетчатки). У многих рыб в подкожной клетчатке отлагается жир.

Прочность кожи обуславливает собственно кожа (дермальный слой), ее соединительная ткань, а функцию защиты от проникновения веществ из внешней среды несет эпидермис, т. е. эпителиальный слой.

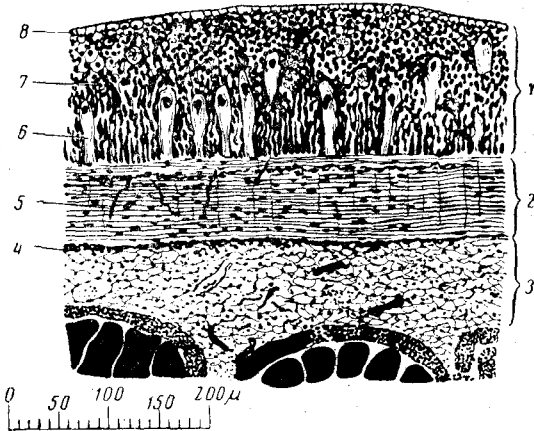


Рис. 4. Разрез через кожу миноги:
1 — эпидермис; 2 — кутис; 3 — подкожная клетчатка; 4 — пигментный слой; 5 — нервные волокна; 6 — колбовидные клетки; 7 — зернистые клетки; 8 — кутикула (по В. Вундеру)

Кориум состоит из нескольких слоев соединительной ткани, которые обозначаются отдельно друг от друга. У костистых рыб кориум трехслойный: верхний и нижний слои его имеют сходную структуру, а средний (внутренний) типично сетчатую.

Кожный эпидермис состоит из многослойного эпителия, отличающегося у разных рыб как по форме клеток и количеству слоев, так и по разнообразию железистых клеток. Расположение разных слоев кожи и особенности каждого слоя показаны на рис. 4.

Самый наружный слой эпителиальных клеток у рыб ороговеивает на внешней

стенке, но это ороговение никогда не бывает значительным и поэтому не препятствует работе железистых клеток эпидермиса. В отличие от вышестоящих наземных позвоночных, ороговеивший слой у рыб тесно связан с живым слоем клеток и не отмирает. Степень ороговения эпителиальных клеток изменяется в течение онтогенеза. Например, у некоторых карповых (каarp, усач, лещ и особенно *Leuciscus medingeri*) в период размножения ороговение эпителиального слоя на некоторых местах тела достигает значительной степени. После периода размножения ороговение наружного слоя эпидермиса пропадает. У других рыб во время размножения также наблюдается ороговение в некоторых местах эпидермального слоя. Как правило, усиление ороговения эпидермиса (например, появление так называемой жемчужной сыпи) наблюдается у самцов, а у самок оно выражено слабо.

Образование слизи и ее химический состав

Некоторые рыбы (угорь, стерлядь, сом, линь) выделяют через кожу значительное количество слизи, а другие рыбы (лососевые, окунь), наоборот, очень мало. Особенно много слизи могут выделять круглоротые (миксины и миноги). Среди всех позвоночных животных отделение слизи наиболее сильно выражено именно у рыб.

Как правило, рыбы с хорошо развитой чешуей выделяют мало слизи, а рыбы, способные выделять много слизи, или совсем не имеют чешуи, или же чешуя у них сильно редуцирована (некоторые сомы, линь, вьюн). Это явление, которое можно рассматривать как взаимоисключе-

ние функций,— по-видимому, выражение приспособления рыб к условиям обитания. Рыбы, живущие на твердых грунтах или среди твердых предметов, чаще всего имеют хорошо развитую чешую, а чешуя рыб, живущих на мягких грунтах, развита слабо, но они могут выделять значительное количество слизи. Есть промежуточная группа рыб, представители которой имеют и развитую чешую и способны выделять слизь.

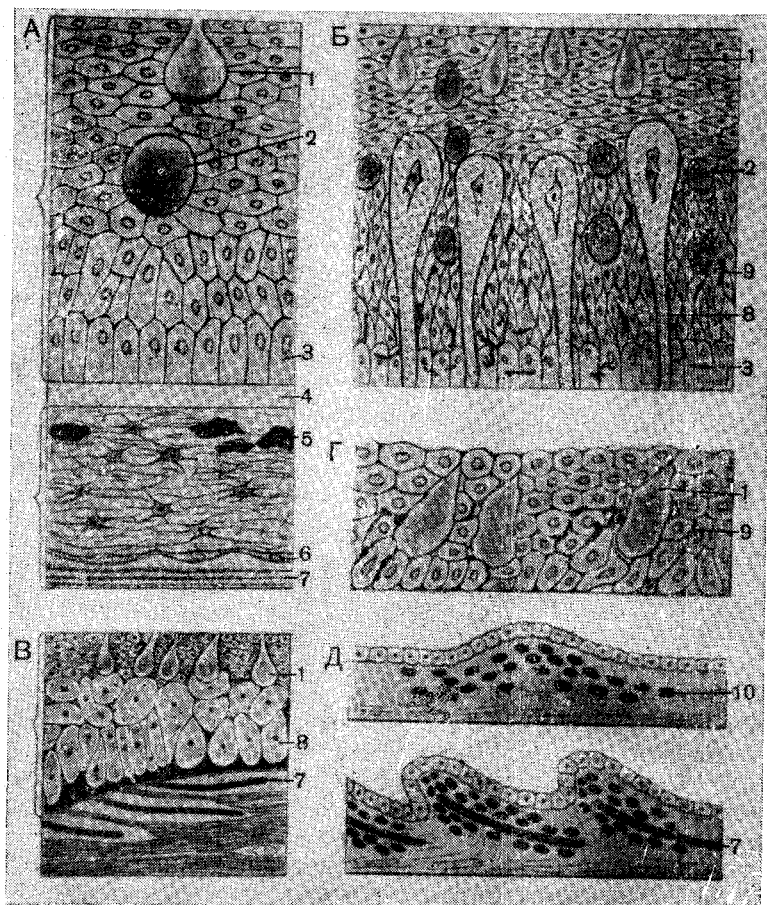


Рис. 5. Строение кожи и закладка чешуи у рыб:
 А — плотва; Б — усач; В — щиповка; Г — севрюга; Д — форель.
 1 — бокаловидные клетки; 2 — зернистые; 3 — базальные; 4 — пограничная мембрана; 5 — пигментные клетки; 6 — чешуеобразующие клетки; 7 — чешуйки; 8 — колбовидные клетки; 9 — лимфатические сосуды; 10 — склеробласты

Образование слизи происходит в специальных клетках (слизевые клетки), расположенных в эпидермисе. Различают три рода слизевых клеток: бокаловидные, зернистые и колбовидные. У рыб, выделяющих значительное количество слизи, имеются слизевые клетки всех трех родов, а у рыб, выделяющих мало слизи, имеются только бокаловидные или зернистые клетки. Наличие колбовидных клеток говорит о способности эпидермиса продуцировать большое количество слизи.

На рис. 5 изображено строение кожи ряда рыб и, в частности, плот-

вы, у которой имеются только бокаловидные и зернистые слизевые клетки (у данного вида хорошо развита чешуя).

Бокаловидные клетки располагаются в самом наружном слое кожи и могут выделять свой секрет непосредственно на ее поверхность. Несколько глубже располагаются зернистые клетки, внутри которых имеются крупные слизевые зерна ацидофильного характера, окрашивающиеся железным гематоксилином в интенсивно черный цвет. Часто малень-

кое ядро клетки совсем закрыто этими зернами (у миноги). Форма зернистых клеток варьирует от шарообразной до грушевидной.

Колбовидные клетки располагаются в самой нижней части эпидермиса; одним своим концом каждая клетка касается базальной пластинки. У взрослого угря колбовидные клетки достигают больших размеров и все клеточное пространство заполнено крупнозернистым секретом.

Шульц (1861, приводится по Wunder, 1936) с помощью поляризационного микроскопа установил двойное преломление секрета колбовидных клеток. У миксин в колбовидных клетках имеется слизевой секрет, лежащий в виде извитых нитей (рис. 6).

Маурер (Maurer, приводится по Biedermann, 1926 и 1928 гг.) высказал предположение, что колбовидные клетки

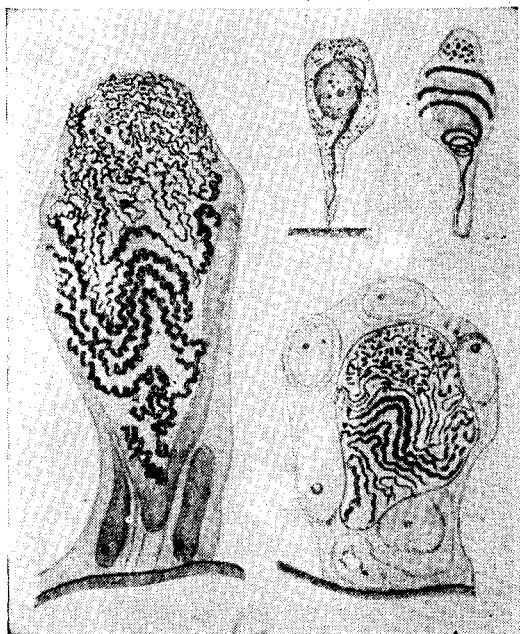


Рис. 6. Колбовидные клетки эпидермиса миксин. Содержимое клетки имеет вид нитей

помимо выделения слизи несут функцию защиты других клеток от механических влияний (смещений).

Секрет колбовидных клеток имеет беловатый цвет. О физиологическом значении слизи было высказано несколько мнений. Так, Шредер (Schröder, 1903) считал, что слизь уменьшает трение между водой и поверхностью тела рыбы. Она действует как смазка между трущимися частями. Этот автор обратил внимание и на то, что при добавлении малого количества слизи к мутной воде все взвешенные частицы коагулировались и осаждались, а вода становилась чистой, прозрачной. На основании этого им было высказано предположение, что рыбы, живущие в мутной воде, благодаря слизи образуют вокруг себя чистый слой воды и тем самым защищают жабры от засорения взвешенными частицами. Хотя эти взгляды излагаются в современной ихтиологической литературе, однако как в отношении правильности первого предположения, так и в отношении второго нет точно проверенных данных. Наоборот, имеются факты, опровергающие такие предположения. Так, хорошие пловцы (лососи, тунцы) выделяют немного слизи. Мало вероятно, чтобы рыба, находящаяся длительное время в текучей мутной воде, могла очищать вокруг себя воду от взвешенных частиц путем коагуляции их слизью. Мы считаем, что слизь играет действительно большую роль, но при химическом из-

физическом воздействии внешней среды на рыбу. Если в воде есть вещества, вредно действующие на рыбу, то она выделяет слизь, которая препятствует проникновению вредного вещества через кожу. Физиологическое значение такой реакции вполне понятно.

Менее ясна физиологическая роль выделившейся слизи в предсмертный период, когда рыба гибнет от удушья. Так, например, мы наблюдали, что стерлядь при наступлении асфиксии и после прекращения дыхательных движений выделяет большое количество слизи на жаберных листочках и на поверхности всей кожи. Слизь выделяется так много, что рыба становится белесоватой.

Слизь является поверхностно активным веществом, она сильно снижает поверхностное натяжение воды и обладает большой тягучестью. Слизь, выделившаяся в значительных количествах на поверхности кожи и жабр, препятствует проникновению в организм не только вредных веществ, но и кислорода, что ускоряет гибель рыбы от удушья.

Вьюны в опыте Н. С. Строганова и А. Т. Пожиткова (1941), потерявшие много слизи, легко поражаются сапролегнией и значительно хуже переносят влияние ионов меди, аммиака и сточных вод от производства искусственного шелка, чем вьюны, имеющие нормальные покровы и не терявшие слизи в значительном количестве.

Канн (Kann, 1927) указывал, что слизь защищает рыбу от проникновения в ее организм паразитов. Рыбы, лишенные слизи, легко поражаются паразитами. Например, на морском коньке иногда разрастаются диатомеи.

Дюваль (Duval, 1925) заметил, что угри, потерявшие много слизи, одновременно теряют способность к хорошей осморегуляции.

Тяжелые металлы — Cu, Zn, Pb, Cr — коагулируют слизь, благодаря чему на поверхности рыбы образуется тонкий слой осадка, плохо проницаемый для газов, воды и других веществ. Главной физиологической функцией слизи является: 1) защита от проникновения бактерий, грибов и паразитов в тело рыбы; 2) участие в свертывании крови в области поражения; 3) участие в осморегуляции путем ухудшения или улучшения проникновения воды, солей и других веществ; 4) участие в выделении веществ из организма наружу.

Слизь легко отделяется при механическом надавливании на кожу. При слабом надавливании выделяется лишь секрет бокаловидных и зернистых клеток, а сами клетки разрушаются. Секрет колбовидных клеток выделяется только после сильного механического воздействия на эпидермис.

Так как выделение слизи сопряжено с разрушением секреторных клеток, то большая потеря слизи вызывает болезненное состояние рыбы. На восстановление нормального количества слизистых клеток требуется некоторое время.

Мюллер и Райнбах (Muller und Reinbach, 1914) произвели химический анализ слизи угря. Оказалось, что его слизь содержит 12% сухого вещества, из которых 9% приходится на нуклео-альбумины, а остальные — преимущественно на смесь липоидов (холестерин, диаминонофосфатид, диаминофосфатид, вещества типа лецитина и бетаиноподобные вещества).

До настоящего времени не проведены химические анализы отдельно бокаловидных, зернистых и колбовидных клеток, а изучались лишь смеси секретов этих клеток. Количество же секрета тех или иных клеток в получаемой смеси слизи не поддается точному учету.

Слизь, выделяемая рыбами, отличается от слизи, выделяемой высшими позвоночными животными. У последних она представляет собой

истинный муцин, т. е. гликопротеид, который при расщеплении распадается на белок и глюкозамин. Сахарный компонент в слизи бывает разный (глюкоза, галактоза и др.), что обуславливает разнообразие муцинов. У рыб же слизь состоит преимущественно из нуклеопротеидов. Поэтому нет ничего удивительного, что рыба, потерявшая большое количество слизи, сильно истощается, болеет. На восстановление слизи нужно не только время, но прежде всего значительное количество нуклеопротеидов. Нуклеопротеид — сложное белковое вещество, входящее в ядро клетки. Запасы нуклеопротеидов в теле рыб небольшие. В результате обмена веществ нуклеопротеиды, полученные из пищи или из запасов тела (депо), идут на построение новых слизистых клеток.

Чешуя

Функцию механической защиты кожи выполняет и чешуя. Все настоящие рыбы имеют чешую, но степень развития ее у разных рыб различна. У некоторых рыб (сомы, бычки, скаты) произошла редукция чешуи, но это уже вторичное явление.

Размер чешуй весьма разнообразен. Например, у угрей чешуя микроскопически мала, а у индийского усача достигает нескольких сантиметров в поперечнике. Даже в пределах одного семейства размеры чешуи у рыб разных видов сильно варьируют (линь, сазан). Человек вывел искусственным путем разные породы карпов, которые или почти совсем не имеют чешуи (голый, или кожистый карп), или имеют громадные чешуи по бокам тела, как, например, зеркальный карп.

Некоторые исследователи считают, что появление зеркальной чешуи у рыб связано с изменением их минерального питания и что подобное явление изредка отмечается у карповых рыб в природной обстановке (у карасей, красноперки, плотвы). Однако физиологическая сторона этого явления не выяснена.

Форма чешуек у рыб также разнообразна. Различают четыре основные формы: плакоидную, ганоидную, циклоидную и ктеноидную. Наиболее древней, хотя и не просто устроенной, является плакоидная чешуя акул и скатов, а наиболее молодой — ктеноидная, у двоякодышащих имеется космоидная чешуя.

Циклоидная и ктеноидная чешуи встречаются у костистых рыб. Как правило, чешуя у этих рыб располагается черепацеобразно, т. е. каждая чешуйка своим наружным краем налегает на соседнюю. Расположение чешуй в коже также строго определено. Каждому миомеру (мышечному сегменту) соответствует один или два ряда чешуек (рис. 7).

Такое расположение чешуи имеет большое функциональное значение. Чешуя, за исключением радиальных каналов, вся кальцинируется, поэтому обладает значительной прочностью и эластичностью, благодаря чему наружная поверхность тела рыбы хорошо защищена. Но с приобретением механической прочности кожный покров теряет эластичность и изгибаемость. Разрешением этого противоречия явилось черепацеобразное расположение чешуй на миомерах. Благодаря этому сохранилась прочность и свобода движений ее тела: миомеры и чешуя приобрели некоторую сдвигаемость по отношению к соседним миомерам с чешуей.

По своему происхождению чешуя костистых рыб может рассматриваться как оформленный продукт секреции специальных клеток — склеробластов, находящихся в кориуме (см. рис. 5). Склеробласты выделяют

секрет в определенной последовательности, а затем в секрете отлагаются минеральные вещества, которые и придают чешуе прочность. Поверх чешуй залегает слой клеток эпидермиса. Чтобы вынуть чешуйку, надо предварительно разорвать эпидермис (см. рис. 7).

По своему химическому составу чешуя является сильно минерализованным белковым веществом. При варке чешуи в воде органические вещества из нее переходят в воду, давая коллаген. Коллаген чешуи рыб, в отличие от коллагена млекопитающих, легко переходит в глютин при

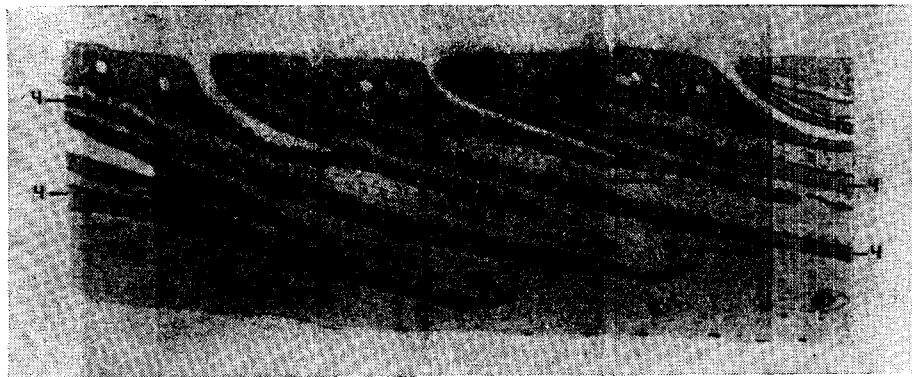


Рис. 7. Расположение чешуй в теле рыб; ч — чешуи (по В. Вундеру)

варке с разбавленной соляной кислотой. Белковые вещества чешуи являются альбуминоидами и названы Мернером (Mörner, 1897) ихтиолепидином.

Чешуя разных рыб содержит 41—55% органических веществ, 37,8—46,2% фосфата кальция, в небольшом количестве CaCO_3 , $\text{Mg}_3(\text{PO}_4)_2$, Na_2CO_3 и следы NaCl и Fe .

Вайск (Weiske, приводится по Biedermann, 1928) нашел следующее количество минеральных веществ в чешуе карпа и щуки (табл. 17).

Общее количество золы (по Фреми), содержащейся в чешуе щуки, составляет 43,8% (на долю фосфата кальция приходится 42,5%, а углекислого кальция — 1,3%); в чешуе карпа золы содержится 34,8% (фосфата кальция — 33,7% и углекислого кальция — 1,1%).

Минеральный состав чешуи рыб в значительной степени зависит от общего минерального обмена рыбы, от факторов внешней среды. Так было замечено (Рога, 1939), что с увеличением солености по внешней среде увеличивается минерализация чешуи и наоборот. В какой-то степени чешуя принимает участие в осморегуляторных процессах.

На рис. 8 изображено строение чешуи рыб. Циклоидная и ктеноидная чешуя состоит из наружного слоя и внутреннего. Наружный слой (верхний, покрывочный) твердый, гиалиново-дентиновый, преимущественно неорганический. Внутренний (нижний,

Таблица 17
Минеральный состав чешуи карпа и щуки

Вещества	Количество в мг	
	Карп	Щука
CaO	15,98	21,93
MgO	0,48	0,51
P ₂ O ₅	13,12	18,00
CO ₂	1,43	2,30

базальный) — волокнистый, состоит из многих пластинок, налегающих друг на друга. В пластинках имеются тела Манделя — кристаллические образования (калькосфериты).

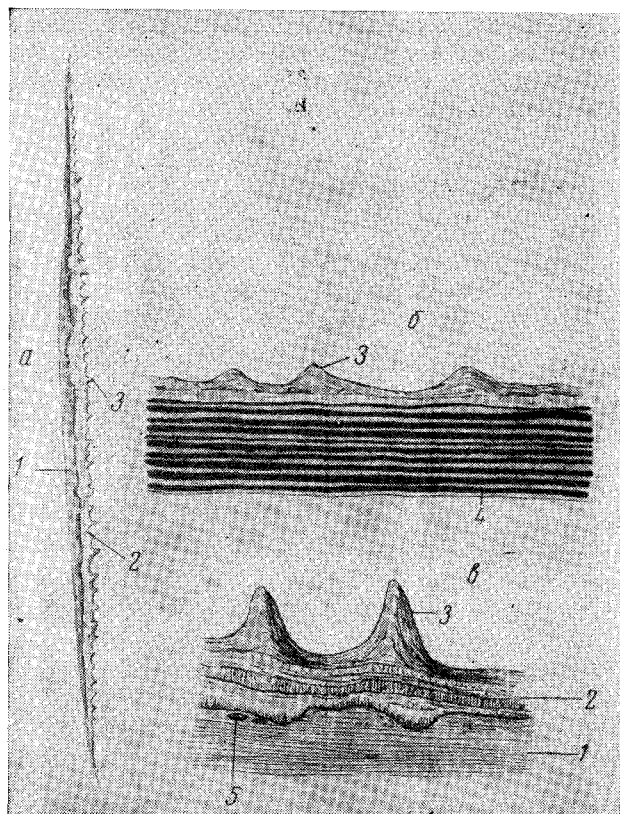


Рис. 8. Строение чешуи рыб:

a — красноперка; *б* — карп; *в* — плотва. 1 — нижний (волокнистый) слой; 2 — верхний (гиалодентиновый) слой; 3 — валик; 4 — склеивающее черное вещество; 5 — пустоты (из В. Бидерманн)

Регенерация кожи

В течение своей жизни рыба подвергается различным опасностям. Наиболее часто она встречается с опасностью проникновения в ее организм патогенных микробов и грибов через кожу, в особенности, если кожа повреждена. У рыб имеются приспособления, защищающие их от проникновения вредных агентов через кожу. Если нанести, например, вьюну ранение через кожу (до мышц), то можно наблюдать, что прежде всего на месте раны выходит кровь и, соприкасаясь с слизью, выделяемой кожей, быстро свертывается, закрывая тем самым «ворота» для проникновения вредных агентов внутрь тела. По наблюдениям Харабата (Harabath, 1928), уже спустя час после нанесения раны эпидермис, быстро разрастаясь, начинает постепенно закрывать кровяную «пробку» с наружной поверхности раны, а через 6 часов почти вся рана закрывается эпидермисом. В дальнейшем она заполняется разрастающейся соединительной тканью, разрушенные клетки частично регенерируют и

в результате всего этого поврежденный участок кожного покрова снова приобретает целостность и может защищать рыбу от вредного внешнего влияния (рис. 9).

В восстановлении целостности покрова участвуют разные ткани тела, но защитная функция эпителия по сравнению с кровью имеет второстепенное значение.

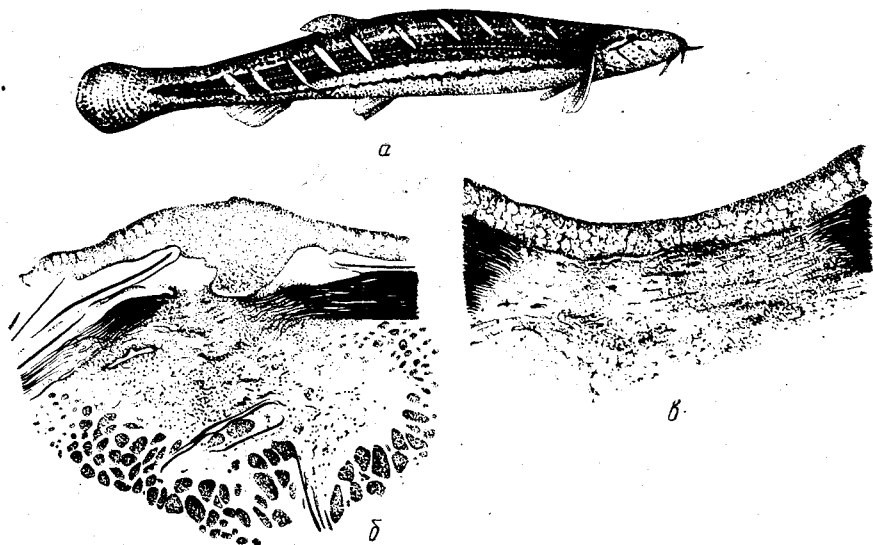


Рис. 9. Регенерация кожи у вьюна:

a — места нанесения ранений; *б, в* — последовательное зарастание поврежденного участка кожи (по В. Вундеру)

Кожа в данном примере выполняет чрезвычайно важную защитную функцию, которую можно назвать аварийной защитой. Повреждение кожи у рыб происходит не только от зубов хищников, но и от твердых предметов окружающей среды.

Пигментация кожи. Окраска рыб

Рыбы имеют чрезвычайно разнообразную окраску с весьма причудливым рисунком. Особенное разнообразие окраски наблюдается у рыб тропических и теплых вод. Многие рыбки разводятся человеком с давних времен (Китай, Япония) ради красивых сочетаний цветов в их окраске.

По сравнению с рыбами тропических водоемов рыбы наших вод средних и северных широт окрашены более скромно, но и многие наши рыбы обладают богатой раскраской.

Давно было замечено, что рыбы одного и того же вида в разных водоемах имеют разную окраску, хотя и сохраняют в основном характерный для данного вида рисунок. Взять хотя бы щуку. Окраска ее меняется от темного, зеленоватого до ярко-желтого цвета при сохранении характерных поперечных полос. Окунь обычно имеет ярко-красные плавники, зеленоватый цвет боков и темную спинку, но встречаются белесые окуни и, наоборот, очень темные. Нам пришлось видеть окуня, пойманного в озере, бока которого были очень ярко окрашены в желтый и красный цвета. Темные поперечные полосы были выражены очень слабо. По

окраске этот окунь немного походил на золотую рыбку. Однако такая расцветка оказалась весьма неустойчивой. Посаженный в аквариум окунь примерно через неделю приобрел окраску, обычную для нашего окуня. Получить вновь у этого окуня его прежнюю окраску нам не удалось.

В. Вундер (Wunder, 1936) описывает случаи, когда из одного пруда вылавливали карпов разной окраски: коричневого, золотисто-желтого, светло-желтого, зелено-желтого, зеленого, сине-фиолетового, темно-красного. Хотя окраска рыб довольно изменчива, все же можно отметить, что каждому виду свойственна своя характерная окраска.

Все подобные наблюдения говорят о том, что окраска рыб зависит как от их систематического положения, так и от среды обитания, экологических условий, питания.

С очень давних времен окраска рыб привлекала внимание многих ученых и любителей. Выяснением причин окраски рыб занимались биологи, физиологи, цитологи, биохимики, физики. По этому вопросу имеется обширная литература. Мы рассмотрим здесь только некоторые факты, наиболее важные с физиологической точки зрения (см. сводку Паркера — Parker, 1948).

Теперь ясно, что все многообразие окраски рыб обусловлено специальными клетками, залегающими в коже и содержащими пигментные зерна. Такие клетки называются хроматофорами. Различают следующие хроматофоры (рис. 10): меланофоры (содержат пигментные зерна черного цвета), эритрофоры (красного цвета), ксантофоры (желтого цвета) и гуанофоры, или иридоциты. Хотя последние и причисляются к хроматофорам, но пигментных зерен не имеют, а имеют вещество кристаллической структуры (гуанин). Благодаря такой кристаллической структуре гуанофоров рыба приобретает металлический блеск и серебристую окраску. Из хроматофоров только меланофоры имеют нервные окончания.

Форма хроматофоров отличается значительным разнообразием, однако наиболее распространена звездчатая (см. рис. 10) и дисковидная или близкая к ним (например, ветвистая). Такие формы хроматофоров можно наблюдать только тогда, когда пигментная клетка находится в состоянии экспансии (расширения, см. далее).

В отношении химической стойкости черный пигмент (меланин) является самым стойким. Он не растворяется ни в индифферентных растворителях, ни в кислотах, а также устойчив и при изменениях физиологического состояния рыбы (питание, голодание).

Красный и желтый пигменты связаны с жиром. На этом основании было предложено называть эритрофоры и ксантофоры общим названием — липофоры.

Пигмент липофоров растворим в спирте, выцветает на свету и вообще относительно быстро исчезает. При хранении фиксированных рыб в музеях всегда исчезает красная и желтая окраски и вследствие этого раскрашенные рыбы после фиксации становятся серенькими. При голодании рыбы жировой компонент пигментных зерен вступает в общий обмен тела и в результате этого яркие краски рыбы исчезают. Питание как с количественной стороны, так и с качественной оказывает большое влияние на липофоры.

В химическом отношении пигменты являются сложными веществами, принадлежащими к разным классам: каротеноиды (красные, желтые, оранжевые), меланины-индолы (черные, коричневые, серые), флавины и пуриновые группы. Каротеноиды могут накапливаться в каплях жира и способны к широкой изменчивости. Кислородсодержащие каротеноиды (ксантофиллы) часто содержатся в большем количестве, чем каротены.

По исследованиям Стевена (Steven, 1948) и Грангауда (Grangaud, 1952) в эритрофорах содержится астаксантин в количестве $2-3,5 \cdot 10^{-5}$ μ на клетку, а в ксантофорах — эфиры лютеина в количестве $1-3 \cdot 10^{-5}$ μ . Большинство рыб не способно превращать один тип каро-

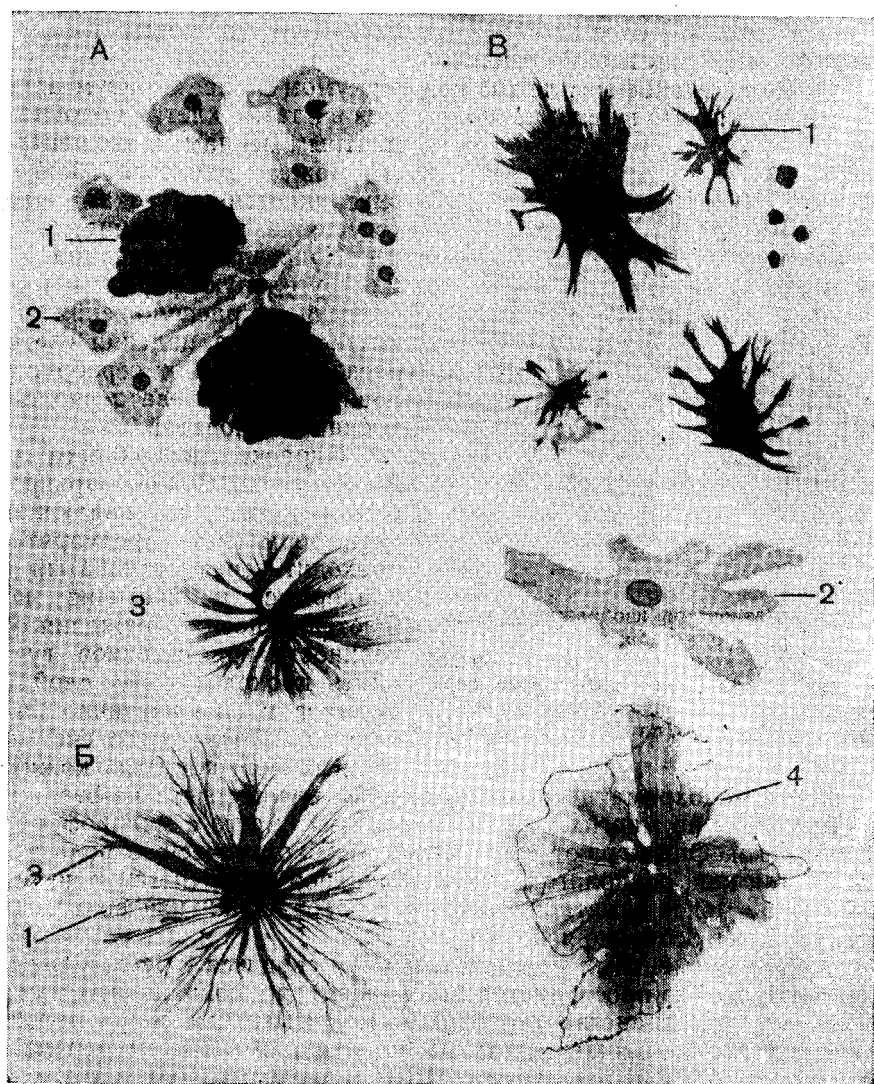


Рис. 10. Форма пигментных клеток у разных рыб:
 А — *Gobius minutus*; Б — *Gobius pictus*; В — *Stenodus*. 1 — меланофор;
 2 — ксантофор; 3 — эритрофор; 4 — меланофор с нервами

теноида в другой. Фриш (Frisch, 1912), много работавший по изучению окраски рыб, нашел, что у гольяна меланофоры и липофоры располагаются в разных слоях кожи — на внешней и внутренней сторонах пограничного слоя (кутиса). В верхнем слое, около эпидермиса, липофоры встречаются в малом количестве.

Пигмент возникает как в кутисе, так и в эпидермисе. Балловиц (Bal-lowitz, 1913) на молодых Gobiidae показал, что эритрофоры происходят от ксантофоров.

Гуанофоры, или лейкофоры (Келлер), или иридоциты (Пуше) отличаются от хроматофоров тем, что не имеют пигмента. Цвет обусловлен кристаллической структурой гуанина — производного белка. Эти клетки находятся в особом слое кориума (аргентеум). И по форме, и по своим размерам гуанофоры весьма различны.

У Gobiidae гуанофоры лежат под кориумом в слое стратум аргентеум. Очень важно, что гуанин располагается в плазме клетки подобно пигментным зернам, и концентрация его может меняться благодаря

внутриклеточным токам плазмы (сгущение, разжижение).

Кристаллики гуанина имеют шестиугольную форму, и в зависимости от расположения их в клетке и угла падения света окраска меняется от серебристо-беловатой до синевато-фиолетовой и сине-зеленоватой.

Окраска поверхности кожи может очень сильно варьировать еще и потому, что падающий на гуанофоры свет предварительно проходит через мутноватый слой эпидермиса и частично поглощается, а после отражения от поверхности кристалликов гуанина опять проходит через слой эпидермиса и еще частично поглощается. После этого свет, отраженный поверхностью кожи, уже

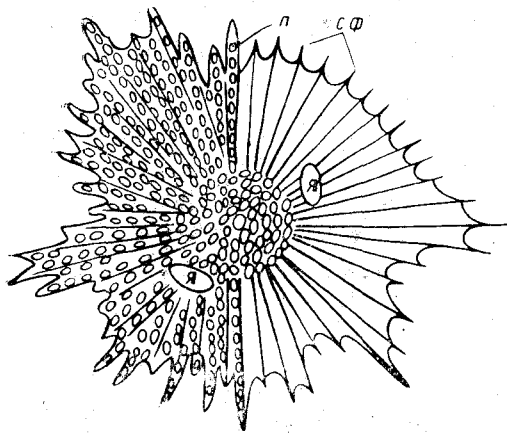


Рис. 11. Схематическое изображение меланофора карася.

Справа — фаза контракции, слева — фаза экспансии; я — ядра; п — пигментные зерна (черный ободок — киноплазма); с. ф. — скелетные фибриллы (по Н. К. Кольцову)

не является монохроматическим: некоторые волны света не отражены.

Гуанофоры во многих случаях находятся вместе с меланофорами и эритрофорами. Они играют очень большую биологическую роль в жизни рыбы, так как, располагаясь на ее брюшной поверхности и по бокам, делают рыбу менее заметной снизу и с боков. Защитная роль окраски выступает здесь особенно ясно.

Функция пигментных клеток в основном сводится к расширению, занятию наибольшего пространства (экспансия), и к сокращению, занятию наименьшего пространства (контракция). Пигментные зерна находятся в плазме. Когда сокращается плазма, уменьшаясь в объеме, пигментные зерна в плазме концентрируются. Благодаря этому большая часть поверхности клетки освобождается от данного пигмента и в результате этого уменьшается яркость цвета. При экспансии плазма клетки растекается по большей поверхности, а вместе с ней распределяются по большей поверхности и пигментные зерна. Благодаря этому большая поверхность тела рыбы покрывается данным пигментом, придавая рыбе окраску, свойственную пигменту. На рис. 11 приводится изображение пигментной клетки в состоянии экспансии и в состоянии контракции.

Функция движения хроматофора принципиально отличается от амебoidalного движения. Пигмент хроматофора перемещается внутри плазматического тела, имеющего устойчивую форму.

Как правило, меланофоры хорошо видны в состоянии экспансии,

когда пигмент растекается по всем отросткам клетки, четко обрисовывая ее форму. И наоборот, плохо или даже совсем не видна форма клетки, когда плазма находится в состоянии контракции и пигментные зерна сильно сжались в центральной области клетки.

Чем же вызывается экспансия и контракция пигментных клеток? Причиной этого могут быть как внутренние факторы (физиологическое состояние клетки, организма), так и некоторые факторы внешней среды. Внутренние факторы действуют наиболее постоянно и длительно и связаны с самыми важными биологическими и физиологическими состояниями организма.

Балловитц (Ballowitz, 1893) установил путем серебрения пигментных клеток, что меланофоры щуки имеют нервные окончания. Гирсберг (Giersberg, 1930 и 1932) показал, что меланофоры имеют двойную иннервацию (симпатическую и парасимпатическую). Такие вещества, как эрготамин и никотин, тормозят симпатический нерв, а адреналин возбуждает. При возбуждении парасимпатического нерва пилокарпином, холином, физостигмином наступает экспансия меланофоров.

Меланофоры имеют иннервацию, а ксантофоры и эритрофоры не имеют ее. Следовательно, нервная система может оказать непосредственное влияние только на меланофоры. Наряду с нервной регуляцией в организме существует гормональная; последней подчинены как эритрофоры и ксантофоры, так и меланофоры.

Наиболее трудным вопросом оказался вопрос о функции пигментной клетки. Здесь будут изложены опыты Н. К. Кольцова, который последовательно разбирает механизм контракции и экспансии пигментной клетки караса.

Считается установленным, что пигментные клетки костистых рыб сохраняют постоянную форму. При экспансии пигментные зерна растекаются по определенным путям и после контракции при вторичной экспансии опять растекаются по тем же путям, занимая прежнее положение. С помощью красок удалось установить, что в момент контракции клетки можно обнаружить слабые следы плазматических отростков, а все отростки клетки меланофора оплетаются сетью тончайших нервных разветвлений. Все это также указывает на то, что форма пигментной клетки остается постоянной.

На основании своих многолетних работ Кольцов считает, что плазма пигментной клетки имеет два слоя протоплазмы: эктоплазму (поверхностный слой) и киноплазму (внутренний слой, содержащий пигментные зерна).

Эктоплазма закреплена радиальными фибриллами (твердые скелетные образования), а киноплазма весьма подвижна. Эктоплазма вместе с радиальными фибриллами определяет внешнюю форму хроматофора (форму упорядоченного движения), регулирует обмен веществ, образует чувствительную поверхность клетки и, находясь в контакте с нервной системой (у меланофоров), меняет свою функцию под воздействием нервной системы.

У других хроматофоров эктоплазма изменяет свою функцию под воздействием гормональных факторов. Изменения во внешней среде по-разному изменяют свойства эктоплазмы и киноплазмы.

Эктоплазма и киноплазма, имея разные физико-химические свойства, изменяют взаимную смачиваемость при изменении своих свойств под влиянием внешней среды.

Во время экспансии киноплазма хорошо смачивает эктоплазму и благодаря этому растекается по преформированным щелям, покрытым эктоплазмой. Пигментные зерна находятся в киноплазме, хорошо ею

смочены и следуют потоку киноплазмы*. При контракции наблюдается обратная картина. Происходит отсмешивание двух коллоидных слоев протоплазмы. Киноплазма не смачивает эктоплазму и благодаря этому киноплазма занимает наименьший объем. Н. К. Кольцов считает, что в основе этого процесса лежит изменение поверхностного натяжения на границе двух слоев протоплазмы. Точно так же капля воды хорошо растекается по поверхности чистого стекла, но собирается на малом пространстве, по форме приближаясь к шару, если стекло плохо смачивается водой (например, будет предварительно покрыто жиром).

Эктоплазма по своей природе является белковым раствором, а киноплазма — липоидом типа лецитина. Киноплазма эмульсирована

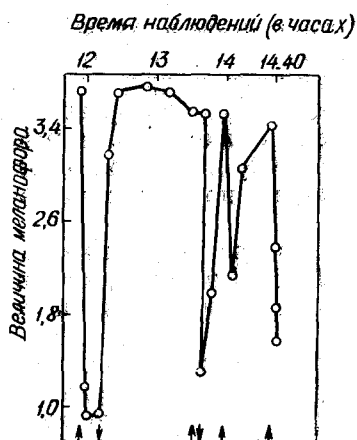


Рис. 12. Экпансия и контракция меланофора при размыкании переменного тока (↓) в 2 v и при замыкании (↑) (по Н. К. Кольцову)

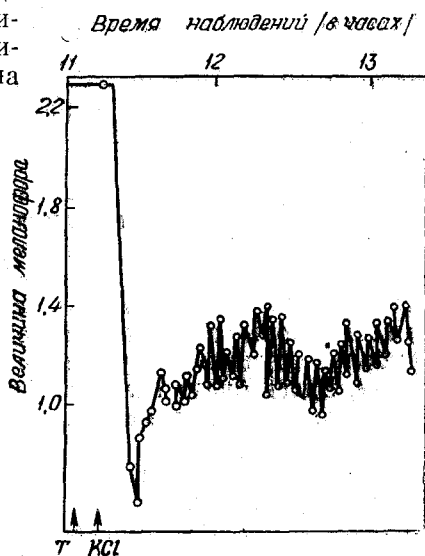


Рис. 13. Вибрация сокращений меланофора при длительном действии раствора тетралита (T) с повышенной концентрацией KCl (по Н. К. Кольцову)

(очень мелко раздроблена) в эктоплазме. Если вынуть чешуйку карася и положить на предметное стекло в раствор тетралита (раствор из четырех солей: 0,1 г NaCl, 450 мл + 0,1 г KCl, 10 мл + 0,066 г CaCl₂, 10 мл + 0,066 г MgCl₂, 10 мл), изотоничный 0,1 г раствору NaCl, а затем пропустить постоянный ток с напряжением в 2v, то наблюдается контракция пигментных клеток при замыкании тока через 2—3 мин., а после размыкания тока снова наступает экспансия. Эту реакцию можно получать много раз подряд с одним и тем же результатом. При длительном пребывании чешуйки под током меланофоры после контракции постепенно начинают экспандировать, но, не достигнув максимальной экспансии, снова переходят к контракции, а потом опять к экспансии. Такая пульсация меланофор может продолжаться более 30 мин. (рис. 12).

В этом опыте у клетки были сохранены нервные окончания. После разрушения нервного окончания у меланофора по способу Гудрича**

* Одиорн (Odiogne, 1957) считает, что пигментные зерна активно перемещаются в плазме, но это требует экспериментального подтверждения.

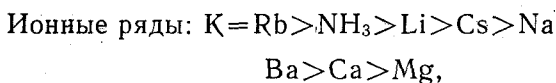
** Чешуйка вынимается и снова вставляется на прежнее место. Через несколько дней восстанавливается кровообращение, но нервное окончание дегенерирует.

(цитировано по Н. К. Кольцову, 1940) пигментная клетка не сокращается при замыкании тока даже при напряжении в 120. Следовательно, электрический ток действует на меланофор через посредство нервного синапса. Такой же результат можно получить, если нервное окончание предварительно отравить ядом кураре.

Помимо электрического тока, можно вызвать сокращение и экспансию путем изменения концентрации KCl в растворе тетралита. Увеличение концентрации KCl вызывает сокращение клетки, а при помещении опять в нормальный раствор наступает экспансия.

При длительном пребывании меланофора в тетралите с повышенной концентрацией KCl наблюдается такая же картина, что и при длительном воздействии электротока, т. е. неполная экспансия чередуется с неполной сокращением (рис. 13). Эти опыты Н. К. Кольцов рассматривает как доказательство того, что обе описанные реакции (реакция на электроток и KCl) соответствуют нервному раздражению.

По силе действия на меланофор одно- и двухвалентные катионы распределяются в следующие ряды.



где для первых ионов ряда сокращение наступает через 1—2 мин., а для последних через 90—180 мин.

Так как эти ионы вызывают сокращение пигментной клетки только в неповрежденной чешуйке, то надо считать, что указанные ионы проникают не через общую поверхность эктоплазмы меланофора, а только через неповрежденный синапс. Изменения pH, омывающего клетку раствора, в пределах 4,47—7 не оказывают влияния на сократимость меланофора. Это указывает на то, что его собственная буферная система очень сильно выражена.

Кроме нервной регуляции, хроматофоры имеют еще гормональную регуляцию. Надо полагать, что при разных условиях осуществляется та или иная регуляция. Поразительное приспособление окраски тела рыбы к цвету окружающей среды наблюдается у морских игл, бычков, камбал и др. Последние с изумительной точностью копируют рисунок грунта и даже шахматной доски. Это явление может быть объяснено, если принять во внимание, что в этом приспособлении нервная система играет главную роль. Воспринимая раскраску грунта через орган зрения и затем трансформируя это восприятие, нервная система контролирует функцию пигментных клеток.

В других же случаях явно выступает гормональная регуляция (например, окраска в период размножения).

Какие гормоны выделяются рыбой в качестве регуляторов функции хроматофоров, пока точно не установлено. Однако известно, что гормон надпочечника — адреналин и гормон задней доли гипофиза — питуитрин имеются в крови рыб.

Адреналин вызывает сокращение, когда находится в концентрации $1 \cdot 10^{-9}$ и в некоторых случаях даже при концентрации $1 \cdot 10^{-10}$. Его антагонист питуитрин вызывает экспансию. При последовательном действии тем и другим гормоном на меланофор можно получить последовательно сокращение и экспансию (рис. 14).

Ряд веществ могут заменить как адреналин (аскорбиновая кислота, пирокатехин, тимол, вератрин и др.), так и питуитрин (алкалоиды: никотин, пилокарпин, атропин, ацетилхолин, хинолин, физостиг-

мин и др.; и кислоты жирного ряда: лауриновая, миристиновая, пальмитиновая, стеариновая). Очень сильную экспансию вызывают кислоты жирного ряда. Как известно, они же сильно понижают поверхностное натяжение.

Функция пигментных клеток находится под контролем нервной системы и гормональных факторов. Но кроме внутренних факторов, имеют

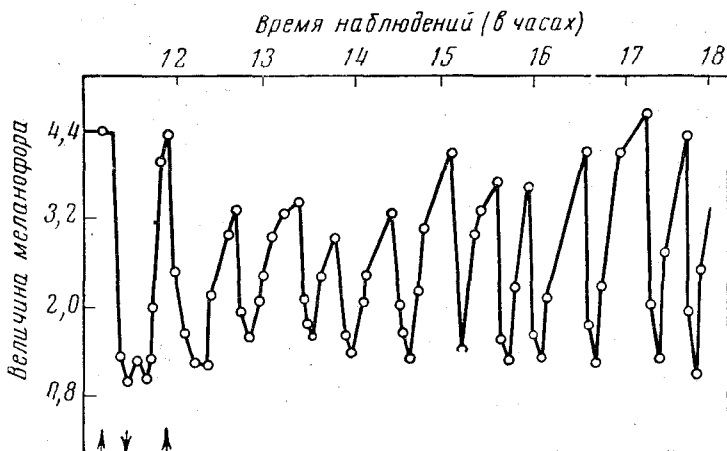


Рис. 14. Действие адреналина (↑) и питуитрина (↓) в растворе тетралита на сократимость меланофора (по Н. К. Кольцову)

значение и факторы внешней среды. В результате всех этих воздействий и зависимости функции хроматофоров от ряда факторов окраска рыбы изменяется сложно.

Время, необходимое на изменение окраски, у разных рыб разное и колеблется в пределах от нескольких секунд и минут до нескольких

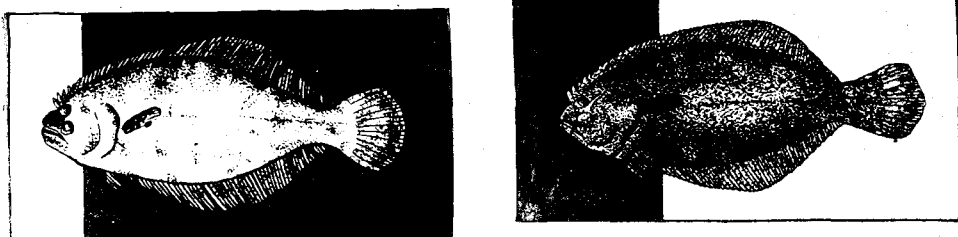


Рис. 15. Приспособительная окраска камбалы (из Н. М. Книповича)

дней. Как правило, молодые рыбы изменяют свою окраску быстрее, чем старые.

Роль зрения в изменении окраски. Давно было замечено, что рыбы изменяют окраску тела соответственно цвету окружающей среды. У некоторых рыб, например камбал, рисунок и окраска тела с большой точностью копируют рисунок и окраску грунта. Такое копирование, однако, успешно осуществляется только в том случае, если рыба может видеть цвет и рисунок грунта. Если камбала лежит на черной доске, но ее не видит, то она имеет окраску не черной доски, а видимого ею белого грунта. Наоборот, если камбала видит черную доску, а тело ее лежит на грунте белого цвета, то рыба приобретает окраску черной доски (рис. 15).

Эти опыты убедительно показывают, что рыбы легко приспосабливаются, меняя свою окраску, к необычному для них грунту.

На окраску рыбы оказывает влияние освещенность. В глубоких местах водоема или в мутных водах, где сильно уменьшена освещенность, некоторые рыбы (окунь, палия) теряют красную окраску полностью или в очень значительной степени.

Яркие рыбы, прожившие некоторое время в темноте, становятся бледно окрашенными.

Ослепленные рыбы приобретают темный цвет (линь, карась, гольян и др.). На темном грунте рыбы становятся темного тона, на светлом — светлого (каarp, карась, стерлядь, линь). После ослепления рыбы хирургическим путем она приобретает уже на другой день или даже через несколько часов темную (почти черную) окраску. Спустя некоторое время (2—5 месяцев) в окраске опять появляются светлые тона (например, у линя), хотя они и не достигают прежнего разнообразия).

Фриш (Frisch, 1911) показал, что если глаза форели замазать черной массой, то рыба становится черной, как и ослепленная хирургическим путем. Если же замазывать только часть глаза, то результаты получаются различные. При заклеивании только нижней половины глаза рыба приобретает очень темный цвет (даже более темный, чем после удаления глаза), а при заклеивании только верхней половины — сохраняет прежнюю окраску.

К. Фришу удалось установить, что потемнение или посветление тела рыбы зависит не только от освещенности грунта, но прежде всего от угла зрения, под которым рыба может видеть грунт и от «видения черного».

На рис. 16 показана схема опыта К. Фриша на гольяне. В перегороденном вертикальной стенкой ящике на некоторой высоте на стеклянную пластинку ставились два кристаллизатора диаметром 12 см (№ 1 и № 2) с водой. В каждый из них помещалось по одному гольяну. Перед опытом гольяны имели одинаковую окраску и одинаково реагировали на изменение яркости грунта (черный, белый). На дно ящика точно под каждым кристаллизатором клали черные диски (8): в правой половине — на черный пол (7₁), в левой — на белый (7). Вертикальные стенки имели соответственную полу окраску. Свет падал сверху. Если поместить рыбок на высоту 50 см, то рыба № 1 примет светлую окраску, как на белом грунте, а рыба № 2 — черную, как на черном грунте. Можно многократно менять рыб местами и каждый раз примерно через 2 мин. они принимают окраску, соответствующую данному фону.

Из этого опыта автором сделан вывод, что при данном угле зрения (α) цвет диска не влиял на окраску рыбы, и для приспособления окраски значение имел цвет всего грунта (все дно). Можно опустить подставку на $\frac{1}{2}$ указанного расстояния или увеличить диаметр диска в 2 раза — результат получается такой же. Однако если банки с рыбами поставить прямо на диски, то гольяны окрашиваются соответственно их окраске.

Для приспособления окраски тела большое значение имеет контрастность видения. Например, Фриш показал, что у форелей можно вызвать более сильное потемнение тела (сильная экспансия меланобластов), если заклеить нижнюю половину глаза при одновременном освещении верхней половины глаза, чем если бы заклеить глаза полностью. Такой же результат получается, если один глаз заклеить, а другой освещать. В обоих случаях при контрастном видении рыбы

окрашивались в темный цвет сильнее, чем в случае выключения обоих глаз одновременно.

Меланофоры экспансируют сильнее, если глаза контрастно воспринимают окружающий фон или грунт. Должен быть контраст между освещенностью и затененностью, и тогда рыба резко реагирует на такой контраст.

Кристаллики гуанина в гуанофоре так же, как и пигментные зерна в хроматофоре, находятся в плазме и могут перемещаться вместе

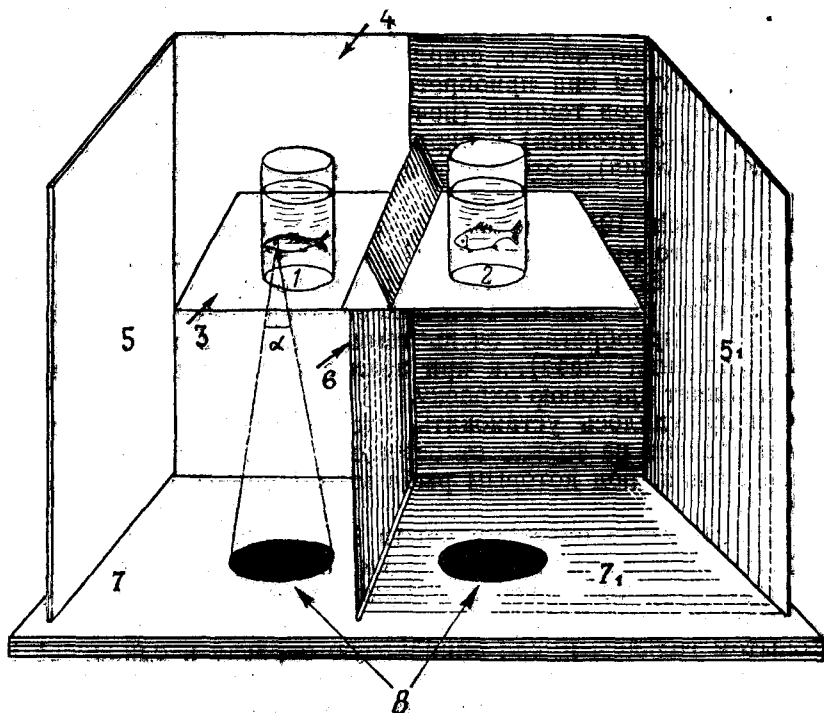


Рис. 16. Опыт К. Фриша с гольяном:

1 и 2 — кристаллизаторы для рыб; 3 — подставка для кристаллизаторов; 4, 5, 5', 6, 7, 7' — камеры со светлыми и темными стенками; 8 — черные диски (по В. Бидерманн)

с ней благодаря внутриклеточным токам. При контракции происходит сгущение кристалликов, при экспансии — разжижение.

Часто в коже рыб гуанофоры находятся в разных комбинациях вместе с меланофорами и липофорами, благодаря чему она приобретает не только разнообразную яркую окраску, но и особый блеск.

Зависимость окраски рыб от факторов внешней среды. Исследователями давно было подмечено, что рыбы, принадлежащие к одному и тому же виду, но живущие в разных водоемах, имеют неодинаковую окраску.

Такая изменчивость окраски рыб связана с глубокими изменениями организма (прежде всего через питание). Наряду с длительными изменениями каждая рыба может изменять свою окраску и в течение сравнительно короткого времени. Появление темных или светлых тонов, яркая или бледная окраска, появление нового цвета в общей окраске — все это может произойти в течение короткого срока — от нескольких секунд до нескольких часов.

При рассмотрении функции хроматофоров было отмечено, что экспансия и контракция хроматофоров сменяются под влиянием ряда факторов, действующих на пигментную клетку или непосредственно, или через нервную систему. Изменение окраски целого организма под воздействием какого-либо фактора внешней среды может происходить тем или другим путем, но не всегда имеется возможность точно установить этот путь. Поэтому в некоторых случаях приходится констатировать факт изменения окраски и ограничиться простым описанием явления. Рассмотрим действие различных внешних факторов на окраску рыб.

Свет оказывает наиболее сильное и разностороннее влияние на окраску рыб. Свет влияет на меланофоры как через глаз, нервную систему, так и непосредственно.

Фриш освещал с помощью лампы отдельные участки кожи *Crenilabrus* и получал местное изменение окраски: наблюдалось потемнение освещенного участка (экспансия меланофоров). Через 2—3 мин. после выключения света этот участок кожи снова принимал прежнюю окраску. При длительном освещении экспансированные меланофоры снова контракцируют и через некоторое время принимают прежнюю окраску и яркость. В данном опыте нагревание кожи от облучения было исключено специальной заградительной ширмочкой.

В связи с специальной освещенностью у рыб изменяется окраска спины и брюшка. Обычно спинка рыб небольших глубин и рыб, живущих в прозрачных водах, имеет темный тон, а брюшко — светлый. У рыб, живущих в мутных водах и на глубине больше 500 м, такой разницы в окраске не наблюдается. Считается, что разница в окраске спины и брюшка имеет приспособительное значение: темная спинка рыбы хуже видна сверху, а светлое брюшко менее заметно снизу. В данном случае разная окраска спины и брюшка вызвана неравномерностью в распределении пигмента. На спине и боках есть пигментные клетки (меланофоры), а на брюшке есть только иридоциты (гуанофоры), придающие брюшку металлический блеск.

Температура. При местном нагревании кожи происходит экспансия меланофоров (потемнение нагретого участка). Фриш изысканным опытом показал, что такое потемнение кожи является результатом не рефлекторного действия, а местного раздражения. Фриш закреплял гольяна пластилином на стеклянной пластинке так, что рыба находилась в неподвижном состоянии. С боков рыбу немного сжимали стеклами, через рот пропускали воду. В таком положении гольян мог жить длительное время.

Если нагревать рыбку с боков, пропуская воду с температурой 35°, то нагретая сторона ее тела темнеет (экспансия меланофоров), а если пропускать воду с температурой 3—5°, то охлажденная сторона тела светлеет. Результаты еще демонстративнее, если одновременно одну сторону тела рыбы нагревать, а другую охлаждать. То же получается и на парализованных рыбах. Влияние температуры на липофоры дает такой же результат. Аналогичные данные получены Фришем на *Crenilabrus pavo* и *Trigla corax*.

Уменьшение концентрации кислорода и увеличение концентрации угольной кислоты. Легко наблюдать, что у всплывшей после смерти рыбы та часть, которая находится в воде, имеет светлую окраску (контракция меланофоров); темный цвет (экспансия меланофоров) имеет та часть тела, которая выдвигается над водой и соприкасается с воздухом. У рыбы, находящейся в нормальном состоянии, обычно окраска яркая, разноцветная. При

резком снижении кислорода, растворенного в воде, или в состоянии удушья окраска рыбы делается бледнее, темные тона почти полностью исчезают. Побледнение окраски покровов рыбы есть результат контракции хроматофоров и прежде всего меланофоров. Как в первом случае, так и во втором, контракция хроматофоров произошла в результате нехватки кислорода. Поверхность кожи рыбы, не снабжающаяся кислородом в результате остановки кровообращения или при слабом снабжении организма кислородом (начало удушья), всегда приобретает бледные тона.

Если же кислород имеет возможность проникнуть к хроматофору прямым путем (не через кровь), как например в случае соприкосновения кожи мертвой рыбы с воздухом, то такой участок кожи имеет нормальную окраску, хроматофоры (особенно меланофоры) находятся в состоянии экспансии. При наступлении анемии от значительной потери крови или от какой-либо другой причины всегда наблюдается посветление окраски покровов рыбы. Этот признак часто может служить критерием благополучного или неблагополучного состояния организма рыбы в отношении снабжения его кислородом.

Фриш наблюдал, что если нарушить кровообращение в каком-либо отдельном участке кожи путем, например, надавливания, то этот участок кожи бледнеет. Можно на кожу положить фильтровальную бумагу, пропитанную парафином (прекратить доступ кислорода прямым путем), и под этим листочком бумаги кожа примет бледную окраску. Ксантофоры и эритрофоры (например, у *Crenilabrus pavo*), так же как и меланофоры, реагируют на недостаток кислорода.

Увеличение свободной угольной кислоты в воде действует на окраску рыб так же, как и нехватка кислорода.

Из этих и подобных им наблюдений следует, что указанные факторы (кислород и угольная кислота) действуют непосредственно на хроматофоры, следовательно, центр раздражения находится в самой клетке — в ее плазме.

Гормоны. Действие гормонов на окраску рыбы выявляется прежде всего во время брачного периода (период размножения). Особенно интересная окраска кожи и плавников наблюдается у самцов. Функция хроматофоров при этом находится под контролем гормональных агентов и нервной системы.

Поразительную картину изменения окраски можно наблюдать у самцов бойцовой рыбки (*Betta splendens*) в период размножения. Если в аквариум поместить 3—5 взрослых, способных к размножению самцов, то они в течение довольно длительного времени мирно уживаются и не дерутся между собой. Окраска их тела достаточно разнообразная и красочная, но все же бледноватая. Плавники (спинной и хвостовой) повисшие, как бы смятые. Но картина резко меняется, если к ним поместить взрослую самку.

Уже через одну минуту некоторые самцы приобретают яркость окраски. Появляется много новых цветов и оттенков, яркость и блеск. Плавники расправляются (увеличивается тургор). Самка, сделав несколько движений по аквариуму, останавливается в какой-либо стороне аквариума и как бы «замирает», стоит неподвижно. Она окрашена очень скромно. Через 2—3 мин. все самцы становятся яркими. Они непрерывно плавают, переливаясь и сверкая разными цветами на солнечном свете, как бы демонстрируя свой блестящий наряд перед серенькой самкой. Скоро мирная сцена сменяется дракой. Самцы хватают друг друга за яркие плавники и вырывают их, вцепляясь друг другу в губы. Через короткое время на дне аквариума уже ле-

жат вырванные лучи плавников, а сами самцы имеют вид ошипанных, помятых, но разъяренных блестящих рыбок. Самка, забившись в угол аквариума, стоит неподвижно одной стороной к дерущимся самцам и все время следит за их дракой.

В данном случае зрелые самцы под влиянием гормонов приобретают соответствующую окраску. Но эта окраска, особенно яркость и блеск ее, еще более усиливается при виде самки. Глаза самца видят самку; это восприятие передается через нервную систему к хроматофорам и вызывает их экспансию. Хроматофоры кожи самца функционируют в этом случае под контролем гормонов и нервной системы.

Экспериментальными работами А. С. Гильсона (Gilson, 1922) на фундулюсе и Л. Аболина (Abolin, 1925) на гольяне показано, что инъекция адреналина вызывает посветление покровов рыбы (контракция меланофоров).

Микроскопическое исследование кожи адренализированного гольяна показало, что меланофоры находятся в состоянии контракции, а липофоры — экспансии.

Глава III

КРОВЬ

Кровь — чрезвычайно сложная по своему химическому составу жидкая ткань, выполняющая разные физиологические функции. Она вместе с тканевой жидкостью и лимфой является внутренней средой рыбы.

Кровь служит прежде всего для питания и дыхания тканей, регуляции между отдельными клетками, тканями и органами (гуморальная связь), а также несет защитную функцию. Чтобы кровь могла все это выполнить, она должна находиться в постоянном движении. Кровообращение решает в основном три задачи: 1) перенос питательных веществ и газов от одних участков тела к другим; 2) перенос и распределение резервного материала внутри тела рыбы; 3) освобождение клеток от продуктов их обмена.

Систему кровообращения схематически можно представить в следующем виде: 1) сердце («моторный» орган), сосуды, капилляры, 2) кровь: а) плазма, б) форменные элементы.

Плазма крови всегда содержит в определенном соотношении соли, промежуточные и конечные продукты обмена и экскреторные вещества, которые должны быть перенесены от экскреторного органа к другим органам и тканям. Форменные элементы крови несут прежде всего дыхательную (эритроциты) и защитную функцию (лейкоциты, тромбоциты).

Кровь наряду с нервной системой выполняет очень важную функцию интеграции — гуморальную интеграцию. Организм рыбы состоит не просто из ряда частей, органов, задача которых выполнять определенные функции независимо друг от друга, но это единая саморегулирующаяся система, активно реагирующая на раздражения внешнего мира. Целесообразное реагирование рыбы на внутренние и внешние раздражения возможно только при наличии определенной морфологической интеграции (статическая интеграция) и физиологической (динамическая интеграция).

А. ЖИДКАЯ ЧАСТЬ КРОВИ

Количество крови

Определение общего количества крови в теле рыбы сопряжено с целым рядом трудностей. Поэтому точные данные о количестве крови трудно получить. Проведенные еще в середине XIX в. Г. Велькером

определения показывают, что общее количество крови у рыб меньше, чем у высших позвоночных животных (млекопитающие — 7,8% и птицы — 7,7%), но приблизительно такое же, как у хвостатых амфибий (3%) и лягушек — 6,4—8,2% (Mott, 1957).

Придавая большое значение оснащенности организма рыбы кислородом, П. А. Коржуев провел исследования на разных рыбах и показал, что количество крови у разных особей одного и того же вида сильно колеблется (в 1,5—3,5 раза). Это обстоятельство несколько затрудняет использование этого показателя как характеристики для вида. В табл. 18 приводятся данные по объему крови у разных рыб.

Сопоставление количества крови у разных рыб с их средой обитания позволяет предварительно отметить, что пресноводные костистые имеют меньше крови (2,7% с колебаниями от 1,8 до 4,1%), чем морские костистые (4,1% с колебаниями от 1,9 до 7,3%). Такой вывод не совпадает с мнением Мартина (Martin, 1950), считавшего, что у мор-

Таблица 18
Количество крови в процентах от общего веса рыб

Виды рыб	Количество крови	Автор
Минога морская	5,2	Н. Welcker, 1858
Линь	1,9	То же
Окунь	1,3	»
Кета	1,6	»
Карп	2,2	»
Сом	4,1 (3,7—5,0)	П. А. Коржуев и И. Л. Никольская, 1951
Карп зеркальный	3,1 (2,7—3,5)	То же
Сазан	2,5 (2,4—2,6)	»
Карась	2,6 (2,5—3,5)	»
Щука	2,1 (1,8—2,5)	»
Карп чешуйчатый	2,8 (2,4—3,2)	П. А. Коржуев, 1958
Карп зеркальный	4,1 (3,5—4,7)	То же
Карась	3,5 (2,0—5,3)	»
Голец	2,1 (1,7—2,7)	»
Пескарь	2,1 (1,1—3,5)	»
Гольян	1,9 (1,3—2,7)	»
Сарган	4,4	»
Камбала	2,0 (1,8—2,3)	»
Скат шиповатый	2,3 (2,2—2,5)	»
Скумбрия	6,2	Н. И. Куличенко, 1960
Ставрида	7,3	То же
Морской петух	4,6	»
Глосса	4,3	»
Калкан (камбала)	3,0	»
Бычок кругляк	4,2	»
Бычок кнут	4,6	»
Акула собачья	3,7—6,7	по J. C. Mott, 1957
Скат малый	4,3	То же
Скат (sp)	1,5	»
<i>Cottus sp</i>	1,9—2,7	»
<i>Tautaga onitis</i>	1,5	»
<i>Ophiodon sp</i>	1,9	»
<i>Ameiurus natalis</i>	1,8	»
<i>Chimaera colliei</i>	6,7	»
<i>Sebastodes</i>	2,8	»
<i>Squalus suckii</i> ♂	5,2	»
» » ♀	4,4	»

ских костистых рыб меньше крови, чем у пресноводных, потому что морским рыбам труднее поддерживать гипотонию своей крови по отношению к внешней среде. У акул и скатов количество крови равняется 3,8% от общего веса (1,5—5,2%), у морской миноги — 5,2% и у химеры — 6,7%. Этот вопрос еще недостаточно исследован, однако наибольшее количество имеющихся данных для костистых рыб все же позволяет предполагать, что морской образ жизни приводит к увеличению количества крови.

Другим важным фактором, влияющим на количество крови, является активность (подвижность) рыбы. Более активные рыбы имеют и большее количество крови, чем малоактивные. Это положение подтверждают многие имеющиеся данные, однако есть исключения. Например, у вьюна больше крови, чем у окуня; у стерляди, живущей в реке или в хороших прудовых условиях, крови больше, чем у стерляди, живущей в плохих прудовых условиях.

Количество крови стоит в связи не только с местом обитания рыбы, но и с ее образом жизни и морфофизиологическими особенностями.

Химический состав крови

По своему химическому составу кровь рыб мало отличается от крови других позвоночных животных, однако в отношении количества входящих компонентов она отличается. У рыб в крови содержится ряд веществ, обусловленных специфическими особенностями их обмена.

Кровь создает ту внутреннюю среду, благодаря которой клетки могут нормально существовать, совершать свой обмен веществ, брать из этой среды вещества, необходимые для своей жизнедеятельности и отдавать вещества, которые им не нужны. В крови содержатся вещества громадной физиологической активности (гормоны, витамины и другие), вызывающие ряд физиологических и морфологических изменений в некоторых органах, изменения в поведении и реакции всего организма рыбы на внешние раздражения. Таким образом, кровь представляет собой среду, при посредстве которой осуществляется химическое взаимодействие между разными органами рыбы. Кроме того, в ней содержатся соли, которые обеспечивают элементарные условия жизни клеток.

Физиологическое значение крови как внутренней среды рыбы велико. Состав ее сложен и различен у разных видов.

Наряду с разнообразием химического состава крови у разных видов рыб одновременно наблюдается поразительное постоянство минерального состава у одного и того же вида, а по некоторым показателям и для более крупных систематических единиц. Эта особенность крови характерна и для высших позвоночных животных, что позволило Клоду Бернару сформулировать следующее положение: «Постоянство внутренней среды есть необходимое условие свободной жизни». Хотя это положение было критически рассмотрено некоторыми авторами (Дж. Баркрофт и другие), однако оно достаточно хорошо отражает наблюдающиеся факты и вполне подтверждается ходом эволюции животных. При рассмотрении минеральных солей плазмы и физико-химических свойств крови мы еще раз вернемся к этому вопросу.

При отстаивании крови на холоде или при центрифугировании происходит разделение крови на жидкую часть (плазму) и на осадок, состоящий из форменных элементов.

Плазма крови имеет слабо-кремовый, слабо-желтоватый цвет или почти бесцветна; она всегда опалесцирует. Как цвет плазмы, так и

интенсивность опалесценции зависят не столько от видовой принадлежности рыбы, сколько от ее физиологического состояния, от характера обмена веществ.

Большую часть плазмы по весу составляет вода (около 92%), затем органические вещества (6—7%) и, наконец, минеральные вещества (1,3—1,8%).

При удалении из плазмы фибриногена — белкового вещества, растворенного в плазме — получают сыворотку крови (см. «Свертывание крови»).

Органические вещества

Белок. Немногочисленные исследования содержания белка в крови рыб показывают, что количество его колеблется в значительных размерах. Причем эти колебания значительны не только среди всего класса рыб, но и в пределах одного вида и даже у одного и того же индивида.

Так как кровь является и транспортным средством, связывающим органы пищеварения со всеми клетками, то вполне естественны колебания в количестве белка, содержащегося в крови; эти колебания стоят в связи с интенсивностью и характером питания и вообще в связи с обменом веществ.

Количество белка в сыворотке крови рыб содержится в пределах 2,5—7%. Одни исследователи определяют белки в плазме крови, другие в сыворотке. Так как плазма отличается от сыворотки тем, что в ней присутствует белковое вещество — фибриноген, то естественно, что у первых исследователей получаются преувеличенные данные.

Содержание белка в крови меняется в зависимости от пола. Так, Е. А. Пора показал, что у самцов карпа в сыворотке крови содержится 1,97% белка, а у самок — 2,66% (табл. 19).

Таблица 19
Содержание белка в сыворотке рыб (по данным
M. Fontaine, S. Boucher-Firly, Adler, T. Lustig и Ernst.
E. A. Pora)

Виды рыб	Содержание белка в %
Кошачья акула (<i>Scyliorhinus catulus</i>)	2,80
Акула собачья (<i>S. caniculus</i>) ♀	3,21
» » ♂	3,00
Морской угорь	4,45
» »	5,60
Мурена	5,60
Морской ерш	2,53
Речной угорь, обыкновенный	7,00
» »	3,70
Сельдь американская	2,90
Треска	2,50
Губан	2,59
Щука	4,52
Окунь	4,85
Плотва	3,53
Карась	2,66
Карп	2,76
»	3,17
Линь	2,90
Уклея обыкновенная	4,39

Соотношение белков в плазме крови рыб отличается от такового у высших позвоночных животных.

Содержание белка в крови изменяется в зависимости от качества питания. Так, например, по данным К. Ф. Сорвачева (1957а), можно сделать вывод, что карпы во второе лето жизни имеют разное количество белка, а также соотношение альбуминов и глобулинов в сыворотке крови в зависимости от качества питания. Карпы, питающиеся естественным (прудовым) кормом, имеют больше белка и больше глобулинов, чем карпы, питающиеся смесью естественного корма с мучными и зерновыми отходами (табл. 20).

Таблица 20

Содержание белка, соотношение альбуминов и глобулинов в сыворотке крови карпов (в %)

Качество корма Название карпов	Естественный корм		Смешанный корм	
	чешуйчатый	зеркальный	чешуйчатый	зеркальный
Содержание белка	4,38	3,72	3,84	3,15
Альбумины	15,70	17,26	26,40	27,00
Глобулины	84,30	82,74	73,60	73,00
Соотношение альбуминов и глобулинов	0,18	0,21	0,36	0,37

Зеркальные карпы имеют несколько меньше белка и глобулинов, чем чешуйчатые карпы.

К. Ф. Сорвачев обращает внимание на зависимость белковых фракций (альбумин, α - и β -глобулины) от качества питания.

У сеголетков зеркального карпа во время зимовки происходит не только уменьшение белка в сыворотке крови (с 3,8% до 2,7%), но и отдельных фракций его. Так, например, почти полностью исчезают альбумины и значительно уменьшаются α - и β -фракции глобулинов, но резко увеличиваются γ -глобулины. С переходом к питанию у карпа постепенно восстанавливается общее количество белка и его отдельных фракций (Сорвачев, 1957б).

В. Б. Андрианов (1937) определил коэффициенты А/Г (альбумин/глобулин) для следующих пресноводных рыб: плотва — 0,223 (0,103—0,361), карась — 0,510 (0,053—1,196), карп — 0,641 (0,481—0,886) и окунь — 0,770 (0,611—0,883).

Содержание белка в крови у этих рыб было (в среднем): плотва — 3,53%; карась — 2,66; карп — 2,76; окунь — 4,85%.

С. Лепковский (Lepkovsky, 1930) отметил, что у рыб мало содержится эвглобулина. Альбумин имеется обычно только в α^2 -фракции.

У рыб отношение альбуминов к глобулинам несколько ниже, чем у высших позвоночных. Так, например, отношение А/Г у акул равняется 0,4, а у угря — 0,3, что значительно меньше аналогичного коэффициента для высших позвоночных.

Отличительной особенностью рыб является то, что в крови у них содержится малое количество белка и коэффициент А/Г низок. Пока не ясно, какое физиологическое значение имеют эти особенности. Г. Н. Калашников (1939) высказал предположение, что, по-видимому, существует связь между этими величинами и общим характером обмена: «На наличие такой связи указывают низкие показатели белка у малоподвижных видов, а также значительное снижение содержания

белка у голодающих рыб». Однако при объяснении этих величин необходимо учитывать интенсивность и качество питания рыбы.

Сравнивая общее количество белка в плазме крови и его отдельные фракции у рыб и высших позвоночных, можно видеть, что эта разница большая и обуславливается прежде всего различием в количестве альбуминов (табл. 21).

Таблица 21

Количество белка в плазме крови теплокровных и холоднокровных животных (по Х. С. Коштоянцу)

Объект исследования	Общий белок	Альбумин	Глобулин	А/Г
Теплокровные животные	6,51	3,61	2,90	1,24
Холоднокровные »	3,74	1,12	2,62	0,43
Разность	2,77	2,49	0,28	—

В табл. 21 приводится вычисленное нами отношение А/Г, которое у холоднокровных животных, в том числе и у рыб, значительно меньше, чем у высших позвоночных. Отметим, что количество альбуминов у рыб относительно мало.

Изоэлектрические пункты белков сыворотки карпа находятся при рН, равном 7 и 8 (первый), и рН, равном 5 (второй). Изоэлектрический пункт может быть смещен в щелочную сторону до рН=9,5, если содержать карпа в соленой воде (Дрильон и Флоранс).

Азотистые вещества. Если в плазме крови осадить белки и затем их отделить, то в ней остается ряд азотсодержащих веществ. Азот этих веществ называется остаточным азотом. К этой группе веществ принадлежат мочевины, мочевиная кислота, аммиак, амины, креатин, креатинин, триметиламиноксид и др.

В табл. 22 и 23 приводятся величины остаточного азота в крови разных рыб как общего количества, так и по отдельным веществам.

Количество остаточного азота у рыб колеблется в зависимости от сезона и интенсивности питания. Наблюдаются большие индивидуальные колебания. Например, содержание остаточного азота у карпов, определенное в одно и то же время, колеблется в пределах 26—98,9 мг %

Таблица 22

Общее количество остаточного азота в крови рыб (по Г. Н. Калашникову)

Виды рыб	Содержание остаточного азота в мг %
Акула собачья	1000
Скат (<i>Raja eglanteria</i>)	1070
Скат шиповатый	1020
Скат электрический	859
Пелагида обыкновенная	90
Карп	59,4
Шука	58,8
Угорь американский речной	50,0
Угорь морской	33,0

(Vars, 1925). Кавамото (Kawamoto, 1929) определил количество остаточного азота у японского угря летом в 125,6 мг% и зимой в 26,3 мг%. Количество его увеличивается при увеличении интенсивности обмена. Однако несмотря на колебания количества остаточного азота все же можно видеть, что у костистых рыб его во много раз меньше, чем у элазмобранхий (акулы и скаты). Эта разница обусловлена прежде всего большим содержанием мочевины и триметиламинооксида у акул и скатов по сравнению с костистыми рыбами. Эти конечные продукты азотистого обмена задерживаются в крови элазмобранхий и служат для поддержания высокого осмотического давления в крови. Количество мочевины у этих рыб достигает 98% всего остаточного азота (Smith, 1929).

Таблица 23

Содержание отдельных фракций остаточного азота (в мг %) в крови рыб (по Г. Н. Калашникову)

Виды рыб	Азот						
	небел- ковый	мочеви- ны	аммиака	мочевой кислоты	креатина	креати- нина	аминов
Акула голубая	1125	1080	следы	—	0,4	0,9	7,5
Скат	1070	1052	0	—	0,5	1,4	9,4
Менхаден американский (из сельдей)	47	10	3,3	1,0	—	—	—
Щука	58,8	4,9	—	0,9	—	—	—
Карп	59,4	6,3	—	1,4	—	—	—
Морской черт	40	8	3,6	0,9	—	—	—
Морской угорь	33	20	1,1	—	—	—	6,0

Что касается остаточного азота других фракций, то у элазмобранхий почти нет аммиака и мочевой кислоты, а количество креатина и креатинина примерно такое же, как и у млекопитающих.

В крови костистых рыб содержатся в относительно больших количествах аммиак и амины. Так, например, у костистых пресноводных рыб в крови содержится 60—80% аминного азота от всего небелкового азота (Вильсон и Адольф). У костистых рыб конечные азотистые продукты обмена веществ выделяются в форме аммиака (согласно Смиту, до 85% всего выделяемого рыбой азота). Невысокое содержание аммиака в крови объясняется тем, что он легко диффундирует из крови через жабры в воду и тем самым непрерывно вымывается из организма.

Аммиак легко проникает в клетки, изменяет концентрацию водородных ионов (подщелачивает) и тем самым меняет коллоидные свойства белков протоплазмы. Чтобы избежать вредное действие аммиака на белки протоплазмы, организм освобождается от него.

Рассмотренные фракции остаточного азота являются большей частью конечными продуктами азотистого обмена и поэтому выделяются из организма.

Сахар. В отличие от высших позвоночных животных, у которых количество сахара в крови колеблется в очень узких пределах, у рыб эти колебания могут быть очень значительными даже у одного и того же экземпляра. Поэтому попытки некоторых исследователей найти зависимость содержания сахара в крови от вида рыбы и ее активности не поддерживаются всеми физиологами. Имеются в основном две причины, порождающие осторожность в отношении указанных обобщений.

Во-первых, количество сахара в крови рыбы сильно меняется в зависимости от интенсивности питания и вообще от характера обмена веществ, от физиологического состояния.

Во-вторых, методика определения сахара по Хагедорну и Иенсену основана на редуцирующей способности его, что, конечно, дает иногда значительную ошибку при определении, если в крови имеются также другие редуцирующие вещества (креатинин, глюкуроновая кислота и др.). Количество таких побочных редуцирующих веществ достигает 12 мг % (Уайт). Поэтому некоторые авторы считают правильное указывать не количество сахара, а количество редуцирующих веществ в крови. В дальнейшем мы будем говорить о содержании сахара в крови, помня, что указываемое количество сахара не всегда точно характеризует его действительное содержание. В табл. 24 приводятся данные о количестве сахара в крови рыб.

Таблица 24
Содержание сахара (в мг %) в крови рыб (по Холлу и Грея, Г. Н. Калашникову, В. А. Павлову)

Группы рыб	Содержание сахара в крови. Размах колебаний
Акулы и скаты	20—40
Осетровые рыбы	60—70
Морские костистые:	
малоподвижные рыбы (морской черт)	0—10
более подвижные рыбы	15,4—31
подвижные (пелагические)	59—90,7
Пресноводные костистые	30—50

Ряд исследователей указывают на весьма значительные колебания в содержании сахара в крови. Так, например, у акул содержание сахара может колебаться от 0 до 249 мг % (Скот), у менхаден (из рода сельдей *Alosa*) — от 52,9 до 151, 2 мг % (Hall and Gray, 1929), у щуки — от 35 до 281 мг % (Mac Cay, 1931), у карпа — от 58 до 145 мг % (Lang and Macleod, 1920), у взрослых стерлядей — от 53, 3 до 292, 5 мг %, а у молодых стерлядей — от 56,2 до 242,5 мг % (Калашников и Дубова). У осетровых вообще наблюдаются значительные колебания концентрации сахара в крови.

На концентрацию сахара в крови оказывают большое влияние условия содержания рыб. Однако разные авторы указывают на различный характер этого влияния. Например, В. А. Павлов пишет, что количество сахара увеличивается в крови рыб, содержащихся в садках и аквариумах, а Г. Н. Калашников и В. А. Дубова отмечают понижение содержания сахара у осетровых рыб при выдерживании их в бассейнах. Но количество сахара увеличивается, если осетровых рыб беспокоить переборками (осмотр рыбы). Однако эта противоречивость фактов только кажущаяся. По-видимому, уменьшение движения у рыб приводит к уменьшению концентрации сахара в крови, а увеличение движения — к увеличению концентрации сахара.

Для мнения некоторых исследователей, и особенно Холла и Грея, о связи концентрации сахара в крови со степенью активности рыбы (подвижностью) во многих случаях находится прямое подтверждение. Эта связь, по-видимому, часто затушевывается изменениями обмена веществ при нарушении внешней среды во время исследования рыбы.

Наблюдается изменение концентрации сахара в крови в онтогенезе рыбы в зависимости от пола и половой активности. Так, по данным

Таблица 25

Содержание сахара в крови у самок и самцов осетровых рыб на нерестилище (по Г. Н. Калашникову и В. А. Дубовой)

Виды рыб	Содержание сахара в мг %	
	самцы	самки
Стерлядь	104,4	114,8
Севрюга	56,8	69,3
Осетр	72,9	34,2

Г. Н. Калашникова и В. А. Дубовой, у осетровых рыб отмечается разная концентрация сахара у самцов и самок (табл. 25).

Наблюдается изменение содержания сахара в крови у осетровых рыб при нерестовой миграции. Так, у куринской севрюги и осетра отмечены следующие изменения в концентрации сахара при переходе рыб из Каспийского моря в р. Куру (табл. 26).

Холестерин. В крови угря было найдено 700 мг% холестерина, у акул — 21 мг% холестерина, у морской миноги концентрация холестерина в крови не превышала 2,1 мг%.

З. М. Михайлова и Г. Н. Калашников нашли, что холестерин в крови осетра и севрюги обычно колеблется в пределах 75—100 мг %. Однако размах колебаний значительно больше, но не превышает у нор-

Таблица 26

Изменение содержания сахара в крови у мигрирующих осетровых рыб (по Г. Н. Калашникову и В. А. Дубовой)

Вид рыб	Количество сахара в мг %		
	пол	устье р. Куры	нерестилище (Мингечаур)
Севрюга	самки	67,7	61,9
	самцы	74,5	34,6
Осетр	самки	63,8	34,2
	самцы	81,1	72,9

мальных рыб 200 мг % (табл. 27). При содержании рыб в искусственных бассейнах наблюдается дегенерация половых желез, а параллельно с развитием дегенерации происходит увеличение холестерина в крови.

Индивидуальное колебание количества холестерина в крови осетра и севрюги весьма большое. Например, у самок севрюги, пойманных в устье р. Куры, количество холестерина колеблется от 50 до 162 мг %.

Больших различий в содержании холестерина у самцов и самок не найдено.

Таблица 27

Концентрация холестерина в мг % в крови у осетра и севрюги

Место добычи	Осетр		Севрюга	
	самки	самцы	самки	самцы
Каспийское море	87	132	142	137
Устье р. Куры	107	104	92	126
Нерестилище (Мингечаур)	100	94	115	114

По мере созревания половой железы наблюдается понижение концентрации холестерина в крови самцов осетра и севрюги. В отношении самок такой зависимости нет. Совершенно ясно отмечается повышение холестерина в крови при дегенерации половых желез (табл. 28).

Половые клетки, особенно икра, богаты жировыми веществами. По мере разрушения (дегенерации) половых клеток жировые вещества вступают в общий обмен организма, благодаря чему и происходит увеличение холестерина в крови.

Таблица 28

Изменение содержания холестерина (в мг %) в крови при дегенерации половых желез (по З. М. Михайловой и Г. Н. Калашникову) (средние данные)

Состояние половых желез	Осетр		Севрюга	
	самки	самцы	самки	самцы
Нормальные гонады .	79	94	75	—
Начало дегенерации .	111	184	141	—
Перерождение и рассасывание гонад . .	—	—	211	190

Неорганические вещества

Наибольшее количество неорганических веществ крови относится к солям Na^+ , K^+ , Ca^{++} и Mg^{++} . Эти четыре катиона в комбинации главным образом с тремя анионами: Cl^- , CO_3^{--} и PO_4^{---} — дают главную массу минерального состава крови и определяют многие ее константы, причем на долю NaCl приходится 86—95% солей крови. Наиболее удивительно и чрезвычайно интересно то, что указанные ионы находятся в крови рыб почти в тех же отношениях, что и в морской воде. На 100 ионов Na приходится приблизительно 2 иона Ca и 2 иона K . Правда, такое соотношение ионов в крови не у всех рыб сохраняется с достаточным постоянством. Даже у одной и той же рыбы оно может несколько изменяться. Но наблюдаемые отклонения не имеют такого размаха, чтобы коренным образом изменить указанное соотношение. Многочисленными исследованиями по антагонистическому действию ионов на самые различные физиологические функции было установлено, что эти ионы, находясь в растворе примерно в таких же отношениях, как в крови, являются наиболее полно взаимно обезвреженными. Такие растворы были названы эквilibрированными, или уравновешенными. Количество указанных ионов определяет соленость крови, а их соотношение — многие ее физико-химические свойства, создавая ту солевую среду, благодаря которой могут нормально существовать белки протоплазмы клеток.

Значение указанных ионов в крови не ограничивается, конечно, только созданием элементарных условий жизни клеток. Эти ионы участвуют в общем обмене веществ рыбы. Необходимо иметь в виду, что какая-то часть солей попадает в организм вместе с пищей и какая-то часть непосредственно проникает в кровь из окружающей среды (у морских рыб). Чтобы сохранить постоянство внутренней среды, характерное для каждого вида, рыба освобождается от части солей. Иными словами, в организме рыбы существует постоянный солевой обмен и регуляция качественного и количественного состава солей.

Таблица 29

Общее содержание солей в сыворотке крови рыб (по Makallum)

Виды рыб	Содержание солей в %
Акула колючая	1,77
Треска балтийская	1,28
Сайда	1,29
Морской черт	1,16

К сожалению, имеющиеся данные по солевому составу крови рыб относятся преимущественно к общей характеристике минерального состава крови и очень мало освещают вопрос о связи отдельных компонентов его с разными физиологическими функциями, с условиями существования. Некоторые данные ясно показывают связь между солевым составом крови и ее физиологическим состоянием (половое различие), а также с условиями обитания.

Общее количество солей в крови некоторых рыб определяется величинами порядка 1,3—1,8% (табл. 29).

Так как главная масса солей крови является хлоридами, то многие исследователи определяли общую соленость крови по хлору (так же, как и морскую воду; табл. 30).

В крови хлора больше всего у морских элазобранхий. Сопоставляя хрящевых рыб с костистыми и морских с пресноводными, лег-

Таблица 30

Содержание хлора в крови рыб (по Г. Н. Калашникову и А. Ф. Рыку)

Виды рыб	Хлор в мг %
Морские элазобранхии	
Акула колючая	829,5
Акула кошачья	949,3
Скат (<i>Raja stabuliformis</i>)	911,3
Скат (<i>R. eglanteria</i>)	964,5
Пресноводные элазобранхии	
Пила-рыба	602,8
<i>Dasyatís uarnax</i>	751,8
<i>Hypolophus sephen</i>	517,7
Морские костистые	
Подкаменщик морской	575,9
Менхаден американская	523,0
Треска балтийская	538,3
Треска (<i>Gadus palladius</i>)	533,7
Морской карась	588,6
Скумбрия	574,1
Луна-рыба	579,8
Морской ерш	536,5
Морской угорь	612,2
Пресноводные костистые	
Щука	295,4
Карп	289,4
Линь	313,0
Севрюга (в открытом море)	344,3
Севрюга (около Мингечаура, р. Кура)	268,0

ко видеть, что морские рыбы содержат больше хлора, чем пресноводные, а хрящевые рыбы содержат больше хлора, чем костистые (из одинаковой среды обитания).

Имеется мало данных о соотношении и концентрации отдельных ионов в крови (табл. 31).

Таблица 31
Содержание ионов Na, K, Ca, Mg (в мг %) в крови рыб (по Е. А. Poga и J. Püschel)

Виды рыб	Пол	Na	K	Ca	Mg
Губан	самец	449,9	31,5	10,4	—
»	самка	361,5	42,4	25,2	—
Карп	самец	309,7	18,1	9,3	—
»	самка	275,7	20,1	13,7	—
Линь	—	312	16	12	4

Ранее мы указывали, что количественные соотношения ионов в крови рыб почти такие же, как и в морской воде. В табл. 31 указанные ионы даны в миллиграмм-процентах, что затрудняет их сопоставление. Для удобства сравнения сделаем пересчет на атомные соотношения. Кроме этого, приведем данные Пантина (Pantin, 1931) по соотношению указанных ионов в крови акулы и трески, а также данные о соотношении ионов в морской воде первичного океана и современного моря (данные взяты у X. С. Коштоянца, 1950). В скобках указаны величины для морской воды по данным Я. Г. Вант-Гоффа (табл. 32).

Таблица 32
Соотношения атомов Na, K, Ca и Mg в крови рыб и в морской воде

Объект определения	Пол	Na	K	Ca	Mg
Кровь					
Губан	самец	100	4,1	1,3	—
»	самка	100	7,0	4,0	—
Карп	самец	100	3,5	1,7	—
»	самка	100	4,3	2,9	—
Линь	—	100	3,0	2,2	1,2
Акула-ноготница	—	100	4,61	2,71	2,50
Треска балтийская	—	100	9,50	3,93	1,43
Морская вода					
Современного моря		100	2;1 (2,2)	2,2 (1,2)	11,4
Первичного океана (данные палеохимии)		100	94—147	5,7	0,009—0,09

Как видно из табл. 32, соотношение ионов в крови рыб весьма близко к соотношению ионов в морской воде. Ионный состав крови у рыб одного и того же вида, но разного пола несколько различен: в крови самок относительно больше калия и кальция, чем в крови самцов.

Ранее мы указывали, что благодаря солевому (минеральному) обмену концентрация ионов Na, K, Ca, Mg должна изменяться. Надо полагать, что эти изменения существуют нормально не только в зависимости от внутренних условий (пол, возраст, характер питания), но и от условий обитания. Морская вода современных морей и океанов не является качественно однородной. Только вода Мирового океана достаточно химически постоянна на громадных пространствах. Что касается морей, более или менее изолированных от океанов, то здесь не наблюдается такого постоянства. Если взять, например, воды Атлантического океана, Средиземного, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей, то легко убедиться, что они различны по количественному соотношению ионов. В этом ряду морей соотношение ионов изменяется в сторону увеличения сульфата магния.

Пресные воды чрезвычайно сильно отличаются от вод морей не только по общей солености, но и по качественному составу. В пресных водах преобладают бикарбонаты и карбонаты кальция и магния.

Химический состав вод как морских, так и пресных постепенно изменялся вместе с изменениями поверхности земли. Рыбы, живущие в этих водах на протяжении многих миллионов лет, не могли и не могут оставаться независимыми от химического состава среды. Приспособление рыб к химическому составу воды происходило и происходит на протяжении всего эволюционного процесса.

И несмотря на это, все же поразительно, что ионные соотношения Na, K, Ca, Mg в крови рыб очень близки к таковым в морской воде. На земле нет другой естественной жидкости, кроме морской воды, которая была бы так близка к крови по соотношению ионов.

Соотношение ионов в крови настолько важно для животного, что оно легче переносит значительные колебания общей солености (когда отдельные ионы уравновешены), чем нарушение соотношения ионов. Интересно, что изолированное сердце лягушки долго сохраняет сократимость в разбавленной до 6‰ океанической воде, хотя всем известно, что в морской воде нет ни одного представителя амфибий.

Нельзя допустить, что такое совпадение случайно. Нам кажется, что сходство минерального химического состава крови рыб и морской воды не случайно. Р. Квинтон еще в 1904 г. высказал предположение, что кровь всех позвоночных животных по своему минеральному составу близка к морской воде. В 1910 г. А. Б. Макаллум уточнил это, указав, что минеральный состав крови современных рыб соответствует (близок) минеральному составу океанической воды того времени, когда появились первые хрящевые и костистые рыбы. Эта гипотеза за прошедшие 50 лет подвергалась критическому обсуждению многими исследователями. Она имеет и сторонников и противников. Гипотеза Квинтона и Макаллума, конечно, имеет черты поверхностного обобщения, но в ней не все следует отбрасывать.

Большинство древних рыб по происхождению пресноводны, но некоторые из них (из примитивных костистых) имели морское происхождение. Поэтому нельзя согласиться с Квинтоном и Макаллумом, что кровь рыб — как бы реликт моря, частичка морской воды, сохраненная в теле рыб и «пронесенная» через миллионы лет. Данные палеонтологии говорят о другом; древнейшие позвоночные появились в пресных водах во времена нижнего силура или верхнего кембрия и потом уже стали заселять море.

Макаллум прав, говоря, что химический состав воды Мирового океана изменился за время истории земли. Но он неправ, считая, что внутренняя среда организма рыбы — кровь — сохранилась без измене-

ния со времени первых предков рыб. Современный Мировой океан имеет воду иного химического состава, чем океан силура и девона — периода, когда появились рыбы.

Наряду с этим нельзя забывать, что и рыбы на протяжении своей длительной истории приспособлялись к изменяющейся внешней среде, а приспособляясь, сами изменялись. Приспособление организма к внешней среде всегда есть единый процесс, захватывающий многие органы и многие функции. Солевой состав внутренней среды — крови — должен был в какой-то степени также изменяться, соответствовать вновь возникающим функциональным особенностям рыбы. Поэтому точного совпадения химического состава морской воды и крови (в ее минеральной части) не может и быть. Однако близость ионного соотношения в крови и морской воде нельзя рассматривать как случайность.

Можно допустить, что первичные организмы появились в море, и их протоплазма (прежде всего белки) приспособилась к существованию при ионном соотношении тогдашнего моря. По мере изменения морской воды эволюция организмов шла в основном по двум путям. Один путь — переход к такому солевому составу внутренней среды, который не зависит от изменений химического состава во внешней среде. В этом есть определенное преимущество, ибо работоспособность протоплазмы повышалась или во всяком случае легче сохранялась при постоянном ионном составе омывающей протоплазму жидкости.

Другой путь был избран организмами, которые не вырабатывали внутренней среды с постоянным химическим составом, а приспособляли свои биохимические процессы к меняющейся в химическом отношении внешней среде.

Организмы первой группы (в том числе и рыбы), приобретя внутреннюю среду с постоянным соотношением ионов, приобрели и большую «свободу» передвижения, распространения, чем организмы второй группы. Когда мы говорим о постоянстве внутренней среды, то подразумеваем под этим относительное постоянство, т. е. постоянство, изменяющееся в узких пределах.

Если рыбы вторично переходили от морского образа жизни к пресноводному, то химический состав минеральной части их внутренней среды не мог кардинальным образом измениться без риска для их существования, так как одновременно должен был бы измениться и качественный состав белков их организма, что связано с потерей организмом физиологической специфики. Значительно проще и легче организму рыбы было сохранить внутреннюю среду приблизительно в прежнем составе и тем самым обеспечить работоспособность всех клеток тела. Точно так же и древним организмам, которые дали начало рыбам при переходе из моря в пресные воды, было легче сохранять свою внутреннюю среду (ионный состав), чем ее изменять, а в связи с этим изменять и белки.

Разгадку всего этого сложного вопроса нельзя найти, не учитывая коллоидно-химические свойства белков животных. От ионного состава (качество ионов и их соотношение) сильно меняются физические и коллоидно-химические свойства белков. Коллоидно-химические свойства белков (с чем тесно связана специфическая структура физиологических процессов) требуют определенного ионного состава среды, в которой осуществляется жизнедеятельность протоплазмы. Сходство ионных соотношений в морской воде и в крови рыб указывает, как нам думается, на морское происхождение далеких предков первичных рыб. Са и Mg находятся в крови рыб в разных формах. Так, например, Са может быть связан с высокомолекулярными органическими веществами

(например, с протеинами) или с анионами минеральных кислот, а также в ионной форме. Иными словами, Са в крови рыб может быть в электронейтральном виде, в виде положительно заряженной частицы и коллоидально связанный. Физиологическая роль Са и Mg весьма разнообразна. Они входят в скелетные образования, твердые образования поверхности тела (чешуя, жучки и т. п.) и являются антагонистами К и Na.

Общее количество Са у сельхих и костистых рыб примерно одинаковое, однако у сельхих ионного Са меньше, чем у млекопитающих животных. У лия количество его в сыворотке крови составляет 4 мг %. Смит нашел, что в крови акулы фосфатов больше, чем в морской воде примерно в 20 раз, а количества сульфатов в 50—100 раз меньше, чем в воде.

Физико-химические свойства крови

В жидкой части крови содержится много разных веществ, находящихся в форме коллоидов, молекул, ионов (белки и другие органические вещества, соли и их ионы, газы).

Поэтому физико-химические свойства крови и константы, ее характеризующие, находятся в тесной связи с составными частями крови и зависят как от коллоидно растворенных веществ, так и от солей ионов.

Удельный вес крови. Удельный вес, или плотность, крови определяют обычным способом. В стеклянный микропикнометр набирают кровь (0,1 мл) и взвешивают. Зная вес пустого пикнометра (P_0) и вес его с дистиллированной водой (P_1), а затем с кровью (P_2) и учитывая плотность воды при температуре измерения (α_0), можно вычислить удельный вес крови по следующей формуле:

$$\alpha = \frac{P_2 - P_0}{P_1 - P_0} \alpha_0. \quad (1)$$

Удельный вес цельной крови рыб равняется в среднем 1,035 (старые измерения Дэви, цитированные по Н. Winterstein, 1912).

Е. Цунц (1933) приводит данные для морских рыб: удельный вес сыворотки их крови составляет 1,022—1,029.

Вязкость крови. Вязкость крови имеет очень большое значение для ее циркуляции по сосудам и капиллярам, так как гидродинамические свойства кровеносных сосудов в значительной степени определяются этим свойством крови.

Вязкость обычно определяют по скорости истечения крови из капилляра вискозиметра и относят эту величину к скорости истечения такого же объема воды из этого капилляра при той же температуре. Приняв вязкость воды за единицу, получаем относительные величины вяз-

Таблица 33

Истинные величины вязкости воды в паузах (η) при разных температурах

t°	η	t°	η	t°	η
0	0,0179	20	0,0100	40	0,0065
5	0,0152	25	0,0089	45	0,0060
10	0,0131	30	0,0080		
15	0,0114	35	0,0072		

кости крови. Можно вычислить истинную величину вязкости крови, если полученную относительную вязкость крови умножить на истинную вязкость воды, выраженную в абсолютных единицах — пуазах (табл. 33).

Относительные величины вязкости крови были получены Ф. Ботацци (цитировано по Н. Winterstein, 1912) для трёх видов рыб (табл. 34).

Приведенные величины относительной вязкости крови у рыб показывают, что они значительно меньше аналогичных величин у млекопитающих (4—5). Это означает, что кровь рыб более жидкая.

При удалении из крови форменных элементов и фибрина ее вязкость сильно уменьшается.

Еще не проведены исследования зависимости вязкости крови рыб от внешних и внутренних факторов, однако важность их очевидна.

Как уже было сказано, вязкость крови имеет громадное значение для скорости прохождения крови по сосудам и капиллярам. Изменение количества форменных элементов, количества белков (особенно альбуминов) приводит к изменению вязкости крови, а вследствие этого и к изменению скорости прохождения крови по кровяному руслу. Увеличение всяких взвешенных частиц в воде так же, как и в крови, приводит к увеличению ее вязкости.

Согласно А. Эйнштейну, вязкость взвеси сферических частиц независимо от их размеров выражается следующей формулой:

$$\eta = \eta_0(1 + 2,5\varphi), \quad (2)$$

где η_0 — вязкость воды, а φ — относительный объем взвешенных частиц (отношение объема всех взвешенных частиц к объему всей взвеси).

Вязкость жидкости прямо пропорциональна φ и зависит от величины числового коэффициента. В нашем случае φ — относительный объем форменных элементов крови. Эритроциты у рыб имеют форму эллипсоида. Поэтому числовой коэффициент в этой формуле (2,5) очень существен. Из этой формулы видно, какое большое значение для вязкости крови имеет количество форменных элементов в ней (прежде всего эритроцитов и белков).

Повышение вязкости крови приводит к замедлению прохождения крови по капиллярам, что само по себе уже может вызвать нарушение обмена веществ в клетках (снабжение клеток кислородом и питательными веществами, освобождение клеток от продуктов обмена).

Поверхностное натяжение. При растворении каких-либо веществ в воде мы не получаем равномерного распределения этих веществ. На границе двух фаз, допустим воздух — жидкость, некоторые вещества скапливаются, концентрируясь в этом пограничном слое, а другие, наоборот, имеют здесь меньшую концентрацию, чем во всей остальной массе жидкости. Первые вещества называют поверхностно активными, а вторые поверхностно неактивными.

Первые концентрируются (адсорбируются) в пограничном слое, понижая поверхностное натяжение чистого растворителя, а вторые не концентрируются (отрицательная адсорбция) и благодаря этому повышают поверхностное натяжение.

Таблица 34
Относительные величины вязкости крови

Виды рыб	Вязкость крови
Акула звездчатая	1,70 (1,66—2,01)
Скат	1,83
Угорь морской	1,49

Снижение поверхностного натяжения указывает на то, что происходит адсорбция поверхностно активного вещества в пограничном слое (на границе двух фаз).

Многие органические вещества и прежде всего аминокислоты и жирные кислоты сильно снижают поверхностное натяжение чистого растворителя, в нашем случае — воды.

Различают статическое поверхностное натяжение (установилось адсорбционное равновесие) и динамическое (на свежееобразовавшейся поверхности, когда адсорбционного равновесия нет). Динамическое поверхностное натяжение меньше зависит от коллоидов крови, чем статическое.

Поверхностное натяжение выражают, как работу, в эргах на 1 см^2 поверхности или в динах на 1 см .

Таблица 35

Поверхностное натяжение плазмы и сыворотки крови (по Г. Н. Калашникову)

Виды рыб	Динамическое, эрг/см ²		Статическое, эрг/см ²	
	сыворотка	плазма	сыворотка	плазма
Акула кошачья	67,13	77,04	56,00	57,38
Скат электрический	67,88	75,51	55,12	58,25
Угорь морской	61,48	63,20	51,76	53,42
Морской черт	68,69	71,59	53,40	56,00
Мурена	68,82	69,10	47,00	48,98
Лавраки (из морских окуней)	64,68	66,20	55,95	57,55
Губан	—	—	66,8	—

Примечание. Поверхностное натяжение дистиллированной воды = 73 при 18° и 72,7 при 20°.

Как видно из табл. 35, сыворотка крови рыб содержит поверхностно активные вещества. К сожалению, все исследования поверхностного натяжения крови рыб были проведены на границе раздела двух фаз: воздух — жидкость.

Такая поверхность раздела не встречается в кровяном русле рыб. Поверхностное натяжение зависит от обеих фаз. В кровяном русле могут быть фазы: жидкость — жидкость, твердое вещество — жидкость, твердое вещество — твердое вещество.

Некоторые вещества, не являющиеся поверхностно активными на границе воздух — жидкость, становятся поверхностно активными на границе раздела жидкость — жидкость. Так, например, разные сахара (глюкоза, фруктоза, галактоза, лактоза, сахароза), не проявляющие поверхностной активности на границе воздух — жидкость, оказываются поверхностно активными на границе с разными маслами, т. е. на границе жидкость — жидкость (Строганов, 1935).

Для физиолога явления на поверхностях представляют особый интерес прежде всего потому, что поверхностно активные вещества (а к ним принадлежат все физиологически активные вещества) концентрируются на границе двух фаз, и благодаря этому сильно меняется кинетика химических реакций. В крайних пределах она или сильно ускоряется или сильно замедляется. То и другое может играть как положительную роль, так и отрицательную. Абдергальден и Кюртен (Abderghalden und Kürten, 1921) и Б. И. Збарский (1925) показали, что аминокислоты адсорбируются в крови эритроцитами и переносятся последними от одних клеток к другим.

Электропроводность. Состояние клеточных коллоидов (белков прежде всего) зависит от свободных ионов. Свободные ионы определяют дисперсность коллоидов, их ионизацию, величину потенциала и знак заряда.

По общему анализу зольных элементов нельзя судить о том, в каком виде эти элементы находятся в крови. Ион, связавшись с каким-либо другим ионом или адсорбировавшись на коллоидной частице, теряет свою активность. Он становится активным, когда снова перейдет в свободное состояние.

Суммарное содержание всех ионов в жидкости можно определить методом электропроводности. Помещая исследуемую жидкость (кровь, плазму, сыворотку) между двумя электродами и пропуская через электроды переменный ток, можно измерить сопротивление данной жидкости. Величина, обратная сопротивлению, есть электропроводность; эта величина, отнесенная к единице, есть удельная электропроводность. Ионы являются переносчиками электричества. Поэтому, чем больше ионов будет между электродами (в исследуемой жидкости), тем меньше сопротивление, а следовательно, больше электропроводности.

Знание суммарной концентрации свободных ионов еще не достаточно для того, чтобы судить о качестве ионов. Только для ионов водорода имеются удовлетворительные методики, позволяющие определить его концентрацию. Электропроводность в сочетании с другими определениями минерального состава крови позволяет лучше понять, в каком состоянии находятся минеральные соли в крови.

Величины удельной электропроводности крови и сыворотки крови рыб приводятся в табл. 36.

Таблица 36

Удельная электропроводность крови и сыворотки крови разных рыб (по Р. Буриан, Ф. Ботацци, Н. С. Строганову)

Виды рыб	Электропроводность при 18° ($K_{18} \cdot 10^{-4}$)		
	цельная кровь	сыворотка крови	полостная жидкость
Кошачья акула	—	229,1	—
<i>Scyllium stellaris</i>	—	218,1	—
Скат электрический	—	309,0	—
Угорь морской	—	236,8	—
Морской ерш (скорпена)	—	165,0	—
Морской черт	—	185,6	—
Морская минога	—	139,3	—
Карп (самцы)	92,9	—	—
Карп (самки)	78,5	—	—
Стерлядь	50—70	—	80—248

В крови морских рыб как хрящевых, так и костистых, содержится больше ионов, чем в крови пресноводных рыб. Эта разница вызвана прежде всего различиями в концентрации NaCl. И Na, и Cl в крови находятся главным образом в ионной форме.

Осмотическое давление крови — один из важнейших факторов внутренней среды. Кровь оказывает влияние на все клетки тела. Водный обмен клеток зависит прежде всего от градиента осмотического давления внутри клеток и крови.

Осмотическим давлением раствора называют то давление, которое может произвести данный раствор, если он будет отделен от чистого растворителя полупроницаемой мембраной (перегородкой).

Каждая клетка имеет полупроницаемую оболочку. В отличие от газового давления, когда молекулы газа непосредственно в силу собственного движения оказывают давление на стенки сосуда, в котором находится газ, осмотическое давление раствора имеет свое физическое выражение только тогда, когда этот раствор отделен полупроницаемой мембраной от чистого растворителя. Если нет такой перегородки, то и нет осмотического давления, хотя бы два соприкасающихся раствора имели разные концентрации. В последнем случае будет происходить смешивание растворов благодаря диффузионному процессу.

Величина осмотического давления зависит от концентрации растворенных веществ и от температуры.

Осмотическое давление зависит не только от концентрации ионов и молекул, но вообще от концентрации всех частиц.

Благден установил, что понижение температуры замерзания раствора зависит от его концентрации. Несколько позднее Рауль установил, что понижение температуры не зависит от природы растворенного вещества, а зависит исключительно только от числа растворенных частиц.

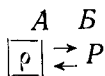
Если в воде растворить один моль вещества, неэлектролита, то такой раствор будет замерзать при температуре на $1,85^\circ$ ниже точки замерзания чистой воды. Такое понижение температуры называют молярной депрессией (E). 1 *m* вещества в растворе производит осмотическое давление в 22,4 *атм.*, т. е. такое же давление, какое 1 *m* этого вещества произведет на стенки сосуда, если будет находиться в газообразном состоянии. Мы можем вычислить осмотическое давление любого раствора (P), если будем знать его понижение температуры замерзания (Δ°) по следующей формуле:

$$P = \frac{\Delta^\circ}{1,85} 22,4 \text{ атм.} \quad (3)$$

Криоскопической методикой (определение понижения температуры замерзания) — макро- или микрометод — пользуются в большинстве случаев для определения осмотического давления (о методике см. Веселов, 1959).

Большинство исследователей выражают величины определений просто в градусах по Цельсию, не производя вычислений.

Осмотические взаимоотношения между клеткой и кровью или между форменным элементом крови (например, эритроцитом) и плазмой можно выразить следующей схемой.



Эритроцит или клетка (A) имеет какое-то свое осмотическое давление ρ . Эритроцит окружен плазмой крови (B), которая имеет осмотическое давление P . Возможны три случая. Что будет происходить при этом с эритроцитом, попробуем выразить в табл. 37.

Как видно из табл. 37, изменяя осмотическое давление крови, мы нарушаем водный обмен клеток и форменных элементов крови. Осмотическое давление крови рыб в свою очередь зависит от осмотического давления внешней среды и от обмена веществ рыбы.

Рассмотрим конкретные данные, характеризующие осмотические свойства крови рыб. В табл. 38 приведены величины понижения температуры замерзания крови (Δ°).

Сопоставляя величины депрессии разных рыб с их образом жизни,

Схема связи осмотического давления и водного обмена

Внутреннее осмотическое давление	Внешнее осмотическое давление	Водный обмен эритроцита	Внешняя среда по отношению к внутренней
$p > P$		вода входит в эритроцит и он набухает	гипотонична
$p = P$		равновесие	изотонична
$p < P$		вода выходит из эритроцита и он сморщивается	гипертонична

можно видеть, что морские рыбы имеют большую депрессию, чем пресноводные, а хрящевые рыбы большую, чем костистые. Это особенно наглядно демонстрирует табл. 39, в которой обобщены все имеющиеся данные о депрессии крови рыб.

В табл. 38 и 39 приведены также данные о размахе колебаний депрессии крови. Это указывает на то, что осмотическое давление крови рыб изменяется. Эти изменения — результат изменения физиологического состояния рыбы (обмена веществ) и осмотического давления внешней среды. Кроме этого основного условия изменения в указанные таблицы вошли ошибки определений. Разные авторы, определяя депрессию у одного и того же вида, дают разные величины. Эта разница в одних случаях реальна и отражает естественный процесс в организме, в других она нереальна и находится в пределах ошибки опыта. Распознать это по литературным данным не всегда возможно, поэтому следует только иметь это в виду и не придавать абсолютного значения величинам, характеризующим депрессию.

Однако, даже учитывая указанные погрешности эксперимента, все же удается разделить рыб на группы и для каждой группы величина депрессии будет характеризовать приблизительно всю группу (табл. 39).

Почти у всех рыб, за исключением морских костистых, депрессия крови больше, чем депрессия внешней среды. У морских костистых рыб депрессия крови меньше, чем депрессия внешней среды.

Сопоставляя эти факты с направлением водного обмена (схематически выраженного в табл. 37), мы должны сделать вывод, что все рыбы обладают такими физиологическими приспособлениями, которые позволяют им освобождаться от избытка воды (морские хрящевые и все пресноводные рыбы) или, наоборот, удерживать воду в организме и постоянно ее пополнять (морские костистые).

Благодаря этим приспособлениям рыбы сохраняют осмотическое постоянство внутренней среды и тем самым обеспечивают элементарные условия жизни клеток.

Однако осмотическое постоянство крови нельзя рассматривать как абсолютное постоянство. Осмотическое давление крови в некоторых пределах может изменяться без вреда для организма, и только при изменении за физиологически допустимые пределы рыба погибает.

Так, например, Дэкин (Dakin, 1935) нашел, что у морской камбалы депрессия крови изменяется с изменением депрессии внешней среды, когда камбала передвигается от Кильской бухты до Гельгольанда или обратно (табл. 40).

Понижение температуры замерзания (Δ°) крови рыб (в основном по Г. Н. Калашникову)

Виды рыб	Депрессия (Δ°)	
	средняя	размах колебаний
1	2	3
Морские рыбы		
Пикша	0,75	0,72—0,75
Треска балтийская	0,77	0,64—0,86
Сайда	0,69	0,67—0,71
Мерланг	0,86	—
Мольва (морская щука)	0,73	0,72—0,75
Мольва	0,72	0,69—0,74
Морской налим трехусый	0,70	0,61—0,71
<i>Hypoglossus hypoglossus</i>	0,67	—
Камбала морская	0,70	0,70—0,73
Камбала речная	0,77	0,68—0,85
Микростома (из лососевых)	0,71	—
<i>Scophthalmus rhombus</i>	0,71	—
Бычок колючий (<i>Miioxocephalus scorpius</i>)	0,73	0,72—0,7
Бычок (<i>M. ostodecimspinosus</i>)	0,82	—
Марулька норвежская	0,77	—
Скорпена (морской ерш)	0,71	—
Угорь морской	0,92	0,70—1,12
Морской черт	0,73	0,62—0,86
Скумбрия	0,73	0,62—0,86
Губан (<i>Labrus berggylta</i>)	0,70	0,69—0,71
Губан (<i>L. mixtus</i>)	0,70	0,68—0,71
Губан-павлин	0,75	0,74—0,76
Лавраки (из морских окуней)	0,72	—
<i>Serna gigas</i>	1,03	—
Хиана	1,04	—
Зубан	1,02	—
Карась морской	0,80	0,78—0,81
Тригла (морской петух)	0,67	—
Зубатка полосатая	0,70	0,67—0,77
Менек (из налимов)	0,68	—
Мантурус	0,68	—
Круглопер	0,66	—
Акула колючая	2,10	—
» кунья	2,26	2,16—2,36
» гладкая	2,36	—
» собачья	2,33	—
<i>Scyliorhinus stellaris</i>	2,37	2,31—2,44
Акула чешуйчатая	2,13	—
Скат электрический	2,31	—
Скат хвостокол	2,39	2,39—2,40
Скат (<i>Raja circularis</i>)	2,10	—
Скат (<i>R. eglanteria</i>)	1,92	—
Скат (<i>R. strobiliformis</i>)	1,93	—
Проходные рыбы		
а) исследованные в море		
Угорь американский	0,82	—
Кумжа	0,79	—
Северюга	0,64	0,62—0,69
Шип	0,62	—
Осетр	0,76	—
Белуга	0,67	—

Виды рыб	Депрессия (Δ°)	
	средняя	размах колебаний
1	2	3
б) исследованные в реке		
Северяга	0,44	—
Осетр русский	0,54	—
Осетр немецкий	0,76	—
Угорь обыкновенный	0,60	0,56—0,69
Угорь американский	0,63	—
Кумжа	0,62	0,58—0,67
Семга	0,48	0,45—0,51
Пузанок	0,70	0,68—0,72
Пресноводные рыбы		
Налим	0,48	0,45—0,51
Усач	0,49	0,48—0,50
Голавль	0,45	—
Красноперка	0,53	0,52—0,53
Плотва	0,56	—
Карп	0,42	0,12—0,69
Лещ	0,50	—
Линь	0,49	0,18—0,65
Эритринус (из харациновых)	0,58	—
Окунь	0,51	—
Щука	0,52	—
Сиг обыкновенный	0,55	0,45—0,65
Форель ручьевая	0,52	0,46—0,57
Форель озерная	0,60	0,58—0,62
Голец обыкновенный	0,62	0,59—0,63
<i>Dasiatis uarnax</i>	1,02	—
<i>Carcharchinus melanopterus</i>	0,90	—
Пила-рыба	0,98	—

Примечание. Средние данные вычислены не совсем правильно. Они взяты из работ разных авторов, которые не указывают, из какого числа определений они получили средние, и из этих средних вновь полученные средние. Но допущенная ошибка невелика.

Таблица 39
Величина депрессии (Δ°) в крови для крупных групп рыб

Группы рыб	Депрессия— Δ°		Среда рыб (депрессия— Δ°)	Среднее осмотическое давление в атмосферах	
	средняя	размах колебаний		кровь	внешняя среда
Хрящевые					
Морские	2,20	1,92—2,39	1,90—2,30	26,6	24,8
Пресноводные	0,97	0,90—1,2	0,02—0,03	11,8	0,3
Костистые					
Морские	0,73	0,67—0,91	1,90—2,30	8,8	24,8
Пресноводные	0,52	0,42—0,60	0,02—0,03	6,3	0,3

Таблица 40

Изменение Δ° крови камбалы при изменении Δ° внешней среды

Район исследований	Кильская бухта	Балтийское море	Каттегат	Гельголанд
Кровь	0,665	0,719	0,730	0,787
Морская вода	1,090	1,300	1,600	1,900

При изменении депрессии внешней среды на $0,8^\circ$ (на 73%) депрессия крови изменилась на $0,23^\circ$ (на 35%). Грин наблюдал такие же изменения для семги, а затем другими исследователями были получены аналогичные данные для трески, угря, севрюги, сельди и других рыб (табл. 41).

Таблица 41

Изменение Δ° внешней среды в крови рыб

Виды рыб	Кровь			Внешняя среда			Примечание
	от	до	в %	от	до	в %	
Лосось (тихоокеанский)	0,76	0,67	-12	2,1	0,03	-98	у слабого лосося уменьшение Δ° крови было на 37% в устье реки
Семга	0,76	0,63	-17	1,95	0,02	-99	
Севрюга (курильская)	0,64	0,49	-23	0,74	0,02	-97	
Треска	0,73	0,76	+ 4	1,2	1,9	+58	
Каспийский пузанок	0,79	0,67	-15	0,121	0,02	-83	
Угорь	0,59	0,69	+16	0,02	1,9	+9400	

Как видно из табл. 41, при громадном изменении осмотического давления внешней среды осмотическое давление крови изменяется значительно слабее. У таких проходных рыб, как тихоокеанский лосось и семга, при переходе их из моря в пресную воду на места нареста депрессия внешней среды изменяется на 98—99%, а депрессия крови изменяется только на 12—17%. Аналогичное изменение наблюдается у каспийского пузанка. У трески, которая не входит в пресную воду, депрессия крови изменяется на 4% при изменении депрессии внешней среды на 58%.

Эти данные убедительно доказывают существование физиологических приспособлений у рыб для поддержания относительно постоянного осмотического давления крови при меняющемся осмотическом давлении внешней среды.

Величина физиологически допустимых изменений осмотического давления крови у разных рыб разная. В этом отношении особенно интересны проходные рыбы, так как у них клетки тела могут нормально работать при значительно большем диапазоне изменений осмотического давления крови, чем клетки тела непроходных рыб.

Например, Скот помещал акул (*Mustelus canis*) в морскую воду с $\Delta = 2,6^\circ$. При увеличении депрессии крови на 13—15% (предел увеличения) они гибли через 2—3 часа. В пресной воде они также погибали через 2—3 часа, когда депрессия крови их уменьшалась на 27% (предел уменьшения).

У погибающих рыб наблюдается сморщивание эритроцитов (в первом случае) или гемолиз их (во втором). Сопоставляя костистых рыб и сельхий, можно сказать, что первые обладают более совершенным физиологическим приспособлением переносить изменения осмотического давления крови, чем последние. Например, морской угорь долгое время живет после переноса его из морской воды в воду, содержащую только $\frac{1}{10}$ морской воды. Причем депрессия крови почти не меняется.

По словам Шмидта и Нильсена, лосось при переносе его из морской воды в пресную сперва понижает депрессию крови, но уже через несколько часов опять повышает ее до нормы. Так же ведет себя и колюшка.

Интересные наблюдения провел Дрильон над карпом (не мигрирующая рыба) и угрем (мигрирующая). Если карпа перенести из пресной воды в солоноватую или морскую, то у него увеличивается количество солей в крови и мышцах. Причем увеличивается содержание отдельных катионов. Но у угря после перехода его из пресной воды в морскую сперва также наблюдается повышение содержания катионов в крови и мышцах, а затем происходит выравнивание (нормализация) и через некоторое время в мускулатуре угрей, находящихся в море, содержится столько же К, Na, Са и воды, сколько в мускулатуре угрей, находящихся в пресной воде.

В этом явлении мы видим проявление физиологических особенностей проходных и непроходных рыб. Чтобы рыба могла свободно переходить из среды с одним осмотическим давлением в среду с резко отличным осмотическим давлением, она должна иметь такие физиологические приспособления, которые бы позволили ей, с одной стороны, смягчить возникающие резкие изменения, а с другой — перенести без нарушения физиологических функций изменения депрессии крови.

Окислительно-восстановительный потенциал (Еh) и концентрация ионов водорода (рН) крови. Концентрация водородных ионов крови является очень важным показателем. Важность этого показателя определяется прежде всего тем, что белковые тела как амфолиты могут в зависимости от рН по-разному диссоциировать и выступают как катионы или анионы или как недиссоциированные молекулы.

рН крови рыб не является очень устойчивым показателем и колеблется в значительно больших пределах, чем в крови высших позвоночных. Однако и у рыб этот предел изменений рН не превышает 1—1,5 рН, т. е. концентрация ионов водорода изменяется в 10—31 раз.

А. Т. Пожитков определил рН у некоторых пресноводных рыб (табл. 42).

рН крови рыб меняется не только от рН внешней среды, но и от внутреннего состояния рыбы, от сезона года и ряда других причин. Например, Кокубо отмечал, что рН крови у карпа изменяется в пределах 7,2—7,7, Холл и Грей отметили для *Stenotomus chrysops* колебания рН от 6,6 до 7,53. У голодающих японских угрей, по наблюдениям Кавамото, рН колеблется только от 7,58 до 7,7.

При определении рН в крови необходимо учитывать возможность потери свободной CO_2 , вследствие чего может произойти подщелачивание крови, т. е. увеличение рН.

Таблица 42

рН крови пресноводных рыб
(средние величины)

Виды рыб	рН
Щука	7,61
Окунь	7,63
Ерш	7,70
Пескарь	7,70
Плотва	7,71
Головль	7,71
Линь	7,60
Карась	7,60
Карп зеркальный	7,60
Вьюн	7,56
Стерлядь	7,52

Примечание. Указанные в табл. 42 величины, будучи средними, дают только приближенное представление о рН.

кровь с хингидроном. После этого нижний конец сосудика опускают в промежуточный раствор KCl концентрационной цепи и определяют рН, как принято при электрометрических измерениях.

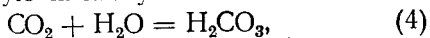
Определяя рН крови рыб таким способом, мы получили, что рН в крови стерляди колеблется в пределах 7,26—8,26; у окуня — 7,25—7,95; у карпа — 7,42—7,85; у пескаря — 1,30—1,67.

А. Т. Пожитков определял рН крови у двухлетних зеркальных карпов (вес 450—500 г) при рН воды 5,4—5,6. Оказалось, что при содержании карпов в продолжение 40 дней в такой подкисленной воде при температуре 16—19° рН крови у них менялось лишь в пределах 7,59—7,62. В опыте Пожиткова колебания рН у карпа были меньшими, чем в опыте Кокубо.

Из приведенных данных видно, что рН крови изменяется и зависит как от внутренних, так и от внешних факторов. Однако наблюдающиеся изменения значительно меньше, чем изменения рН во внешней среде. Эти факты говорят о том, что в крови имеются регуляторы, которые смягчают резкие изменения рН или не дают ему сильно измениться.

Таковыми регуляторами являются прежде всего соли угольной и фосфорной кислоты, которые создают так называемую буферную систему крови, а также гемоглобин, находящийся в эритроцитах.

Углекислый газ, соединяясь с водой, дает угольную кислоту:



которая диссоциирует на ион водорода и ион бикарбоната: $\text{H}_2\text{CO}_3 \rightleftharpoons \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$. (5)

В специально сконструированном нами сосудике для определения рН в крови рыб этот момент учитывается (рис. 17).

На электрод берется хингидрон и осторожно вставляется в сосудик. Затем, открыв кран, подставляют к хвостовой артерии рыбы (хвост у рыбы отрезают) нижний конец сосудика. Если держать рыбу и электрод в таком положении, что голова и туловище рыбы немного приподняты, а сосудик наклонен горизонтально краном вверх, то кровь легко втекает в электрод без смешивания с воздухом и без значительной потери свободной CO_2 . Как только кровь заполнит все свободное пространство сосудика и начнет подходить к крану, кран закрывают, отнимают электрод от хвостовой артерии и осторожными поворачиваниями пробки с электродом перемешивают

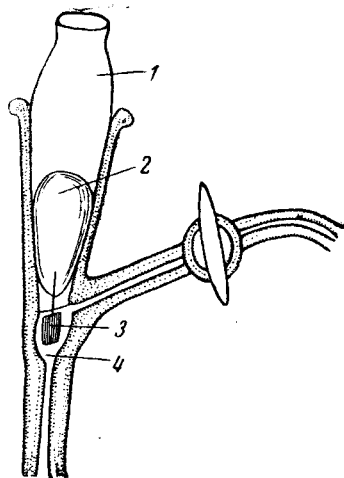


Рис. 17. Сосудик для взятия крови и определения Eh и рН: 1 — полая пришлифованная пробка; 2 — ртуть; 3 — электрод; 4 — камера — расширение для электрода в барометрической трубке (по Н. С. Строганову)

Эти реакции обратимы и взаимосвязаны. Если в жидкости одновременно находятся (как в действительности и бывает в крови) CO_2 , H_2CO_3 , HCO_3^- и ион HCO_3^- , связанный с натрием (NaHCO_3), то в момент равновесия мы можем установить следующую зависимость водородных ионов от этих компонентов:

$$[\text{H}^+] = K \frac{[\text{CO}_2]}{[\text{NaHCO}_3]} \quad (6)$$

В общих словах указанную зависимость можно выразить так: концентрация водородных ионов крови определяется соотношением кислоты и соли.

Из формулы 5 видно, что при увеличении кислот в крови происходит образование CO_2 , которая выделяется из крови через жабры и кожу, что в конечном итоге приводит к уменьшению кислотности крови (смягчение резкого изменения). При увеличении щелочности происходит связывание CO_2 в бикарбонат и карбонат, что в конечном итоге также приводит к смягчению резкого изменения рН. Иными словами, количество свободных ионов водорода в первом случае и гидроксильных во втором не увеличивается до таких размеров, как они могли бы увеличиться, если бы не было системы бикарбонат — углекислота. Аналогичным образом действуют фосфаты (первичный и вторичный фосфат).

Такие системы называются буферными. Степень буферности (ρ) определяется величиной смещения рН при прибавлении к ней определенного количества (B) кислоты или щелочи. Эта зависимость определяется формулой:

$$\rho = \frac{dB}{d\text{pH}} \quad (7)$$

Чем меньше изменяется рН системы, тем сильнее выражены ее буферные свойства.

При попадании в кровь водородных или гидроксильных ионов в результате нормального процесса обмена веществ или в результате воздействия внешней среды (с повышенной концентрацией водородных или гидроксильных ионов), или в результате патологии в первую очередь эти ионы вступают во взаимодействие с буферной системой. Благодаря этому регулирование рН крови осуществляется прежде всего чисто физико-химическим путем за счет буферных свойств крови. Если же поступление в кровь H^+ или OH^- продолжается с возрастающей силой и физико-химическим путем не удается нормализовать рН крови, тогда в регуляцию вступает гемоглобин и белки плазмы крови. Они как амфолиты реагируют на изменения рН, связывая или отдавая H^+ или OH^- .

Указанные процессы происходят в крови без участия по существу других тканей организма. Если же эти процессы не в состоянии нормализовать рН крови, то тогда вступают физиологические регуляторы организма и белки клеток. Итак, кровь принимает «первый удар» и сама прежде всего нормализует рН, не перекладывая выполнение этой функции на более сложные и громоздкие физиологические приспособления организма.

В крови имеются вещества, которые при реакции с другими веществами отдают или воспринимают электроны. Первые называют донорами электронов, вторые — акцепторами электронов.

Так как в кровь постоянно поступают новые вещества из пищеварительного тракта и от клеток разных органов, а из крови часть ве-

ществ уходит к работающим органам и к органам выделения, то в ней происходит постоянное перемещение веществ с перескоком электронов. Однако в каждом организме устанавливается определенный уровень этих перемещений, соответствующий определенному физиологическому состоянию организма.

Окислительные ферменты в организме влияют на скорость биохимических реакций, но направление их определяется термодинамическими условиями. Последнее зависит от соотношения окислительно-восстановительных потенциалов реагирующих веществ. Вещество с большим окислительно-восстановительным потенциалом будет окислять вещество с меньшим потенциалом. Если в такой среде, как кровь, будет преобладать какое-то постоянное значение окислительно-восстановительного потенциала, то вещества с меньшим потенциалом будут только окисляться, а вещества с большим потенциалом только восстанавливаться. Вот почему так важен окислительно-восстановительный потенциал для биохимических процессов в организме.

Если имеются два вещества, обратимо переходящие в окисленную и в восстановленную форму, то они образуют окислительно-восстановительную систему.

Окислительно-восстановительный потенциал такой системы (E_h) определяется отношением концентраций веществ, находящихся в окисленной форме (ox), к концентрациям веществ, находящихся в восстановленной форме (red).

Количественно эти соотношения могут быть выражены формулой:

$$E_h = \frac{RT}{nF} \ln \frac{[ox]}{[red]} + E_0. \quad (8)$$

При лабораторной работе в эту формулу подставляют известные значения: газовую постоянную, выраженную в электрических единицах ($R=8,3155$), количество электричества в кулонах ($F=96500$) и абсолютную температуру ($T=291^\circ$ для 18°). После перевода натурального логарифма в десятичный получают:

$$E_h = E_0 + \frac{0,0577}{n} \lg \frac{[ox]}{[red]}. \quad (9)$$

Если в рассматриваемой системе соотношение концентраций окисленной формы будет равно концентрациям восстановленной, то $E_h = E_0$.

Величина E_0 («нормальный потенциал») остается постоянной при постоянной величине рН и является характерной величиной для каждой окислительно-восстановительной системы.

При подкислении среды (крови) происходит увеличение E_0 , при подщелачивании — уменьшение.

В процессе биологического окисления участвуют многие вещества, поэтому точно указать вещества или системы, которые определяют E_h крови, не всегда возможно.

В процессе обмена веществ в кровь поступают вещества как в окисленной, так и в восстановленной форме. E_h крови будет определяться отношением суммы всех окисленных веществ к сумме всех восстановленных.

С физиологической точки зрения важно знать уровень электронного напряжения в крови, ее окислительно-восстановительный потенциал, чтобы судить об уровне окислительных процессов в организме и о тех сдвигах, которые происходят под влиянием внешней среды и в результате нормального изменения физиологического состояния организма рыбы.

Исследования в этих направлениях показывают, что разные рыбы в нормальных условиях имеют разную величину E_h крови. Причем у каждой рыбы происходят изменения E_h в определенных границах. В патологических условиях или при сильных изменениях физиологического состояния организма E_h значительно изменяется численно и, кроме того, становится менее устойчивым во время его определения (меньшая забуференность).

А. Т. Пожитков исследовал ряд речных и прудовых рыб и определил у них E_h крови (табл. 43).

Таблица 43

Окислительно-восстановительный потенциал (E_h) в крови рыб

Виды рыб	Окислительно-восстановительный потенциал в mV	
	среднее	размах колебаний
Щука, окунь, стерлядь, ерш	223	218—228
Пескарь, плотва, голавль	210	207—213
Линь, карп зеркальный, карась	189	184—198
Вьюн	172	167—177

Как видно из табл. 43, рыбы, имеющие более высокий E_h (щука, окунь, стерлядь, ерш, пескарь, голавль, плотва), являются более подвижными, более аэрофильными, чем рыбы, имеющие меньшую величину E_h (линь, карась, карп, вьюн). Вьюн живет в среде, которая отличается значительными колебаниями в содержании кислорода, растворенного в воде. Часты случаи, когда концентрация кислорода падает до весьма малых величин при одновременном увеличении концентрации свободной углекислоты в воде. И в таких условиях вьюн все же продолжает существовать.

Рыбы первой и второй группы, живущие в среде с большим содержанием кислорода, являются аэрофильными и при снижении кислорода, растворенного в воде, на 50—70%, часто погибают.

При воздействии на рыб (карася) такого вещества, как аммиак, у них происходит значительное снижение E_h крови. Так, например, нами было найдено, что у карася под влиянием аммиака окислительно-восстановительный потенциал снизился через 14 дней от 190 mV до 30 mV (Строганов и Пожитков, 1941). Такое снижение E_h крови, конечно, сильно меняет условия жизни клеток, нарушает порядок биохимических процессов, что приводит к гибели карасей.

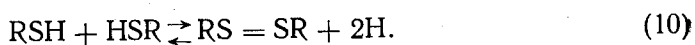
E_h крови рыб меняется при изменении физиологического состояния их. Нами было найдено, что E_h у самцов стерляди равняется 140—295 mV , а у самок — 118—260 mV , причем E_h меняется с возрастом и половой активностью. Очень сильно снижается E_h крови у стерлядей, перемещенных из рек в пруды или бассейны. Так, например, E_h крови у стерлядей снижается от 235 mV до 112 mV , если их продержать 2—3 месяца в бассейне или пруде.

Клетки тела рыбы содержат разные окислительно-восстановительные системы. Кровь вследствие этого не может остаться строго постоянной в этом отношении. Получается взаимное влияние электронного напряжения в крови на электронное напряжение в клетках. Нарушение нормального процесса в каком-либо органе или в системе органов обязательно передается на другие органы, на их электронное напряжение.

Изменение электронного напряжения меняет биохимические процессы в клетках. Степень их изменения и направление изменения, если они выходят за пределы нормы, приводят к патологии и даже к смерти.

В клетках содержатся как резко электроотрицательные вещества (сахара, пуриновые основания, глутатион, цистеин), так и электроположительные оксидазы Варбурга, кислород, цитохромы (А, В, С). Кроме указанных групп имеется много веществ, обладающих промежуточными свойствами, которые образуют ряд постепенных переходов. Эти вещества, дающие обратимые окислительно-восстановительные системы в клетках, играют огромную роль в их жизнедеятельности. Благодаря им обеспечиваются постепенные переходы с одного уровня на другой, обеспечивается обратимый ход окисления на каждом его этапе, что дает возможность клеткам наиболее экономно использовать освобождающуюся при окислении химическую энергию.

Взять хотя бы сульфгидрильные соединения, которые относятся к сильно электроотрицательным системам (например, цистин и цистеин). Цистеин — аминокислота, содержащая сульфгидрильную группу (SH). При окислении его водород соединяется с кислородом или каким-либо другим акцептором водорода, а две молекулы цистеина, соединяясь своими атомами серы, дают цистин:



Указанная система играет большую роль при мышечном сокращении. Направление процесса определяется электронным напряжением среды, в которой находится данная система.

Большое биологическое значение имеют сильные восстановители — сахара. Сахара не проявляют свои восстановительные свойства в кислой среде, но при увеличении рН среды от 6 до 9 их восстановительная способность сильно возрастает. В табл. 44 даны нормальные окислительно-восстановительные потенциалы некоторых биологических окислительно-восстановительных систем (концентрации в окисленной и в восстановленной форме равны).

Таблица 44

Нормальные окислительно-восстановительные потенциалы

Окислительно-восстановительная система	Eh	pH.
Цитохром А	+290	7,4
Цитохром В	- 40	7,4
Цитохром С	+262	5,0—8,0
Аскорбиновая кислота	+136	4,6
Рибофлавин	-208	7,0
Ксантин—мочевая кислота	-361	7,0
Цистеин—цистин	-227	7,2
Глутатион	-233	7,2

Перескок электронов с одного вещества на другое зависит от концентрации водородных ионов. Сами водородные ионы являются окисленной формой атомарного водорода.

Чтобы лучше охарактеризовать жидкую среду в отношении ее окислительно-восстановительных свойств, Кларк предложил формулу, объединяющую Eh и рН среды.

$$rH = \frac{Eh}{0,029} + 2pH. \quad (11)$$

Величина π — отрицательный логарифм концентрации молекулярного водорода. Значение π не получило широкого применения среди физиологов и физико-химиков, однако на целесообразность ее применения для характеристики окислительно-восстановительных свойств среды указывали некоторые микробиологи.

Регуляция осмотического давления крови

Ранее указывалось, что минеральный состав крови и величина ее депрессии отличаются от таковых окружающей среды. У сельхих величина депрессии крови очень мало превышает депрессию окружающей морской воды (почти равна). Однако в отношении общего минерального состава крови и особенно качественного (ионного) состава кровь сельхих сильно отличается от ионного состава среды. Что касается морских костистых и всех пресноводных рыб эта разница еще резче выражена в отношении качественного состава минеральных солей крови, ее величины депрессии по сравнению с таковыми показателями внешней среды.

Существует определенное неравновесное состояние между внутренней средой (кровь и лимфа) рыбы и внешней средой. Это состояние специфично и выражается у различных видов по-разному. Оно наиболее сильно зависит от: 1) систематического положения (хрящевые, костистые), 2) места обитания (морские, пресноводные), 3) физиологического состояния (пол, возраст). Сохранение специфики физиологических процессов обеспечивается поддержанием определенных условий жизни клеток, что достигается в первую очередь сохранением определенных свойств внутренней среды.

На сохранение постоянства внутренней среды в известных пределах организм тратит энергию, следовательно, этот процесс стоит в прямой связи с обменом веществ. Кроме того, чтобы это осуществить, организм должен обладать определенными морфологическими структурами и физиологическими возможностями.

Вскрытие морфологических, физиологических и биохимических приспособлений организма к изменяющимся условиям внешней среды показало, что существует единство организма и условий его существования. У рыб оно выражено очень резко и изучено с достаточной полнотой.

Прежде чем рассматривать разные приспособления у рыб для поддержания постоянства внутренней среды, рассмотрим вопрос о тех веществах, которые вызывают осмотическое давление. Ранее указывалось, что осмотическое давление определяется только числом частиц, находящихся в растворителе.

Если взять кровь морских костистых рыб, то цельная кровь имеет, например, депрессию $0,765^\circ$. Из этой величины на долю солей приходится 93% ($\Delta^\circ = -0,710$), на долю органических веществ — 7% ($\Delta^\circ = -0,055$) от общего осмотического давления. На основе указанного соотношения можно сказать, что осмотическое давление крови этих рыб (а такое же приблизительно отношение наблюдается и у пресноводных) обусловлено солями и прежде всего хлористым натрием.

По Штоделеру и Фрериху, содержание NaCl в крови морских хрящевых рыб (акулы, скаты) равняется 1,42—1,77%. Для того чтобы была изотония крови с морской водой, необходимо было бы иметь в крови не меньше 3% NaCl. Следовательно, NaCl вызывает приблизительно только 50% осмотического давления крови, а 50% вызывается какими-то другими веществами.

Ботаници определял величину депрессии и электропроводности у сельхей. Так как соли в крови находятся в диссоциированном состоянии, то электропроводность может дать представление о величине ионов, о количестве солей, а величина депрессии — о количестве осмотически активных веществ (табл. 45).

Таблица 45
Электропроводность и депрессия крови

Среда	Депрессия (Δ°)	Электропроводность ($K_{18} \cdot 10^{-4}$)
Кровь сельхей	-2,255	253
Морская вода	-2,249	547

Сравнивая указанные величины для морской воды и крови, можно видеть, что соли в крови дают примерно 46% осмотического давления, а 54% вызывается другими веществами неэлектролитного характера. У хрящевых рыб повышенное осмотическое давление крови вы-

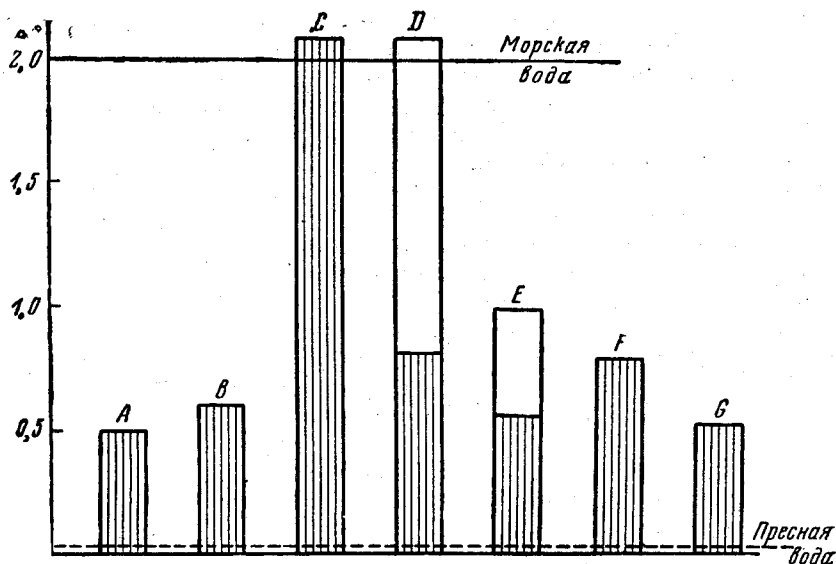


Рис. 18. Понижение точки замерзания (Δ°) крови рыб и круглоротых по сравнению с водой. Заштрихованная часть столбика означает величину депрессии за счет солей, а незаштрихованная — за счет мочевины, триметиламиноксида и др.

A — минога в пресной воде; B — минога в морской воде; C — миксина; D — морские элазобранхии; E — пресноводные элазобранхии; F — морские костистые; G — пресноводные костистые (по Е. С. Блейку)

звано не только солями, но и веществами неэлектролитного характера, а у костистых рыб — почти целиком солями.

На рис. 18 приводятся соотношения величин точек замерзания (депрессии) внешней среды и крови у разных рыб и круглоротых.

Количество осмотически активных солей в крови почти у всех рыб примерно одинаковое. У хрящевых же рыб к этой величине добавляю-

ся еще вещества неэлектролитной природы, которые и повышают общее осмотическое давление крови.

Уже в 1858 г. Штеделер, затем в 1905 г. Баглиони вскрыли причину повышенного осмотического давления крови у сельхих: в крови их найдено большое количество мочевины (до 2—3%).

Интересно, что у сельхих изменение внешнего осмотического давления действует как раздражитель на белковый обмен веществ, на количество вырабатываемой мочевины. Следовательно, белковый обмен у них быстро «реагирует» на осмотический градиент.

На примере сельхих видно, что хотя осмотическое давление крови у них обычно немного выше осмотического давления морской воды, мы не наблюдаем у них изоионии крови и морской воды, как у морских беспозвоночных.

Чтобы поддержать в течение длительного времени постоянный градиент в отношении состава и концентраций солей и мочевины между внутренней и внешней средой, поверхность тела рыб обладает свойствами полупроницаемости для мочевины и солей.

С физиологической стороны интересно, что мочевина легко проникает в клетки сельхих и тем самым не создает осмотического градиента между кровью и клетками тела, а также эритроцитами. Здесь существует солевой градиент, который очень близок к солевому градиенту костистых рыб. Но по отношению к морской воде мочевина в крови выступает как осмотически активное вещество, препятствующее выходу воды из тела сельхих. Благодаря этому мочевина участвует лишь в водном обмене сельхих и способствует сохранению постоянства осмотического равновесия между кровью и морской водой.

Такой двойственный характер мочевины в отношении осморегуляции определяется разной проницаемостью для нее покровов тела и внутренних тканей.

В эволюционном ряду развития животных можно наблюдать, что морские низшие позвоночные уже приобрели независимую внутреннюю среду, которая по своим химическим свойствам значительно отличается от морской воды. По осмотическому же давлению, почти равному морской воде, они похожи на беспозвоночных.

У беспозвоночных, как правило, существует полная изоиония и изосмотия. У первых же позвоночных появились приспособления, позволяющие им сохранить независимым, вернее, мало меняющимся, ионный состав крови при изменениях такового в морской воде, но эти приспособления еще не позволяют иметь свое независимое осмотическое давление крови. Однако такой способ эмансипации внутренней среды от внешней, какой выработался у сельхих за счет задержки продуктов обмена, явился достаточно совершенным для жизни в соленой воде.

Количество мочевины в крови рыб разное. Больше всего ее содержится в крови сельхих (табл. 46). Среди подтипа позвоночных хрящевые рыбы и миксины содержат наибольшее количество мочевины. У более высокостоящих позвоночных количество мочевины в крови значительно меньше.

Шеван (Shewan, 1951) указал, что у морских хрящевых (акулы и скаты) количество мочевины в крови и мышцах достигает 1,5—2,8%, у пресноводных (*Pristis microdon*) — около 0,65%, а у костистых рыб всего только 0,0005—0,003%.

Большой физиологический интерес представляет тот факт, что мочевина, являющаяся ядом для клеток многих животных, не является таковым для клеток хрящевых рыб и особенно морских. Физиологиче-

Таблица 46

Количество мочевины в крови рыб

Виды рыб	Мочевина в %
Морские хрящевые	
Акулы	1,49—2,6
Скаты	1,25—2,14
Пресноводные хрящевые	
Пила-рыба	0,78
<i>Hyporophus sephen</i>	0,49
Костистые	
Морские костистые	0,02—0,03
Пресноводные костистые	0,02—0,03
Морские осетровые Каспия	0,02
Пресноводные осетровые (стерлядь)	0,02
Круглоротые	
Миксины	0,35
Миноги	0,02

ская уремия у хрящевых рыб — приспособление, необходимое для жизни.

Рассматривая величину осмотического давления крови у хрящевых рыб, количество солей и мочевины в ней, Макколум заметил, что одной мочевины недостаточно, чтобы покрыть недостающую величину осмотического давления в крови. Он рассчитал, что за счет солей в крови точка замерзания ее понижается до $-1,07^{\circ}$, за счет мочевины — до $-0,63^{\circ}$. Следовательно, в сумме мочевина и соли могут дать величину депрессии только $1,7^{\circ}$, а в действительности кровь имеет депрессию $2,035^{\circ}$. Макколум сделал вывод, что в крови хрящевых рыб должно существовать еще какое-то вещество неэлектролитного характера, на долю которого приходится величина депрессии крови в $0,333^{\circ}$.

Позднее, работами Гоппе-Зайлера, Грольмана, Графлина было открыто, что в крови хрящевых рыб такими веществами являются метилированные соединения и прежде всего триметиламиноксид (ТМО), которого в ней содержится около 25% от всех органических веществ.

Гоппе-Зайлер нашел, что в крови акул содержится 0,73% триметиламиноксида и 2,63% мочевины. Триметиламиноксид содержится также в мышцах акул (около 0,5%). Он плохо проникает через жабры и выделяется из организма исключительно с мочой.

Шеван (Shewan, 1951) отметил, что в мышцах у молодой чавычи, взятой из пресной воды, триметиламиноксид содержится в количестве 0—4,5 мг %, а из морской — 50—60 мг %. Для взрослых рыб Шеван приводит такие данные: у *Alosa* — 185 мг %, *Lota* — 116 мг %, *Salvelinus* и *Salmo* — 0—83 мг %. У морских рыб количество ТМО значительно больше. У круглоротых — 340 мг %, у элазмобранхий — 250—1430 мг % и у костистых — 25—460 мг %.

Якобсен (Jacobsen, 1947) нашел, что у атлантической сельди и шпрота количество триметиламиноксида изменяется в зависимости от времени года. В летнее время количество его достигает минимума, а в зимнее — максимума (рис. 19).

Можно, следовательно, констатировать, что: 1) морские хрящевые рыбы имеют в крови много мочевины и триметиламинооксида, вследствие чего осмотическое давление крови несколько превышает таковое внешней среды; солевой состав крови сильно отличается от солевого состава внешней среды; 2) морские костистые, хотя и имеют солевой состав крови, близкий к морской воде, но общее количество солей и осмотическое давление крови значительно меньше, чем морской воды; 3) солевой состав и осмотическое давление крови всех пресноводных рыб резко отличается от солевого состава и осмотического давления пресной воды. Кровь гипертонична.

Чтобы поддерживать относительно постоянство солевого состава и осмотического давления в крови, все рыбы должны иметь регуляторные механизмы. Рассмотрим их.

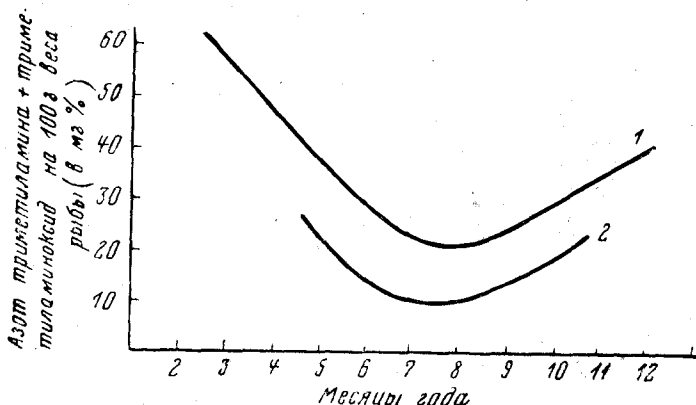


Рис. 19. Сезонные изменения количества триметиламинооксида+триметиламина у сельдей:

1—у *Clupea harengus*; 2—у *Clupea sprottus* (по Р. Якобсену)

Для поддержания водно-солевого баланса в организме и удаления продуктов белкового обмена из организма используются прежде всего почки, жабры и кожа. Кожа у исследованных рыб очень плохо проницаема для негазообразных веществ (вода, ионы солей, органические вещества). Так, например, 1 мл воды проходит через кожу в 1 см² поверхности при давлении в 1 атм у речной миноги 91 день, у золотой рыбки 158 дней и у угря около 5 лет (Black, 1957).

Жабры хорошо проницаемы для солей и разных веществ, имеющих сравнительно небольшие размеры молекул.

Почки — специализированный орган для выделения воды, продуктов обмена, солей и других веществ из крови организма во внешнюю среду. Они являются парными железистыми удлинёнными телами большей частью темно-красноватого цвета, располагающимися в спинной области тела под позвоночником и распространяющиеся почти до анальной области (рис. 20, 1). У осетровых и костистых рыб почки покрыты плавательным пузырем. Анатомическое устройство почек показано на рис. 20.

В ходе эволюционного развития рыб наблюдаются два основных механизма мочеотделения: секреторный и фильтрационный. К последнему еще добавляется абсорбция некоторых веществ из мочи обратно в кровь и тогда такой механизм может быть назван фильтрационно-реабсорбционным.

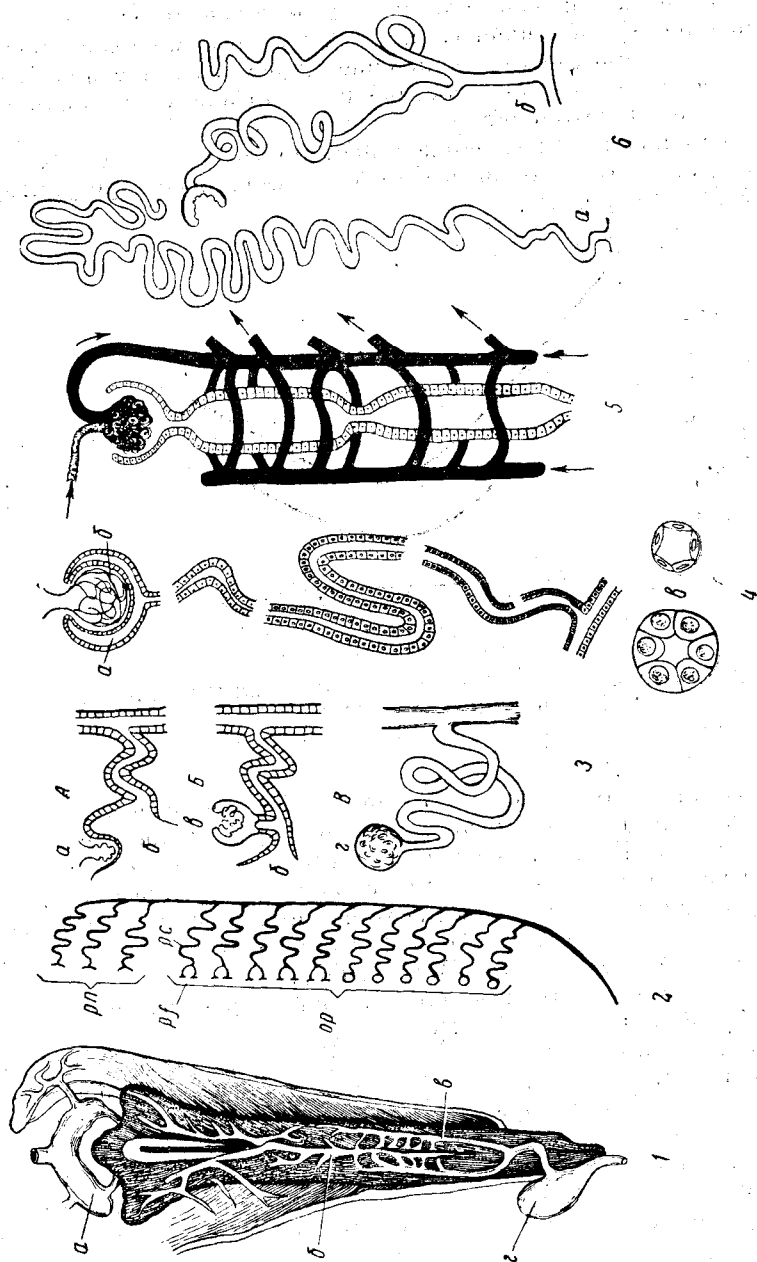


Рис. 20. Общий вид и строение почек рыб: 1—почки форели: а—верхняя полая вена; б—выносящие почечные вены; в—выносящие почечные вены; г—мочеточник; д—мочевой пузырь (по Е. К. Суворову); 2—схема строения почки: рп—пронефрос; ор—мезонефрос; рп—воронка; рс—канал (из Н. М. Кулагина); 3—схема почечных канальцев: А—предпочка с наружным клубочком (а); Б—предпочка, или первичная почка, с внутренним клубочком (а); В—первичная почка; б—нефростом; в и г—мальпигиево тельце (из И. И. Шмальгаузена); 4—схема строения почечного канальца у сельхей: а—боуменова капсула; б—клубочек; в—поперечные срезы из разных отделов канальца (из В. М. Шимкевича и И. И. Шмальгаузена); 5—схема притока и оттока крови к канальцу; стрелками указан поток крови (по Е. С. Блейку); б—клубочковые (а) и безклубочковые (б) канальцы

У круглоротых и рыб, как и у простейших позвоночных, почки устроены относительно просто и имеют особенности нефридиев червей (особенно у круглоротых). Однако рыбы, заселяя пресные и соленые воды, должны были выработать приспособления, которые наряду с освобождением организма от продуктов белкового обмена позволили бы регулировать водно-солевой баланс крови.

Наиболее просто по нефридиальному типу устроена почка у круглоротых (как и у кольчатых червей). Она состоит из канальцев, которые одним концом открываются воронкой (нефростом) в полость тела, а другим — в общий продольный выводящий наружу канал (рис. 20, 3а). Воронка выстлана мерцательным эпителием. Благодаря движению ресничек в нефростоме создается поток жидкости по направлению внутрь канальца. Около некоторых нефростомов имеются вздутия со сплетениями кровеносных сосудов внутри — клубок (*glomus*). Как воронка, так и клубок являются аппаратом фильтрации. Каналец имеет железистый характер и несет экскреторную функцию. Такое устройство почки называют предпочкой (*pronephros*). Наряду с такими канальцами в почке у круглоротых встречаются канальцы более сложно устроенные. Около воронки в стенке канальца образуется слепой шаровидный выступ — боуменова капсула, в который вдается сплетение кровеносных сосудов (рис. 20, 3б) в виде клубочка (*glomerulus*). Боуменова капсула вместе с клубочком называется мальпигиевой капсулой (тельце) (рис. 20, 4). Канальцы удлинены и более извиты.

У многих рыб почечные канальцы утратили воронки с мерцательными ресничками, сохранив мальпигиево тельце, и приобрели большую длину и извилистость самого канальца. Некоторые участки канальца приобрели функцию всасывания (рис. 20, 3в и 4). Такое устройство почки называют первичной почкой (*mesonephros*), или туловищной почкой. В зародышевом состоянии круглоротые и рыбы имеют предпочку, а у взрослых рыб уже развивается первичная почка.

У взрослых круглоротых имеется первичная почка и частично сохраняется предпочка.

Как видно, структурной единицей почки является воронка с мерцательными ресничками, мальпигиево тельце и извитой каналец, соединенный с общим протоком (мочеточником).

Морфологическая структура почек у рыб претерпела изменения в направлении большего обеспечения постоянства водно-солевого режима внутренней среды при изменяющемся осмотическом давлении во внешней среде.

У некоторых взрослых рыб (*Gobius*, *Cottus*, *Atherina*, *Blennius* и др.) сохраняется еще функционирующая предпочка (*pronephros*) с одним большим клубочком (*glomerulus*). У части морских рыб — около 25 видов (*Saccopharyngidae*; *Batrachidae*, *Syngnathidae* и др.) и у пресноводного *Mierophis boaja* совсем редуцировался клубочковый аппарат. Такая почка называется агломерулярной (безклубочковой). Мочевые канальцы тоже видоизменялись сообразно характеру внешней среды и способу осморегуляции. У хрящевых рыб появился специальный сегмент в мочевых канальцах, с помощью которого происходит всасывание мочевины из клубочкового филтратата, а у морских костистых в мочевых канальцах происходит всасывание воды.

Функцию почек в общем виде можно описать так. Вода от метаболических процессов и осмотически поглощенная попадает в кровяное русло. Из спинной аорты кровь течет по сегментальной артерии под давлением в клубочек (*glomerulus* — рис. 20, 4) и, проходя в сосудистом сплетении клубочка, теряет часть воды и некоторые растворенные

в ней вещества: сахар, мочевину, мочевую кислоту, креатин, креатинин, Cl , Na и др. Здесь происходит фильтрование. Этот безбелковый ультрафильтрат, или первичная моча, поступает в мочевой извилистый каналец, где происходит абсорбция нужных организму веществ — сахаров, фосфатов, хлоридов (а у хрящевых еще и мочевины) и обратный перевод их в кровь. К концу канальца идет жидкость, уже значительно обедненная растворенными веществами (конечная моча), и поступает в общий выводной проток (мочеточник). От клубочков кровь идет к кардинальной вене.

Воронка с помощью реснитчатого аппарата тоже пропускает безбелковый фильтрат из полости тела в мочевой каналец.

Устройство почек у рыб, особенно развитие клубочкового аппарата, говорит о приспособлении к жизни в пресной воде. Следовательно, такая почка является фильтрационно-реабсорбционной системой, отделяющей мочу гипотоническую по отношению к крови. Воронка, выстланная мерцательным эпителием, не приспособлена к фильтрации воды в такой степени, как клубочковый аппарат. У круглоротых имеются почки, включающие предпочку (признак примитивности) и первичную почку. У большинства костистых рыб имеется только первичная почка.

Круглоротые являются пойкилоосмотичными животными, так как осмотическое давление их крови за счет солей почти такое же, как осмотическое давление внешней среды. Робертсон (Robertson, 1954) указывает, что у миксины осмотическая концентрация крови определяется на 99,7% неорганическими ионами. У миксин (*Myxine* и *Polystotrema*) кровь сравнительно быстро становится изотоничной морской воде при изменении ее в пределах депрессии — $2,32^\circ$ — $1,85^\circ$.

У рыб осморегуляция и поддержание постоянства химического состава крови осуществляется разными способами (в зависимости от внешней среды), но, фигурально выражаясь, на базе пресноводной почки.

Пресноводные рыбы находятся в гипотонической среде, и поэтому вода постоянным потоком проникает в их тело через жабры, кожу и с пищей. Одновременно соли теряются через кожу, с мочой и с фекалиями. Избыточная вода удаляется почками, а соли реабсорбируются в почечных канальцах. Кроме этого, жабры абсорбируют соли из внешней среды.

Минимальные потери солей, наблюдающиеся у пресноводных рыб, компенсируются за счет поступления их с пищей и через жабры. Большая часть азотистых веществ (продуктов обмена) выделяется помимо почек (экстраренально).

Морские костистые рыбы живут в гипертонической среде, и поэтому они теряют воду через жабры, кожу, мочу, фекалии. Чтобы сохранить водно-солевой уровень в крови более низким, чем во вне, рыбы стали пить морскую воду с последующей утилизацией воды и выделением избыточных солей через жабры и кишечник. Одновременно эти рыбы уменьшили проницаемость кожи для воды и солей.

Местом возникновения древних рыб являлась пресная вода. У них произошла на основе нефридий, полученных от более древних предков, дальнейшая эволюция почки в сторону развития клубочкового аппарата, т. е. пресноводной почки, приспособленной к фильтрации значительных количеств воды. Часть рыб, оставшихся в пресной воде, сохранила такое устройство почек (все пресноводные костистые). Часть рыб перешла в морскую воду и с изменением солености внешней среды им пришлось несколько изменить и устройство почек. Так, например, хрящевые рыбы с переходом из пресной воды в соленую изменили функцию моче-

вого канальца в сторону абсорбции конечного продукта белкового обмена — мочевины из первичной мочи и передачи ее обратно в кровь. У хрящевых ослаблена проницаемость жабр для мочевины.

Смит (Smith, 1953) считает, что мочевина, прошедшая через почечные клубочки, может на 70—99,5% обратно реабсорбироваться в изви-тых канальцах и перейти в кровь. По Сми-ту, регулировка водного балан-са с помощью мочевиного цикла происходит следующим образом. Если концентрация мочевины в крови повышена, то происходит повы-шенная абсорбция воды жабрами, а это приводит к разбавлению крови и к увеличению мочеотделения. В результате концентрация мочевины в крови уменьшается, что и служит стимулом для нового удержания мочевины в крови. Таким образом, хрящевые рыбы могут поддерживать определенное, довольно устойчивое осмотическое давление крови за счет изменения концентрации мочевины в крови.

Благодаря реабсорбции мочевины в канальцах, осмотическое да-вление в крови увеличилось и хрящевые рыбы, изменяя интенсивность белкового обмена, смогли жить в морской воде с пресноводной почкой. По мере осолонения морей и океанов хрящевые рыбы увеличивают кон-центрацию мочевины в крови, все время поддерживая несколько боль-шее ее осмотическое давление, чем осмотическое давление внешней среды за счет увеличения мочевины и частично солей.

Однако мочевина является сильным ядом для многих клеток орга-низма, и хрящевые рыбы не могли сильно увеличивать ее concentra-цию в крови. Надо сказать, что клетки тела хрящевых рыб переносят по сравнению с другими рыбами огромные концентрации мочевины. С дальнейшим увеличением солености внешней среды хрящевые рыбы не могли увеличивать концентрацию мочевины в крови без риска само-отравления и не могли изменить «пресноводную почку» на «морскую». Выходом из такого противоречия явилось накопление в крови физиоло-гически более нейтрального вещества — триметиламинооксида. Накоп-ление этого вещества, получаемого из пищи, позволило элазобранхи-ям опять сохранить пресноводную почку при значительно увеличившей-ся солености внешней среды.

Когда хрящевые рыбы уже приобрели такой способ осморегуляции, часть из них стала заселять пресные воды, т. е. возвращаться в преж-нюю среду.

Имея пресноводную почку, такие «вселенцы» (вернее, «возвра-щенцы») могли удалять обильно поступающую воду извне в кровь, хо-тя избыточное в данных условиях количество мочевины и триметилами-ноксида в крови требовало повышенной работы почек.

Современные пресноводные хрящевые рыбы не могли полностью освободиться от приобретений своих морских предков, ибо это требо-вало значительных перестроек физиологического и биохимического ха-рактера, изменения белкового обмена и перестройки почек. Однако они все же уменьшили в крови концентрации мочевины, триметиламинокси-да и солей и тем самым ослабили осмотическую работу почек.

Морские костистые рыбы в отношении осморегуляции пошли по иному пути. С переходом из пресных вод в соленые они стали немного увеличивать общую соленость своей крови, а когда с увеличением соле-ности океанов этого стало недостаточно, они вынуждены были пить морскую воду. В связи с этим у них в почечных канальцах вода стала всасываться опять в кровь, а избыточные соли выбрасываться с по-мощью специальных клеток жабрами (одновалентные ионы) и пище-варительным трактом вместе с фекалиями (двухвалентные ионы). Поч-ечные клубочки как главные ультрафилтраты воды перестали функ-

ционировать или уменьшились в количестве, а у некоторых рыб даже полностью редуцировались (такая почка называется агломерулярной), так как фильтрация воды почками из крови у морских рыб была бы вредна. У пресноводных костистых рыб они хорошо развиты.

Только у одного пресноводного вида костистых рыб (*Mierophys boaja*) редуцированы почечные клубочки (агломерулярная почка). По-видимому, этот вид является «возвращенцем» из морской воды в пресную уже после того, как у ее морских предков редуцировались почечные клубочки. *Mierophys* родственна морским иглам.

Эвригалинные и проходные рыбы имеют почки, в которых есть почечные клубочки с почечными канальцами и одни почечные канальцы. Затем имеются специализированные клетки в жабрах, с помощью которых происходит абсорбция солей (Cl, Br, Na, Li, редко Ca) из пресной воды в кровь или экскреция Cl, Na из крови в морскую воду. Жабры всех пресноводных костистых рыб Cl и Na абсорбируют, а у морских экскретируют. У проходных и эвригалинных рыб эта способность жабр совмещается.

Вообще рыбы легче приспосабливаются к избытку воды, чем к избытку солей, так как основу осморегуляторного механизма составляет пресноводная почка. У разных видов, даже близких, имеется разная способность приспособляться к повышенной солености. Так, например, *Fundulus heteroclitus* и *Gasterosteus aculeatus* значительно лучше переносят морскую воду, чем *F. diaphanus* и *G. pungitius*. При переносе рыб в среду с повышенной соленостью у них в первое время происходит потеря воды — потеря веса и увеличение концентрации солей в крови. Однако уже через двое суток вес тела и соленость крови возвращались к норме. Приспособление к новому осмотическому давлению во внешней среде происходит довольно быстро, физиологическая регуляция начинается сразу же, как только изменения внутренней среды достигнут какой-то пороговой величины.

В гипотонической среде почки рыб усиленно отфильтровывают воду и выводят ее с мочой во внешнюю среду. Количество выделяемой мочи служит показателем интенсивности работы пресноводной почки.

В табл. 47 приводятся данные Смита, Баглиони, Маршала и других о количестве мочи, выделяемой разными рыбами в миллилитрах на 1 кг живого веса рыбы за сутки.

Количество мочи у пресноводных рыб и у морских рыб, находящихся в пресной воде, значительно больше, чем у рыб морских. Угорь, переходя из моря в пресную воду, приобретает иной способ осморегуляции, чем при морском образе жизни. При переходе из пресной воды обратно в морскую угорь должен вернуть прежний способ осморегуляции. Следовательно, если непроходные рыбы пользуются одним способом осморегуляции, то проходные должны обладать способностью переходить с одного способа осморегуляции на другой.

Повышенное содержание мочевины в крови хрящевых рыб, перешедших в пресную воду, еще более увеличивает осмотический градиент между кровью и внешней средой. Благодаря этому усиливается приток воды внутрь организма. Приспособлением у хрящевых рыб для уменьшения этого градиента, создавшегося при переходе из моря в пресные воды, является уменьшение выработки мочевины с 2% (у морских форм) до 0,6% (у пресноводных). Кроме этого, повышенное содержание кальция в пресной воде уменьшает проницаемость покровов для солей и воды (Black, 1951).

Моча, выделяемая рыбами, содержит соли и органические вещества. Величина депрессии мочи у морских рыб выше, чем у рыб прес-

Таблица 47

Количество мочи, выделяемое рыбами

Название рыб	Количество мочи в мл на 1 кг веса тела в сутки
А. Пресноводные	
Круглоротые. Речная минога	362
Хрящевые. Пила-рыба	250
Костные ганюиды. Панцирная щука	19
Костистые. Карп	50—120
Золотая рыбка	40—100
Чукучан	7—26
Форель	60—106
Сом карликовый	154—326
Б. Морские	
Круглоротые. Морская минога	159
Хрящевые. Разные акулы	2—49
Костистые. Бычок	3—23
Морской черт	18
Разные угри (<i>Muraena, Conger, Anguilla</i>)	0,4—5,0
Угорь в море	2—4
Угорь в пресной воде	60—150

новодных. В табл. 48 приводятся данные ряда авторов о величинах депрессии крови и мочи, а также водной среды.

Пресноводные рыбы должны постоянно выделять воду, чтобы не разбухнуть. Воду они могут выделять только с мочой. Депрессия мочи несколько выше депрессии среды. Следовательно, эти рыбы должны быть физиологически приспособлены удалять воду из организма и задерживать соли, которые могут уйти из тела вместе с водой. Как видно из табл. 48, часть солей организм рыбы все же теряет. Иной механизм осморегуляции мы имеем у морских костистых рыб.

Эти рыбы имеют Δ° крови меньше Δ° среды и чтобы «не высохнуть» должны удерживать, сохранять воду. Как видно, перед морскими и пресноводными костистыми рыбами стоят две противоположные задачи. Решить эти задачи невозможно путем создания непроницаемых покровов, так как при длительном пребывании в морской воде все равно тело рыбы теряет часть воды (жабры, полость рта).

В табл. 48 указывается, что моча морских костистых рыб сильно гипотонична по отношению к морской воде и чуть гипотонична по отношению к крови. Следовательно, эти рыбы должны тратить воду на образование мочи.

Откуда же берут воду морские костистые рыбы? Каким путем они решают такую сложную физиологическую задачу, как получение воды? На основе физиологических и биохимических данных можно предполагать, что морские костистые рыбы получают воду двумя способами: 1) в ходе обмена веществ, из пищи и 2) из окружающей среды, поглощая морскую воду.

Смит (Smith, 1930, 1931) высказал предположение и блестяще показал, что морские костистые рыбы пьют морскую воду, которая через кишечную стенку всасывается в кровь и после удаления избыточных солей из нее служит источником воды на образование мочи и восполняет потери воды клетками. Что касается первого способа получения воды, то исследовательских работ на эту тему еще не проведено.

Величина депрессии крови и мочи рыб и водной среды (по Смит).

Виды рыб	Δ° среды	Δ° крови	Δ° мочи
Морские хрящевые			
Акула (<i>Scyliorhinus acanthias</i>)	2,15	2,36	2,23
Акула морской кот	2,15	2,33	2,21
Акула-ноготница	1,85	1,95	1,87
Скат электрический	2,15	2,20	2,14
Пресноводные хрящевые Пила-рыба	0,03	1,02	0,10
Двоякодышащие. <i>Protopterus aethiopicus</i>	0,03	0,48	0,09
Пресноводные костные рыбы.			
Ильная рыба	0,03	0,54	0,07
Панцирная щука (каймановая рыба)	0,03	0,57	0,03
Морские костистые рыбы.			
Зубатка	1,73	0,68	0,63
Треска	1,73	0,73	0,65
Сайда	1,73	0,76	0,63
Морской черт	2,15	0,86	0,80
Луна-рыба	2,15	0,80	0,69
Морской угорь обыкновенный	2,15	1,03	0,82
Морской ерш	2,15	0,71	0,65
Морской подкаменщик	1,85	0,82	0,78
Угорь (в морской воде)	1,85	0,82	0,79
Угорь (в пресной воде)	0,08	0,63	0,09

Смит определил, что угорь и морской подкаменщик, находясь в морской воде с $\Delta^\circ = -1,8$, ежедневно поглощают 50—200 см³ воды.

Весьма остроумно этот вопрос разрешили экспериментально Кейс, Графлин и Эннис. Они решили блокировать пути поступления воды в тело рыбы. Для этого Кейс, вставляя резиновую пробку в глотку рыбы, прекращал поступление воды извне. Если в норме рыба поглощала около 30 см³ морской воды на 1 кг веса в сутки, то при блокировке этого количества воды рыба не получала, а продолжала терять воду через свои покровы и мочу. В результате рыба уменьшалась в весе на 12—14% и погибала. Гибель обычно наступала на 3—4-й день.

Убедительные результаты получили также в 1934 г. Графлин и Эннис на морском подкаменщике. Они накладывали лигатуру на пилорическую часть желудка. Блокируя таким способом путь поступления воды в тело рыбы, они получали такой же результат, что и Кейс. Подкаменщик сперва уменьшает мочеотделение, а затем через 2 суток почти полностью прекращает. Вес за это время уменьшился на 18—20%. Гибель рыбы наступает через 2—3 суток. У погибших рыб при вскрытии обнаружено, что в желудке и кишечнике совершенно нет жидкости, тогда как в норме всегда имеются значительные количества воды.

Графлин и Эннис рыбам с заблокированным пищеводом вводили морскую воду через анальное отверстие. В этом случае рыбы жили и сохраняли свой вес.

Все эти опыты доказывают, что морские костистые рыбы пьют морскую воду.

В таблицах 48 и 49 приводятся данные, показывающие, что моча морских костистых рыб гипотонична по отношению к внешней среде. Поэтому нельзя ожидать, чтобы все соли, заглотанные рыбой с морской водой, выделялись с мочой. Должен существовать и другой путь выделения солей.

Исследования мочеотделения также показывают, что у морских костистых рыб только 15—20% поглощенной кишечником воды выделяется почками, а остальные 85—80% — внепочечно (экстраренально). Вода осмотически уходит через жабры и покровы во внешнюю среду. Пресноводные же рыбы всю воду из организма выделяют с помощью почек.

Заглотанная рыбой морская вода в разных отделах желудочно-кишечного тракта всасывается в кровь. Как показал Смит, соли всасываются весьма дифференцированно (табл. 49).

Таблица 49

Содержание ионов в желудочно-кишечной жидкости морских костистых рыб

Виды рыб и место исследования солей	Δ°	Na	K	Ca	Mg	Cl	SO ₄	PO ₄	CO ₂
Морской черт									
Морская вода	1,33	—	4,6	8,0	33	350	26	0,0	2,0
Жидкость из желудка	1,06	122	117	8,2	5	174	6	6,2	23,2
Жидкость из передней кишки	1,04	143	77	15,2	60	90	94	9,6	34,2
Жидкость из задней кишки	0,83	128	37	18,8	92	72	122	5,0	60,5
Моча	0,64	—	7,6	14,8	75	161	36	14,7	1,2
Угорь американский									
Морская вода	1,81	—	8,3	10,3	44	457	31	0,0	3,0
Кишечная жидкость	0,75	—	0,6	11,3	139	76	122	—	—
Моча	0,66	—	5,7	7,5	75	76	52	—	—
Морской подкаменщик									
Морская вода	1,85	—	9,2	10,0	49	505	30	0,0	2,4
Кишечная жидкость	0,75	—	0,1	101,5	67	122	109	0,0	42,6
Моча	0,78	—	0,1	23,6	114	129	54	16,0	—

Одновалентные ионы Na, K, Cl не удаляются из тела с помощью почек, а выделяются внепочечно. Особенно резко это выражено в отношении хлора. Концентрация многовалентных ионов (Ca, Mg, SO₄, PO₄ и CO₂) увеличивается в желудочно-кишечном тракте по сравнению с морской водой.

Таким образом, процесс экскреции солей у морских костистых рыб осуществляется, во-первых, внепочечно, а во-вторых, большую роль в этом процессе играет кишечник, в котором некоторые соли концентрируются, а затем выделяются с каловыми массами.

Смит и Кейс показали, что в экскреции солей большую роль играют жабры. Через них легко диффундирующие вещества и ионы уходят из крови в окружающую среду. Жабры являются местом гипертонической экскреции солей. Благодаря этому происходит компенсация потери воды осмотическим путем.

В отличие от разобранных ранее способов осморегуляции у пресноводных рыб и морских хрящевых, у морских костистых имеется новый способ осморегуляции. У них весь осморегуляторный механизм направлен не на удаление воды из организма, а, наоборот, на удержание ее,

на заглатывание воды из окружающей среды и выделение избыточного количества солей.

Проходные рыбы, в отличие от непроходных, должны обладать способностью легко переключаться с «пресноводного» способа осморегуляции на «морской» при переходе из пресной воды в морскую, и наоборот, при переходе в обратном направлении.

Эти особенности являются первой физиологической основой, позволяющей или препятствующей рыбе переходить из морской воды в пресную и обратно.

Способы осморегуляции морских и пресноводных костистых рыб можно изобразить схематически (рис. 21).

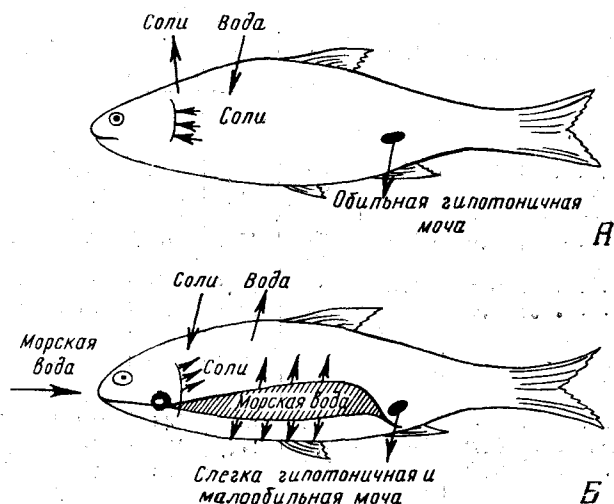


Рис. 21. Схема механизмов осморегуляции у костистых рыб:

А—пресноводные костистые рыбы; Б—морские костистые рыбы (по М. Флоркэну)

Кроме разобранных основных способов осморегуляции имеются еще приспособления, играющие значительную роль. Так, например, Дюваль в 1928 г. показал, что у угря в процессе осморегуляции большое значение имеет слизь на покровах тела.

Сперва им было найдено, что при длительном пребывании угря в морской или в пресной воде Δ° крови изменяется в направлении приближения к Δ° среды. Следовательно, для приспособления требуется время.

Затем Дюваль у части угрей снимал слизь путем тщательного обтирания их тряпкой, а затем помещал рыб на 3—4 часа в воду с различным осмотическим давлением. После этого определялась Δ° крови (рис. 22). В верхней части рис. 22 показано, что при изменении Δ° среды на $2,06^\circ$ Δ° крови изменилась только на $0,16^\circ$ (т. е. на 7,5% от изменения среды). Состояние угря было очень хорошее. При увеличении Δ° среды выше Δ° нормальной морской воды ($2,3^\circ$) Δ° крови сильно увеличивается, угри начинают плохо себя чувствовать и при дальнейшем увеличении Δ° среды гибнут. У погибших угрей эритроциты оказались сморщенными. На нижней части рисунка приводятся результаты, полученные для угрей, лишенных слизи, и для нормальных угрей. Совершен-

но ясно, что угорь, лишенный слизи, резко меняет Δ° крови, т. е. мало устойчив к изменению Δ° среды.

У нормальных угрей обильно выделяемая кожей слизь играет весьма активную роль при изоляции внутренней среды от внешней. При нарушении слизевого слоя происходит изменение в водно-солевом обмене угря. Если нарушение велико, то эти изменения достигают больших размеров, так как другие осморегуляторные приспособления не могут нормализовать Δ° крови, и угорь погибает.

Шоландер, Дам, Канушер, Гаммель и Гордон (Scholander, van Dam, Kanwischer, Hammel and Gordon, 1957) отметили интересное приспособление у морских рыб, живущих при пониженных температурах. Большая популяция рыб, живущих в придонных слоях воды (100—200 м) Хеброн фиорда (Северный Лабрадор) имеют депрессию плазмы крови от $-0,9$ до $-1,0^\circ$, а депрессия окружающей воды сохраняется круглый год от $-1,7$ до $-1,8^\circ$. Следовательно, рыбы (*Boreogadus saida*, *Lycodes turneri*, *Liparis koefoedi*, *Gymnacanthus tricuspis*, *Icelus spatula*) все время живут в переохлажденном состоянии, примерно на $0,8^\circ$ в гипертоничной среде. Если этих рыб выловить и поместить в ванну со льдом при температуре $-1,7^\circ$, то многие из них быстро замерзают и гибнут. В отсутствие льда они живут. Переохлажденное состояние (отсутствие льда) необходимо для поддержания гипотонии крови. Другие рыбы (*Gadus ogas*, *Muohoscephalus scorpius*, *Salvelinus alpinus*), живущие в поверхностных слоях воды этого фиорда, имеют депрессию плазмы крови летом в среднем $-0,80^\circ$, а зимой $-1,47—1,50^\circ$.

Поверхностные рыбы в зимний период плавают среди льдинок и, чтобы не замерзнуть, повышают осмотическое давление крови, хотя все еще остаются в переохлажденном состоянии на $0,2—0,4^\circ$. Если этих рыб летом перенести в воду с температурой $-1,73^\circ$, в которой плавают куски льда, то они быстро замерзают и гибнут; а зимой при таких же условиях живут долго.

Изменение осмотического давления крови не под влиянием изменения осмотического давления внешней среды, а под влиянием температуры есть приспособление, выработанное у рыб в условиях, когда соленость среды остается гипертоничной и почти постоянной, а меняется температура и присутствует или отсутствует лед, с которым рыбы могут соприкасаться.

Коллоидно-осмотическое давление. Кроме общего осмотического давления крови определяют коллоидно-осмотическое, или онкотическое давление, которое обусловлено только коллоидами крови, т. е. белками, главную массу которых составляют глобулины и альбумины.

Так как количество белков в крови рыб невелико, то и онкотическое давление крови небольшое. Так, например, по исследованиям Мейера (Meuer, 1935) оно равняется у акул 31—64 мм водного столба,

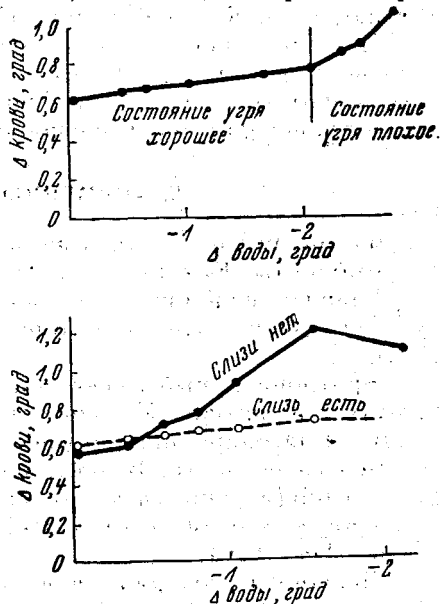


Рис. 22. Значение слизи для осморегуляции угря (по М. Дювалю)

а у костистых рыб — 146—250 мм. Однако, несмотря на малую величину этого давления по сравнению с общим осмотическим давлением, оно играет большую физиологическую роль в процессах, связанных с фильтрацией (например, образование лимфы и мочи).

Белки как коллоиды не могут проходить через полупроницаемые мембраны и, оставаясь в кровяном русле, «притягивают» воду и удерживают ее в крови соответственно величине онкотического давления.

Главным процессом в цепи процессов концентрирования является всасывание воды, а в последнем большую роль играют белки, которые благодаря своим физико-химическим особенностям связывают воду, создают «градиент набухания» (Рубинштейн).

При уменьшении количества белков в крови увеличивается количество воды в тканях. Причем, как показано экспериментально на высших животных, при значительном снижении онкотического давления крови происходит значительное оводнение тканей, приводящее к отекам.

Б. ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ

Форменными элементами крови являются эритроциты, лейкоциты и тромбоциты. Каждая из этих групп клеток несет свои функции.

Главная функция эритроцитов — дыхательная — перенос кислорода и угольной кислоты. Кроме этого, эритроциты переносят аминокислоты.

Эритроциты рыб имеют ядро. Форма эритроцитов и величина их у разных рыб разная. У большинства рыб они имеют эллипсоидальную форму. Благодаря присутствию ядра эритроцит несколько утолщен в средней своей части. В эритроцитах рыб растворен гемоглобин, благодаря которому они имеют красную окраску. Их также называют красной кровью в отличие от лейкоцитов, которых называют белой кровью (Schliecher, 1926).

Лейкоциты содержатся в крови в меньших количествах, чем эритроциты (в 10—100 раз). Главная их функция — защитная против проникновения бактерий (фагоцитоз). Лейкоциты могут проникать через стенку кровеносного сосуда в ткани. Совершая амебоидные движения, они обволакивают посторонние частицы, изолируя их и даже поглощая. Явление фагоцитоза наиболее сильно выражено у нейтрофилов. Учение о фагоцитозе было создано и развито И. И. Мечниковым.

По объему эритроциты занимают 41—43% по отношению к плазме крови, а лейкоциты 2—5% от всего объема форменных элементов. Количество эритроцитов и лейкоцитов варьирует от вида к виду. Оно также изменяется у одного и того же вида в зависимости от условий. Были проведены многочисленные исследования с целью выяснения характера зависимости изменений форменных элементов крови от физиологического состояния рыбы и от условий ее обитания. Особенно сильные изменения наблюдаются в составе белой крови — лейкоцитов.

Лейкоциты различаются по величине, форме и строению ядер, по количеству протоплазмы и по зернистости в ней, по способности окрашиваться кислыми и основными красками. По указанным признакам лейкоциты классифицируют на:

Зернистые клетки — гранулоциты. Эти клетки имеют зернистые образования в протоплазме. Одни из них окрашиваются кислыми красками (эозином), другие — основными (метиленовой синей), третьи — теми и другими красками. Гранулы первых клеток имеют более щелочной характер белков и поэтому красятся кислыми красками, вторые имеют более кислые белки и красятся поэтому основными красками.

Третьи клетки по свойствам их гранул являются нейтральными. Благодаря этим свойствам гранулоциты разделяют на: а) эозинофилы (имеют крупные зерна), б) базофилы, в) нейтрофилы. Ядро гранулоцитов сегментировано и тем больше, чем старше клетки.

Незернистые клетки — лимфоциты обычно имеют большое круглое ядро и малое количество протоплазмы. По величине они меньше других лейкоцитов. Различают большие и малые лимфоциты.

Моноциты — большие одноядерные клетки с большим количеством протоплазмы.

Соотношение форменных элементов крови, как правило, колеблется в определенных пределах, характерных для данного вида рыбы. Эти соотношения получили название формулы крови. Так как наибольшее разнообразие в форме и характере клеток наблюдается у лейкоцитов, то лейкоцитарная формула получила наибольшее распространение.

Для подсчета разных форменных элементов пользуются счетными камерами и смесителями (рис. 23).

Для подсчета эритроцитов исследуемую кровь разбавляют раствором NaCl в смесителе в 100 или 200 раз, а для подсчета лейкоцитов — в 10—20 раз. Разведенную кровь наносят на счетную камеру, закрывают покровным стеклом и под микроскопом просчитывают число клеток в квадрате. Сторона квадрата равна $1/20$ мм, а площадь его $1/400$ мм². Толщина слоя разведенной крови под сеткой (высота камеры) равна $1/10$ мм. Следовательно, объем жидкости под одним квадратиком равняется $1/4000$ мм³. Зная разведение крови и число клеток в одном квадрате, вычисляют количество клеток в 1 мм³ цельной крови. Для повышения точности отсчета просчитывают 80 таких квадратиков по зигзагообразной линии счетной камеры. Точность работы не превышает 10%.

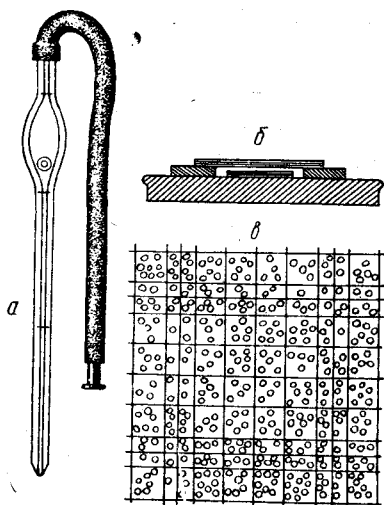


Рис. 23. Счетная камера для подсчета форменных элементов крови и смеситель крови:

а—смеситель; б—общий вид камеры под микроскопом

Количество эритроцитов

В табл. 50 приводятся данные о количестве эритроцитов в 1 мм³ крови у пресноводных и морских рыб.

Количество эритроцитов, получаемое разными исследователями у одного и того же вида, разное не только потому, что методика дает значительную ошибку, но и потому, что разное физиологическое состояние рыбы отражается на количестве эритроцитов. Так, например, В. А. Павлов дает для судака величины 1,78 и 2,18; для леща — 1,72 и 2,19. Необходимо иметь в виду, что при взятии крови у рыбы наступает асфиксическое состояние, степень которого может быть различной. При асфиксии организм рыбы выбрасывает эритроциты в русло крови из депо крови, благодаря чему число эритроцитов в единице объема увеличивается. Поэтому при оценке количества эритроцитов у разных видов рыб необходимо принимать в расчет все возможные погрешности методики определения количества эритроцитов.

Количество эритроцитов в 1 мм³ крови (в миллионах) (сводные данные)

Пресноводные рыбы	Количество эритроцитов	Морские рыбы	Количество эритроцитов
Форель (<i>Salmo fario</i>)	1,402	Морской черт	0,876
Форель (<i>S. iridens</i>)	1,828	<i>Opsanus tau</i>	0,585
Линь	1,400	<i>Spheroides maculatus</i>	2,284
Голавль	1,490	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	1,340
Угорь (<i>Anguilla anguilla</i>)	1,425	<i>Stenotomus chrisops</i>	2,685
Угорь (<i>A. japonica</i>)	2,572	<i>Ceratocottus bubalis</i>	1,560
Густера	3,500	<i>Prionotus carolinus</i>	2,536
Щука	1,900	<i>Zoazces viviparus</i>	1,830
Карп	1,887	Скумбрия	3,000
Окунь	1,380	Пелагида	4,000
Лещ	1,720	<i>Spinachia spinachia</i>	2,350
Судак	1,780	Морской язык	2,000
Стерлядь	1,500	Электрический скат	0,140
Осетр	0,720	Скат (<i>Raja diaphenes</i>)	0,130
Севрюга	1,500	Скат (<i>R. clavata</i>)	0,195
Коллюшка	3,300	<i>Trygon pastinaca</i>	0,234
Подкаменщик	1,550	Акула	0,090
Плотва	1,908	Миксина	0,145
Карась	0,991	Миного	0,133

Как видно из табл. 50, у разных видов рыб количество эритроцитов колеблется в широких пределах: у пресноводных — в пределах 0,7—3,5 мм в 1 мм³, а у морских — в пределах 0,09—4 мм. Нет прямой связи между количеством эритроцитов в крови и соленостью воды как средой обитания рыб.

Имеется связь, хотя не сильно выраженная, между общей активностью рыбы и количеством эритроцитов. Более активные рыбы имеют больше эритроцитов. Часто трудно определить, к активной или к неактивной группе относится рыба, однако в общих чертах это разграничение можно сделать. Например, если взять подвижных рыб (скумбрию и пелагида) и малоподвижных (морского черта, звездочета), то образ жизни, подвижность их очень различны, и количество эритроцитов также резко различается. Аналогичную связь можно наблюдать и среди пресноводных рыб. Однако простой связи мы здесь отметить не можем, так как рассматриваемый показатель является очень лабильным, зависимым от ряда условий — как от состояния рыбы, так и от внешней среды.

Количество эритроцитов зависит от систематического положения, возраста, пола и половой активности, питания, сезона года и факторов внешней среды (Р_О₂, РСО₂, температуры, солей, течения и др.).

Систематическое положение. В пределах узких таксономических единиц можно найти различие в содержании эритроцитов. Определяя эритроциты у осетровых рыб, Г. Н. Калашников (1939) нашел заметную разницу в количестве их у разных представителей рода (табл. 51).

Все исследованные рыбы были пойманы в реке, за исключением шипов, содержащихся в бассейне; все рыбы имели IV стадию зрелости половой железы. На другой стадии зрелости последовательность расположения в зависимости от количества эритроцитов несколько иная.

При вычленении одного признака (в данном случае видовой принадлежности) в более «чистом» виде можно найти различие и в крови. Как правило, исследователи крови рыб мало учитывают предше-

Таблица 51

Количество эритроцитов в крови самок осетровых рыб

Виды рыб	Северюга	Шип	Стерлядь	Осетр
Количество эритроцитов в млн. на 1 мм ³ крови . . .	1,212	1,116	0,985	0,622

ствующие условия содержания опытных рыб и поэтому получают менее четкие результаты.

В. А. Павлов и Б. Г. Кролик (1936), определяя в ноябре количество эритроцитов у сеголетков карпа разной породы, нашли в них разницу. У зеркального карпа число эритроцитов в крови было 3,06 млн. в 1 мм³, а у топорованского — 2,66 млн. У гибрида (зеркальный × топорованский) — 2,62 млн.

Возраст. Эритроциты появляются в крови не сразу. В эмбриональный и личиночный периоды их совсем мало; по мере роста мальков число эритроцитов увеличивается. Во второй и последующие годы увеличение числа эритроцитов прежде всего связано с ростом и развитием рыбы.

В. А. Павлов и Б. Г. Кролик нашли для зеркального карпа два максимума в содержании эритроцитов в крови. Авторы считают, что первый максимум связан с интенсивным ростом карпа, второй — с наступлением половой зрелости. Тот и другой периоды связаны с повышением окислительных процессов в организме.

Пол и половая активность. В 1919 г. Ланге, изучая кровь щуки и усача, впервые отметил, что состав крови (количество эритроцитов и гемоглобина) меняется в зависимости от пола. У самцов щуки количество эритроцитов равняется 1,99 млн. в 1 мм³, у самок — 1,83 млн. У самцов усача было найдено 1,49, а у самок — 1,32 млн. в 1 мм³ крови. В 1936 г. В. А. Павлов и Б. Г. Кролик, а в 1958 и И. Р. Велдре установили аналогичную зависимость числа эритроцитов от пола у плотвы, леща, линя, форели, судака и карпов (табл. 52).

Таблица 52

Зависимость количества эритроцитов в крови от пола (средние данные)

Пол	Плотва	Лещ	Линь	Форель ручьевая	Судак	Карп (2-летка)	Карп (3-летка)	Карп (4-8-летка)
Самцы	2,14	2,19	2,61	1,99	2,18	2,33	2,46	3,09
Самки	1,97	1,72	2,24	1,85	1,78	1,91	2,27	2,58

Повышенное количество эритроцитов, содержащихся в крови самцов по сравнению с самками, связано с повышенным обменом у самцов.

В период половой активности и нереста количество эритроцитов уменьшается, а после нереста опять увеличивается.

У азовской хамсы во время зимовки половые различия в количестве эритроцитов почти полностью исчезают, а во время нереста они наиболее сильно выражены (Л. Л. Хамайдэ). У взрослых стерлядей половые различия в количестве эритроцитов настолько хорошо выражены, что мы почти безошибочно определяем пол у них по этому признаку.

Изменение числа эритроцитов (в млн. на 1 мм³) у осетровых рыб в связи с их половой активностью

Половая активность и условия жизни	Стерлядь		Севрюга		Осетр	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Незрелые (река)	1,134	—	—	—	—	—
Зрелые, идущие на нерест (устье р. Куры)	1,413	1,070	1,494	1,165	0,718	0,614
Нерестящиеся (река у Мингечаур)	1,345	—	1,433	1,299	0,683	0,611
Зрелые рыбы, содержащиеся в бассейнах	—	—	0,55 (анемия, дегенерация)		0,682	0,532 (нормальный вымет)
Отметавшие	—	—	—	—	0,467	—

Калашников отмечал разницу в числе эритроцитов у самцов и самок, идущих на нерест, у нерестящихся и у отнерестившихся (табл. 53).

При дегенерации половых продуктов, как отмечено для севрюги, содержащейся в бассейнах, наблюдается общее снижение числа эритроцитов в крови и стирание различия в числе эритроцитов у самцов и самок.

Наблюдается постоянная связь между физиологическим состоянием рыбы и формулой крови. При дегенерации половых продуктов у осетровых рыб постоянно наблюдается уменьшение числа эритроцитов и другие изменения в формуле крови.

Сезон года и время суток. Зависимость количества эритроцитов от времени года была исследована Л. Л. Хамайдэ на азовской хамсе в периоды пищевых и нерестовых миграций. Оказалось, что во время зимовок в крови хамсы содержится наименьшее (2 млн.) количество эритроцитов, а в осеннее время — наибольшее (2,85 млн.). Правда, в этом исследовании не проведено четкого различия между зависимостью числа эритроцитов от сезона и от полового цикла рыбы, а также от изменения солености воды, питания и других факторов. Исследовались слишком сложные явления — миграции как пищевые, так и нерестовые. Однако в общей форме выявлена зависимость содержания эритроцитов в крови от сезона года.

Количество эритроцитов в крови рыб меняется также в течение суток. По наблюдениям Баудэна, на морских рыбах двух видов (*Blennius gattorugine* и *Crenilabrus melops*) число эритроцитов в крови у рыб наименьшее в утренние часы, наибольшее — в дневные.

Питание и голодание. При длительном голодании количество эритроцитов уменьшается. Особенно сильно меняется число эритроцитов в зависимости от качества пищи. При длительном кормлении форелей печенью Смит наблюдал у них повышение числа эритроцитов в крови. Также наблюдаются изменения в количестве эритроцитов у молоди осетровых и лососевых рыб при кормлении их разными кормами (хирономиды, энхитреиды).

Физико-химические факторы среды. Внешняя среда оказывает большое влияние на состав крови. При недостатке кислорода в течение короткого времени происходит увеличение эритроцитов за счет освобождения их из депо крови (Холл, Грей, Лепковский). Авторы нашли увеличение числа эритроцитов и изменение других показателей крови при асфиксии у американской менхаден (*Brevoortia tyrannus*) (табл. 54).

Изменение числа эритроцитов при асфиксии у *Brevoortia tyrannus*

Длительность асфиксии в минутах	0	10	20	30	40	50
Количество эритроцитов в млн. на 1 мм ³ крови . . .	1,988	2,718	2,316	2,603	3,229	3,598

При удушье происходят сложные и многообразные изменения в организме. Первой реакцией организма является выбрасывание эритроцитов из всех депо крови. Увеличение числа эритроцитов в крови приводит к лучшему снабжению организма кислородом и освобождению свободной угольной кислоты. Однако наряду с этим происходят изменения не только в количестве эритроцитов, но и в общем обмене веществ организма (белковый и небелковый азот, фосфористые соединения, соли, сухое вещество и др.), что приводит к изменению также водного обмена между кровью и тканями.

При длительном содержании рыб в условиях пониженного парциального давления кислорода (PO_2) наступает общее анемичное состояние, число эритроцитов уменьшается, а при содержании рыб при повышенном PO_2 количество эритроцитов увеличивается. При накоплении свободной угольной кислоты в воде происходит увеличение количества эритроцитов в крови (Пауэрс). Свободная угольная кислота и кислород, растворенные в воде, оказывают противоположные действия на число эритроцитов в крови. Причина такой обратной зависимости будет разобрана при обсуждении реакции гемоглобина с кислородом.

Ланге наблюдал увеличение числа эритроцитов в крови усача в зависимости от увеличения солености воды. Проводя исследования в апреле, он нашел у самцов 1,49 млн. эритроцитов в 1 мм³ крови и 1,32 млн. у самок, находящихся в пресной воде, а в солоноватой воде в устье реки соответственно 1,68 и 1,66 млн. Хотя увеличение незначительное и находится в пределах ошибки определений, но тенденция изменений вполне определенная.

Мы наблюдали увеличение числа эритроцитов крови у караса под влиянием меди, аммиака и сточной воды фабрики искусственного шелка. Причем, увеличение происходит значительное — с 1,25 до 2,1 млн.

Бодуэн наблюдал изменения в количестве эритроцитов у глубоководных окуней при поднятии их на поверхность. По-видимому, указанные изменения также связаны с асфиксическим состоянием рыбы при изменении гидростатического давления.

Большие изменения этого показателя наблюдаются у осетровых рыб при замене проточной воды на стоячую: происходит резкое нарушение физиологического состояния рыбы. У стерлядей, перенесенных из речных условий в прудовые или в условия бассейна, количество эритроцитов сперва снижается, а по мере привыкания — увеличивается.

Г. Н. Калашников (1939) наблюдал снижение количества эритроцитов в крови севрюг при содержании их в бассейнах. Наряду с этим им отмечена также дегенерация половых продуктов (табл. 55).

Вообще наблюдаются изменения в составе крови при переводе рыб из естественной среды в искусственную. Этот же автор отмечал уменьшение числа эритроцитов у карпов при переносе их из пруда (1,745 млн.

Таблица 55

Снижение количества эритроцитов и дегенерация половых продуктов у севрюг при содержании их в бассейне

Место поймки рыб	нерестилище—река		бассейны
	IV	V	
Стадия зрелости			дегенерация
Самцы	1,768	1,384	1,062
Самки	1,266	1,296	1,046

в 1 мм^3 крови) в аквариумы (1,646 млн.) в первые 10 дней пребывания в аквариуме, а в дальнейшем их количество снижается до 1,261 млн.

Марш наблюдал снижение числа эритроцитов в крови культурных форелей (1,49 млн. в 1 мм^3) по сравнению с дикими (1,83 млн. в 1 мм^3).

Отмечается общая закономерность в изменении состава крови (количества эритроцитов). С уменьшением количества движений и вообще с уменьшением энергетического обмена рыбы уменьшается количество эритроцитов. Подобное явление наблюдается при переходе рыб: 1) из естественных условий в одомашненные, 2) из рек в пруды, 3) из больших водоемов в малые (например, из пруда в аквариум).

Подкисление воды вызывает увеличение числа эритроцитов в крови у карпа и карася (Калашников, 1939) (табл. 56).

Таблица 56

Изменение количества эритроцитов в крови рыб, содержащихся в подкисленной воде

Степень подкисленности	Сеголетки карпа (вес 10—30 г)			Карась на на 10-й день
	в 1-й день	на 5-й день	на 10-й день	
pH=5,2—5,5	1,735	1,908	1,873	—
pH=4,5	—	—	—	2,245
pH=7,6—7,8 (контроль)	1,219	—	1,261	0,918

Автор предполагает, что увеличение концентрации водородных ионов в воде приводит к нарушению газового равновесия. В ответ на это у рыб вырабатывается приспособление в виде увеличения числа эритроцитов, а следовательно, и количества гемоглобина, которое стойко удерживается в течение первых 10 дней воздействия пониженной величины pH.

Итак, количество эритроцитов в крови рыб сильно варьирует в зависимости от ряда условий. Однако можно видеть некоторые связи и зависимости числа эритроцитов от физиологического состояния рыбы и от факторов внешней среды. Наиболее общей связью является связь уровня обмена рыбы и количества эритроцитов в крови. Донные формы рыб (менее активные) имеют эритроцитов в крови меньше, чем пелагические формы (более активные). У самцов содержание эритроцитов выше, чем у самок.

В ряду круглоротые — рыбы по мере усложнения их организации происходит увеличение содержания эритроцитов. Намечается явный ряд увеличения количества эритроцитов в 1 мм^3 крови: круглоротые < < сельхрии < костистые.

Увеличение уровня обмена по мере усложнения организации связано с интенсивностью окислительных процессов, что в свою очередь связано с эритроцитами как переносчиками кислорода и угольной кислоты, т. е. дыхательной функцией крови. Дыхательная функция определяется не только числом эритроцитов, но и их размерами, величиной поверхности, свойствами гемоглобина, количеством крови и некоторыми другими свойствами. Однако число эритроцитов является первым показателем интенсивности окислительных процессов.

Размеры и величина поверхности эритроцитов

Определение линейных размеров эритроцита не представляет затруднений. Под микроскопом с помощью окулярмикрометра, рисовального аппарата или же, проецируя изображение из-под микроскопа на экран и измеряя линейкой изображение эритроцита на экране, — во всех случаях можно легко измерить длину и ширину эритроцита. Однако как только мы захотим эти определения сопоставить между собой для разных рыб или вычислить объем и поверхность эритроцитов, то мы встречаемся с большими трудностями.

Эритроциты у разных рыб имеют разную и к тому же сложную форму: эллиптические, круглые, дискообразные. Ядро занимает центральное положение, придавая эритроциту небольшую выпуклость.

Так как форма эритроцита не является простой, то точное вычисление объема или поверхности его представляет значительные трудности.

Для физиолога важно знать объем и поверхность эритроцитов, так как эритроцит выполняет дыхательную функцию, а для выполнения последней громадное значение имеет объем, в котором заключен гемоглобин и поверхность, через которую идет обмен газов.

Много было предложено разных способов определения этих величин, однако точных методов и до сего времени нет. Существуют два основных метода определения объема: 1) вычисление объема исходя из длины, ширины и толщины эритроцита и 2) прямое определение путем осаждения эритроцитов из цельной крови с помощью центрифуг. Эти методы дают расхождение в результатах до 20%. Многие авторы не вычисляют объем, а приводят только линейные размеры эритроцита.

Не лучше обстоит дело и с вычислением поверхности эритроцита. Два основных способа вычисления поверхности: 1) по взвешиванию бумаги, идущей на обклеивание увеличенной модели эритроцита (Велькер), и 2) вычисление из линейных размеров эритроцита (Бюкер, Кноль, Пондер) дают большие расхождения в результатах (до 20—30%). Достаточно сказать, что предложено более 5 формул для вычисления поверхности эритроцита, чтобы понять трудность вопроса.

В нижеприводимых таблицах имеются данные, полученные на основании расчетов поверхности из линейных размеров эритроцитов.

Сравнивая данные в табл. 50 и 57, можно сделать вывод, что чем мельче эритроциты, тем большее число их в 1 мм^3 цельной крови. Наименьший объем эритроцита — у скумбрии и в то же время у нее большее число эритроцитов в 1 мм^3 крови (3 млн.). У круглоротых определен наибольший объем эритроцита и у них же найдено наименьшее число эритроцитов в 1 мм^3 крови.

Таблица 57

Объем одного эритроцита у разных рыб (в μ^3)

Виды рыб	Объем одного эритроцита
Круглоротые	
Миксина	1550
Хрящевые	
Акула	945
Скат шиповатый	1015
Скат-хвостокол	1019
Костистые	
Угорь	155
Скумбрия	145
Сом	157
Щука	172
Форель	320

Наблюдается интересная зависимость между величиной эритроцитов и числом их в крови. По мере усложнения организации в группе водных животных, объединяемых в классах круглоротых и рыб, происходит уменьшение размеров величины эритроцита с одновременным увеличением числа их в единице объема крови. Эту связь следует рассматривать как приспособление к выполнению дыхательной функции, как удовлетворение организма необходимым количеством кислорода при возрастании уровня окислительных процессов.

С этой точки зрения мы должны признать величину поверхности эритроцита как существенную физиологическую характеристику его, ибо при обмене газов между эритроцитом и

окружающей его средой величина поверхности играет первостепенную роль.

В табл. 58 приводятся данные Гессе, Шлихера, Павлова и Калашникова о линейных размерах и о величине поверхности эритроцитов некоторых рыб.

В табл. 58 обращает на себя внимание значительное расхождение размеров и поверхностей эритроцитов у близких видов рыб. Это, вероятно, в большинстве случаев связано с несовершенством методики измерений и неточностью формул, применяемых для вычисления. Например, все данные Павлова получились более высокими, чем данные Шлихера.

Однако все же можно видеть зависимость размеров и величины поверхности эритроцита от систематического положения рыб (если рассматривать большие таксономические группы: круглоротые, хрящевые, костистые). В этом ряду по семействам полученных данных недостаточно, чтобы вскрыть подобные закономерности. На величину эритроцита в ходе эволюции, надо полагать, оказали большее влияние образ жизни и местообитание, чем одно систематическое положение.

Величина поверхности у разных эритроцитов одного и того же экземпляра рыбы разная, так как в крови имеются молодые и старые эритроциты.

Если вычерчивать графики для каждой особи отдельно, то кривые, выражающие распределение поверхности эритроцитов, будут иметь, как правило, многовершинный характер. При получении средних данных от разных особей одного пола получают одновершинную кривую (рис. 24).

Колебания в размерах эритроцитов у одной и той же особи дости-

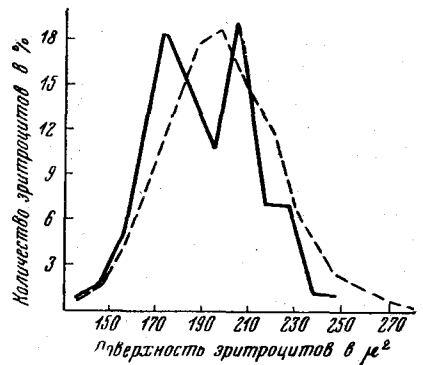


Рис. 24. Величина поверхности эритроцитов в μ^2 у стерляди. Пунктирная линия — средняя для 24 экземпляров; сплошная линия — для одной стерляди (по Г. Н. Калашникову)

Величина поверхности и линейные размеры одного эритроцита
(в μ)

Виды рыб	Размеры	Поверхность
Круглоротые		
Минога	15×15	455
Морские хрящевые		
Скат электрический	27×20	347,3
Пресноводные костно-хрящевые		
Стерлядь	11,0×7,5	129,5
Стерлядь	13,6×10,0	214,6
Севрюга	14,3×10,8	233,1
Осетр	—	327,1
Морские костистые		
Морской язык	12×9	169,6
Морской ерш	10,5×8,0	131,8
Морской окунь	10,5×6,0	98,9
Пресноводные костистые		
Угорь	13,0×9,8	198,7
Угорь	15×12	282,6
Усач	15×12	282,6
Усач мурена	12,3×7,4	270,3
Карп (3—4-летки)	12,3×8,8	169,6
Карп (2-летка)	11,0×8,2	141,3
Карась	13,5×9,1	197,2
Линь	13,0×8,2	168,3
Голавль	12,9×8,5	172,1
Красноперка	12,4×7,3	142,8
Вьюн	15,0×12,0	282,6
Голец	13,0×8,6	175,5
Щиповка	19,7×12,0	371,1
Подкаменщик обыкновенный	10,4×7,8	126,5
Щука	11,8×6,5	120,1
Коллюшка трехглая	9,7×6,6	100,4
Окунь	11,3×8,1	143,5
Налим	12,8×8,3	274,9
Форель ручьевая	16,1×8,9	230,3
Форель ручьевая	—	375
Форель радужная	13,7×9,4	202,3
Сиг	—	445,0

гают значительных величин. Например, у стерляди линейные размеры эритроцита колеблются в пределах 11—17 μ по большому диаметру, 8—13 μ по малому и величина поверхности в пределах 130—290 μ^2 , у осетра 298—362 μ^2 , а у севрюги 203—266 μ^2 .

В таблицах 50—53 и на рис. 24 указывалось, что число эритроцитов разное у разных рыб и что оно зависит от целого ряда факторов как внутреннего, так и внешнего характера. Здесь мы видим, что и поверхность одного эритроцита также разная у разных рыб.

Возникает вопрос, какая общая поверхность всех эритроцитов в единице объема крови? Расчет произвести нетрудно, зная среднюю величину поверхности одного эритроцита и число эритроцитов в 1 $мм^3$ (табл. 59).

Осетр и севрюга при прочих равных условиях (пол и половая зрелость) имеют разную общую поверхность эритроцитов: севрюга имеет примерно в 1,5 раза большую общую поверхность эритроцитов, чем осетр. Если условия проникновения газов через поверхность эритроцита будут одинаковы у осетра и севрюги, то осетр должен иметь в пол-

Таблица 59

Общая поверхность эритроцитов (в $мм^2$) в 1 $мм^3$ цельной крови у самок осетровых рыб на IV стадии зрелости (по Г. Н. Калашникову)

Виды рыб	Севрюга	Шип	Стерлядь	Осетр
Общая поверхность эритроцитов	290,0	233,9	213,0	198,5

тора раза больше крови, чтобы иметь одинаковый с севрюгой уровень окислительных процессов. Так как увеличение количества крови связано с дополнительными приспособлениями (длина сосудов и капилляров, размер сердца и его работоспособность и др.), то организм вынужден найти другие возможности повышения уровня окислительных процессов (увеличение гемоглобина, усиление ритма сердца и др.), чтобы не снизить обмен.

Необходимо знание общего количества крови в организме, чтобы иметь возможность судить об интенсивности окислительных процессов (Коржуев, 1958).

Лейкоциты

В числе форменных элементов крови, кроме эритроцитов, имеются лейкоциты. Основное физиологическое назначение лейкоцитов — защитная функция. Если в кровь или ткань попадает инородное тело, будет ли оно живым или мертвым, лейкоциты окружают его и обезвреживают.

При отстаивании крови на холоде через некоторое время можно наблюдать, как над слоем осевших эритроцитов располагается слой лейкоцитов. Так как лейкоциты не имеют пигмента, то, в отличие от эритроцитов (красная кровь), их еще называют белой кровью.

Число лейкоцитов в крови рыб меньше, чем эритроцитов, так же как и у млекопитающих, но значительно больше, чем у последних (табл. 60).

Таблица 60

Число лейкоцитов в 1 $мм^3$ крови (по данным Шлихера и Г. Г. Голодец; индекс U вычислен нами)

Виды рыб	Количество лейкоцитов B (в тыс.)	Количество эритроцитов K (в млн.)	$\frac{K}{B} = U$
Красноперка	120	1,67	13,9
Ерш	75—325	1,8—5,5	11,8
Густера	36—157	1,6—6,6	46,6
Форель радужная	34	1,1	32,5
Форель ручьевая	25,5	1,14	44,7
Угорь	90	1,42	15,8
Колюшка	34	3,30	97,0
Щука	37,5	1,90	50,6
Окунь	40	1,38	34,5
Подкаменщик	30	1,55	51,6
Голавль	40	1,49	37,2
Карп 2-летний	85	1,40	16,4
Карп 3- и 4-летний	35	1,65	47,1
Карась	51	0,87	17,0
Линь	52	1,40	27,0

Соотношение эритроцитов и лейкоцитов (U) у рыб весьма различно. У колюшки лейкоцитов примерно в 100 раз меньше, чем эритроцитов, а у ерша — только в 12 раз. Это соотношение сильно меняется с возрастом, например, у карпов, судя по работе П. С. Антиповой (1954). Пока еще неясно, в какой связи меняется индекс U крови рыб и почему у одних рыб он велик, а у других мал.

Количество лейкоцитов в крови рыбы очень изменчиво. Оно зависит от многих факторов как внешнего характера, так и внутреннего: возрастные изменения, пол и половая активность, упитанность, сезонность, изменения температуры, инфекционные и паразитарные заболевания и многие другие факторы (Голодец, 1939; Драбкина и Телкова, 1949; Ляйман и Шполянская, 1951; Антипова, 1954; Пучков и Федорова, 1951; Остроумова, 1957).

Лейкоциты различаются между собой по отношению к краскам (кислые, нейтральные, основные) и по наличию зернистости (гранулы). Количественное соотношение этих форм клеток выражается лейкоцитарной формулой. Лейкоцитарная формула у рыб крайне неустойчива (Држевина, Рубашев) (табл. 61).

Таблица 61

Процентное содержание разных форм лейкоцитов в крови рыб
(по С. И. Рубашеву и Г. Г. Голодец)

Виды рыб	Гранулоциты*	Лимфоциты	Моноциты	Клетки типа лимфомиэлобластов
Лосось	12	71	2	15
Форель озерная	11	57	—	32
Форель ручьевая	18	64	—	18
Таймень	4	66	—	30
Сиг	5	78	10	7
Налим	12	51	5	32
Судак	14	81	1	4
Линь	4	95	—	1
Лещ	18	80	—	2
Карп	12	84	—	4
Ерш	1,4	81,1	17,4	—
Густера	3,1	55,6	41,0	—
Карп зеркальный (здоровый)	7,8	45,4	46,3	—
Карп зеркальный (аквариальный)	10,5	73,7	15,1	—
Карп зеркальный (чернильное заболевание)	4,6	43,5	51,3	—

*. Так как эозинофилов очень мало, а имеются преимущественно нейтрофилы, то С. И. Рубашев дает их вместе под рубрикой гранулоциты.

Лимфоцитов в крови содержится 43—95% от всех лейкоцитов. Клетки типа лимфомиэлобластов (незернистые клетки с базофильной протоплазмой) похожи на молодые лейкоциты крови млекопитающих, появляющиеся обычно в патологических случаях. Лейкоциты рыб хотя и носят названия, аналогичные лейкоцитам млекопитающих, однако по характеру окрашиваемости красками, по зернистости они значительно отличаются от последних.

Сравнивая одинаковые формы (по названию) лейкоцитов у разных рыб, легко заметить, что они значительно отличаются друг от друга как по своей структуре, так и по отношению к краскам. Например, у лосо-

секих рыб лимфоциты имеют более светлые ядра, чем у карповых, зернистость гранулоцитов незначительная и нечеткая, протоплазма гранулоцитов и клеток лимфомиэлобластического типа способна к базофилии, а у карповых последние клетки имеют оксифильную протоплазму (Рубашев). Незернистые лейкоциты рыб обладают фагоцитарной способностью. Соотношение разных форм лейкоцитов меняется от ряда факторов: количество моноцитов увеличивается в период нереста (лещ, судак), количество нейтрофилов возрастает при изменении температуры (кап, сом) или значительно снижается при усилении питания (радужная форель); при этом количество моноцитов и полиморфноядерных клеток увеличивается. При изменении температуры воды наблюдается разная реакция у форелей, с одной стороны, и у карпов, сомов — с другой. У первых число лейкоцитов изменяется в 15—20 раз, а у вторых в 1,5—2 раза. Эту разницу в реагировании И. Н. Остроумова (1957) ставит в связь с активностью образа жизни рыб. Некоторые из указанных изменений в формуле крови приводятся в табл. 62.

Б. М. Драпкина (1958) указывает, что лейкоцитарный состав крови меняется в нерестовый период. Так, у куриного лосося наблюдается во время икрометания увеличение моноцитов до 57,8% у самок и до 38% у самцов.

Таблица 62

Влияние температуры и качества пищи на состав форменных элементов крови (по Б. М. Драпкиной и И. Н. Остроумовой)

Виды рыб	t° воды	Продолжительность повышения температуры в час	Эритроциты, млн/мм ³	Лейкоциты, тыс/мм ³	Состав лейкоцитов в %			
					лимфоциты	моноциты	полиморфноядерные клетки	нейтрофилы
Форель радужная	1	0	0,98	16,6	92	4	4	—
	14	1	1,10	14,3	90	4	6	—
Карп	13—16	~ 15	1,10	26,7	97	1	2	—
	1—4	0	1,30	2,2	80	7	—	13
	16	1	1,51	13,9	33	1	—	66
	16	3	1,38	16,0	62	2	—	36
	16	5	1,19	13,7	85	1	—	14
	16	9	1,62	40,9	96	2	—	2
Сом	16	13	1,25	35,6	98,5	0,5	—	1
	4	0	—	3,3	90	5	—	5
	6	1	—	24,0	45	3	—	52
	16	1	—	27,3	37	2	—	61
	16	10	—	52,5	95	2	—	3
	Стадия зрелости	Корм						
Форель радужная (самка)	II	естественный	1,29	23	92	1,5	7	—
	III	искусственный	0,81	30,5	75	7	18	—
	II	»	0,23	16,0	73,5	4	22,5	—
Лещ (самка)	III	»	0,29	54	40	28	32	—
	IV	естественный	0,70	44	91,4	3,3	3,3	2,0
Судак (самка)	IV	«	2,26	31	89	11	—	—

Дыхательная функция крови

Под дыхательной функцией крови понимается процесс переноса кислорода от поверхностей, воспринимающих кислород извне, к клеткам всего тела и перенос угольной кислоты от клеток тела наружу. Однако кровь является только одним из звеньев в сложной и многообразной системе снабжения организма кислородом.

Значение молекулярного кислорода для организма рыбы огромно. Дыхательная функция крови является чрезвычайно важной функцией организма.

Перенос кислорода. Кровь «омывает» все клетки тела и может быстро перенести кислород от кислородвоспринимающих поверхностей к клеткам и в обратном направлении угольную кислоту.

Перенести указанные газы в нужном для организма количестве с помощью только одной жидкости невозможно. Кровь, конечно, растворяет кислород и угольную кислоту и в какой-то мере может переносить эти газы физическим путем. Однако потребности организма рыбы в кислороде таковы, что если бы перенос его осуществлялся только за счет физически растворенного в жидкости кислорода, то у рыб должно было бы быть такой жидкости в несколько десятков раз больше, чем она имеет. Увеличение количества жидкости, циркулирующей в теле, усложняет работу сердечно-сосудистой системы.

В ходе эволюции у животных возникли специальные переносчики кислорода, которые позволили значительно увеличить потребляемость кислорода, усилить окислительные процессы, без увеличения циркулирующей жидкости.

У животных выработались следующие переносчики кислорода:

1. Гемоглобины — красные дыхательные пигменты.

У многих беспозвоночных имеется эритрокруорин (из группы гемоглобинов). Гемоглобины содержат железо и связывают одну молекулу кислорода с одним атомом железа.

2. Хлорокруорины — зеленые кровяные пигменты, содержащие железо. Связывают одну молекулу кислорода с одним атомом железа. Хлорокруорины имеются у аннелид.

3. Гемеритрины — красно-фиолетовые пигменты, содержащие железо, три атома которого связывают одну молекулу кислорода. Гемеритрины имеются у сипункулид.

4. Гемоцианины — синие дыхательные пигменты, содержащие медь, два атома которой связывают одну молекулу кислорода.

Три первых дыхательных пигмента являются железосодержащими и в этом отношении они родственны, а последний содержит медь.

Указанные пигменты — биохимически разные вещества, однако в то же время они являются биохимическими аналогами, выполняющими одну физиологическую функцию — перенос кислорода. Все они связывают молекулярный кислород, не изменяя валентности связывающего металла (отличие от процесса окисления).

Связывание и отдача кислорода зависят от его парциального давления (pO_2). При повышенном pO_2 (в органе дыхания) происходит связывание кислорода, при пониженном — отдача (в ткани).

По своей химической природе дыхательные пигменты являются сложными белковыми веществами, относящимися к группе хромопротеидов. Хромопротеид — соединение белка с небелком, или простетической группой. Простетическая группа содержит металл (железо или медь) и является пигментом.

У настоящих рыб дыхательным пигментом является истинный ге-

моглобин, находящийся в эритроцитах крови. У круглоротых в эритроцитах содержится эритрокруорин (Сведберг) — дыхательный пигмент, разновидность гемоглобина. Эритрокруорин имеется у многих беспозвоночных животных (иглокожие, моллюски, черви, членистоногие и др.).

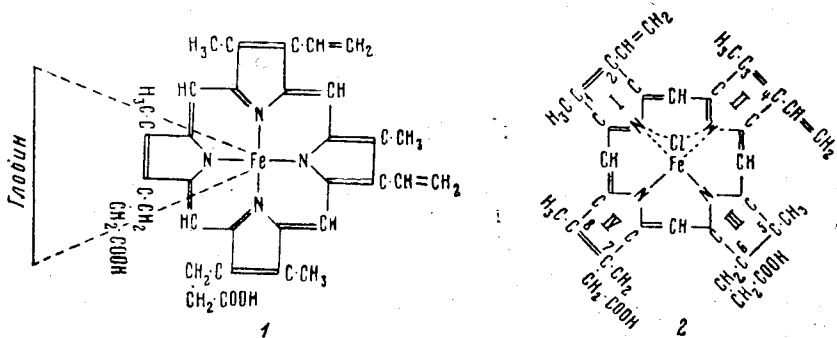


Рис. 25. Структура гема (1) и гемина (2)

Гемоглобин рыб является хромопротеидом, состоящим из белковой части — глобина (94%) и небелковой (протетической группы) — гема (6%). В молекуле гемоглобина имеются 4 протетические группы.

Гем является соединением порфирина с двухвалентным железом. Русский биохимик М. В. Ненцкий первый показал, что гем состоит из 4 пирольных колец, комплексно связанных с одним атомом железа. При окислении гема получается гематин ($C_{34}H_{32}O_4N_4FeOH$), а если в геме железо окислено до трехвалентного и соединено с атомом хлора, то получается гемин ($C_{34}H_{32}O_4N_4FeCl$) (рис. 25).

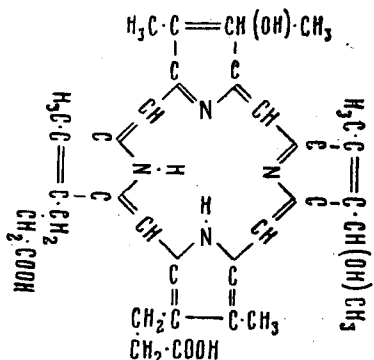


Рис. 26. Структура гематопорфирина

Глобин определяет видовые особенности гемоглобинов, гем же у разных животных одинаков. Глобин является амфотерным коллоидом с определенной изоэлектрической точкой.

Гем связывает молекулярный кислород, но если от него отнять железо, то получают вещество — гематопорфирин, которое кислород уже не связывает (рис. 26). Способность дыхательного пигмента связывать молекулярный кислород обусловлена, следовательно, присутствием в геме железа.

Четыре пирольных кольца, связанных метиновыми (СН) мостиками (кольцо порфина), дают основу гема. Присоединением различных групп к порфиновому кольцу получают порфирины.

Раньше порфирины получали из гемина, а теперь синтезируют их. Оказалось, что порфирины являются довольно инертными веществами, но они становятся активными, если в состав их входит атом металла (металлопорфирины). Было получено много металлопорфиринов с разными атомами металлов. Однако только металлопорфирины железа, кобальта и марганца способны легко окисляться. Из трех указанных металлопорфиринов только первый способен образовывать лабильное соединение с кислородом, обладать большой кислородной емкостью, т. е. свойствами, необходимыми для дыхательного пигмента.

Другой металлопорфирин содержит магний и обладает восстановительными свойствами. Если металлопорфирин, содержащий железо, играет громадную роль в окислительных процессах животных, то у растений в хлорофилле такую же роль в восстановительных процессах играет металлопорфирин, содержащий магний.

Гемоглобин рыб кристаллизуется в кристаллы моноклинической и орторомбической системы. Молекулярный вес его около 68 000—70 000 (у ската, щуки и судака — 68 000). Гемоглобин имеет 4 группы, молекулярный вес каждой равен приблизительно 17 600.

В последние годы в Антарктике нашли рыб, не имеющих гемоглобина и эритроцитов (Ruud, 1954; Андрияшев, 1957).

Описываемые Рудом рыбы были пойманы у о. Южная Георгия (примерно 37° з. д.) и Андрияшевым у о. Кергелен (примерно 70° в. д.). Рыбы с бесцветной кровью принадлежат к семейству Chaenichthyidae. Теперь насчитывается около 10 видов рыб, имеющих бесцветную кровь. У исследованных рыб не удалось обнаружить гемоглобин даже спектроскопически. Рыбы с такой кровью живут в хорошо аэрированной воде при низких температурах (ниже 2°) и достигают значительных размеров. По мнению Руда, бесцветная кровь есть вторичное приспособление рыб к жизни в воде с высоким содержанием кислорода (потеря гемоглобина). Низкая температура благоприятна тем, что она снизила обмен веществ в рыбе и дала возможность плазме и воде содержать больше кислорода.

Связь гемоглобина с кислородом. Способность гемоглобина образовывать непрочное соединение с кислородом обусловлена наличием в молекуле гемоглобина железа. На этом основании были сделаны попытки определить количество гемоглобина по железу и по количеству железа в крови судить об активности (подвижности) рыб, об уровне окислительных процессов в их тканях. Однако простой зависимости между активностью рыб и содержанием железа в крови не обнаружено (табл. 63).

При таком расположении рыб каждая группа имеет много общего с соседней группой как в отношении концентрации железа, так и активности самой рыбы. Выявить зависимость между этими двумя характеристиками (содержание железа и активность) затруднительно. Однако если взять крайние группы (40 и 20), то становится ясно, что активные рыбы имеют в крови больше железа, чем малоактивные. Это положение было высказано Холлом и Греем (Hall and Gray, 1929) для морских рыб.

Простой зависимости между активностью рыбы и концентрацией железа в крови может не быть еще и потому, что количество гемоглобина в эритроците у

Таблица 63
Среднее содержание железа в крови рыб
(в мг %) (по В. А. Павлову)

Виды рыб	Содержание железа в крови
Пелагида	> 40
Скумбрия	
Менхаден	
Миного речная	
Семга	35—40
Форель	
Сиг	
Северюга	
Карп	30—35
Камбала морская	
Линь	25—30
Стерлядь	
Лещ	
<i>Stenotomus chrysops</i>	
Морской петух	20—25
Судак	
Щука	
Окунь	
Сом	
Угорь	
Налим	< 20
Морской черт	
Жабень	

разных рыб неодинаково. Даже у одного и того же экземпляра концентрация гемоглобина в эритроците может меняться в зависимости от ряда факторов как внутреннего, так и внешнего порядка. Кроме этого, на интенсивность снабжения организма кислородом влияет не только количество гемоглобина, но и его качество, а также работа разных органов (органы дыхания, сердечно-сосудистая система).

Количество гемоглобина в крови рыб обычно меняется с изменением количества эритроцитов, но это скорее правило, чем закон.

Количество гемоглобина у рыб определяют так же, как у человека или высших животных. Наиболее распространенным способом является колориметрический способ по Сали — растворение эритроцитов в соляной кислоте и последующее колориметрирование со стандартом. Так как у рыб эритроциты ядерные, то при таком способе определения появляется небольшая муть в растворе, мешающая колориметрированию. За 100% принято содержание 17,3 г гемоглобина в 100 мл крови (последнее время стали градуировать гемометры, исходя из 16 г гемоглобина в 100 мл крови).

Количество гемоглобина в крови рыб приблизительно следующее: у круглоротых 4—5,6 г гемоглобина на 100 мл крови; у хрящевых 1,7—5,8, у костистых рыб 4,0—14,7 г.

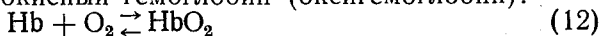
Количество гемоглобина в крови у рыб колеблется в широких пределах и зависит от ряда факторов. Ланге первый указал, что самцы уса-ча и щуки имеют больше гемоглобина, чем самки. Это положение подтверждено многими последующими исследователями для разных рыб.

Дикие формы форелей имеют больше гемоглобина, чем культурные (Марш).

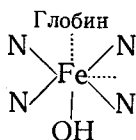
Количество гемоглобина в крови уменьшается при анемии (Павлов и Кролик, 1936; Калашников, 1939), при длительном голодании (Остроумова, 1957). Многие авторы отмечали большее содержание гемоглобина у активных рыб, чем у неактивных (Hall and Gray, 1929; Андрианов, 1937; Калашников, 1939; Коржувев, 1956 и др.). С. Джелинео (St. Gelineo, 1958), исследовав 14 видов рыб Адриатического моря, также показал, что даже у близких видов *Scorpaena* количества гемоглобина больше у активных (*S. porcus* — в среднем 8 г%), чем у неактивных (*S. scrofa* — 5,1 г%), у костистых больше (в среднем 9,5 г%), чем у хрящевых (3,7 г%). Он же (St. Gelineo, 1957) показал на 7 видах морских рыб, что гемоглобина больше в крови у самок в период их половой активности (активные гонады), чем в неактивный период.

И. Р. Велдре (1958) отмечает сезонные изменения в количестве гемоглобина и эритроцитов (эти показатели изменяются почти однотипно). В летние месяцы (июль—август) у плотвы и окуня количество гемоглобина достигает максимума (у плотвы до 2,3 г/кг, а у окуня до 1,8 г/кг), а в зимние — минимума (у плотвы 1,3 г/кг, а у окуня 0,8 г/кг).

Двухвалентное железо гема способно связывать кислород, не переходя само при этом в трехвалентное. Эту реакцию схематически можно изобразить следующим уравнением, в котором Hb — восстановленный гемоглобин, а HbO₂ — окисный гемоглобин (оксигемоглобин).



Если под влиянием тех или иных веществ железо в геме перейдет в трехвалентное, то получается метгемоглобин, который уже не способен связывать и переносить кислород.



Направление реакции в уравнении определяется $p\text{O}_2$. Связывание Hb с O_2 происходит при повышенном $p\text{O}_2$ в органах дыхания, а распад HbO_2 , его диссоциация происходит в тканях, где $p\text{O}_2$ понижено. Характер кривой, изображающей эту реакцию, имеет S-образный вид, что указывает на замечательное свойство гемоглобина связывать значительные количества кислорода (рис. 27). Hb переходит в HbO_2 почти полностью при значительных колебаниях $p\text{O}_2$ во внешней среде (верхняя часть кривой). Однако у рыб из разных мест обитания с разным $p\text{O}_2$ имеется свой нижний предел $p\text{O}_2$ в окружающей воде для нормального местообитания данного вида.

На рис. 28 приводятся диссоциационные кривые оксигемоглобина для некоторых рыб.

У взятых для примера 5 рыб кривые диссоциации HbO_2 сильно различаются. Чтобы оценить эффективность работы гемоглобина той или иной крови рыб, сопоставим насыщенность Hb кислородом при $p\text{O}_2$ в 30 мм рт. ст. (около 1,6—1,7 мл O_2 в 1 л воды).

При таком давлении кислорода гемоглобин угря и линя переходит в HbO_2 на 97—100%, у карпа на 80, у скумбрии на 75 и у судака на 64%.

Следовательно, если поместить указанных рыб в воду с концентрацией растворенного в ней кислорода около 1,7 мл O_2 на литр, то угорь и линь будут нормально дышать, так как гемоглобин будет полностью выполнять свою дыхательную функцию, а судак будет испытывать асфиксию (удушие), так как гемоглобин, плохо насыщаясь кислородом, не сможет полностью снабдить им ткани.

Даже при $p\text{O}_2$ в 10 мм рт. ст. (около 0,5 мл O_2 на литр воды) угорь и линь могут длительно жить в такой воде, а карп, скумбрия и судак быстро погибнут. Наши пресноводные рыбы (линь и судак) живут при очень разных кислородных режимах: судак — в чистой хорошо аэрированной воде, а линь — в илистых, сильно заросших растительностью водах.

При заморах рыб в водоемах можно наблюдать определенную последовательность гибели или ухода из данного места рыб при снижении концентрации растворенного в воде кислорода. Сперва уходят или гибнут (если нельзя уйти) наиболее оксифитные рыбы (лососевые, сельдевые, осетровые), затем окуневые, щука, потом такие карповые рыбы, как линь, карась и, наконец, вьюны.

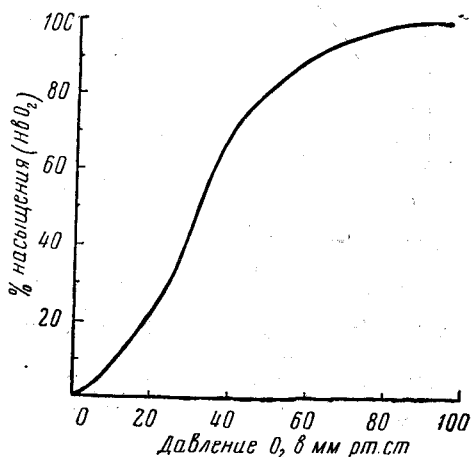


Рис. 27. Кривая связывания кислорода гемоглобином

Давно отмеченная рыбаками и рыбаками разная степень чувствительности рыб к недостатку кислорода, растворенного в воде, находит свое объяснение в основном в дыхательной функции крови, в разной способности Hb переходить в HbO₂ при пониженном pO₂. У разных рыб Hb приспособлен на разный нижний предел pO₂ в крови. Рыбы, имеющие высокий обмен и живущие в чистых, хорошо аэрированных водах, имеют Hb, приспособленный на относительно высокий уровень нижнего предела PO₂ в воде. У рыб загрязненных или заморных водоемов Hb приспособлен к относительно низкому уровню pO₂. Такие рыбы имеют относительно малый обмен веществ.

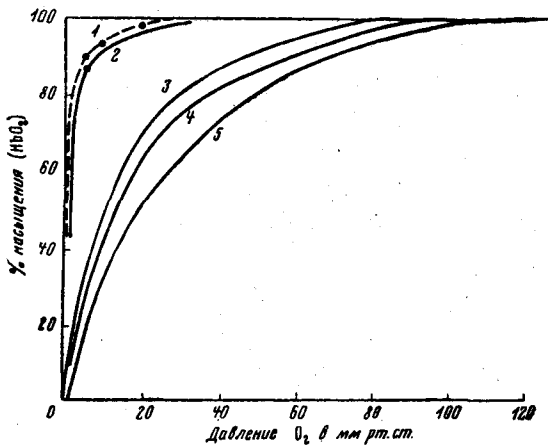


Рис. 28. Кривые диссоциации оксигемоглобина в зависимости от pO₂:

1—угорь; 2—лινь; 3—карп; 4—скумбрия; 5—судак (по В. А. Павлову и С. Редфильду)

В данном случае хорошо видна связь между свойствами гемоглобина и средой обитания рыбы. Биохимическое и физиологическое приспособление Hb вырабатывалось у рыб под воздействием конкретной среды обитания, определенных колебаний PO₂ во внешней среде. Рыбы одного вида или близких видов, но живущие в разных местах обитания (в отношении PO₂) имеют разную способность Hb переходить в HbO₂ при пониженном pO₂, разную чувствительность к пониженному pO₂ (вьюн и щиповка, карась из больших озер и карась из мелких деревенских прудов).

Для гемоглобинов Крогом (Krogh, 1919) были предложены две характеристики: напряжение зарядки (p₉₅) и напряжение отдачи (p₅₀). p₉₅ — величина pO₂ в миллиметрах ртутного столба, при которой Hb на 95% переходит в HbO₂, а p₅₀ — величина pO₂, при которой HbO₂ на 50% диссоциирует на Hb и O₂ (или Hb окислится кислородом на 50%). В табл. 64 даются p₉₅ и p₅₀ для некоторых рыб.

У рыб, живущих в хорошо аэрированной воде, гемоглобин может выполнять дыхательную функцию только при относительно повышенном pO₂, а у рыб, живущих в плохо аэрированной воде, гемоглобин может выполнять дыхательную функцию даже при малом pO₂.

У судака, скумбрии, трески и пикши кровь хорошо адаптирована к повышенному PO₂, к высокому уровню окислительных процессов; у карпа, угря, щуки и леща — к пониженному PO₂ во внешней среде, а в связи с этим к более низкому уровню окислительных процессов.

Физиологическая результативность «работы» дыхательного пигмента определяется его кислородной емкостью, т. е. количеством связываемого кислорода и его способностью отдавать кислород в тканях. Например, 1 г гемоцианина связывает 0,4 см³ кислорода, а гемоглобин — 1,34 см³. А. П. Виноградов отмечает, что железо-порфириновые системы с большой кислородной емкостью (гемоглобин, например) появились в тех случаях, когда возникали препятствия к непосредственному получению кислорода из водного раствора и когда гемоцианин оказывался недостаточным.

Таблица 64

Напряжение зарядки (p_{95}) и напряжение отдачи (p_{50}) для гемоглобина крови (по Крогу и Лейтч, В. А. Павлову, П. А. Коржуеву)

Виды рыб	t°	p_{95} в мм рт. ст.	p_{50} в мм рт. ст.
Скат	10	—	20
Скумбрия	20	100	17
Судак	16	75	19
Треска	15	70	18
Пикша	15	70	18
Морской петух	20	—	16
Форель	15—17	70	11—15
Акула	—	—	14
Камбала	16	40	10
Лещ	16	25	5
Щука	15—17	10	2—3
Карп	15—17	10	2—3
Угорь	15—17	10	2—3

В гемоглобине железо удерживает кислород, поэтому были сделаны определения количеств кислорода, приходящихся на 1 г железа. Теоретически можно ожидать, что 1 г железа свяжет $401 \text{ см}^3 \text{ O}_2$ ($\text{O}_2 \cdot \text{Fe} = \frac{22394}{55,85} = 401$). При определении этого отношения у разных животных были получены величины, близкие к указанной (387—400).

Кислородная емкость крови (количество кислорода в см^3 , связываемого 100 см^3 крови) у разных рыб разная, так как у них содержится разное количество Hb в крови. Если делать пересчет на 100 см^3 эритроцитов (кислородная емкость эритроцитов), то разница между кислородными емкостями эритроцитов разных рыб получается значительно меньше (табл. 65).

Таблица 65

Кислородная емкость крови (в объемных %) (по П. А. Коржуеву и Е. К. Жукову)

Виды рыб	Кислородная емкость крови	Кислородная емкость эритроцитов
Миксина	5,2—7,5	27,5
Скат (<i>Raja ocellata</i>)	4,2—5,7	30,0
Скат (<i>R. erinacea</i>)	1,1—2,3	26,2
Скат (<i>R. diaphenes</i>)	3,6	36,0
Акула	5,5—7,8	—
Треска	6,5—7,8	25—29
Морской черт	5,1	33,0
Жабень	6,2	32,0
Морской петух	7,7	32,0
Скумбрия	15,8	43,0
Угорь	10,2—15,6	35,0
Угорь электрический	19,7	—
Щука	5,4—7,8	37,1
Сом	5,9—9,5	39,0
Форель	9,5—13,4	39,0
Карп	11,5—16,8	35

Ранее было указано, что в молекуле гемоглобина имеется 4 протетические группы (гема) и что диссоциационная кривая оксигемоглобина имеет большей частью S-образный характер. Какие из этого следуют выводы и какое значение имеет указанный факт для дыхательной функции крови?

Если бы одна молекула гемоглобина связывала только одну молекулу кислорода, то кривая диссоциации оксигемоглобина имела бы гиперболический характер. В действительности же мы имеем большей частью S-образные кривые. Значит кислород связывается несколькими молекулами гемоглобина. Было сделано предположение, что связывание кислорода гемоглобином идет по следующим ступеням:

1. $\text{Hb}_4 + \text{O}_2 \rightarrow \text{Hb}_4\text{O}_2$
2. $\text{Hb}_4\text{O}_2 + \text{O}_2 \rightarrow \text{Hb}_4\text{O}_4$
3. $\text{Hb}_4\text{O}_4 + \text{O}_2 \rightarrow \text{Hb}_4\text{O}_6$
4. $\text{Hb}_4\text{O}_6 + \text{O}_2 \rightarrow \text{Hb}_4\text{O}_8$

При насыщении гемоглобина кислородом в каждый момент разные молекулы гемоглобина могут иметь разную степень насыщения. Эмпирическая диссоциационная кривая HbO_2 — средняя из всевозможных ступеней окисления. Математическое выражение этих связей обычно излагают следующими формулами.

Если молекула Hb, соединяясь с молекулой кислорода, дает одну молекулу оксигемоглобина (формула 12), то, так как эта реакция легко обратима и направление ее зависит от $p\text{O}_2$, в какой-то момент наступит равновесие и скорость образования оксигемоглобина будет равна его диссоциации:

$$V_1 = K_1 [\text{Hb}] \cdot [\text{O}_2] \quad V_2 = K_2 [\text{HbO}_2],$$

т. е. при

$$V_1 = V_2$$

$$K_1 [\text{Hb}] \cdot [\text{O}_2] = K_2 [\text{HbO}_2] \quad (14)$$

или

$$\frac{[\text{Hb}][\text{O}_2]}{[\text{HbO}_2]} = \frac{K_2}{K_1} = K, \quad (15)$$

где K_1 и K_2 — константы соответствующих скоростей, а K — константа диссоциации оксигемоглобина. Если принять взятое для реакции количество Hb за 100 и обозначить количество образовавшегося HbO_2 — y , а количество O_2 , пропорциональное $p\text{O}_2$ — x , то формула (15) примет такой вид:

$$\frac{(100 - y)x}{y} = K. \quad (16)$$

Обозначив $\frac{100 - y}{y}$ через z , получаем уравнение прямоугольной гиперболы:

$$zx = K. \quad (17)$$

Действительно, в некоторых случаях получают кривую диссоциации оксигемоглобина, близкую к гиперболе. Это означает, что молекулы гемоглобина не образуют групп (агрегатов) и каждая молекула Hb может связать молекулу O_2 . В большинстве же случаев, как было указано ранее, получают диссоциационные кривые, имеющие S-образный характер.

Гилл (в 1910 г.) высказал предположение, которое затем подтвердилось, что гемоглобин образует агрегаты молекул и соединяется не с одной молекулой кислорода, а с несколькими молекулами (n); число их равняется числу молекул гемоглобина в агрегате. Тогда формула должна принять следующий вид:

$$\frac{(100-y)x^n}{y} = K. \quad (18)$$

Чтобы выразить сродство гемоглобина с кислородом, необходимо взять обратную величину константы диссоциации оксигемоглобина K :

$$\frac{y}{(100-y)x^n} = \frac{1}{K} = k. \quad (19)$$

Нас интересует вычисление величины n (величины агрегации). Для этого прологарифмируем указанное уравнение:

$$\lg \frac{y}{100-y} - n \lg x = \lg K. \quad (20)$$

Это уравнение соответствует уравнению прямой ($y = ax + b$).

При графическом изображении данного логарифмического выражения можно определить величину n , если по оси абсцисс отложить $\lg x$, а по ординате — $\lg \frac{y}{100-y}$, тогда величина n численно будет равна $\operatorname{tg} \alpha$ (угол наклона прямой, пересекающей ось x), а $\lg K$ — отрезку, отсекаемому прямой на оси ординат (рис. 29).

В отношении рыб было показано, что величина n изменяется в зависимости от pO_2 (Рут, Будденброк) (табл. 66).

Таблица 66
Изменение величины n от напряжения кислорода

Виды рыб	n	pO_2 в мм рт. ст.
Скат	1,64	7
	1,76	19,1
	3,0	90
Жабень	0,78	3
	1,34	13
	6,00	40
	11,00	60

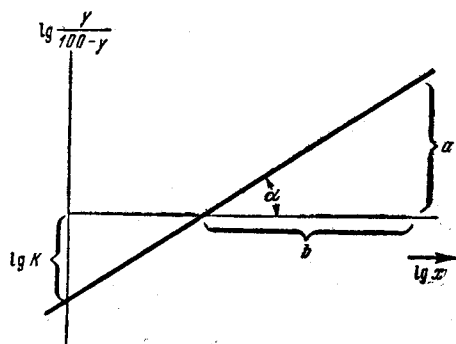


Рис. 29. Вычисление степени агрегации молекул гемоглобина (n) графическим путем ($\operatorname{tg} \alpha = \frac{a}{b} = n$). K — константа сродства гемоглобина к кислороду

При полном насыщении гемоглобина кислородом величина n достигает максимального значения.

Удобство уравнения Гилла состоит в том, что оно позволяет экспериментально определить величину n при любом pO_2 . Гилл первоначально считал, что n остается постоянным у всех животных, но вскоре было показано, что величина n разная не только у разных животных, но изменяется у одного и того же животного в зависимости от pO_2 , т. е. не является константой.

В. Будденброк (Buddenbrock, 1934) вычислил n для ряда животных и обнаружил интересные особенности. У макрели и камбалы n остав-

ся постоянным при всех значениях pO_2 , а у ската, жабень и морского петуха оно меняется с изменением pO_2 . Затем, если сравнивать величины n для разных животных, то легко видеть, что чем меньше pO_2 , при котором происходит образование HbO_2 на 95%, тем больше n . Для мономолекулярной реакции $n = 1$. Гемоцианин также имеет постоянную величину n при разных значениях pO_2 .

С эколого-физиологической стороны большой интерес имеет то, что у такой подвижной оксифильной рыбы, как скумбрия, величина n не меняется с изменением pO_2 , а у донной, малоподвижной рыбы жабень величина n сильно меняется с изменением pO_2 . Указанное свойство крови этих двух рыб находится в связи с их дыханием (табл. 67).

Таблица 67

Особенности дыхания у донных и пелагических рыб

Жабень	Скумбрия
<p>Переменное n Низкая концентрация Hb в крови Дыхание зависит от PO_2 Может использовать кислород, растворенный в воде до ничтожных следов</p>	<p>Постоянное n Высокая концентрация Hb в крови Дыхание не зависит от PO_2 (в некотором интервале изменений PO_2) Умирает при уменьшении PO_2 в воде меньше 70 мм рт. ст.</p>

Изменяемость n — приспособление гемоглобина к выполнению дыхательной функции при малой концентрации растворенного в воде кислорода.

Будденброк в «Основах сравнительной физиологии» (1939) обращает особое внимание на величину изменяемости n , на ее физиологическое значение. На основе произведенных расчетов он считает, что гемоглобин тем лучше переносит кислород, чем более изменчива величина n в области перехода pO_2 от низкого к высокому.

Для лучшего переноса гемоглобином кислорода процесс, выражающийся S -образной кривой диссоциации, является более благоприятным, чем гиперболический. Флоркэн (1944) считает, что «переносчиков, дающих S -образную кривую, можно рассматривать как формы эволюционно более высокие, чем переносчики с гиперболической кривой. Последняя форма кривой наблюдается у гемоглобинов, молекулярный вес которых соответствует одной единице, т. е. 17 600, и которые имеют, следовательно, только одну группу, связывающую кислород».

Введенная Гиллом величина n интересна с физиологической точки зрения, однако, зная ее, нельзя полностью объяснить, почему получается S -образная кривая при насыщении гемоглобина кислородом. Следует считать, что имеющиеся уравнения зависимости образования оксигемоглобина от изменений pO_2 весьма приближенны. Возникающие при этих реакциях соотношения значительно сложнее.

Рассмотрим зависимость реакции гемоглобина с кислородом от некоторых факторов среды и прежде всего от PCO_2 и pH .

Реакция гемоглобина с кислородом в значительной степени зависит от pCO_2 . С увеличением напряжения угольной кислоты в крови диссоциационная кривая оксигемоглобина смещается вправо. Это явление называется эффектом Бора.

В отношении рыб такая же зависимость была отмечена Пауэрсом (1932) и Рутон (1934) для морских и В. А. Павловым (1940) для прес-

новодных. Согласно исследованиям В. А. Павлова, чрезвычайно сильно эффект Бора обнаруживается у линя (рис. 30).

При одинаковом PO_2 количество образующегося оксигемоглобина тем меньше, чем больше CO_2 .

Чтобы насытить гемоглобин кислородом до 95%, надо иметь PO_2 , равное 30 мм рт. ст., если $pCO_2 = 0$. Но если pCO_2 увеличить до 30 мм рт. ст. (обычно в крови пресноводных рыб pCO_2 равно около 15 мм рт. ст.), то насыщение гемоглобина кислородом на 95% произойдет только при pO_2 , равном около 200 мм рт. ст.

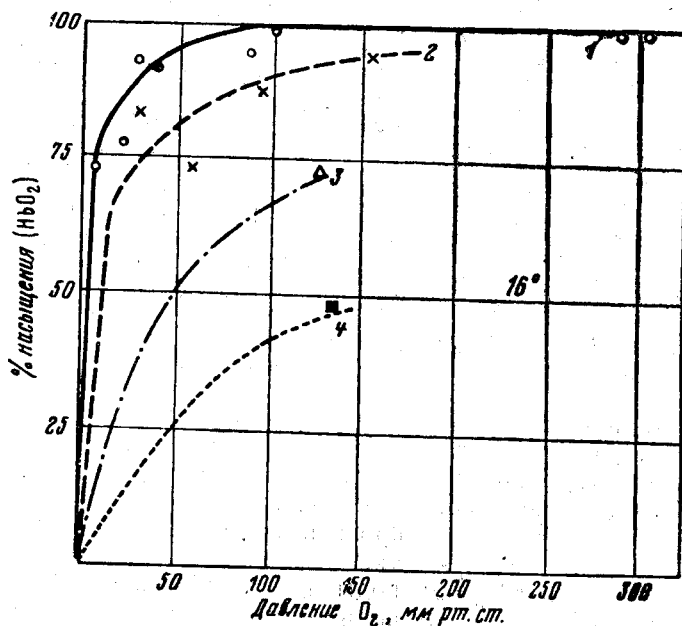


Рис. 30. Кривая диссоциации оксигемоглобина крови линя при 6°:

1—при давлении $CO_2 = 0$ мм рт. ст.; 2—30 мм рт. ст.; 3—100 мм рт. ст. и 4—300 мм рт. ст. (по В. А. Павлову)

Такое смещение кривой поглощения кислорода гемоглобином вправо имеет очень большое физиологическое значение. Если CO_2 затрудняет образование HbO_2 из Hb и O_2 , то он, следовательно, благоприятствует распаду HbO_2 на Hb и O_2 .

В тканях всегда содержится повышенное количество CO_2 . Когда оксигемоглобин в потоке артериальной крови достигает клеток, то он обязательно должен распасться на Hb и O_2 , т. е. отдать O_2 . Этой реакции в тканях благоприятствуют два основных фактора: 1) малое pO_2 и 2) большое pCO_2 .

В органах дыхания (например, в жабрах) имеются обратные отношения: высокое pO_2 и малое pCO_2 . При этих условиях распад оксигемоглобина затруднен, образование же его крайне облегчено. Степень влияния CO_2 на кровь разных рыб проявляется в разной мере. У оксифильных рыб оно выражено сильно, а у рыб, выдерживающих слабую аэрацию, — значительно слабее (рис. 31).

У таких рыб, как судак, живущих в чистой, насыщенной кислородом воде, образование HbO_2 сильнее подавляется угольной кислотой,

чем у линя или сома, которые живут в придонных заиленных местах и ведут менее подвижный образ жизни.

С увеличением концентрации CO_2 происходит подкисление среды (уменьшение рН). В связи с этим были проведены исследования влия-

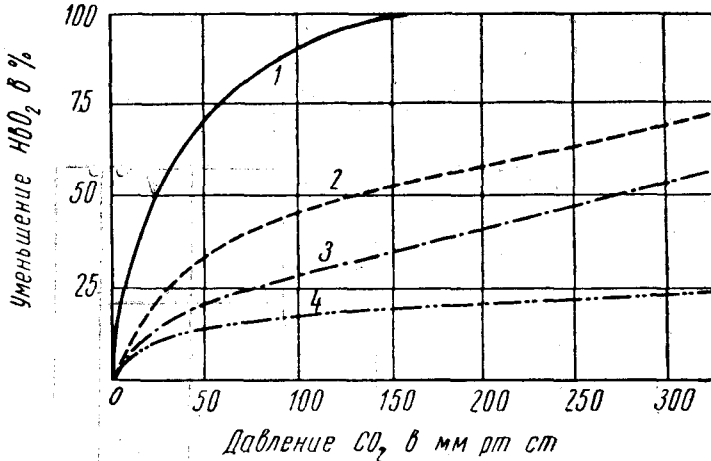


Рис. 31. Влияние CO_2 на кислородную емкость крови: 1—судак; 2—лещ; 3—лινь; 4—сом (по В. А. Павлову)

ния рН на реакцию Hb с O_2 (Пауэрс). Кислотность крови действует примерно так же, как и угольная кислота. Повышение рН крови благоприятствует связыванию O_2 гемоглобином, а уменьшение рН (подкисление) — распаду оксигемоглобина на Hb и O_2 . В органах дыхания кровь имеет более щелочное рН, а в тканях — более кислое. Изменение рН воды, в которой находится рыба, приводит к изменению рН крови (Кокубо, 1930; Пожитков, 1939). Подкисление воды вызывает подкисление крови.

Реакция соединения и распада гемоглобина с кислородом в большой степени зависит от температуры. С повышением температуры усиливается распад HbO_2 на Hb и O_2 и затрудняется образование HbO_2 . Понижение температуры действует в обратном направлении (рис. 32).

С экологической точки зрения значительный интерес представляет влияние температуры на реакцию Hb с O_2 . В повседневной практике очень часто можно наблюдать, как с повышением температуры воды рыбы начинают плохо себя чувствовать. Повышая температуру воды, а тем самым и тем-

пературу тела рыб, мы благоприятствуем реакции распада HbO_2 на Hb и O_2 , т. е. отдаче O_2 тканям. Ткани с повышением температуры увеличивают окислительные процессы и требуют большего снабжения кислородом. Но повышение температуры затрудняет реакцию связывания гемоглобина с кислородом. Гемоглобин уносится потоком крови от орга-

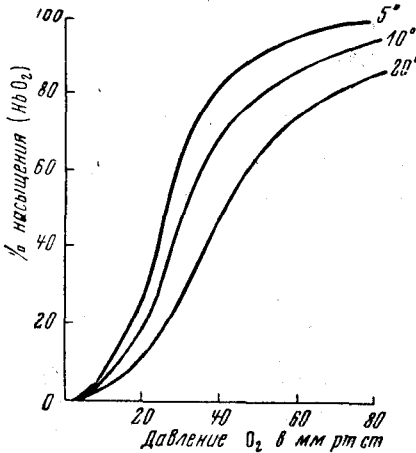


Рис. 32. Влияние температуры на реакцию связывания кислорода гемоглобином

нов дыхания, не полностью насыщенный кислородом. Создается затруднительная для организма рыбы ситуация: обмен повышен, потребность в кислороде возросла, а связывание O_2 с Hb в органах дыхания понижено.

Как разрешить противоречие? Необходимо увеличить pO_2 , при котором идет образование HbO_2 . Большею частью у рыб усиливается жаберное дыхание и сердечный ритм. При этом происходит не только поддержание pO_2 на более высоком уровне, но и снижение pCO_2 . Однако этого организм может достигнуть только в определенных границах температуры, так как в водоеме вода насыщена кислородом меньше при повышенной температуре, чем при пониженной. В лабораторных условиях и при перевозках живой рыбы в замкнутых сосудах состояние рыб может быть улучшено тем, что с повышением температуры увеличивают pO_2 в воде искусственно, путем аэрации.

Все сказанное о влиянии внешних факторов (pO_2 , pCO_2 , pH, температуры) на реакцию гемоглобина с кислородом схематически можно выразить в следующей таблице (табл. 68).

Таблица 68

Влияние pO_2 , pCO_2 , pH и температуры на реакцию гемоглобина с кислородом

Органы рыбы	Направление реакции Hb с O_2	Что благоприятствует этой реакции
Органы дыхания . . .	$Hb + O_2 \rightarrow HbO_2$	повышенное pO_2 и pH пониженное pCO_2 и температура
Ткани, клетки	$HbO_2 \rightarrow Hb + O_2$	пониженное pO_2 и pH повышенное pCO_2 и температура

Перенос угольной кислоты. Угольная кислота — конечный продукт окислительных процессов в клетках — переносится кровью от клеток к органам дыхания, где и выделяется в окружающую среду.

Жидкая часть крови (плазма), насыщаясь угольной кислотой в тканях при повышенном pCO_2 и отдавая ее в органах дыхания при пониженном pCO_2 , может служить переносчиком угольной кислоты. Однако такое физическое растворение CO_2 в плазме не решает всей задачи. Количество образующейся CO_2 в клетках больше, чем может растворить и перенести плазма физическим путем. В переносе угольной кислоты большую роль играют также эритроциты крови.

Количество поглощаемой кровью CO_2 возрастает значительно быстрее с увеличением pCO_2 в присутствии эритроцитов, чем без них. Растворение CO_2 в воде также возрастает с увеличением pCO_2 , но в меньшей степени (рис. 33).

Сравнивая рис. 31 и 33, легко заметить важную особенность крови рыб. Кровь рыб (например, судак) с гемоглобином, сильно подавляющимся CO_2 при образовании HbO_2 , имеет большую поглотительную способность CO_2 , чем кровь рыб, у которых образование HbO_2 меньше подавляется CO_2 (сом).

Кривые, выражающие связь Hb с CO_2 , имеют вид парабол и полностью объясняются законом действующих масс: с увеличением pCO_2 увеличивается количество связанной угольной кислоты. Имеющиеся в крови основания связывают CO_2 почти в неограниченном количестве. Поэтому кривые, выражающие этот процесс, не имеют уплощения (предела), как диссоциационные кривые оксигемоглобина.

Угольная кислота связывается кровью и переносится в форме $HbCO_2$, H_2CO_3 и $NaHCO_3$ физически растворенной и связанной с белка-

ми плазмы крови. Многообразие форм связи угольной кислоты кровью гарантирует организм от пересыщения свободной «агрессивной» угольной кислотой, от подкисления соков тканей. Во всем этом сложном процессе переноса угольной кислоты большая роль принадлежит эритроцитам. Они содержат HbO_2 и разные основания.

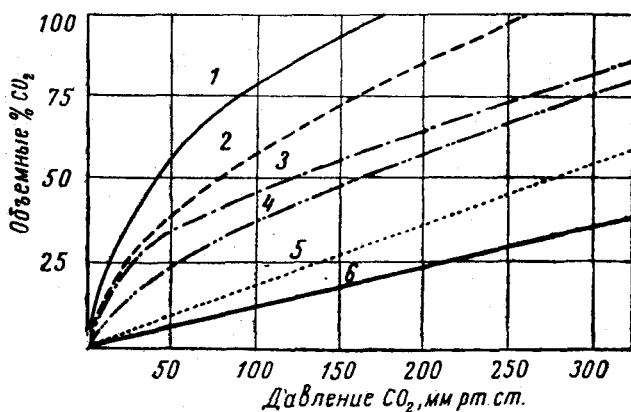


Рис. 33. Связывание CO_2 кровью пресноводных рыб при 16° :
 1—судак; 2—лещ; 3—лινь; 4—сом; 5—растворенная CO_2 при 6° ; 6—растворенная CO_2 при 16° (по В. А. Павлову)

На реакцию связывания Hb с CO_2 большое влияние оказывает кислород. Ученик И. М. Сеченова Б. Ф. Вериго показал, что связь Hb с CO_2 в значительной степени подавляется кислородом. Этот интересный факт указывает на замечательную пригнанность процессов переноса O_2 и CO_2 в организме.

Важной мерой связывания угольной кислоты кровью служит буферность крови. Буферная способность крови в общем виде может быть выражена следующей формулой (см. формулу 7):

$$\rho = \frac{d\rho\text{CO}_2}{d\rho\text{H}}, \quad (21)$$

т. е. как отношение поглощаемой кровью CO_2 к изменению крови. Чем больше буферность системы, тем больше надо прибавить кислоты, чтобы изменить pH системы на единицу.

Исследованиями буферной емкости крови разных животных было показано (Крепс, Коржуев, Павлов и др.), что имеется корреляция между буферной емкостью крови животного и его работоспособностью, а также местом обитания. Рыбы, имеющие большую подвижность (судак, лещ), имеют и большую забуференность крови, сом же, имеющий пониженный обмен веществ, имеет и пониженную забуференность крови (Павлов, 1940).

Рассмотрим кинетику передачи угольной кислоты.

Реакция связывания CO_2 с водой и распад H_2CO_3 протекает по схеме:



Реакции распада и соединения протекают очень медленно. Расчеты показывают (Крепс, Коржуев), что без участия ускорителей эти реакции не могут обеспечить перенос CO_2 в организме в должной мере.

Мелдрум и Роутон нашли в эритроцитах фермент с большой каталитической активностью. Этот фермент был назван карбоангидразой, или угольной ангидразой.

Угольная ангидраза является белковым веществом с молекулярным весом около 30 000. Она содержит в простетической части цинк в количестве 0,34%. Количество карбоангидразы в крови рыб больше, чем в крови вышестоящих позвоночных животных.

Соботка и Канн (Sobotka and Kann, 1941) нашли значительные количества карбоангидразы у рыб в жабрах и особенно в псевдобранхиях (рудимент шестой пары жабр). Карбоангидраза ускоряет реакцию связывания и освобождения угольной кислоты.

В. О СВЯЗИ СВОЙСТВ КРОВИ С УСЛОВИЯМИ ОБИТАНИЯ РЫБ

Водная среда является чрезвычайно переменчивой в отношении содержания растворенного в воде кислорода и угольной кислоты. Концентрация водородных ионов, имеющая большое значение для дыхательной функции, также изменяется в широких пределах (в одном водоеме в течение суток концентрация H^+ изменяется иногда в 1000 раз). Особенно континентальные, стоячие водоемы имеют неустойчивый режим в отношении O_2 , CO_2 и pH.

Не все рыбы приспособились к широким вариациям изменений среды. Приспособительное значение свойств крови в выполнении дыхательной функции становится особенно ясным, если рассмотрение этого вопроса связывать с условиями обитания рыбы.

Снабжение организма рыбы кислородом является самой первейшей необходимостью. Кислородное голодание переносится организмом только в течение короткого времени. Высокая работоспособность рыбы требует постоянного притока значительных количеств кислорода. Для этого необходимо иметь высокое pO_2 во внешней среде и высокую концентрацию гемоглобина в крови. Так как не всегда эти условия имеются, то у рыб выработался ряд приспособительных механизмов, обеспечивающих удовлетворительное снабжение организма кислородом (дыхательный аппарат). Но эти сложные анатомо-морфологические приспособления все же оказались недостаточными, и рыбы выработали также приспособления биохимического характера (свойства гемоглобина, карбоангидразы и др.). Сочетание разнообразных приспособлений в каждом конкретном случае — результат не только филогении данного вида, но и определенных условий жизни, при которых происходило онтогенетическое развитие.

Высокое содержание гемоглобина обычно связано с высоким содержанием эритроцитов, а последнее — с меньшими размерами каждого эритроцита.

Увеличение сродства гемоглобина с кислородом благоприятствует реакции их связывания в органах дыхания, но это же свойство гемоглобина затрудняет отдачу кислорода в тканях. Чтобы реакция распада оксигемоглобина могла осуществиться в потребляющих кислород тканях, там должно существовать низкое pO_2 .

Для обеспечения высокого уровня окислительных процессов в тканях рыбы, живущие в воде с малым содержанием растворенного в ней кислорода, должны были бы иметь сложные приспособления, которые они не смогли еще выработать. Разрешение указанного противоречия (между повышенными потребностями в кислороде и пониженным содержанием его) пошло разными путями: переход к воздушному дыханию, когда рыба не может найти водную среду с повышенной концен-

трацией кислорода; переход в хорошо аэрируемую воду (реки, ручьи, холодные воды) и, наконец, переживание неблагоприятного периода в малоактивном состоянии.

Кислород выступает как важнейший экологический фактор, оказывающий большое влияние на выработку ряда морфофизиологических и биохимических приспособлений, фактор, регулирующий распределение рыб и ограничивающий их распространение.

Лососи, сига, скумбрия, сельди и другие рыбы, имеющие высокий обмен веществ, могут существовать только в воде с высокой концентрацией растворенного в ней кислорода.

Накопление в воде CO_2 , водородных ионов и повышение температуры приводит к уменьшению связывания кислорода гемоглобином в органах дыхания. Следовательно, эти факторы внешней среды могут благоприятствовать и могут тормозить внешнее дыхание (связывание кислорода).

Накопление CO_2 в крови может иметь разную интенсивность. Это связано с количеством имеющихся в крови бикарбонатов. Чем больше бикарбонатов (щелочной резерв), тем больше может связываться CO_2 , тем более интенсивным может быть обмен веществ.

Все эти сложные анатомо-морфологические, физиологические и биохимические, а также биологические приспособления вырабатываются у разных рыб в весьма различных сочетаниях и в различной степени.

Например, у сегов (Павлов, 1949) в крови мало бикарбонатов. Благодаря этому кровь может связать выделяющуюся CO_2 в небольшом количестве, что в свою очередь определяет нормальное существование организма только при условиях или пониженной температуры и хорошо аэрированной воды, или снижения общего обмена веществ в организме.

Наблюдается такая общая связь между физико-химическими условиями среды и физиологическими особенностями рыб. Рыбы с высоким уровнем окислительных процессов имеют гемоглобин, насыщающийся кислородом при повышенном парциальном давлении. Такие рыбы плохо переносят водную среду с пониженной концентрацией кислорода, повышение температуры и концентрации свободной угольной кислоты, а также уменьшение рН среды.

Повышение окислительного обмена в организме ведет к повышению концентрации CO_2 в крови, а это приводит к ацидозу, что значительно снижает связывание кислорода гемоглобином. Выходом из такого противоречивого положения является обычно переход рыбы в хорошо аэрированную воду с пониженной температурой. Если же температура воды повышена (тропические области), то вода должна иметь не только нормальное содержание растворенного в ней кислорода, но и значительный щелочной резерв, что облегчает связывание выдыхаемой CO_2 . Такой средой является морская вода.

Иметь высокий уровень обмена при повышенной температуре и пониженном PO_2 и рН рыба не может. У нее не может протекать высокий окислительный процесс в тканях за счет водного типа дыхания, и она должна перейти к воздушному дыханию (см. стр. 163).

Рыбы, живущие при пониженном PO_2 , имеют гемоглобин с повышенным сродством к кислороду, т. е. могут насыщать гемоглобин кислородом на 95% при малом rO_2 . Но это замечательное приспособление выработалось у рыб на протяжении длительной эволюции и обычно связано с понижением общего окислительного обмена.

Многими исследователями отмечен следующий факт. Если рыб, обычно живущих в хорошо аэрированной воде (осетровые, лососи, сига и другие), перенести в условия пониженного PO_2 , то у них довольно

быстро развивается анемичное состояние (понижение общего обмена), приводящее к нарушению многих физиологических процессов.

Внешняя среда с ее особенностями физико-химического и химического характера требует определенной приспособленности рыбы именно к данным условиям. Когда среда изменяется, то она предъявляет новые требования организму рыбы, который должен соответственно измениться, чтобы не погибнуть. Разрешение возникающих противоречий у разных рыб осуществляется по-разному.

К сказанному надо добавить еще о роли микроэлементов.

Физиологами проведено очень мало определений в рыбах таких важных элементов, как медь, цинк и железо. Но из общей физиологии животных и человека известно, что при недостатке меди гемоглобин не образуется, если даже железа имеется в достаточном количестве. От недостатка меди в организме может наступить анемичное состояние. Ковальский считает, что для нормального кроветворения необходимы не только железо и медь, но и кобальт с марганцем в определенных сочетаниях.

Реакция $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3$ успешно протекает в организме только в присутствии угольной ангидразы (карбоангидразы) — фермента, содержащего цинк в количестве 0,33—0,34%.

Следовательно, чтобы нормально осуществилась дыхательная функция крови, рыбам необходимо иметь минимум 5 микроэлементов (Fe, Cu, Co, Mn, Zn). Получить их можно только из внешней среды.

Разные водоемы, особенно континентальные, имеют разную концентрацию указанных элементов, что не может не отразиться на рыбах.

Следует полагать, что понятие о «геохимических провинциях» применимо и к водоемам, а отсюда можно ожидать и целый ряд последствий для физиологии водных организмов, в частности для рыб. Однако этот вопрос физиологи рыб еще не исследовали.

Г. КРОВОТВОРЕНИЕ

Все форменные элементы крови имеют определенную продолжительность жизни, которая длится несколько дней или максимум несколько месяцев. Поэтому постоянно при нормальных условиях часть клеток крови отмирает, а на их место в кровяное русло поступают новые клетки.

Поступление новых клеток крови не является, как правило, постоянным и зависит от ряда причин. Выше указывалось, что количество эритроцитов и лейкоцитов изменяется как от внутреннего состояния организма, так и от внешних условий. Следовательно, эти же факторы оказывают влияние на кроветворение. Но кроме этого, картина крови (формула крови) сильно изменяется при паразитарных и инфекционных заболеваниях, при временной потере крови от ранений и других причин.

Наряду с постоянным кроветворением во взрослом организме имеется кроветворение эмбрионального периода. В первом случае кроветворение осуществляется при уже имеющейся сосудистой системе, а во втором — наряду с кроветворением происходит также и формирование сосудистой системы.

Вопрос о возникновении и о размножении форменных элементов крови у рыб слабо разработан и значительно меньше исследован, чем у высших животных и человека. Поэтому мы не будем касаться теорий кроветворения, а укажем только, в каких органах у рыб образуются кровяные тельца.

Известно, что у разных групп позвоночных животных участие различных органов в кровотоении различно. У рыб в кровотоении участвуют разные специализированные органы, но большую роль в этом процессе играют селезенка и почки.

Почка, особенно ее передний отдел, является, пожалуй, наиболее важным органом в кровотоении. В почках рыб в нормальных условиях образуются красная и белая кровь, но при анемии после потери крови возникают больше всего эритроциты. Другим важным органом кровотоения является селезенка. Среди позвоночных животных селезенка появляется впервые у поперечноротых. У круглоротых ее еще нет. В ней происходит разрушение старых эритроцитов и размножение новых. Здесь же образуются лейкоциты.

Кроме этих двух важнейших органов кровотоения, у рыб имеются еще другие органы, в которых также происходит образование элементов крови.

Например, у миксин в лимфоидной ткани кишечника, а у миног, кроме того, еще и в пищеводе, образуется белая и красная кровь. У миног образуется кровь также в спиральном клапане и жаберных лепестках.

Гранулоциты и эритроциты образуются в «хрящевом мозгу» (который так называют по аналогии с костным мозгом).

У осетров белая и красная кровь образуется в головных хрящах над продолговатым мозгом и мозжечком. У рыб нет костного мозга, который у высших позвоночных является основным источником форменных элементов крови. Таким образом, у рыб в процессе кровотоения принимают участие разные органы.

Д. СВЕРТЫВАНИЕ КРОВИ

В способности крови свертываться проявляется поразительное защитное приспособление организма. Если бы кровь не обладала свойством свертываться (образовывать сгустки), то при слабом, даже незначительном ранении, кровь вытекала бы наружу. Водная среда облегчает истечение крови. Значительные кровопотери не только вредны для организма, но и подчас катастрофичны.

Однако легкая свертываемость крови таит в себе и опасности. Если кровь, начав свертываться в одном месте (рана), распространится на всю кровь или на значительное ее количество, то это также грозит гибелью организму. Следовательно, требования к крови противоречивы. Она всегда должна быть жидкой в кровяном русле, но быстро превращаться в сгусток при разрыве стенки сосуда и закрывать рану. Как теперь выясняется, преимущественно на высших позвоночных, в крови существует очень сложная система свертывания, в которой участвуют многие вещества различной природы, выделяемые разными клетками организма.

В схематичном виде сказанное можно представить так: в момент, предшествующий свертыванию крови (соприкосновение крови с чужеродной поверхностью), включается система «факторов свертывания». В результате получается активная тромбокиназа, которая вместе с растворенным в крови кальцием действует на белок протромбин, образуя при этом тромбин. Фермент тромбин действует на белок фибриноген, который свертывается в сгусток, превращаясь в фибрин. Эта схема свертывания крови, предложенная А. Шмитом еще в 1892—1895 гг., лежит в основе современных представлений о процессе свертывания (Шимонаева, 1957; Балаховский, 1958).

Согласно этой схеме, тромбин является центральным звеном во всем процессе свертывания. При нормальных условиях кровь находится в «биологическом равновесии», т. е. в жидком состоянии, но всегда готова к свертыванию. Для поддержания такого равновесия в крови имеются системы, действующие в противоположных направлениях (ускорители, замедлители, растворители кровяного сгустка и др.).

В образовании активной тромбокиназы участвуют 7—9 компонентов (пластиночный фактор 3, антигемофилический глобулин, кристмес фактор, акцелярин, конвертин и др.). В крови имеется система, возглавляемая полисахаридом гепарином, которая защищает кровь от собственных «факторов свертывания» (Балаховский). Гепарин является биорегулятором с широкой зоной действия. Как видно, в животном организме существует сложная система свертывания крови и защита ее от свертывания. Несмотря на противоречивость действия отдельных звеньев этой системы, в нормальном организме она действует безукоризненно. У рыб (вьюн, окунь, стерлядь, осетр, карп, пескарь) кровь свертывается практически моментально, т. е. в пределах 10—12 сек., тогда как у птиц и млекопитающих — в пределах 2—12 мин.

Быстрому свертыванию крови рыб способствует слизь кожи, в которой содержится, как предполагается, значительное количество тромбокиназы. Быстрая свертываемость крови имеет большое защитное значение для жизни рыб, особенно донных.

Некоторые исследователи высказывали мнение, что у рыб механизм свертывания крови менее сложен, чем у млекопитающих и что главную роль у них играет кальций.

Однако Б. А. Кудряшов, Г. В. Андреев, П. Д. Улитина (1958) на основании анализа свертывания крови у беломорских рыб — трески, наваги, зубатки, бычков и пинагора — пришли к выводу, что у названных рыб «биохимическая система свертывания крови сходна с системой млекопитающих животных». У рыб найдены основные тромбогенные белковые компоненты: тромботропин, протромбокиназа и тромбокиназа, протромбин, тромбин и фибриноген. Эти же авторы нашли, что слизь кожи рыб является богатым источником протромбокиназы. Слизь с кожи трески, даже разведенная в 10 раз, способна свертывать оксалатную плазму в течение 12—13 сек.

Глава IV

КРОВООБРАЩЕНИЕ

Чтобы кровь могла выполнить свои функции одинаково хорошо в разных участках тела, она должна находиться в постоянном движении — кровообращении. Кровообращение служит в организме рыбы для: 1) переноса питательного материала от кишечника к печени и другим органам тела, кислорода из внешней среды ко всем клеткам тела;

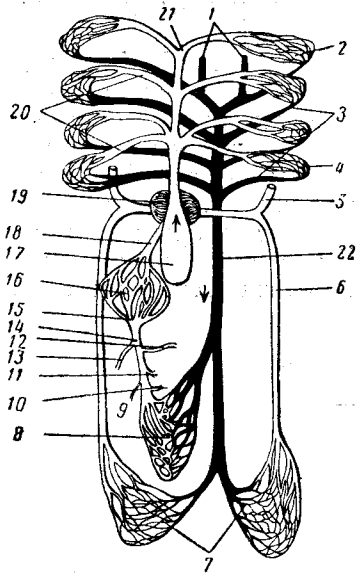


Рис. 34. Общая схема кровообращения у костистых рыб (светлая — венозная кровь; черная — артериальная кровь):

17 — желудочек; 19 — предсердие; 20 — приносящие жаберные артерии; 3 — выносящие жаберные артерии; 21 — артериальный ствол; 2, 4 — жаберные капилляры; 1 — головные артерии; 7 — капилляры тела; 22 — аорта; 8 — кишечные капилляры; 9, 10, 11 и 12 — сосуды от желудка, пилорических придатков, плавательного пузыря, селезенки и поджелудочной железы; 13 — сосуды хвостовой вены; 14 — воротная вена; 16 — печеночные капилляры; 18 — печеночная вена. Стрелки указывают направление тока крови (из Н. М. Кулагина)

2) освобождения клеток тела от продуктов обмена; 3) переноса и распределения гормонов и резервного материала внутри тела рыбы.

Кровеносная система у рыб замкнутая. Кровь движется только внутри сосудов и капилляров. В движение кровь приводит сердце.

Общая схема круговорота крови в теле рыб дается на рис. 34.

Сердце. Сердце у рыб находится в небольшой полости, отделенной от общей полости тела соединительнотканной перегородкой. У миног сердце находится в хрящевой коробке. Сердце располагается позади последней пары жаберных дуг с брюшной стороны. У костистых рыб в сердце различают три отдела: венозный синус (венозная пазуха),

предсердие и желудочек, а у сельхий и ганоидов — еще четвертый отдел — артериальный конус. Венозный синус и артериальный конус имеют поперечнополосатую мускулатуру и могут самостоятельно сокращаться, как и главные камеры (предсердие и желудочек). У костистых рыб часть брюшной аорты, ближе примыкающая к желудочку, расширена в луковичу аорты, которая не имеет поперечнополосатых мышц и не способна ритмически сокращаться. Все указанные отделы располагаются последовательно: венозный синус, предсердие, желудочек, артериальная луковича (или артериальный конус), но не в одной плоскости. Обычно венозный синус и предсердие лежат выше, под углом к желудочку.

Внутренние стенки сердца имеют переключинки (трабекулы), которые особенно сильно развиты в желудочке (губчатая поверхность).

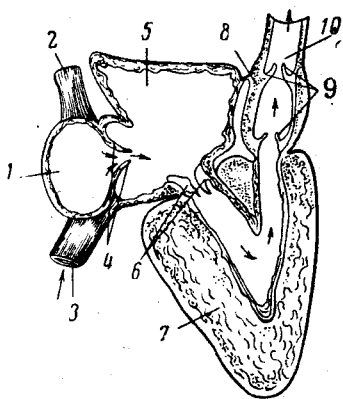


Рис. 35. Продольный разрез сердца костистых рыб (стрелками указано направление движения крови):

1—венозный синус; 2 и 3—кардинальные вены; 4—синусные клапаны; 5—предсердие; 6—клапаны из предсердия в желудочек; 7—желудочек; 8—артериальный конус; 9—полулунные клапаны; 10—артериальный ствол (из В. М. Шимкевича)

В сердце кровь венозная. Чтобы обеспечить односторонний ток крови в сердце, между разными отделами его имеются клапаны, которые и препятствуют обратному току крови (рис. 35). Кроме этого, сокращения предсердия и желудочка строго последовательны. Во время сокращения предсердия желудочек расслаблен (расширен). Клапаны устроены и расположены так, что кровь из предсердия при сокращении его может двигаться только в направлении желудочка. Когда желудочек заполнится кровью, он резко сокращается, и кровь переходит в артериальный конус (хрящевые рыбы) или в артериальную луковичу (костистые рыбы), а затем в аорту.

Число клапанов и их расположение, а также строение сердца неодинаковы у всех рыб. В эволюции рыб отмечается усиление мышц желудочка, сокращение числа клапанов в артериальном конусе и увеличение артериальной луковичы (рис. 36). Все эти изменения привели к более сильной циркуляции крови.

У некоторых рыб имеются отклонения от этой общей схемы. Так, у черноморской собачки (*Lepidogaster*) совсем отсутствует венозный синус, а два кювьеровых протока непосредственно и независимо один от другого открываются в предсердие.

У многопера печеночные вены открываются между устьями кювьеровых протоков. Предсердие хорошо заметно и обособлено у многих рыб; у элазобранхий и особенно у двоякодышащих оно охватывает с обеих сторон желудочек и артериальный конус.

Количество клапанов между предсердием и желудочком у поперечноротых и костистых рыб — 2, у луна-рыбы — 3—5, у амия — 4, у многопера — 6, у двоякодышащих их нет.

Артериальный конус имеется у сельзых, двоякодышащих, осетровых, у амия и лепидостеуса. Он способен к самостоятельным ритмичным сокращениям. У костистых рыб он сильно уменьшен.

Некоторое усложнение строения сердца наблюдается у двоякодышащих. Предсердие у протоптеруса, например, имеет продольную перегородку, разделяющую его более или менее полно на правую и левую половины.

Желудочек также частично разделяется продольной перегородкой, а артериальный конус благодаря срастанию клапанов в продольном направлении имеет два прохода. Далее складка в брюшной аорте отделяет две передние пары приносящих жаберных артерий от остальных.

Благодаря такому устройству сердца кровь обособлена. Попав в правую половину предсердия, она затем течет в задние жаберные артерии. Артериальная кровь из легочных вен попадает в левое предсердие, а потом, не смешиваясь с кровью из правой половины предсердия,

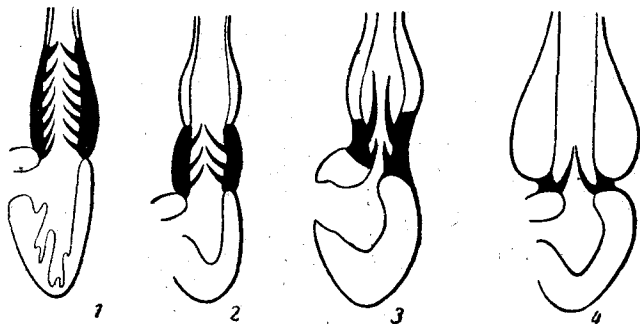


Рис. 36. Эволюция сердца в классе рыб:
1—у акул; 2—у амий; 3—у мегалопид; 4—у плотвы (по Е. К. Суворову)

в первые две пары жаберных артерий, где вторично насыщается кислородом.

Сердце двоякодышащих рыб с такими приспособлениями (образование камер) было успешно использовано позвоночными животными в дальнейшем ходе эволюции.

Сердце рыб по сравнению с сердцем высших позвоночных относительно мало и слабо. Вес его у разных рыб неодинаков и стоит в связи с их образом жизни, работоспособностью и условиями выращивания. У пелагических рыб вес сердца больше, чем у донных. В табл. 69 приводятся данные о весе сердца.

Вес сердечных мышц стоит в связи с работоспособностью организма: чем большую работу производит организм (плавание, осмотическая работа и т. п.), тем больше должно быть мышц сердца. Так, например, у севрюг, проживших 10 лет в аквариальных условиях, вес сердца равен 0,10—0,09%, против 1,0—1,3% в норме*.

Функция сердца состоит в том, что его отделы последовательно сокращаются и расслабляются, благодаря чему создается односторонний поток крови. В норме сокращение (систола) и расслабление (диастола) строго следуют одно за другим (ритм сердца).

Ритм сердца у рыб можно наблюдать у молодых, еще прозрачных личинок и мальков или у таких, как угорь и осетровые (стерлядь, осетр, севрюга), у которых сердце находится вблизи кожных покровов, при

* У хороших летунов-птиц вес сердца достигает 16% (Hesse).

Вес сердца у разных рыб (в % от веса тела рыбы)

Виды рыб	Сердце	Автор
Карп чешуйчатый	0,11	П. А. Коржуев*, 1958
Карп зеркальный	0,22	То же
Карась	0,15	« «
Пескарь	0,10	« «
Гольян	0,12	« «
Голец	0,13	« «
Форель севанская	0,13	« «
Пелагида	0,31	« «
Камбала	0,90	Н. И. Куличенко, 1960
Глосса	1,31	То же
Морской петух	1,20	« «
Скумбрия	2,0	« «
Ставрида	2,6	« «
Белуга (мальки)	2,2—2,4	Л. И. Радзинская, 1959
Летучая рыба	2,5	Е. Скрамлик, 1935
Угорь (<i>Orhichthys</i>)	0,25	То же
Угорь мирный	0,59	« «
Угорь хищный	0,92	« «

* Относительный вес сердца по П. А. Коржуеву значительно меньше, чем по данным других авторов.

сокращения сердца немного выпячивающихся наружу. У них иногда легко наблюдать ритм сердца при полной остановке дыхательных движений. Хотя точных определений сердечного ритма не было произведено, однако на вскрытых рыбах можно заметить, что ритм сердца неодинаков у разных рыб. Кроме этого, сердечный ритм меняется с возрастом, совершаемой работой и, конечно, в зависимости от температуры.

Так, например, Патон нашел, что у эмбриона акулы (*Pristiurus*) при размерах в 5 мм число сокращений сердца равно 16—20 в мин., а у эмбриона размером 17 мм — 43—45. Он также определял, что у эмбрионов форели длиной 7 мм при $t=15^{\circ}$ число сокращений сердца в минуту равняется 62,5, а у малька длиной 22 мм — 107.

На окуне мы наблюдали также увеличение частоты сокращения сердца в 1 мин. в зависимости от возраста. Так, сердечный ритм у 5-суточных эмбрионов равняется 86, а у 8-суточных — 122 сокращениям в 1 мин. У личинок и мальков осетра сердечный ритм равняется 128 у 17-дневных и 142 у 36-дневных. У взрослых стерлядей при $t=22^{\circ}$ сердечный ритм равняется 24 сокращениям в 1 мин., при 15° равен 15,5, при 11° — 10 и при $t=5^{\circ}$ — 8 сокращениям в 1 мин.

Работа сердца в значительной степени зависит от внешней температуры. В определенном интервале температуры, характерном для каждой рыбы в отдельности, сердечный ритм учащается с ростом и замедляется с понижением температуры. Сердце останавливается как при излишне высокой температуре, так и при излишне низкой.

Было замечено, что при температурах выше верхнего предела нарушается координированность в сокращениях между отделами сердца. Желудочек и предсердие сокращаются непоследовательно, что само по себе уже вызывает нарушение в кровообращении. Затем желудочек останавливается. При еще более высокой температуре останавливается предсердие. Следовательно, так называемому тепловому ооченению

(смерть при повышении температуры) предшествует нарушение в последовательности сокращений отделов сердца и затем остановка их.

При снижении температуры наблюдается также нарушение работы сердца. Это выражается в том, что сокращения становятся замедленными, с разными паузами (аритмия), а также происходит нарушение в последовательности сокращений разных отделов сердца.

Верхний и нижний пределы температур, при которых наблюдаются нарушения в работе сердца, будут разные не только у разных рыб (теплолюбивые и холодолюбивые), но и у одного и того же экземпляра в зависимости от той температуры, при которой данная рыба находи-

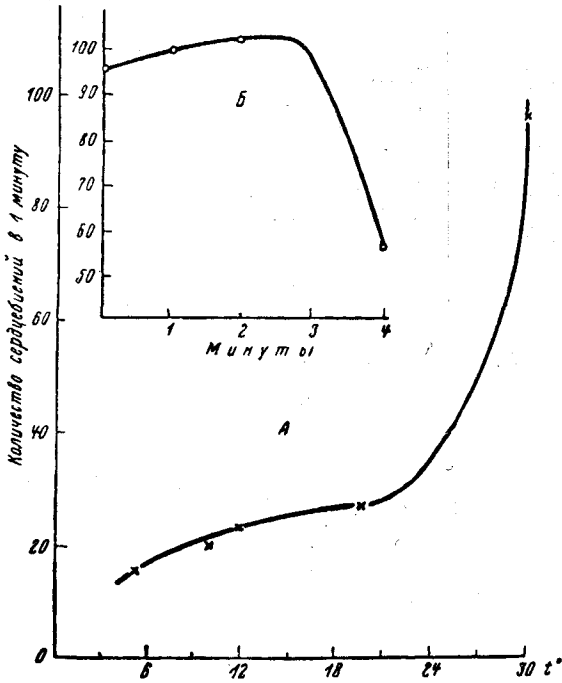


Рис. 37. Изменение сердечного ритма угря с температурой (А) и со временем при 30° (Б). На ординате отложено количество сердцебиений в одну минуту, а на абсциссе в А — температура и в Б — время пребывания рыбы при 30° в минутах (по А. Гиттеру)

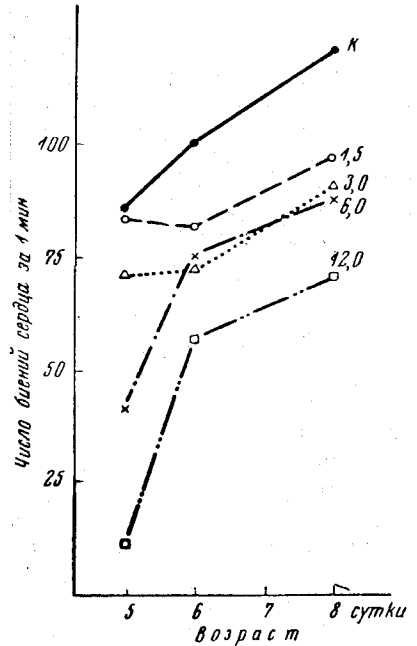


Рис. 38. Влияние концентрации аммиака на работу сердца окуня. Числа в конце кривых указывают концентрацию аммиака в мг/л; К — контроль (по Н. С. Строганову)

лась в предшествующее время и к которой она уже до некоторой степени приспособилась.

Например, у эмбрионов форели сердце останавливается при -2° и при $+30,7^{\circ}$, а в этих пределах оно меняет частоту сокращений соответственно уровню температуры. Скрамлик (Skramlik, 1931) приводит аналогичные данные о зависимости сердечного ритма от температуры у линя, угря и торпедо. А. Гиттер показал, что сердцебиение угря резко возрастает после 21° , а при 30° в течение первых 5 мин. резко уменьшается (рис. 37).

Работа сердца зависит также и от химических воздействий внешней среды. Например, аммиак уменьшает частоту сердечного ритма окуня и тем сильнее, чем больше его концентрация в воде (рис. 38) (Строганов и Пожитков).

Резкое снижение сердечного ритма сначала приводит к уменьшению уровня окислительных процессов, обмена веществ и роста, а затем и к смерти, если неблагоприятное воздействие будет длительным.

Многие авторы указывают, что ритм сердечных сокращений у рыб меньше, чем ритм дыхательных движений; у высших позвоночных наблюдается обратная зависимость. При остановке дыхания сердечный ритм замедляется. Согласно Гиттеру (Gitter, 1933), сердечный ритм уменьшается с 32,9 (норма) до 12,7 сокращений в минуту. У стерляди мы определили уменьшение сердечного ритма с 22 до 10 сокращений в 1 мин. после остановки дыхания. У осетровых рыб, осетров, гибридов осетра со стерлядью или белугой, у севрюги в возрасте 1—2 месяцев мы наблюдали длительное (1—2 часа) сохранение замедленного сердечного ритма при полной остановке дыхания. После 1—2-часовой остановки дыхания нам удавалось полностью восстановить дыхание и дальнейшую жизнь малька, если сердце останавливалось лишь на несколько минут.

Сердечный ритм изолированного сердца и после перерезки блуждающего нерва в 2—3 раза выше ритма нормального сердца (табл. 70).

Таблица 70
Влияние блуждающего нерва на сердечный ритм (по Е. Скрамлику)

Виды рыб	Число сокращений в 1 мин.		
	в норме	изолированное сердце	после перерезки блуждающего нерва
Угорь	16	54	48
Линь	34	54	54

Эти и подобные им факты позволили Скрамлику высказать предположение, что регуляция ритма сердца у рыб происходит со стороны парасимпатической нервной системы (блуждающий нерв). Такая своеобразная регуляция (как считает Скрамлик) основана на том, что сама сердечная мышца обладает высокой частотой сокращений (изолированное сердце), но в норме этот частый ритм тормозится блуждающим нервом. Усиливая или ослабляя свое влияние на сердце, блуждающий нерв вызывает замедление или учащение его ритма.

Н. В. Пучков на основании собственных наблюдений и данных, полученных А. Г. Филипповой и Н. В. Бодровой, пришел к выводу, что сердце рыб имеет двойную антагонистическую иннервацию, как и у остальных позвоночных животных (т. е. симпатическую и парасимпатическую). Влияние симпатического нерва на работу сердца незначительно, оно имеет, по выражению Пучкова, зародышевый характер.

Сосуды и капилляры. Сосуды, выносящие кровь от сердца, называются артериями, а приносящие — венами. Самые крупные по диаметру сосуды находятся возле сердца, а по мере удаления от него они становятся постепенно тоньше, и, наконец, переходят в капилляры. Кровь в капиллярах переходит из артериальной системы в венозную, не нарушая замкнутости всей системы.

Артериальные и венозные сосуды имеют разное устройство соответственно своим назначениям. Артерии имеют утолщенные неспадающие стенки. Благодаря эластичности стенок они выдерживают сильные

толчки крови при сокращении сердца. Вены по мере удаления от капилляров и приближения к сердцу постепенно утолщаются и достигают наиболее крупных размеров у венозного синуса или у предсердия. Они имеют тонкие спадающиеся стенки. В венах находятся клапаны, которые позволяют крови течь только в направлении к сердцу.

У большинства рыб кровь в сердце исключительно венозная и только у двоякодышащих рыб, благодаря складкам в предсердии и желудочке, в сердце есть и артериальная, т. е. окисленная кровь из легких.

У костистых рыб вышедшая из сердца кровь проходит через артериальную луковицу, затем по брюшной аорте доходит до жабр, где она распределяется по бронхиальным артериям соответственно числу жабр. Пройдя через густую сеть жаберных капилляров и насытившись кислородом, кровь собирается в постоянно укрупняющиеся сосуды на спинной стороне и затем разносится по всему телу. В жаберной дуге имеется один приносящий и один выносящий сосуды. Выносящие сосуды от жабр сначала впадают в так называемый головной круг, задний отдел которого переходит в спинную аорту (рис. 39), а от переднего отходят артерии, снабжающие кровью голову.

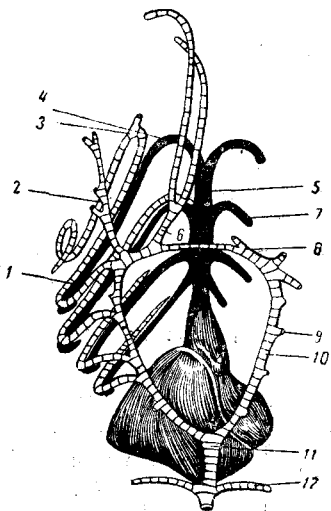


Рис. 39. Сосуды жаберных дуг со спинной стороны у *Gobius panizzae*. Черная — венозная кровь (приносящие сосуды), светлая — артериальная кровь (уносящие сосуды):

1—жаберная артерия; 2—артерия жаберной крышки; 3—подъязычная артерия; 6—глазничная артерия; 8—кишечная артерия; 9—наружная жаберная артерия; 10—аорта боковая; 11—аорта внутренняя (*medialis*); 12—артерия подключичная; 4—артерия псевдобранхиальная; 5—артериальный ствол; 7—артерия жаберная (по Е. К. Суворову)

Спинная аорта проходит вдоль тела под позвоночником. От нее ответвляется ряд артерий, снабжающих кровью разные органы (плавники, желудок и кишечник, печень, почки, половые органы). В хвостовой части тела спинная аорта переходит в хвостовую артерию, залегающую так же, как и хвостовая вена, в гемальных дугах позвонков (рис. 40).

Кровь, проходя через капилляры тела, отдает кислород, питательные вещества, соли, гормоны и другие нужные клеткам вещества, а забирает от них продукты обмена: CO_2 , NH_3 и другие, а также специально вырабатываемые клетками вещества.

После капилляров кровь уже течет к сердцу по венозным сосудам, которые, постепенно укрупняясь, впадают в кювьеровы протоки. Из кювьеровых протоков кровь попадает в венозный синус, куда поступает также кровь из печени. Венозный синус служит для сбора всей венозной крови и перевода ее в предсердие. Часть венозной крови проходит через почки и печень, где подвергается соответствующей обработке (почки являются осморегуляторным аппаратом, а печень — важным местом синтеза многих веществ). Схема венозной системы у костистых рыб дана на рис. 41.

Как видно из схемы, хвостовая вена раздваивается и часть крови идет по направлению к печени; попутно в эту вену впадают вены, идущие от желудка, кишечника, пилорических придатков, плавательного пузыря, селезенки и поджелудочной железы. В печень она входит как

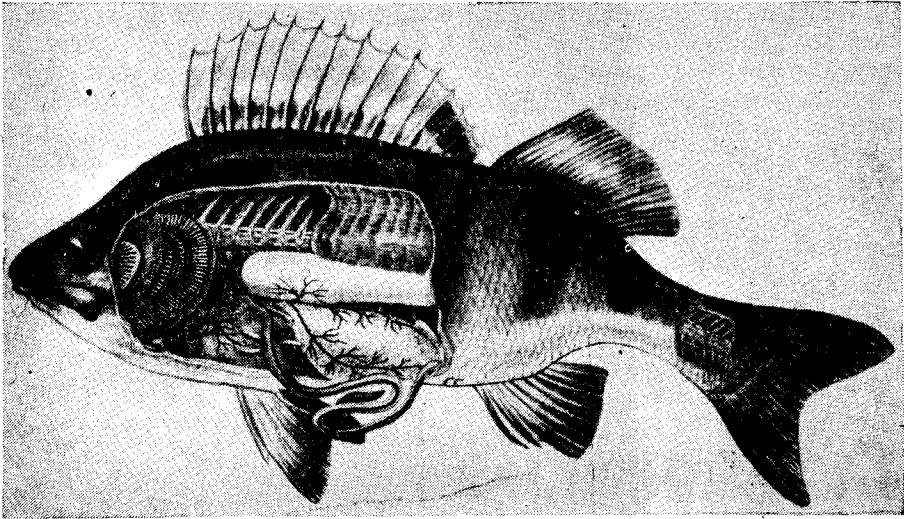
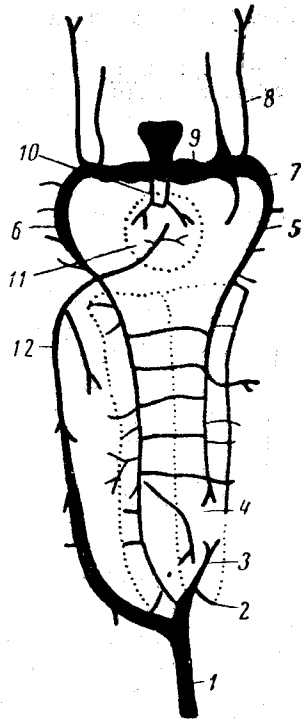


Рис. 40. Кровоснабжение внутренних органов у окуня

Рис. 41. Схема венозной системы у костистой рыбы:
 1—хвостовая вена; 2—подвздошная вена; 3—воротная вена;
 4—почка; 5—левая задняя кардинальная вена,
 6—правая задняя кардинальная вена; 7—левая под-
 ключичная вена; 8—левая яремная (передняя карди-
 нальная) вена; 9—левый кювьеров проток; 10—пече-
 ночная вена; 11—печень;
 12—воротная вена печени
 (из Н. М. Кулагина)



мощная воротная вена; пройдя капиллярную сеть печени, кровь двумя потоками по двум печеночным венам вливается в венозный синус. Другая ветвь хвостовой вены еще раз раздваивается и идет к почкам. Причем, левая ветвь ее разветвляется в почках, а потом собирается вновь и идет как левая задняя кардинальная вена к кювьерову протоку. Правая же ветвь идет, не разветвляясь, к кювьерову протоку как правая задняя кардинальная вена. Между задними кардинальными венами имеется несколько анастомозов. Кровь, пройдя через почки, собирается в правую и левую задние кардинальные вены, которые соответственно сливаются с правой и левой передними кардинальными венами, обра-

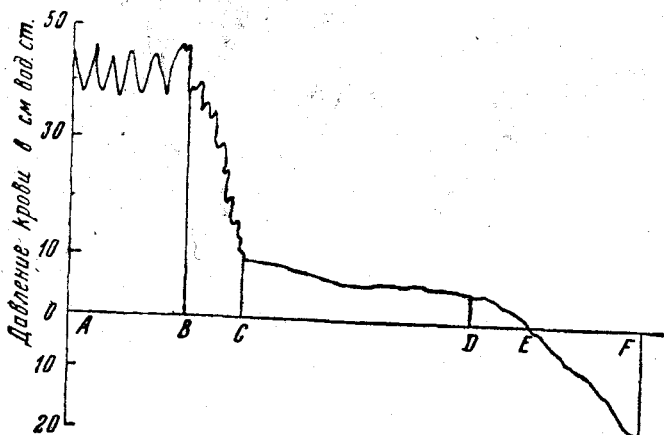


Рис. 42. Схема изменения давления крови в кровяном русле:

АВ—в артериальной луковице; ВС—в жабрах; СД—в артериях тела; ДЕ—в капиллярах тела; ЕФ—в венах тела (по Г. Брюннингу)

зая кювьеровы протоки, которые впадают уже в венозный синус. Дальше из венозного синуса кровь поступает в предсердие, а потом в желудочек. После сокращения желудочка кровь быстрым потоком течет к жабрам.

Описанная схема кровообращения встречается преимущественно у костистых рыб. У других рыб имеется ряд отклонений.

Давление крови. Из приведенной схемы кровообращения видно, что в разных участках кровеносной системы имеется разное кровяное давление. Самое большое давление крови наблюдается в области артериальной луковицы (костистые рыбы) или артериального конуса (хрящевые, двоякодышащие). Пройдя через густую сеть капилляров жаберного аппарата, кровяное давление резко уменьшается, а в капиллярах тела падает до нуля. В венах существует отрицательное давление (рис. 42).

Большая часть нагнетательной энергии сердца идет на проталкивание крови через густую сеть жаберных капилляров.

Совершенно не исследован вопрос об изменении давления крови под влиянием физиологических изменений в организме и от внешних воздействий. Надо полагать, что как внутренние факторы, так и внешние оказывают значительное влияние на работу сердечно-сосудистой системы рыбы, на давление крови.

В табл. 71 приведены данные по кровяному давлению у рыб.

Кровяное давление у рыб (по Е. Скрамлику)

Виды рыб	Давление крови в мм рт. ст.	Место измерения
Лосось	47—120	брюшная аорта
Щука	84	ствол жаберной артерии
Акула (<i>Carcharias</i>)	32—42	жаберная артерия
Скат	20	» »
Торпедо	16—30	» »
Морской черт	37	» »
Усач	42	» »
Сом	18,5	» »
Щука	35,5	» »
Угорь	65—70	» »
Акула (<i>Scyliorhinus caniculus</i>)	40—45	» »
« « «	7—10	кишечная артерия.

Глава V

ДЫХАНИЕ

В учебной литературе под физиологией дыхания обычно понимается обмен газов между организмом и внешней средой. Исходя только из такого понимания вопроса, дыхание излагают как физический и химический, а отчасти как физико-химический процессы снабжения организма кислородом и освобождения его от угольной кислоты. Но ограничиться описанием только этих процессов совершенно невозможно, так как они сами зависят и координируются с другими процессами, протекающими в организме. Кроме этого внешнего дыхания, имеется еще внутреннее, или тканевое, дыхание, которое осуществляет окислительные процессы в клетках и обмен газов между клетками и внутренней средой. Поэтому нам трудно будет понять физиологическую сущность дыхания, если мы ограничим себя описанием только процессов снабжения тканей кислородом и удаления из них угольной кислоты.

Кроме этих особенностей самого организма, нам необходимо рассмотреть особенности водной среды как среды дыхания, чтобы понять то разнообразие приспособлений, которое наблюдается у рыб из различных мест обитания.

Рыбы являются первыми хорошо развитыми позвоночными животными, на которых природа испытала многие способы приспособления; среди них имеются как воздушнодышащие (двоякодышащие), так и воднодышащие. Воздушнодышащие даже при обычных условиях часто вылезают из воды и дышат воздухом (например, прыгун — *Periophthalmus schlosseri* из западной Индии, рис. 43). Большинство же рыб не оставляют воду и дышат кислородом, растворенным в воде.

У рыб уже появились такие органы и такие функции, которые в ходе дальнейшей эволюции позвоночных закрепились и развились, другие же органы и функции остались только у рыб, т. е. в ходе эволюции позвоночных были отброшены как бесперспективные, непригодные и вследствие этого не получили своего дальнейшего развития.

Описание особенностей водной среды нам необходимо для правильного понимания разнообразия органов дыхания рыб и особенностей физиологических процессов, протекающих в рыбе при тех или иных условиях внешней среды.

Дыхание — чрезвычайно важная функция; она отражает многие процессы, происходящие в организме.

Рыбы могут длительно не принимать пищу (месяцы), но кислородное голодание переносят в течение короткого промежутка времени (часы). Если длительность первого голодания может достигать у неко-

торых рыб 1 года, то кислородное голодание может длиться всего несколько минут и редко — несколько часов. Это указывает на чрезвычайную важность дыхания, на громадную роль кислорода в физиологических процессах рыбы.

Дыхание является как бы интегральным выражением всего обмена веществ в рыбе. Теперь, по мере расширения физиологических работ, важность изучения дыхания рыб на разных этапах их развития понимается как теоретиками, так и практическими работниками. Есть даже до некоторой степени опасность, что некоторые ихтиологи надеются решить многие биологические вопросы с помощью изучения дыхания как общего выражения обмена веществ. В данном случае полезно помнить, что каждая закономерность может быть познана своими метода-

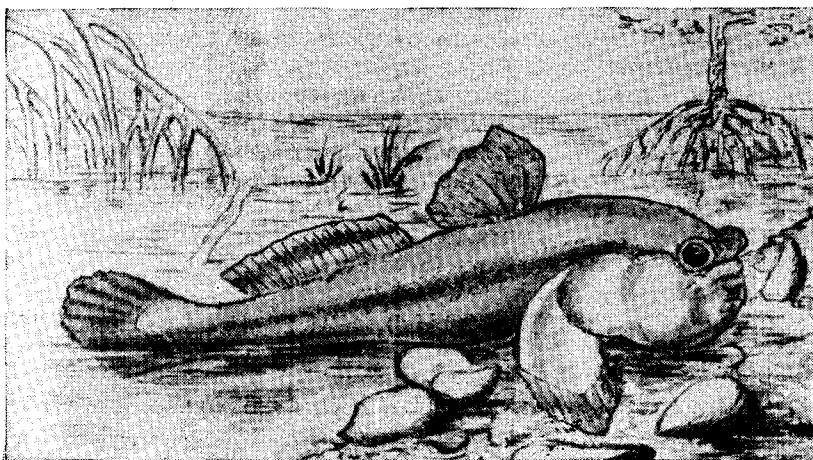


Рис. 43. Выход прыгуна на берег

ми. Дыхание, каким бы оно ни было физиологически важным процессом и как бы ни было связано с другими функциями, до некоторой степени безлично, ибо в общей форме отражает разнообразнейшие процессы, протекающие в организме рыбы как в целом.

После блестящих работ И. П. Павлова стало известно, что нервная система является регулятором и координатором многих функций животного организма. К сожалению, работ по изучению роли нервной системы в дыхательном обмене у рыб проведено очень мало. Исследователи касались преимущественно роли нервной системы в регуляции механизма дыхания.

В организме рыбы, как и других организмов, все функции связаны между собой. Эти взаимосвязи очень разнообразны, разнокачественны. Но как бы они не были разнообразны, все же изменение одной какой-либо функции обязательно отразится на дыхании. Почему так важен для рыб процесс дыхания и почему им так необходим кислород? Чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим прежде всего источники энергии для жизненных процессов.

Ранее уже указывалось, что в организме рыбы концентрируются разнообразные вещества, которых нет в окружающей среде. Чтобы сохранять неравновесное состояние с внешней средой, организму нужны не только вещества для построения тела, но и энергия на поддер-

жание себя в деятельном состоянии. Кроме этого, нужна энергия для совершения внешней работы (перемещения тела в пространстве, захватывания пищи и т. п.) и внутренней (работы сердца и сосудов, пищеварительного тракта, желез и т. д.). В процессе приспособления к меняющейся внешней среде организм рыбы затрачивает большую энергию на внутренние процессы, выражающиеся в структурных изменениях протоплазмы, направленных на сохранение специфики данной рыбы при новых изменившихся условиях.

Откуда берется эта энергия? Она берется прежде всего из пищи, из питательных веществ, трансформирующихся в живой протоплазме, т. е. из биохимических процессов.

Несмотря на разнообразие биохимических реакций, протекающих в протоплазме без участия кислорода, в конечном итоге все эти процессы завершаются реакциями с участием кислорода.

Окислительные реакции — наиболее эффективные процессы в энергетическом отношении.

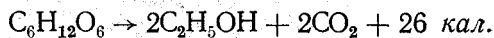
Если взять сахара — вещества, универсально распространенные среди животных и растений, — и рассмотреть в энергетическом отношении реакции их с кислородом, то легко можно видеть громадную разницу в количестве выделяемой энергии при полном окислении их кислородом и при бескислородном расщеплении.

Так, например, при разных формах брожения из сахара получается следующее количество энергии (калорий):

1. Молочнокислое



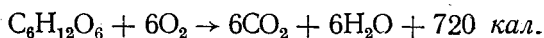
2. Спиртовое



3. Уксуснокислое



При полном окислении сахара кислородом получается 720 кал:



Правда, основная масса энергии в организме рыбы получается не в форме тепла (калорий), а в других формах. Тепло является побочной энергией, которую рыба как животное с переменной температурой (пойкилотермное) не использует для своих жизненных процессов. Однако энергия окислительной реакции может трансформироваться в другой вид энергии, сохраняя высокий коэффициент перехода.

Реакции синтеза как эндотермические реакции могут осуществляться только при получении энергии извне. Эту энергию больше всего дают окислительные процессы через ряд посредников, которых называют макроэргическими соединениями (аденозинтрифосфорная кислота и др.).

С физиологической точки зрения очень важно, что окислительные процессы дают высокий энергетический эффект. Следовательно, чтобы получить какое-то количество энергии за счет спиртового брожения, необходимо иметь исходного материала (пищи) примерно в 28 раз больше, чем при процессе полного окисления. Это связано не только с трудностями получения большого количества пищи, но и с ее переработкой.

Способность организма получать энергию за счет окислительных процессов дает колоссальное преимущество. Такие организмы (оксифобонты) нуждаются в меньшем количестве пищи, ибо они полнее, эффективнее используют запасы энергии пищи, чем аноксифобонты.

Приспособления к использованию окислительных реакций для жизненных процессов в эволюции органического мира возникли очень рано.

Рыбы как оксифионты получают большое количество энергии от малого количества пищи. В этом их большое преимущество перед животными аноксифионтами. Но, приобретая эту способность, они стали зависимыми от наличия кислорода, от возможности его использовать. Причем, указанная зависимость стала настолько сильной, что рыбы плохо себя чувствуют даже при незначительном кислородном голодании.

У них возник целый ряд морфологических, биологических, физиологических и биохимических приспособлений, основное назначение которых — смягчить эту зависимость, снабдить организм кислородом в нужном количестве при возросших энергетических тратах.

При рассмотрении дыхательной функции крови и кровообращения мы уже указывали на ряд приспособлений, выработавшихся у рыб и направленных на решение этих же задач.

Чтобы рыбы могли увеличить свою работоспособность и в то же время сохранить свою «независимость» от внешней среды, выработались сложные приспособительные механизмы, одним из которых является механизм снабжения организма кислородом.

Рассмотрим теперь водную среду, ее особенности как среды для дыхания рыб.

Вода как среда для дыхания рыб

Вода имеет довольно сложный состав. Кроме молекул воды простого строения (H_2O), имеются более сложные образования. Молекула воды (моногидроль), соединяясь с другой молекулой, образует дигидроль, а присоединяя следующие молекулы, дает тригидроль и еще более крупные агрегаты (полигидроль). С увеличением температуры уменьшается число полигидролей и увеличивается число моногидролей. С понижением температуры (ближе к нулю) значительно возрастает число полигидролей.

Наряду с молекулами воды обычного химического состава имеются тяжелые молекулы воды, образовавшиеся от изотопных атомов водорода (атомный вес 2) и кислорода (атомный вес 18). Эти молекулы воды с молекулярным весом 20 и 22 (тяжелая вода) присутствуют в воде в незначительных количествах. По своим физико-химическим свойствам и по своему биологическому действию тяжелая вода отличается от обычной. Влияние тяжелой воды (D_2O и H_2O^{20} , D_2O^{20}) на процесс дыхания рыб совершенно не исследовано.

В природной воде имеются различные соли и газы. В количественном отношении преобладают соли $NaCl$, $MgSO_4$ в морской воде и $Ca(HCO_3)_2$ — в пресной. Из газов в воде в больших количествах растворены кислород и азот, в значительно меньших — угольная кислота. Другие соли и газы также присутствуют в природных водах, но в очень малых количествах.

Следовательно, любая природная вода (морская или пресная) является очень сложным образованием как по своей структуре, так и по разнообразным ингредиентам, растворенным в ней.

С точки зрения рассматриваемого вопроса нас прежде всего интересуют кислород и угольная кислота, их растворимость и насыщаемость ими воды. Такой газ, как азот, растворен в воде в наибольших количествах, но его физиологическая роль еще неясна, и он считается инертным газом, т. е. очень трудно вступающим в химические реакции. Другие инертные газы (аргон, неон, гелий и т. п.) присутствуют в воде в очень малых количествах, а физиологически действуют только в том случае,

когда находятся в больших количествах (опыты Н. В. Лазарева), поэтому мы их тоже можем не рассматривать здесь.

Рассмотрим растворимость кислорода и угольной кислоты.

Растворимость газа в данной среде определяется природой газа, температурой и давлением, при котором идет растворение. Если растворение газов в воде вести при $t = 0^\circ$ и давлении 760 мм рт. ст., то абсорбционный коэффициент может служить характеристикой растворимости. Абсорбционный коэффициент — количество (в кубических сантиметрах) газа, поглощаемого 1 см³ воды при давлении в 760 мм рт. ст. Он является наиболее характерной величиной растворяющегося газа. В табл. 72 даются величины абсорбционного коэффициента кислорода и угольной кислоты.

Таблица 72

Величина абсорбционного коэффициента (α) для кислорода и угольной кислоты и растворимость (β) их (в мг/л) при давлении данного газа в 760 мм рт. ст.

Газ	t°	α, β	0	10	20	30	40
O ₂	.	$\alpha \cdot 10^3$	48,9	38,0	31,0	26,1	23,1
		β	69,5	53,7	43,4	35,9	30,8
CO ₂	.	$\alpha \cdot 10^3$	1713	1190	878	665	530
		β	3350	2319	1689	1250	974

С увеличением температуры растворимость газа в воде уменьшается. Причем, уменьшение растворимости газа с увеличением температуры воды более сильно происходит у угольной кислоты, чем у кислорода, т. е. термический коэффициент больше у CO₂, чем у O₂.

Растворимость газа в воде определяется следующим соотношением:

$$V = \frac{1000 \cdot \alpha_t P}{760} \quad \text{или} \quad P = \frac{V \cdot 760}{1000 \cdot \alpha_t}, \quad (23)$$

где V — количества газа, растворяющегося в литре воды, α_t — абсорбционный коэффициент и P — давление, при котором происходит растворение.

При прочих равных условиях растворимость газов в воде определяется их коэффициентом абсорбции. Три основных газа атмосферного воздуха имеют разные величины абсорбционного коэффициента и поэтому растворяются в воде в различных количествах.

Распределение газов в атмосферном воздухе и в воде неодинаково. Соотношение кислорода и азота в воздухе равно примерно 1:4, в воде — 1:2, т. е. соотношение этих газов в воде более благоприятно для дыхания, чем в воздухе. Если взять растворимость газов в воде, то сильнее всего растворяется угольная кислота, а азот, меньше, чем углекислота и кислород. Соотношение этих газов в атмосферном воздухе и в воде резко различно. Так, например, соотношение углекислоты, кислорода и азота в воздухе равняется 0,1:20,9:79, а в воде при нормальном насыщении 179,7:4,89:2,35.

Иными словами, при нормальных условиях в отношении соотношения газов водная среда является более благоприятной для дыхания, чем воздушная, ибо в первой среде относительно больше содержится кислорода.

Таблица 73

Соотношение растворимости газов в воде и содержание их в воздухе (в %)

Среда	N	O ₂	CO ₂
Воздух	79	20,9	0,02—0,03
Вода дистиллированная .	66	34,0	—

Содержание газов в воде природных водоемов зависит не только от абсорбционного коэффициента газа для чистой воды, но и от тех солей, которые находятся в природной воде. Следовательно, содержание газа в природной воде зависит не только от α_t , P , но и от общей солености. Чем больше содержится солей в воде, тем меньше растворимость в ней газов. Так, например, содержание кислорода в литре пресной и морской ($S = 35\%$) воды при 0° и давлении 760 мм рт. ст. соответственно равняется $10,29 \text{ см}^3$ и $8,04 \text{ см}^3$.

Морская вода при прочих равных условиях имеет меньшую концентрацию кислорода, чем пресная вода.

Следовательно, растворимость кислорода в воде уменьшается с увеличением температуры и солености. Например, согласно Фоксу, с повышением температуры от 0° до 30° растворимость кислорода уменьшается на 46,9% в морской воде с соленостью 35% (соответственно содержится $8,03 \text{ см}^3 \text{ O}_2$ при 0° и $4,50 \text{ см}^3 \text{ O}_2$ при 30° на 1 л) и на 45,8% в воде с нулевой соленостью (соответственно $10,29 \text{ см}^3 \text{ O}_2$ при 0° и $5,57 \text{ см}^3 \text{ O}_2$ при 30° на 1 л).

С повышением солености от 0% (пресная вода) до 35% (океаническая) растворимость кислорода уменьшается на 22% при $t = 0^\circ$ (соответственно содержится $10,29 \text{ см}^3 \text{ O}_2$ в 1 л пресной воды и $8,03 \text{ см}^3 \text{ O}_2$ в 1 л морской воды) и на 19,2% при $t = 30^\circ$ (соответственно $5,57 \text{ см}^3$ в 1 л пресной и $4,50 \text{ см}^3 \text{ O}_2$ в 1 л морской).

Выше было указано, что соотношение газов в воде более благоприятно для дыхания, чем в воздухе. Однако абсолютное количество кислорода в единице объема больше в воздухе, чем в воде. Так, например, при $t = 20^\circ$ в литре воздуха содержится $209,4 \text{ см}^3$ кислорода, а в литре воды только $6,36 \text{ см}^3$, что составляет всего $1/33$. В этом отношении вода представляет худшую среду для дыхания, чем воздух.

Сопоставляя растворимость кислорода и угольной кислоты в воде, можно отметить, что вода абсорбирует угольную кислоту почти на 100%, а кислород только на 3,4%.

Следует отметить, что вода может служить для транспортировки угольной кислоты и не может — для кислорода.

В главе «Кровь» мы рассмотрели специальный переносчик кислорода — гемоглобин. Благодаря гемоглобину кислородная емкость крови во много раз возросла по сравнению с водой.

Для процесса дыхания большое значение имеет давление газа, при котором происходит диффузия кислорода из воды через кислородвоспринимающую поверхность в тело.

Коэффициент диффузии, т. е. количество кислорода, проходящего в 1 мин. через поверхность в 1 см^2 на глубину 1 см, зависит от ряда факторов и выражается следующей формулой:

$$K = \frac{m \cdot l}{(c_1 - c_2) Ft},$$

Таблица 74
Коэффициент диффузии (K) кислорода
в разных средах (по А. Крогу)

Среда	K
Воздух	11,00
Вода	0,000034
Мышечная ткань	0,000028
Соединительная ткань	0,000011
Хитин	0,000013

где m —количество диффундирующего вещества; t —время; F —поперечное сечение; c_1 и c_2 —разность концентраций O_2 на глубину l .

Скорость диффузии пропорциональна концентрационному градиенту и площади, через которую совершается диффузия.

Плотность воды значительно больше плотности воздуха, поэтому перемещение молекул кислоро-

рода в той и другой среде разное (табл. 74).

Диффузия кислорода в воде протекает во много раз медленнее, чем в воздухе. Это обстоятельство имеет огромное значение для понимания физиологических процессов дыхания, для понимания тех приспособлений у рыб, которые выработались у них в связи с особенностями водной среды как среды для дыхания.

Альстерберг привел интересные расчеты относительно диффузии кислорода. Чтобы кислород диффундировал с поверхности водоема, где концентрация его равняется $9,2 \text{ см}^3$ в литре, на глубину 10 м (концентрация равняется $7,2 \text{ см}^3$) и чтобы насытить воду до $7,7 \text{ см}^3$, надо 638 лет, а чтобы насытить до $8,7 \text{ см}^3$ — 8930 лет.

Насыщение глубинной воды природных водоемов кислородом происходит не за счет диффузии, а за счет циркуляционных токов (благодаря колебаниям атмосферной температуры) и перемешивания воды ветрами. Однако есть такие периоды года, когда перемешивания воды ветром не происходит (зима) и циркуляция воды в придонных слоях также отсутствует (лето).

В природных водоемах (большинство озер или прудов) распределение кислорода и температуры усложняется многими другими факторами: глубиной и размерами водоема, географическим расположением и характером окружающей местности, количеством органических веществ, растворенных веществ, климатическими условиями и др. Однако выявлено, что в озерах на глубинах более $15\text{—}20 \text{ м}$ в летний период устанавливается тепловая слоистость воды, а вместе с этим слоистость и в концентрации кислорода (рис. 44).

В некоторых водоемах или в определенных местах того или иного водоема образуются участки с пониженным содержанием кислорода.

Благодаря чрезвычайно слабой диффузии кислорода в воде и многим микробным процессам, происходящим как в толще воды, так и в поверхностном слое дна, а также другим биологическим процессам создается весьма переменчивое и сложное разнообразие кислородного режима в природных континентальных водоемах. Что касается морских водоемов, то в них господствует большее однообразие и большая устойчивость кислородного режима за исключением некоторых мест.

Рыбы, переселяющиеся из морей в пресные воды, населяют водоемы с холодной текучей водой, хорошо насыщенной кислородом. Как правило, в текучих водоемах с холодной водой (ключи, горные речки и т. п.) кислородный режим устойчив, и концентрация кислорода в воде поддерживается на высоком уровне.

Как же относятся рыбы к изменяющимся условиям кислородного режима? У них выработался ряд биологических реакций и приспособлений морфологического, физиологического и биохимического характера,

которые дают им возможность сохранить жизнь при изменении концентрации кислорода в водоеме.

Наиболее простые реакции, наблюдающиеся у рыб при возникновении кислородной недостаточности в воде, следующие: 1) перемещение в места с более благоприятным кислородным режимом; 2) снижение общего обмена веществ, ослабление интенсивности питания и 3) ослабление активности, впадение в «спячку». Наряду с этими приспособлениями, позволяющие им сохранить прежний уровень обмена веществ при снизившейся концентрации кислорода в окружающей воде. Чтобы лучше понять биологическое и физиологическое значение последних приспособлений, разберем процесс перехода кислорода из окружающей рыбу среды в ее тело.

Условия перехода кислорода из водной среды в тело рыбы

Скорость перехода кислорода из водной среды в тело определяется прежде всего концентрационным градиентом кислорода между этими двумя средами. Этот градиент в концентрации кислорода постоянно нарушается, как только часть кислорода перейдет извне внутрь. При уменьшении градиента скорость прохождения кислорода в единицу времени через кислородвоспринимающую поверхность также уменьшается.

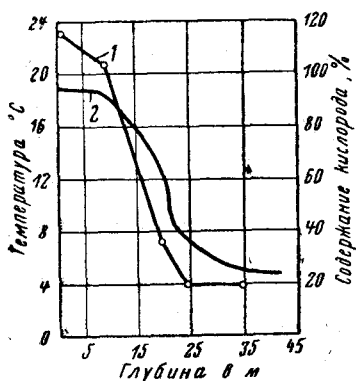


Рис. 44. Вертикальное распределение кислорода и температуры в озере:

1 — содержание кислорода в %;
2 — температура

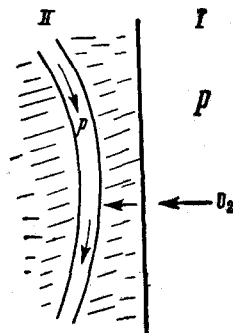


Рис. 45. Схема прохождения кислорода из водной среды:

(I) через кислородвоспринимающую поверхность в тело (II): $p = p_{O_2}$ в крови и $P = P_{O_2}$ в воде. Стрелки указывают направление потока крови и кислорода

Процесс прохождения кислорода через поверхность рыбы (жабры, кожа) схематически изображен на рис. 45.

В I среде кислород, растворенный в воде, имеет давление P , а во II (тело) — p .

Для прохождения кислорода важен градиент упругости кислорода. Возможны три случая: 1) $P > p$ — кислород проникает извне внутрь; 2) $P = p$ — наступило равновесие, кислород не проникает; 3) $P < p$ — кислород проникает изнутри наружу.

Из указанных случаев первый является нормальным процессом, обеспечивающим организм кислородом; второй — встречается только в

предсмертный период и показывает, что рыба совсем не получает кислорода извне и переживает асфиксическое состояние. Третий случай нормально не наблюдается, рыба не выделяет кислород в окружающую ее воду.

Рассматриваемый процесс усложняется тем, что кислородвоспринимающая поверхность (II среда по схеме) не всегда остается постоянной. При уплотнении эпителиальных клеток кислородвоспринимающей поверхности прохождение кислорода затрудняется.

Чтобы рыба могла нормально получать нужное ей количество кислорода, она должна иметь не только легкопроницаемую для кислорода поверхность (среда II), но иметь возможность поддерживать высокое P около своих поверхностей. Непосредственно повышать P рыбы не могут. Поверхность жабр и тела в этом отношении является открытой системой. Поэтому главное направление приспособлений в решении указанной задачи у рыбы пошло по линии обновления слоев воды вокруг кислородвоспринимающих поверхностей, т. е. восстановления нарушенного дыханием градиента $P-r$.

Обновление воды вокруг рассматриваемых поверхностей достигается путем перемещения рыбы в новые слои воды, но особенно за счет работы жаберного аппарата. Роль жаберной крышки в этом процессе огромна. Рыба может стоять на месте и с помощью жаберного аппарата пропускать воду через жаберные лепестки. То, что мы считаем дыханием рыбы (движение жаберных крышек), не что иное, как обновление воды вокруг жаберных лепестков, как приспособление для поддержания высокого напряжения кислорода (P) вокруг жаберных лепестков.

Если рыбе вставить в рот трубочку, через которую затем пропускать азированную воду, то при некоторой скорости протока воды жабры хорошо омываются свежей водой и при этих условиях полностью выключается дыхательный ритм — жаберные крышки не двигаются. Стоит только прекратить проток воды или замедлить его, жаберные крышки опять начинают двигаться. Некоторые рыбы (пелагические) при движении в толще воды раскрывают рот, и жаберный аппарат омывается свежей водой без движения жаберными крышками (нет ритма дыхания).

У реофильных и пелагических рыб аппарат, обеспечивающий дыхательный ритм, развит меньше, чем у рыб стоячих водоемов, а также придонных и малоподвижных рыб.

Дыхательный ритм достаточно точно реагирует на изменение градиента $P-r$ и при нормальных условиях всегда направлен на поддержание высокого градиента.

Для эффективности работы этого приспособления большое значение имеет количество кислорода в той воде, в которой находится рыба. Если омывающая жабры вода содержит много кислорода, то указанная работа жаберного аппарата физиологически оправдана. С поступлением свежей воды к жабрам устанавливается опять высокий градиент $P-r$, нарушенный дыханием. Следовательно, пригодность воды для дыхания рыбы определяется не только самой водой как средой, содержащей растворенный кислород, но и теми морфологическими и физиологическими приспособлениями, которые обеспечивают высокий градиент в концентрации кислорода между водой и телом рыбы. Итак, пригодность воды для дыхания определяется тремя условиями:

- 1) напряжением кислорода в воде (PO_2);
- 2) емкостью кислорода (VO_2), т. е. количеством кислорода, поддерживающим PO_2 . Эта величина определяется количеством воды, в которой находится рыба;

3) скоростью восстановления прежнего градиента ($P-r$), нарушенного дыханием.

Хотя газообмен определяется величиной PO_2 , а не VO_2 , фактор емкости имеет большое значение для рыбы, ибо он определяет возможную длительность пребывания рыбы в данной среде. Чем больше градиент $P-r$, тем легче осуществляется проникновение кислорода, тем легче дыхание, а чем больше VO_2 , тем длительнее может находиться рыба в данной воде.

Рассмотрим вопрос о том, какая среда лучше для дыхания — воздушная или водная?

Некоторые биологи считают, что раз в литре воздуха содержится $209 \text{ см}^3 O_2$ при $t = 0^\circ$ и давлении 760 мм рт. ст., а в литре воды — $10,29 \text{ см}^3 O_2$ при тех же условиях, то это является бесспорным доказательством в пользу воздушной среды как лучшей для дыхания. Однако этот вопрос значительно сложнее.

Выше мы рассматривали воду как среду для дыхания рыб и, сравнивая ее с воздушной средой, указывали, что в некоторых отношениях лучше воздушная среда, а в других — водная. Проведем сравнение и по другим признакам. Для сравнения дыхания возьмем жабры рыб и легкие наземных животных. Рассмотрим сначала физическую, а затем физиологическую стороны прохождения у них кислорода.

Жабры и кожа рыбы покрыты слоем воды, и кислород из водной среды переходит через поверхность в тело рыбы. Все ступени перехода кислорода из атмосферы — основного источника кислорода — в тело рыбы можно изобразить так: атмосфера (P_1O_2) → водная среда (P_2O_2) → тело рыбы (P_3O_2). Причем $P_1 \gg P_2 > P_3$.

Как же происходит аналогичный процесс у воздушнодышащих животных? Легкое внутри имеет массу разветвлений, оканчивающихся альвеолами. По этим разветвлениям к альвеолам подходит воздух при вдохе, а затем вытесняется при выдохе. Поверхность альвеол покрыта слоем жидкости, через которую кислород обязательно должен проникнуть, прежде чем он достигнет ткани альвеол. При обновлении воздуха в альвеолах атмосферный кислород (p_1) сначала насыщает эту жидкость (до p_2), а затем уже из слоя жидкости, покрывающей альвеолы, переходит в ткань альвеолы и потом в кровь (p_3).

Схематически этот процесс можно изобразить следующей схемой: воздух в легких, при вдохе (p_1) → жидкость, покрывающая стенки альвеол (p_2) → тело животного (p_3). Здесь также $p_1 > p_2 > p_3$.

Сравнивая процесс дыхания в том и другом случае, можно отметить, что атмосфера как источник кислорода для дыхания в обоих случаях остается одной и той же, имеющей напряжение кислорода P . Водная среда во многих случаях (верхние слои воды морей и океанов, больших озер, а также быстро текущих рек и других водоемов) находится в равновесии с атмосферой и полностью насыщена кислородом, т. е. $P_1 = P_2$. В легких же воздух полностью не обновляется (за исключением водных млекопитающих) и поэтому напряжение кислорода здесь всегда несколько меньше напряжения кислорода в атмосфере. Иными словами $p_1 < P_1$.

Насыщение воды и насыщение жидкости на стенках альвеол происходит под разным давлением кислорода и в этом отношении воздушное дыхание менее выгодно, чем водное в хорошо аэрированной воде.

Из рассмотренного видно, что нет принципиальной разницы в характере проникновения кислорода из атмосферы в тело воздушнодышащего животного и воднодышащего. Законы растворимости и диффузии

кислорода одинаково действуют как в воде, омывающей жабры, так и в жидкости, покрывающей поверхность альвеол.

Проникновение кислорода через поверхностный слой жаберного лепестка или альвеолы определяется разницей давления кислорода в близлежащем слое жидкости и кислородвоспринимающей поверхности.

Как видно, прилежащий слой жидкости одинаково насыщен кислородом в лучшем случае под давлением P_1 как у жабернодышащего, так и у легочнодышащего животного. Но, как правило, у легочнодышащего при несколько меньшем давлении, ибо $p_1 \neq P_1$, большей частью оно меньше и только при усиленной вентиляции p_1 может достигать P_1 .

Если нет принципиальной разницы в физической стороне дыхания у водно- и воздушнодышащих, то почему же животные с одним типом дыхания не могут перейти в другую среду для дыхания? Известно, что такие попытки кончаются смертью животного и по «доброй воле» никто не меняет одну среду дыхания на другую, если нет на то специальных приспособлений.

Для всего процесса дыхания необходимо высокое напряжение кислорода в прилежащем к кислородвоспринимающей поверхности слое воды в течение длительного времени. Только при длительном существовании высокого градиента $P_1 - P_2$ или $p_1 - p_2$ организм может нормально жить. Если же этот градиент сильно уменьшается, то наступает нехватка кислорода, организм задыхается. Такое кислородное голодание, или кислородная недостаточность, называется асфиксией.

Ранее было указано, что среда для дыхания должна удовлетворять трем условиям: высокое P и V и быстрая восстанавливаемость уровня P . Воздушнодышащее животное, попадая в воду, не может выполнить третье условие. Легкое заполняется водой, кислород, растворенный в ней, поглощается легким, а обновления воды не происходит и поэтому животное задыхается. Если бы удалось всю поверхность легких омывать непрерывно свежей, аэрированной водой, то легкие также эффективно работали бы в воде, как и жабры. Однако такого приспособления нет ни у одного животного, дышащего легкими.

С другой стороны, такое воднодышащее животное, как рыба, будучи вынута из воды, тоже не может обновить среду вокруг всех жаберных лепестков, так как они вне воды слипаются и тем самым сильно уменьшается общая кислородвоспринимающая поверхность, а поэтому уменьшается и поступление кислорода в тело рыбы. В обоих приведенных случаях наступает асфиксия от невозможности обновить среду вокруг кислородвоспринимающих поверхностей. Если бы удалось все жаберные лепестки рыбы держать во влажном и не слипшемся состоянии, а легкие непрерывно омывать свежей водой, то они бы выполняли функцию поглощения кислорода и могли бы жить: рыба вне воды, а легочнодышащее животное в воде.

У некоторых рыб выработались специальные приспособления для жизни на короткое время вне воды или только для заглатывания воздуха (лабиринтовые рыбы).

Среди рыб мы имеем разнообразнейшие приспособления, обеспечивающие омывание дышащей поверхности, увеличение самой поверхности, увлажнение дышащей поверхности и др. Задача этих приспособлений — увеличить снабжение организма кислородом.

Сравнивая дыхание рыб с дыханием легочных животных, можно заметить, что оба типа дыхания являются достаточно совершенными и эффективными в той среде, к какой они приспособлены. Если для сравнения взять воздушную среду и водную, то при нормальных условиях они обе хороши для данного типа дыхания. Но если мы хотим знать,

какая среда более устойчива и какая более изменчива, то разница выявляется весьма отчетливо. Воздушная среда на всей земной поверхности почти однородна. Состав воздуха весьма устойчив не только в разных местах поверхности земли, но и в течение длительного времени. Следовательно, воздушнодышащее животное легче приспособляется к определенному устойчивому газовому режиму, к определенному устойчивому парциальному давлению кислорода.

Воднодышащее животное (рыба) часто не имеет такого постоянно-го и устойчивого газового режима. Он различен в разных местах, на разных глубинах и изменяется в течение года. Следовательно, давление кислорода также весьма неустойчиво.

Если воздушнодышащее животное приспособляется к устойчивому и однородному источнику кислорода, то воднодышащее животное должно приспособляться к разнородному, переменчивому источнику кислорода. К сказанному надо еще добавить, что у первых животных обмен газов совершается легче и быстрее, чем у вторых.

Рыба должна все время приспособляться к изменяющейся среде, так как в поисках пищи она постоянно встречается изменяющееся парциальное давление кислорода. Только рыбы верхних слоев воды морей, океанов и больших озер имеют более или менее устойчивый и однородный газовый режим, постоянное давление кислорода. Что касается мелких небольших водоемов континентов, большинства рек и ручьев, то газовый режим их весьма неустойчив, давление кислорода подвержено значительным колебаниям (в зависимости от места и времени года).

Например, в летний период благодаря усиленному развитию фитопланктона (цветение воды) и интенсивному фотосинтезу в солнечные дни вода перенасыщается кислородом иногда до 200%. В ночное время, когда фотосинтез отсутствует и вся эта громадная масса фитопланктона и зоопланктона (и вообще все живущее в водоеме) потребляет кислород, то парциальное давление кислорода падает до малых величин. Чтобы жить, рыбы должны быть приспособлены к суточным колебаниям PO_2 .

И действительно, такие приспособления выработались, и они наиболее разнообразны у рыб, живущих в мелких, хорошо прогреваемых водоемах (особенно экваториальные и среднеширотные водоемы).

При равной интенсивности дыхания у водного и наземного животного у них одинаково быстро обедняется слой жидкости, прилежащий к кислородовоспринимающей поверхности, но обновление этого слоя кислородом происходит с разной степенью полноты и с разной скоростью. Законы абсорбции и диффузии кислорода в жидкостном слое одинаково проявляются как у рыб, так и у наземных животных. Наземные животные имеют только то преимущество, что источник кислорода (атмосферный воздух) постоянен и легко сменяем, а водная среда непостоянна и труднее обновляется (особенно пресноводные стоячие водоемы). Поэтому в воде быстрее достигается критическое для жизни рыбы содержание кислорода. В морях и океанах газовый режим относительно постоянен, и рыбы здесь в отношении дыхания находятся примерно в таких же благоприятных условиях, как и наземные животные.

Мы попытались ответить на вопрос, какая среда более благоприятна для дыхания и в каком отношении, а также почему животные с одним типом дыхания не могут воспользоваться другой средой для дыхания. Как видно, та и другая среда имеют ряд преимуществ и недостатков, и типы дыхания хорошо отвечают той среде, в которой они осуществляются.

Органы дыхания и их функция

При обычных нормальных условиях у рыб наблюдается хорошо выраженное соответствие между 1) потребностями организма в кислороде, 2) наличием кислорода во внешней среде и 3) способностью организма воспринимать кислород.

Указанное соответствие как выражение приспособленности рыбы к данной среде обычно нарушается в результате изменений физиологического состояния рыбы и внешней среды. Реакцией на эти изменения является передвижение рыбы в другие места, изменение интенсивности дыхания и приспособление ряда функций к работе в новых условиях.

Дыхание может быть как наружным, так и внутренним. Наружное дыхание — поглощение кислорода извне, внутреннее — поглощение кислорода тканями. Между ними имеется соответствие. Наружное дыхание должно полностью обеспечить тканевое дыхание. Мы будем рассматривать преимущественно наружное дыхание, так как оно наиболее доступно изучению, а о тканевом дыхании можно отчасти судить по наружному дыханию.

Наружное дыхание как поглощение кислорода извне есть в основном диффузионный процесс между кислородом, растворенным в воде, и кровью. Поэтому PO_2 в воде должно быть больше PO_2 в крови.

Процесс наружного дыхания состоит не только из поглощения кислорода, находящегося в воде, но и из постоянной доставки его к местам поглощения. Рассмотрим основные органы, выполняющие эти функции, и дополнительные органы, которые снабжают организм кислородом в случае недостаточности работы основного органа.

Среди рыб мы находим таких представителей, у которых имеются приспособления не только для водного дыхания, но также и для воздушного. У взрослых рыб имеется:

А. Водное дыхание: 1) жаберное, 2) кожное.

Б. Воздушное дыхание: 1) кишечное, 2) с помощью плавательного пузыря, 3) через специальные органы: а) лабиринт, б) добавочные органы.

А. ВОДНОЕ ДЫХАНИЕ

Жаберное

Жаберное дыхание является типичным водным дыханием. Физиологическое назначение жабр — снабжение организма кислородом. Они передают кислород из внешней среды в кровь.

Устройство жабр у разных рыб очень различно. Систематическое положение рыбы, ее анатомическое строение, образ жизни и активность — все это сказалось на строении жабр.

Жабры круглоротых и костистых, пелагических и донных, реофильных и зарывающихся в ил, малоподвижных и постояннодвигающихся рыб отличаются рядом особенностей.

У миксин и миног жабры энтодермального происхождения имеют вид мешочков, на внутренней стороне которых расположены жаберные лепестки (рис. 46).

Жаберные мешки, расположенные по сторонам тела, одним концом открываются наружу, в воду, а другим — в глотку.

Число наружных отверстий разное. Так, например, род *Myxine* имеет по одному жаберному отверстию с каждой стороны, род *Paramyxine* — по 6, а некоторые *Bdellostomata* — 10—15. У миног имеется 7 жаберных отверстий.

С внутренней стороны жаберные мешки открываются в непарный жаберный канал, который залегает под пищеводом и спереди открывается в глотку, а сзади оканчивается слепо.

Более подробно мы рассмотрим устройство жабр и всего жаберного аппарата у костистых рыб как наиболее развитый и лучше изученный. Жабры костистых рыб, в отличие от круглоротых, эктодермального происхождения.

На правой и левой сторонах головы костистых рыб имеются по четыре хорошо развитых жаберных дуги, на внешней стороне которых

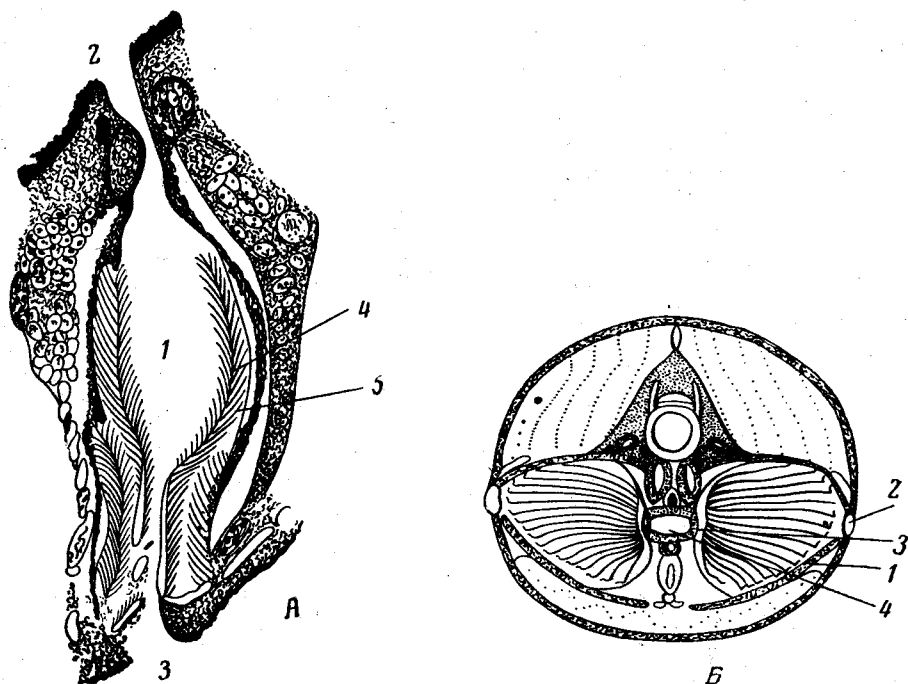


Рис. 46. Разрез через жаберную область у миноги.

А—продольный разрез через жаберную полость: 1—жаберная полость; 2—наружное жаберное отверстие; 3—внутреннее жаберное отверстие; 4—жаберный лепесток; 5—жаберные лепесточки. Б—поперечный разрез через жаберную область: 1—жаберная перепонка; 2—наружное отверстие жаберного мешка; 3—внутреннее отверстие жаберного мешка; 4—bronхиальный канал (из Е. К. Суворова)

располагаются по два ряда нежных выростов. Эти выросты являются выростами слизистой оболочки и имеют вид нежных пластинок, называемых лепестками. Число лепестков на I дужке наибольшее, а на IV наименьшее. Жаберные лепестки у костистых рыб свободно висят (или торчат) в жаберной полости. Они покрыты тонкими поперек стоящими складочками, которые называются лепесточками. Жаберные лепесточки очень мелки и к дистальному концу жаберного лепестка они исчезают. Число их довольно велико. Так, например, у щуки имеется 15, у камбалы 28, а у окуня 36 жаберных лепесточков на протяжении 1 мм жаберного лепестка.

Увеличение дыхательной поверхности за счет маленьких складочек — жаберных лепесточков — наблюдается не только у костистых рыб, но и у круглоротых (миног).

Жабры хорошо снабжены кровеносными сосудами, по которым

беспрерывно протекает кровь. Кровь от сердца по жаберной артерии подходит к основанию каждой жаберной дужки и, идя вдоль основания, дает ответвление (лепестковые артерии) в каждый жаберный лепесток.

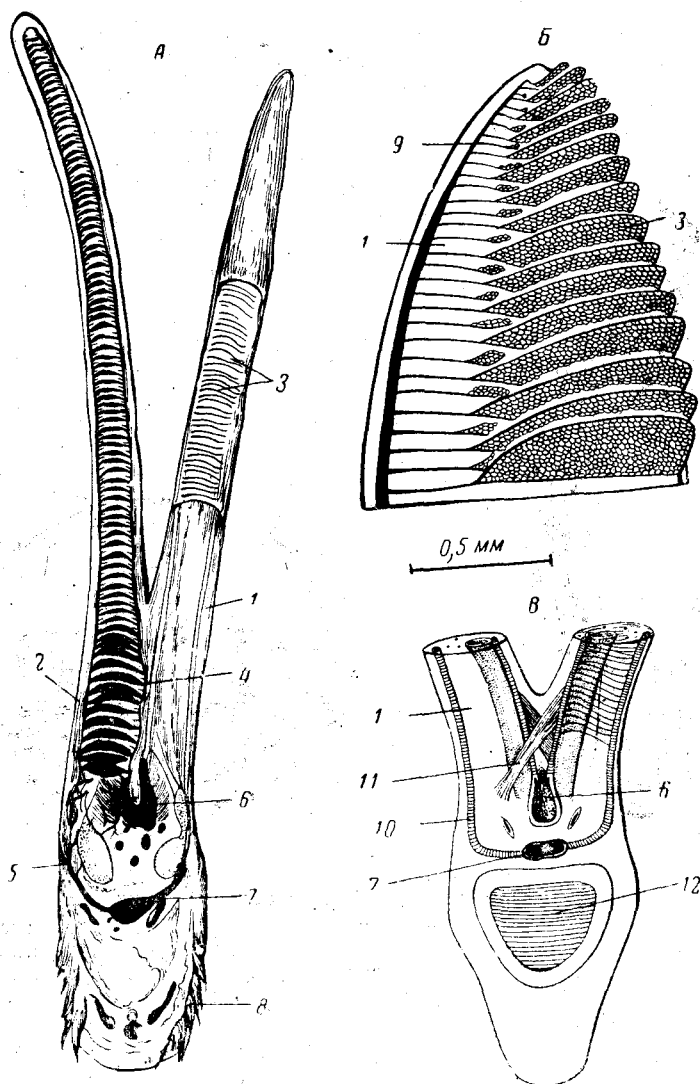


Рис. 47. А—два жаберных лепестка щуки с инъецированными сосудами (по Е. К. Суворову); Б—окончание лепестка с лепесточками у окуня; В—часть жаберной дужки с отрезанными лепестками (по В. Бишковска-Смик). 1, 2—наружный и внутренний жаберные лепестки; 3—жаберные лепесточки; 4—лепестковая артерия; 5—лепестковая вена; 6—артерия; 7—вена жаберной дуги; 8—жаберные тычинки; 9—приносящий сосуд лепестка; 10—выносящий сосуд лепестка; 11—мышцы лепестков; 12—жаберная дужка

Каждая лепестковая артерия в свою очередь разбивается на ряд сосудов, которые идут к основаниям лепесточков. Затем такой сосуд разделяется на два: один идет по свободному краю лепесточка, а другой— по его основанию (рис. 47, А). Потом они опять сходятся и сливаются

в выносящую артерию меньшего диаметра, чем приносящая артерия. Между сосудами, окаймляющими лепесточек, кровь расходится по густой сети капилляров, образующих сеточку. Густота сосудистой сеточки определяет дыхательную поверхность. Скорость протока крови заметно уменьшается в этой сеточке, что способствует лучшему газообмену между кровью и омывающей лепесточек водой.

Просвет в капиллярах сеточки очень мал и равняется примерно малому диаметру эритроцита. Газообмен между кровью и водой происходит собственно в этой сеточке сосудов лепесточка.

Нежная структура лепесточков, медленный поток крови в сеточке капилляров лепесточка и активные движения самих лепестков благодаря сокращениям перекрещивающихся между ними мышц — все это направлено для лучшего газообмена между кровью и водой у рыб (рис. 47, Б, В).

Повышенная дыхательная поверхность в жабрах может быть достигнута путем: 1) увеличения числа и размеров лепестков; 2) увеличения количества лепесточков на единице поверхности лепестка; 3) уплотнения сосудистой сеточки в лепесточке и, наконец, сочетания указанных в трех пунктах возможностей. Разные рыбы по-разному используют указанные способы увеличения дыхательной поверхности жабр.

В жаберных лепестках рыб имеются, как описывает М. М. Воскобойников (1928), так называемые жаберные сердца, которых нет у других позвоночных животных. Мышцы в жаберных лепестках прикрепляются к стенкам приносящих кровь сосудов (рис. 47, В). Благодаря этому просвет (диаметр) приносящих сосудов может расширяться и тем самым насыщать кровь.

Кроме этого, сокращение мышц вызывает схождение и расхождение лепестков, что способствует лучшему использованию кислорода, растворенного в воде.

В лепестках у элазобранхий имеется хорошо развитое пещеристое тело, приспособленное к лучшему смыканию полужабр во время дыхания.

Эти пещеристые тела еще имеются у двоякодышащих, осетровых рыб и у *Lepidosteus*. У более высокоорганизованных костистых рыб пещеристые тела в лепестках уже не встречаются.

Благодаря большому развитию поверхности жаберного аппарата и тонкому слою клеток, отделяющих кровь от омывающей жабры воды, достигается быстрое проникновение кислорода извне внутрь, в кровеносную систему.

Среди рыб можно наблюдать определенный путь эволюции жаберного аппарата в сторону 1) увеличения общей дыхательной поверхности его, 2) улучшения омывания его водой, т. е. обновления среды и 3) увеличения проницаемости жаберного эпителия для газов.

В процессе эволюции увеличение общей поверхности жабр произошло путем редуцирования межжаберной перегородки (рис. 48).

Наряду с увеличением общей кислородовоспринимающей поверхности шло усовершенствование омываемости жабр водой. Одним из таких приспособлений является жаберная крышка. Жаберных крышек нет еще у круглоротых и элазобранхий, хотя уже у акулы *Chlamydoselachus* имеются кожистые складки, закрывающие последующую жаберную щель. Первоначально они появляются в виде складок кожи у химер. Но эти кожистые складки еще не имеют окостенения. У двоякодышащих появляются жаберные крышки со специальным костным скелетом. Жаберная крышка имеет большое значение при насыщении воды, т. е. для омываемости жаберных лепестков.

Другим усовершенствованием жаберного аппарата было появление жаберных дуг. У круглоротых еще нет жаберных дуг и жаберные лепестки сидят на внутренней стороне жаберных мешочков. Начиная с элазобранхий рыбы имеют жаберные дужки, на внешней стороне

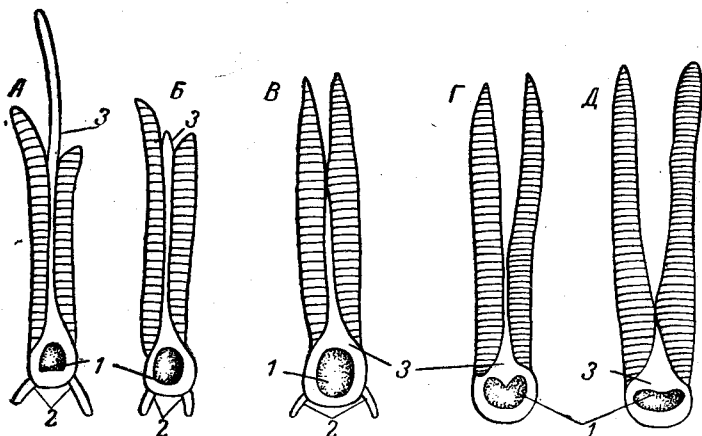


Рис. 48. Горизонтальные разрезы через жаберные дуги разных рыб:

А—акулы; Б—химеры; В—осетровые; Г и Д—костистые рыбы. 1—жаберная дуга; 2—боковые придатки; 3—перегородка между жаберными мешками (из В. М. Шимкевича)

которых располагаются жаберные лепестки. Направление усовершенствований жаберного аппарата видно из табл. 75.

Возникновение жаберных дуг и жаберной крышки с одновременным уменьшением числа наружных жаберных отверстий улучшило использование кислорода, растворенного в воде, а также омываемость жаберного аппарата водой.

Таблица 75

Эволюция жаберного аппарата

Группы рыб	Жаберная крышка	Жаберные дуги	Число наружных жаберных отверстий
Миксины <i>Muxine</i> <i>Paramuxine</i>	нет	нет	1—15 1 6 (щелевидные, поперечные, уменьшающиеся назад)
<i>Bdellostomata</i>	»	»	5—15 (округлые, почти одинаковые)
Миноги Элазобранхий (акулы и скаты)	»	»	7
Химеры Двоякодышащие	складки кожи жаберная крышка со специальным костным скелетом	5	5—7 (открываются у акул с боков, у скатов с брюшной стороны) 1
Высшие рыбы (<i>Teleostomi</i>)	жаберная крышка со специальным скелетом	5	1

Изменения в жаберном аппарате у низших и высших рыб происходят в связи с увеличением энергетического обмена и главным образом с усилением независимости уровня обмена от изменений кислородного режима во внешней среде. Как в отношении внутренней среды (кровь), так и в отношении снабжения организма кислородом в нужном количестве у рыб происходило и происходит выработка приспособлений как морфологического, так и физиологического, биохимического характера. Это позволяет организму быть более независимым от изменений в газовом режиме внешней среды, непрерывно получать кислород в нужном количестве и освободиться от продуктов обмена веществ.

Исследователи физиологических процессов у рыб давно заметили зависимость экологических и биологических особенностей рыбы от ее физиологии. Особое внимание было обращено на подвижность рыбы, ее активность.

Для совершения большей работы или для того, чтобы повысить свою активность, рыба должна увеличить энергетический обмен, усилить окислительные процессы, следовательно, больше получить кислорода. Весь этот процесс весьма сложен и коррелятивно связан с целым рядом других процессов, структур и т. п.

А. Пюттер пытался увязать активность рыбы с величиной поверхности жабр. Принимая поверхность жабр за величину, пропорциональную длине рыбы, он считал приемлемым следующее уравнение:

$$\frac{\sqrt{F}}{\sqrt[3]{P}} = C, \quad (24)$$

где F — поверхность жабр в квадратных сантиметрах; P — вес рыбы в граммах и C — постоянная величина («величина жабр»).

Чтобы легче вычислить поверхность, это уравнение можно выразить иначе:

$$F = C^2 P^{\frac{2}{3}}. \quad (25)$$

Путем прямого измерения и вычислений А. Пюттер получал близкие между собой величины для поверхности жабр той или иной рыбы (табл. 76).

Таблица 76

Величина поверхности жабр

Виды рыб	Вес в г	Поверхность жабр в см ²	Величина поверхности жабр на 1 г веса
<i>Heliastes</i>	12,2	36,0	2,95
<i>Maena vulgaris</i>	19,0	42,0	2,22
<i>Scyllium</i>	86,0	158,0	1,86
<i>Carassius auratus</i>	10,0	16,96	1,70
<i>Hippocampus</i>	5,5	5,76	1,05

Более активные рыбы имеют относительно большую поверхность жабр.

В недавнее время В. Бишковска-Смик (1957) произвела специальные измерения дыхательной поверхности жабр у окуня и камбалы. Эти данные показаны в табл. 77 и на рис. 49 для окуня.

Величина дыхательной поверхности жабр, как отмечает В. Бишковска-Смик, находится в зависимости от активности рыбы. Окунь как более активная рыба имеет большую относительную (на 1 кг веса) дыхательную поверхность жабр, чем значительно менее активная камбала.

Как видно из табл. 77, относительная дыхательная поверхность окуня почти в 2,5 раза больше, чем у камбалы.

Выше мы указывали, что приспособления к лучшему и большему использованию кислорода разнообразны и сложны. К этому вопросу

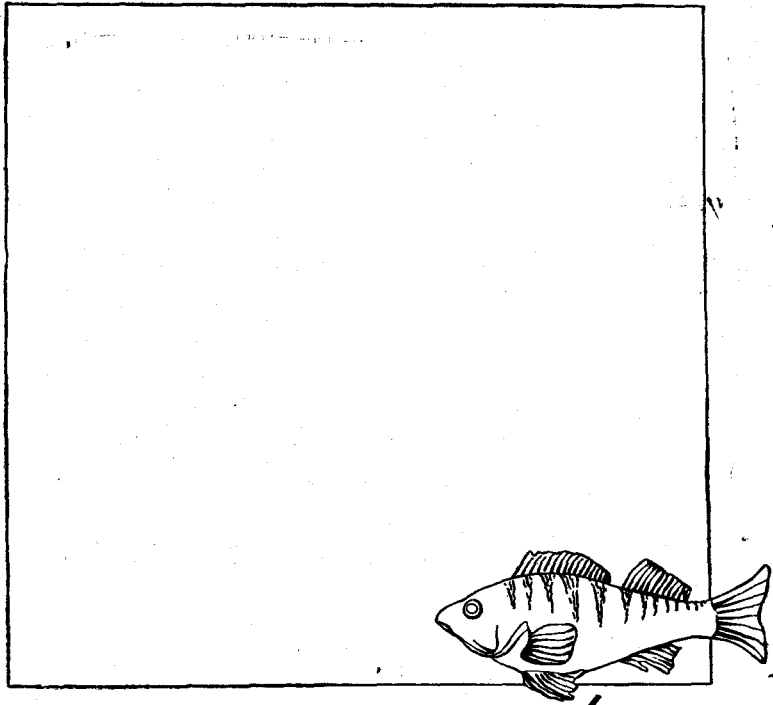


Рис. 49. Соотношение дыхательной поверхности жабр и размера окуня (по В. Бишковска-Смик)

мы еще вернемся при рассмотрении интенсивности дыхания. Здесь же укажем, что определение поверхности жабр важно для понимания интенсивности дыхания, но методики определения или очень кропотливы (прямое измерение) или не совсем точны (вычисление).

Дыхательные движения, дыхательный ритм. У рыб жаберная крышка периодически открывается и закрывается. Эти ритмичные движения жаберной крышки давно известны как дыхательные движения. Однако правильное понимание процесса дыхания было достигнуто сравнительно недавно.

Поместив, например, карпа, карася или другую рыбу в аквариум, можно последовательно проследить у них дыхание.

При открытом рте и закрытых жаберных крышках вода входит в ротовую полость, проходит между жаберными лепестками в жаберную полость. Это — вдох. Затем рот закрывается, а жаберная крышка приоткрывается и вода выходит наружу. Это — выдох. Рассмотрение указанного процесса в деталях привело к двум разным представлениям о механизме дыхания.

Таблица 77

Основные показатели дыхательной поверхности жабр у камбалы и окуня (средние данные)

Длина, вес рыб и показатели дыхательной поверхности жабр	Камбала	Окунь
Длина рыб (см)	23,0	15,6
Вес рыб (г)	135,5	73,0
Число жаберных лепестков	1108	1330
Длина всех лепестков (см)	472	492
Число жаберных лепесточков на 1 мм длины лепестка	28	36
Число жаберных лепесточков	132889	177314
Поверхность одного лепесточка (мм ²)	1,06	0,92
% дыхательной поверхности в лепесточке	63,4	71,8
Поверхность всех лепесточков (см ²)	1402,7	1635,8
Общая дыхательная поверхность (см ²)	889,0	1173,8
Дыхательная поверхность на 1 кг веса тела рыбы	6762,9	16752,1

Дальгрэн и Баглиони считали, что при вдохе вода поступает в рот вследствие расширения ротовой полости и жаберных крышек. Вода насыщается в ротовую полость через открытый рот благодаря уменьшенному в ней давлению. Затем наступает выдох, при котором рот закрывается, ротовая полость сужается, и вода под избыточным давлением проходит через жаберные щели между жаберными лепестками в жаберную полость и потом, приоткрыв жаберную кромку, выходит наружу. По мнению этих исследователей, уменьшение давления в полости рта (увеличение объема) и увеличение давления (уменьшение объема) приводит к периодическому поступлению воды в рот и омыванию жаберного аппарата.

Это представление было опровергнуто М. М. Воскобойниковым простым опытом. Если расширение и сужение ротовой полости приводит к вдоху — выдоху, то указанный процесс не должен осуществляться, если в рот рыбе вставить стеклянную трубочку. В таком случае при вдохе вода войдет через трубку, а при выдохе она также легко должна была бы выйти. Однако Воскобойников наблюдал, применяя подкрашенную воду, что в этом случае вода проходит только в одном направлении. Вода из рта не выходит через стеклянную трубку при выдохе. Следовательно, представление Дальгрэна и Баглиони неправильно.

Наблюдая за ритмом дыхания рыб, М. М. Воскобойников пришел к выводу, что прохождение воды в одном направлении через рот, жаберные лепестки и жаберные отверстия обеспечивается работой жаберных крышек и особым положением жаберных лепестков.

Жаберные лепестки расположены так, что вода легко проходит между ними из ротовой полости в жаберную, а в обратном направлении не проходит. Воскобойников считает, что при вдохе жаберные крышки раздвигаются, вследствие чего в жаберной полости образуется уменьшенное давление; поэтому кромка жаберной крышки плотно прилегает к бокам и тем самым препятствует поступлению воды в полость. Так как в этот момент открывается рот, то вода устремляется в ротовую полость и проходит затем между жаберными лепестками в жаберную полость. Вдох окончен. Наступает выдох. Жаберные крышки прижимаются к жабрам, жаберная полость уменьшается, следовательно увеличивается давление, вода приоткрывает кромку жаберной крышки и выходит наружу. При выдохе вода не может перейти из жаберной полости

в ротовую, потому что жаберные лепестки плотно закрывают этот обратный доступ.

На рис. 50 даются схемы дыхательных движений у рыб по Воскобойникову и Баглиони и Дальгрелу.

Представления Воскобойникова лучше отражают процесс дыхания у рыб, чем представления Дальгрелена и Баглиони. Однако полностью объяснить дыхание у рыб только за счет увеличения и уменьшения

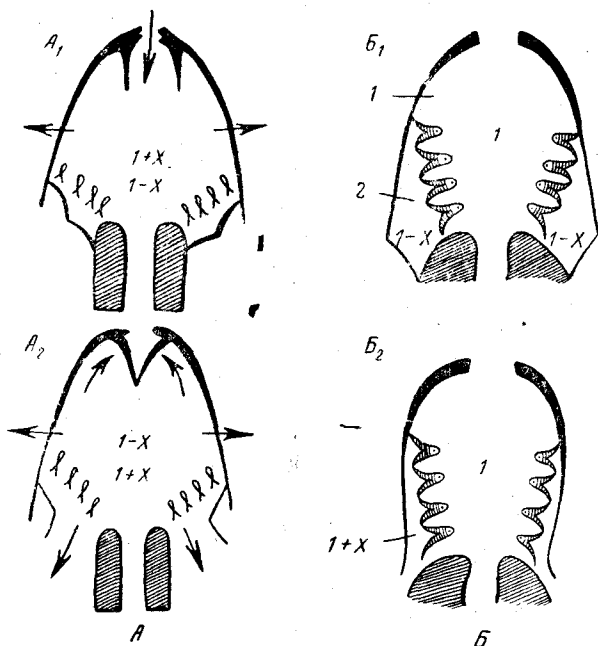


Рис. 50. Схема дыхания:

А—по Баглиони и Дальгрелу; Б—по Воскобойникову. A_1 и B_1 —вдох; A_2 и B_2 —выдох; 1—ротовая полость; 2—пространство под жаберными крышками. Стрелками указано направление движения воды; $1+x$ и $1-x$ обозначено увеличение и уменьшение давления

объема жаберной полости трудно. При отрезании жаберной крышки или у рыб с короткой жаберной крышкой (осетровые) дыхание происходит, односторонний поток воды осуществляется. По-видимому, в осуществлении дыхания имеет значение как изменение объема жаберной, так и ротовой полостей. При сочетании этих двух причин вдоха и выдоха процесс дыхания осуществляется полно. При выключении одной какой-либо из причин вся тяжесть обеспечения вдоха и выдоха ложится или на жаберную полость (описанный опыт Воскобойникова) или на полость рта (у рыб с отрезанной или укороченной жаберной крышкой).

Указанный механизм дыхания особенно хорошо развит у рыб, которые живут в стоячих водах или малоподвижных рыб, которые могут некоторое

время находиться в неподвижном состоянии. Для них чрезвычайно важно в таких условиях обеспечить постоянное омывание жабр свежей водой, имеющей высокое давление кислорода (PO_2).

У рыб, живущих в текучих водах или в пелагической области океанов, морей и больших озер, такого мощного насытательного аппарата нет. Рыбы указанных водоемов при движении приоткрывают рот и вода сама входит в ротовую полость, а из нее проходит через жаберные щели между жаберными лепестками наружу. У реофильных рыб омывание жаберного аппарата осуществляется без вышеописанного механизма. Жабры омываются пассивно, а не активно, например у карпа. Однако это не означает, что указанные рыбы не способны активно омывать жаберные лепестки. Они такой способностью обладают, но в меньшей степени, чем рыбы первой группы, и пользуются этой способностью в более редких случаях.

Изучая дыхание рыб, нужно учитывать особенности устройства дыхательного аппарата и его нормального функционирования.

Описанные изменения в работе дыхательного аппарата легко наблюдать экспериментально в приборе для дыхания, в проточной воде. Поместив рыбу в стеклянную дыхательную трубку, через которую пропускается вода, можно наблюдать работу жаберного аппарата при разных скоростях протока воды.

При очень маленькой скорости протока рыба (карповые, окуневые, осетровые, щука) усиленно дышит. Работа жаберных крышек и рта (открываются и закрываются) резко выражена. При увеличении скорости протока дыхательный ритм уменьшается как в отношении частоты, так и в отношении глубины, и начиная с некоторой скорости протока воды дыхательный ритм отсутствует. Рыба стоит в протоке воды спокойно с приоткрытым ртом и жаберными крышками. Значит дыхательный ритм выработался в условиях отсутствия протока воды и служит для активного омывания жабр свежей водой, когда рыба находится в покое, в неподвижном состоянии.

У большинства рыб при вдохе вода входит через рот и, пройдя между жаберными лепестками, выходит наружу. Иначе омываются жабры у ската. Эти рыбы большую часть своей жизни проводят лежа на дне. Жаберные щели у них обращены вниз. Если бы скаты дышали как большинство рыб, то песок и иловые частицы захватывались бы потоком воды при вдохе через рот и при омывании жабр засоряли бы их. Поэтому у них выработалось приспособление, которое обеспечивает постоянное омывание жаберного аппарата без засорения его частичками ила и песка.

На спинной стороне передней части головы скаты имеют отверстие — брызгальце (*spiraculum*). Это сохранившаяся передняя мандибулоидная щель. Брызгальце снабжено клапаном, пропускающим воду только в одном направлении — снаружи внутрь. При вдохе вода поступает через брызгальце в ротовую полость, а затем выходит наружу, предварительно пройдя через жаберный аппарат и жаберные щели. Описанное приспособление — приспособление к условиям донного образа жизни.

Ритм дыхания. Ритм дыхания зависит не только от скорости течения воды, но и от целого ряда других факторов как внутреннего, так и внешнего характера.

Дыхательный ритм имеет одну физиологическую задачу — поддерживать снабжение организма кислородом в нужном количестве через обновление среды около жабр. Поэтому в случае уменьшения притока кислорода или вообще при всяком несоответствии между притоком кислорода и потребностями организма в кислороде дыхательный ритм чутко реагирует. Он выполняет компенсаторную роль. Если увеличивается внутренняя потребность организма в кислороде при неизменном внешнем PO_2 , дыхательный ритм увеличивается; увеличивается он и при уменьшении PO_2 во внешней среде при неизменной потребности организма в кислороде. В противоположных условиях дыхательный ритм уменьшается.

Кроме частоты дыхания наблюдаются изменения и в глубине дыхания. Рыба в некоторых случаях (при малом PO_2 , повышенной температуре, повышенном содержании CO_2 в воде) очень часто дышит. Сами дыхательные движения небольшие. Такое поверхностное дыхание особенно легко наблюдается при повышенной температуре. В некоторых случаях рыба делает глубокое дыхание. Рот и жаберные крышки широко открываются и закрываются. При поверхностном дыхании дыхательный ритм велик, при глубоком — мал.

Рассмотрим зависимость дыхательного ритма от ряда факторов.

Видовая специфичность проявляется достаточно отчетливо. Так, например, маленькие рыбки (гуппи, уклейки, гамбузии) дышат более интенсивно, чем караси или карпы такого же размера. Среди крупных взрослых рыб также можно отметить, что, например, сом, осетр дышат слабее, чем карп. Количество дыхательных движений равняется у

<i>Labrus</i>	—	15	дыханий в 1 мин.	
<i>Matella</i>	—	15	»	»
<i>Leuciscus</i>	—	приблизительно 150	»	»
<i>Gasterosteus</i>	—	приблизительно 150	»	»
<i>Neoceratodus</i>	—	»	20—31	»
Форель	—	60—70	дыханий при 10°, содержание $O_2=7,5$ см ³ /л	
Форель	—	140—150	»	$O_2=2,0$ см ³ /л
Карп	—	30—40	» в 1 мин. при 12—16°	
Карп	—	3—4	»	0,5—1°
Красноперка	—	85	»	при содержании $O_2=6,66$ см ³ /л

Возраст и размер рыбы сильно влияет на дыхательный ритм. Молодые рыбы и рыбы меньшего размера имеют более частый дыхательный ритм, чем взрослые или имеющие более крупный размер.

Пол. У гамбузий и окуней самцы всегда имеют более частый дыхательный ритм, чем самки. Нами определен дыхательный ритм у стерлядей, имеющих разную стадию зрелости. Так, например, при температурах 11—12,2° самки стерляди имели дыхательный ритм в 1 мин. на стадии IV—74,1, на стадии V (выметывали икру в аппарат)—83,4, а самки с дегенерирующей икрой—45. Самцы стерляди на I стадии—76,8, на III—70,6 и на IV—53.

Из внешних факторов рассмотрим только некоторые.

Температура очень сильно влияет на частоту дыхательного ритма. С увеличением температуры увеличивается частота ритма, с уменьшением—уменьшается. При пониженной температуре у окуней, гамбузий, карпов, стерлядей, осетров наблюдается аритмия дыхания. Периоды учащенного дыхания чередуются с периодами отсутствия дыхания. При крайне повышенной температуре учащение ритма не может продолжаться долго. Дыхание парализуется и наступает тепловая смерть.

Обычно дыхательный ритм рассматривают как функцию температуры в рамках простых физико-химических закономерностей. Однако ритм дыхания, выполняющий компенсаторную функцию, изменяется значительно сложнее. На интенсивность дыхания оказывает влияние не только ближайшая история рыбы, ее физиологическое состояние, но и характер изменения внешней среды.

Например Куипер, определяя дыхательный ритм у карпа при изменении температуры воды, получил результаты, которые указывают на гистерезис этого процесса.

При изменении температуры в обратном направлении величины дыхательного ритма не повторяют полностью величин, получаемых при увеличении температуры. Иными словами, наблюдается гистерезис дыхательного ритма. Нам думается, что наличие гистерезиса свидетельствует о сложной зависимости дыхательного ритма от температуры внешней среды.

Концентрация кислорода. Влияние этого фактора на интенсивность дыхания известно давно. При увеличении PO_2 во внешней среде по сравнению с нормой дыхательный ритм уменьшается, при

уменьшении — увеличивается. Это увеличение ритма может достигать двух — трехкратного размера по сравнению с нормой и если концентрация кислорода в омываемой жаברי воде не увеличится, то после нескольких беспокойных движений рыба погибает с раскрытым ртом и жабрами.

Угольная кислота действует в двух направлениях.

Растворяясь в воде, она подкисляет ее, а это в свою очередь вызывает изменения в дыхательном ритме. CO_2 как газ, легко диффундирующий через оболочки жаберного и кожного эпителия, проникает в кровь и затем производит широкое общее действие на организм. Внешне это проявляется в усилении дыхательного ритма.

При значительной концентрации CO_2 рыба начинает беспокойно вести себя, затем успокаивается, переворачивается или ложится на дно, после чего наступает смерть.

В естественных водоемах, как правило, CO_2 не накапливается в значительных концентрациях, тем более что она обладает высокой растворимостью, с большой легкостью переходит в ионную форму и не приносит большого вреда. Однако в некоторых случаях (например, в водоемах, богатых органическими веществами, в зимних условиях, в ночное время летом, в периоды сильного «цветения» воды, при больших скоплениях рыб в малом пространстве) угольная кислота накапливается в значительных количествах.

Приведем некоторые конкретные данные.

Рейс (1910) наблюдал учащенное дыхание у радужной форели при увеличении концентрации CO_2 в воде. Ольтоф (Olthof, 1934) отмечал учащение дыхания у окуня при увеличении концентрации CO_2 до 0,8%, а у гольянов — до 2,4%.

Обстоятельное исследование Рейса показало, что у радужной форели число дыхательных движений равнялось 61 при концентрации $\text{CO}_2 = 3,5 \text{ мг/л}$; 100 — при 50 мг/л и 83 дыхания при концентрации CO_2 109 мг/л . При увеличении концентрации CO_2 рыба сначала в течение 5—10 мин. усиленно дышит, а потом начинает беспокоиться.

Рейс считает, что CO_2 действует как наркотик. При малых дозах это действие обратимо, при больших — вызывает смерть. Он отмечает 6 стадий (фаз), через которые проходит рыба при воздействии на нее угольной кислоты: 1) слабое беспокойство, легко и быстро проходящее; 2) учащение дыхания (диспное). Содержание CO_2 30 мг/л ; 3) нарушение равновесия рыбы. Содержание CO_2 50—80 мг/л ; 4) продолжительное спинное или боковое положение. Рыба лежит на спине или боку. Наркоз. Содержание CO_2 88—107 мг/л ; 5) нарушение дыхания. Содержание CO_2 больше 100—110 мг/л ; 6) смерть рыбы.

Совершенно ясно, что угольная кислота весьма сильно действует на дыхание. Необходимо только отметить, что в подобных опытах с CO_2 не всегда точно учитывается ее концентрация, так как она легко переходит в ионы бикарбоната и карбоната, которые действуют не так сильно, и затем сама методика определения CO_2 не является достаточно точной.

Винтерштейн приводит следующие данные о парализующем действии угольной кислоты на пресноводных рыб (табл. 78).

В табл. 78 отмечается не только разное отношение рыб к CO_2 , т. е. проявляется разная чувствительность, как например у окуня и карася, но также неспособность рыб использовать значительные концентрации кислорода в воде, если содержание угольной кислоты достигает значительных величин. При этом окунь — обитатель более чистых вод рек, озер и больших прудов — более чувствителен к CO_2 , чем карась, который часто населяет мелкие пруды, сильно заросшие и загряз-

Парализующее действие угольной кислоты на рыб

Виды рыб	t°	Парализующая концентрация CO ₂		Содержание O ₂ в конце опыта (см ³ /л)
		давление CO ₂ в мм рт. ст.	давление CO ₂ (в % к атмосферному)	
Окунь	20	66,6	8,75	4,15
	20	61,7	8,12	4,09
Плотва	20,6	102,4	13,47	3,61
	21,4	86,1	11,33	15,42?
Карась	19,4	234,0	30,79	5,23

ненные органическими веществами. Чувствительность рыб к CO₂ связана с их образом жизни, местом обитания.

Аммиак редко накапливается в заметных количествах в природных чистых водоемах и поэтому не может оказать заметного влияния

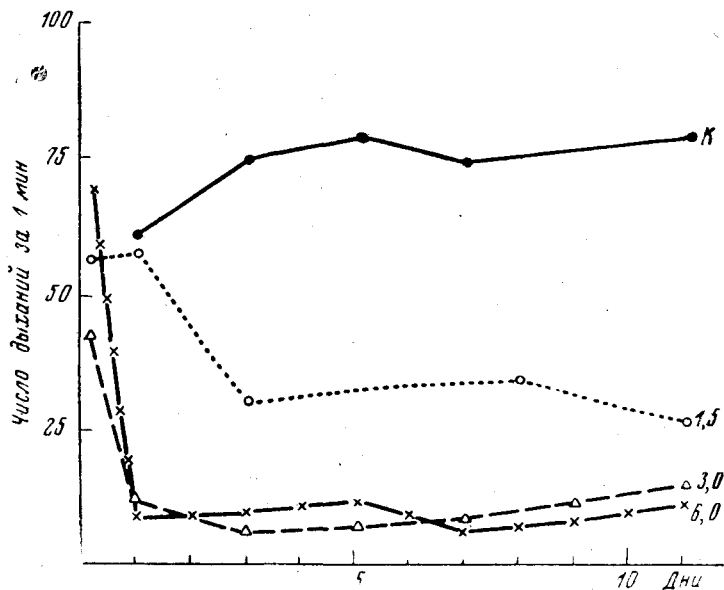


Рис. 51. Изменение дыхательного ритма окуня в растворах аммиака в зависимости от времени:

K—контроль; 1,5; 3,0; 6,0—концентрации аммиака в мг/л (по Н. С. Строганову)

на дыхательный ритм. Однако при спуске сточных вод некоторых производств (фабрики искусственного шелка, аммиачные заводы и т. п.) в воде накапливаются такие количества свободного аммиака, которые оказывают влияние на дыхательный ритм (рис. 51).

Аммиак, проникая в кровь, производит действие, обратное угольной кислоте. Он подщелачивает воду и кровь. Дыхательный ритм уменьшается.

Действие аммиака проявляется не только в замедлении дыхательного ритма, он влияет и на весь обмен веществ рыбы. Иногда получается парадоксальная картина. Рыба страдает от недостатка кислорода, а увеличить ритм дыхания не может, он значительно снижен по сравнению с нормой, и рыба гибнет при медленном дыхательном ритме.

На рис. 51 отображена интересная особенность. При первоначальном действии аммиака в концентрации, которая не вызывает гибель рыбы (3—6 мг/л), дыхательный ритм окуня резко уменьшается (с 50—60 в норме до 6 дыханий в 1 мин.); затем организм привыкает к этому

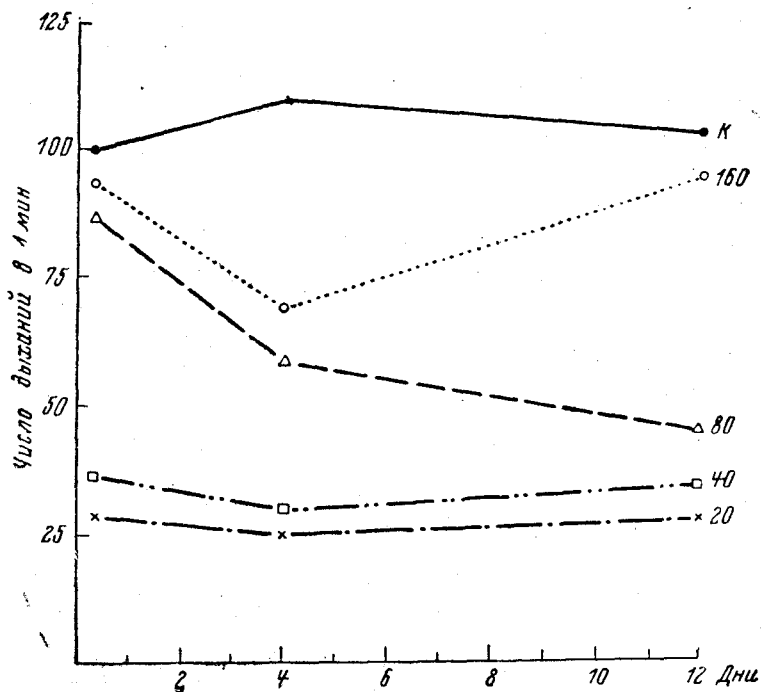


Рис. 52. Дыхательный ритм окуней в сточной воде фабрики искусственного волокна при разном ее разбавлении (числа в конце кривых); К — контроль (по Н. С. Строганову)

веществу, и дыхательный ритм на 30-е сутки, хотя и много ниже нормы, но все же несколько приближается к нормальной величине (около 15).

Медь, как правило, не встречается в природных водах в таких количествах, чтобы вызвать изменение дыхания. Однако в сточных водах химической, металлургической и других промышленности медь содержится в концентрациях, оказывающих влияние на дыхание рыб.

Медь уплотняет жаберный эпителий и тем самым ухудшает проникновение кислорода из воды в кровь. Вследствие этого дыхательный ритм увеличивается (у окуней при концентрации меди 0,1 мг/л и $t = 16-18^\circ$ с 40—50 до 70—100 дыханий в 1 мин.). С увеличением концентрации (от 0,5 до 2,0 мг/л) дыхательный ритм увеличивается еще больше.

Сточные воды промышленных предприятий очень различны по химическому составу и поэтому производят разное действие на рыб. Так, например, сточная вода предприятий по выработке искусственного шелка оказывает сильное влияние на дыхание рыб (рис. 52).

В случае, указанном на рис. 52, не наблюдалось привыкания рыб к сточной воде и не наблюдалась нормализация дыхательного ритма в течение 12—13 дней опыта.

Влияние рН на дыхательный ритм. Концентрация водородных ионов в пресных водах обычно колеблется в значительных пределах, особенно в летнее время. В стоячих водах рН увеличивается днем до 9—10, а ночью может снижаться до 6,5. В связи с изменением рН водной среды изменяется рН крови (Кокубо). Изменившееся рН крови оказывает влияние на центры, регулирующие дыхание.

По наблюдениям Е. Г. Свиренко, у стерляди при увеличении концентраций водородных ионов усиливается дыхательный ритм. Так, например, найдено, что при рН = 8,8 дыхательный ритм стерляди в дождевой воде равнялся 53—78, а при рН = 5,8—72—155. У стерляди, находящейся в речной воде, при рН = 8,4 дыхательный ритм был 48—75 и при рН = 5,8—43—77.

В работе Т. В. Новиковой на окунях и карпах была подтверждена указанная выше зависимость ритма дыхания от рН среды в пределах 7,4—5,5 рН.

Изменения рН и CO_2 в воде не всегда удается строго разграничить. При подкислении воды какой-либо кислотой бикарбонаты разлагаются и выделяется CO_2 , которая вызывает учащение дыхательного ритма. После продувания подкисленной воды свободная CO_2 улетучивается и концентрация ее значительно снижается. При таких условиях повышенная концентрация водородных ионов в воде (в случае подкислений) действует более непосредственно. Она понижает растворимость CO_2 в воде и тем самым затрудняет переход CO_2 из крови жаберных лепестков в омывающую их воду. Это в свою очередь приводит к накоплению CO_2 в крови, что вызывает раздражение дыхательного центра, результатом чего и является учащение дыхательного ритма. Учащение дыхательного ритма при увеличении кислотности воды не приводит к увеличению потребления кислорода рыбой. Наблюдается обратное. С уменьшением рН воды рыбы меньше потребляют кислорода; это уменьшение сопровождается учащением дыхательного ритма.

Регуляция дыхательного ритма. Ритм дыхательных движений зависит как от внутреннего состояния рыбы (возраст, питание, голодание, возбуждение и др.), так и от внешних условий.

Изменяемость дыхательного ритма от нервного возбуждения легко наблюдать на речном окуне. Окунь, помещенный в банку с чистой, хорошо аэрированной водой, затемненную плотной бумагой, быстро успокаивается. Остановившись у дна, он долгое время может спокойно стоять с опущенным спинным плавником и равномерно дышать. Дыхательный ритм при таких условиях в течение длительного времени остается очень постоянным. Но стоит постучать хотя бы в соседней комнате, как окунь начинает реагировать на этот стук. Не меняя положения и не двигаясь, он поднимает спинной плавник вертикально и учащает дыхательный ритм. После прекращения стуков окунь успокаивается, спинной плавник полностью опускается и дыхательный ритм возвращается к норме. Такая реакция окуня отмечается при разных температурах (Строганов, 1938).

Выше указывалось, что ряд факторов внешней среды также влияет на частоту дыхательного ритма. Кроме таких влияний дыхательный ритм подвержен внутренним, постоянно действующим периодическим влияниям, исходящим от самого организма рыбы. Благодаря им и создается нормальный ритм дыхания.

Еще в конце прошлого столетия был поставлен вопрос об изучении

регуляции дыхательного ритма, но до сего времени он не получил своего полного разрешения. Надо заметить, что решение этого вопроса в отношении рыб осуществляется крайне медленно.

Выдвинутые теории и соображения в отношении регуляции дыхания высших позвоночных животных и человека обычно распространяются и на рыб. Анатомическими и физиологическими исследованиями установлено, что в мозгу рыб имеется центр, который регулирует частоту дыхательного ритма.

Опытами было показано, что V, VII, IX и X пары головных нервов необходимы для нормального дыхания. Ветви от них иннервируют верхнюю челюсть (V пара), жаберную крышку (VII пара) и жабры (IX и X пары).

Дыхательный центр периодически возбуждается, что передается органам дыхания, которые в ответ на это периодически приводятся в действие. Дыхательный центр получает импульсы с периферии и от физико-химических изменений крови.

В настоящее время существуют три теории о раздражении дыхательного центра. Согласно одной теории, возбудителем дыхательного центра является недостаток кислорода, согласно другой — угольная кислота, накапливающаяся в крови; согласно третьей — водородные ионы крови.

Действительно, при нормальных условиях кровь, омывающая центры, периодически изменяет концентрацию O_2 , CO_2 и H. Причем все три компонента между собой тесно связаны. Кислород поглощается клетками, следовательно, возникает его недостаточность, и в это же время клетки выделяют углекислоту, концентрация которой увеличивается. С увеличением углекислоты увеличивается и концентрация водородных ионов.

Хотя сторонники той или иной теории стараются вычленить только один раздражитель и показать его ведущую роль, однако противники находят возражения и приводят другие доказательства.

Реакционная теория Винтерштейна и Холдена (раздражителем является реакция среды — водородные ионы крови) теперь имеет меньше сторонников. Многие физиологи признают, что избыток угольной кислоты и недостаток кислорода в крови являются главными раздражителями дыхательного центра.

Процесс, связанный с доставкой кислорода тканям и удалением из них свободной угольной кислоты, является регулятором ритмических дыхательных движений.

Кожное дыхание

Кожа является первичной поверхностью, через которую поступает кислород извне. По происхождению все органы дыхания в той или иной мере являются специализированными участками кожи, с которой, с одной стороны, соприкасается кислородсодержащая среда (вода), а с другой — обильно подходят кровеносные сосуды, наполненные кровью, которая поглощает и разносит по всему телу кислород. Жабры можно рассматривать как образования, получившиеся от срастания и последующего видоизменения переднего отдела кишки и дериватов кожи.

Кожное дыхание существует почти у всех водных и наземных животных, только степень участия его в общем процессе дыхания различна.

У рыб, благодаря многослойной чешуе, кожа не является удобным органом для дыхания. Однако удельный вес кожного дыхания в общем дыхании рыбы у некоторых видов достигает значительных величин.

Еще Провансаль и Гумбольдт (1811), помещая рыб в камеру, разделенную на две части — головную и туловищную, нашли, что кожа поглощает кислород и выделяет угольную кислоту. В наше время эта методика была применена Смитом и др.

Квинкууд (1873) на угре показал, что через кожу происходит поглощение кислорода. Он нашел, что угорь весом 320 г за 1 час поглощает 0,34, а весом 350 г — 0,58 см³ кислорода.

Крог (1904) повторил опыты на угре и нашел, что кожное дыхание может достигать 60% общего дыхания. Через кожу поглощается 0,74—1,05 см³ кислорода на 1 дм² поверхности. Через кожу идет поглощение кислорода при пониженной и средней температурах, а также во влажной среде. Последнее наблюдение весьма интересно и важно, ибо оно указывает на возможность дыхания рыбы в воздушной среде.

Т. И. Привольнев (1947) показал, что кожное дыхание рыб в воде и на воздухе остается на одном уровне.

В недавнее время более обстоятельные исследования кожного дыхания на 15 видах рыб провела С. В. Стрельцова (1949). Она определяла как общее дыхание, так и специально кожное. Жаберное дыхание включалось путем накладывания герметической резиновой маски на жабры. Такая методика позволила ей определить долю участия кожного дыхания в общем дыхании рыбы. Оказалось, что эта величина у разных рыб очень различна и связана с образом жизни и экологией рыб.

Исследованных пресноводных рыб по интенсивности кожного дыхания Стрельцова разделяет на три группы:

1. Рыбы, приспособленные к жизни в условиях значительного дефицита кислорода. К ним относятся карпы разных возрастов, карась, сом и угорь. Это рыбы хорошо прогреваемых водоемов с повышенным содержанием органических веществ; рыбы, часто встречающиеся с условиями кислородного дефицита. У этих рыб доля участия кожного дыхания в общем дыхании достигает в среднем 17—22%; у отдельных особей зеркального и чешуйчатого карпа — 42—80%.

2. Рыбы, живущие у дна в проточной воде. Как правило, эта группа рыб попадает в условия кислородного дефицита, но не такого большого, как рыбы первой группы. Во вторую группу входят осетровые рыбы: молодь осетра, севрюга, стерлядь. Интенсивность кожного дыхания у них достигает 9—12,9% от общего. Хотя у этих рыб твердые покровы (жучки, щитки) меньше закрывают кожу, чем чешуя у чешуйчатого карпа, однако доля участия кожного дыхания в общем дыхании меньше.

3. Рыбы проточных водоемов с чистой, хорошо аэрированной водой. Это рыбы рек или чистых непроточных водоемов, в которых не наблюдается значительного дефицита кислорода. В указанную группу входят сиги, корюшка, плотва, окунь, ерш. Интенсивность кожного дыхания достигает 3,3—9% от общего.

Сопоставляя этих рыб, можно отметить, что твердые образования кожи (чешуя, жучки, щитки), конечно, препятствуют прохождению кислорода извне внутрь тела, однако не они определяют интенсивность кожного дыхания. У чешуйчатого карпа чешуя примерно так же закрывает всю поверхность, как и у плотвы и значительно больше, чем закрывают жучки кожу стерляди, однако интенсивность кожного дыхания у чешуйчатого карпа значительно выше, чем у плотвы или стерляди.

Совершенно очевидно, что интенсивность кожного дыхания есть выражение приспособленности рыбы к жизни в условиях кислородной недостаточности, когда жаберное дыхание не в состоянии обеспечить организм кислородом в нужном количестве.

Через кожу происходит выделение также СО₂, причем она выде-

ляется в больших количествах, чем этим путем потребляется кислород за то же время. Выделение CO_2 через кожу превышает потребление кислорода у карпа сеголетка и севрюги в 1,3—2,5 раза.

При изменении внешней среды кожное и жаберное дыхание изменяются по-разному. Например, при изменении температуры воды с 11 до 0,5° общее дыхание уменьшается у налима в 3,9 раза, а кожное — только в 1,5 раза. С понижением температуры значительно снижается выделение CO_2 через кожу.

Кожное дыхание имеет большое значение для молоди рыб. Так, например, молодь карпа относительно больше потребляет кислорода через кожу, чем взрослые рыбы.

При оценке роли кожного дыхания в общем дыхании необходимо помнить, что хотя у большинства рыб основным органом, через который поступает кислород извне, являются жабры, все же при некоторых условиях (при снижении PO_2 в воде, пониженных температурах зимой) кожное дыхание как дополнительное играет значительную роль.

В искусственных условиях роль кожного дыхания может быть значительно увеличена. Из практики рыболовов известно, что караси и карпы сохраняют жизнеспособность после нескольких часов пребывания во влажной среде без воды (сырая трава, материя). Нам приходилось перевозить стерлядей из прудов около Подольска в Москву во влажной тряпке при $t=9-14^\circ$. После 4 часов перевозки стерлядей выпускали в воду. Они сразу же уплывали, как будто их только что пересадили из воды в воду. Стерляди во влажной мешковине при $t=12-16^\circ$ сохраняли свою жизнеспособность до 15—20 часов. Известны случаи, когда вьюны в течение нескольких дней оставались живыми, находясь без воды во влажной среде. Число таких примеров можно было бы увеличить.

Все эти факты говорят о том, что у рыб кожное дыхание играет заметную роль, а при некоторых условиях является почти единственным источником кислорода.

В онтогенезе рыб наблюдается определенная последовательность роли отдельных кислородвоспринимающих поверхностей: икринка севрюги дышит всей поверхностью; у эмбриона поступление кислорода происходит преимущественно через густую сеть капилляров на желточном мешке; после выклева, примерно на 5-й день, появляется жаберное дыхание, которое потом становится главным.

Кожное дыхание как самое первичное в филогенезе и онтогенезе затем сменяется специальным, жаберным дыханием, но все же известную роль продолжает играть до конца жизни рыбы.

Б. ВОЗДУШНОЕ ДЫХАНИЕ

Воздушное дыхание у рыб осуществляется в разной степени и через различные органы. Наиболее простой и первичной кислородвоспринимающей поверхностью является кожа. В предыдущем разделе была рассмотрена роль кожного дыхания в общем дыхании рыб. Теперь мы рассмотрим роль специальных органов у рыб, приспособленных для использования кислорода непосредственно из воздуха.

Пожалуй, самой простой формой приспособления к использованию кислорода из воздуха является заглатывание воздуха ртом. При понижении PO_2 в воде многие рыбы поднимаются на поверхность воды и ртом заглатывают воздух вместе с верхним слоем воды. Вода в ротовой полости перемешивается с воздухом, насыщается кислородом, после чего проходит через жабры. В этом процессе дыхания никакие новые специальные органы не участвуют, и само по себе дыхание остается прин-

ципиально водным. Жабры как главная кислородвоспринимающая поверхность омываются водой более обогащенной кислородом, чем вода толщи водоема.

Указанное приспособление к предварительному обогащению омывающей жабры воды кислородом мы рассматриваем как первичное, имеющее большие перспективы. Из этого приспособления у одних рыб развилось типично воздушное дыхание, а у других — водно-воздушное.

Воздух, заглоченный ротовой полостью, затем пропускался через кишечник. Так у некоторых рыб возникло кишечное дыхание. У группы рыб, особенно живущих в теплых водах, воздух из глотки или пищевода попадает в плавательный пузырь, который начинает функционировать как орган дыхания. Эта форма дыхания получила особенно широкое развитие у двоякодышащих рыб.

У значительной группы рыб, тоже живущих в теплых водоемах, временами при больших нехватках кислорода заглоченный воздух обогащается кислородом кровеносную систему полости рта. Это привело к усовершенствованию такого способа использования кислорода воздуха, которое выразилось в увеличении полости рта за счет специальных углублений и обогащении ее сетью кровеносных капилляров. Рассмотрим последовательно эти приспособления.

Кишечное дыхание

Кишечное дыхание у рыб заключается в том, что воздух, заглоченный ртом, прогоняется через весь кишечник, на определенных участках которого имеется сильно развитая сеть кровеносных капилляров. В таких участках и происходит газообмен — поглощается кислород и выделяется CO_2 . Функция пищеварения и всасывания в этих участках кишечника выпадает. У одних рыб воздух после дыхания выходит через анус, у других — через ротовую полость и затем через жаберные щели. Следовательно, наблюдаются два типа кишечного дыхания.

Наиболее распространенный тип кишечного дыхания тот, при котором воздух прогоняется через кишечник, и в средней или задней его части происходит газообмен (вьюновые, некоторые сомовые). При другом типе, например у *Hippostomus* и *Acarys*, воздух после пребывания некоторого времени в кишечнике не выходит через анус, а выдавливается обратно в полость рта и затем выбрасывается наружу через жаберные щели. Этот тип кишечного дыхания принципиально отличается от первого; впоследствии у некоторых рыб он развился в легочное дыхание.

Кишечное дыхание наблюдается у вьюновых (вьюн, щиповка), у южноамериканских сомов: *Loricaria*, *Plecostomus*, *Doras*, *Callichthys*, а также *Monopterus*, *Hippostomus*, *Acarys*. У *Monopterus*, живущего в Индии и Индомалайском архипелаге, есть три пары зачаточных жабр, которые не имеют существенного значения для дыхания, а все дыхание обеспечивается за счет кишечного.

У *Doras* и *Callichthys* настолько хорошо развито кишечное дыхание, которое является у них основным, что если этих рыб содержать в воде, но не давать им возможности подниматься на поверхность и забирать воздух, то они погибают примерно через 2 часа. Но если их держать во влажном воздухе, то они живут несколько часов.

В связи с функцией дыхания длина кишечника увеличивается. Так, например, у *Doras* длина кишечника в 22—28 раз больше длины тела. Интересное приспособление для воздушного дыхания имеется у панцирного сома *Otocinclus vestitus*. У него есть специальный слепой вырост

желудка, наполненный воздухом и выполняющий дыхательную функцию.

Наибольшее число наблюдений было проведено на вьюне (*Misgurnus fossilis*). По наблюдениям Бабака (1907) и Бабака совместно с Дедком (1907), вьюн поднимается на поверхность воды заглатывать воздух. Подъем вьюна за воздухом зависит от 1) потребностей вьюна в кислороде, 2) содержания кислорода в воде (PO_2) и 3) температуры воды.

Вьюн поднимается на поверхность воды заглатывать воздух при $t=10^\circ$ 2—3 раза в час, а при $25-30^\circ$ уже 19 раз. Если воду прокипятить, т. е. уменьшить PO_2 , то вьюн поднимается на поверхность при $t=25-27^\circ$ один раз в час. При $t=5^\circ$ в проточной воде он не поднимается на поверхность в течение 8 часов. В этих опытах достаточно ясно показано, что кишечное дыхание, являющееся дополнением к жаберному, вполне удовлетворительно справляется со своей функцией при малых запросах организма в O_2 (при $t=5^\circ$) или при высокой концентрации кислорода в окружающей среде (проточная вода). Но жаберного дыхания недостаточно, если обмен в организме повышен ($t=25-30^\circ$) или же сильно уменьшилось PO_2 в среде (прокипяченная вода). В этом случае дополнительно включается кишечное дыхание, и вьюн получает нужное количество кислорода.

Соотношение основного дыхания и дополнительного меняется у разных рыб. Даже у вьюна кишечное дыхание из дополнительного превратилось в почти равное жаберному дыханию. Вьюн все же нуждается в кишечном дыхании, даже если он находится в хорошо аэрированной воде. Время от времени он поднимается на поверхность и заглатывает воздух, а затем опять опускается на дно. Если, например, у окуня или карпа при недостатке кислорода дыхательный ритм учащается, то вьюн в подобных условиях не учащает ритм дыхания, а более интенсивно использует кишечное дыхание.

Это соотношение в экспериментальных условиях может быть изменено в ту или другую сторону. Так, например, Аболин в течение 4,5 месяцев содержал вьюна в воде, лишенной растворенного в ней кислорода. Вьюн вынужден был пользоваться только воздушным дыханием. Жаберное дыхание выпадало, а кишечное усиленно функционировало. По истечении указанного срока оказалось, что в стенке кишечника вьюна произошли глубокие морфологические изменения приспособительного характера. Особенно велики изменения были в местах дыхания, выразившиеся в сильном разрастании дыхательного эпителия, богатом развитии капиллярной сети, гиперемии кишечной стенки.

В данном случае хорошо выявляется коррелятивная связь между функцией органа и внешней средой, между функционально связанными органами (жабры и кишечник). При полном или частичном выключении работы одного органа включается или усиливается работа другого функционально связанного органа (сравните также дублирование органов по Баркрофту).

Стенка нижнего участка средней кишки в связи с выполнением дыхательной функции не имеет ворсинок, но зато имеет густую сеть капилляров, лежащих близко к поверхности (рис. 53).

Воздух при прохождении через кишечник изменяет состав газов примерно так же, как и при легочном дыхании у высших позвоночных животных: поглощается кислород и выделяется CO_2 (табл. 79).

Бишоф и Баумерт (1852) отмечали в выходящем воздухе снижение кислорода даже до 9%, а увеличение CO_2 до 3%.

Вьюн в отношении дыхания весьма своеобразная рыба. Обладая хорошо выраженным кожным, жаберным и кишечным дыханием, он мо-

Содержание газов (в %) в воздухе, прошедшем через кишечник выюна

Качество воздуха	O ₂	N	CO ₂
Воздух чистый	20,9	79,0	0,02—0,03
Воздух, выходящий из ануса выюна	10,6—11,2	87,0—88,2	1,16—1,18

жет пользоваться кислородом и растворенным в воде, и находящимся в воздухе. В особо неблагоприятных условиях выюн может впадать в состояние оцепенения, при котором сильно снижается потребность в кислороде вообще. Уменьшенные потребности в кислороде удовлетворяются за счет кожного и кишечного дыхания. В теплое время года при пересыхании водоемов выюны зарываются в ил и переживают неблагоприятное время. Как только водоем заполняется водой, выюны вылезают из норок и опять ведут активную жизнь.

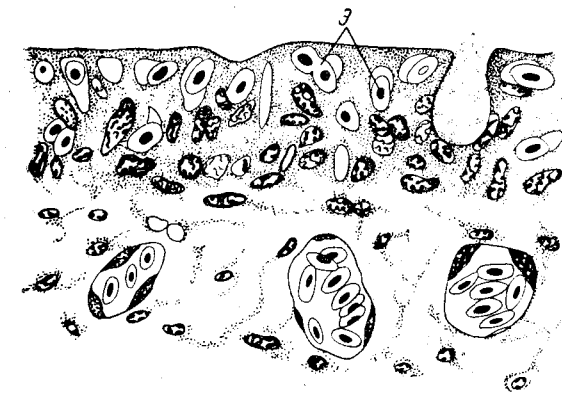


Рис. 53. Поперечный разрез нижнего участка средней кишки выюна; Э — эритроциты в капиллярах стенки кишки (по X. С. Коштыянцу)

Антипа (цитируется по Гемпелю, 1913) описывает, что в некоторых местах дельты Дуная выюны зарываются в ил в летнее время в период засухи. Причем на поверхности ила образуется такая прочная сухая корка, что по ней свободно ездят на лошадях. После оводнения этих мест, с наступлением дождей выюны опять выходят из ила в воду.

Нам приходилось выкапывать выюнов (размером до 30—35 см) из ила пересохших бочагов (прудков в лесу) в Дмитровском районе Московской области около р. Дубны. Выюны закапываются в ил на глубину 10—20 см. Сверху образуется такая плотная масса ила, что мало продавливается даже под тяжестью человека. Выюны, вынутые из норок, оказались живыми. После помещения их в воду они тут же стали плавать.

В процессе эволюции кишечное дыхание претерпело значительные изменения. Во-первых, кроме рыб, ни у кого из позвоночных нет кишечного дыхания; во-вторых, получили значительное развитие специальные образования кишечной трубки, ее дериваты (например, плавательный пузырь и легкие).

Плавательный пузырь как орган дыхания

Другим весьма специализированным образованием кишечной трубки является плавательный пузырь. По своему происхождению плавательный пузырь может рассматриваться как простое выпячивание кишечной трубки с последующей специализацией. Специализация сводится к потере способности пищеварения и приобретению новых качеств:

увеличение поверхности, приобретение свойств газовой секреции и абсорбция кислорода из пузыря. Все это приспособления для воздушного дыхания. Наряду с этим плавательный пузырь приобрел свойства гидростатического органа. У некоторых рыб уже на ранних стадиях онтогенеза (личинка) он отшнуровывается от кишечной трубки.

У круглоротых и селяхий плавательного пузыря нет. Он появился только у более высокоорганизованных рыб. Е. К. Суворов предполагает, что плавательный пузырь появился у рыб как орган воздушного дыхания, специально приспособленный к условиям жизни в заморных водоемах.

Однако необходимо заметить, что даже в одном семействе рыб одни виды имеют плавательный пузырь, другие не имеют. Например, в семей-

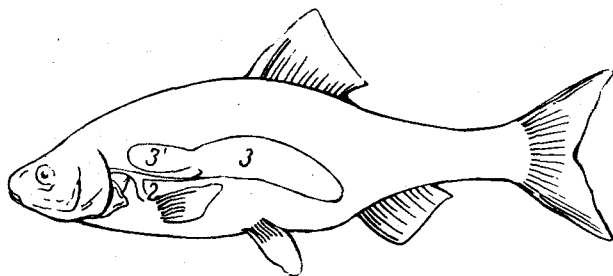


Рис. 54. Связь плавательного пузыря с кишечным трактом у плотвы:

1 — глотка; 2 — *ductus pneumaticus*; 3¹ и 3 — передний и задний отделы плавательного пузыря (по Н. К. Пучкову)

стве *Scombridae* обычная скумбрия, или макрель, не имеет плавательного пузыря, а живущие в Средиземном, Черном и Японском морях скумбрии *Pneumatophorus colias* и *P. japonicus* имеют.

Форма плавательного пузыря у разных рыб неодинакова. У большинства рыб он имеет вид большого мешка серебристого цвета, располагающегося в полости тела между позвоночником и кишечным трактом. У осетровых плавательный пузырь одиночный, соединен с пищеводом коротким, но широким ходом (*ductus pneumaticus*). У лососевых он имеет вид простой продолговатой трубки, у тресковых несет несколько выростов разной величины. У карповых рыб плавательный пузырь разделен на две неравные части (переднюю и заднюю); относительно длинный *ductus pneumaticus* соединяет заднюю часть пузыря с пищеводом (рис. 54). У двоякодышащих рыб (кроме *Neoceratodus*), полиптеруса, амия и лепидостеуса плавательный пузырь парный. Особенно развит плавательный пузырь у двоякодышащих рыб.

На рис. 55 приведены только некоторые примеры связей плавательного пузыря с кишечником. Важно отметить, что если у осетровых и костистых рыб плавательный пузырь еще сравнительно просто устроен, то у *Amia* и *Lepidosteus*, а особенно у двоякодышащих, он становится ячеистым. У последних плавательный пузырь парный и сильно ячеистый. У них он функционирует как легкое наиболее полно.

Ячеистость плавательного пузыря наиболее хорошо развита у двоякодышащих. У некоторых более высокоорганизованных рыб тоже имеется ячеистость, но она развита значительно слабее.

В отношении функции плавательного пузыря мы не наблюдаем восходящей или нисходящей линии развития среди существующих рыб.

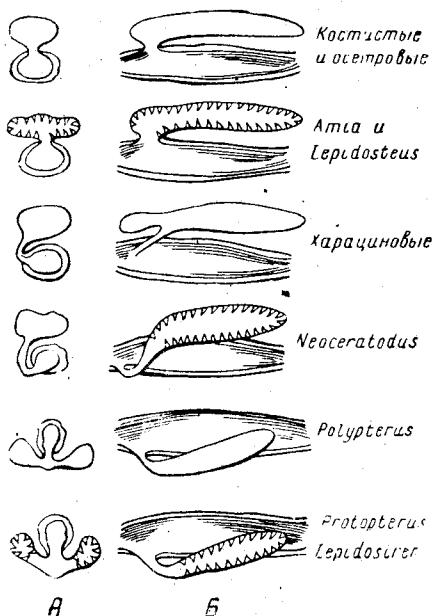
Круглоротые и селяхии не имеют плавательного пузыря. Также не имеют его глубоководные и некоторые из высших рыб, не живущие в глубоких местах (многие камбаловые и представители отряда *Symbra-chiformes*). Из подотряда *Scombroidei* не имеет плавательного пузыря скумбрия, а живущие в Средиземном, Черном и Японском морях *Pneumatophorus japonicus* и *P. colias* имеют.

Плавательный пузырь, по-видимому, сперва возник у всех рыб, а затем у некоторых рыб исчез. В отношении функции плавательного пузыря как органа дыхания также трудно установить прямую линию развития.

Как орган дыхания плавательный пузырь хорошо развит у рыб из разных отрядов и разной степени совершенства. Мы можем принять, что появление ячеистости в стенках пузыря и парности есть признак совершенства его как органа воздушного дыхания.

В ходе эволюции рыб у вновь возникающих видов плавательный пузырь мало совершенствовался или даже деградировал. Интересно, что у вымерших первобытных *Chondrostei* (низшие рыбы) не обнаружено никаких признаков и следов воздушного дыхания (Е. К. Суворов). Если в основу филогенетического ряда рыб положить совершенство плавательного пузыря как органа дыхания, то можно видеть, что он наиболее сильно развит у древних рыб, считающихся по другим признакам наиболее низкостоящими рыбами (двоякодышащие). Кроме двоякодышащих плаватель-

Рис. 55. Схемы связи плавательного пузыря с кишечным трактом у разных рыб: А—поперечный разрез; Б—вид сбоку (по Е. К. Суворову)



ный пузырь как орган воздушного дыхания наиболее сильно развит у *Polypteriformes*, *Chondrostei*, а затем у *Holostei* (*Amiiformes* и *Lepidosteiformes*) и, наконец, у самых низших *Teleostei* — *Clupeiformes* и у близких к этому отряду *Mormyridiformes*.

Итак, после двоякодышащих рыб функция этого органа не получает большего развития, а, наоборот, в филогении рыб она как бы затухает, видоизменяется, получает другое физиологическое направление. У некоторых рыб, стоящих выше сельдеобразных, имеется ячеистый плавательный пузырь, выполняющий функцию легкого или вообще служащий для воздушного дыхания, как например, у *Erythrinus brasiliensis* из харациновых и у некоторых видов из отряда *Belontiiformes*. Но число таких представителей сильно уменьшилось. У более высокоорганизованных рыб для воздушного дыхания появляются другие органы, как например лабиринт или наджаберный орган. Плавательный пузырь как гидростатический орган функционирует только у высших рыб (*Actinopterygii*).

Плавательный пузырь у разных рыб различается по анатомическому строению. У двоякодышащих и у полиптеруса он парный, а у ганоидов и костистых рыб — непарный. У первой группы плавательный

пузырь закладывается непосредственно позади жаберной области и сообщается с пищеводом с брюшной стороны. Кровью снабжается посредством парных легочных артерий, ответвляющихся от четвертой пары жаберных артерий. От плавательного пузыря кровь оттекает в сердце по парным легочным венам, которые впадают в венозные пазухи.

У второй группы рыб плавательный пузырь развивается в дорзальном мезентерии, дальше от головы, чем у первой группы, а именно в области пищевода или желудка, и снабжается кровью кишечных сосудов (*arteria coeliaca*). Следовательно, имеются два негомологических типа снабжения кровью. Сравнительно-анатомически оба типа пузырей неравнозначны. Первый тип имеется у низших рыб, а второй — у высших. Однако и среди второй группы рыб имеются представители, которые сохранили по этому признаку особенности первой. Так, например, *Gymnarchus niloticus* из отряда *Mormyriiformes*, близкого к сельдеобразным и живущий в реках Африки, имеет ячеистый плавательный пузырь, который снабжается кровью, идущей по сосудам, ответвившимся от наджаберной артерии. Кровь, оттекающая от плавательного пузыря, идет к сердцу. Следовательно, кровоснабжение плавательного пузыря у описанной рыбы происходит так же, как и у двоякодышащих рыб.

Эти анатомоморфологические данные указывают и на то, что двоякодышащие рыбы и полиптерус, у которых хорошо развита дыхательная функция плавательного пузыря, имеют по сравнению с высшими рыбами не только иное устройство самого пузыря, но и иную связь его с кишечной трубкой и кровоснабжение.

Плавательный пузырь полиптеруса во многом похож на плавательный пузырь двоякодышащих, однако имеется и существенное различие. У двоякодышащих он напоминает легкие амфибий. Плавательный пузырь разбит системой маленьких перегородок на массу ячеек; эпителий тех и других пронизан сетью капилляров. Ресничных клеток нет. В пузыре имеется гладкая мускулатура. У полиптеруса же внутренние стенки пузыря имеют складки и желобки. Поверхностный слой пронизан капиллярами. Желобки имеют ресничный эпителий. Хотя полиптерус и может хорошо пользоваться плавательным пузырем для воздушного дыхания, однако не так, как двоякодышащие. Последние имеют просто устроенное легкое, что и сблизжает их с амфибиями. Полиптерус утерял то, что уже приобрели двоякодышащие.

Во всяком случае у рыб более организованных (после двоякодышащих) плавательный пузырь развивался преимущественно как орган гидростатический, который предназначен рефлекторно регулировать координацию движений, а дыхательная функция отходила на задний план. Здесь мы встречаем не только рыб, у которых плавательный пузырь не сообщается с кишечной трубкой (закрытопузырные), но и рыб, у которых совсем нет плавательного пузыря (глубоководные рыбы, представители отряда *Symbrochiformes* и некоторые другие). Последнее, по-видимому, необходимо рассматривать как вторичное явление в эволюции рыб.

Всех рыб можно разделить на две большие группы: закрытопузырные и открытопузырные. Первые имеют плавательный пузырь, не сообщаемый с кишечной трубкой, вторые — сообщаемый с кишечной трубкой посредством *ductus pneumaticus* в переднем ее отделе на разных уровнях. Эти рыбы в течение всей жизни могут заглатывать воздух.

Воздух, заглоченный рыбой, проходит по *ductus pneumaticus* в плавательный пузырь. У личинок закрытопузырных рыб плавательный пузырь также сообщается с кишечной трубкой, и в первое время рыба за-

глатывает воздух, но вскоре ductus pneumaticus атрофируется, и плавательный пузырь остается всю жизнь рыбы закрытым.

Кроме описанного способа наполнения плавательного пузыря газом существует и другой. Как у открытопузырных, так и особенно у закрытопузырных существует газовая секреция. Эта особенность плавательного пузыря слабо выражена у открытопузырных и сильно — у закрытопузырных.

Было проведено много опытов по выяснению дыхательной функции плавательного пузыря. Если перевязать ductus pneumaticus и тем самым лишить рыбу возможности заглатывать воздух, то взрослые рыбы таких видов, как *Sudis gigas* из отряда Scopeliformes и бразильские *Erythrinus brasiliensis* и *E. taeniatus* (из харациновых), погибают от удушья.

Интересные опыты были проведены Ледебуром (Ledebur, 1928, 1937) по первоначальному наполнению воздухом плавательного пузыря у молодых рыбок (каarp, гуппи, колюшка и форели).

Вылупляющиеся из икры личинки форели через некоторое время (приблизительно 3 недели) поднимались на поверхность воды и заглатывали воздух. Если личинки до заглатывания воздуха плохо плавали в толще воды, то после заглатывания они плавали уже хорошо. Если же личинок отделить сеткой от верхнего слоя воды и тем самым не дать возможность им заглатывать воздух, то они продолжают плохо плавать даже в возрасте 4 недель. При вскрытии оказалось, что первые личинки имели плавательный пузырь, наполненный воздухом, а вторые не имели.

Специальным опытом Ледебур установил, что молодь форели нуждается в повторных (приблизительно через 1 день) наполнениях плавательного пузыря воздухом.

У личинок карпа первое наполнение пузыря воздухом происходит через 1—1,5 суток после вылупления и если их лишить этой возможности совсем, то они плохо растут и погибают на 10—14-й день.

Не совсем ясным остается вопрос о значении дыхательной функции плавательного пузыря в первые дни жизни рыбок. Из его опытов видно, что заглатывание воздуха родившимся рыбкам необходимо, но какую роль играет этот заглоченный воздух, не вполне установлено.

Как у молоди форели, так и у молоди карпа заглоченный и проникший в плавательный пузырь воздух помогает рыбкам легче передвигаться в толще воды и менять глубину. С этим связана и легкость добычи пищи. Первые легче добывают корм, чем вторые, и поэтому лучше растут. Но наряду с описанной функцией плавательного пузыря желательно выяснить и другую его функцию — дыхательную, которая проявляется у взрослых рыб.

Личинки колюшки (закрытопузырные) нормально на 2—3-й день после вылупления заглатывают воздух. Вскоре после этого ductus pneumaticus закрывается и атрофируется. При таких условиях рыбки живут хорошо и развиваются нормально. Если же не дать им заглотнуть воздух, то колюшки погибают, как правило, через несколько дней. В некоторых случаях Ледебуру удавалось продерживать колюшек с ненаполненным воздухом плавательным пузырем до 1 года. Хотя эти рыбки отстали в росте по сравнению с нормальными и более слабо двигались, но все же жили относительно долго.

Аналогичные опыты были проведены Джекобсом (Jacobs, 1938) на морском коньке (тоже закрытопузырные). Интересная особенность наблюдается у этой рыбы. Если морской конек вскоре после вылупления заглатывает воздух, то ductus pneumaticus зарастает на 1—1,5-й день, если же конек не сумеет захватить воздух, то он гибнет примерно на 4-й день, и ductus pneumaticus остается еще открытым.

После заглатывания воздуха в первые дни жизни в дальнейшем у закрытопузырных рыб регуляция газов в пузыре происходит за счет секреции газов, а у открытопузырных — главным образом за счет повторных заглатываний воздуха; секреция газа у них выражена слабо. Содержание газов в плавательном пузыре зависит как от физиологического состояния рыбы, так и от газового режима окружающей рыбу воды.

В плавательном пузыре можно найти те же газы, которые находятся в окружающей среде. Обычно в плавательном пузыре содержится газ следующего состава (табл. 80).

Таблица 80

Содержание газов (в %) в плавательном пузыре рыб
(по Х. С. Коштоянцу)

Виды рыб	O ₂	CO ₂	N
Морской угорь	87,7	0,4	11,9
Каменный окунь	80,7	следы	19,3
Щука	35,0	6,7	58,3
Окунь	19,9	0,6	79,5
Треска	19,0	0,5	80,5
Карп	5,7	3,7	90,6
Сиг (швейцарский)	4,9	0,7	94,4
Линь	4,1	5,8	90,1
Лосось американский	3,7	0,8	95,5

Морен (1863 и 1877) первый доказал, что при асфиксии рыбы наблюдается уменьшение количества кислорода в плавательном пузыре. Это уменьшение особенно хорошо заметно, если рыба медленно подвергается действию недостаточности кислорода и если делать анализ газа в пузыре вскоре после ее смерти (табл. 81).

Таблица 81

При недостатке кислорода во внешней среде плавательный пузырь служит резервом, который доставляет организму кислород и смягчает состояние асфиксии.

Уменьшение количества кислорода (в %) в плавательном пузыре рыб после асфиксии
(по Морену)

Виды рыб	Норма	После удушья
Лабрус	80	56
Окунь	19—25	5—0
Линь	8	7

Бор (1892—1894) прокалывал плавательный пузырь у балтийской трески и нашел, что после освобождения его от газов, он вновь наполняется газами с большим содержанием кислорода. Количество кислорода после первого прокола через 48 часов увеличивается от 15 до 79%.

Если пункцию повторить, то содержание кислорода через 24 часа увеличивается до 84%.

Джекобс освобождал плавательный пузырь окуня от газов и анализировал вновь набравшийся воздух. Состав газов плавательного пузыря значительно изменился (табл. 82).

Кроме описанных можно привести и другие данные, которые показывают, что количество кислорода в плавательном пузыре после пункции увеличивается у налима до 64,8%, у щуки до 37,1—49,8%. У карпа наполнение плавательного пузыря газом происходит медленно; через 6 дней после пункции содержание кислорода равнялось 2,5—5,4%.

Таблица 82

Изменение состава газов (в %) в плавательном пузыре окуня после его опустошения

Время анализа газов	O ₂	CO ₂	N
До опустошения (норма) . . .	19,37	2,54	78,09
После опустошения	42,9	21,4	35,7

Количество кислорода в плавательном пузыре рыб при нормальных условиях у разных рыб неодинаково. Наблюдается общее правило: чем подвижнее рыба, тем больше кислорода содержится в плавательном пузыре. Большинство пресноводных мирных рыб, живущих в мелких незаморозных водоемах, имеют меньше кислорода, чем рыбы, живущие на значительных глубинах (морские), хищные или очень подвижные (табл. 83).

Таблица 83

Количество кислорода (в %) в плавательном пузыре (из В. Вундера)

Виды рыб	O ₂
Тригла (<i>Trigla cuculus</i>) . . .	до 92
» (<i>T. lura</i>)	87
Морской окунь	87,7
Окунь каменный	80,7
Скумбрия Средиземного моря	79,2
Летающая рыба	50,3
Шука	19—35,0
Окунь	19—25
Треска	19,0
Гольян	8,7
Красноперка	5,8
Карп	5,7—2,4
Сиг	4,9
Линь	4,1—8,0
Лосось американский	3,7
Форель радужная	3,7
Дунайский лосось	3,4

Исключением из приведенного выше правила являются рыбы, живущие в заиленных, сильно прогреваемых водоемах, а также угорь.

Повышенное содержание кислорода в плавательном пузыре надо рассматривать как кислородный резерв организма на случай быстрого и резкого наступления асфиксического состояния организма в результате возросшей потребности в кислороде (особенно у хищников и активных рыб) или же в результате уменьшения кислорода во внешней среде.

Например, хищник должен в короткое время развить громадную энергию, чтобы достать и проглотить жертву. Указанный промежуток времени короткий, но биологически очень важный, ибо определяет, жить организму

или погибнуть от голода. В этот момент в организме все подчинено одной цели — овладеть жертвой, поэтому окислительные процессы достигают высокого уровня. Снабжение организма кислородом за счет жаберного аппарата недостаточно (тем более, что в момент борьбы с жертвой он работает неполностью) и недостаточно за счет кожи. Поэтому у описанных рыб плавательный пузырь является источником кислорода.

У некоторых рыб кислород плавательного пузыря может быть использован даже при обычных, не асфиксических условиях. Возможность использования кислорода плавательного пузыря для дыхания показана в опыте Джекобса (1938) на дунайском лососе. У лосося плавательный пузырь связан с кишечной трубкой и поэтому наполняется обычным путем, через заглатывание воздуха. Джекобс путем пункции опустошал плавательный пузырь. Лосось заглатывал воздух и опять наполнял им

Таблица 84

Изменение состава газов в плавательном пузыре
дунайского лосося (в %)

Время после укола плавательного пузыря	O ₂	CO ₂
2 час.	20,1	1,5
6 »	16,4	0,8
18 »	5,0	0,8
24 »	8,4	0,8
4 дня 5 час.	2,0	0,8

плавательный пузырь. Анализ воздуха пузыря показал, что состав его все время изменяется (табл. 84).

Опустошение и наполнение плавательного пузыря газами нормально осуществляется под контролем нервной системы.

Морен и Бор путем перерезки нервов, идущих к плавательному пузырю, нашли, что блуждающий нерв (п. vagus) вызывает наполнение пузыря газами, а симпатический нерв (п. sympathicus) — опустошение.

В плавательном пузыре имеются два интересных образования, которые выполняют функцию наполнения (секрецию газов) и функцию поглощения (резорбцию газов). Первую функцию выполняет так называемое красное тело, или газовая железа, вторую — овал. Красное тело находится в переднем конце плавательного пузыря, а овал — в заднем (рис. 56).

Кровеносные сосуды, проходящие по внутренней стенке плавательного пузыря — в красном теле — сильно разветвляются на ряд мелких сосудов, образуя густую сеть капилляров, что придает ему красноватый цвет. Поэтому оно называется красным телом. К артериальным капиллярам тесно примыкают венозные.

Эта сеть капилляров получила название «чудесной сетки» за обилие капилляров на сравнительно небольшой поверхности и за определенный порядок расположения артериальных и венозных капилляров. К капиллярам тесно примыкает железистый эпителий (рис. 57).

По вычислениям А. Крога объем «чудесной сетки» у угря равен 64 мм³ (объем одной капли воды) и содержит 88 тыс. венозных и 116 тыс. артериальных капилляров. Общая длина капилляров — 352—464 м. Эта колоссальная поверхность, которую создают капилляры, расположенные в малом пространстве плавательного пузыря, имеет громадную физиологическую роль в секреции газа.

Выяснением процесса секреции газа в пузыре занимался ряд исследователей. Было установлено, что чем интенсивнее идет секреция газа в

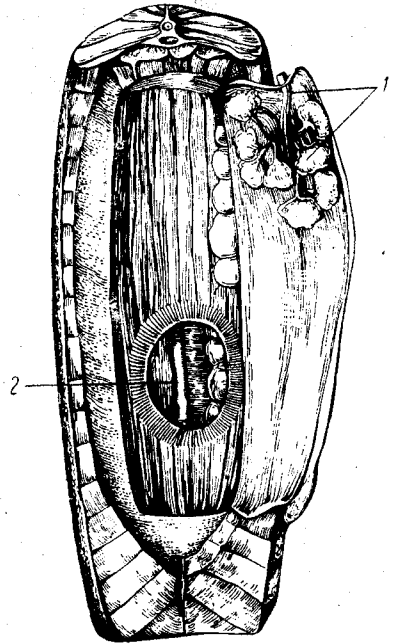


Рис. 56. Вскрытый с брюшной стороны плавательный пузырь окуня:

1 — газовая железа; 2 — овал
(по Н. В. Пучкову)

пузыре, тем сильнее расширяются капилляры «чудесной сетки», так как приток крови усиливается. Если перевязать сосуд, идущий к красному телу, то секреция газов уменьшается, хотя кровоснабжение остальных частей плавательного пузыря сохраняется. После перерезки блуждающего нерва, идущего к пузырю, наступает нарушение в секреции газов, выражающееся первоначально в изменении состава газов в плавательном пузыре, а затем в полной остановке секреции (опыты Бора). Как показал Дрезер, функцию красного тела можно усилить, если в кровь ввести пилокарпин.

Сначала было высказано мнение, что железистый эпителий выделяет газ, который и поступает в плавательный пузырь. Но Джекобс не

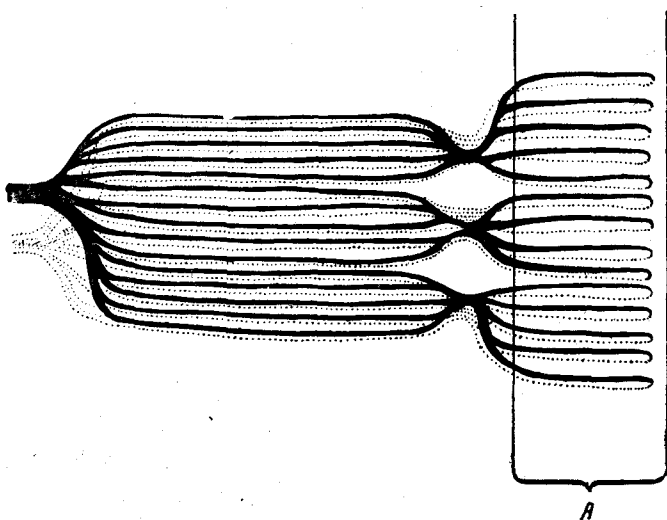


Рис. 57. Схема «чудесной сетки»;
А—область железистого эпителия (по Н. В. Пучкову)

смог подтвердить это. Описанный эпителий, подобно другим железистым эпителиям, наполнен зернами секрета и каплями жидкости. Возникшее несоответствие между имевшимся воззрением на секрецию газов и полученными данными микроскопического анализа побудило искать новое объяснение.

Была высказана химическая теория, согласно которой угольная кислота, освобождающаяся из венозных капилляров, переходит в артериальные капилляры и действует на оксигемоглобин. Оксигемоглобин под влиянием угольной кислоты легко отдает кислород, который и переходит в плавательный пузырь. Кислый характер секрета, выделяемого железистым эпителием, также усиливает отщепление кислорода от оксигемоглобина, увеличивая его диссоциацию.

В результате указанного процесса в плавательном пузыре происходит увеличение не только угольной кислоты, что, согласно этому воззрению, является первичным, но также и свободного кислорода.

Действительно, после пункции плавательного пузыря у окуня Джекобс нашел, что газ, вновь заполняющий пузырь, содержит угольной кислоты до 85% и кислорода 15%. Затем угольная кислота как легкодиффундирующий газ вновь резорбируется в кровь, а кислород остается в пузыре и процент его, следовательно, увеличивается. Увеличение кис-

лорода и уменьшение угольной кислоты в конце концов достигают такого соотношения, которое близко к соотношению их в атмосфере.

Несмотря на кажущуюся простоту и правдоподобность приведенного объяснения газовой секреции в плавательном пузыре, все же этот вопрос остался открытым.

Ледебур высказал другую точку зрения и пробовал доказать ее справедливость экспериментальным путем. Например, налим, имеющий большую секрецию газов в плавательном пузыре, имеет такой гемоглобин, на окисленную форму которого мало действует угольная кислота. Он считает невозможным объяснить выделение газов в плавательный пузырь красным телом на основании только физико-химических воззрений на этот процесс. Тем более, что налим живет на глубине, и наполнение плавательного пузыря должно происходить под повышенным давлением.

Учитывая, что угольная кислота по-разному действует на оксигемоглобин крови рыб, даже близко стоящих в систематическом отношении, Ледебур приходит к выводу, что железистые клетки выделяют секрет в плавательный пузырь, а секрет, распадаясь, отдает кислород и азот. Что касается роли угольной кислоты в процессе секреции газов, то он считает ее второстепенной. В подтверждение этой точки зрения Ледебур приводит наблюдение, сделанное им на морском окуне (*Serranus cabrilla*). После поднятия этого окуня с глубины 100 м на поверхность газовая железа (красное тело) у него оказалась сильно вспенившейся. Однако пузырьки газа не были обнаружены ни в железистых клетках, ни в сосудах красного тела. Вспенивание железы произошло от вспенивания секрета, который она выделяла в капилляры.

Объяснение Ледебуром процесса секреции газов в плавательном пузыре в общих чертах, по-видимому, больше соответствует действительности, чем объяснение с чисто физико-химической точки зрения — как влияние угольной кислоты на диссоциацию оксигемоглобина. Однако остается совершенно невыясненным тот биохимический процесс, который обеспечивает выделение кислорода в плавательный пузырь в значительных количествах. По-видимому, рыбы, имеющие высокий процент кислорода в плавательном пузыре, обладают ферментативной системой перекисного характера, которая обеспечивает относительно быстрое отщепление кислорода в плавательный пузырь.

В случае необходимости плавательный пузырь может освободиться от газов. У открытопузырных освобождение происходит относительно просто. Газ из плавательного пузыря выдавливается через *ductus pneumaticus* в пищевод, глотку и далее через рот в окружающую воду.

Использование кислорода, находящегося в плавательном пузыре, происходит через кровеносные сосуды и капилляры, проходящие по внутренней стенке пузыря. У закрытопузырных процесс поглощения газов протекает сложнее. Для резорбции газов имеется специальное приспособление — овал (рис. 58), который находится в задней части плавательного пузыря на дорзальной стороне. На дне овала проходят многие сосуды, капилляры. Это второй «сосудистый орган» плавательного пузыря (первый — красное тело — мы уже рассмотрели). У серанид овал достигает больших размеров, занимая почти половину плавательного пузыря.

В отличие от других участков плавательного пузыря, овал имеет кольцевую и радиальную группу мышечных волокон, расположенных так, что они создают специальный сфинктер овала. Сфинктер может сокращаться и расслабляться, вследствие чего дно овала то закрывается, то открывается (рис. 58).

Когда овал открыт, то газы легко могут резорбироваться сосудистой системой и поступать в общую систему кровообращения.

Физиологическое значение красного тела и овала у морского окуня простым способом показал Ледебур. У этой рыбы плавательный пузырь разделен на две части перегородочкой, в которой имеется маленькое отверстие. Если обе части плавательного пузыря полностью разобщить пу-

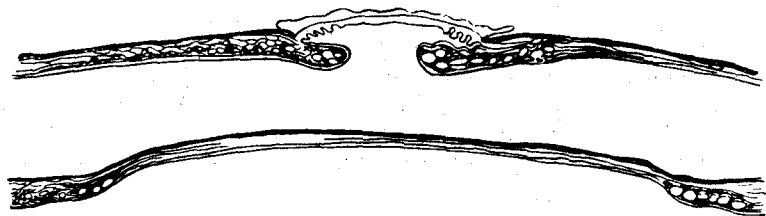


Рис. 58. Разрез через закрытый и открытый овал окуня (по Н. В. Пучкову)

тем перевязки, то наблюдается следующее. Красное тело функционирует, выделяет газ, который не может резорбироваться стенками передней части плавательного пузыря, где находится красное тело. В задней части плавательного пузыря находится овал, который полностью резорбирует газ, а новых его поступлений нет. Вследствие такого нарушения передняя часть плавательного пузыря сильно раздувается, а задняя сморщивается. В результате нарушается координация движений, и рыба не может легко поддерживать тело на определенной глубине. Она почти все время находится в поверхностном слое воды, так как удельный вес ее стал меньше, благодаря расширению плавательного пузыря.

В. ДРУГИЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ДЛЯ ДЫХАНИЯ

У некоторых рыб (*Symbranchus*, *Hyporhammus*) для воздушного дыхания приспособлены жабры, которые не слипаются на воздухе.

Наблюдается общее правило: с развитием воздушного дыхания происходит уменьшение жаберного (Суворов). Анатомически это выражается в укорочении жаберных лепестков (у *Polypterus*, *Ophiocephalus*, *Arapaima*, *Electrophorus*) или в исчезновении целого ряда лепестков (у *Monopterus*, *Amphipnous* и у двоякодышащих). У протоптеруса, например, на первой и второй дугах лепестки почти совсем отсутствуют, а у лепидозирена жаберные лепестки слабо развиты.

У некоторых рыб для воздушного дыхания приспособлены глотка и жаберная полость.

У бычков дыхание во влажном воздухе обеспечивается кожей головы, ротовой и жаберной полостью. Слизистая оболочка этих полостей хорошо снабжается кровеносными сосудами. Воздух забирается ртом, кислород поглощается в ротовой или жаберной полости, а оставшийся газ выбрасывается обратно через рот. Интересно, что у многих бычков нет плавательного пузыря, и для воздушного дыхания приспособлены другие органы.

Описанный способ воздушного дыхания имеется в семействе бычков у *Periophthalmus*, *Voleophthalmus*, *Amblyopus*, *Gobius minutus*, *Trypauchen*, *Apocryptes*. Это, пожалуй, наиболее простое приспособление.

Наджаберный орган

Более сложное приспособление для воздушного дыхания представляет собой наджаберный орган. Наджаберный орган имеется у *Ophiocephalus* (змееголова), живущего в р. Амур, у *Luciocephalus*, у *Anabas* и др. Этот орган образован выпячиванием глотки, а не собственно жаберной полости, как у лабиринтовых рыб.

Наджаберный орган расположен под истинно жаберной полостью и соединяется с ней впереди первой жаберной дуги. Наджаберная полость выстлана слизистой оболочкой, которая хорошо снабжена сетью кровеносных капилляров.

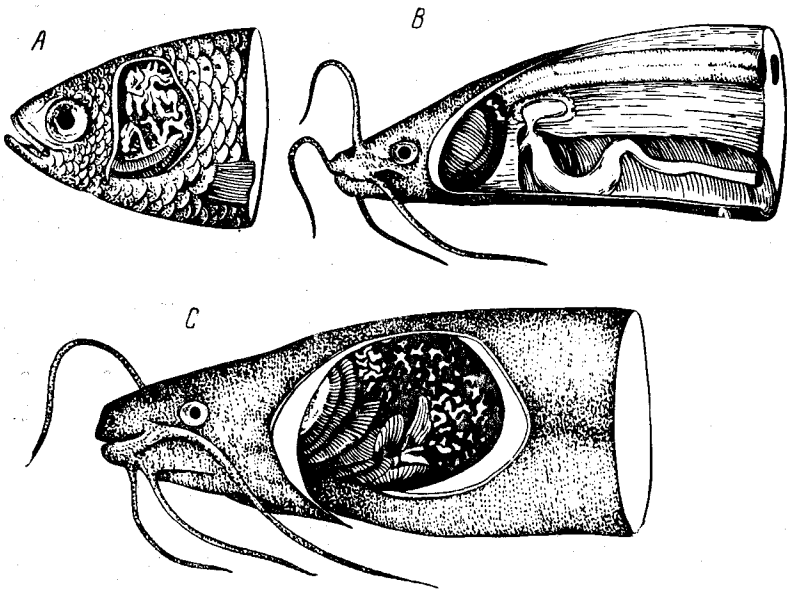


Рис. 59. Дополнительные органы дыхания у:
А—*Anabas* (лабиринтовый орган); В—индийского сома *Saccobranchus* (наджаберный орган); С—африканского сома *Clarias* (лабиринтовый орган) (по Норману)

Воздух забирается ртом и проводится в наджаберную полость, где кислород поглощается сетью кровеносных сосудов и капилляров (рис. 59). Такой способ дыхания достаточно эффективен, и рыба часто им пользуется.

Нам приходилось наблюдать за дыханием змееголова (*Ophiocephalus argus*) в прудах Подольского района Московской области. При температуре воды ниже 18° змееголов редко поднимается к поверхности заглатывать воздух. Но при повышенных температурах он относительно часто поднимается на поверхность и у самого берега, высунув немного голову из воды, дышит атмосферным воздухом.

В очень жаркие летние дни змееголов выплывает греться на отмельные берега к траве, а иногда ложится на водную растительность (рдест, гречишник). Причем ложится так, что почти вся верхняя половина тела находится на воздухе и только брюхо и хвост в воде. Лежит он спокойно в течение долгого времени, и не видно, чтобы он двигал жаберными крышками. Температура воды в этих местах нагревается солнцем до $28-30^{\circ}$.

При таких условиях воздушное дыхание у змееголова или полностью замещает жаберное, или является весьма существенным дополнением к нему. Во время зимовки у нас в прудах змееголов не может воспользоваться воздушным дыханием и довольствуется исключительно жаберным и кожным дыханием в течение 5—6 месяцев. В зимнее время он не только двигается подо льдом, но даже питается и прибавляет в весе и длине, следовательно, растет.

Индийские *Orphiocephalidae* могут даже передвигаться по влажной земле.

По наблюдениям Хора (Нога, 1939), змееголов может дышать атмосферным воздухом не больше 6—8 часов, но и дышать исключительно кислородом, растворенным в воде, он также не может. Для нормальной жизнедеятельности змееголову необходим атмосферный кислород и кислород, растворенный в воде. Следовательно, ни водный (жабры), ни воздушный (наджаберный орган) типы дыхания в отдельности не могут полностью обеспечить организм змееголова кислородом. Это возможно только при функционировании и того, и другого органа.

Подобное приспособление наджаберной полости для воздушного дыхания имеется у видов из африканского семейства *Kneriidae*.

Лабиринтовый орган

У рыб теплых вод имеется приспособление для воздушного дыхания в виде лабиринта. Лабиринтовый орган образован выпячиванием собственно жаберной полости и иногда (как у *Anabas*) снабжен собственной мускулатурой. Внутренняя поверхность «лабиринтовой полости» имеет разнообразные искривления благодаря изогнутым костным пластиночкам, покрытым слизистой оболочкой. К поверхности «лабиринтовой полости» подходит много кровеносных сосудов и капилляров. Кровь к ним попадает из ветви четвертой приносящей жаберной артерии. Кровь, насыщенная кислородом, идет в спинную аорту. Воздух, захватываемый рыбой в рот, попадает из полости рта в лабиринт и отдает там кислород в кровь.

Лабиринт имеется у многих рыб семейства *Anabantidae* и *Osphronetidae*: анабас, гурами, макроподы, бойцовые рыбки (*Betta*), трихогастер, поликаптис и др.

Рыбы, имеющие лабиринт для воздушного дыхания, так приспособились к использованию кислорода воздуха, что даже в хорошо аэрируемой воде при нормальных условиях они пользуются воздушным дыханием (макроподы, анабас).

Наиболее известна ползающая рыба *Anabas scandens* (окунь-ползун, по Дальдорфу). Об этой рыбе рассказывают, что она даже лазает по деревьям. Во всяком случае многие указывают, что анабас может в течение нескольких дней находиться вне воды во влажном воздухе, хотя у него лабиринтовый орган относительно невелик.

Больших размеров лабиринт достигает у бойцовой рыбки: он тянется к хвосту, за заднюю часть головы и налегает на передний конец плавательного пузыря (рис. 60).

Выросты жаберной полости достигают больших размеров у индийского сома *Saccobranchus*. У него эти выросты (слепые отростки) идут вдоль позвоночника от первой жаберной дуги вплоть до хвоста (рис. 61).

Этот мешковидный воздушный вырост жаберной полости саккобранхуса с внутренней поверхности хорошо снабжен кровеносными сосудами, получающими кровь от четвертой жаберной артерии. Было

высказано мнение, что легкие земноводных и наземных животных филогенетически могли развиваться из такого органа.

Аналогичные образования для воздушного дыхания имеются еще у сельдевидных: *Chanos salmoneus* и *Heterotis ehrenbergi*, а также у сомов *Clarias* и *Heterobranchus*, у губанов и у некоторых харацинид. Интересно, что *Heterotis* имеет жаберный аппарат, ячеистый плавательный пузырь и наджаберный орган. Живет он в реках Африки.

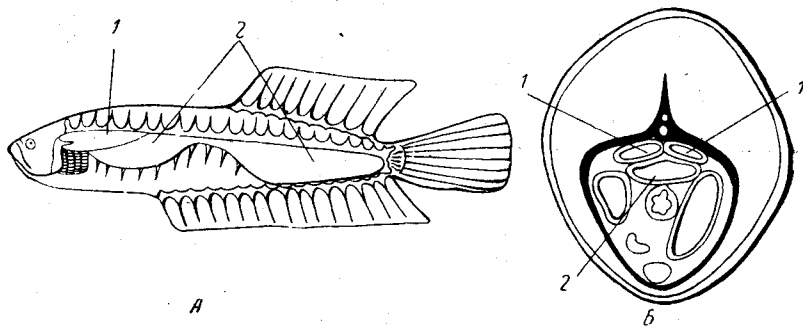


Рис. 60. Расположение плавательного пузыря у бойковой рыбки (*Betta pugnax*):

А—вид сбоку; Б—поперечный разрез. 1—лабиринтовый карман; 2—плавательный пузырь (по Е. К. Суворову)

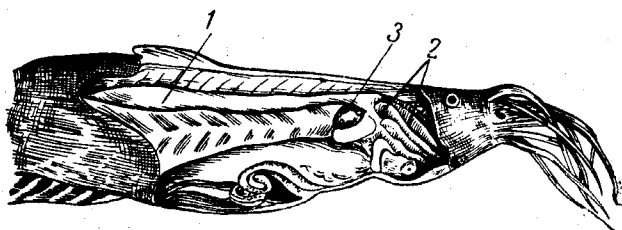


Рис. 61. Выросты жаберной полости у индийского сома: 1—воздушный мешок (вырост жаберной полости); 2—жаберные лепестки; 3—плавательный пузырь (по Е. К. Суворову)

Такое обилие органов для водного и воздушного дыхания надо рассматривать как приспособление к плохим кислородным условиям жизни в пресной воде при повышенных температурах.

Теперь попробуем сопоставить разные типы дыхания и их относительную роль в снабжении организма рыбы кислородом.

Как уже указывалось при рассмотрении разных органов дыхания, кишечная трубка и полость рта дали наибольшее число приспособительных органов для дыхания (рис. 62).

Наиболее удобным местом расположения дыхательных поверхностей у рыб оказались ротовая полость и пищеварительный тракт. У некоторых рыб (вьюновые) средний и задний отделы кишечника явились местом резорбции кислорода. У большинства же рыб все органы дыхания находятся в задней части головы и передней части туловища, тесно связанные с ротовой полостью и кишечной трубкой. Мы можем перечислить все эти приспособления.

- 1) Слизистая оболочка ротовой и жаберной полостей (у Gobiidae).
- 2) Выпячивание глотки — наджаберный орган (у *Ophiocephalus* и у *Luciocephalus*).
- 3) Расширение и выпячивание жаберной полости — лабиринтовый орган (у лабиринтовых рыб), прибавочный орган (у некоторых сельдеобразных, харацинид, у некоторых сомиков и др.).
- 4) Плавательный пузырь — выпячивание кишечной трубки в области глотки, пищевода (многие рыбы). Особенного развития достиг у двоякодышащих, полиптеруса, отчасти у ильной рыбы *Amia* и у панцирной щуки.
- 5) Слепой вырост (выпячивание) в желудке (у панцирного сома — *Otocinclus vertitus*).
- 6) Кишечник в среднем и заднем отделе (у вьюновых).

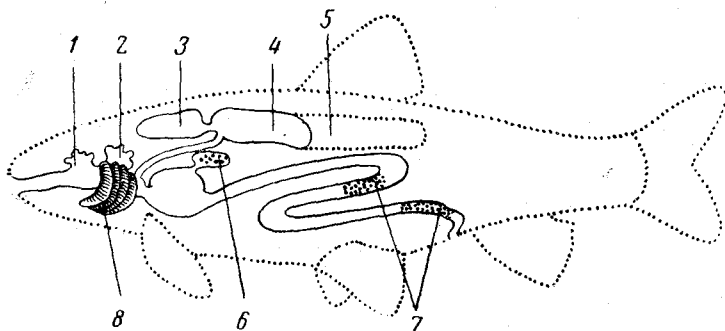


Рис. 62. Схема органов водного и воздушного дыхания у взрослых рыб:

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

По своему происхождению жабры круглоротых являются дериватами кишечника, а у настоящих рыб — дериватами кожи.

Жабры являются основным органом дыхания у большинства рыб. Однако можно привести примеры, когда у некоторых рыб роль жаберного дыхания уменьшена, а роль других органов в процессе дыхания увеличена. Поэтому ответить на вопрос, чем дышит рыба в данный момент, не всегда можно. Значительно расширив таблицу Бете, мы приводим соотношения разных форм дыхания у рыб в нормальных условиях (табл. 85).

В классе рыб возникло много приспособлений как для водного дыхания, так и для воздушного. Некоторые приспособления для воздушного дыхания оказались весьма перспективными и получили дальнейшее развитие в ходе эволюции позвоночных животных. Воздушные мешки саккобранхуса и плавательный пузырь двоякодышащих явились прототипом легкого высших позвоночных.

Из табл. 85 и сказанного выше можно сделать вывод, что рыбы не пользуются только каким-либо одним органом дыхания для снабжения кислородом. Напротив, у каждой взрослой рыбы имеется минимум два источника, по которым доставляется кислород: кожа и жабры. У рыб, нормально живущих при пониженном содержании растворенного в воде кислорода, выработались еще дополнительные приспособления для воздушного дыхания. На этом примере мы видим, что в целях перестройки рыбы имеют несколько способов получения кислорода. Это ука-

Соотношение участия органов дыхания у разных рыб

Виды или группы рыб	Тип дыхания								
	водный		воздушный						
	кожное	жаберное	выпячивание полости рта	выпячивание жаберной полости	кишечная трубка				
плавательный пузырь					выпячивание желудка	выпячивание глотки	кишка		
Рыбы (большинство)	+	*	+++	+	—	—	—	—	—
Двоякодышащие	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Лабиринтовые	+	+	—	—	+++	—	—	—	—
Саккобранхус	+	+	—	—	+++	—	—	—	—
Змееголов	+	+	—	—	+	—	—	—	—
Панцирный сомик	+	+	—	—	+	+	+	—	—
Вьюны и сомик дорас	++	+	—	—	—	—	—	—	+++
Угорь (электрический)	++	+++	++	—	—	—	—	—	—

* Количество плюсов означает степень участия данного органа в дыхании.

зывает в свою очередь на громадную важность кислорода для нормальной жизни рыбы и на «стремление» рыб освободиться от «тирании» неустойчивого содержания кислорода во внешней среде.

Г. ДЫХАНИЕ У ЭМБРИОНОВ И ЛИЧИНОК

Дыхание у эмбрионов и личинок осуществляется за счет разнообразных приспособлений. На ранних стадиях развития рыбы пользуются только водным типом дыхания, воздушный тип появляется на более поздних стадиях. Он, по-видимому, филогенетически появился позднее, когда рыбы уже имели водный тип дыхания. Действительно, круглоротые не имеют приспособлений для воздушного дыхания, но имеют для водного дыхания жаберы, которые являются дериватом кишечной трубки (они энтодермального происхождения). У рыб же кишечная трубка и ротовая полость дали много приспособлений для воздушного дыхания.

Эмбрионы и личинки рыб развиваются в основном в тех же экологических условиях, при которых происходил нерест. После вылупления эмбрион и личинка должны быть приспособлены к жизни именно в данных условиях среды. Поэтому должно наблюдаться соответствие приспособлений у эмбрионов и личинок в отношении резорбции кислорода из внешней среды к кислородному режиму в ней и потребностям растущего организма в кислороде. Это соответствие достигается разными путями у разных рыб.

Кислородовоспринимающие поверхности у карпообразных рыб (по исследованиям С. Г. Крыжановского) в основном следующие: 1) общая поверхность эмбриона, личинки; 2) кювьеровы протоки; 3) разветвленные вены спинного и хвостового плавника, подкишечная вена; 4) раз-

ветвленная сеть капилляров на жаберной крышке, на голове, на плавниках; 5) жабры.

Степень развития этих систем и их комбинации неодинаковы у разных рыб.

Все приспособления у эмбрионов и личинок можно разбить в основном на несколько групп, которые в значительной степени отражают или, вернее, являются приспособлениями к тем экологическим условиям, при которых происходит жизнь и развитие на ранних стадиях онтогенеза.

Дыхание всей поверхностью — это наиболее простой способ резорбции кислорода из окружающей среды. Такой способ дыхания наблюдается у пелагических личинок, которые развиваются в хорошо аэрированной воде (рис. 63). В водах с переменным парциальным давлением кислорода личинки имеют другие способы дыхания.

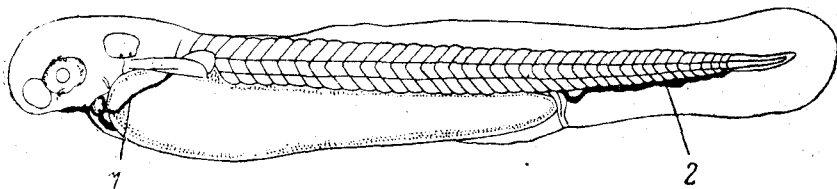


Рис. 63. Эмбриональные органы дыхания пелагических рыб (*Paraleucogobio soldatovi*):

1—кювьеровы протоки; 2—нижняя хвостовая вена (по С. Г. Крыжановскому)

У рыб, выбрасывающих икру в толщу воды и, следовательно, все эмбриональное развитие которых происходит во взвешенном состоянии, эмбрионы и личинки окружены хорошо аэрированной водой, и резорбция кислорода происходит всей поверхностью эмбриона и личинки. Однако этот самый первичный способ дыхания у большинства рыб становится недостаточным, он не соответствует потребностям организма в кислороде. Для такого несоответствия имеются следующие причины:

1. Изменчивое PO_2 во внешней среде. Эмбрионы и личинки должны снабжать себя кислородом в нужном количестве также и тогда, когда PO_2 делается малым при суточных колебаниях его.

2. В крупных икринках развиваются и крупные эмбрионы и затем личинки. У них относительная поверхность меньше, чем у эмбрионов и личинок, развивающихся из мелкой икры. Чем меньше указанная поверхность, тем хуже условия для дыхания всей поверхностью.

3. По мере роста эмбрионов и личинок относительная поверхность уменьшается, а потребности организма в кислороде увеличиваются. Следовательно, должны возникнуть дополнительные кислородвоспринимающие поверхности.

4. Переход в новую зону обитания. Например, переход к донному образу жизни у вьюна.

При всех этих сложных изменениях кислородного режима во внешней среде, а также изменений в онтогении и филогении невозможно сохранить один тип дыхания. Можно наблюдать, что представители одного и того же семейства или даже рода (например, гольяны) различаются по степени развития кислородвоспринимающих поверхностей на разных стадиях своего развития в зависимости от места нереста, т. е. от кислородного режима. И, с другой стороны, можно наблюдать

много общего в развитии дыхательных поверхностей у эмбрионов и личинок таких рыб, которые хотя и принадлежат к разным семействам, но выметывают икру в экологически сходных условиях.

После выклеывания из икры эмбрионы и личинки начинают вести более или менее свободный образ жизни, проявляют признаки родичей, что иногда сопряжено с переходом в новую среду обитания, где может быть иной кислородный режим. В связи со всем этим возникли дополнительные к общей поверхности тела специальные кислородвоспринимающие поверхности.

У многих рыб эмбрионы в момент вылупления имеют главные органы дыхания в виде расширенных, сильно развитых кювьеровых прото-

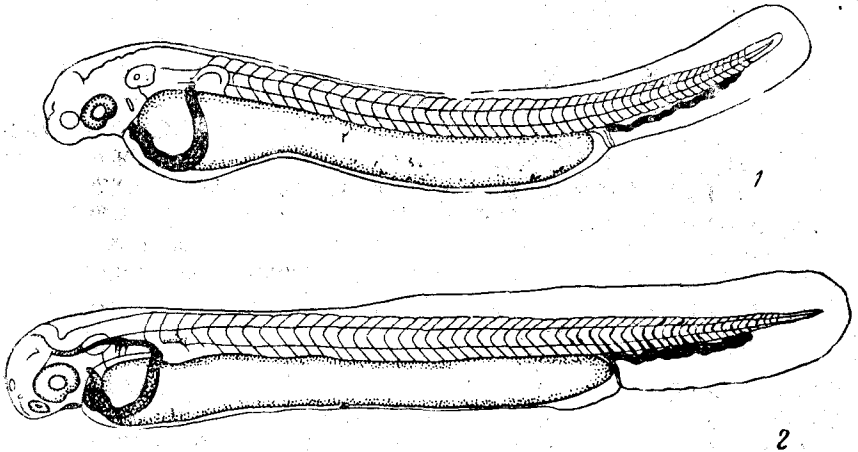


Рис. 64. Органы дыхания у личинок:

1—коня пятнистого (*Hemibarbus maculatus*) и 2—чехони (*Pelecus cultratus*).
Развиты кювьеровы протоки и нижняя хвостовая вена (сильно зачернены)
(по С. Г. Крыжановскому)

ков, разветвленных спинной и хвостовой вен, подкишечной вены, разветвленной сети кровеносных капилляров на жаберной крышке, на голове и, наконец, жабры.

Прежде чем жабры начнут функционировать, эмбрион, а у некоторых рыб (гольян озерный) и личинка еще пользуются так называемым эмбриональным дыханием (жабры являются органом дыхания взрослых рыб).

У чехони и коня пятнистого (*Hemibarbus maculatus*) эмбриональное развитие происходит в относительно хорошо аэрированной воде (рис. 64). Поэтому у эмбрионов этих рыб дыхательная система во время выклева из икры представлена в виде слабо развитых кювьеровых протоков и нижней хвостовой вены. У эмбрионов, которые после выклева попадают в плохие условия кислородного режима, сильнее развивается сеть капилляров и, кроме того, еще появляются новые капилляры в спинном плавнике, в верхней части хвостового плавника, в жаберной крышке.

У карася и озерного голяна очень сильно развиты эмбриональные органы дыхания и, кроме того, они долго сохраняются на личиночной стадии (гольян озерный). Все эти приспособления — приспособления к развитию в плохих условиях среды (в сильно заросших и даже заморных водоемах).

У эмбрионов многих карпообразных рыб в момент выклева из икры имеются сильно развитые кювьеровы протоки. Причем, они тем сильнее развиты, чем в худших условиях кислородного режима приходится существовать и развиваться. Расширение и разветвление кювьеровых протоков, нижней хвостовой вены, а затем подкишечной вены является наиболее часто встречающимся приспособлением к ухудшению кислородного режима (рис. 65).

Как видно из рис. 65, рыбы разных систематических групп с разной экологической характеристикой нереста имеют одинаково хорошо развитые кювьеровы протоки.

Карп (1) и усач гокчинский (2) относятся к одному подсемейству — *Varbini*. Карп откладывает икру на растительность (траву), а усач — на чистый песок или мелкие камни. Развитие кювьеровых протоков и нижней хвостовой вены приблизительно одинаковое.

Икра сома обыкновенного (*Silurus glanis*) развивается на водной растительности, обычно в хороших кислородных условиях, а сом косатка-скрипун (*Pseudobagrus fulvidraco*) из другого семейства (*Bagridae*) откладывает икру в норки обычно песчаного или глинистого грунта. Развитие эмбриона во втором случае осуществляется, казалось бы, в худших условиях, чем в первом. Однако икра косатки-скрипуна охраняется самцом, который постоянным движением перемешивает воду в гнезде и тем самым улучшает кислородный режим. Развитие эмбриональной дыхательной системы у них очень сходно, хотя имеются некоторые особенности.

Экологическая среда наложила такой сильный отпечаток на развитие эмбриональной системы дыхания, что рыбы, далеко отстоящие в систематическом отношении, но развивающиеся в близких экологических условиях, имеют больше сходства в эмбриональных системах дыхания, чем рыбы, близкие в систематическом отношении, но развивающиеся в разных экологических условиях.

Примером может служить развитие севрюги и белорыбицы. Эти два представителя рыб принадлежат к разным надотрядам (*Chondrostei* и *Teleostei*), но их эмбриональное развитие проходит в сходных экологических условиях, и мы видим много общего в развитии их эмбриональных систем дыхания. Во время выклева они имеют приблизительно одинаково хорошо развитую эмбриональную дыхательную систему и сильно разветвленные кювьеровы протоки.

По мере роста эмбриона и личинки среда обитания их часто меняется. В связи с этим изменяется система дыхания. Эмбриональный тип дыхания сменяется дыханием, характерным для взрослой рыбы. Смена типов дыхания у разных рыб происходит с разной скоростью. Чем хуже кислородные условия среды, при которых живут эмбрионы и личинки, тем дольше сохраняются эмбриональные органы дыхания.

У ряда рыб жаберное дыхание на ранних стадиях развития не удовлетворяет полностью потребности организма. Вследствие этого развиваются добавочные органы (подкишечная, верхняя хвостовая и спинная вены), которые служат значительным дополнением к жаберному дыханию. С развитием и совершенствованием жаберного дыхания эмбриональное дыхание постепенно редуцируется.

В качестве примера разберем смену дыхательных поверхностей у гокчинского усача (рис. 66).

Во время вылупления личинка усача имеет хорошо развитые кювьеровы протоки и нижнюю хвостовую вену. После вылупления по мере уменьшения желточного мешка уменьшаются и кювьеровы протоки, а это создает трудности в снабжении эмбриона кислородом.

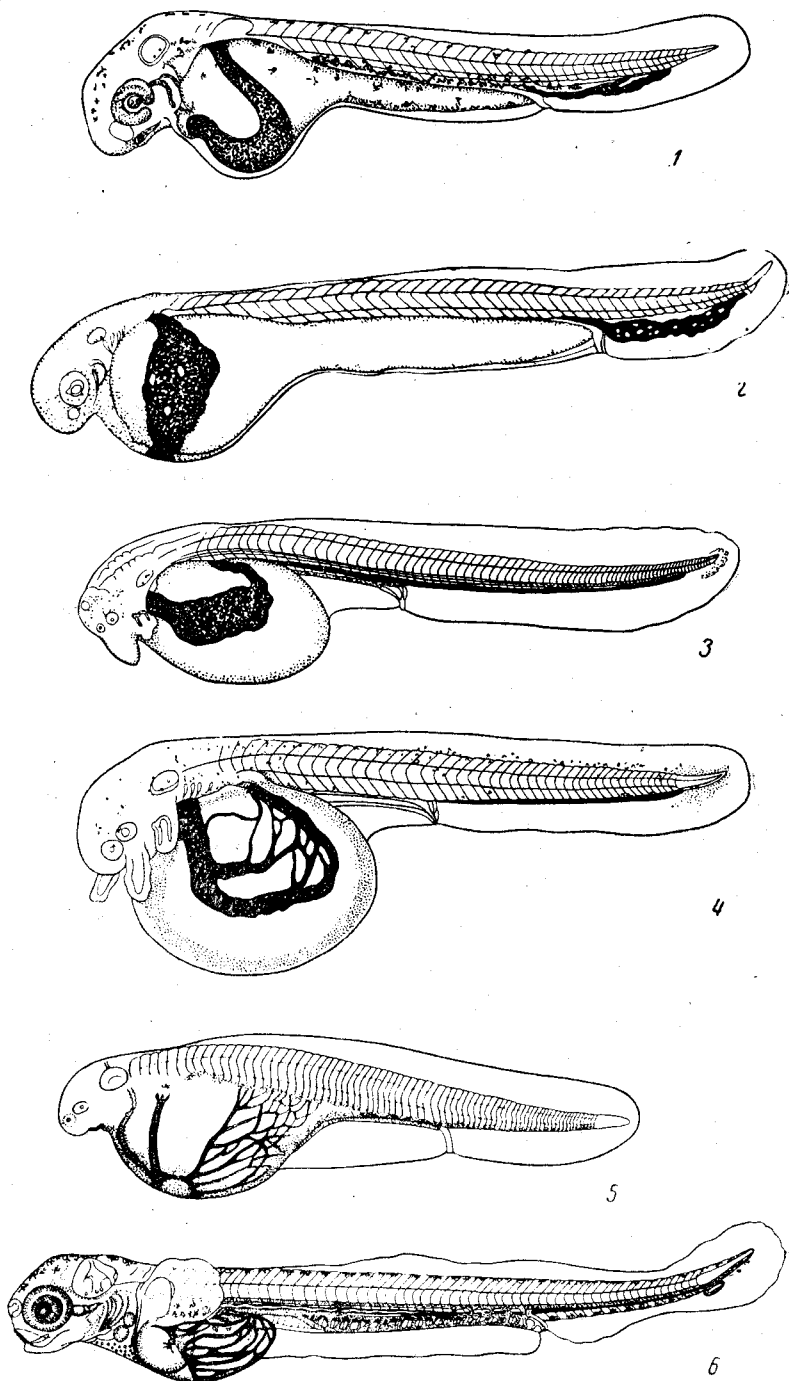


Рис. 65. Эмбрионы и личинки рыб разных систематических групп, развивающиеся при сходных кислородных условиях:

1—каarp; 2—усач гокчинский; 3—сом; 4—косатка скрипун; 5—севрюга; 6—белорыбца. Кювьеровы протоки, подкишечная и нижняя хвостовая вена сильно зачернены (по С. Г. Крыжановскому)

Выходом из этого противоречия является развитие подкишечной вены с ее богатыми разветвлениями. В возрасте 11,5 суток (рис. 66, 3) жюльеровы протоки утратили дыхательную функцию. Они укоротились и сместились с желточного мешка. Сосуды в анальном плавнике тоже уменьшились, а вместе с этим уменьшилась и роль их в дыхании. К этому времени сильно развивается сеть сосудов подкишечной вены.

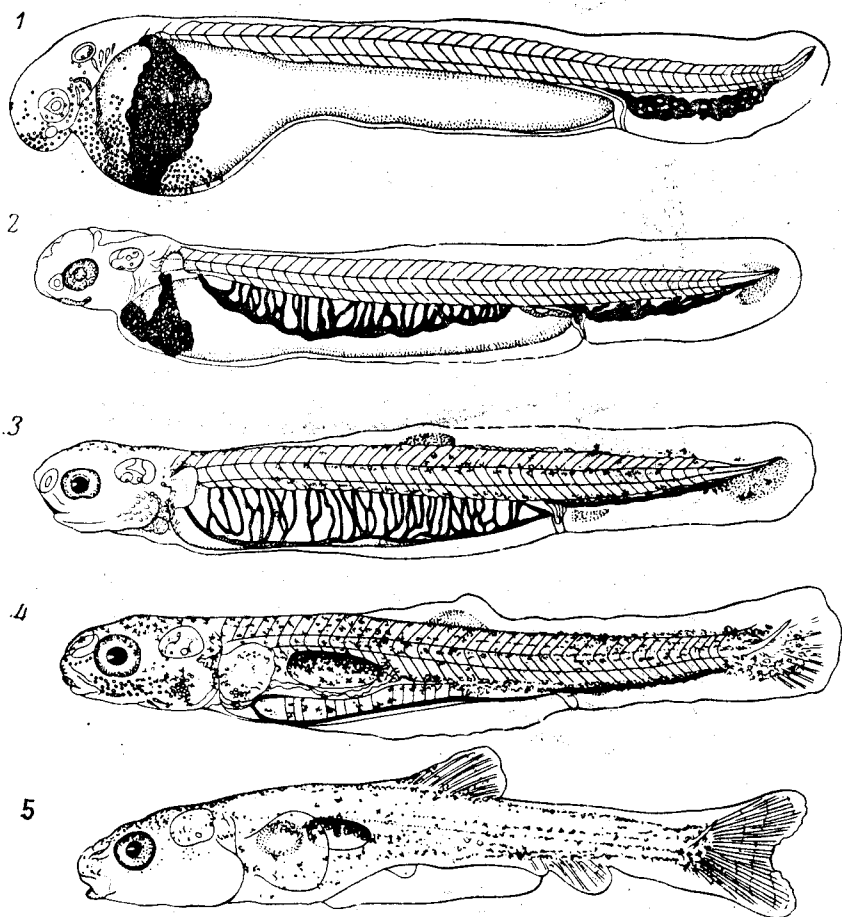


Рис. 66. Смена органов дыхания у эмбрионов и личинок гокчинского усача: 1—период вылупления из оболочки, возраст 6 суток 4 часа; 2—возраст 8 суток 7 часов; 3—возраст 11½ суток; 4—начало личиночного периода жизни, возраст 17 суток; 5—личинка в возрасте 3 суток (по С. Г. Крыжановскому)

Они вместе с жабрами несут главную дыхательную функцию. Дополнением к ним являются слаборазвитые сосуды спинного плавника. В этом возрасте достаточно хорошо развиты жаберные лепестки (на всех дугах большие) и жаберная крышка.

В возрасте 17 суток (рис. 66, 4) личинка начинает переходить к активному питанию и подвижному образу жизни. Подкишечная вена сильно уменьшена, она как орган дыхания почти полностью выключена, а жабры хорошо развиты и являются главным органом дыхания. Плавательный пузырь наполнен воздухом.

Интересные изменения в органах дыхания наблюдаются также у вьюна (*Misgurnus fossilis*) (рис. 67). Вьюн выметывает икру на траву при $t=13-15^{\circ}$. Во время вылупления (возраст 4 суток 6 часов) сердце слабо пульсирует, сильно развитых эмбриональных органов дыхания нет. Через 17 часов после вылупления уже видны расширенный кювьеров проток, нижняя хвостовая вена и 2 нитевидных зачатка жабр. В возрасте 5 суток 6 часов жаберные нити имеются на 3 жаберных дугах. Нижняя хвостовая вена утрачивает дыхательную функцию.

В возрасте 10 суток наружные жабры удлинились; в спинной плавниковой складке появились сосуды, выполняющие дыхательную функцию, а также две подкишечные вены и сосуды на грудном плавнике, выполняющие дыхательную функцию. Кювьеровы протоки уменьшились и потеряли дыхательную функцию. Эмбрионы, как и раньше, большей частью висят на растениях, но теперь уже делают более энергичные движения.

В возрасте 15 суток личинка имеет увеличенные подкишечные вены, которые оплетают кишечник (уже выполняющий функцию дыхания), и грудной плавник с густо разветвленными сосудами. В возрасте 57 дней у личинки наружные жабры сократились и полностью закрыты жаберной крышкой. Все плавники, кроме преанального, хорошо снабжены сосудами. Эти плавники служат органами дыхания (рис. 67).

Первоначально вьюн развивается в икре, отложенной на растениях. Эмбрион, как и у большинства фитофильных рыб, дышит всей поверхностью тела и относительно немногочисленными сосудами эмбриональных органов дыхания. По мере роста эмбриона и перехода его от жизни в верхних слоях воды к жизни в придонных у него появляются такие кислородвоспринимающие поверхности, как вена анального плавника, расширенные кювьеровы протоки, наружные жабры, сосуды на грудных плавниках. Все они обеспечивают возросшие потребности эмбриона в кислороде при переходе в более худшие условия кислородного режима в придонных слоях.

На примере вьюна легко видеть, что икра откладывается на водные растения, и, следовательно, самые ранние стадии развития проходят в среде, относительно богато насыщенной кислородом. По мере роста эмбриона и с переходом его в личиночную стадию вьюн все чаще и дольше пребывает в придонных слоях, где кислородный режим хуже, чем в поверхностных слоях воды. Когда вьюн переходит в стадию малька, он уже имеет не только хорошо развитые жабры, но и развитую густую сеть капилляров в кишечнике для воздушного дыхания.

Что заставляет вьюна идти из лучших кислородных условий в худшие в связи с переходом от эмбриональной стадии к стадии малька? На поставленный вопрос не так просто ответить, но совершенно ясно, что в истории развития вьюна последовательно подготавливался переход к донному образу жизни; при этом развивались приспособления, связанные с ухудшением кислородного режима.

Аналогичную смену, но в обратную сторону, мы наблюдаем у горчака. Эмбриональное развитие его протекает в полости тела (на жабрах) двустворчатого моллюска. Кислородный режим здесь плохой. После выклева из икры эмбрион остается еще некоторое время в моллюске. Создается несоответствие между все возрастающими потребностями в кислороде эмбриона и личинки, с одной стороны, и плохим кислородным режимом — с другой. Выходом из этого несоответствия является обильное развитие сосудистой системы (эмбриональные органы дыхания) на желточном мешке и в хвостовом плавнике. По мере развития кювьеровы протоки уменьшаются, но сосудистая сеть в аналь-

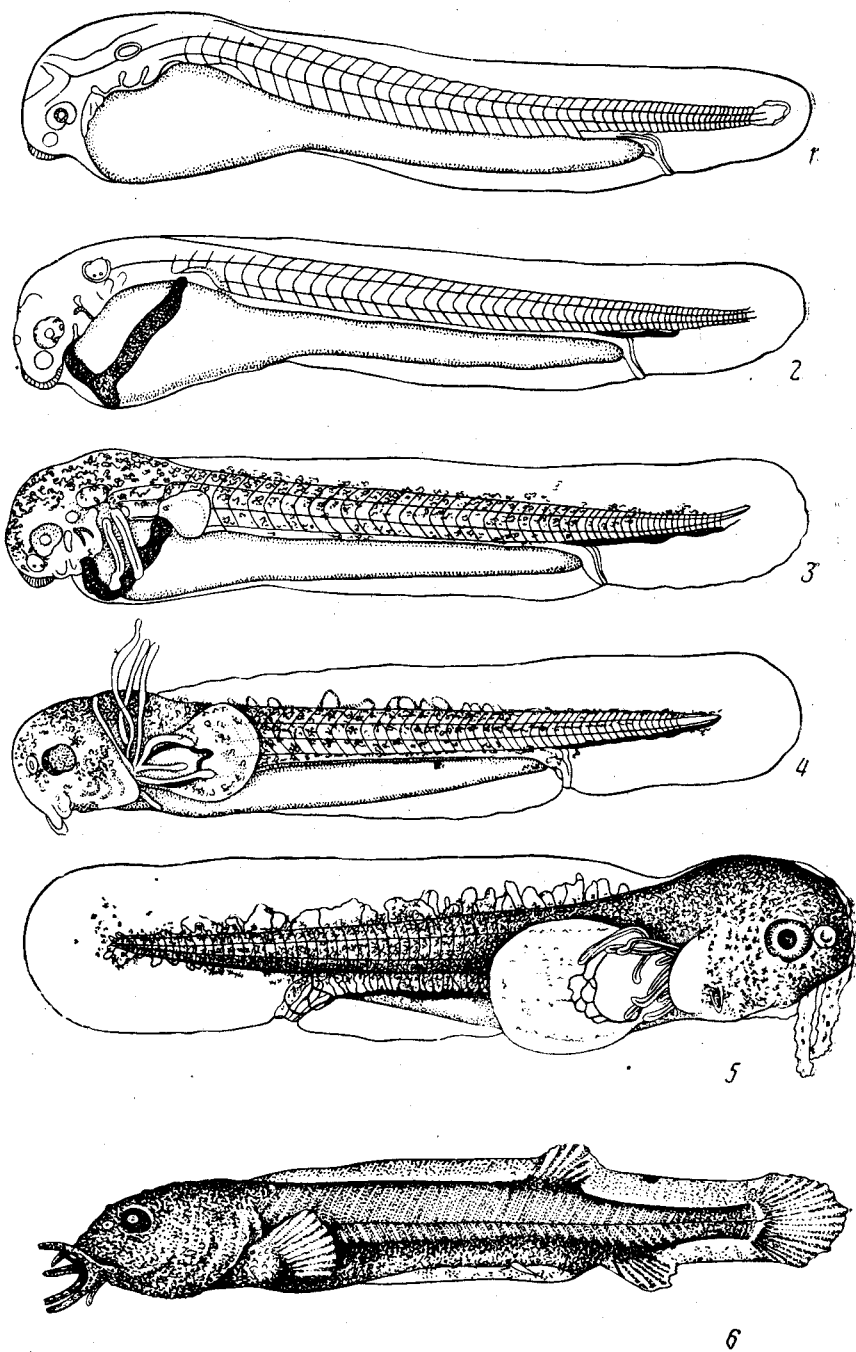


Рис. 67. Последовательная смена органов дыхания у эмбрионов и личинок вьюна при переходе от жизни в поверхностных слоях воды к придонным (ухудшение кислородного режима):

1—во время вылупления; 2—через 17 часов; 3—через 1 сутки; 4—через 6 суток; 5—через 11 суток; 6—через 53 суток (по С. Г. Крыжановскому)

ном плавнике увеличивается, подкишечная вена значительно разветвляется, покрывая большую часть желтка, усиливается также сосудистая система спинного плавника.

У европейского горчака сосуды дыхательной сети достигают большего развития, чем у других наших карповых рыб. Это результат приспособления организма к жизни в жаберной полости моллюсков на ранних стадиях развития в плохих условиях кислородного режима. С переходом к жизни в воде все эти приспособления пропадают и остается только развитое жаберное дыхание.

Степень использования кислорода, растворенного в воде

Под величиной использования кислорода понимается разница (в процентах) между содержанием кислорода, растворенного в воде, притекающей к жабрам, и содержанием кислорода, растворенного в воде, оттекающей от жабр.

В обычных условиях процент использования кислорода зависит от эффективности работы дыхательных систем организма. Последняя величина обусловлена многими факторами и, как правило, колеблется в довольно значительных пределах.

Если рыба находится в текучей воде, то процент использования зависит от скорости протока: чем больше скорость протока воды, тем меньше используется кислорода. В стоячей воде процент использования кислорода тем меньше, чем выше парциальное давление кислорода во внешней среде. При снижении PO_2 ниже известного предела также наблюдается снижение процента использования кислорода.

Например, у форели наблюдается снижение процента использования кислорода, если содержание его ниже 4 см^3 на литр; у угря — при $2-1,5 \text{ см}^3$ и ниже; у звездочета процент использования кислорода падает с 80 до 60%, если только содержание кислорода уменьшается до $1,5 \text{ см}^3$ на литр.

Процент использования кислорода, растворенного в воде, рыбами в сравнении с другими водными животными дается в табл. 86.

Таблица 86

Процент использования растворенного в воде кислорода разными водными животными (по Е. Гацельгофу)

Название животных	Среднее	Размах колебаний
Фильтраторы		
Губки	19	2—51
Моллюски пластинчатожаберные	7	3—12
Асцидии	6	1—13
Нефильтраторы		
Аннелиды	41	9—72
Ракообразные	49	29—76
Моллюски брюхоногие	68	38—90
Иглокожие	53	49—55
Рыбы	62	46—82

Из табл. 86 видно, что рыбы имеют эффективно работающий дыхательный аппарат, позволяющий им использовать высокий процент кислорода в омывающей жабры воде.

Как было указано выше, степень использования кислорода уменьшается с увеличением PO_2 в омывающей жабры воде. По-видимому, в развитии животного мира были использованы две возможности увеличения снабжения организма кислородом из внешней среды. Первая — повышение процента использования кислорода; вторая — увеличение омываемости дыхательных поверхностей свежей водой, т. е. осуществление дыхания при высоком PO_2 и тем самым большее абсолютное потребление кислорода организмом, хотя относительная величина использования кислорода уменьшается (у человека, например, процент использования кислорода равняется приблизительно 25%). Так что среди водных животных есть такие, которые пошли по пути увеличения процента использования кислорода (не фильтраторы), и такие, которые уже очень давно пошли по пути лучшей аэрации дышащих поверхностей, дыхания при повышенном PO_2 (фильтраторы). Наземные животные пошли по второму пути.

Рассматривая дыхание рыб, живущих в разных экологических условиях, мы уже отмечали, что у них наблюдается выработка приспособлений для лучшей омываемости кислородовоспринимающих поверхностей и переход к воздушному дыханию. Иными словами, уже у рыб вырабатываются приспособления не только для увеличения использования растворенного в воде кислорода, но и приспособления для дыхания при повышенном парциальном давлении кислорода.

В среде меняющегося парциального давления кислорода, каковой являются природные водоемы, по-видимому, очень трудно в нужном количестве снабдить организм кислородом только путем увеличения процента использования кислорода из внешней среды.

В одних водоемах (мелкие водоемы теплых стран) круглый год, а в других — только в определенное время года (лето, зима) содержание растворенного в воде кислорода уменьшается до таких минимальных величин, что даже при полном его использовании, а это сопряжено с большими приспособлениями биохимического характера, организм не может получить необходимого количества кислорода. В таком случае организм должен или снижать потребность в кислороде, или у него должны появиться приспособления для использования кислорода из воздуха, или рыба мигрирует в места с лучшим кислородным режимом. В действительности мы наблюдаем у рыб все эти способы, сочетающиеся в разных соотношениях. Вьюн и протоптерус снижают свой газообмен, впадая в «спячку». Снижение обмена при уменьшении кислорода во внешней среде наблюдается у всех рыб.

Глава VI

ГАЗООБМЕН

Под газообменом понимается потребление кислорода и выделение угольной кислоты. Различие биологических и физиологических особенностей рыб побудило исследователей разработать разные методики определения потребления ими кислорода. Простых и точных методик определения выделяемой рыбами угольной кислоты пока еще нет.

Методики определения газообмена

При выборе методики для определения интенсивности дыхания у рыб следует учитывать две важные стороны: физиологическую и техническую точность. В зависимости от образа жизни изучаемой рыбы надо выбирать такую методику, которая позволяла бы опытному животному находиться во время определения в условиях, наиболее приближающихся к естественным. Чем ближе условия опыта к условиям жизни рыбы, тем точнее физиологическая сторона методики. Кроме этого должна быть высокая точность определения кислорода и углекислоты. Эта точность, которую мы называем технической, больше всего привлекает внимание исследователей. Однако если условия опыта сильно противоречат нормальному образу жизни рыбы, то как бы точно ни были определены указанные газы, все равно результаты будут ошибочными. Правильной методикой можно назвать только ту, которая для данной рыбы дает высокую физиологическую и техническую точность.

Методики определения поглощения рыбой кислорода были наиболее широко разработаны на основе химической методики Винклера определения кислорода, растворенного в воде.

Самой простой и для целого ряда случаев вполне удовлетворительной является методика определения интенсивности дыхания в замкнутых склянках. Сущность этой методики в применяемом нами варианте состоит в том, что в склянку известного объема наливают воду. В одну склянку помещают рыбу, герметически закрывают (в ней не должны оставаться пузырьки воздуха) и оставляют стоять на определенное время. Вторую такую же склянку с водой без рыбы, также герметически закрытую, ставят рядом с первой. Через определенное время (2—6 часов) в зависимости от температуры воды склянки вскрывают и сифоном берут пробы на кислород. Кислород определяется по Винклеру или в модификации — с применением перманганата.

Наряду с рыбой в воде находятся бактерии, которые также потребляют кислород. Поэтому исходное количество кислорода правильное

определять в конце опыта в параллельной (2-й) склянке, в момент взятия пробы воды из 1-й склянки, где была рыба. Разница в содержании кислорода в 1 см³ воды во второй склянке и первой, умноженная на объем первой склянки (где была рыба), дает абсолютную величину потребления кислорода рыбой за данное время. Эту величину делят на

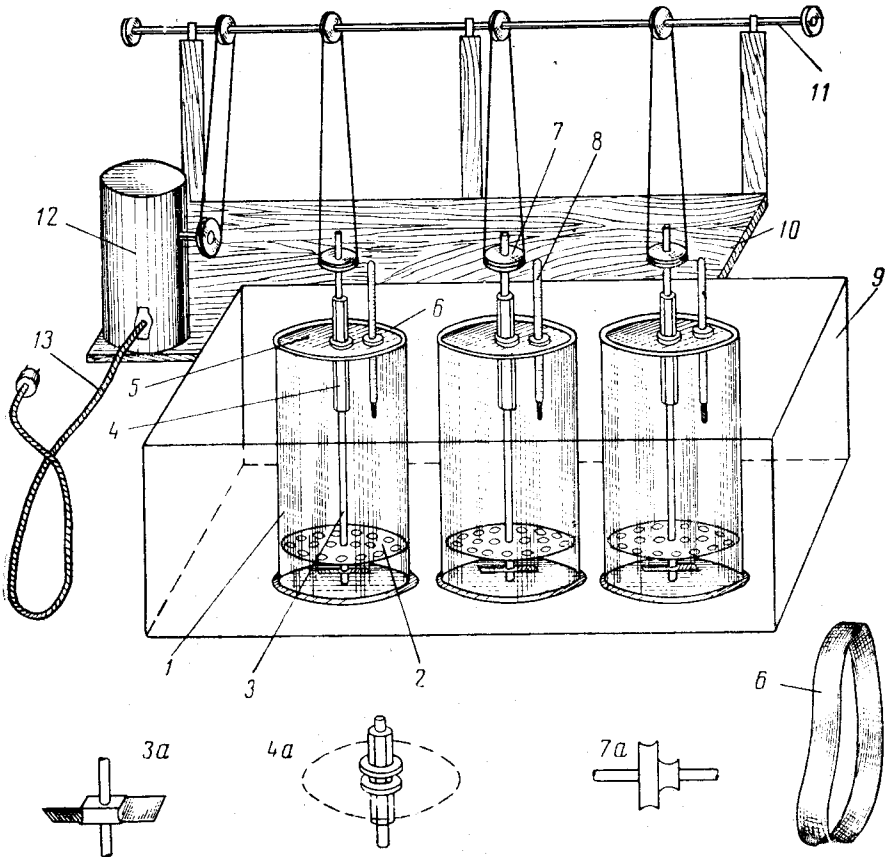


Рис. 68. Схема установки для дыхания рыб:

1—стеклянные банки со шлифом; 2—пластинка (решетка); 3, 3а—стеклянная мешалка; 4, 4а—стеклянная муфта, укрепленная с помощью резиновой муфты к крышке (5); 6—резиновая мягкая лента; 7, 7а—двойной шкив; 8—термометр; 9—аквариум-термостат; 10—доска, на которой смонтированы трансмиссия (11) и мотор (12); 13—электрошнур (по Н. С. Строганову)

вес рыбы и длительность опыта и выражают потребление кислорода рыбой на единицу веса (грамм или килограмм) в единицу времени (час).

Описанная методика получила дальнейшее усовершенствование в виде приспособления для перемешивания воды во время опыта и измерения температуры (рис. 68).

Для определения интенсивности дыхания рыб, обычно живущих в текущих водах, требуется другая методика. При описании строения дыхательного органа рыб и механизма дыхания мы указывали, что рыбы стоячих вод имеют более сильный пелагические рыбы. Поэтому (при вдохе), чем рыбы текущих вод или пелагические рыбы. Поэтому

будет правильнее определять потребление кислорода у рыб стоячих вод в стоячей воде, а у рыб текучих вод — в проточной.

А. Крог (1916) для определения потребления кислорода рыбой в проточной воде (рис. 69, I) предложил простой прибор. Однако он настолько несовершенен, что другие исследователи его не применяли. Был использован только принцип, предложенный Крогом, — определять дыхание рыбы в проточной воде.

За последующие годы было описано несколько приборов (рис. 69).

Принцип работы всех этих приборов прост и ясен. Недостатком их является то, что при больших скоростях протока разница в содержании кислорода, растворенного в воде, до прохождения через камеру дыхания и после делается настолько незначительной, что лежит в пределах методической ошибки химического определения кислорода. Мы попытались устранить этот недостаток: в одном приборе совместили принцип проточности, герметичность системы дыхательной камеры, точность определения падения концентрации кислорода в воде, где дышит рыба, и возможность производить анализ через любой промежуток времени, не нарушая течение опыта.

Благодаря мотору, приводящему в действие центробежный насос и включенному в замкнутую систему, вода непрерывно циркулирует через дыхательную камеру. С помощью сифона можно брать пробу воды на анализ из резервуара через любые промежутки времени, не нарушая герметичности системы (рис. 70).

Размер камер для дыхания и их форма варьируют в зависимости от формы и размера рыбы. Для изучения дыхания стерлядей мы применяли формы камер, указанные на рис. 71.

Так как при больших скоростях протока (30 л/час и больше) коллектора не требуется, то вся схема прибора упрощается. Для крупных осетров и севрюги Т. В. Новикова использовала большие камеры для дыхания (см. рис. 71, I).

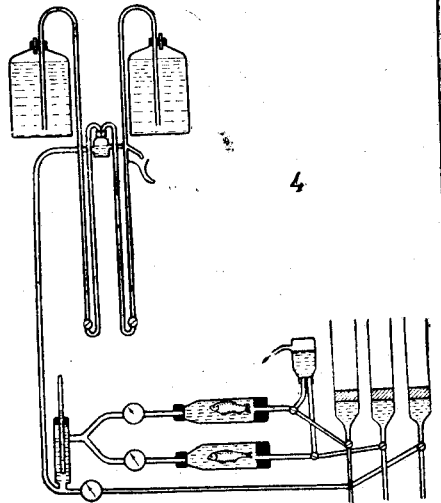
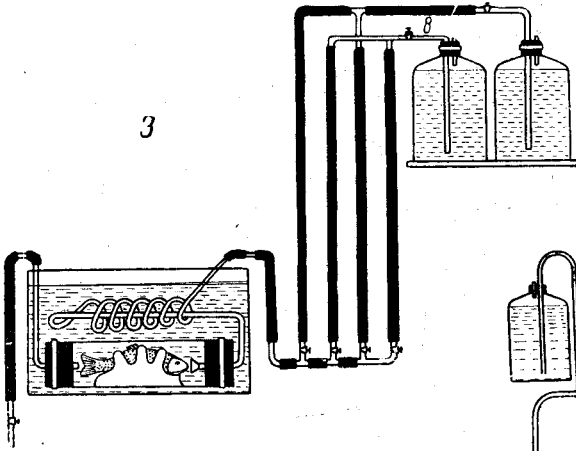
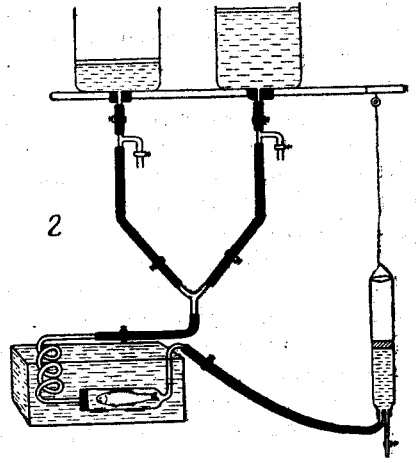
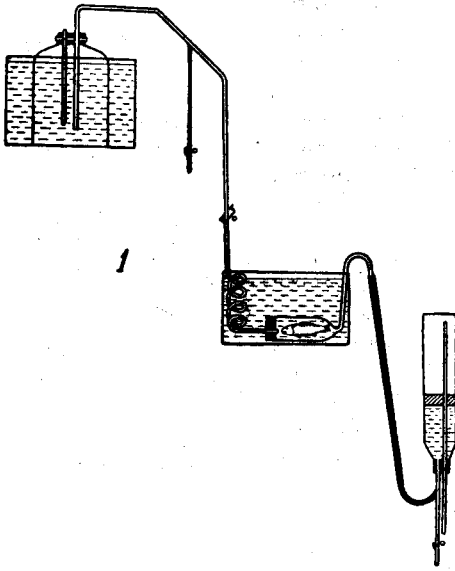
Линдштедт (Lindstedt, 1914) усовершенствовал прибор Цунтца и провел с ним определение газообмена у некоторых рыб (рис. 72). Хотя прибор дает возможность одновременно определять потребление кислорода и выделение угольной кислоты, его большая громоздкость и трудность применения для изучения дыхания рыб среднего и крупного размера не позволяют ему получить широкого распространения.

Шаперклаус в 1923 г. предложил прибор для изучения дыхания мелких организмов. Прибор может быть использован для определения дыхания у личинок и мальков рыб (рис. 73).

Прибор Линдштедта, так же как и Шаперклауса, относительно сложен и громоздок, к тому же оба прибора недостаточно точно определяют кислород и углекислоту. Разработка более простых, удобных приборов, дающих высокую точность определений кислорода и углекислоты, весьма необходима. Без подобных приборов задерживается изучение газообмена у рыб, в особенности у промысловых рыб, которые почти все имеют относительно крупные размеры и чувствительно реагируют на тесноту дыхательных камер.

Для определения потребления кислорода эмбрионами и личинками пользуются первым описанным способом. Хотя такой способ по точности определения кислорода не уступает точности более сложных приборов, он всегда вызывал нарекание и некоторое недоверие. По-видимому, такой скепсис возникает потому, что этот способ слишком прост.

Удобными, хотя не всегда приемлемыми, являются манометрические методики. Наиболее широкое распространение получил прибор,



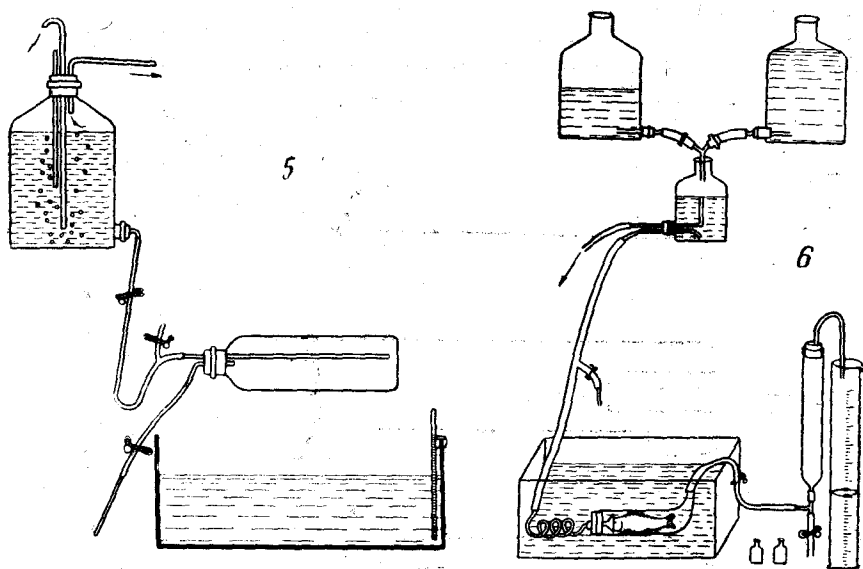


Рис. 69. Схема приборов для дыхания рыб (среднего размера) в проточной воде:
 1—по А. Крогу; 2—по Т. Гаардеру; 3—по Г. И. Иордану; 4—по А. Кейсу;
 5—по Е. А. Веселову; 6—по Н. С. Строганову

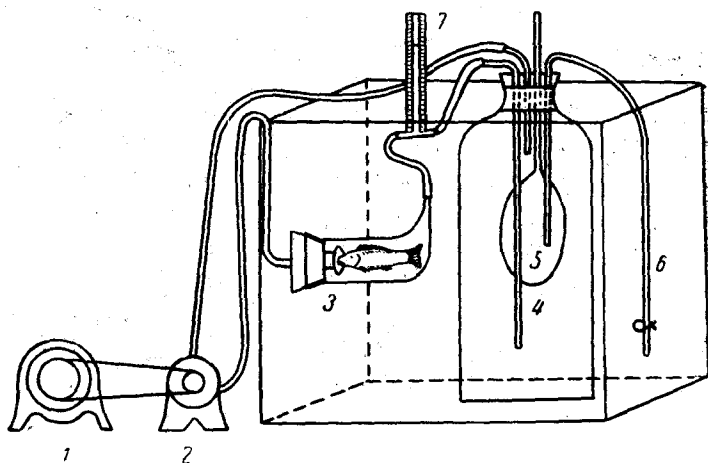


Рис. 70. Схема прибора для дыхания рыб в замкнутой системе с циркулирующей водой (по Н. С. Строганову):
 1—мотор; 2—центробежный насос; 3—дыхательная камера;
 4—бутылка с запасом воды; 5—резиновая камера; 6—сифон для взятия воды на анализ; 7—трубка Пито—показатель скорости потока воды.

основанный на принципе, разработанном И. М. Сеченовым и впоследствии усовершенствованный Баркрофтом и Варбургом.

Теперь существует несколько модификаций этого прибора, значительно отличающихся от модели, предложенной Варбургом (рис. 74).

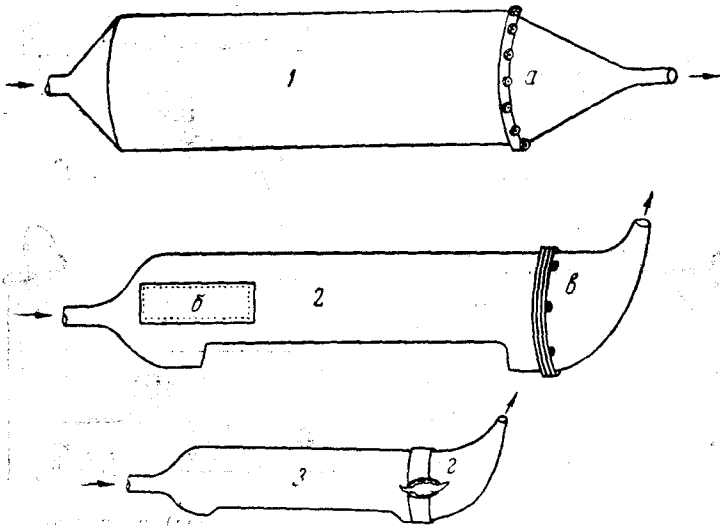


Рис. 71. Формы дыхательных камер для осетровых рыб, применявшихся на кафедре гидробиологии МГУ:

1—камера Скадовского для крупных осетров; 2 и 3—камеры Строганова для севрюг и стерлядей; а, в, г—скрепляющее устройство камер; б—окно для наблюдения

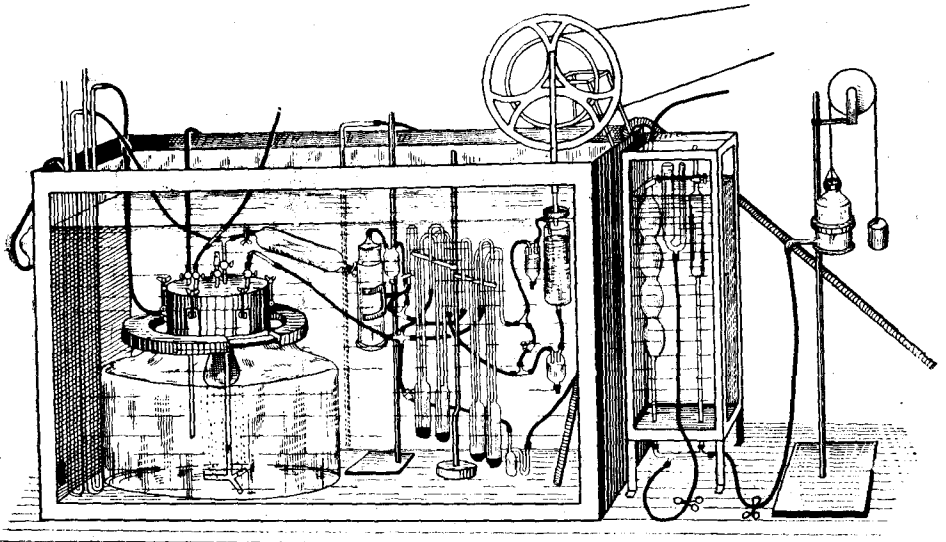


Рис. 72. Прибор Линдштедта для изучения дыхания рыб

Другой прибор для манометрического определения кислорода в дыхательной камере был предложен Драстихом и усовершенствован Ю. Д. Поляковым (рис. 75).

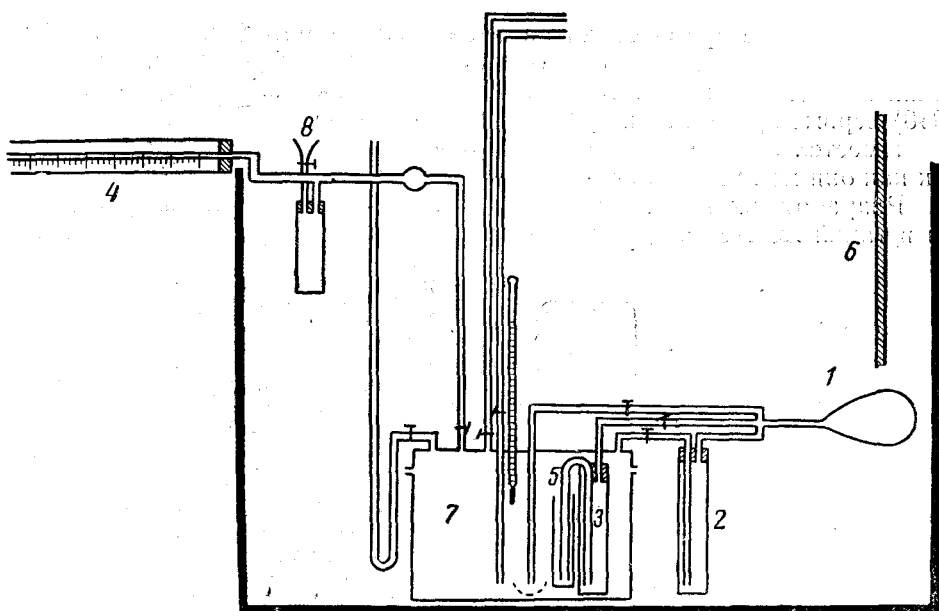


Рис. 73. Схема прибора Шаперклауса для изучения мелких водных животных:
 1—резиновый баллон; 2 и 3—сосуды для поглощения CO_2 ; 4—манометр; 5—защитный
 сосуд; 6—компрессорная палочка; 7—реципиент; 8—регулятор

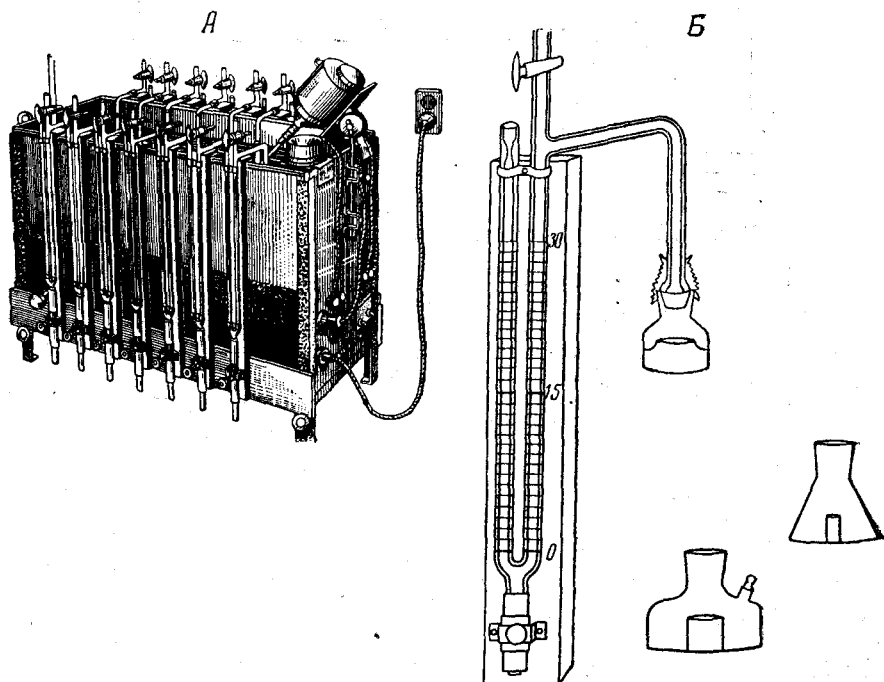


Рис. 74. Схема прибора для изучения дыхания мелких организмов манометриче-
 ским способом:

А — общий вид; Б — манометр и сосудики для измерения дыхания.

В последнее время стали разрабатываться методики, позволяющие определять интенсивность дыхания у движущейся рыбы. Важность таких исследований несомненна. Ф. Фрай и Дж. Харт (Fry and Hart, 1948) первые предложили приборы для этих целей (рис. 76).

Имеется еще несколько схем приборов. Мы их здесь не приводим, так как они мало отличаются от приведенных.

Разработанных методик для определения угольной кислоты, хотя бы в такой же степени, как для определения кислорода, пока еще нет.

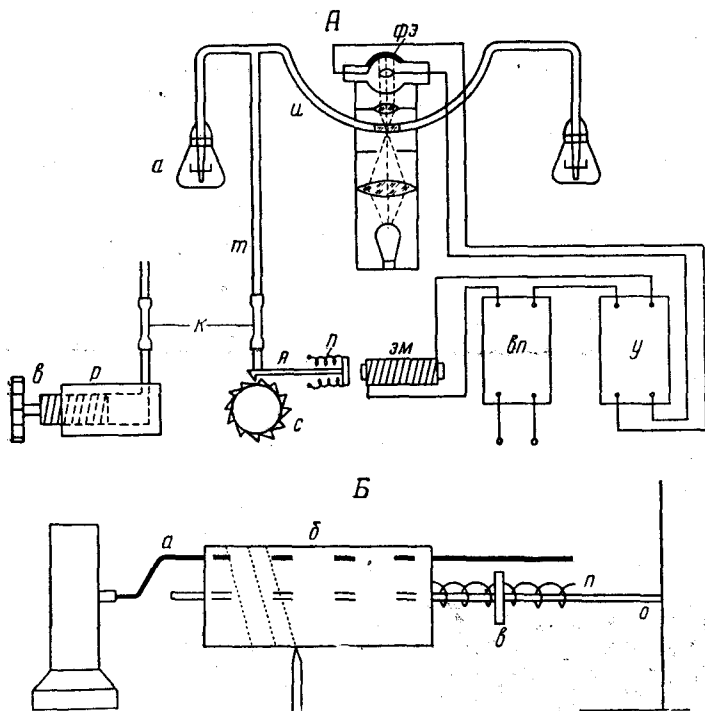


Рис. 75. Прибор Драстиха, видоизмененный Поляковым:
 А — общий вид и Б — схема самозаписывающего устройства. Обозначено (А): а — анализатор (дыхательная камера); т — градуированная трубка; и — капиллярная шкала с индексом (капля керосина); фэ — фотоэлемент; у — усилитель; вл — выпрямитель тока; эм — электромагнит; я — якорь; в — винт. Обозначено (Б): а — металлический прут, соединенный с осью настольных часов; б — картонный барабан; в — пластинка; п — пружина; о — ось барабана

Существующие методики касаются прежде всего определения CO_2 в воздухе или вообще в газообразном состоянии. Есть методики определения свободной CO_2 в воде, но они весьма несовершенны и не дают требуемой точности. Наиболее распространенной методикой, применяемой в гидрохимии, является метод титрования свободной CO_2 щелочью в присутствии фенолфталеина до $\text{pH}=8,37$. Эта методика была нами несколько изменена.

Рыбы выдыхают не только свободную CO_2 как конечный продукт обмена, но и аммиак. Аммиак как конечный продукт белкового обмена выделяется в количестве 90—95% от всего выделяемого азота (данные Смита и наши). Выдыхаемая рыбой CO_2 связывается с аммиаком, давая бикарбонат аммония, который не оттитровывается щелочью,

поэтому мы пришли к заключению, что к данным CO_2 , полученным путем титрования пробы щелочью, необходимо прибавлять то количество CO_2 , которое связывается с выделяемым рыбой аммиаком. Все определение CO_2 по существу сводится к двум методикам: 1) титрование CO_2 щелочью в присутствии фенолфталеина и 2) перегонка аммиака и определение его в дистилляте.

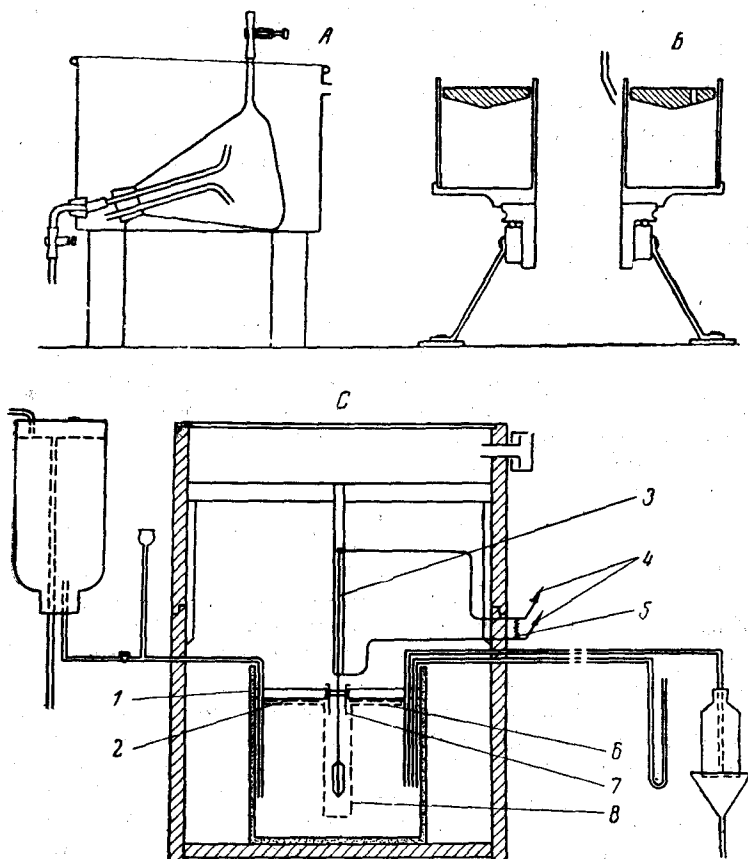


Рис. 76. Схема приборов для определения: А — стандартного и В — активного обмена по Фрау и Харту; С — активного обмена и активности рыб (по Спурю); 1 — вазелиновое масло; 2 — стеклянная пластинка; 3 — медная проволока; 4 — отводка к чувствительному реле; 5 — сопротивление; 6 — проволочная сетка; 7 — стеклянная трубка; 8 — проволочная сетка, защищающая лопатку-детектор, с помощью которого регистрируются движения рыбы по колебаниям воды. Как обеспечивается проточность воды и взятие проб на анализ, хорошо видно из рисунка

Хотя такой способ, по нашему мнению, является лучшим способом определения выдыхаемой угольной кислоты, ибо он точнее определяет ее в воде и, кроме того, дает представление об интенсивности белкового обмена (по аммиаку), все же он сложен, громоздок и требует при определении аммиака специальной аппаратуры для перегонки. Пока эта методика применяется в нашей лаборатории и отчасти, по нашему предложению, ее применил И. Х. Максудов при изучении газообмена у гамбузий.

Таким образом, газообмен у рыб изучается большинством исследователей неполно, ограничиваясь определением только потребления кислорода. В физиологии человека и сельскохозяйственных животных изучению всего газообмена придается очень большое значение. На основании данных по газообмену и по азотистому обмену делаются весьма важные для практики и теории выводы.

В области физиологии рыб стоят такие же вопросы, как и в физиологии сельскохозяйственных животных. Поэтому решение их с привлечением точных данных по газообмену (промысловых рыб в первую очередь) является очень важным. Знания только одной стороны газообмена (потребление кислорода) совершенно недостаточно для понимания энергетических процессов, протекающих в организме рыбы.

Надо признать весьма желательной и крайне необходимой разработку методик по газообмену рыб, и в первую очередь промысловых. Этот раздел физиологии рыб разрабатывается очень медленно и не удовлетворяет возросшие потребности рыбного хозяйства.

Дыхательный коэффициент

Для понимания биохимических процессов, протекающих в организме, большое значение имеет величина дыхательного коэффициента. Дыхательный коэффициент (ДК) — отношение выдыхаемой углекислоты к потребляемому кислороду.

$$DK = \frac{CO_2}{O_2} \quad (26)$$

Можно теоретически рассчитать, каким должен быть ДК при окислении любого вещества в организме, если известна химическая формула этого вещества. Например, при полном окислении жира ДК=0,71, протеина — 0,81, а углевода — 1,00.

В организме никогда не происходит окисление только углевода или жира, или белка. Ранее мы уже указывали, что обмен веществ есть прежде всего белковый обмен. Поэтому какой бы обмен веществ в организме ни происходил, в нем всегда будет участвовать белок, а следовательно, он должен, вступая в биохимические превращения, частично разрушаться и снова восстанавливаться. Однако в этом сложном процессе обмена веществ мы можем отметить ту преобладающую часть веществ, за счет которых идет преимущественное окисление.

Как при обычных условиях, так и при экспериментальном воздействии того или иного фактора на рыбу происходит изменение ДК. Эти изменения дают экспериментатору возможность судить о тех биохимических направлениях в обмене веществ, которые протекают в организме. Если ДК=1, то можно сказать, что в организме рыбы происходят окислительные процессы прежде всего за счет углеводов, а при ДК=0,71 — за счет жиров.

Зная величину ДК, количество потребленного кислорода, выделенной углекислоты и азота, можно рассчитать теплопродукцию, т. е. определить количество энергии, продуцируемой животным.

Калорийность пищи можно определить прямым методом в калориметрической бомбе.

Теплота сгорания (Q) будет выражаться следующей зависимостью:

$$Q = (T \pm \Sigma \Delta t) W - (a + b), \quad (27)$$

где T — повышение температуры при сжигании; $\Sigma \Delta t$ — поправка на потерю тепла в окружающую среду; W — водяной эквивалент калориметра; a — теплота сгорания проволоки; b — теплота образования и растворения азотной кислоты.

В организме окисление происходит значительно сложнее, чем в бомбе. Кроме того, некоторые вещества в организме рыбы не окисляются, но хорошо окисляются в бомбе. Поэтому для физиолога недостаточно знать только калорическую ценность пищи, определенную таким способом, но необходимо определить пищевую ценность корма для данного организма.

Были предложены способы вычисления калорической ценности пищевых веществ по величинам ДК, потребленному кислороду и выделенной угольной кислоте.

Так, Леви нашел, что при окислении 1 г вещества в теле животного выделяется определенное количество CO_2 и образуется определенное количество тепла (табл. 87).

Таблица 87

Калорическая ценность O_2 и CO_2 при окислении 1 г вещества в теле животных

Вещество	Потреблено O_2 (в см^3)	Выделено CO_2 (в см^3)	ДК	Калорийность (в ккал)	Выделено тепла (в ккал на 1 л)	
					O_2	CO_2
Белки	966,3	773,9	0,80	4,316	4,485	5,579
Жиры	2019,3	1427,3	0,71	9,461	4,686	6,629
Углеводы	828,8	828,8	1,00	4,182	5,047	5,047

Разные авторы получили весьма близкие результаты окисления разных веществ в животном организме и количества выделенной CO_2 и потребленного O_2 . Поэтому, хотя приведенная таблица Леви была получена не для рыб, но надо полагать, что она в какой-то мере отражает калорическую ценность O_2 и CO_2 и для рыб.

При окислении 1 г белка выделяется тепла (в килокалориях) по Леви — 4,316; по Бенедикту — 4,100; по Томмэ — 4,163.

Самый малый коэффициент (ДК) получается при окислении жира, наибольший — при окислении углеводов.

При окислении углеводов одним литром кислорода выделяется 5,047 ккал при ДК=1, а при окислении жира — 4,686 ккал при ДК=0,707. Разница в ДК составляет 0,293; а в теплопродукции — 0,361 ккал. Отсюда можно заключить, что при повышении ДК от 0,707 на 0,001 калорийный коэффициент кислорода возрастает на 0,00123 ккал выше числа 4,686.

Данные таблицы позволяют теоретически рассчитать газообмен у рыб и теплопродукцию разных веществ, подвергающихся распаду в теле животного.

При исследовании физиологии обмена веществ у рыб ввиду трудностей определения угольной кислоты ограничиваются определением только поглощения кислорода. Конечно, этого далеко не достаточно для понимания всех сторон обмена, совершающихся в организме при тех или иных воздействиях внешней среды, при том или ином физиологическом состоянии рыбы.

Дыхательный коэффициент меняется численно в пределах 0,71—1,0 только при условии обычных окислительных процессов. При участии расщепительных процессов превращения углевода в жир или наоборот, что наблюдается в период отложения жира (жирование) или в период трансформации жира на энергетические траты, дыхательный коэффициент становится и больше 1,0 и меньше 0,7. В каждом конкретном случае необходимо вскрыть причину изменения ДК.

Интенсивность дыхания

Количество потребляемого кислорода рыбой есть мера интенсивности дыхания, мера уровня окислительных процессов в организме. Количество потребляемого кислорода зависит от ряда факторов. Чтобы лучше сравнить рыб разного размера и возраста, вычисляют потребление кислорода на единицу живого веса (1 г, 1 кг), единицу поверхности или на единицу сухого вещества или азота. За единицу времени обычно берется один час.

Чтобы установить зависимость интенсивности окислительных процессов целого организма рыбы от того или иного фактора, приходится в каждом случае отдельно решать вопрос о единицах выражения интенсивности дыхания.

Дышит (потребляет кислород) только живая протоплазма. Мериллом ее количества, или массы, может служить сырой или сухой вес или общий азот тела. Самой существенной частью живой протоплазмы является белок. Поэтому лучше всего было бы знать количество живой протоплазмы и вычислять потребление кислорода по отношению к ней.

Однако мы не располагаем такими методами, которые позволили бы нам точно определить количество живой протоплазмы в рыбе. Живая протоплазма чрезвычайно сложная система, состоящая не только из живого белка, но и ряда веществ, которые в отдельности не являются живыми, но которые необходимы для нормальной деятельности живого белка. Поэтому как вес, так и общий азот позволяют только приблизительно судить о количестве живой протоплазмы.

Дыхание разных органов и тканей весьма различно. Жировая ткань мало потребляет кислорода, а мышечная (особенно во время активности) значительно больше. Ожиревшая рыба по сравнению с нежиревшей при прочих равных условиях будет потреблять кислорода относительно меньше в пересчете на общий вес, чем в пересчете на живую протоплазму. Поэтому если мы хотим знать, с какой интенсивностью дышит живая протоплазма, то пересчет на единицу общего веса может дать нам неправильное представление. Аналогичные рассуждения можно провести и в отношении пересчета на общий азот. В величине общего азота входит азот не только живого белка, но и азот разных азотистых веществ, даже небелковой природы. Какова величина последних, не всегда легко определяется с достаточной точностью.

Наиболее распространенным выражением потребления кислорода является отношение поглощенного кислорода к весу рыбы. Вес рыб оказывает большое влияние на интенсивность дыхания и вообще на обмен веществ. Наблюдается общая для животных закономерность: крупные особи имеют относительно меньшую интенсивность обмена веществ, чем мелкие особи. Поэтому учет веса (размера) рыб при изучении дыхания имеет первостепенное значение. Разберем зависимость дыхания сперва от внутренних факторов, а затем от внешних.

А. ЗАВИСИМОСТЬ ДЫХАНИЯ ОТ ВНУТРЕННИХ ФАКТОРОВ

Видовая принадлежность рыбы

При прочих равных условиях (вес рыбы, температура) потребление кислорода неодинаково у разных видов рыб. Одни рыбы имеют высокий уровень окислительных процессов, другие — низкий.

Ляйнер (Leiner, 1937) попытался объединить данные по дыханию рыб и наметил следующие группы (потребление кислорода в $см^3$ на 1 кг живого веса рыбы за 1 час при t примерно 15°): акулы — 50, двоякодышащие — 40 (20—50), угри — 40—70, пресноводные костистые — 40—150, морские костистые — 80—220.

Однако, как ни заманчива идея группировки рыб по интенсивности их дыхания, мы все же не можем считать ее хотя бы приблизительно правильной. Пресноводные костистые и хрящевые рыбы при некоторых условиях потребляют кислорода больше, чем морские рыбы, а некоторые морские рыбы — значительно меньше, чем пресноводные.

Уровень окислительных процессов, протекающих в организме, зависит не только от его положения в системе животного мира, но и от среды, в которой он живет, от биологических особенностей организма.

А. Крог (Krog, 1941) приводит интересные данные по интенсивности дыхания у разных животных (в $см^3$ на 1 кг живого веса за 1 час). Например, парамеция потребляет 500, моллюск (*Mytilus*) — 22, рак (*Astacus*) — 47, бабочка (*Vanessa*) в покое — 600, в полете — 100 000, карп — 100, щука — 350, мышшь в покое — 2500, бегающая — 20 000, человек в покое — 200, при максимальной работе — 4000. Необходимо обратить внимание, что парамеция потребляет кислорода больше, чем рак, рыба; мышшь больше, чем человек, а бабочка дает наиболее высокие показатели интенсивности дыхания.

Систематическое положение животного не всегда соответствует уровню окислительных процессов. Нет прямой зависимости между уровнем организации животного и интенсивностью его дыхания.

Крог считал, что форма жизни в воде более примитивна, чем на суше. Однако и среди водных животных мы находим представителей с высоким уровнем дыхания. Если взять даже данные Крога и сопоставить уровень потребления кислорода на единицу живой массы у парамеции, щуки и человека (покой), то величины потребления кислорода у них будут одного порядка, хотя систематически они весьма далеки друг от друга. Если же сопоставление интенсивности дыхания провести на большем материале, то можно найти представителей с высоким и низким уровнем дыхания как среди водных животных, так и среди наземных.

Некоторые рыбы потребляют относительно большое количество кислорода, в особенности гамбузия, меченосцы, гуппи, уклея.

Старый вопрос о связи степени организации животного с уровнем окислительных процессов, протекающих в нем, не может быть решен путем простого сопоставления величин потребления кислорода животными разных систематических групп.

Размер и возраст

Как правило, более крупная рыба является и более взрослой, чем более мелкая рыба того же вида. Следовательно, вес или длина до некоторой степени отражает возраст. Однако рыбы одного возраста, живущие в одном водоеме и при совершенно одинаковых условиях, все

же растут с разной скоростью. Причем размах колебаний линейного размера или веса достигает иногда значительных величин.

В отличие от многих других животных рыбы обладают постоянным ростом. Они всю свою жизнь растут, т. е., в некотором смысле, не имеют предельного размера.

Сравнивая дыхание рыб одного возраста, одного вида, но разного размера, можно заметить, что более мелкие экземпляры потребляют относительно больше кислорода, чем крупные экземпляры.

Еще Регнаульт и Райзе (в 1849 г.) отметили, что потребление кислорода обратно пропорционально размеру животного. Эту же закономерность отметили для рыб Жюлие и Реньяр (1877), но более обоснованные данные привел Кронгейм в 1911 г. Он показал, что карп потребляет кислород в количестве обратно пропорциональном своему весу. Это было подтверждено Линдштедтом в 1914 г. на ожуне, карпе, лине и щуке. После этих работ появилось еще несколько, и все они подтвердили указанную закономерность (Wells, 1935). Однако эти данные еще не разграничивают размер и возраст рыбы. Теперь имеются факты, которые показывают, что рыбы одинакового возраста, но разного размера дышат с разной интенсивностью. Крупные рыбы потребляют кислорода относительно меньше, чем мелкие. Следовательно, размер рыбы и ее возраст в одном направлении влияют на дыхание (табл. 88).

Таблица 88

Зависимость потребления кислорода рыбами от их возраста и размера (в мг O_2 на 1 кг живого веса рыбы за 1 час)

Возраст	Вес в г	t°	Потреблено кислорода	Автор
Язь				
1+	10—29	15	183	Т. И. Привольнев:
2+	101—136	15	126	То же
3+ и старше . .	430—1200	15	109	» »
Карп				
Первый год . . .	2,3—2,5	20	355—415	» »
» »	10—15	20	380	» »
» »	30—48	20	278	» »
Линь				Н. С. Строганов:
	12,5	20	155	То же
	32,3	20	130	» »
	42,1	20	112	» »
Уклея				» »
	0,6	21	740	» »
	1,1	21	414	» »
	2,9	21	335	» »

Примечание. Первоначальное содержание кислорода равнялось 6,5—7,1 мг O_2 на литр воды в работе Т. И. Привольнева и 8,3—9,1 мг в нашей.

Отмечается общая закономерность: рыбы большего размера потребляют кислород относительно меньше, чем рыбы малого размера. Пока нет исследований по разграничению зависимости газообмена у рыб от их возраста. Так как более старший возраст и больший размер рыбы снижают интенсивность дыхания, то необходимо разграничить эти два физиологических фактора. Вряд ли будет правильным свести (конечно, только в отношении дыхания) возраст рыбы к ее размеру. Этот вопрос не является простым, как может показаться вначале. С такой же зави-

симостью от возраста и размера мы встретимся при рассмотрении интенсивности питания и роста (см. главу о питании).

Вопрос о связи интенсивности потребления кислорода животным с его весом привлекал внимание ряда исследователей, и сейчас эта связь хорошо выявлена. Поэтому она может рассматриваться как общая закономерность. Причем она проявляется более резко, чем зависимость интенсивности дыхания от ряда других факторов.

Количественно указанная связь выражается параболической формулой:

$$Q = Am^k,$$

т. е. уравнение прямой ($y = a + kx$),

где Q —количество потребляемого кислорода, m —вес животного в граммах, A , k — коэффициенты.

Если это уравнение прологарифмировать, то получают:

$$\lg Q = \lg A + k \lg m,$$

При весе животного в 1 г величина Q равняется A .

Для разных групп животных были вычислены величины коэффициентов A и k . Так например:

для млекопитающих	$Q = 70,5$	$m^{0.73}$	(Броди),
для ракообразных	$Q = 0,108$	$m^{0.826}$	(Веймоут).
для всех ракообразных	$Q = 0,105$	$m^{0.81}$	(Винберг),
для 22 видов рыб и миног	$Q = 0,56$	$m^{0.81}$	(Ивлев),
для всех рыб (без мальков морских рыб) по Цеу-тону	$Q = 0,285$	$m^{0.81}$	(Винберг).

В этих формулах m дается в граммах, за исключением млекопитающих, где m дано в кг.

Почти одинаковые величины коэффициента k и мало отличающиеся величины A для групп животных, в систематическом отношении далеко отстоящих друг от друга, натолкнули В. С. Ивлева (1959) на мысль, что основной обмен консервативен, что он сохранился в узких пределах изменения в ряду животных от ракообразных до высших млекопитающих. В. С. Ивлев высказал предположение, «что генеральный путь эволюционного процесса проходил в направлении приспособительных изменений активного обмена», т. е. обмена животного во время его движения. В. С. Ивлев после сопоставления обмена у ракообразных и рыб при одинаковых приблизительно условиях заключает, что разница в величине A мало существенна. Г. Г. Винберг (1956) также указывал, что «на данной стадии изучения не следует придавать слишком большого значения найденным различиям» между интенсивностями потребления кислорода осетровыми, лососевыми рыбами и карпом, хотя данные для осетровых рыб и карпа получены на большем материале и обладают большей достоверностью. В отношении даже всех рыб он заключает, что «в общем уровень обмена у самых различных рыб оказался очень сходным».

Г. Г. Винберг, желая вскрыть количественную закономерность связи между интенсивностью потребления кислорода и размерами (вес) рыбы, подчинил этой цели весь материал, имеющийся по газообмену рыб и ракообразных. С позиций этой закономерности он дает оценку той или иной работе, применяющейся методике и полученным результатам.

Во всяком случае зависимость интенсивности потребления кислорода рыбой от ее веса настолько резко выражена, что она всегда должна учитываться.

Теперь, возвращаясь к вопросу о зависимости интенсивности потребления кислорода рыбой от ее систематического положения, можно заметить, что как Г. Г. Винберг, так и особенно В. С. Ивлев считают, что нет существенной разницы в интенсивности обмена даже у видов, далеко

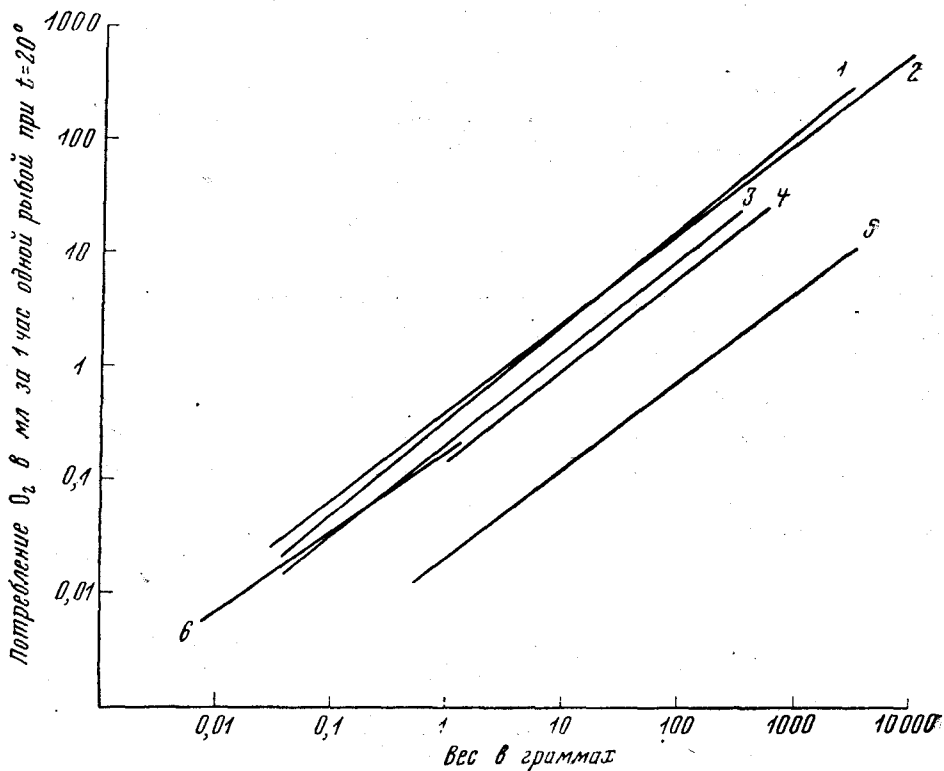


Рис. 77. Зависимость потребления кислорода от веса у рыб разных систематических групп (совмещенные графики):

1—карпы; 2—осетровые; 3—разные морские рыбы; 4—золотая рыбка; 5—лини; 6—карпозубые пресноводные. Шкалы логарифмические (по Г. Г. Винбергу)

отстоящих друг от друга. Например, В. С. Ивлев (1959) считает, что почти нет отличия в интенсивности обмена даже между ракообразными и рыбами и «что уровень энергетического обмена для крупных систематических групп порядка классов является в высокой степени постоянным для всех составляющих данную группу животных». Г. Г. Винберг также нашел, что «уровень обмена у самых различных рыб оказался очень сходным», однако в то же время он указывает, что величина $Ig A$ отклоняется от средней на $\pm 40\%$. Следовательно, крайние варианты могут относиться друг к другу, примерно как 1 : 2.

На рис. 77 приводятся данные, взятые из сводки Г. Г. Винберга (1956) для некоторых групп рыб. Как видно из рис. 77, для разных групп рыб или разных видов одной систематической группы прямые линии, выражающие зависимость потребления кислорода от веса рыбы,

имеют разный наклон и располагаются на разных уровнях в системе координат. Это означает, что: 1) разные рыбы имеют разный уровень обмена (каarp, линь, золотая рыбка); 2) рыбы малого размера (молодь) имеют большие различия в обмене, чем рыбы крупного размера (взрослые рыбы); 3) степень изменения интенсивности потребления кислорода рыбой с увеличением ее веса у разных видов рыб разная (сравните линя и золотую рыбку; карпа с осетровыми и лососевыми рыбами). Из всего приведенного можно заключить, что даже такая мало «чувствительная» формула, как $Q = Am^k$, все же не может полностью нивелировать различия в интенсивности потребления кислорода различными видами или большими систематическими группами. Конечно, можно придерживаться того мнения, что разница в 1,5—2 раза не существенна, но это не меняет принципиального значения имеющегося различия в обмене и не опровергает положения, которое может быть сформулировано так: рыбы разного систематического положения и рыбы из разных экологических групп отличаются по интенсивности обмена.

Величина поверхности жабр

Жабры наиболее хорошо развиты у тех рыб, у которых отсутствует воздушное дыхание. У воздушнодышащих рыб уменьшена поверхность жабр в 1,5—2,5 раза по сравнению с воднодышащими. Редукция жабр сильно выражена у *Saccobranchius*, *Electrophorus*, *Lepidosiren*, *Haploste-gium* и других рыб, которые даже в хорошо аэрированной воде не могут снабдить себя нужным количеством кислорода и вынуждены пользоваться воздушным дыханием. С другой стороны, величина жабр у личинок осетровых рыб изменяется в зависимости от содержания кислорода во внешней среде. При повышенном содержании кислорода величина жабр уменьшается (Садов, 1948), а при пониженном увеличивается (наши данные). Так, при содержании O_2 75—85% насыщения от нормы личинки осетров и севрюг с длиной тела 18—21 мм имели общую длину жаберных лепесточков соответственно 221 и 196 мм, а при выращивании в воде с содержанием растворенного в ней O_2 30—50% от нормы общая длина лепесточков равнялась у осетров 523 мм и у севрюг 423 мм.

Ранее мы указывали, что дыхательный аппарат рыб значительно изменился в процессе эволюции. Причем изменения происходили по линии приспособления дыхания к меняющимся условиям внешней среды в отношении кислородного режима. В главе «Кровь» приводились примеры физиологического и биохимического приспособления рыб к условиям пониженного содержания кислорода (путем повышения поглотительной способности кислорода гемоглобином крови). Наряду с приспособлением дыхательной функции крови происходило и происходит приспособление главного дыхательного аппарата (жабр у большинства рыб) к возросшим потребностям в кислороде и к меняющемуся кислородному режиму во внешней среде. Совершенно очевидно, что чем больше относительная поверхность жабр, тем больше и легче может поглотить рыба из внешней среды кислорода, тем она более независима от колебаний PO_2 в окружающей среде. Однако увеличение поверхности жабр связано с изменением других морфологических структур (сосуды, мышцы, объем, занимаемый жабрами, и др.).

Уничтожение перегородки между жаберными лепестками, возникновение жаберных лепесточков на жаберных лепестках сильно увеличило поверхность жабр. Усиление капиллярно-сосудистой системы жаберного

аппарата идет параллельно с увеличением поверхности жабр. Чтобы легче мог осуществиться газообмен на границе между дышащей поверхностью и внешней средой, разделяющая поверхность должна иметь очень тонкую и нежную структуру. В действительности мы такую структуру и находим в жаберном аппарате рыб.

Пюттер вычислял поверхность жабр у разных рыб исходя из веса рыбы ($C = \frac{\sqrt{F}}{\sqrt{V}}$) и путем прямого измерения поверхности жабр (табл. 89)

Таблица 89

Величина потребления кислорода и величина поверхности жабр у разных рыб

Виды рыб	Вес в г	Поверхность жабр в см ²	Потреблено O ₂ в мг на 1 г живого веса за час	Поверхность жабр в см ² на 1 г живого веса рыбы*	t°
<i>Maena vulgaris</i>	37,5	66,0	0,46	1,76	23,0
<i>Heliastes</i>	10,8	33,4	0,43	3,09	22,4
<i>Hippocampus</i>	1,75	2,7	0,25	1,54	22,2
<i>Scorpaena</i>	18	33,6	0,42	1,87	31,5
<i>Scorpaena</i>	570	448,0	0,11	0,78	22,2

* Приведенные величины вычислены нами по данным Пюттера.

Рыбы, имеющие относительно большую поверхность жабр, больше поглощают кислорода, чем рыбы, у которых поверхность жабр мала. Хотя строгой зависимости между поверхностью жабр и поглощением кислорода в этой таблице нет, все же такой вывод можно сделать. К указанному выводу можно прийти и сравнивая данные по скорости разного веса. С возрастом рыбы происходит увеличение веса и уменьшение потребления кислорода на единицу веса. Одновременно с возрастом и увеличением размеров рыбы увеличивается абсолютная поверхность жабр. Однако возросшая поверхность жаберного аппарата все же относительно мала. Как видно, у скорпены с возрастом величина поверхности жабр на единицу веса уменьшается (табл. 90).

Сопоставляя уменьшение величины поверхности жабр, приходящейся на единицу веса рыбы, и уменьшение потребления кислорода, мы приходим к выводу, что с возрастом (увеличением размера) обмен в организме ухудшается.

Таблица 90

Изменение величины поверхности жабр с ростом у скорпены (по А. Пюттеру)

Длина в см	Вес в г	Константа С (величина жабр)	Поверхность жабр в см ² (измерено)	Поверхность жабр, приходящаяся на 1 г веса рыбы в см ²
9,5	29	2,28	49	1,68
13,4	84	2,28	100	1,19
17,7	149	2,17	140	0,94
24,2	425	2,10	261	0,58

Интересные данные о величине дыхательной поверхности жабр, приходящейся на 1 г веса рыбы, приводит Ф. Фрай (Fry, 1957) в своей сводке по дыханию. Так, обобщая разные литературные данные, Фрай приводит, что у сельди менхаден эта величина равняется 1773 мм², у скумбрии — 1158, у *Mugil cephalus* — 954, у *Coryphaena hippurus* — 710, у камбалы, *Stenotomus*, *Palinuchthys*, *Paronotus* — 500—600, у *Cynoscion*, *Spheroides* и других 7 видов — 300—483, у *Opsanus tau* — 197, у некоторых индийских воднодышащих рыб — 152, а у воздушнодышащих — около 77, у малька *Micropterus dolomieu* — 740 мм² при весе 0,3 г и 225 мм² при весе 837 г. Из этих данных также хорошо видно, что 1) подвижные рыбы (сельдь, скумбрия) имеют большую поверхность жабр на единицу веса тела, чем рыбы малоподвижные (*Opsanus tau*); 2) воднодышащие рыбы больше, чем воздушнодышащие; 3) молодые больше, чем взрослые (микроптерус, скорпена). Нам думается, что разница в величине поверхности жабр, приходящейся на единицу веса тела рыбы, есть не только «отражение» разной возможности к активности указанных рыб, но прежде всего приспособление к жизни в среде с разным уровнем и с разной степенью устойчивости кислородного режима. Наблюдается связь между величиной поверхности жабр, дыхательной функцией крови, интенсивностью потребления кислорода, с одной стороны, и уровнем кислородного режима и его устойчивостью в окружающей рыбу среде — с другой.

С возрастом рыбы происходит уменьшение относительной величины кишечной трубки, уменьшение относительной величины поверхности жабр и потребления кислорода. Эти три указанные показателя, между собой тесно связанные, говорят об одном: с возрастом обмен относительно уменьшается. Причина затухания обмена не только в старении протоплазмы, но и в несоответствии массе протоплазмы ряда морфологических и физиологических структур.

Итак, мы можем сказать, что при старении организма рыбы происходит ухудшение организации процессов и морфологических структур, обеспечивающих обмен веществ в целом. С возрастом или с увеличением размера рыбы происходит ухудшение снабжения ее кислородом. Единица протоплазмы с возрастом меньше потребляет кислорода. Если Рисс, а затем Пюттер принимали отношение поверхности жабр рыбы к весу всего тела за величину постоянную (*C*), то, вычисляя *C* по способу Пюттера (см. стр. 208), все же можно заметить, что эта величина с возрастом уменьшается.

Что является причиной уменьшения окислительных процессов с возрастом? По-видимому, уменьшение жаберной поверхности является одной из причин ухудшения или уменьшения снабжения организма кислородом наряду с уменьшением способности самой протоплазмы клеток к осуществлению окислительных процессов. С этим же вопросом мы опять встретимся при рассмотрении вопросов роста и старения рыб.

Пол и половая активность

Уже в главе «Кровь» мы отмечали наблюдающуюся разницу между самцами и самками. Здесь мы также укажем на имеющуюся зависимость интенсивности дыхания от пола. Как правило, самцы потребляют кислорода больше, чем самки.

Н. В. Ермаков и Н. Б. Медведева (1934) очень остроумной методикой убедительно показали, что потребление кислорода голубым окунем зависит не только от пола, но и половой активности (табл. 91).

Таблица 91

Зависимость интенсивности потребления кислорода голубым окунем от пола и половой активности

Пол	Половая активность	Потреблено O_2 на 1 кг живого веса за 1 час (в cm^3)
Самцы	покой	298
»	активны	188
Самки	покой	274
»	активны	159
Самцы	кастраты	294
Самки	»	277

Как видно из табл. 91, переход голубого окуня от состояния полового покоя к половой активности сопровождается снижением газового обмена примерно на 40%. Кастрированные рыбы имеют обмен такой же, как и рыбы в состоянии полового покоя. Разница в обмене у самцов и самок незначительна.

Позднее подобные опыты были проведены Геслером (Hasler, 1942) на золотой рыбке. Однако в его опыте нормальные и кастрированные

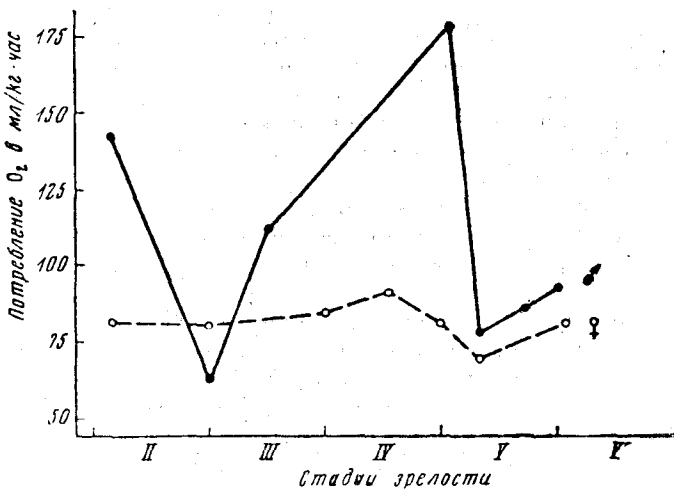


Рис. 78. Потребление кислорода самцами и самками окуня при температуре 14° в зависимости от зрелости половой железы

рыбы потребляют примерно одинаковое количество кислорода. Приведенный им числовой материал таков, что он не может служить ни в качестве опровержения данных Ермакова и Медведевой, ни в качестве подтверждения. Геслер не указывает пол рыб, которые служили ему для сравнения (нормальные). Во всяком случае из его опыта можно сделать только один вывод: разница в обмене у самцов и самок достаточно выражена.

Реффи и Фонштейн (1930) также отмечали изменение метаболизма у гуппи в связи с половой активностью. Они нашли, что в период нереста метаболизм выше, чем до или после нереста. Линдштедт еще в 1914 г. отмечал, что щуки потребляют кислорода больше перед нерестом, чем пос-

ле нереста. Изменение метаболизма в связи с изменением полового цикла нашли также И. Х. Максудов для гамбузии и И. А. Яблонская для уклей; мы получили аналогичные результаты для стерляди и окуня (рис. 78, 79).

На рис. 78, 79 ясно видна разница в интенсивности потребления кислорода самцами и самками. У самцов более высокий уровень окисли-

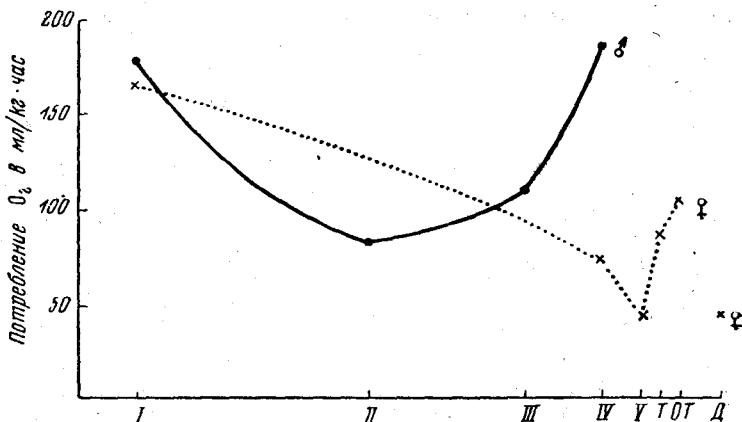


Рис. 79. Потребление кислорода стерлядью (самцы и самки) при разной зрелости половых клеток: Т—текущие особи; ОТ—отметавшие; Д—с дегенерирующей икрой

тельных процессов, чем у самок. На этих же рисунках видна изменчивость газообмена в связи с половой активностью. Наиболее сильно изменяется уровень окислительных процессов в период нереста. Причем это изменение происходит неоднотипно у самцов и самок стерляди, но однотипно у самцов и самок окуня.

Питание и голодание

Пищевые вещества являются теми веществами, которые трансформируясь и окисляясь, идут на построение тела рыбы и на энергетические процессы. Поэтому понятно, что питание влияет на интенсивность дыхания, на величину потребления кислорода. На последнюю величину оказывает влияние как количество потребленной пищи, так и ее качество. У хорошо питающихся рыб окислительные процессы протекают на более высоком уровне, чем у голодных рыб или питающихся недостаточно. Это влияние питания на газообмен настолько сильно выражено, что многие исследователи считают необходимым определять газообмен у рыб с ненаполненным кишечным трактом. Для этого перед опытом рыбу некоторое время держат в чистой воде без пищи, а затем уже определяют у нее газообмен.

Если хорошо накормленную упитанную рыбу поместить в чистую аэрированную воду и затем время от времени определять у нее газообмен, то он сперва падает резко, потом медленно и, наконец, доходит до определенной величины, остающейся постоянной в течение длительного срока голодания.

Некоторые авторы считают эту величину наиболее характерной для вида. Поэтому для характеристики уровня обмена исследуемый организм берут в состоянии голодания.

Гомер Смит (1935) нашел, что у голодающего протоптеруса обмен может снижаться больше, чем наполовину. Линдштедт на основании исследования выделяющегося азота и определенного дыхательного коэффициента показал, что голодающие лини в первые 30 дней тратят углеводы, затем жиры (до 51 дня) и наконец белки.

Пища производит так называемое «специфически динамическое действие». Например, белок пищи может усилить обмен на $\frac{1}{3}$, а при кормлении карпа дафниями увеличивает обмен даже на 100%. Такое действие пищи было описано для рыб Кнауते и Линдштедтом.

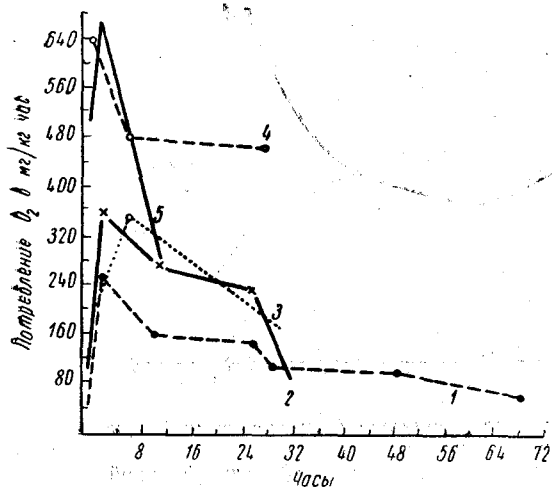


Рис. 80. Потребление кислорода рыбами в различные часы переваривания: 1—ерш; 2—глосса; 3—горбыль; 4—кефаль; 5—султанка (барабуля) (по А. Ф. Карпевич)

рого усиливается работа пищеварительных желез, мышц тракта, сердца. Усиление функций этих органов и тканей сопровождается также усилением окислительных процессов.

А. Ф. Карпевич (1958) определила потребление кислорода морскими рыбами в различные часы переваривания ими пищи. В первые 8 часов после приема пищи потребление кислорода резко увеличивается, а в последующие часы уменьшается и достигает малой величины в часы «костаточного переваривания» пищи. По окончании переваривания газообмен наименьший — «голодная норма» (рис. 80).

Несмотря на большую важность влияния питания (количества и качества пищи) на газообмен рыбы, эта связь еще очень плохо изучена. Если в отношении сельскохозяйственных животных этот вопрос разработан относительно детально, то в отношении рыб вообще, не говоря уже о промысловых рыбах, — крайне слабо.

Движение рыбы

При всяком движении рыбы, будь то передвижение в пространстве, поддержание себя в толще воды, в струе потока и т. п., происходит трата энергии на совершение работы. Энергетическим источником этой работы являются окислительные процессы в организме. При всей сложности биохимических процессов, протекающих в работающей мышце, конечным или результирующим процессом, без которого дальнейшая работа мыш-

цы приостанавливается, является окислительный процесс, поэтому с увеличением количества движения рыбы увеличивается потребление кислорода.

Чрезвычайно много энергии тратится рыбами при миграциях и особенно проходными рыбами при нерестовой миграции. Лососи, проходящие от моря вверх по реке против течения 3000—3500 км, осетровые, сельди и другие рыбы, совершающие длительные миграционные пути, также тратят массу энергии на эти передвижения, хотя и в меньших количествах, чем лососи. В этот миграционный период окислительные процессы в организме рыбы достигают весьма высокого уровня.

Во время миграции на нерестилища у лососевых рыб происходит созревание половых продуктов при отсутствии питания. Обмен веществ у этих рыб во время нерестовой миграции протекает так, что запасные вещества трансформируются в растущие половые клетки и поддерживается высокий уровень энергетических процессов.

Любая реофильная рыба обычно идет против течения в продолжении большего или меньшего времени. Это требует значительной мышечной работы, на которую тратятся большие количества энергии.

Рейнский лосось, по вычислениям Рубнера, при подъеме вверх по течению реки тратит 2,96 кал в сутки на каждый грамм своего тела. За время передвижения от моря к местам нереста лосось должен потратить около 750 ккал (допустим, что лосось имеет вес 5 кг и будет идти вверх по течению 50 суток).

Следующим опытом можно легко показать влияние движения на интенсивность дыхания рыб. Возьмем партию каких-либо рыб (уклея, окуни, карпы) и разделим ее на две группы. Одну группу поместим в банку, где рыбы будут почти непрерывно двигаться, другую — поместим также в банку, но закроем их бумагой, чтобы они меньше двигались. Установлено, что рыбы, находившиеся в большем движении, потребили кислорода в 1,5—2 раза больше, чем рыбы, находившиеся в относительном покое.

Таблица 92

Зависимость потребления кислорода рыбой от ее движения

Виды рыб	t°	Вес рыбы в г	Потреблено O ₂ в мг на 1 кг живого веса за 1 час	
			в покое	в движении
Уклея	15	1,4—1,5	385	730
»	22	2,4—2,9	392	646

На интенсивность потребления рыбой кислорода оказывает влияние также образ жизни рыбы. Многие авторы отмечают, что, как правило, у активных рыб обмен веществ выше, чем у неактивных. В этом отношении интересны опыты Ст. Джелинео (St. Gelineo, 1957), который много занимается вопросами обмена у животных при их адаптации к температуре среды. Для опыта он взял морских рыб активных (*Labrus merula*, *Serranus scriba*, *Sargus vulgaris*, *Mugil labeo*) и малоактивных (*Arnoglossus boschii*, *Gobius cruentatus*, *Scorpaena scrofa*, *S. porcus*). Перед опытом он адаптировал рыб к температуре 12—13° в течение 4 недель.

а затем определял потребление кислорода при 12,5°. Хотя все рыбы в опыте не двигались (неподвижные плавники), все же активные рыбы потребляли кислорода больше, чем малоактивные. Например, *Scorpaena*

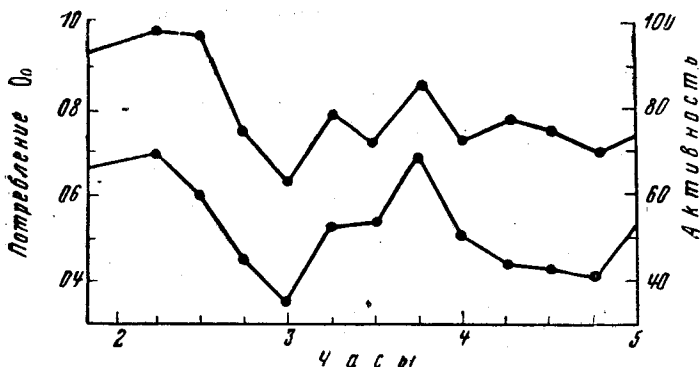


Рис. 81. Активность и потребление кислорода самцом золотой рыбки. Верхняя кривая — потребление кислорода в мл/мин; нижняя кривая — активность в импульсах/мин (по Спурю)

porcus (вес 98 г) потребляла 34 мл O_2 на 1 кг живого веса в час, а *Sargus vulgaris* (вес 96 г. — 107 мл O_2 на 1 кг живого веса в час. У других рыб наблюдалась менее резкая разница (примерно в 2 раза), но автор не указал вес для активных рыб, и поэтому мы их не сравниваем.

В последние годы некоторые исследователи стали уделять много внимания вопросу о влиянии движения рыбы на интенсивность потребления ею кислорода. Наиболее тщательные опыты в этом направлении провели В. Спур (Spoor, 1946), Ф. Фрай (Fry, 1947), Ф. Фрай и Д. Харт (Fry and Hart, 1948), Дж. Грехем (Graham, 1949), Л. А. Ковалевская (1952), С. Джоб (Job, 1955).

Ф. Фрай (1947) в обзорной статье развил концепцию об активности животных и о связи активности с метаболизмом. Под активностью он понимает различнейшие проявления движения как механические, так и такие, как рост и экскреция. Исходя из факта, что общая активность есть результат организованного метаболизма, Фрай различает две стороны активности: внутреннюю (поддержание организма в работоспособном состоянии)

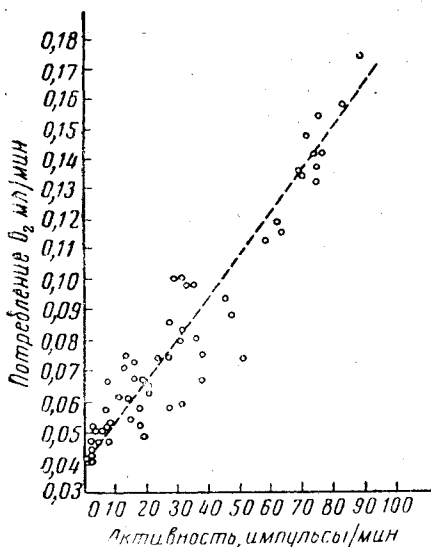


Рис. 82. Зависимость потребления кислорода самцом золотой рыбки (вес 32 г) от его активности при температуре 23—25° (по Спурю)

и внешнюю (передвижение, борьба и т. п.). Зависимость этих сторон активности от температуры, кислородного режима и других факторов внешней среды проявляется по-разному.

Так как общая активность организма есть результат общего обмена, то внешняя активность обеспечивается только частью общего обмена,

т. е. разницей между общим обменом и обменом, нужным для поддержания организма, т. е. для поддержания его вспомогательной активности. Автор предлагает определять «стандартный обмен» (обмен покоя, наименьший за сутки обмен) и «активный обмен», т. е. когда рыба совершает внешние движения. Разница между этими обменами есть выражение уровня потребления кислорода, непосредственно обеспечивающего внешнюю активность. Чем больше рыба делает движений (внешняя активность), тем больше она потребляет кислорода (рис. 81).

В. А. Спур определял внешнюю активность (количество движений) во вращающемся замкнутом сосуде или во вращающемся кольцевом сосуде, Ф. Фрай и Д. Харт — с помощью специальных детекторов (см. рис. 76, В).

Рыба двигается в таком опыте против движения сосуда. Зная содержание кислорода до и после опыта, рассчитывают интенсивность дыхания и сопоставляют его с количеством движений рыбы. Эта зависимость выражается прямой линией (рис. 82).

Б. ЗАВИСИМОСТЬ ДЫХАНИЯ ОТ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ

Внешние факторы оказывают громадное влияние на обмен веществ рыбы. Из колоссального разнообразия внешних факторов, каждый из которых может при определенной интенсивности оказать то или иное влияние на обмен веществ рыбы, мы возьмем только такие, которые рыба встречает в естественной обстановке. К этим факторам рыба должна быть приспособлена, и в какой-то мере они являются необходимыми условиями существования рыбы. Эти факторы играют особую роль в жизни рыбы, ибо к ним приспособлены физиологические, биохимические и биологические процессы в организме, и без них указанные процессы не могут осуществляться нормально. В течение жизни внешнее становится внутренним, а внутреннее переходит во внешнее. Чтобы раскрыть все эти связи и опосредования, необходимо рассмотреть влияние ряда факторов внешней среды на обмен веществ вообще и на газообмен в частности.

Сезон года и время суток

Такой сложный и многообразный фактор внешней среды, как сезон года, производит чрезвычайно разностороннее влияние на рыбу. На газообмен он влияет опосредованно. С изменением времени года изменяется интенсивность солнечного освещения (его продолжительность и качество), температура воды, а следовательно, биологические и химические процессы, происходящие в водоеме; изменяются также физиологические и биохимические процессы в самой рыбе; изменяется питание рыбы как в количественном отношении, так и в качественном. С переменой питания, температуры меняется поведение рыбы, отношение ее к внешним воздействиям. Один и тот же фактор внешней среды производит разное действие на рыбу в зависимости от ее физиологического состояния.

В природе сложился определенный порядок процессов, к которому рыба приспособилась в течение длительной эволюции, и теперь для данной рыбы этот порядок в естественной среде стал необходимым для нормального существования. Физиологический ритм рыбы соответствует сезонному ритму в природе. Меняя этот исторически сложившийся порядок, мы, как правило, нарушаем нормальный процесс биологического цикла рыб.

Такой сложный фактор, как сезон, может быть разложен на ряд более простых факторов, которые должны быть изучены отдельно и в разных комбинациях. Только в этом случае можно понять действие указанного фактора на организм рыбы.

В этом направлении сделано очень мало. Известно, что в зимнее время обмен веществ у рыб понижен, а в летнее повышен. Но насколько эти изменения связаны со временем года, а не с изменением температуры среды, освещения, питания и т. п., остается не всегда доказанным.

Такой сезонный ритм в обмене независимо от температуры был вскрыт Уэльсом в опыте с рыбкай фундулюс — *Fundulus parvipinnus* (Wells, 1935).

Он содержал одну группу рыб в течение длительного времени при постоянной температуре в более холодной воде, а другую — в более теплой. Весной рыбы потребляли кислорода больше, чем в другое время года. Величины потребления кислорода фундулюсами изменялись примерно так, что эти колебания приблизительно соответствовали сезонным изменениям в природе.

Н. В. Пучков (1941, 1954) указывал, что «организм рыбы имеет свой собственный, обусловленный физиологическим состоянием сезонный ритм, не зависящий непосредственно от изменений температуры. Существование такого ритма по отношению к некоторым видам рыб весьма вероятно, однако данных, подтверждающих это, очень мало». Пучков не приводит других данных, кроме ссылки на работу Уэльса. Можно считать, что достоверных сведений, подтверждающих существование сезонного ритма, не зависящего непосредственно от изменений температуры, пока нет. Многие факты говорят о зависимости сезонного ритма от температуры среды.

Более определенные результаты были получены рядом авторов в отношении суточного ритма дыхания.

Так, например, Р. Клаусен (Clausen, 1936) на черном окуне, Г. Д. Поляков (1938) на лине, Ойя Т. и Кимата М. (Oya T. a. Kimata M., 1938) на карпе, В. И. Олифан (1940) на личинках севрюги, осетра, щуки и сазана показали существование суточного ритма дыхания у названных рыб. Имеются периоды максимального и минимального дыхания. Причем разница в количестве потребленного кислорода между максимумом и минимумом достигает значительных размеров, например для молодежи лина 250%. Мальки лина наибольшее количество кислорода потребляют в часы рассвета, в полдень, в вечерние сумерки и в полночь. Черный окунь наиболее интенсивно дышит утром (5—8 часов) и к вечеру (15—20 часов). В 9—12 часов наблюдается наибольшее снижение потребления кислорода. Является ли этот ритм результатом влияния освещения — остается неясным.

Е. А. Яблонская (1951) на уклее показала, что резко выраженного суточного ритма в обмене веществ не наблюдается, Г. Г. Винберг и Л. Е. Хартова (1953), работая с мальками карпа, также пришли к выводу, что в отношении потребления кислорода у мальков карпа нет заметно выраженного суточного ритма. Ойя Т. и Кимата М. не нашли суточного ритма дыхания у *Plecoglossus altivelis*, но констатировали его у карпа.

Ст. Джелинео (1958) также отмечает существование суточного ритма в потреблении кислорода у *Scorpaena scrofa* (вес 1190 и 1445 г). Причем до опыта он адаптировал рыб к температуре 22—24,5° в течение 4 недель и определял дыхание при 23°. Максимальное потребление кислорода наблюдалось ночью в 23—24 часа, а минимальное — в 16—17 часов.

Эти противоречивые данные Клаусена, Полякова, Олифан, с одной стороны, и Яблонской, Винберга и Хартовой — с другой, объясняются, может быть, не только тем, что указанные авторы использовали разные методики, ставили эксперименты на рыбах разных видов и возрастов, но и тем, что суточные ритмы неустойчивы. К решению этого вопроса несколько иначе, чем предшествующие исследователи, подошла М. Штефан (1957). Она выбрала шесть видов рыб, имеющих разную экологическую характеристику. У камбалы и маслюка совсем нельзя было обнаружить суточный ритм в потреблении кислорода, а у сеголетков зеркального карпа, карася и голяна он наблюдается только примерно у 90% особей. Причем разница между минимумом и максимумом потребления кислорода не превышает 10% (6—10%). Колюшка занимает промежуточное положение. У нее имеются два максимума и разница в интенсивности потребления кислорода между наибольшей и наименьшей величинами колеблется в пределах 2,3—6,5%. Тот факт, что не все особи данного вида проявляют суточный ритм, а те особи, которые и проявляют его, но количественная разница у них между минимумом и максимумом невелика, заставляет подходить к этому вопросу с большой осторожностью. Можно констатировать, что 1) рыбы разной экологической характеристики обладают разной степенью выраженности суточного ритма (от нуля до какой-то величины) и 2) даже у рыб, имеющих наиболее хорошо выраженный суточный ритм в интенсивности дыхания, разница между минимумом и максимумом не достигает больших величин. Поэтому утверждение М. Штефан, что суточные ритмы колюшки связаны с ритмами приливов и отливов, требует более тщательных опытов и доказательств.

Ф. Фрай (1957) также отмечает суточные и сезонные ритмы у рыб, но считает, что эти, как он их называет, эндогенные циклы больше зависят от внешней активности рыбы и температуры, чем от внутренней активности, измеряемой стандартным обменом. Эндогенные циклы значительно варьируют от вида к виду и даже по силе и времени у одного и того же вида.

Можно допустить, что рыбы, выработавшие физиологический ритм процессов на ритмы природы (сезонный и суточный), сохраняют его в течение какого-то времени в постоянных условиях внешней среды или в условиях эксперимента. При длительном содержании в новых условиях старый ритм затухает и вырабатывается новый.

Вполне возможно, что при экспериментальных условиях физиологические ритмы у рыб нарушены, поэтому их трудно выделить в четкой и ясной форме. Если физиологические ритмы лабильны и могут быть экспериментальным путем сдвинуты и изменены, то тогда перед экспериментатором открываются большие возможности создания новых физиологических ритмов у хозяйственно ценных рыб с целью получения большей продуктивности и большей приспособленности этих ритмов к требованиям человека. Здесь речь может идти, конечно, не только о величинах потребления кислорода в разное время (это только часть больших и сложных процессов); речь идет об изменении суточного ритма обмена веществ с целью ускорения роста и изменении сезонного ритма, с целью получения более раннего наступления половозрелого состояния и половой активности.

Вопросы об управлении физиологическими ритмами промысловых рыб, в особенности в прудовом хозяйстве, почти не исследуются, но необходимость в разработке их весьма велика, в частности в связи с проблемами акклиматизации рыб.

Групповой эффект

Такие рыбы, как карпы, плотва, сельди и другие, собираются в стаи и перемещаются от одного места к другому. Стаи возникают не на все время жизни, а только на некоторое время, большей частью в период миграции. У других рыб (обычно у хищников) стаи не образуются и рыбы живут поодиночке или держатся очень маленькими группами. В связи с этим возник вопрос, одинаков ли обмен веществ у рыб, находящихся в стае и у одиночек.

Мы приведем примеры с питанием сомов и золотой рыбки (стр. 270), из которых будет видно, что групповое содержание рыб оказывает влияние и на их питание. Причем это влияние разное и зависит от вида рыб: хищники они (сомы) или мирные (золотые рыбки).

Шуэт (Schuett, 1933, 1934) первый отметил, что золотая рыбка в группе потребляет кислорода меньше, чем одиночка. Алле и Остинг (в 1935 г.), проверяя эти работы, пришли к выводу, что здесь дело не в групповом эффекте, а в чисто методической погрешности. Рыбы, находящиеся в группе, выделяют больше азотистых веществ, чем находящиеся поодиночке. Выделяющиеся азотистые вещества оказывают влияние на химические реакции при определении кислорода по способу Винклера. Если пробу воды до фиксации кислорода предварительно обработать перманганатом, то эта методическая погрешность будет исправлена, и тогда получается одинаковый результат по дыханию рыб, находящихся в группе и поодиночке.

Однако как бы ни были убедительны доказательства Алле и Остинга, все же, как показали позднейшие опыты, групповой эффект существует.

Шлайфер (Shlaifer, 1938, 1939) весьма остроумными опытами показал, что рыбки, находясь в группе, потребляют кислорода меньше, чем если они находятся поодиночке. Чтобы исключить химическое влияние других экземпляров, Шлайфер помещал золотых рыбок поодиночке в аквариум с зеркальными стенками. Рыбка, сидящая в таком аквариуме, видела собственное изображение и вела себя так, как будто она находится в группе рыб. Одновременно Шлайфером было установлено, что рыбы в группе совершают меньше движений. В связи с разным количеством движений у рыб получается и разное потребление кислорода.

Из исследований Шлайфера вытекает, что в основе своей групповой эффект сводится к разному количеству движений у рыб.

М. Штефан в своей кандидатской диссертации показывает, что у разных рыб групповой эффект выражен в разной степени. У колюшки и гольяна (стайный образ жизни) он выражен сильнее, чем у зеркального карпа и карася, а у камбалы и маслюка (одиночный образ жизни) его совсем нет. Гольян в группе потребляет кислорода на 16,2% меньше, чем когда он находится поодиночке (средние данные), а колюшка соответственно на 15,6% меньше. У маслюка разницы в интенсивности потребления кислорода, когда он находится в группе и поодиночке, нет, а зеркальный карп и карась занимают среднее положение. У них потребление кислорода на 7—10% (средние данные) меньше, когда они находятся в группе, чем когда они находятся поодиночке. Количество движений, определенное у колюшки и маслюка в течение 29—30 часов, практически одинаковое, не зависящее от того, находятся рыбы в группе или поодиночке. Эти данные Штефан ставит в противоречии с данными Шлайфера, Фрая и других, которые считают это небольшое различие в интенсивности потребления кислорода как результат разницы в количестве движений у рыб, находящихся в группе и поодиночке.

Экологи придают большое значение стайности рыб, поведению рыб в стае и связывают это явление с обменом веществ. По Шлайферу же, разница в обмене у рыб — результат разного количества движений.

Гейер и Мани провели опыты с окунем несколько в ином методическом плане. Они употребляли проточную воду, соединяли последовательно дыхательные камеры, в которых дышали рыбы, и определяли дыхание отдельно в каждой дыхательной камере. Хотя рыбы находились отдельно и не могли видеть друг друга, а также свое изображение, все же они потребляли кислород в разном количестве. Это указывает на сложность «группового эффекта». Рыба, находясь вместе с другими рыбами, воспринимает их не только органами зрения, но и рядом других каких-то рецепторов.

М. Штефан пыталась решить этот вопрос, применяя другую методику. В ее опыте разница в интенсивности дыхания между нормальными и ослепленными колюшками, между изолированными при зрительном контакте или изолированными ослепленными колюшками достигает 11,6—16,2% (средние данные). Она утверждает, что зеркальные карпы, голяны и караси, находясь в «стайной воде», т. е. в воде, в которой до опыта находились рыбы данного вида, потребляют кислорода на 7,4—10,9% меньше, чем в «чистой» воде, и это уменьшение есть результат химического восприятия группы.

Приведенные данные показывают, что вопрос о влиянии пребывания рыбы в группе на интенсивность ее дыхания далеко не решен.

Температура

Наиболее могущественным фактором внешней среды, влияющим на обмен, является температура. Давно известно, что с понижением температуры рыбы становятся вялыми, малоподвижными. При определенной температуре (как нижней, так и верхней) рыбы прекращают движение и впадают в оцепенелое состояние, а иногда даже погибают.

Количественные определения зависимости газообмена у рыб от температуры были проведены многими исследователями. В большинстве случаев изучение этого вопроса ограничивалось преимущественно количественной стороной дыхания — величиной дыхательного ритма, величиной потребления кислорода и затем вычислением температурных коэффициентов при разных температурах.

Многочисленными опытами установлено общее правило, пока не имеющее исключений, что в известных пределах температуры обмен веществ и потребление кислорода увеличиваются с увеличением температуры и, наоборот, уменьшаются с ее уменьшением (рис. 83, 84).

Количественную сторону зависимости интенсивности дыхания от температуры можно выразить несколькими формулами.

Вант Гофф придал формуле Бертло очень удобную формулу, которая получила весьма широкое распространение. Позднее Аррениус и Крозьер, а затем Белерадек изменили несколько формулу Вант Гоффа и каждый из них предложил вычислять зависимость газообмена от температуры по своей формуле. Предложенные формулы в логарифмическом выражении имеют следующий вид:

по Вант Гоффу

$$\lg Q_{10} = 10 \frac{\lg K_1 - \lg K_2}{t_1 - t_2}, \quad (28)$$

где K_1 и K_2 — скорости процесса (дыхания, в нашем случае) при температуре t_1 и t_2 ;

по Крозьеру (из формулы Аррениуса)

$$\mu = 4,6 \frac{\lg K_2 - \lg K_1}{\frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2}}, \quad (29)$$

где обозначения прежние, но температура отсчитывается не по Цельсию, а берется абсолютная температура; по Белерадеку

$$b = \frac{\lg K_2 - \lg K_1}{\lg t_1 - \lg t_2}. \quad (30)$$

Как видно, приведенные формулы принципиально одинаковы, и все они дают только угол наклона прямой линии к оси абсцисс.

Все попытки разных авторов, в особенности школы Крозьера, судить о природе биохимических процессов, протекающих в организме при разной температуре, по термическому коэффициенту пока не дали положительных результатов, а в большинстве случаев затемнили истинное положение вещей.

Вычислению величин Q_{10} и μ посвящено больше всего работ. Однако надо заметить, что вели-

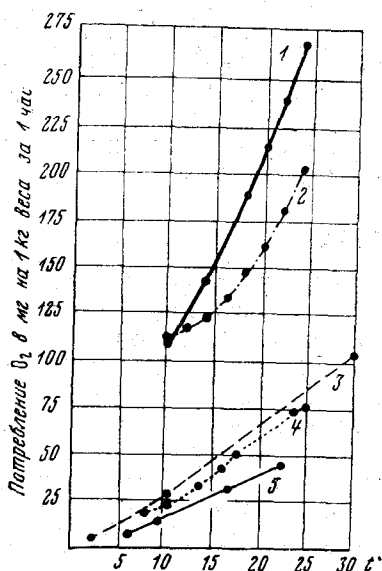


Рис. 83. Потребление O_2 рыбами при разной температуре: 1—*Serranus scriba*; 2—*Helias-tes chromis*; 3—*Carassius auratus*; 4—*Cyprinus carpio*; 5—*Anguilla vulgaris* (по М. Ляйнеру)

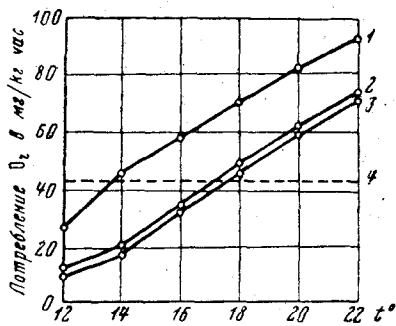


Рис. 84. Дыхание тетрадона при разных температурах (по Хеллу): 1—дыхательный ритм в 1 мин.; 2—потребление O_2 в cm^3 на 1 кг живого веса за 1 час; 3—количество вдыхаемой воды; 4—процент использования O_2 (из М. Ляйнера)

чина μ (температурная характеристика, как ее называет Крозьер) меньше всего оправдана с биологической точки зрения.

На рис. 85 приводится изменение разных температурных коэффициентов потребления кислорода взрослым окуном и беременной гамбузией (Строганов, 1939). Как видно, один и тот же процесс количественно выражается разными формулами по-разному. Чтобы лучше сравнить эти коэффициенты, подобран соответствующий масштаб. С возрастанием температуры величина Q_{10} уменьшается, а величины μ и b меняются как в сторону уменьшения, так и увеличения. Крозьер считает μ

величиной, определяющей «теплоту активации» процесса, т. е. число калорий, которое необходимо для перевода 1 г неактивных молекул реагирующего вещества в активные. Рассматривая рис. 85, можно отметить такую область температур, в которой происходит наиболее сильное изменение температурных коэффициентов.

Можно ли свести все изменения в обмене при изменении температуры к количественному изменению «теплоты активации» биохимических процессов? По-видимому, нельзя.

Во многих работах не принимается во внимание та температура, при которой живет рыба до момента определения поглощения кислорода,

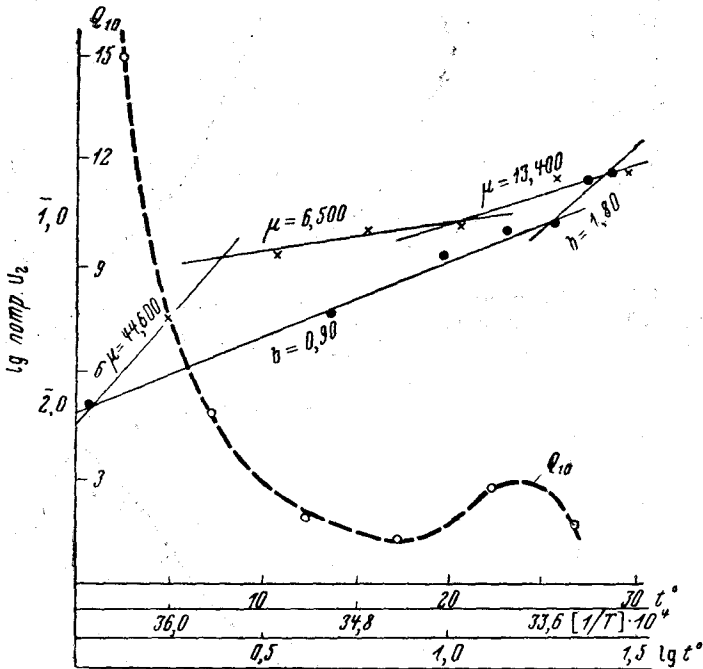


Рис. 85. Температурные коэффициенты потребления кислорода окунем и гамбузией. Для удобства сравнения характера изменения коэффициентов по оси абсцисс отложена температура в разном выражении (по Н. С. Строганову)

а между тем она оказывает большое влияние на ход кривой зависимости поглощения кислорода рыбой от температуры.

Известно, что в летнее время рыба имеет более высокую температуру верхней и нижней летальной границы, чем зимой. Так, например, Дж. Бретт (Brett, 1944) отметил, что сомик *Ameiurus nebulosus* из озера Опеонго (Канада) зимой имеет верхнюю летальную границу температур около 28—29°, а летом около 35—36°. Этот же автор (Brett, 1946) показал, что если золотую рыбку акклиматизировать к повышенной температуре (12° вместо 4°), то верхняя летальная температура сдвигается в сторону повышенных температур на 3,0—3,5° (рис. 86).

Изменение летальной температуры как в результате акклиматизации (здесь слово акклиматизация употребляется американскими и канадскими исследователями в смысле кратковременное привыкание), так и в результате сезонных изменений говорит о сложных физиологических перестройках, происходящих в организме под влиянием температуры.

Если рыб перед опытом выдержать (или, как говорят американцы, акклиматизировать) в продолжение нескольких дней при определенной температуре и дать им к данной температуре привыкнуть, приспособиться, т. е. настроить свой обмен на нее, то при повышении или понижении температуры происходит такое изменение газообмена, которое графически выражается двух-S-образной кривой (рис. 87).

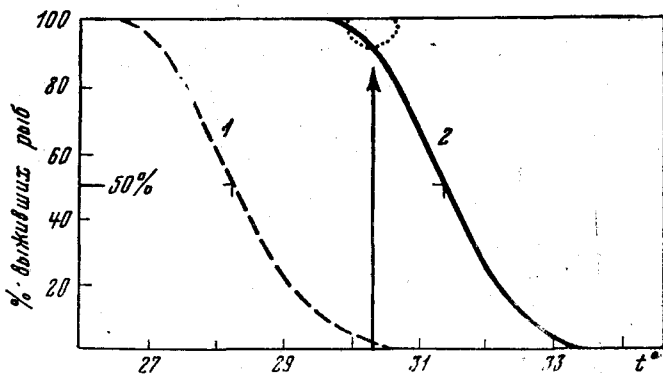


Рис. 86. Типичные кривые летальных температур для золотой рыбки, акклиматизированной к 4° (1) и к 12° (2) (по Д. Р. Бретту)

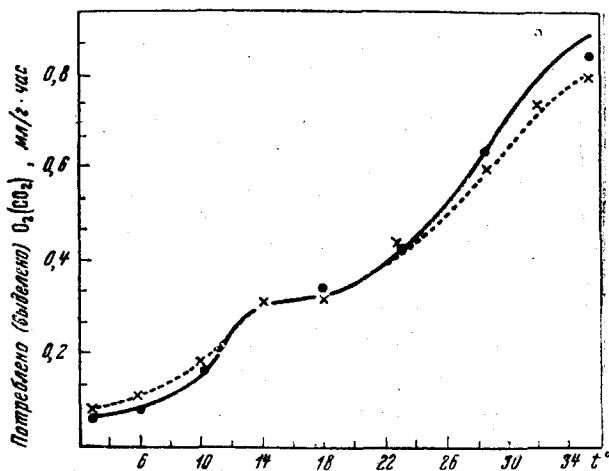


Рис. 87. Интенсивность дыхания молодых гамбузий в зависимости от температуры среды. Сплошная линия—потребление O_2 , а пунктирная—выделение CO_2 . Рыбы адаптированы к 12—19°

Переход одной S-образной кривой в другую совпадает с той температурой, при которой выдерживалась опытная рыба перед началом определений. Эту зону температур мы назвали «температурной зоной адаптации» (Строганов, 1939).

В температурной зоне адаптации обмен протекает наиболее гармонично и не зависит или очень мало зависит от изменений температуры во внешней среде. На графике это выражается уплощением кривой, выражающей зависимость обмена от изменений температуры.

Большинство же исследователей газообмена не обращают должного внимания на ту температуру среды, при которой находились опытные рыбы до начала эксперимента. Поэтому они не получают такого уплощения на кривой, как это показано на рис. 87, а выражают свои данные кривой, имеющей вид экспоненциальной.

В том же случае, когда получается кривая, аналогичная кривой на рис. 87, она все равно трактуется как экспоненциальная, а получающееся уплощение на кривой игнорируют, считают ошибкой опыта. А. Крог (1916, 1941) полагает, что интенсивность потребления кислорода рыбами при разных температурах выражается экспоненциальной кривой ($v=ab^{t_0}$). Эту кривую иногда называют «крово́вской нормальной кри-

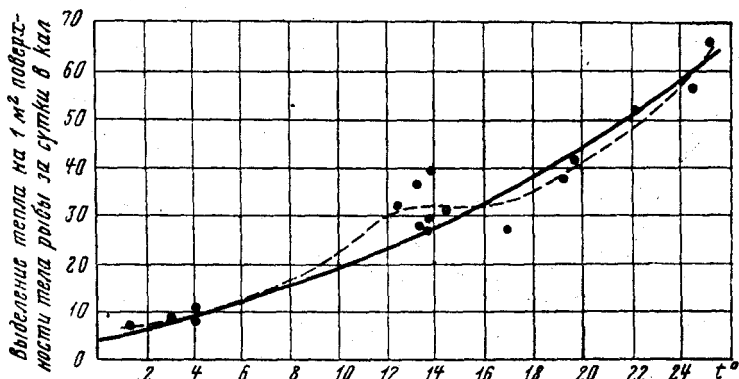


Рис. 88. Данные Линдштедта о зависимости интенсивности дыхания от температуры среды. Сплошная линия — трактовка А. Крога, пунктирная линия — трактовка Н. С. Строганова (по А. Крогу)

вой». Причем Крог не приспособливал рыб перед опытом к определенной температуре.

Интересны в этом отношении способы трактовки фактического материала.

Линдштедт (1914) получил данные о зависимости дыхания обмена от температуры, аналогичные (по характеру кривой) нашим данным. Позднее А. Крог (1916), приводя данные Линдштедта, полностью игнорирует наблюдающееся уплощение на кривой и характер зависимости поглощения кислорода рыбой от температуры среды выражает экспоненциальной кривой (рис. 88).

Из рис. 88 видно, что трактовка Крогом экспериментального материала Линдштедта неправильна. Он выражает зависимость обмена от температуры экспоненциальной кривой вопреки фактам. Это ошибочное представление им было высказано также в 1941 г. в монографии по дыханию. Такая трактовка принимается не только Крогом, но и большинством исследователей.

Г. Г. Винберг (1956) также считал, что данные Линдштедта полностью подчиняются «нормальной кривой» Крога. Он делает «естественное допущение», что линии при температурах 13–14° немного больше потребляли кислорода потому, что они двигались оживленнее, чем обычно. Это допущение не имеет оснований, а кроме того, в опыте Линдштедта линии при указанной температуре брались с несколько большим весом, чем при пониженной и повышенной температуре (рыбы с большим весом

потребляют кислорода при прочих равных условиях меньше, чем рыбы меньшего веса).

Линдштедт не ставил специальной цели выяснить роль влияния температуры адаптации на изменение интенсивности потребления кислорода при разных температурах. Поэтому четко выраженных данных здесь могло и не быть. Однако мы также считаем произвольным толкование данных Линдштедта некоторыми авторами, делающими ряд допущений, необходимых для трактовки этих результатов как выражения «нормальной кривой» Крома.

Существование температурной зоны адаптации у рыб не позволяет пользоваться температурными коэффициентами без учета предшествующих условий содержания опытных рыб, без учета предшествующей температуры.

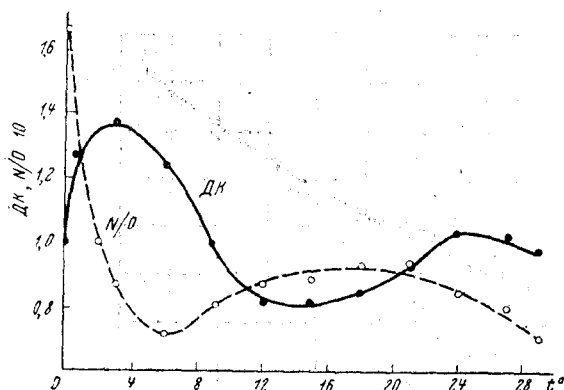


Рис. 89. Изменения дыхательного (ДК) и аммиачного (N/O) коэффициентов у окуня в зависимости от температуры. Для удобства сравнения аммиачный коэффициент умножен на 10 (по Н. С. Строганову)

ших условий содержания опытных рыб, без учета предшествующей температуры. Как видно из рис. 85, Q_{10} имеет наименьшее значение в температурной зоне адаптации, а в обе стороны от нее Q_{10} увеличивается и достигает разных величин.

Для решения вопроса о сущности действия температуры на обмен веществ рыбы нужно знать не только степень увеличения или уменьшения обмена с изменением температуры, но и качественные изменения в отдельных звеньях, составляющих обмен веществ. Качественную сторону обмена до некоторой степени могут

характеризовать такие коэффициенты, как дыхательный и аммиачный (отношение выделенного аммиака как конечного продукта азотистого обмена к потребленному кислороду) (рис. 89).

В температурной зоне адаптации обмен протекает наиболее слаженно, гармонично. В сторону больших и в сторону меньших температур от температурной зоны адаптации происходит изменение этих коэффициентов, изменение в соотношении отдельных звеньев, составляющих газообмен и обмен веществ вообще.

Некоторые исследователи (Блекман в 1905 г., Пюттер в 1913 г., Крозьер в 1925—1927 гг., Барнс в 1937 г. и др.) считают, что температура действует на какой-то лимитирующий процесс, задерживая который, можно задерживать (снизить) весь обмен. Если бы эта точка зрения была правильной, то тогда было бы очень легко приостановить обмен на длительное время, а потом снова его поднять, повышая температуру. Однако этого еще никто не мог сделать, хотя было проведено много попыток в этом направлении.

Еще в прошлом столетии были предприняты широкие опыты с целью задержать жизненные процессы путем понижения температуры. Несмотря на упорство исследователей и проявленную при этом научную фантазию и изобретательность, все же не было получено длительной задержки жизненных процессов у рыб.

Опыты на рыбах, проведенные Н. А. Бородиным, В. Гудковым и Г. Платоновым, Н. И. Калабуховым и Г. В. Никольским, привели к вы-

воду, что у рыб нельзя получить анабиоз простым снижением температуры. Почему нельзя получить? На этот вопрос отвечают по-разному. Одни считают, что при снижении температуры ниже 0° происходит замерзание соков тела, что само по себе может привести к смерти, так как нарушается целостность структур клеток. Другие утверждают, что вредно не понижение температуры и не столько замерзание соков и образование кристаллов льда, сколько оттаивание льда. Поэтому необходимо защитить организм не от переохлаждения, которое само по себе не вредно, а от замерзания соков или от вредного оттаивания, что достигается быстрым охлаждением организма. Но и этот способ не дал желаемых результатов.

Были высказаны предположения, что с понижением температуры происходит накопление продуктов обмена в организме в неокисленном состоянии или задержка доставки питательного материала к важным органам и тканям.

Все эти предположения основаны на том, что живая протоплазма, живой белок стабилен при изменениях температуры. Так ли это?

Известно, что любой организм может существовать только в определенном интервале температур. Причем для рыб этот интервал охватывает $15-30^{\circ}$ и лежит ближе к нулю или дальше от него (холодноводные и тепловодные рыбы). За этим пределом температур (как в сторону меньшей, так и в сторону большей температуры) жизненный процесс нарушается. Причем указанный интервал характерен для всего онтогенеза рыбы, а если рассматривать отдельные этапы онтогенеза, то температурный интервал еще меньше.

На гамбузии нами было показано (Строганов, 1939, 1940), что понижение температуры до $10-7^{\circ}$ вызывает такие нарушения в обмене веществ, которые приводят рыб к гибели. Конечно, при $7-10^{\circ}$ и речи не может быть о замерзании соков.

Почему гамбузия не может долго существовать при указанной температуре? Нам думается, что живой белок, как вещество весьма лабильное, обладающее многими «реакционными группами», с помощью которых он вступает в многочисленнейшие реакции, изменяется от перемены температуры. Живой белок может нормально осуществлять биохимические процессы только при определенной температуре, особой для каждого вида рыбы. Изменяя температуру, мы изменяем не только внешнюю среду живого белка, но, что особенно важно, и сам живой белок, его реактивность.

Замерзание соков тела, затруднение доставки питательных веществ к важным органам и тканям и другие нарушения, конечно, важны, но не они главные, ведущие в данном явлении. Главное все-таки заключается в самом белке.

С этой точки зрения понятно, почему температура, допустим, в $10-15^{\circ}$ — верхний предел для арктических рыб и эта же температура является нижним пределом для тропических рыб. Указанные рыбы имеют качественно разный белок, способный вступать в реакцию только в определенном интервале температур, а этот интервал находится у одних рыб ближе к нулю, а у других — дальше.

Несмотря на разную количественную сторону изменения обмена у тех и других рыб, мы имеем принципиально одинаковое отношение разнотемпературных рыб, живущих при разных термических режимах, к изменениям температуры внешней среды. От гипотермии и гипертермии «страдает» прежде всего сам живой белок (Строганов, 1956).

В некоторых случаях даже в природе при снижении температуры

воды ниже некоторого предела наблюдается резкое ухудшение состояния рыб, хотя замерзание соков тела рыб не происходит. Если понижение температуры происходит медленно, то рыбы уходят в места с более высокой температурой (экологическая приспособляемость), если же температура снижается резко (в 1—2 дня), то наблюдается массовая гибель рыб.

Б. Г. Иогансен, Даневич, Н. М. Книпович описывают подобные случаи для многих рыб (черноморская кефаль, пикша, камбала морская и речная, морской язык, треска, сельдь, килька и др.).

М. Сторей описывает гибель рыб у о. Сэнибел (Флорида) при понижении температуры воды до $+15^{\circ}$ в результате резкого похолодания от северо-западных ветров. Она указывает, что 47 видов рыб, живущих в этих водах, страдают от такого снижения температуры, но кратковременное снижение температуры некоторые рыбы переносят легко.

Наблюдающиеся случаи массовой гибели рыб в естественной среде обитания при понижении температуры воды совершенно ясно указывают на то, что причина гибели рыб — не замерзание соков тела, а охлаждение протоплазмы, нарушение реактивности живого белка, приводящего к глубокому нарушению обмена веществ.

Канадские исследователи (Фрай и его сотрудники) обратили внимание на зависимость активного и стандартного обменов от температуры. Причем их постановка опытов отличается от нашей в основном тем, что они хотя также несколько дней акклиматизировали каждую группу рыб к определенной температуре, но затем определяли в каждой группе стандартный обмен и обмен у движущихся рыб только при температуре акклиматизации. В наших опытах рыбы акклиматизировались к определенному интервалу температур, затем определялся обмен при данной температуре и при температурах больших и меньших. После определенных обменов рыбы возвращались в прежние (акклиматизационные) условия. В один день обычно удавалось определить обмен только при одной какой-либо температуре в сторону от акклиматизационной. Таким образом, мы выявляли у рыб их приспособительные возможности к температуре и пытались вскрыть изменения обмена у них в период приспособления. Фрай же с сотрудниками интересовался только количественной стороной потребления кислорода рыбами при акклиматизационной температуре. Его результаты представляют интерес в отношении выявления связи между активным и стандартным обменом (рис. 90).

Как видно из рис. 90, активный обмен изменяется с увеличением температуры иначе, чем стандартный (обмен покоя). Причем у одних рыб (*Salmo fario*, *Ameiurus nebulosus*) с ростом температуры активный обмен непрерывно увеличивается до летальной температуры, а у других (*Carassius auratus*, *Salvelinus namaycush*) он сперва увеличивается, а после некоторой температуры ($15-16^{\circ}$ для *Salvelinus* и $25-30^{\circ}$ для *Carassius*) уменьшается. Разница между активным обменом и стандартным (величина обмена, обеспечивающая только движение рыбы) также меняется с ростом температуры по-разному у этих двух групп рыб (см. рис. 90, две нижние панели).

В этих опытах, проведенных с большой тщательностью, выявилось несовпадение кривой стандартный обмен — температура с нормальной кривой Крота. Как видно из рис. 90, получается S-образная кривая для *Carassius* и *Ameiurus* и почти прямая линия для *Salvelinus* и *Salmo*. Интересно, что для другого вида *Salvelinus fontinalis* Грехем (Graham, 1949) получила при таких же условиях нормальную кривую Крота. С. Джоб (Job, 1955) отметил, что у *Salvelinus fontinalis* происходит из-

менение в соотношении активного обмена со стандартным как с ростом температуры, так и с увеличением размеров (возраста) рыб (рис. 91).

При 5° отношение стандартного обмена к активному больше у мелких рыб, чем у крупных, а при 20° наблюдается обратная зависимость.

Данные Фрая, Грехем, Джоба, Харта также указывают, что зависимость обмена от температуры более сложная, чем можно предполагать на основании «нормальной кривой» Крога. Даже обмен покоя

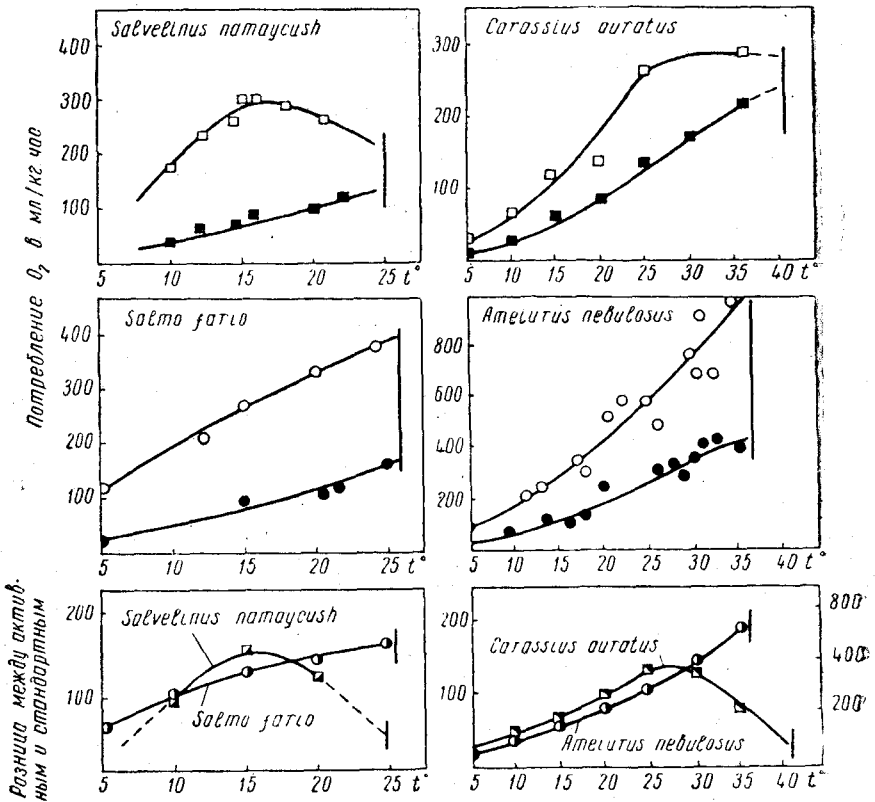


Рис. 90. Скорости активного и стандартного обмена у рыб, акклиматизированных к данной температуре. Вертикальной чертой обозначена верхняя летальная граница температур; зачерченные кружки и квадраты — стандартный обмен, светлые — активный обмен (сводные данные Ф. Фрая)

(стандартный обмен) не всегда и не у всех рыб может быть выражен «нормальной кривой». Это отмечается у рыб, акклиматизированных к тем температурам, при которых идет определение обмена. Если же их сперва акклиматизировать к определенному интервалу температур, а затем определять обмен при больших и меньших температурах, т. е. выявлять приспособляемость организма к новой температуре и изменение обмена в связи с этим приспособлением, то вскрывается сложное реагирование организма на изменения температуры. Нам думается, что изменения обмена у рыбы в процессе ее приспособления к новой температуре имеет большое экологическое значение. В природных условиях суточные колебания температуры в водоемах редко превышают 7°. Если глубина водоема больше 2 м и площадь больше 0,2 га, то суточные колебания температуры равняются обычно 2—4°. Следовательно, рыбы в таких водоемах, как правило, не подвергаются резким колебаниям темпера-

туры воды в продолжение суток и обмен у них устойчив. При сдвиге температуры в сторону от температуры акклиматизации (терминология американских и канадских авторов) или, как мы говорим, от температурной

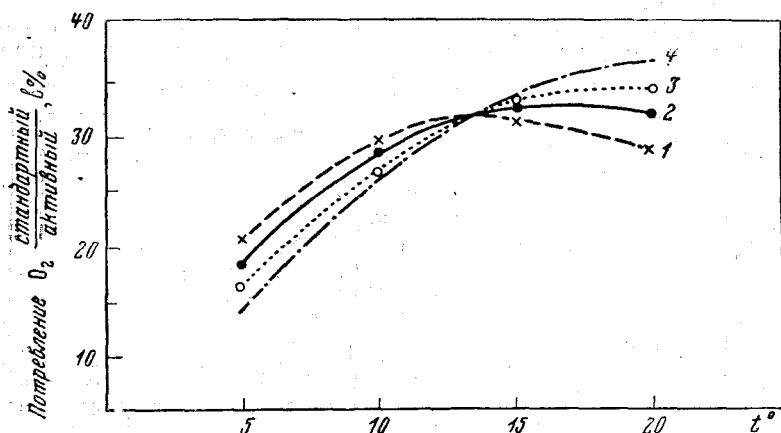


Рис. 91. Соотношение стандартного и активного обмена (потребление O_2) в % при разных акклиматизационных температурах. Вес рыб: 1—5 г; 2—45 г; 3—405 г; 4—1000 г (по С. В. Джобу)

зоны адаптации, рыбы перестраивают свой обмен. На эту перестройку рыбе нужно какое-то время.

Мы обнаружили (Строганов, 1956), что этот процесс перестройки протекает у гамбузии в три фазы, причем длительность фаз разная в зависимости от величины градиента изменения (рис. 92).

В первой (стимулятивной) фазе при неизменяемости температур

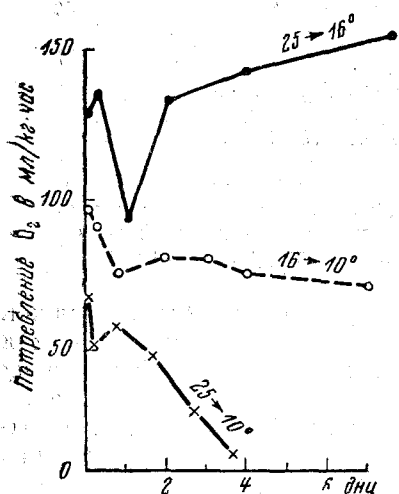


Рис. 92. Потребление кислорода гамбузиями в первые дни приспособления к новой температуре. Соединенные стрелками числа в кривых показывают, из какой в какую температуру перенесены рыбы; потребление O_2 определялось при последней температуре (по Н. С. Строганову)

потребление кислорода увеличивается, а во второй (депрессивной) уменьшается до меньшей величины, чем было в начале опыта. Затем наступает третья фаза (регулятивная), характеризующаяся опять повышением потребления кислорода. Эти три фазы изменения интенсивности потребления кислорода у гамбузии при постоянной температуре всегда наблюдаются, хотя и с разной длительностью и не всегда одинаково резко. Затем наступает конечный результат всех этих приспособительных изменений, который выражает или полную слаженность обмена при новой температуре (рис. 92, 25 → 16°), или же в какой-то мере неслаженность (неустойчивость) обмена, которая может проявляться в разных формах нарушений вплоть до смерти (рис. 92, 25 → 10°). Таким образом, процесс приспособления к новой температуре можно разделить на четыре последовательные фазы, которые для краткости мы можем назвать:

стимулятивная → депрессивная → регулятивная (компенсаторная) → резуль-
тативная.

Как видно, рыба, попав в новые термические условия, должна приспособиться, и конечный результат будет зависеть прежде всего от физиологических и биохимических возможностей животного, а затем от величины термического градиента.

Ц. В. Сербенюк и Ю. Б. Мантейфель (1958) установили на тканях мозга и мышц карповых рыб (голавль, карась, голянь), что при изменении температуры на 8° от средней температуры $14-15^\circ$, к которой рыбы предварительно адаптировались в продолжение недели, происходят сперва биохимические изменения в мозговой ткани (изменение потребления кислорода), а затем по мере адаптации к новой температуре происходят изменения в потреблении кислорода так же и в мышечной ткани. Такого двухфазного реагирования не было обнаружено в тканях, взятых от карасей и голавлей, у которых была экспериментально нарушена связь между головным мозгом и мышечной системой. Авторы считают, что головной мозг регулирует биохимические процессы в мышечной ткани. Мы усматриваем большое физиологическое значение в факте выработки рыбой температурной зоны адаптации. В этой зоне обмен протекает наиболее слаженно и устойчиво. Суточные колебания температуры в водоеме на $2-5^\circ$ почти не оказывают влияния на количественную и качественную стороны газообмена (потребление O_2 , выделение CO_2 и NH_3), что говорит о его относительной устойчивости. Температурная зона адаптации имеет как бы синоним в виде уплощения на кривой обмен—температура. После наших работ появились другие, в которых также отмечается уплощение на кривой. Например, Шмайнг-Энгбердинг (Schmeing-Engberding, 1953) для карпа, золотой рыбки, линя, подкаменщика и форели, а Л. П. Рыжков (1958) для леща также получили уплощение на кривой потребления кислорода. Мевис и Хетс (Meuwis and Heuts, 1957) отмечают уплощение на кривой дыхательного ритма у карпов различного возраста (3-мес. — 4-летки). Причем, крупные рыбы обладают меньшей регуляторной способностью (меньшее уплощение), чем мелкие.

Шмайнг-Энгбердинг замечает, что такое уплощение не получается для наркотизированных рыб. По нашему предложению А. Б. Лозинов в 1946 г. поставил опыты с линиями, у которых он или удалял часть головного мозга, или же наркотизировал их. У разных особей получались разные результаты, хотя у большинства рыб с удаленным мозгом и наркотизированных не наблюдалось уплощения на кривой. Это явление мы понимали как выражение зависимости приспособительного процесса к изменению температуры от нервной системы, эта зависимость очень сложна и требует тщательной расшифровки. Однако эти факты не дают оснований к отрицанию или к умалению физиологического значения температурной зоны адаптации и постоянства обмена в этой зоне. Г. Г. Винберг (1956), рассматривая данные Шмайнг-Энгбердинга, пытается объяснить уплощение кривой повышением двигательной активности рыбы при уменьшении температуры от области предпочитаемых температур. К сожалению, это положение, не подкрепленное экспериментальными данными, остается догадкой и не может противостоять имеющимся опытным данным.

Интересно, что при разборе данных Шмайнг-Энгбердинга Фрай, так же как и Винберг, пытается объяснить уплощение кривой двигательной активностью рыбы. Так, например, Фрай (1957), интерпретируя уплощение кривой обмен — температура как выражение изменения

только активного обмена с возрастанием температуры в доказательство приводит графики (рис. 93), взятые из двух разных работ.

Этот рисунок мы приводим из работы (сводки по дыханию) Фрая, в которой он пытается объединить данные Сулливана и Джоба для палии (вес 15 г). Верхняя кривая изображает количество движений рыб, а нижняя — потребление кислорода при покое. Промежуточная кривая изображает обычный (рутинный) обмен. Сулливан сообщил, что у американской палии (*Salvelinus fontinalis*) наблюдаются спонтанные движения, частота которых увеличивается с ростом температуры до области предпочитаемых (10—15°) температур (термопреферендум), затем уменьшается и в области летальных температур опять увеличивается. На основе изменений спонтанных движений у палии с ростом температуры Фрай и считает возможным объяснить S-образный характер кривой газообмен — температура (рутинный обмен — температура) у рыб из опыта Шмайнг-Энгбердинга и Джоба только за счет спонтанных движений.

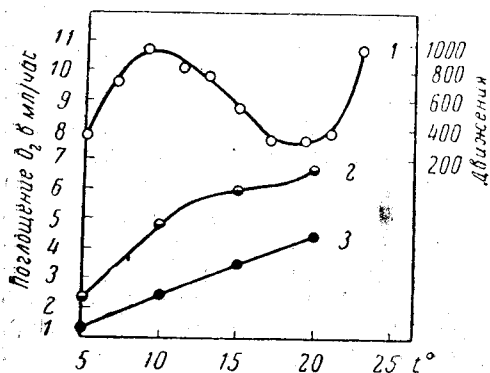


Рис. 93. Влияние спонтанной активности на обычный (рутинный) метаболизм *Salvelinus fontinalis* при разных температурах.

1—спонтанные движения; 2—рутинный обмен; 3—стандартный обмен (из Ф. Фрая)

при t 15 и 20° (для определений при 15 и 20°). Если эти температуры не являются летальными для палии, то процесс приспособляемости, надо полагать, прошел все три фазы (см., к примеру, рис. 92) и вступил в результитивную фазу.

Мы указывали (Строганов, 1956) на лабильность газообмена при изменении температуры среды и на его устойчивость, которая достигается адаптацией. Причем не во всякой области температур рыба может выработать зону адаптации. Например, виргильные самки гамбузии плохо вырабатывают ее при 8—14° и хорошо при 24—29°. Температура в области 10° является нижней предельной температурой, закрепленной в организме наследственно. В пределах летальных температур (нижней и верхней) рыба может настроить свой обмен на определенную температуру, т. е. выработать температурную зону адаптации (рис. 94). Мы придаем большое экологическое значение способности рыб настраивать свой обмен на определенную температуру и затем поддерживать его в относительно устойчивом состоянии при небольших изменениях температуры (суточные колебания).

Интересные данные были получены в лаборатории В. А. Пегеля (Пегель, Реморов 1957, 1959а и б). Авторы отмечают, «что в процессе адаптации рыб к условиям среды у них происходит стабилизация обменных процессов». Причем они (1957) установили на сибирском

ельце, что у адаптированных рыб происходит уплощение кривых температуры тела, частоты дыхания и сердцебиения в зоне адаптации. Это послужило основанием авторам сделать предположение, что у рыб существует механизм терморегуляции, который, в отличие от гомотермов, формируется каждый раз в условиях данной температуры. В процессе температурной адаптации (1959а) происходит стабилизация в содержании сахара и остаточного азота в крови. При смещении температуры на 3° за зону адаптации сперва происходит нарушение устойчивости обмена, а затем он возвращается к исходному уровню. Авторы рассматривают увеличение остаточного азота в крови при смещении температуры за зону адаптации, «как результат прямого влияния температуры на обмен белков». Мы также указывали (Строганов, 1956), что с изменением температуры меняется реактивность живого белка как первооснова изменений качества обмена веществ.

Из приведенного обзора полученных данных по действию температуры на обмен веществ рыб приходится

сделать определенный вывод, что организм (в границах летальных температур) вырабатывает в температурной зоне адаптации определенную слаженность обменных процессов, которая характеризуется относительной устойчивостью и экономностью. При изменении температуры от установившейся зоны происходит перестройка (нарушение) разных звеньев, составляющих обмен, результатом которой может быть: 1) нормализация — возврат к прежнему состоянию, когда изменение мало; 2) переход на новый уровень — адаптация к новой температурной зоне, т. е. новая настройка обменных процессов, когда изменение больше, но не выходит за пределы физиологической нормы и 3) полное нарушение исторически сложившихся соотношений между разными звеньями, составляющими обмен, когда изменения температуры значительны.

Парциальное давление кислорода

Давно известно, что одни рыбы живут в хорошо аэрированной воде и плохо переносят недостаток кислорода, растворенного в воде, а другие рыбы обычно живут в плохо аэрированной воде. В главе «Кровь» была рассмотрена связь между способностью рыб жить при пониженных концентрациях кислорода и свойствами гемоглобина их крови связывать кислород при малых величинах pO_2 . Теперь мы должны рассмотреть вопрос, влияет ли концентрация кислорода во внешней среде на обмен веществ у рыб, на потребление кислорода. К разрешению этого вопроса подходили по-разному и применяли разные методики.

Генце (1910 г.), работая с рядом морских животных по выяснению

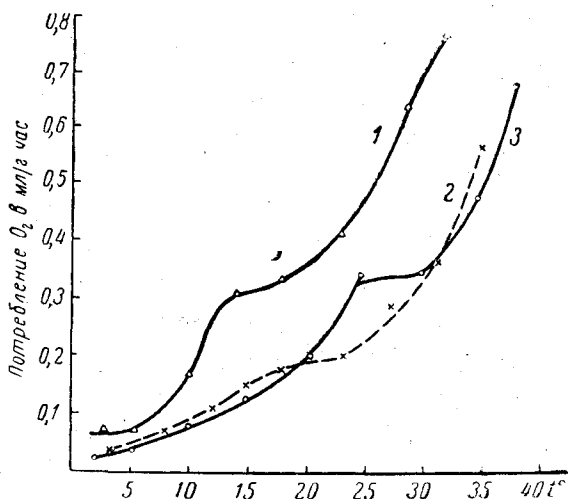


Рис. 94. Смещение температурной зоны адаптации у гамбузии:

1—молодые, адаптированы к 12—19°; 2—беременные, адаптированы к 14—22°; 3—виргильные, адаптированы к 24—29° (по Н. С. Строганову)

влияния концентрации кислорода на интенсивность дыхания, нашел, что некоторые морские беспозвоночные животные (актинии, гефиреи и др.) потребляют разное количество кислорода в зависимости от PO_2 во внешней среде. Оказалось, что они потребляют кислорода тем больше, чем больше концентрация кислорода в воде.

Такие рыбы, как *Sargus annularis* (из семейства Sparidae) и *Coris* (из семейства Labridae), в противоположность беспозвоночным животным потребляют одинаковое количество кислорода при разной величине PO_2 . В этих опытах Генце сразу выявилась разница в интенсивности дыхания у рыб и беспозвоночных животных при разном PO_2 . У рыб дыхание не зависит от PO_2 , а у беспозвоночных зависит. Далее Генце отмечает, что независимость потребления кислорода рыбой от PO_2 во внешней среде наблюдается только в известных пределах значений PO_2 . При снижении содержания кислорода, растворенного в воде,

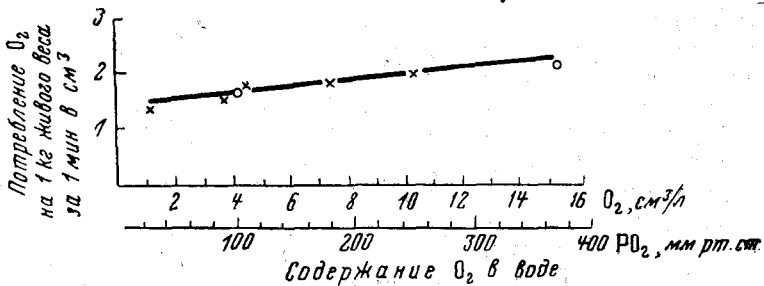


Рис. 95. Потребление O_2 карпом при разном содержании кислорода, растворенного в воде (по Гаардеру)

сперва наблюдается учащение дыхания у рыб без снижения потребления количества кислорода, а потом резкое падение потребления кислорода.

Этот опыт решил проверить сотрудник лаборатории Круга Гаардер (Gaarder, 1918), применив методику Круга, т. е. определение дыхания в проточной воде. Чтобы исключить влияние пищеварительного процесса и мышечных движений на потребление кислорода рыбой, Гаардер прекращал кормление рыбы (карпа) за 2 дня до опыта и во время опыта. Карпа наркотизировали 0,4%-ным раствором этилуретана. Вес карпа был 16,4 г.

Пропуская через дыхательную камеру (см. рис. 69) воду с разной концентрацией кислорода (от $1,39 см^3 O_2$ на литр до $17,45 см^3$ на литр), Гаардер получил весьма близкие величины потребления кислорода карпом при $t 20^\circ$, несмотря на большую разницу в PO_2 во внешней среде (рис. 95).

Гаардер не придает никакого значения небольшому увеличению потребления кислорода карпом при увеличении PO_2 в воде и считает, что оно постоянно в широком интервале изменений концентрации кислорода. Однако если вычислить потребление кислорода карпом при содержании его в воде $1,40 см^3$ на литр и при $17,40 см^3$ на литр, то во втором случае карп потребляет кислорода на 40% больше, чем в первом. Характер изменения потребления O_2 карпом с ростом PO_2 не оставляет сомнений в том, что оно слабо зависит от PO_2 в воде. Хотя концентрация кислорода увеличилась в 12,4 раза, а потребление кислорода всего на 40%, все же слабая зависимость есть. Гаардер считает, что указанное небольшое увеличение потребления кислорода — резуль-

тат повышения растворимости газа в плазме крови карпа согласно закону Генри.

Гаардер вместе с Крогом на основании опытов Крога и Лейча рассчитали, что гемоглобин крови карпа при $t 17^\circ$ насыщается кислородом на 100%, т. е. переходит в HbO_2 полностью, если насыщение проводить при концентрации кислорода, равной $0,44 \text{ см}^3$ на литр ($\text{PO}_2 = 10 \text{ мм рт. ст.}$). Однако гемоглобин насыщается только на 58%, если концентрация O_2 будет $0,09 \text{ см}^3$ на литр ($\text{PO}_2 = 2 \text{ мм рт. ст.}$). Отсюда Гаардер делает заключение, что карп потребляет постоянное количество кислорода при разном PO_2 во внешней среде, если вода, омывающая жабры, будет насыщена кислородом выше $0,44 \text{ см}^3$ на литр. Если же вода будет содержать меньшее количество кислорода, то гемоглобин крови не будет полностью насыщаться и вследствие этого потребление его карпом будет уменьшено.

После работы Гаардера появилась статья Ф. Хэлла (Hall, 1929), работавшего с морскими рыбами. Ф. Хэлл попытался к этому вопросу подойти с экологических позиций, поэтому взял рыб из разных мест обитания и с разной активностью (рис. 96). Им были взяты очень активная рыба (*Stenotomus chrysops*), активная (*Tetrodon maculatus*) и вялая рыба (*Opsanus tau*).

Имеется существенная разница в потреблении кислорода активными и малоактивными рыбами. Малоактивная рыба (*Opsanus tau*) потребляет кислород в прямой зависимости от его концентрации во внешней среде. Очень активная рыба (*Stenotomus chrysops*) при PO_2 от 30 мм рт. ст. и выше потребляет почти постоянное количество кислорода при значительном изменении PO_2 . При PO_2 ниже 30 мм рт. ст. потребление кислорода рыбой резко снижается. *Tetrodon maculatus* занимает промежуточное положение. Хэлл первый отметил корреляцию между активностью рыбы и влиянием PO_2 на интенсивность потребления ею кислорода. По данным Хэлла, активные рыбы более резистентны к изменениям содержания кислорода во внешней среде, чем рыбы малоактивные, вялые.

Сравнивая данные Гаардера и Хэлла, мы видим, что они принципиально одинаковы, и Хэлл только подтвердил и расширил данные Гаардера. Более ранние исследования Винтерштейна в 1908 г. на плотве и красноперке хотя и не были проведены с такой тщательностью, как работы Гаардера и Хэлла, но автор получил в принципе такие же результаты.

Однако в 1930 г. против утверждения Хэлла резко выступил Кейс (Keys, 1930), указавший, что Хэлл получил данные о зависимости потребления кислорода от PO_2 в воде некоторыми рыбами только потому, что им были допущены методические ошибки (непостоянство экспериментальных условий).

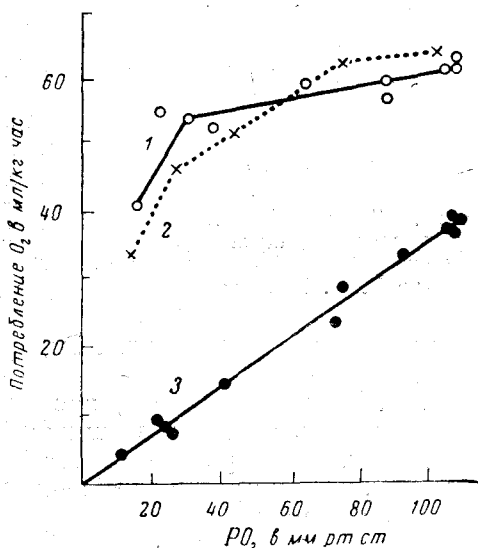


Рис. 96. Зависимость потребления O_2 рыбами от PO_2 в воде:
1—*Stenotomus chrysops*; 2—*Tetrodon maculatus*; 3—*Opsanus tau* (по Хеллу)

Кейс, проведя опыты на фундулюсе, пришел к выводу, что эта рыба практически потребляет одинаковое количество кислорода в широких пределах изменений PO_2 во внешней среде. Но потребление резко уменьшается, если PO_2 снизится ниже определенной величины (асфиксического уровня, по Кейсу). Хотя Кейс и возражал Хэллу, но по существу получил такие же результаты. Аналогичные Хэллу данные были получены Амберсоном с сотрудниками для фундулюса и Торайном для золотой рыбки.

На основании этих работ мы можем заключить, что потребление кислорода рыбами принципиально зависит от PO_2 во внешней среде, но эта зависимость у разных рыб выражена в различной степени. Имеются рыбы вроде *Opsanus tau*, у которых зависимость потребления кислорода от PO_2 большая, и есть рыбы, у которых потребление кислорода очень мало или даже практически не зависит от PO_2 (в некотором интервале PO_2) (карп,

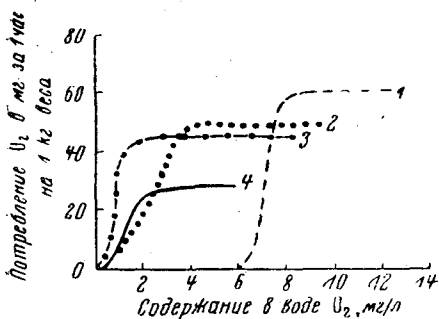


Рис. 97. Зависимость потребления O_2 у нельмы (1), щуки (2), карася (3) и язя (4) от PO_2 в воде; $t=0^\circ$ (по Т. И. Привольневу)

фундулюс, *Stenotomus* и др.). Ряд рыб занимает промежуточное положение.

Т. И. Привольнев (1947) провел опыты на нескольких видах рыб и получил результаты, подтверждающие данные Хэлла (рис. 97, 98). В указанных выше работах отмечается определенная концентрация кислорода, ниже которой потребление кислорода рыбой резко падает. Эта концентрация может быть названа пороговой концентрацией.

Пороговая концентрация кислорода неодинакова у разных рыб. Наблюдается прямая связь между величиной нижней пороговой концентрации и сродством гемоглобина крови к кислороду. Рыбы, имеющие большое сродство гемоглобина к кислороду, имеют малую пороговую концентрацию, а рыбы со слабым сродством—большую пороговую концентрацию.

Интервал концентраций кислорода, растворенного в воде, при которых происходит постоянное или почти постоянное потребление кислорода рыбой (уплощение кривых на рис. 97 и 98), Т. И. Привольнев назвал кислородной зоной адаптации. Величину кислородной зоны адаптации можно измерять тем интервалом концентраций кислорода (в cm^3), в пределах которого наблюдается постоянное потребление кислорода при изменении PO_2 .

Из имеющихся экспериментальных данных мы можем сделать

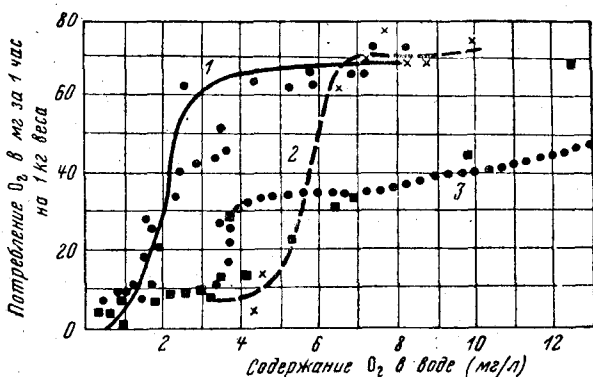


Рис. 98. Зависимость потребления O_2 у щуки (1), нельмы (2) и язя (3) от PO_2 в воде при $t=10^\circ$ (по Т. И. Привольневу)

заключение, что величина кислородной зоны адаптации у разных рыб разная и колеблется от 0 до 10 и больше кубических сантиметров кислорода на литр.

Привольнев указывает, что за пределами кислородной зоны адаптации происходит угнетение дыхания.

Аналогичные данные были получены А. Б. Лозиновым (1952) для мальков и сеголетков осетра и севрюги. Характер кривых однотипен, поэтому приведем кривую только для сеголетков осетра (рис. 99).

В этих опытах Т. И. Привольнева выявляется интересная особенность. Молодые рыбы потребляют кислород в прямой зависимости от его концентрации во внешней среде, а по мере роста рыб у них начинает выявляться кислородная зона адаптации, и когда рыба становится взрослой, то эта зона выявлена наиболее полно (рис. 100).

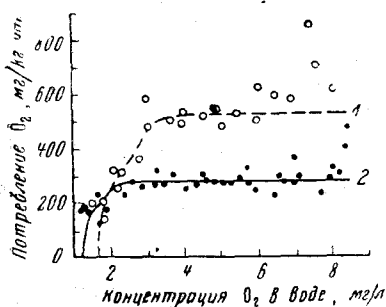


Рис. 99. Зависимость потребления O_2 сеголетками осетра от PO_2 в воде: 1— 25° ; 2— 18° (по А. Б. Лозинкову)

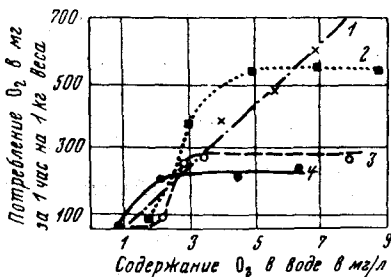


Рис. 100. Изменение зависимости потребления O_2 плотвой от PO_2 в воде с возрастом:

1—в возрасте 10—15 дней; 2—в возрасте 2— $2\frac{1}{2}$ мес.; 3—в возрасте 10 мес.; 4—взрослая (по Т. И. Привольневу)

Следовательно, независимость потребления кислорода от PO_2 во внешней среде такое свойство, которое развивается в онтогенезе данной рыбы и имеет приспособительное значение.

В вопрос о зависимости интенсивности потребления кислорода рыбами от его концентрации во внешней среде внесли существенное добавление канадские исследователи (Фрай и его сотрудники). Ф. Фрай (1947) считает необходимым учитывать активные движения рыб и отдельно рассматривает влияние концентрации кислорода на активный и на стандартный обмен. В своей сводке (1957) он приводит данные Фергусона, из которых видно, что на скорость плавания окуня (*Perca flavescens*) оказывает влияние как концентрация кислорода, так и температура (рис. 101).

При уменьшении содержания кислорода до некоторой величины активные движения рыбы уменьшаются, а потом совсем прекращаются, если концентрацию кислорода снизить еще более. Фрай (1947) рекомендует различать два уровня в содержании кислорода, которые имеют экологическое значение: 1 — начальный, ограничивающий уровень. Это уровень PO_2 , ниже которого начинает уменьшаться потребление кислорода при максимальной устойчивой активности; 2 — уровень незначительной активности, т. е. такой уровень PO_2 , при котором рыба может поддерживать только стандартный обмен (покой). Следовательно, чтобы животное могло существовать в природной обстановке, оно

должно осуществлять основной обмен и активный, т. е. двигаться. Соотношение указанных уровней хорошо выражено Фраем (рис. 102).

Ниже уровня, обозначенного цифрой 2, кислорода поступает в организм так мало, что его недостаточно для поддержания основных функций животного. Такое состояние не может долго продолжаться и рыба гибнет. Когда уменьшается количество кислорода, то рыба ограничивает прежде всего внешние движения (активный обмен) и за счет этого поддерживает основной обмен на постоянном уровне и только при значительном уменьшении PO_2 снижается и этот обмен. При адаптации рыбы к пониженным концентрациям кислорода происходит сдвиг кривой влево, т. е. в сторону меньших концентраций для обоих уровней.

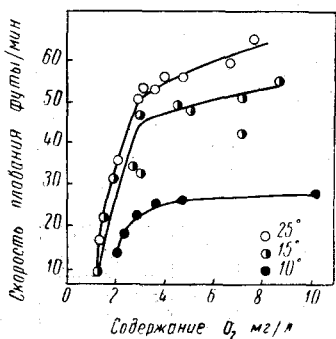


Рис. 101. Зависимость скорости плавания окуня (*Perca flavescens*) от температуры и концентрации кислорода. Скорость плавания определена по Фраю и Харту (по Ф. Е. Фраю)

Для разных температур и парциального давления кислорода в воде наблюдается смещение уровней постоянного потребления кислорода (кислородная зона адаптации, по Т. И. Привольневу) в сторону повышенных концентраций с увеличением температуры (рис. 103).

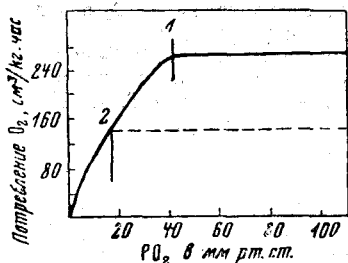


Рис. 102. Активный (верхняя кривая) и стандартный (нижняя кривая) обмены у золотой рыбки, адаптированной к 25°. 1 — начальный ограничивающий уровень; 2 — уровень избыточной активности (по Ф. Е. Фраю)

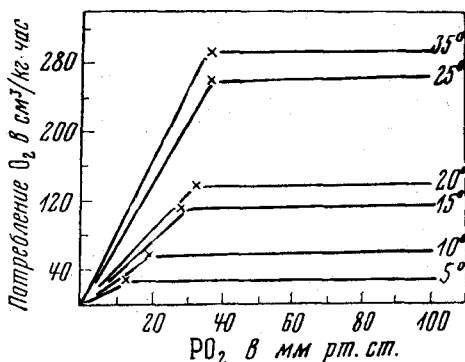


Рис. 103. Зависимость наибольшего устойчивого потребления O_2 золотой рыбки от напряжения кислорода в воде при разных температурах (по Ф. Е. Фраю и Дж. С. Харту)

Исследование влияния высоких концентраций кислорода на рыбу было проведено О. Гемпелем (Haemperl, 1928). Пропуская кислород из бомбы через аквариум, в котором находились карпы, лини, форели и судаки, он установил, что при значительных концентрациях кислорода (до $32 \text{ см}^3 O_2$ на литр) рыбы по-разному реагируют на повышение концентрации кислорода выше нормы.

Молодые рыбы форели (*Trutta iridea* и *T. fario*) при увеличении концентрации кислорода сначала ложатся на бок или спину, потом заглатывают ртом воздух и, наконец, впадают в оцепенелое состояние. Кислород действует, как наркоз. Дальнейшее пребывание рыбок в повышенных концентрациях кислорода приводит их к смерти.

На взрослых рыб такие концентрации кислорода действуют слабее, чем на молодь. При этом двух-трехлетние рыбы проявляют повышенную раздражимость при легком встряхивании их. При повышенных концентрациях кислорода рыбы сначала часто дышат, но через некоторое время учащенное дыхание сменяется замедленным и, кроме того, само дыхание становится поверхностным.

В таком состоянии рыбы могут находиться в течение суток. При переносе их в воду с обычной концентрацией кислорода они быстро оправляются и какого-либо остаточного вредного влияния не замечается в продолжение недели.

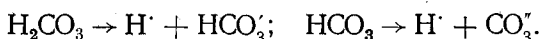
Взрослые рыбы при температуре воды 7—15° оказываются более резистентными к увеличенной концентрации кислорода, чем молодые.

Кислород оказывает наркотизирующее влияние на рыб так же, как и на высших позвоночных животных (Лазарев).

Угольная кислота

Угольная кислота является физиологически активным веществом и всегда содержится в крови рыб как конечный продукт обмена. Роль CO_2 в организме большая. CO_2 является продуктом метаболизма и раздражителем дыхательного центра.

В крови и тканях угольная кислота в основном может находиться в формах CO_2 , H_2CO_3 , HCO_3^- и CO_3^{2-} . CO_2 — газ, растворен в жидкостях тела и клетках, легко растворим и легко проникаем сквозь межклеточные перегородки. Соединяясь с водой, дает H_2CO_3 , которая в водной среде может диссоциировать в две фазы:



Первая константа диссоциации равна $3,1 \cdot 10^{-7}$ при 18°, вторая — $5,4 \cdot 10^{-10}$ при 25°, т. е. первая константа примерно в 1000 раз больше второй. Ионы бикарбоната (HCO_3^-) и карбоната (CO_3^{2-}) связываются с катионами и принимают участие в создании буферных свойств крови (см. главу «Кровь»). Водородные ионы, возникающие в результате диссоциации H_2CO_3 , увеличивают кислотность крови, что оказывает в свою очередь влияние на состояние белков крови и протоплазмы, а также на реакцию гемоглобина с кислородом.

Накопление CO_2 в крови приводит к значительным изменениям физико-химических свойств крови, влияющим на течение и направление физиологических процессов. Свободная CO_2 может сама связываться с гемоглобином и тем самым мешать реакции соединения гемоглобина с кислородом.

Так как все формы угольной кислоты между собой связаны и находятся в определенном равновесии и соотношении, то, увеличивая или уменьшая какую-нибудь из форм, мы нарушаем установившееся равновесие.

Для поддержания физиологически необходимого равновесия в крови и в плазме клеток организм рыбы удаляет избыточную CO_2 в окружающую среду или задерживает ее в крови, если наблюдается ее недостаток (например, при подщелачивании крови).

Растворимость CO_2 в воде относительно велика. При равновесии воды с воздухом в одном литре пресной воды растворяется $0,51 \text{ см}^3$ CO_2 при 0° и $0,26 \text{ см}^3$ при 20°. В морской воде с соленостью в 35‰ CO_2 растворяется соответственно (при 0° и 20°) $0,44$ и $0,23 \text{ см}^3$. В литре воздуха содержится $0,3 \text{ см}^3$ CO_2 .

Угольная кислота может растворяться в еще больших количествах, если в водном растворе имеются избыточные гидроксильные ионы. Поэтому жесткие воды могут растворять CO_2 значительно больше, чем мягкие. С увеличением глубины увеличивается и содержание CO_2 в воде.

Обычно концентрация CO_2 в воде достигает не больше 2—5 мг на литр. К такой концентрации CO_2 во внешней среде рыбы достаточно хорошо приспособлены. Избыточная CO_2 легко выбрасывается организмом в окружающую среду — воду, где она благодаря хорошей растворимости быстро переходит в H_2CO_3 , а последняя, связываясь с катионами, переходит в соль. Поэтому в газообразной форме CO_2 в воде остается мало, в больших концентрациях содержится HCO_3^- и в значительно меньших CO_3^{2-} .

В пресных водах зимой подо льдом, а летом в ночные часы в период сильного развития фито- и зоопланктона в значительных количествах накапливается свободная CO_2 , в последнем случае как результат дыхания водных животных, растений и бактерий.

При таких условиях рыба попадает в условия повышенных концентраций свободной угольной кислоты. Результат будет определяться чувствительностью данной рыбы к накоплению в крови CO_2 , концентрацией CO_2 в окружающей рыбу воде и длительностью пребывания рыбы при таких концентрациях.

Купцис (1901 г.) наблюдал, что окунь, ерш и плотва перевертываются на бок или на спину, если в воде увеличивается концентрация CO_2 . Причем первоначальные симптомы действия CO_2 на рыб — повышенное беспокойство, раздражимость, учащенное неритмичное дыхание. Затем наступает нарушение равновесия, и рыба принимает боковое или спинное положение, если в воде будет содержаться 296 мг/л свободной и полусвязанной CO_2 . При концентрации около 440 мг/л наступает смерть.

Осборн и Мунтц (1906 г.) наблюдали, что рыбы не могут плыть против течения, если увеличена концентрация CO_2 в воде. Этот факт можно объяснить тем, что при повышенных концентрациях CO_2 у рыб повышается мышечная утомляемость, понижается жизненный тонус.

Винтерштейн (1908 г.) установил, что при увеличении концентрации CO_2 в воде уменьшается способность рыб использовать кислород, растворенный в воде. Из его данных видно, что даже карась при концентрации CO_2 в воде 30,79% атмосферного давления начинает задыхаться при содержании кислорода 5,23 см³ на литр.

Рейс (1910 г.) на рыбах разной экологии установил чувствительность их к CO_2 (табл. 93).

Из этого мы можем сделать вывод, что рыбы, живущие в чистых, проточных, хорошо аэрированных водах (форели), сильнее страдают

Таблица 93

Влияние CO_2 на рыб (концентрация CO_2 дана в мг на литр)

Виды рыб	Учащенное дыхание, аритмия	Нарушение равновесия	Боковое или спинное положение
Ручьевая форель	36	50	100—147
Радужная форель	36	50—70	147
Карп	55—73	202	257
Линь	110—128	385	440

от избытка угольной кислоты, чем рыбы стоячих вод из заиленных и часто сильно заросших и «цветущих» водоёмов (каarp, линь).

Если форели, как правило, не встречаются со значительными концентрациями угольной кислоты, то карп и линь встречаются. Поэтому первые не выработали способности противостоять повышенным концентрациям CO_2 , а вторые выработали. Приспособление шло, по-видимому, в первую очередь по пути обеспечения реакции связывания кислорода гемоглобином (см. диссоциационные кривые оксигемоглобина, рис. 31 и 33).

Шелфорд и Алле (1913), изучая отношение разных рыб к газам, растворенным в воде, также пришли к выводу, что рыбы очень сильно и быстро реагируют на увеличение концентрации CO_2 в воде. Рыбы избегают воду, в которой концентрация CO_2 увеличилась до 20 мг/л.

Э. Уильмер (Willmer, 1934), исследуя рыб Британской Гвианы, нашел интересную зависимость дыхания от содержания CO_2 в воде. Он взял 6 видов рыб, живущих в водоёмах, сильно отличающихся по своему газовому режиму (табл. 94).

Таблица 94

Содержание кислорода и углекислоты в водоёмах

Характер водоёма	Содержание O_2 в:		Напряжение CO_2 в мм рт. ст.
	см ³ на 1 л	мм рт. ст.	
Река	4,5—5,0	120—135	2—5
Ручей	2,5—3,5	65—95	6—22
Болото, прудки	0,2—2,0	5—55	16—32

Эта таблица интересна тем, что она показывает, как при усилении процессов разрушения органических веществ (болота, лужи) происходит уменьшение содержания растворенного в воде кислорода и увеличение содержания угольной кислоты. В наших непроточных водоёмах с повышенным содержанием органических веществ наблюдается такая же картина, если температура воды повышена.

Уильмер отмечает, что в водах болот, прудков и других мелких водоёмов живут только те рыбы, которые могут дышать кислородом воздуха или жить в самых поверхностных слоях воды, так как они лучше азрированы, чем придонные слои. Переход от водного типа дыхания к воздушному определяется соотношением концентраций кислорода и угольной кислоты, растворенных в воде (рис. 104).

При содержании CO_2 30 см³ в литре воды рыбы болот и прудков частично переходят к воздушному дыханию, если даже концентрация кислорода в воде равняется 3—4 см³/л. При 35 см³/л CO_2 и больше рыбы могут удовлетворять свои потребности в кислороде только за счет кислорода воздуха. При таких условиях водный тип дыхания рыб оказывается недостаточным для использования растворенного в воде кислорода, хотя его и содержатся там значительные количества (3—4 см³/л).

Х. Ольтгоф (Olthof, 1934) отметил, что если CO_2 производит заметное физиологическое действие на рыб, вызывая учащение дыхания при 0,8% CO_2 , то наркотизированные рыбы оказываются менее чувствительными к CO_2 и интенсивность дыхания повышают только при концентрации CO_2 , равной 2,4%.

Отмечено (как общая закономерность действия угольной кислоты на рыб), что малые концентрации CO_2 вызывают учащенное дыхание, а большие — нарушение в координации движений, приостановку дыхательных движений и, наконец, наркотическое состояние. Пелагические рыбы и рыбы из водоемов с чистой, хорошо аэрированной водой более чувствительны к повышению концентрации CO_2 , чем придонные и рыбы, живущие в сильно заиленных и заросших водоемах; морские рыбы более чувствительны, чем пресноводные. Длительное пребывание рыб при повышенных концентрациях CO_2 ведет к глубоким нарушениям в жизненных процессах и даже к смерти.

Разные рыбы неодинаковое время могут пребывать в условиях повышенного содержания CO_2 без вредных для них последствий. Это зависит от их приспособленности к месту обитания.

Фиш (в 1943 г.) предложил использовать свойство рыб впадать в наркотическое состояние под влияни-

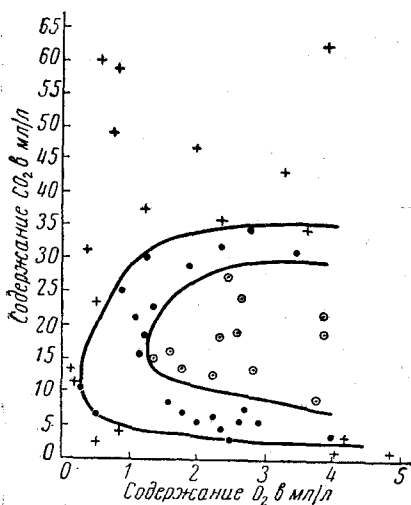


Рис. 104. Потребление кислорода *Erythrinus untaeniatus* в зависимости от изменений O_2 и CO_2 в воде. Кружки с точкой — водное дыхание; кресты — воздушное дыхание и точки — водно-воздушное дыхание (по Уильмеру)

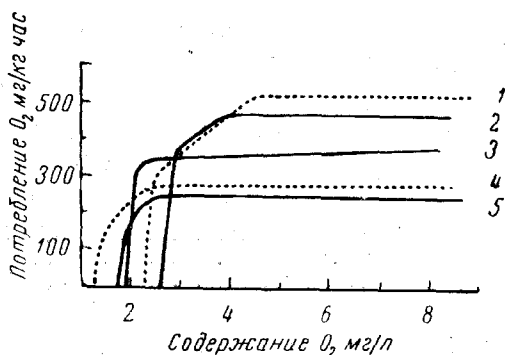


Рис. 105. Зависимость потребления кислорода молодью осетра и севрюги от концентрации O_2 и CO_2 в воде.

Мальки севрюги:

1 — при CO_2 5—10 мг/л; 2 — при CO_2 35—44 мг/л. Мальки осетра: 3 — при CO_2 5—42 мг/л. Сеголетки осетра: 4 — при CO_2 5—10 мг/л; 5 — при CO_2 60—65 мг/л (графики объединены из А. Б. Лозинова)

ем CO_2 для перевозки их на дальние расстояния. А. Б. Лозинов (1953) вопреки широко распространенному мнению о большом влиянии CO_2 на отношение рыб к кислородному дефициту нашел, что молодь осетра и севрюги в возрасте от 40 дней до 7 месяцев не обнаруживает повышенной чувствительности к увеличению концентрации CO_2 в воде (до 40—60 мг CO_2 на литр).

Пороговая и критическая концентрация кислорода изменяется очень мало и «только незначительно снижает интенсивность газообмена» (рис. 105). Однако, как показали наши наблюдения, при длительном пребывании молоди указанных рыб в воде даже с меньшей концентрацией CO_2 отмечается угнетающее влияние угольной кислоты на общий обмен молоди (интенсивность питания, темп роста и др.) (Строганов, 1951). Для эколога представляют интерес данные, приводимые Ф. Фраем (1957), для разных рыб (морских и пресноводных) о зависимости уровня концентрации кислорода, при котором наступает

удуше, от концентрации CO_2 . Этот уровень возрастает с увеличением напряжения угольной кислоты (PCO_2) в воде (рис. 106).

Наименее чувствительными к угольной кислоте оказываются рыбы умеренно холодных пресных (карликовый сомик *Ameiurus*) и морских вод (*Fundulus* и *Opsanus tau*).

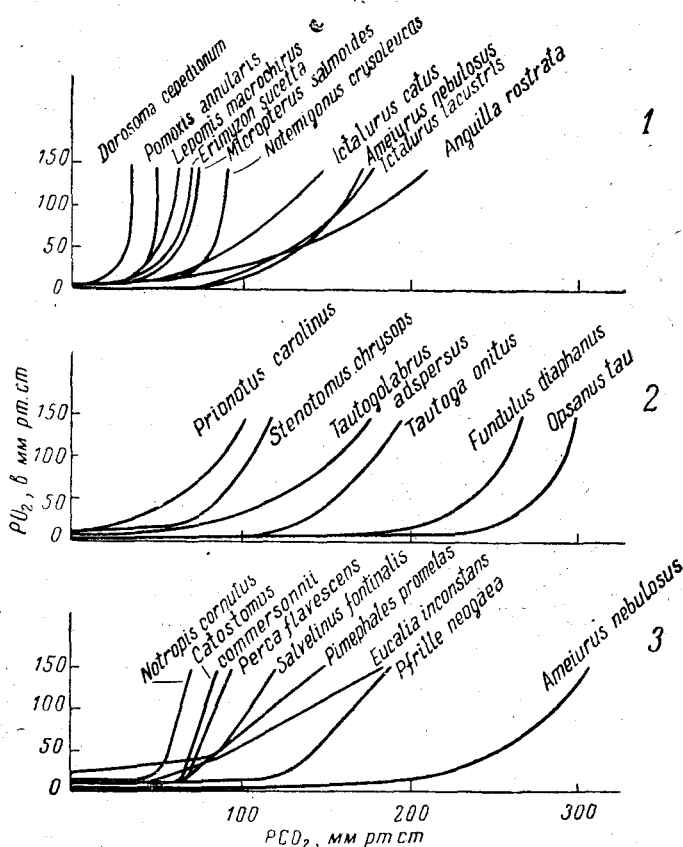


Рис. 106. Асфиксические уровни кислорода при разном напряжении CO_2 в воде:
 1—умеренно теплая пресная вода (зима); 2—умеренно соленая морская вода (лето); 3—умеренно холодная пресная вода (лето) (по Ф. Е. Фраю)

Водородные ионы

В естественных водоемах угольная кислота и pH являются двумя сопряженными факторами. В период «цветения» воды днем угольная кислота поглощается растениями, в результате чего увеличивается щелочность воды (pH увеличивается), а в ночные часы вся масса живых организмов дышит, потребляя кислород и выделяя CO_2 . Увеличивается кислотность воды (pH уменьшается).

В результате естественного хода жизненных процессов рыбы стоячих водоемов подвергаются влиянию колебаний CO_2 и pH в течение суток и сезонов года.

Пауэрс (1921), помещая морских рыб в сосуд с водой, закрывал его резиновой пробкой и дожидался момента, когда рыбы потребляли часть кислорода и гибли. Оставшееся количество кислорода в литре

воды считалось тем пределом O_2 , ниже которого рыбы не способны были использовать кислород для дыхания. Оказалось, что этот предел O_2 , или способность рыб использовать кислород, зависит от рН морской воды.

Прути критиковал Пауэрса за то, что он не определял концентрацию кислорода перед помещением рыб в опытный сосуд. Прути ставил опыты с трехиглой колюшкой так же, как и Пауэрс, в закрытом сосуде, только O_2 и рН определял как перед опытом, так и после. Оказалось,

что при рН=3 рыбы живут одинаковый срок в воде, будет ли в ней содержаться кислорода 1,36 или 6,5 $см^3/л$.

Большую работу по изучению зависимости потребления кислорода рыбами от рН среды провели Уйбе, Макгавок, Фуллер и Маркус (Wiebe, Mac Gavock, Fuller and Markus, 1934) на пресноводных рыбах—девятииглой колюшке, большеротом черном окуне, желтом окуне, голубом окуне, малоротом черном окуне, золотой уклейке, золотой рыбке, голяне, форели и др. Было выяснено, что при изменении рН среды разные рыбы по-разному способны использовать растворенный в воде кислород (рис. 107 и 108).

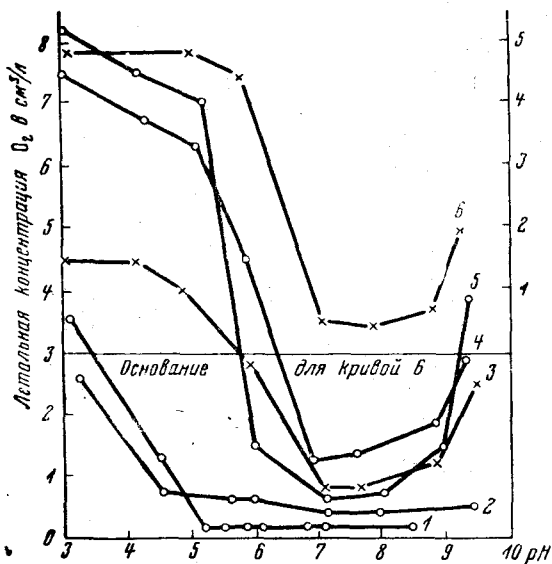


Рис. 107. Зависимость минимальной концентрации O_2 от рН воды:

1—золотая рыбка ($t=20^\circ$); 2—окунь американский ($t=25^\circ$); 3—голяня голопузка ($t=18^\circ$); 4—голяня голопузка ($t=19^\circ$); 5—голяня ($t=18^\circ$); 6—окунь голубой (по А. Уйбе, А. Макгавоку, А. Фуллеру и Г. Маркусу)

Из рис. 107 и 108 видно, что пороговая величина концентрации кислорода, растворенного в воде, очень сильно зависит от рН воды.

Есть область рН, в которой пороговая величина концентрации наименьшая, а в сторону кислую и сторону щелочную она резко возрастает. Иными словами, абсолютная концентрация кислорода еще не может полно характеризовать условия дыхания рыбы.

Для примера возьмем голубого окуня. При рН=7 окунь задыхается при концентрации кислорода 2,25 $см^3/л$, но если рН=6, то он задыхается даже при концентрации кислорода 5 $см^3/л$.

Из этих данных можно сделать еще один важный вывод. Область рН, в которой пороговая величина концентрации кислорода наименьшая, для одних рыб широка и занимает 3—3,5 единиц рН, у других — мала — всего 1—1,5 единиц рН. По данным Пауэрса, эта область у сельди занимает всего 0,1—0,2 единицы рН.

В этих фактах мы также видим пример приспособления рыб к жизни в условиях относительно устойчивой концентрации водородных ионов (морская вода в примере с сельдью) и в условиях меняющейся концентрации водородных ионов, как наблюдается, например, в пресных водах, особенно в стоячих. При условии широкой вариации рН в пресной воде сельдь не может нормально дышать, так как дыхание

затруднено и сельдь задохнется даже при относительно высокой концентрации кислорода, растворенного в воде. В условиях устойчивой концентрации ионов водорода (морская вода) нет необходимости вырабатывать приспособления для хорошего использования кислорода. Если рН воды сильно меняется, то рыбы приспосабливаются к этим изменениям, а если рН устойчив, то нет стимула для приспособления к широким изменениям рН.

По данным Скадовского, область рН, переносимая окунем, щукой, равняется 4—8; по Крезер, для ручьевой форели—4,6—9,5; по Броун, для акулы—8,2—8,7; по Брюхатовой, для карася—4 и для карпа—5.

Пресноводные рыбы, как уже указывалось, подвержены большим колебаниям концентрации кислорода, чем морские. Здесь мы встречаемся с одним фактором, ухудшающим дыхание,—это колебания рН. Рыбы в сильно кислой и сильно щелочной среде хуже используют кислород, имеют более затрудненное дыхание, чем в области рН, близкой к нейтральной. Для многих рыб область рН, равная 6—8,5, является наиболее благоприятной. Способность рыб использовать кислород, растворенный в воде, зависит не только от его концентрации (PO_2), но и от концентрации водородных ионов. Возможность существования рыбы в данной воде определяется не только особенностями ее, но и среды.

В опыте Т. В. Новиковой (1939) было показано, что увеличение концентрации водородных ионов в воде снижает интенсивность дыхания окуней и карпов. Причем окунь оказался менее чувствительным к изменениям рН, чем карп (табл. 95).

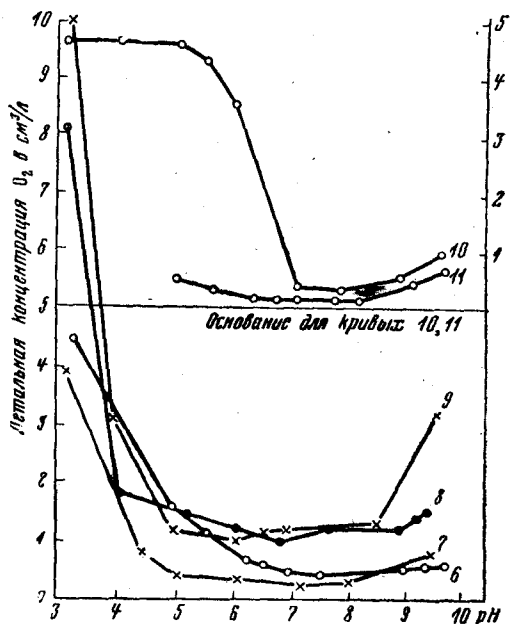


Рис. 108. Зависимость летальной концентрации O_2 от рН среды: 6—окунь черный малоротый ($t=25^\circ$); 7—крапия белая ($t=25^\circ$); 8—форель радужная ($t=11,7^\circ$); 9—форель радужная ($t=13,5^\circ$); 10—рыба солнечная ($t=20^\circ$); 11—уклейка золотая ($t=13,5^\circ$) (по А. Уйбе, А. Макгавоку, А. Фуллеру и Г. Маркусу)

Таблица 95

Влияние рН на потребление кислорода рыбами (в мг O_2 на 1 г живого веса за 1 час)

рН	Карп			Окунь		
	вес в г	потреблено кислорода	потреблено кислорода за одно дыхание ($\times 10\,000$)	вес в г	потреблено кислорода	потреблено кислорода за одно дыхание ($\times 10\,000$)
7,4	18,1	0,24	22,0	8,1	0,12	2,2
6,5	17,4	0,19	12,0	—	—	—
5,5	16,5	0,16	6,9	8,2	0,10	1,9

Предложенный нами способ вычисления потребления кислорода за одно дыхание (Строганов, 1938) позволяет лучше вскрыть зависимость газообмена от изменений разных факторов внешней среды.

При неблагоприятных условиях внешней среды переход кислорода из окружающей рыбу воды в кровь и его связывание ухудшается. Из этого организм рыбы, как правило, реагирует повышением частоты дыхательного ритма. В известных пределах учащение ритма компенсирует уменьшенное потребление кислорода за одно дыхание, но при значительном ухудшении условий полная компенсация не происходит, и тогда общее потребление кислорода рыбой снижается.

Скорость течения воды

В литературе много раз указывалось, что речные рыбы, постоянно живущие в проточной воде, и рыбы стоячих вод имеют разную интенсивность обмена. Давно замечено, что реофильные рыбы более чувствительны к недостатку кислорода, чем рыбы стоячих вод. Однако этот вопрос не является уже решенным. Приведем некоторые данные.

Сравнительные материалы для рыб были получены М. Т. Ивановой (1939) на Звенигородской биологической станции. Она брала речных и прудовых рыб из разных мест, а затем определяла у них потребление кислорода обычным методом в герметически закрывающихся банках с определением кислорода по Винклеру. В табл. 96 приведены ее данные для рыб приблизительно одинакового веса.

Как видно, экологические условия обитания оказывают более сильное влияние на интенсивность дыхания, чем систематическое положение рыбы. Более активные рыбы, как например голавль, плотва, пес-

Таблица 96

Интенсивность дыхания рыб, взятых из мест с разной проточностью воды

Виды рыб	Место обитания	Средний вес (в г)	Возраст	t°	Потреблено O ₂ в мг на 1 г живого веса за 1 час	
					среднее	размах колебаний
Голавль	текущие воды, открытые места водоемов	3,04	1	18	0,282	0,19—0,35
Плотва		1,75	1	18	0,282	0,21—0,29
Пескарь		2,02	2	18	0,281	0,22—0,31
Уклея		3,87	1	18	0,282	0,23—0,36
Линь	тихая заводь, пруд (стоячие воды)	5,85	2	18	0,155	0,14—0,17
Карась		5,2	2,3	18	0,133	0,13—0,15
Вьюн		28,5	—	18	0,123	0,127—0,12
Щиповка	песчаное дно рек, ручьев	5,79	3	18	0,158	0,12—0,19
		2,35	1	18	0,185	0,16—0,26
Ерш	заводи рек, озер	10,42	3+	18	0,195	0,19—0,22
Подкаменщик	среди камней рек, ручьев	2,92	1+, 2	18	0,355	0,22—0,46

карь, уклея, потребляют кислорода больше, чем менее активные рыбы — карась, вьюн, линь, щиповка.

Рыбы текучих и открытых вод потребляют кислорода больше, чем рыбы стоячих вод, если даже определения проводить в одинаковых условиях опыта (стоячая вода). Исключением является подкаменщик, который живет среди камней текучих вод. По своему происхождению он является выходцем из моря.

Из наблюдений Г. Л. Шкорбатова, Л. П. Азановича и Г. В. Лосовской (1954) можно сделать заключение, что рыбы одного вида, выращиваемые в ~~разных условиях (стоячая и проточная вода)~~, потребляют кислород с разной интенсивностью. Так, например, молодь карпа и сазана весом в 4—16 г потребляет больше кислорода в проточной воде, чем в стоячей (в среднем 0,26 против 0,16 мг O₂ на 1 г веса за час). В то же время молодь сазана и карпа, живущая в одинаковых условиях, потребляет одинаковое количество кислорода. В данном случае условия обитания оказали более сильное влияние, чем расовое различие.

При такой постановке опыта, когда берут рыб из разных условий обитания и сравнивают у них интенсивность потребления кислорода, затруднительно приписывать главную роль в различии интенсивности газообмена только одному фактору (например, течению воды). Текучие и стоячие воды как места обитания рыб отличаются многими особенностями, к которым рыбы приспосабливаются. Необходимо экспериментально выделить фактор «течение» как перемещение частиц воды и определить его влияние на интенсивность потребления кислорода. С этой целью мы сделали попытку определить дыхание у рыб при разной скорости протока воды в сконструированном нами аппарате.

Специальными опытами нам удалось показать, что рыбы разных систематических групп и разной экологии на струю воды реагируют увеличением потребления кислорода (Строганов, 1949) (рис. 109).

На рис. 109 приводятся данные для окуня и карпа.

В дыхательной камере как окунь, так и карп находятся без заметных движений. Изредка опытные рыбы слабо поворачивают хвостовыми или грудными плавниками. Поэтому увеличение потребления кислорода рыбой при разной линейной скорости протока не есть результат увеличившейся локомоторной деятельности, а результат влияния омывающей струи воды через периферическую нервную систему на основной обмен рыбы (обмен покоя).

В табл. 97 приводится сопоставление количественного нарастания потребления кислорода рыбами.

Отношение этих рыб к проточности воды можно кратко охарактеризовать так: окунь идет на струю, а карп избегает ее. Окунь и карп несколько по-разному относятся к струе и в отношении потребления

Таблица 97
Увеличение интенсивности дыхания окуня и карпа (в %) с ростом скорости протока (по Н. С. Строганову)

Виды рыб	Увеличение линейной скорости протока (м/час)	Увеличение % потребления кислорода
Карп	0—180	на 126
Окунь	0—60	не увеличилось
Окунь	60—150	на 64

кислорода. Окунь потребляет почти постоянное количество кислорода в пределах изменений линейной скорости протока воды от 0 до 120 м/час. На увеличение скорости протока выше 120 м/час окунь резко реагирует увеличением потребления кислорода. Карп даже на очень слабый проток воды реагирует повышением потребления кислорода.

При линейной скорости протока 150 м/час и больше карп более резко увеличивает потребление кислорода, чем при меньших скоростях.

Еще более сильно реагирует на струю воды стерлядь в нерестовый период (рис. 110). Эти опыты проводились в проточной воде в аппарате типа Крога. Самки стерляди на IV стадии зрелости и текущие сильно устремляются на струю.

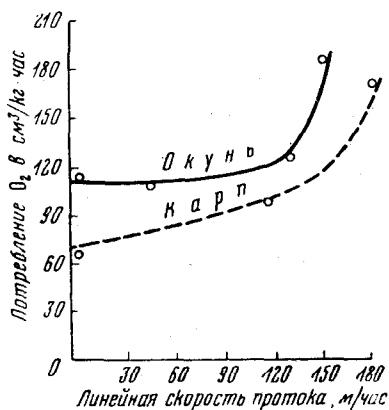


Рис. 109. Потребление O₂ окунем и карпом при разных скоростях протока воды (по Н. С. Строганову)

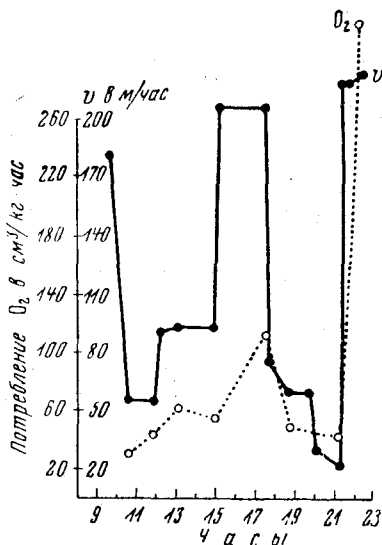


Рис. 110. Зависимость потребления O₂ стерлядью от скорости протока воды: V—скорость протока; O₂—потребление кислорода стерлядью (по Н. С. Строганову)

Количественные соотношения между линейной скоростью протока воды в дыхательной камере и потреблением кислорода стерлядью приводятся на рис. 110.

Несмотря на то что стерлядь находится в дыхательной камере неподвижно или перемещение ее незначительно (3—5 см), все же кислород она потребляет в прямой зависимости от линейной скорости протока. Пока нет экспериментальных данных о влиянии больших скоростей движения воды на интенсивность дыхания рыбы. Надо полагать, что такие проходные рыбы, как осетровые, лососи, сельди, идущие против сильных струй воды в реке, потребляют больше кислорода не только в результате повышенной мышечной деятельности, но и в результате повышенного основного обмена под влиянием струи воды.

В нашем опыте со стерлядью линейная скорость протока воды в дыхательной камере была в 25 раз меньше линейной скорости течения воды в поверхностных слоях реки. В придонных слоях реки линейная скорость меньше, чем в поверхностных, но все же больше, чем в нашем опыте.

А. Н. Державин вычислил по экспериментальным данным Т. В. Новиковой и Е. Г. Свиренко, что при увеличении скорости протока воды в дыхательной камере потребление кислорода увеличивается

у осетра на 19—90% и на 12—64% у севрюги. Он вычислил пороговую величину скорости протока, при которой начинает возрастать потребление кислорода. Она равняется для осетра 430 м/час в области головы и 1800 м/час в области средней части тела, а для севрюги соответственно 430 и 3500 м/час.

Из приведенных наших данных видно, что карп увеличивает потребление кислорода при малых скоростях (меньше 30 м/час), окунь увеличивает при скорости около 90—120 м/час, а стерлядь (самка на IV стадии зрелости) — уже при скоростях 20—25 м/час.

Перечисленные рыбы из разных систематических групп (осетровые, окуневые, карповые) принципиально одинаково реагируют на скорость течения воды. У них увеличиваются окислительные процессы. Но пороговая величина скорости протока у названных рыб разная. Надо полагать, что она зависит от их экологии, физиологического состояния и возраста.

Соленость воды

Физиологи и гидробиологи отмечают, что дыхание водных животных осуществляется легче в морской воде, чем в пресной. Кроме того, морские животные больше потребляют кислорода, чем пресноводные (Буниоль) (табл. 98).

Таблица 98

Газообмен у морских и пресноводных рыб ($t=17-20^{\circ}$)

Виды рыб	Вес в г	Потреблено	Выделено	ДК
		O ₂ , см ³	CO ₂ , см ³	
		на 1 г живого веса за 1 час		
<i>Carassius auratus</i>	82,5	0,0360	0,0244	0,68
<i>Soles vulgaris</i>	80,0	0,1347	0,0902	0,65
<i>Carassius auratus</i>	130	0,0392	0,0268	0,68
<i>Bothus rhombus</i>	145	0,0910	0,0627	0,69
<i>Carassius auratus</i>	39,5	0,0410	0,0328	0,80
<i>Platessa vulgaris</i>	37,0	0,1400	0,0896	0,64
<i>Solea vulgaris</i>	46,0	0,1526	0,1068	0,70

Морские и пресноводные рыбы в данных условиях опыта имели примерно одинаковый дыхательный коэффициент (ДК). Недостатком этих данных является то, что автор взял для сравнения золотую рыбку, которая вообще мало потребляет кислорода и вряд ли может служить эталоном сравнения.

Ляйнер обратил внимание на значение изменений солености воды. Для опытов он взял морского конька и определил у него потребление кислорода в нормальной воде, а затем в морской с более высокой или с более низкой соленостью (рис. 111, 112).

В первые два часа после изменения солености омывающей рыбу воды потребление кислорода сперва резко возрастает (момент смены), а потом понижается до нормы. Как увеличение, так и уменьшение осмотического давления на морского конька действует однотипно. Резкое увеличение дыхания затем постепенно снижается до нормы.

Новая внешняя среда сперва раздражающе действует на рыбу, газообмен усиливается, но по мере приспособления ее к новой среде интенсивность дыхания снижается до прежнего уровня.

Таким образом, в опыте Ляйнера выяснилось, что в процессе приспособления к новому осмотическому давлению внешней среды у рыб повышается уровень дыхания, т. е. само приспособление сопровождается повышением окислительных процессов.

В опыте Буниола эта особенность рыб не была учтена. А. Л. Брюхатова (1939) отметила, что мальки карпа снижают потребление кисло-

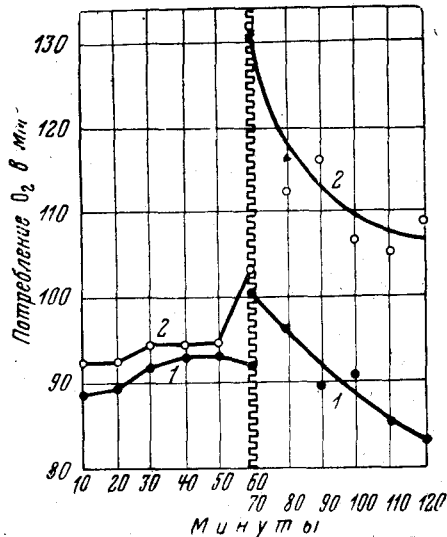


Рис. 111. Потребление O_2 морским коньком при уменьшении солёности. Извилистая вертикальная линия указывает на время изменения солёности. Левая часть — до изменения, правая — после изменения: 1—в морской воде, разбавленной дистиллированной в отношении 1 : 1; 2—в отношении 3 : 5 (по М. Ляйнеру)

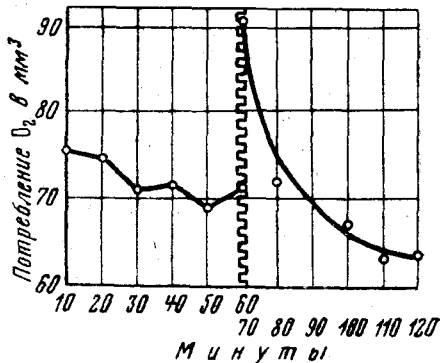


Рис. 112. Потребление O_2 морским коньком при увеличении солёности в $1\frac{1}{2}$ раза. Обозначения те же, что и на рис. 111 (по М. Ляйнеру)

рода в первые дни опыта, после помещения их в воду с солёностью 2—13‰. Причем длительное пребывание карпов в солёной воде приводит к нарушениям не только газообмена, но и водного и солевого обменов.

Е. А. Веселов (1949) нашел, что с увеличением солёности воды такие пресноводные рыбы, как карась, уменьшают потребление кислорода (табл. 99).

Нами были проведены определения дыхания у окуней и верховки при солёностях до 10‰. Оказалось, что в первые часы пребывания рыб в солёной воде (искусственная морская вода с рН=7,6) потребление кислорода рыбами увеличивается, а затем уменьшается. В воде с солёностью 6‰ для окуня и 10‰ для верховки этот процесс протекает быстрее, чем при меньших солёностях (табл. 100).

Таблица 99

Потребление кислорода карасями при разной солёности воды

Солёность (‰)	Потреблено кислорода (в % от нормы)
Пресная вода (~0,4)	100
3,9	112
7,8	120,8
11,7	87,5
15,6	58,3

Дыхательный ритм у окуня и верховки к концу опыта в солёной воде увеличивается на 35—60%.

В ранее опубликованных работах мы указывали, что при неблагоприятном влиянии внешнего фактора реагирование организма складывается из трех последовательных фаз: стимуляции, депрессии и смерти. В дан-

Таблица 100

Потребление кислорода окунем и верховкой в зависимости от солености воды (в мг на 1 г живого веса рыбы за 1 час) ($t=20^{\circ}$)

Соленость воды (‰)	Окунь	Верховка
Пресная вода ($\sim 0,4$)	420	430
3	520	450
6	200	465
10	190	400

ных опытах мы также наблюдаем эти три фазы (рис. 113). При повышенной солености (до 10‰) интенсивность дыхания снижается уже в первые 3 часа пребывания рыб в такой воде, и если соленость не будет уменьшена, то рыбы погибнут. Повышение дыхательного ритма у рыб, находящихся в соленой воде, указывает на возникающее несоот-

ветствие между потребностями организма рыбы в кислороде и его поступлением. Попытка экологов и физиологов ответить на вопрос, есть ли различие в интенсивности газообмена у морских и пресноводных рыб, пока остается безрезультатной. Проведенное Буниодем сопоставление дыхания у некоторых морских рыб с золотой рыбкой не может считаться удовлетворительным, так как золотая рыбка не может служить стандартом для всех пресноводных рыб. Приведенные опытные данные М. Ляйнера, Е. А. Веселова и наши указывают только на изменение интенсивности газообмена в процессе приспособления рыбы к новой солености среды (прежде всего осмотический фактор).

Г. Г. Винберг (1956) считает этот вопрос решенным, говоря, что «средние уровни обмена у морских и у пресноводных рыб одинаковы». Этот вывод он сделал на основании сопоставления интенсивности потребления кислорода рыбами с их размерами (весом). Если взять его

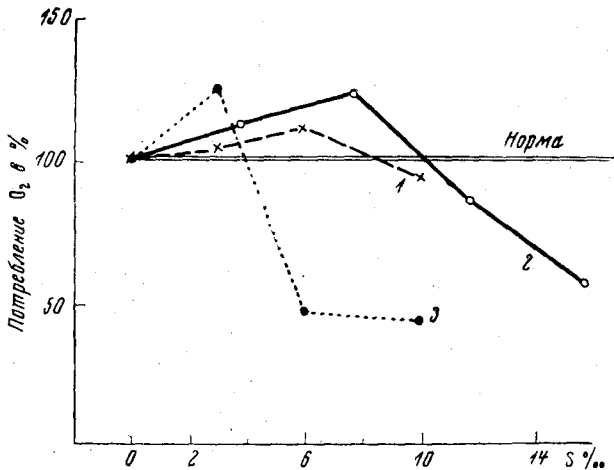


Рис. 113. Изменение интенсивности потребления O_2 у верховки (1), карася (2) и окуня (3) в первые 2—3 часа изменения солености воды (по Е. А. Веселову и Н. С. Строганову)

средние данные по обмену для всех рыб и затем сопоставлять с ними уровни газообмена у разных рыб, то видно, что морские рыбы меньше потребляют кислорода, чем указывается средним уровнем (рис. 114).

Г. Г. Винберг считает, что разница незначительна, так как данные были получены разными авторами с помощью разных методик и с различной точностью. В этом есть, конечно, значительная доля правды.

Однако можно поставить вопрос и так: достаточно ли имеющихся точных данных, чтобы утверждать отсутствие различия в интенсивности газообмена у морских и пресноводных рыб. Нам думается, что говорить об одинаковости средних уровней преждевременно.

Из 20 000 видов рыб газообмен определен только у рыб, составляющих примерно 1%. Средние арифметические данные, которыми пользуется Г. Г. Винберг, весьма приблизительно отражают соотношения интенсивности газообмена у разных систематических и экологических групп. Г. Г. Винберг допускает существование «в пределах каждой из

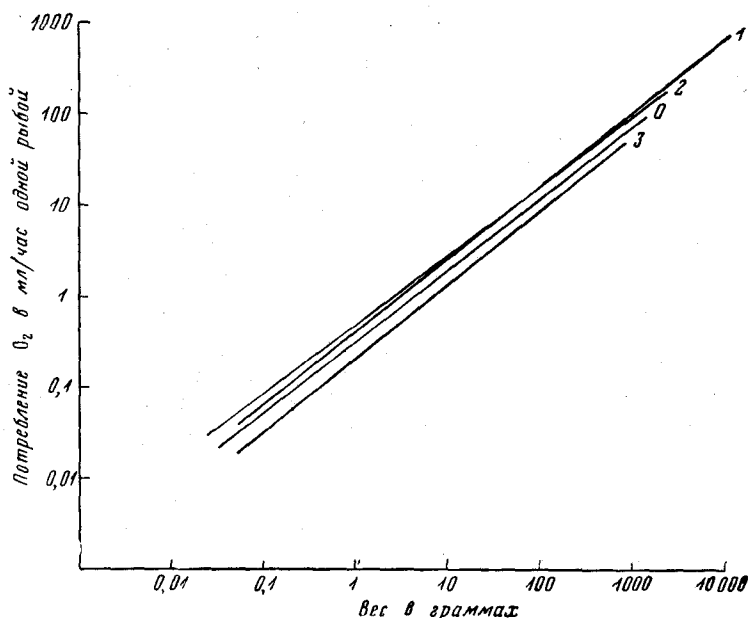


Рис. 114. Сопоставление уровней потребления O_2 у разных групп рыб с изменением их веса. Шкалы логарифмические. 0—средний уровень для всех рыб;

1—для осетровых; 2—для лососевых и 3—для всех исследованных морских рыб (скомбинировано из графиков Г. Г. Винберга)

этих двух групп, даже резко выраженных, экологически обусловленных различий уровня обмена у отдельных видов или экологических групп». Как следует из дальнейших высказываний автора, это различие обусловлено активным обменом, а не обменом покоя. Г. Г. Винберг поддерживает соображения Фрая и его сотрудников о том, что различия в обмене у рыб при изменении среды происходят главным образом за счет изменения активного обмена. Эту мысль также проводит В. С. Ивлев (1959). Последний даже считает, что уровни энергетического обмена являются в высокой степени постоянными для всех групп, составляющих класс. Он не находит существенной разницы в основном обмене даже у ракообразных и рыб. Это дает ему основание говорить о «консервативности условий основного обмена» в эволюционном процессе.

Приведенные высказывания разных авторов указывают на то, что вопросы газообмена сложны, полученных материалов недостаточно для их окончательного решения и поэтому требуются дальнейшие исследования в этом направлении.

Токсические вещества

Мы не будем разбирать влияние разнообразных токсических веществ на дыхание рыб. Ограничимся только некоторыми примерами, показывающими, что некоторые соли и органические вещества промышленных сточных вод влияют на газообмен рыб.

В опыте А. Т. Пожиткова у голавлей снижалось потребление кислорода с 0,41 мг на 1 г живого веса за час до 0,20 мг, если их переносили в воду, содержащую 1% сточной воды.

В опыте Н. С. Строганова и А. Т. Пожиткова (1941) весьма стойкие ко всяким загрязнениям караси изменяли свой газообмен под влиянием загрязнения воды минеральными веществами (табл. 101).

Таблица 101

Потребление кислорода карасями при разных минеральных загрязнениях

Среда	Контроль	Сточная вода (разведенная)	Прибавлена медь 1,5 мг/л	Прибавлен аммиак 9 мг/л
Потреблено O ₂ в см ³ на 1 кг живого веса за один час . . .	65	54	43	85

Таблица 102

Влияние ионов окисного железа на потребление кислорода рыбами

Виды рыб	Золотая рыбка			Шубункин			Вьюн			Меченосцы		
	контроль	0,05	0,2	контроль	0,05	0,2	контроль	0,05	0,2	контроль	0,05	0,2
Концентрация Fe, мг/л												
Потреблено O ₂ в мг на 1 кг живого веса за 1 час	380	220	155	300	185	165	320	175	125	320	450	250

А. Л. Минкина (1946, 1948) показала, что аквариумные рыбы (шубункин, меченосцы, золотая рыбка, вьюн) меняют свой газообмен при внесении ионов трехвалентного железа в воду, в которой они живут (табл. 102).

По данным А. Л. Минкиной, у шубункина и меченосца при добавлении трехвалентного железа в количестве 0,1 мг/л потребление кислорода увеличивается.

Прибавление к обычной для данных рыб воде небольших количеств меди, аммиака, железа, сточной жидкости изменяет у них обмен веществ, а также уровень окислительных процессов. Каждое из названных веществ действует на рыб как яд, если поместить рыб в относительно большие концентрации; эти же вещества в меньших концентрациях повышают газообмен. В каждом случае необходимо решать особо, является ли повышение окислительных процессов в организме рыбы признаком физиологического благополучия или же признаком крайнего напряжения приспособительных процессов, реакцией на вредное дей-

ствие данного вещества. Для этого необходимо, кроме газообмена, определить также и другие стороны обмена веществ: темп роста, усвоение пищи и экономичность работы организма рыбы при данных условиях.

Влияние неволи на газообмен рыб

Давно уже было отмечено, что рыбы, перенесенные в лабораторию, в аквариумы, чувствуют себя хуже, чем в природной обстановке. Последнее проявляется в общей вялости рыбы, ухудшении роста, отказе от размножения и в ряде других признаков. Рыбоводам известны и такие случаи, когда после переноса рыб из озер в пруды или из рек в пруды рыбы, хотя и растут не хуже, чем в природной обстановке, но не размножаются. Все эти примеры показывают влияние неволи на обмен веществ рыб.

Важность указанного явления для целей акклиматизации рыб, одомашнивания (перевод рыб в прудовые хозяйства) несомненна. Однако систематических исследований, строгих экспериментов в этом направлении почти нет. Имеются многие наблюдения, которые показывают, что некоторые рыбы очень плохо переносят условия неволи. Например, мы неоднократно наблюдали, что окуни, особенно крупные, перенесенные в аквариумы или небольшие бассейны, становятся весьма пугливыми и легко впадают в шоковое состояние даже при незначительном раздражении. Причем часть окуней гибнет от шока, а оставшиеся в живых не скоро оправляются после него.

Буниоль провел опыты по определению потребления кислорода морскими рыбами при длительном пребывании их в неволе (табл. 103).

Таблица 103

Влияние условий неволи на газообмен морских рыб

Виды рыб	Вес в г	Продолжительность жизни в неволе	ДК	Выделено CO_2 в см^3 на 1 г живого веса за 1 час	Потреблено O_2 в см^3 на 1 г живого веса за 1 час
Морской язык	80	0	0,68	0,0915	0,1397
„ „	46	1 мес.	0,79	0,0931	0,1179
Губан	57	0	0,78	0,1493	0,1915
„ „	58	1 мес.	0,88	0,1579	0,1791
Подкаменщик	123	0	0,85	0,1632	0,1920
„ „	152	1 год	0,91	0,1648	0,1820
Морская собачка	13,5	0	0,86	0,2016	0,2345
„ „	16,5	1 мес.	0,93	0,1909	0,2053
Камбала	37	0	0,64	0,0890	0,1400
„	28	1 год	0,77	0,0996	0,1294

Все исследованные рыбы в неволе потребляют кислорода меньше, чем в природных условиях. Слабое увеличение дыхательного коэффициента у рыб, содержащихся в аквариумах, свидетельствует об изменении качественной стороны обмена в сторону большего участия в нем углеводов и белков. Автор объясняет это худшим кислородным режимом аквариума по сравнению с естественными условиями; кроме того, в аквариуме рыбы малоподвижны.

Пороговая величина содержания растворенного в воде кислорода

При рассмотрении реакции гемоглобина с кислородом и влияния PO_2 на потребление кислорода рыбой мы уже отмечали, что при некоторой концентрации его гемоглобин не весь переходит в оксигемоглобин, а только часть его и что потребление кислорода рыбой значительно уменьшается. Снижение потребления кислорода может проходить безболезненно для рыбы только в том случае, если весь обмен веществ в организме уменьшен настолько, что потребность тканей в кислороде также снижена. Если же общий обмен не уменьшен, а потребность тканей в кислороде велика и доставка его не соответствует потребностям, то при таких условиях наступает состояние удушья, которое приводит сперва к серьезным нарушениям разных функций, а затем к полному расстройству координаций и к смерти.

Установление пороговой (критической) концентрации кислорода, ниже которой невозможна нормальная жизнь рыбы, очень сложно. Результат будет зависеть от длительности пребывания рыбы при пониженной концентрации кислорода.

Кроме этого, на конечный результат оказывает влияние способность рыбы приспособляться к недостатку кислорода, способность изменять обмен соответственно поступлению кислорода.

При разборе вопроса о влиянии факторов внешней среды было указано, что очень многие факторы, как-то: CO_2 , pH, общая соленость, ионы металлов, некоторые компоненты сточных промышленных вод, вещества, получающиеся от вымочки древесины, и ряд других — действуют на обмен, изменяют интенсивность дыхания, влияют на способность рыб использовать кислород, растворенный в воде.

Вследствие этого пороговая концентрация кислорода не может рассматриваться как константа. Ее следует рассматривать только как величину, приблизительно характеризующую нижний предел способности рыбы использовать кислород, растворенный в воде. При практической работе она может служить только как ориентировочная величина. Даже в обычной воде, в которой живет рыба, без каких-либо примесей вредных для нее веществ, пороговая концентрация кислорода будет зависеть от физиологического состояния рыбы и от температуры. При прочих равных условиях пороговая концентрация кислорода будет неодинакова для рыб одного вида, но разной упитанности, возраста, пола, половой активности и др.

Поэтому нет ничего удивительного, если авторы дают разные пороговые концентрации кислорода в воде для одного и того же вида рыбы.

Минимальные количества кислорода, при которых рыбы могут еще некоторое время жить и ниже которых наступает смерть, в литературе указываются: 0,5—1,0 мг O_2/l для карпов, линей, плотвы, красноперки, угря, окуня и 1—2 мг O_2/l для большинства остальных пресноводных рыб.

Фрай (1947, 1957) и его сотрудники обращают внимание на уменьшение активности рыбы как на первый признак нехватки кислорода. Разница между интенсивностями потребления кислорода рыбой при полном покое и при максимальном движении есть величина газообмена, необходимая для осуществления движения. Оба эти уровня обменов (покой и активность) ограничиваются разными концентрациями кислорода (см. рис. 102), а область концентраций выше уровня, необходимого для осуществления обмена покоя, есть сфера для активного обмена. Такого разграничения не придерживаются очень многие исследователи, хотя целесообразность его очевидна.

Ф. Хэлл (Hall, 1930) указывает на очень низкие пороговые величины кислорода для некоторых морских рыб. Например, PO_2 (в мм рт. ст.) для *Opsanus pardus* равна 0,0 мм, для *Tautoga onitis* — 1,6 мм. Для рыб, живущих в плохо аэрируемой воде — *Sphaeroides maculatus* и *Centropristes striatus*, — 3,5—5 мм, а для рыб, живущих в хорошо аэрируемой воде, как *Stenotomus versicolor*, *Tautogolarbus adspersus*, — 11—16 мм.

Исследования П. А. Коржуева (1941) на молоди осетра и севрюги показали, что пороговая величина содержания кислорода практически не изменяется при переходе от кожного дыхания к жаберному. Она равняется в среднем у осетра $1,09 \text{ см}^3 O_2$ на литр, у севрюги — $1,59 \text{ см}^3 O_2$ на литр.

Подробные исследования порогового значения кислорода для молоди лосося и плотвы провел Т. И. Привольнев (1947). В первые 40 дней после вылупления пороговая величина содержания кислорода в воде для молоди лосося равняется примерно $1,5 \text{ мг } O_2$ на литр. К 50-му дню она увеличивается до 3 мг/л и в дальнейшем постепенно снижается до $1,3 \text{ мг/л}$ на 107-й день после вылупления. В период с 40 по 50-й день после вылупления у молоди лосося исчезает желточный мешок и личиночные органы дыхания. Главным органом дыхания становятся жабры. Этот период смены типа дыхания отмечается снижением способности лосося использовать кислород, растворенный в воде (увеличение пороговой концентрации кислорода).

По мере становления жаберного типа дыхания лосось легче использует кислород, если даже последний находится в малой концентрации (снижение пороговой концентрации O_2).

Аналогичное уменьшение пороговой величины концентрации кислорода в связи с возрастом получил Т. И. Привольнев (1947) для плотвы. На 8-й день после вылупления пороговая величина O_2 равняется $3,45 \text{ мг/л}$. По мере роста личинки пороговая величина постепенно падает и на 49-й день достигает 1 мг/л . Эмбриональный способ дыхания у плотвы исчезает на 5—6-й день после вылупления.

Сравнивая эти данные для молоди с данными Купциса для взрослой плотвы, легко видеть, что пороговая величина у молоди плотвы на 49-й день после вылупления весьма близка к пороговой величине для взрослой (соответственно 1 и $0,6—1 \text{ мг/л}$). Следовательно, после установления жаберного дыхания способность использовать кислород быстро достигает своего предела.

Величина пороговой концентрации кислорода остается практически одинаковой при разной температуре (данные Т. И. Привольневой для лосося и А. Б. Лозина для осетра и севрюги). Однако если температура сильно отклоняется от обычной, особенно в сторону повышения, пороговая величина содержания кислорода увеличивается (Лозин, 1952).

По данным А. Б. Лозина (1953), угольная кислота, находящаяся в воде в концентрации до 15 мг/л , не оказывает влияния на величину пороговой концентрации кислорода.

Глава VII

ПИТАНИЕ

Наиболее разносторонняя и сложная связь организма с окружающей его средой осуществляется через пищу.

Организм рыбы постоянно тратит энергию, и поэтому он также должен постоянно ее пополнять. Он получает энергию из пищи. Кроме затрат энергии на движение, дыхание, работу сердца, кишечного тракта и т. п., организм строит свое тело и размножается. Для этого нужны определенные химически сложные многообразные вещества.

Откуда организм берет исходные вещества для синтеза нужных ему веществ? Только из пищи. Организм рыбы, как и всякий другой, представляет собой концентрацию таких веществ, каких нет в окружающей его среде. Чтобы постоянно поддерживать это неравновесное состояние с окружающей средой, организм должен все время тратить вещества и энергию. Откуда берется источник веществ и энергии? Только из пищи. Через пищу осуществляется наиболее важная связь между организмом и средой. Без питания не может долго поддерживаться жизнедеятельность организма.

Для организма рыбы нужны многие вещества. Рыба должна постоянно получать извне белки, жиры, углеводы, витамины, соли, воду, кислород и т. д.

Пища, попадая в организм, подвергается сложной многообразной и последовательной обработке как физической, так и химической.

Процесс поедания пищи и ряд дальнейших ее превращений в организме называется питанием в физиологическом смысле. В ихтиологической же литературе под питанием в большинстве случаев понимают только процессы добывания и поедания пищи, а также все процессы, с ними связанные. Процессы пищеварения, всасывания и последующие процессы биохимических превращений относятся к физиологии и биохимии. Для экологической физиологии такое разделение понятий не совсем удобно. Мы разберем вопросы не только пищеварения и всасывания, но также характер добывания пищи и ее поедание, качество и количество съедаемой пищи.

Различают экзогенное питание — получение веществ извне — и эндогенное — питание за счет веществ самого организма.

У рыб в период зимовки и во время нерестовых миграций почти полностью выключается экзогенное питание, а вся большая трата энергии при длительных и дальних перемещениях (лососи, осетровые рыбы, некоторые сельди и др.) с образованием половых продуктов (лососи) происходит за счет эндогенного питания, за счет трансформации ре-

зервных веществ и самого тела. У дальневосточных лососей, например кеты, эндогенное питание так сильно выражено и рыба настолько сильно истощается, что после выметывания половых продуктов она не в состоянии дальше поддерживать свою жизнь и умирает.

Эндогенное питание имеется у всех рыб, но значительных размеров оно достигает только у немногих. Можно составить целый ряд, в котором на одном конце будут рыбы с очень слабо выраженным эндогенным питанием (некоторые тропические тепловодные рыбы), а на другом — с сильно выраженным эндогенным питанием (длительно зимующие рыбы, мигрирующие рыбы). В середине такого ряда расположатся рыбы, у которых эндогенное питание занимает сравнительно небольшое место. Голодание рыб — проявление эндогенного питания, его особая форма.

Для осуществления эндогенного питания организму нужно иметь запасы, а запасы или вообще любой материал для эндогенного питания может образоваться только от исходного источника веществ и энергии — экзогенного питания.

Экзогенное питание является основным, первичным, а эндогенное — вторичным, производным и служит приспособлением к меняющимся условиям внешней среды.

Соотношение этих двух форм питания у разных рыб разное. Знание этого соотношения необходимо. Оно дает возможность правильно понять характер и интенсивность экзогенного питания, поведение рыбы в периоды подготовки к длительному эндогенному питанию, изменения физиологических и биохимических процессов в организме на разных этапах его жизни, физиологические и биологические особенности того или иного вида.

В этой главе мы рассмотрим прежде всего экзогенное питание у разных рыб, его осуществление, интенсивность и зависимость от факторов внешней среды. Сюда входит поглощение пищи, физическая и химическая обработка ее, а также некоторые физиологические и биохимические процессы, следующие за процессами обработки и расщепления пищи.

А. ЧТО И СКОЛЬКО ЕСТ РЫБА

Изучением питания рыб занимались многие исследователи. Шло оно в основном в двух направлениях: 1) изучение питания рыб в естественных условиях и 2) изучение питания рыб в искусственных условиях (пруды, бассейны, аквариумы).

Громадный фактический материал, собранный исследователями по питанию рыб в природе разными методами и с различной степенью точности, не всегда достоверен.

В меньшем объеме, но с большей достоверностью накоплен фактический материал по питанию рыб в прудах, бассейнах и аквариумах. Эти материалы дают ответ на ряд вопросов большой практической и теоретической ценности. Установлены суточные рационы и интенсивность питания, избирательность питания, время и ритм питания, усвоение кормов и их физиологическая полноценность, процессы пищеварения и ряд других сторон питания.

Для нас представляют интерес не все вопросы питания рыб, а только те, которые касаются его основных звеньев. Поэтому мы разберем следующее.

1. Чем питается рыба, и зависимость состава пищи от внутренних и внешних условий?

2. Сколько рыба потребляет корма и от чего это зависит?

3. Как переваривается, на что идет усвоенная пища и от каких факторов это зависит?

В заключение разберем зависимость роста рыбы от разных условий кормления.

Состав пищи и его зависимость от разных условий

В естественных условиях каждая рыба питается разной пищей, т. е. рыбы являются полифагами. Наблюдение за питанием рыб в природе привели к убеждению, что каждый вид рыб выбирает определенные группы пищевых организмов. Одни организмы поедаются рыбой чаще и в большем количестве, другие — только в редких случаях и в малых количествах.

Немецкий исследователь Шименц (1905, 1915, 1924) предложил различать пищу:

1) главную, или основную (предпочитаемая пища, которой в основном и питается рыба);

2) случайную (рыба питается этой пищей потому, что ее много и она легкодоступна);

3) вынужденную (вынуждена питаться в затруднительных случаях):

Такая классификация пищи на первый взгляд кажется очень простой и понятной, однако в ряде случаев она вносит много неясностей, так как разделение на указанные группы не вполне определено. Позднее Вальтер и Блегвод внесли ряд уточнений в обозначения названных групп.

А. А. Шорыгин, работая по питанию рыб Каспийского моря, критически рассмотрел имеющуюся литературу и предложил следующую классификацию:

А. По принципу предпочтения рыбой тех или иных организмов: 1) пища излюбленная; 2) заменяющая; 3) случайная.

Б. По принципу фактического значения: 1) пища главная; 2) второстепенная; 3) случайная, или третьестепенная.

Эти два принципа разделения не всегда совпадают. При благоприятных условиях рыба питается излюбленной пищей, которая поэтому является главной. В других же условиях случайная пища становится основной. Изменение качества пищи зависит в данном примере от ассортимента пищевых объектов. Кроме этого вынужденного состава пищи, зависящего от внешних условий, рыбы изменяют выбор в зависимости и от своих внутренних особенностей. В результате этого набор пищевых объектов для каждого вида рыб разный.

По характеру питания всех рыб можно разделить на следующие группы:

1. Животоядные, питающиеся:
 - а) рыбами — хищники
 - б) беспозвоночными
2. Растительоядные } мирные

Такое деление рыб достаточно общее и не всегда можно сказать, к какой группе отнести ту или иную рыбу, если она питается смешанной пищей, т. е. является всеядной (например, карп, сазан, плотва и др.), однако оно в основном отражает те биологические и физиологические особенности, которые отличают одну рыбу от другой.

В дальнейшем мы будем пользоваться указанным разделением рыб по группам, учитывая, что чисто растительноядных рыб весьма мало (красноперка, белый амур, амурский лещ, толстолобик, закаспийская хромуля), а различия между рыбами, питающимися рыбами и беспозвоночными, с физиологической и биохимической стороны не столь существенны, хотя эти рыбы достаточно сильно отличаются по анатомическому устройству рта и пищеварительного тракта, по своим повадкам, приемам добычи корма и по другим биологическим признакам.

По месту питания рыб разделяют на:

1) пелагических: снеток, ряпушка, некоторые сиги, укляя, судак и др. Эта группа рыб питается в открытой части водоема. Многие из них питаются планктическими организмами;

2) донных и придонных: осетровые рыбы, лещ, карп, вобла, сазан, бычки, чудской сиг и др. Эта группа рыб питается организмами, живущими в грунте, на поверхности грунта или придонных слоях воды (черви, моллюски, хирономиды, разные ракообразные);

3) береговых: карась, линь, окунь, форель, щука и др. Эта группа питается как смешанной пищей (карась, линь), так и только животной, преимущественно рыбой (щука, окунь, форель).

Разделение рыб по характеру питания, по видам кормовых объектов, по месту питания и на другие возможные деления отражает существующие закономерности в природе весьма приблизительно. Молодь всех рыб питается мелкими организмами и прежде всего планктическими ракообразными, а по мере роста многие рыбы переходят на другие виды корма. Некоторые рыбы (карп, сазан и др.) питаются и у берегов, и в центральной части водоема как донными организмами, так и планктическими. Например, бентофаг осетр весом 70—90 г в прудовых условиях начинает питаться исключительно дафниями (пулекс), когда они скапливаются в больших количествах у дна. При отсутствии скопления дафний осетр питается донными организмами, преимущественно хирономидами. Однако в большинстве случаев такое разделение отражает основные особенности рыб в отношении питания.

Таблица 104

Состав пищи рыб в северном Каспии (в % по весу) (по А. А. Шорыгину)

Вид пищи	Судак	Вобла	Сазан	Лещ	Стерлядь	Севрюга	Осетр	Долгинка	Пузанок большеглазый
Ракообразные (всего) . . .	10	6,8	36,0	53,5	—	45,9	19,8	9,6	38,9
Кумацеи	—	1,3	1,0	29,3	—	3,0	1,5	2,0	4,1
Гаммариды	0,5	1,4	18,2	4,0	—	4,2	7,3	0,3	10,0
Корофииды	0,5	2,9	15,0	15,0	—	8,4	7,1	—	0,2
Мизиды	9,0	0,6	—	3,0	—	30,3	1,2	2,6	21,0
Моллюски (всего)	—	82,7	17,7	14,5	—	—	1,5	—	1,0
Адакна	—	15,5	—	9,2	—	—	1,3	—	—
Монодакна	—	16,0	—	1,2	—	—	—	—	—
Дрейссена	—	42,4	17,2	2,0	—	—	0,2	—	—
Хирономиды	—	0,3	16,0	4,0	95,7	1,1	6,2	—	0,06
Рыбы (всего)	90,0	0,6	1,0	0,2	1,1	45,2	68,2	82	55,8
Бычковые	56,5	—	—	—	1,1	7,8	54,1	—	—
Кильки	21,0	—	—	—	—	36,8	14,1	—	—
Другая пища	0	9,6	29,3	27,8	3,2	7,8	10,5	8,4	4,3
Общий индекс наполнения	77	107	—	27,3	211	26	120	79	78

Работами советских исследователей по питанию рыб и в особенности группой сотрудников под руководством Г. С. Карзинкина (1952) и группой под руководством А. А. Шорыгина (1952) установлены многие закономерности в питании рыб (табл. 104).

Как видно из табл. 104, взрослые рыбы питаются разной пищей, однако каждый вид имеет свой набор пищевых объектов. Например, вобла — типичный моллюскоед (82,7%), лещ в основном питается разными ракообразными (53,5%), а моллюсками мало (14,5%).

Если взять осетровых рыб, то стерлядь питается преимущественно хириномидами (95,7%), севрюга — ракообразными (45,9%) и рыбой (45,2%), а осетр — прежде всего рыбой (68,2%), а затем ракообразными (19,8%).

Причем из ракообразных севрюга предпочитает мизид (30,3%), а сазан кумацей (29,5%). Такой хищник, как судак, питается преимущественно рыбой (90%), причем бычковые рыбы в его пищевом рационе составляют 56,5%.

Мы привели данные о составе пищевых объектов в пищевом рационе взрослых рыб. Если же рассмотреть состав пищи у рыб разного возраста, то он весьма сильно изменяется с возрастом и размером рыбы (рис. 115, 116).

На рис. 115 и 116 приводятся данные о питании рыб, начиная с раннего возраста (возраст несколько месяцев) до взрослого. В первые дни очень многие рыбы питаются исключительно ракообразными и коловратками. По мере подрастания у них наблюдается расхождение в выборе пищевых организмов. В первые месяцы жизни даже хищники питаются, как обычные мирные рыбы. Хищниками они становятся позднее, когда у них появятся зубы для удержания жертвы.

Обобщая богатый фактический материал по питанию рыб северного Каспия, А. А. Шорыгин пришел к следующим выводам:

1. «Изменения характера питания продолжаются в течение почти всей жизни рыбы», а не только в ранний период жизни.

2. «Периоды большего или меньшего постоянства характера питания сменяются периодами относительно быстрого его изменения». Иными словами, «изменение характера питания в различные периоды жизни рыбы протекает с различной скоростью».

3. «Смена питания происходит во вполне определенном направлении, т. е. в питании рыбы более мелкие организмы, как правило, постепенно заменяются более крупными и более подвижными, а затем в течение второй половины жизни рыбы эти последние заменяются организмами менее подвижными, причем иногда даже более мелкими, чем предыдущие».

4. «Периоды быстрой смены характера питания совпадают с определенными биологическими моментами в жизни рыбы».

В этих четырех положениях сформулированы наиболее важные общие выводы о питании. В период наступления половой зрелости и в последующие периоды созревания половых продуктов у рыб сильно меняется характер питания, выбор пищевых организмов.

В разное время года рыбы питаются разной пищей. Эта зависимость характера питания от сезона года выражена у всех рыб, хотя и в разной степени (рис. 117).

Как видно, набор пищевых объектов меняется в течение вегетационного периода (от весны к осени). Роль ракообразных, моллюсков и рыб в питании сильно изменяется.

Аналогичные данные были получены Алленом (Allen, 1938) для форели (табл. 105).

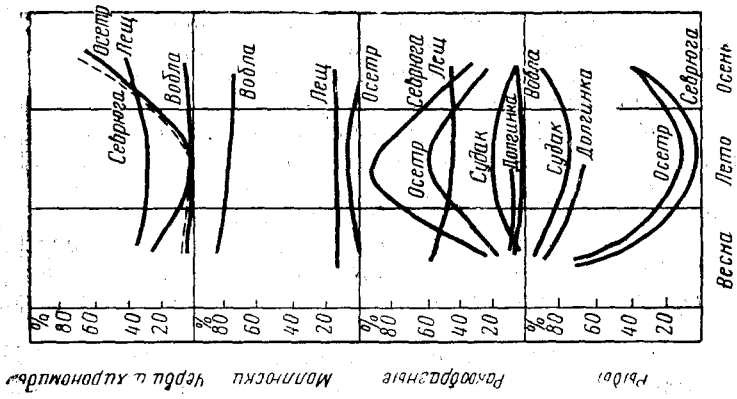


Рис. 117. Сезонные изменения состава пищи главных бентофагов Каспия (по А. А. Шорыгину)

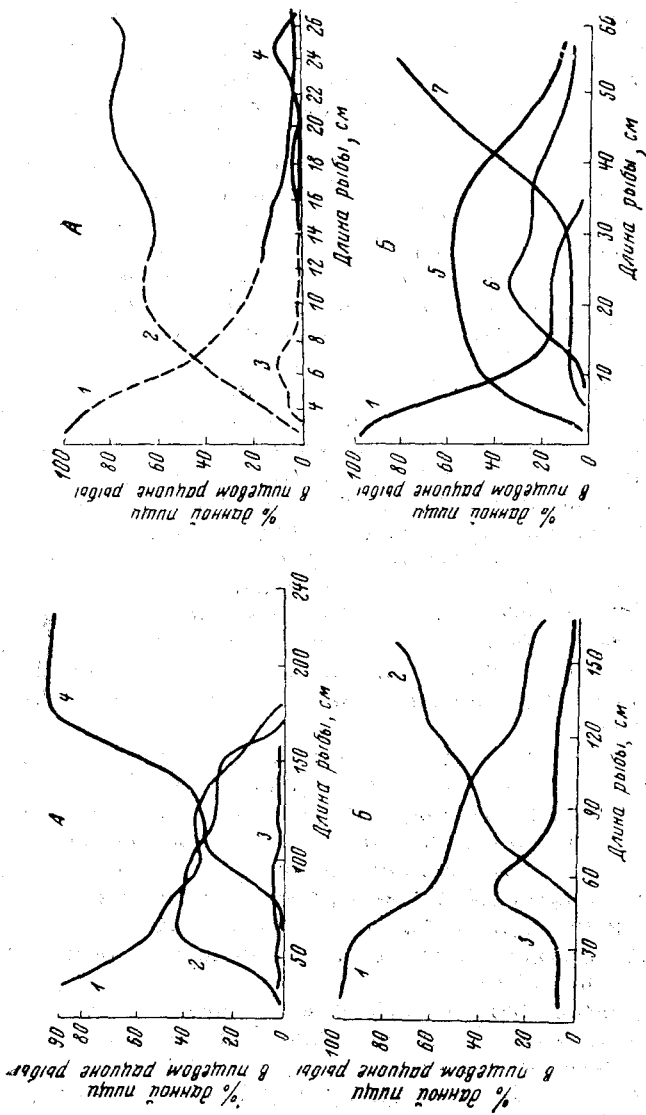


Рис. 115. Изменение состава пищи у осетра (А) и севрюги (Б) в зависимости от возраста: 1—ракообразные; 2—рыбы; 3—хируномиды; 4—моллюски (по А. А. Шорыгину)
 Рис. 116. Изменение состава пищи у воibly (А) и у судака (Б) в связи с возрастом: 1—ракообразные; 2—моллюски; 3—хируномиды; 4—бычки; 5—сельдь; 6—карповые (по А. А. Шорыгину); 7—карповые (по А. А. Шорыгину)

Сезонные изменения в составе пищи форели (в %)

Вид корма	Месяцы года											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Донные животные (всего) . . .	98,5	98,3	97,1	75,8	53,4	59,1	70,5	6,4	26,3	70,3	98,2	100
Из них:												
<i>Asellus</i>	15,1	16,1	1,2	8,4	3,7	—	1,2	—	0,7	1,4	53,7	65,6
<i>Gammarus</i>	70,5	41,2	12,1	8,1	25,3	4,0	0,6	—	10,2	19,4	17,5	29,4
<i>Limnaea</i>	3,9	23,7	7,7	6,4	1,6	0,9	11,2	3,7	3,6	32,7	3,9	—
Общий %	89,5	81,0	21,0	22,9	30,6	4,9	13,0	3,7	14,5	53,5	75,1	95,0
Хирономиды	—	0,4	53,8	2,0	1,6	—	0,3	0,5	0,2	—	—	—
Ручейники (личинки)	0,5	0,4	0,8	4,8	15,1	37,1	36,2	—	2,4	2,5	0,3	0,3
Веснянки	0,2	2,9	6,0	30,7	3,7	—	—	—	—	—	0,1	0,5
Общий %	0,7	3,7	60,6	37,5	20,4	37,1	36,5	0,5	2,6	2,5	0,4	0,8
Поверхностные животные	—	0,7	1,7	21,5	52,5	32,2	25,0	93,1	73,4	1,7	1,5	—

Как видно, форель в разное время года питается разной пищей. Хотя донные и придонные организмы являются почти круглый год главным кормом форели, однако в некоторые месяцы она питается преимущественно животными, находящимися в поверхностных слоях воды (август и сентябрь). Аллен указывает, что изменение в характере питания совпадает с изменением концентрации пищи в водоеме.

Состав пищи у одного и того же вида рыбы изменяется в зависимости от места добычи корма. Например, по данным Шорыгина, в северном Каспии, в восточной его части, летом вобла питается преимущественно моллюсками (главным образом, дрейссеной) и меньше ракообразными (мизидами). В это же время в западной части моря вобла питается преимущественно ракообразными (гаммаридами и мизидами) и меньше моллюсками (мелкой монодакной). Лещ, питаясь донными животными, захватывает частички ила. Количество грунта в кишечнике леща разное из разных районов Каспия. Например, у лещей из западного района грунт составлял 63% всего содержимого кишечного тракта, из центрального — 29, из восточного — 27%.

Лещ питается моллюсками (адакной) чаще всего в центральном и западном районах, в восточном же — ракообразными (преимущественно кумацеями).

Локальные изменения в питании у осетровых рыб выражены также сильно. Например, осетр в восточном районе питается в значительной степени ракообразными (корофидами и гаммаридами) и очень мало моллюсками (до 5%), в западном же районе моллюски в пище осетров составляют до 16%, а в центральном — до 26%. Хирономиды занимают значительное место в питании (20—35%) осетра только в центральном и западном районах.

Аналогичные изменения в составе пищи в зависимости от места питания рыб можно наблюдать и у других видов.

Вскрывается интересная зависимость между величиной биомассы кормового организма в водоеме и количеством их в составе пищи. Если тот или иной кормовой организм играет значительную роль в питании той или иной рыбы, то чем больше биомасса этого кормового животного в водоеме, тем больше его и в пищевом рационе рыбы. Иными

Словами, удельный вес кормового организма в пищевом рационе рыбы зависит от двух основных факторов: от особенностей рыбы и от концентрации пищи. Если концентрация излюбленной пищи мала, то рыба питается другими кормовыми организмами.

Чтобы ответить на вопрос, чем питается та или иная рыба в естественной среде обитания, надо знать многие условия. Состав пищи или характер питания зависит как от качеств самой рыбы (видовая специфичность, возраст, пол и половая активность), так и от внешних условий среды (набор и концентрация кормовых организмов, время года, физико-химическая среда). Сезонные, возрастные и локальные изменения в питании одного и того же вида настолько велики и разнообразны, что трудно бывает кратко определить характер питания. Поэтому мы можем только в общих чертах указать состав пищи данной рыбы по преобладающей массе кормовых объектов в пище.

Что касается физиологического значения для рыбы того или иного вида корма, то об этом мы по существу почти ничего не знаем. Надо полагать, что разнообразное питание (полифагия) имеет большое физиологическое значение для рыбы. Некоторые кормовые организмы, хотя и занимают малое (по весу) место в общем пищевом рационе рыбы, но, возможно, доставляют рыбе физиологически очень важные вещества, без которых не может осуществляться нормальная жизнедеятельность рыбы. Из опыта кормления сельскохозяйственных животных известно, что добавление к искусственным кормам небольших количеств минеральных веществ и витаминов сильно меняет процент использования корма животным и сильно влияет на его физиологическое состояние.

Для большинства рыб кормом служат беспозвоночные. Они являются главным пищевым источником. Растения — макро- и микрофиты — играют меньшую роль в питании рыб. Только небольшое число видов рыб являются растительноядными. Обычно у большинства видов растительная пища имеет второстепенное значение, и даже так называемые травоядные рыбы частично удовлетворяют свои пищевые потребности за счет беспозвоночных. Следовательно, животная пища им также необходима. Часть рыб питается позвоночными, и прежде всего рыбой. Среди этой группы рыб имеются как настоящие хищники, так и полухищники, т. е. питающиеся рыбой и беспозвоночными.

Избирательная способность рыб в отношении пищи

Рыба, находясь на кормовой площади (на пастбище), встречает разные организмы, которые могут стать объектами ее питания. Однако она не берет всех подряд, а выбирает их. Такой выбор кормовых организмов и характеризует избирательную способность рыбы.

Среди исследователей по питанию рыб нет единого мнения по этому вопросу. Большинство из них считают, что избирательная способность у рыб имеется.

Хотя каждому рыболову известно, что рыба берет не всякую приманку, а наиболее излюбленную, однако в научной литературе этот вопрос неоднократно обсуждался и дискутировался. Противоречивость получаемых результатов объясняется большей частью тем, что одни исследователи изучали избирательную способность у таких рыб, как планктоноядные (макрель, сельди, сиги), которые не выбирают кормовые организмы поодиночке, поштучно (кормовые организмы очень мелкие), а профильтровывают их через жаберный аппарат массой. У них избирательная способность слабо выражена. Другие же рыбы (непланк-

тоноядные) берут корм поодиночке, и у них ясно проявляется избирательная способность. Г. Г. Вундш (1937) указывает, что даже крупный карп охотно поедает в прудах мелких рачков (хидорус сферикус), а более крупных (например, остракод) не берет совсем.

По данным А. А. Шорыгина, осетр предпочитает мизид и хирономид, севрюга — мизид, стерлядь — хирономид, вобла — мизид и моллюсков, лещ — кумацей, мизид и многощетинковых червей, пузанок большеглазый — мизид и кумацей. Как видно, каждый вид рыбы избирает 1—2—3 кормовых объекта.

Аллен, исследовавший 180 экземпляров форели, нашел, что 29% рыб не избирали пищу, 65% выбирали один вид кормового животного: из них гаммарид 18%, ручейников 14, лимней 8, азелиусов 7, веснянок 4 и других животных — 14%. Двух кормовых животных выбирали 6% рыб.

Как видно из приведенных данных, избирательная способность рыб в отношении кормовых организмов характерна не только для вида (видовая специфичность), но и для отдельных представителей данного вида (индивидуальная специфичность).

Индивидуальную способность рыб избирать корм мало исследуют. Когда изучают избирательность рыб в отношении пищи, то в большинстве случаев изучают ее как характерную особенность для всего вида. Однако легко убедиться, что каждая особь данного вида рыбы обладает индивидуальностью также и в отношении питания. Нам неоднократно приходилось наблюдать, что одни рыбы берут данный корм, а другие нет. Индивидуальные различия в питании рыб легко наблюдать в аквариальных условиях. Например, стерлядь в бассейнах охотно поедает разных хирономид и не поедает кусочки конского мяса. Однако после голодания некоторые стерляди начинают брать и этот необычный для них корм. Так, из 10 стерлядей только одна брала и подала кусочки мяса. Она хорошо поправилась, у нее созрела половая железа до IV стадии зрелости, а остальные рыбы голодали 2 месяца, сильно похудели, но этот корм не брали. Их пришлось перевести на питание хирономидами, которых они сразу начали с жадностью есть.

Лабораторными опытами Е. Боковой (1938) было показано, что при одновременной даче вобле моллюсков (дрейссен) и ракообразных (мизид) вобла сперва съедала мизид и только после этого моллюсков.

При кормлении осетров и севрюг гаммаридами и полихетами (нерейс) одновременно мы обнаружили, что эти рыбы в аквариальных условиях выбирают кормовые объекты по-разному. Например, севрюга предпочитает нереид, а осетр — гаммарид (рис. 118).

Если рыбе одновременно предлагается два вида корма, причем довольно характерных для ее пищевого рациона, то все же она предпочитает выбрать один корм в большем количестве, чем другой, хотя бы он и был более подвижным и тем самым менее доступным. Например, осетр потребляет гаммарусов в большем числе, чем менее подвижных и тем самым более доступных нереисов. За 16 дней опыта осетр съел 1871 гаммарус (30,7 г) и 312 нереид (37,6 г), а севрюга — 320 гаммарусов (6,5 г) и 1092 нереид (327,6 г).

В северном Каспии осетр предпочитает питаться мизидами, затем личинками хирономид, гаммаридами, кумацеями, а севрюга — ракообразными (мизидами, кумацеями, корофидами и гаммаридами). Личинки хирономид в ее пищевом рационе занимают очень малое место. В кишечнике вскрытых севрюг (весом 100—140 г) и осетров (весом 40—80 г) мы находили хеты от нереид.

На рис. 119 приводятся данные о составе пищи воблы, леща и судака в северном Каспии.

Главная пища обычно состоит из 2—6 видов, и на их долю приходится 50—75% всей пищи. Второстепенная пища состоит из 5—6 видов (15—30%). В состав третъестепенной пищи входит различное количество видов (иногда до 25), но по весу они составляют 4—10%.

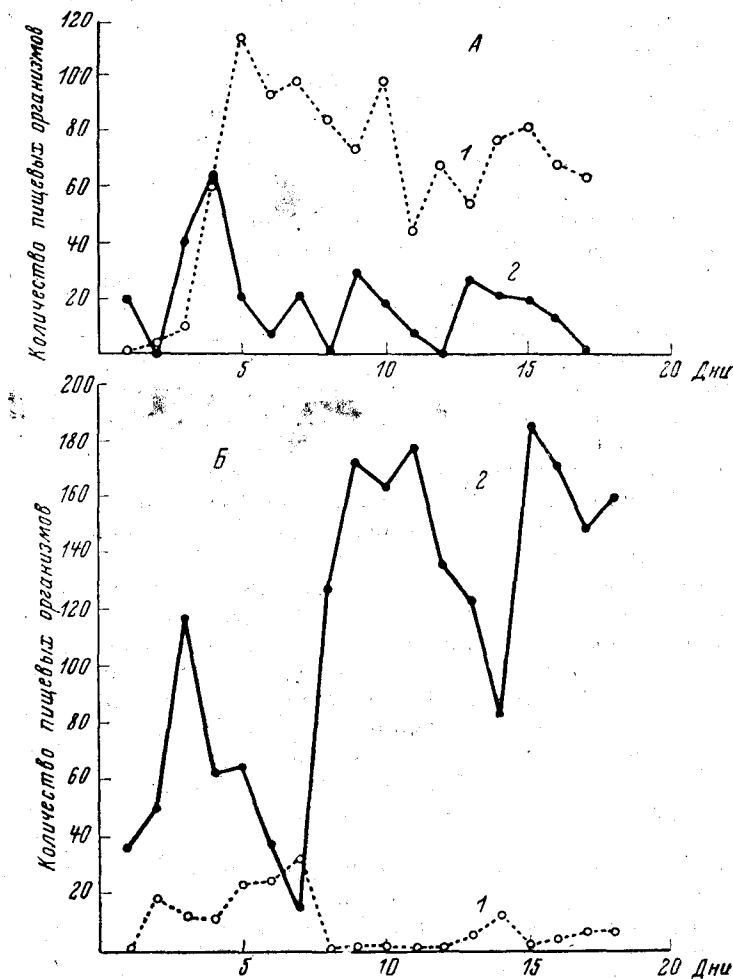


Рис. 118. Избирательность корма у осетровых рыб:
 А—севрюга (средний вес 130 г); Б—осетр (средний вес 44 г).
 1—*Nereis*; 2—*Gammarus* (наши данные)

Главную пищу воблы составляют моллюски (адакна, монодакна и дрейссена), леща — кумацеи, корофииды и адакна, а судака — рыбы (кильки и бычки).

В природе рыба не всегда имеет излюбленную пищу в нужном количестве и вынуждена питаться иной пищей. Вследствие этого наблюдается расхождение данных, получаемых в природной обстановке и в опытах. В опыте экспериментатор может получить ясный ответ на вопрос об избирательности способности рыбы при питании. Но при изучении питания рыбы в водоеме этот вопрос решить труднее, так как рыба не всегда может питаться только излюбленной пищей.

При отыскании или выборе корма каждый вид рыбы руководствуется специфическими органами чувств. По способу отыскания и отбора пищи, по участию органов чувств в этом процессе Шейринг разделяет всех рыб на четыре группы:

1. Рыбы с хорошим зрением (тресковые, скумбриевые, лососевые, щука). Эти рыбы очень подвижны и гоняются за кормовыми животными.

2. Рыбы с хорошим обонянием (угри, скаты). Эти рыбы обычно днем прячутся, а ночью разыскивают корм, большей частью мертвый.

3. Рыбы с хорошим осязанием на усиках (бычки, сомы, осетровые и др.). Указанные рыбы «ощупывают» корм и таким путем определяют его пригодность для питания.

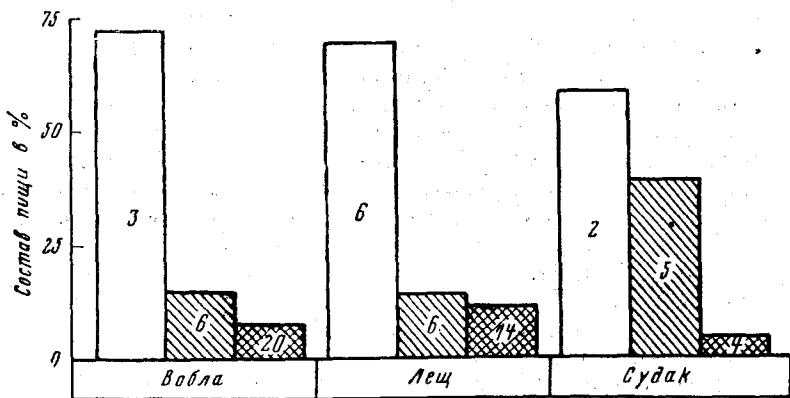


Рис. 119. Состав пищи (в % от веса рыбы) воблы, леща и судака из северного Каспия. Белые столбики — главная пища; одинарная штриховка — второстепенная; двойная штриховка — третьестепенная. Числа на столбиках показывают количество видов пищевых организмов (составлено по А. А. Шорыгину)

4. Рыбы с хорошим осязанием во рту (карповые и др.). Эти рыбы, схватив корм в рот, определяют его пригодность. Если он не пригоден, они его выбрасывают. Например, карп по нескольку раз с малыми промежутками во времени может схватывать один и тот же кусочек плохого мяса и опять выбрасывать или схватывать падающий камешек, опробовать его во рту и затем выбросить.

Из приведенного материала видно, что рыба питается разной пищей. Причем у одних видов рыб имеются широкие вариации в выборе кормовых объектов, у других — узкие. Кроме того, одни рыбы легко переходят на вынужденное питание другими, необычными для данного вида рыбы пищевыми организмами, другие — очень трудно. Следовательно, мы можем отметить, что разные виды рыб обладают в этом отношении разной пластичностью. Кроме этой особенности рыбы имеют разную степень активности в выборе пищи: судак, осетр более активны, вобля менее активна.

Сочетание указанных особенностей дает возможность рыбе питаться и сохранять свою индивидуальность при изменении кормовой базы. Часто одна особенность может компенсироваться другой.

Например, судак и осетр, а также отчасти севрюга имеют большую активность и большую пластичность. Лещ обладает большой активностью и малой пластичностью, а вобля малой активностью и большой

пластичностью. Рыб с малой активностью и малой пластичностью или нет совсем, или же их чрезвычайно мало. Они не могут добыть себе пищу в достаточном количестве при наличии других рыб, питающихся такой же пищей.

Значение доступности корма

Очень большое значение имеет доступность корма. Кормовой объект может быть пригодным для данной рыбы в отношении его вкусовых качеств, усвояемости, физиологической полноценности, но мало или совершенно недоступным благодаря его малой концентрации, несоответствию размерам, большой подвижности и другим особенностям. Например, белуги, имеющие вес 200—1000 г, охотно питаются верховками и уклеей. Но так как эти рыбки весьма подвижны, то должна быть значительная их концентрация, чтобы белуги могли их поймать, не затрачивая больших усилий. Осетры весом 50—5000 г охотно поедают в прудах дафний, если последние скапливаются в больших концентрациях. При обычной концентрации дафний в прудах осетры их не поедают.

Хищник съедает жертву, если она соответствует ему по своим размерам. Крупная жертва не может стать пищей только потому, что хищник не может ее проглотить. Кроме того, некоторые организмы прячутся среди твердых предметов или зарываются в ил, или же имеют твердые наружные покровы. Благодаря этому они защищены от поедания. Например, моллюски защищены раковинной, но тело их вполне пригодно для питания рыб. Те рыбы, которые преодолевают тем или иным путем вышеуказанную недоступность моллюсков, начинают ими нормально питаться. Пищевые организмы приспособляются, чтобы их не съели, а рыбы вырабатывают приспособления, чтобы их съест. Отсюда у рыб выработались разные морфологические, физиологические и биологические приспособления к добыванию пищи.

Количество съедаемой пищи и его зависимость от ряда факторов

Количество съедаемой рыбой пищи зависит от биологических и экологических особенностей рыбы, от интенсивности ее обмена и качества пищи. Однако это правильно только в самых общих чертах.

Хищные рыбы заглатывают сразу большее количество пищи, чем мирные. Некоторые хищные рыбы сразу заглатывают такое громадное количество пищи, которое значительно больше их собственного веса. Например, дракон заглатывает жертву по весу больше, чем весит сам (рис. 120).

Подавляющее же большинство рыб сразу могут заглатывать пищи не больше $\frac{1}{2}$ своего веса. Как правило, количество заглоченной пищи составляет 2—25% по отношению к весу рыбы. Например, щука сразу заглатывает жертву до 24% к ее весу, осетр и стерлядь 2—7%. Белый амур (растительноядная рыба) питается часто, но понемногу. У него содержимое кишечного тракта достигает 15,3% от веса всего тела.

Большой интерес представляют данные о количестве съедаемой пищи за сутки для мирных рыб или в среднем за сутки для хищных рыб, у которых прием пищи осуществляется не ежедневно.

Многочисленные исследования показывают, что количество пищи, съедаемой рыбой за сутки (суточный рацион), зависит как от внутреннего состояния (физиологического), так и от внешней среды.

Определение суточного рациона на основе экспериментальных данных стали производить только в последнее время. Определение же его

путем анализа содержимого кишечного тракта не дает достоверных данных, так как пока нет еще точной методики определения.

А. А. Лебединцев и Штадтман определяли суточный рацион путем умножения веса содержимого кишечника на 4. Такой способ определения совершенно не применим к хищным рыбам и дает весьма приблизительные данные для мирных рыб. Эта методика предполагает, что через 6 часов вся пища переваривается и рыба опять должна питаться. Однако это далеко не так.

Рыбоводы путем наблюдения за питанием прудовых рыб нашли, что суточный рацион находится в пределах 1,5—6% веса рыбы.

Так как вес рыб весьма различен, то количество съеденной пищи за сутки выражают не просто в граммах, а в процентах веса рыбы. Например, карп весом 200 г съедает в сутки, допустим, 10 г корма, следовательно, суточный рацион его равняется 5% при усиленном питании и 1,6—2% при обычном. Хэтзуэй приводит для карпа-годовика суточный рацион в 6%, а для 2-летка 2%. Блегвод указывает для разных рыб суточный рацион в 3,3%. А. А. Шорыгин (1946), обобщая материал многих авторов, дает следующие величины суточного рациона взрослых рыб (табл. 106).

Л. В. Арнольди и К. Р. Фортунатова получили в аквариальных условиях суточные рационы для некоторых черноморских рыб, сходные с приведенными выше (табл. 107).

При изучении питания взрослых рыб в условиях, близких к естественным, получают суточные рационы, находящиеся в пределах 1,5—6% от веса рыбы.

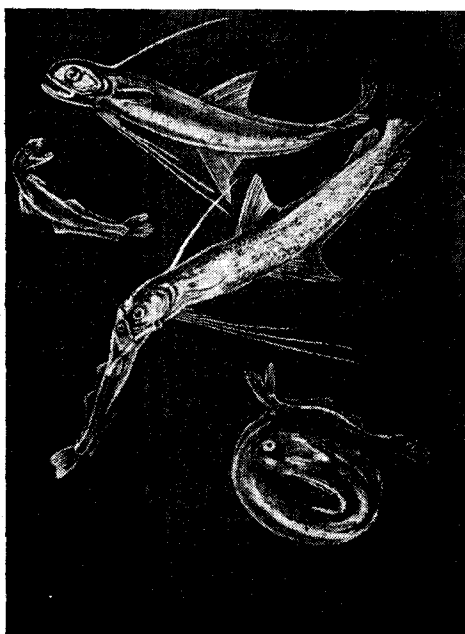


Рис. 120. Черный дракон (*Chiasmodon niger*) поедает жертву (*Bregmaceros macclellandi*) больше себя в три раза. Наверху — черный дракон маневрирует, чтобы занять боевое положение. В центре — черный дракон схватывает жертву. Внизу справа — черный дракон уплывает с заглоченной жертвой (по Бибу)

Таблица 106

Суточный рацион рыб

Виды рыб	Род корма	Суточный рацион в % от веса рыбы
Судак	рыба	1,9
Лещ	личинки насекомых, черви, ракообразные	3,2
Вобла	мизиды	2,4
»	моллюски	6,4
Севрюга	—	2,5
Осетр	—	2,7

Такие данные получены рыбоводами на прудовых рыбах и экспериментаторами на морских рыбах в аквариальных условиях. Однако эти данные мало дают для понимания связи между величиной суточного рациона, физиологическими особенностями рыбы, ее видовой специфичностью, качеством пищи и основными факторами

внешней среды. Выяснение этих связей важно не только с физиологической стороны, но и для практики рыбного хозяйства. По этому вопросу накопился значительный материал, который показывает, что суточный рацион зависит от таких факторов, как видовая принадлежность, возраст, половая активность, качество пищи, сезон года, группирование питающихся рыб, температура, содержание кислорода и углекислоты, концентрация водородных ионов, а также ряда других физико-химических факторов внешней среды. Разберем некоторые имеющиеся материалы, доказывающие существование указанных зависимостей.

Видовая принадлежность (видовая специфичность). Для выяснения зависимости суточного рациона от систематического положения рыбы надо выбрать таких рыб, у которых был бы одинаковый возраст и условия кормления (табл. 108).

Таблица 107

Суточный рацион мелких черноморских рыб

Виды рыб	Суточный рацион в % от веса рыбы
Бычок рыжик	3,0
Ерш морской (мелкий)	1,7
Ерш морской (средний)	3,0
Горбыль	2,5
Зеленушка	1,5

Суточный рацион (в % от веса рыбы) волжских осетровых (по Н. С. Строганову)

Виды рыб	Возраст (в днях)	t°	Род корма	Суточный рацион
Осетр позднего нереста	20	15	дафнии	32,7
Севрюга	25	16—28	»	42,3
Осетр раннего нереста	66	15—20	хирономусы	14,3
Осетр позднего нереста	63	16—21	»	12,6
Севрюга	58	16—25	»	17,2

Г. С. Карзинкин указывает, что молодь севрюги на ранних стадиях развития потребляет *Daphnia pulex* в сутки 150%, а на более поздних стадиях — 50% от веса рыбы. Таких больших рационов мы не получали.

Возраст рыбы. Уже давно было замечено, что молодые рыбы потребляют пищи больше, чем взрослые или старые. Однако этот вопрос может быть решен достаточно точно только экспериментальным путем.

Шольц (Scholz, 1932) нашел, что годовалая щука потребляет в день хирономуса 15—25%, а 2-годовалая — 9%.

Суточный рацион сильно уменьшается с возрастом рыбы и очень мал на самых ранних этапах развития (табл. 109).

Н. Д. Белый получил следующие суточные рационы для окуней разного возраста и размера при кормлении их тубифицидами и рыбами (табл. 110).

Здесь как будто очевидна зависимость суточного рациона от возраста рыбы. Однако анализируя свои данные, Белый пришел к выводу.

Зависимость суточного рациона (в % от веса рыбы)
от возраста (наши данные)

Виды рыб	Возраст	Вес в г	t°	Род корма	Суточный рацион
Осетр позднего нереста . . .	63 дн.	—	8—16	хириномус	8,8
» » » . . .	95 дн.	—	9—19	»	7,8
Севрюга	58 дн.	—	16—23	»	17,2
»	95 дн.	—	12—21	»	9,1
Стерлядь волжская	6—10 лет	250—700	8—20	»	5,2—5,8
Стерлядь обская	6 мес.	75	16—20	»	6,7
» »	2 года	872	16—20	»	3,0

Таблица 110

Суточный рацион (в % от веса рыбы) у окуней
при кормлении их тубифицидами

Возраст в годах	Длина тела в см	t°	Суточный рацион	Время года
0+	5,5	20—24	16,0	4. VIII—15. VIII
1+	12,5	20—24	5,2	—
1	9,0	14—16	3,7	31. III—11. IV
2	9,8	14—16	3,3	31. III—11. IV
0+	5,8	18	10,1	29. IX—19. X
1+	13,9	18	4,8	29. IX—19. X
0+	5,8	18	10,1	29. X—19. XI
0+	7,9	18	6,6	29. X—19. XI
0+	6,2	16	6,0	20. XI—19. XII
0+	8,6	16	3,9	20. XI—19. XII
1	11,45	22	3,7	25. V—3. VI
2	11,50	22	3,6	25. V—3. VI

что главную роль в изменении суточного рациона играет не возраст, а размер рыбы. Рыбы одного возраста, но разного размера потребляют разное количество пищи. Крупные рыбы при прочих равных условиях потребляют корма меньше, чем мелкие (табл. 110). У окуней, отличающихся размерами на 6—8 см, разница в количестве корма составляет 51—67%, а при размерах, отличающихся на 3—4 см, разница в количестве корма составляет 14—42%. Окуни разного возраста, но одного и того же размера потребляют одинаковое количество пищи. Однако этот интересный вопрос остается еще неясным и требует дальнейшего исследования.

Качество пищи. Качество пищи, выражающееся в ее вкусе, в легкости усвоения, в питательности, играет большую роль. Однако трудно разграничить, например, вкусовые качества пищи, ее усвояемость и питательность. Наблюдается определенная зависимость количества потребляемого корма от его качества.

Шольц наблюдал, что годовалая щука потребляет в день циклопов 16—17,5% от своего веса, энхитреид — 15—33%, мотыля (хириномид) — 15—25%, гаммарусов — 11—12%, а рыбы — 3—5%. Правда, для годовалой щуки циклопы не являются подходящим кормом так же, как чер-

ви и мотыль. Поэтому эти данные могут показаться не вполне убедительными. Однако Е. Бокова получила аналогичное для воблы, у которой суточные рационы при температуре 20° равнялись: при кормлении моллюсками (дрейсена) — 28,4%, ракообразными (мизиды) — 17%. Те и другие — обычный корм воблы.

Г. С. Карзинкин указывает, что подросшие мальки севрюги съедают в сутки *Daphnia magna* 80%, а мотыля (хирономус) только 30%.

Нами совместно со студентами М. И. Кузьминой, В. И. Ходаковой, Н. И. Цыгановой, Г. Н. Луценко и С. И. Воротниковой были получены следующие суточные рационы для молоди осетровых рыб при кормлении ее разными кормами (табл. 111).

Таблица 111

Суточный рацион осетровых рыб (в % от веса рыбы) при кормлении разными кормами

Виды рыб	Средний вес рыбы в г	t°	Род корма	Средний суточный рацион
Осетр раннего нереста . .	0,10	14—22	циклоп	37,5
» » »	0,10	14—22	энхитреус	22,0
Осетр позднего нереста . .	1,696	16—21	хирономус	12,6
» » »	1,478	16—23	энхитреус	14,2
» » »	1,708	16—21	дождевой червь	12,8

Групповой эффект. Как мы уже говорили, количество пищи, потребляемой рыбой в сутки, зависит от многих факторов, даже если пища будет в избытке. Суточный рацион весьма лабилен и в сильной степени зависит от физиологического состояния рыбы. Например, одна и та же рыба потребляет разное количество корма в зависимости от того, находится ли она в аквариуме поодиночке или в группе с другими такими же рыбами (групповой эффект). Г. В. Никольский и А. А. Кукушкин показали, что при одинаковом кормлении и прочих равных условиях (температура, соотношение количества воды и объема рыб) золотая рыбка съедает хирономусов меньше, когда она находится в группе (3 особи), чем когда одна, а американский сомик, наоборот, потребляет корма больше тогда, когда находится в группе (3 особи), чем когда один. Аналогичные факты были получены в отношении других жизненных процессов у рыб (потребление кислорода, реакция на токсические вещества и др.). Мы пока не можем объяснить физиологическую основу всех этих зависимостей, но совершенно ясно, что здесь имеют место сложные процессы, в которых главную роль играет нервная система рыбы.

Таблица 112

Потребление корма камбалой в разные сезоны года (по Девис)

Время года	Суточный рацион в % от веса рыбы
Июль	8,5—12,0
Октябрь	4,0—7,0
Ноябрь	1,1—3,7
Декабрь	0,2—0,4

Сезонность. Давно было замечено, что время года оказывает сильное влияние на интенсивность питания рыб. Если, например, сравнить питание рыб весной и осенью, то они даже при одинаковой температуре поедают пищу не только качественно различную, но и в разном количестве (табл. 112).

Аналогичные данные были получены Л. В. Арнольди и К. Р. Фортунатовой для черноморских рыб. В качестве примера приведем их данные по изменению суточного рациона ерша (табл. 113).

Таблица 113

Изменение суточного рациона ерша

Вес рыбы в г	Дата							
	7. IX— 16. IX	17. IX— 9. X	10. X— 19. X	20. X— 30. X	1. XI— 10. XI	11. XI— 24. XI	25. XI— 5. XII	6. XII— 15. XII
161	1,48	1,85	1,56	0,98	0,55	0,39	—	0,59
87	3,05	3,39	1,84	1,06	0,92	0,60	0,43	0,69

В табл. 113 видна зависимость суточного рациона ерша от сезона года и от возраста рыбы. Крупные рыбы поедают корма в меньшем количестве, чем мелкие и в ноябре—декабре меньше, чем в сентябре—октябре.

Физико-химические факторы среды. Эти факторы оказывают весьма сложное влияние на физиологическое состояние рыбы, на ее обмен веществ. Одним из выражений этого влияния является изменение потребности в пище.

Нами было показано, что при действии сильным неблагоприятным агентом (токсическое вещество, резкое изменение температуры) рыбы начинают приспосабливаться к нему, и в этот наиболее напряженный момент приспособления рыба отказывается от пищи. Когда пройдет указанный период и физиологические процессы перестроятся соответственно новым условиям, рыба начинает брать корм и в некоторых случаях даже больше, чем в нормальных условиях.

В этих случаях мы также сталкиваемся с весьма сложными физиологическими реакциями организма рыбы на изменения внешней среды, но, к сожалению, мы почти ничего не знаем о сущности тех физиологических процессов, которые лежат в основе указанных реакций, одним из проявлений которых является аппетит рыбы.

Если мы еще мало знаем сущность физиологических процессов, происходящих в организме рыбы при изменении среды, то имеется много фактов, показывающих большую чувствительность аппетита рыбы при этих изменениях. Приведем некоторые примеры.

Температура. Одним из могущественнейших факторов среды является температура. Каждая рыба может питаться только в условиях определенной зоны температур. При очень низких и очень высоких температурах для данного вида рыбы питания не происходит, хотя пищевые объекты имеются в доступной форме. Теплолюбивые рыбы прекращают питаться при относительно высокой температуре, а холодолюбивые — при относительно низкой. Такая же зависимость наблюдается и в верхнем пределе температур.

Размах колебаний температур, при которых происходит питание рыбы, для разных видов разный. В отношении этого показателя рыб можно разделить на стенотермных и эвритермных. Причем, малоупитанные рыбы (каarp, осетр) питаются при таких пониженных температурах (3—5°), при которых рыбы с повышенной упитанностью не питаются. Следовательно, и этот признак (эвритермность и стенотермность) зависит от физиологического состояния рыбы.

В интервале температур, при котором возможно питание данного вида рыбы, можно различать крайние границы питания, границы обычного питания и оптимальную температуру питания.

Нижняя и верхняя границы температур для питания лежат более низко для северных, холодноводных рыб и более высоко для южных, тепловодных рыб. Кроме этого общего правила, можно наблюдать разницу в температурных границах питания для разных рыб, живущих в одном и том же водоеме. Рыбы одного семейства, живущие в водоемах разного термического режима, питаются в условиях разных температурных границ (рис. 121).

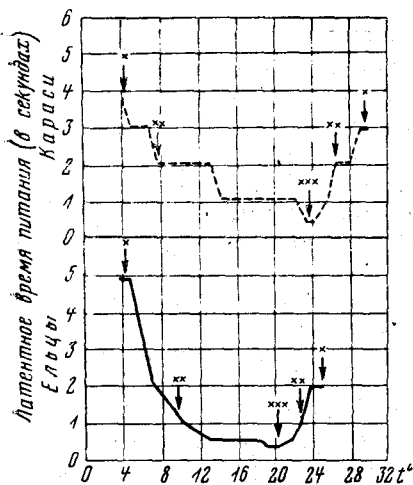


Рис. 121. Крайние и оптимальные температуры для питания карасей и ельцов:

х—крайние температуры питания; хх—температурная зона реального питания; ххх—оптимальная температура питания (по В. А. Пегелю).

Из рис. 121 видно, что карась имеет более широкую зону температур, при которой он может питаться, чем елец. У карася оптимальная температура питания 25°, а у ельца 20°. В. А. Пегелем была отмечена интересная деталь в питании ельца. При понижении температуры до 7—9° елец питается преимущественно донным кормом, а при температуре несколько большей — поверхностным.

Мартехов (1950 г.) показал, что, например, у гольцов из р. Или питание и пищеварение происходит круглый год. При температуре воды 0,4—0,5° активность пищеварительного процесса хотя и снижена, но всё же имеется.

В продолжение нескольких лет (1948—1954 гг.) мы наблюдали питание находящихся в зимовале осетра, севрюги, гибридов осетра со стерлядью, а также толстолобика и амурского леща при температуре воды 0,2—0,5°. За время зимовки питающиеся рыбы растут, происходит увеличение веса и длины тела.

Следовательно, названные рыбы способны при такой пониженной температуре переваривать пищу, всасывать через стенку кишечника в кровь питательные вещества и, наконец, способны синтезировать вещества для построения тела.

Северные рыбы обычно интенсивно питаются при температуре -1 — $+4^{\circ}$, а рыбы средних широт — при 10 — 22° . При пониженных температурах может осуществляться питание также и у рыб средней полосы, хотя и не так интенсивно, как в летнее время.

Известно, как широко распространен подледный лов рыб на удочки. Причем ловятся на приманку многие рыбы: щуки, окуни, пескари, ерши, плотва и др.

Все эти факты говорят о приспособленности некоторых рыб к продолжительной жизни при температурах, близких к 0° . Эта особенность хорошо выражена у рыб средних и особенно северных широт.

Количественная сторона питания изменяется не параллельно росту температуры, а значительно сложнее.

В пределах температурных границ, при которых питаются рыбы, величина суточного рациона сперва возрастает (с увеличением температуры до определенного максимума), а затем уменьшается, и, наконец, при сильно возросшей температуре рыба совсем прекращает питаться. Графически эта зависимость выражается одновершинной кривой.

Свободная угольная кислота. Угольная кислота, являясь конечным продуктом обмена рыбы, иногда может накапливаться в воде в значительных количествах. Она как легко проникающее вещество сильно и быстро влияет на обмен веществ рыбы. Нами были получены данные по питанию осетра и севрюги при разных концентрациях CO_2 . Для выяснения роли рН в таком опыте проведено наблюдение за питанием осетровых в воде, подкисленной соляной кислотой до рН, равного рН в растворах с CO_2 (рН=7,03, табл. 114).

Таблица 114

Зависимость суточного рациона волжских осетровых от CO_2
(корм—хируномиды) (наши данные)

Виды рыб	Средний вес рыбы в г	Количество CO_2 в мг/л	Средний суточный рацион (в % от веса рыбы)
Осетр позднего нереста	17,69	контроль	16,9
» » »	14,85	соляная кислота	12,5
» » »	18,85	20—30	3,4
» » »	21,0	50—60	4,3
Севрюга	7,70	контроль	10,9
»	8,00	соляная кислота	6,8
»	6,94	20—30	1,0
»	8,09	50—60	10,2

Небольшое подкисление воды приводит к снижению суточного рациона, но при таком же рН воды CO_2 снижает рацион значительно сильнее, чем водородные ионы соляной кислоты.

В табл. 114 отражен интересный факт: при меньшем количестве CO_2 интенсивность питания понижена, а при большем — повышена. Интересно, что такое повышение аппетита не сопровождается увеличением роста, а наоборот, рыба (севрюга, например) ест много, но худеет. Усвоенная пища идет на внутреннюю работу — приспособления, на всякие физиологические затраты, не выражающиеся в приросте тела. Приспособление организма рыбы к неблагоприятному фактору внешней среды требует затрат каких-то веществ и энергии.

Скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту

Пища, попавшая в пищеварительный тракт, подвергается воздействию пищеварительных соков. Благодаря перистальтике кишечного тракта (последовательное волнообразное ритмическое сжатие и расслабление кишечной трубки) происходит продвижение пищи от глотки до анального отверстия. Физиологическое значение этого процесса состоит в том, что пища последовательно подвергается воздействию пищеварительных соков, лучше перемешивается и подготавливается, чтобы затем через кишечную стенку питательные вещества пищи могли всасываться в кровь.

Скорость прохождения пищи по кишечному каналу в какой-то степени характеризует скорость пищеварения, но она ничего не говорит о полноте или степени использования питательных веществ. Однако наблюдается явная зависимость скорости прохождения пищи от ее питательности и усвояемости.

Хищные рыбы заглатывают сразу много пищи, которая долгое время находится в желудке и затем медленно проходит по кишечнику. Все пищеварение длится несколько дней.

Мирные рыбы как животнойные, так и растительнойные пищу заглатывают относительно небольшими порциями, которая непрерывно движется по кишечному тракту. Скорость прохождения пищи у таких рыб достаточно высока, и часто пища находится в пищеварительном тракте всего несколько часов (4—6). Длительность пребывания пищи в кишечном тракте зависит также от его длины.

Наблюдается определенная связь между характером питания рыбы и величиной кишечного тракта, хотя и не у всех рыб это сильно выражено. Хищные рыбы, питающиеся рыбами, имеют относительно короткий пищеварительный тракт, а травоядные — длинный (рис. 122). В этом факте мы находим полную аналогию с наземными животными (хищники и травоядные). В таблице 115 дается отношение длины кишечника к длине рыбы (А).

Отношение А не остается постоянным в онтогенезе рыбы, а меняется с возрастом. Кроме того, эта величина зависит от рода

корма и его количества, от созревания половой железы и других факторов (хорошо прослежено у карпа). При увеличении количества растительной пищи в рационе рыбы и при увеличении количества поедаемой пищи это отношение несколько увеличивается, а при сильном развитии половой железы, при голодании, уменьшается (Klust, 1940).

В онтогенезе у некоторых карповых рыб это отношение увеличивается (табл. 116).

Как видно из табл. 116, с возрастом у таких рыб, как голянь, линь, горчак, карп и карась, относительная величина длины кишечного трак-

Таблица 115

Относительная длина кишечного тракта (А) и характер питания рыбы (сводные данные)

Виды рыб	Характер питания, род пищи	А
Пинагор	растительнойный	6—10
Толстолобик	растительнойный, фитопланктон	6—7,5
Белый амур	травоядный, водная растительность	3,5
Карп (взрослый)	всеядный, много растительной пищи	2,5—3,0
Карась	всеядный, разные личинки насекомых	2,0
Щука	хищник, разная рыба	1,2
Стерлядь, осетр	животнойные, разные бесчлениковые	0,7—0,9
Судак, окунь	хищники, разная рыба	0,6—0,7

Таблица 116

Изменение относительной величины кишечника (А)
с возрастом рыбы (по Ж. Ключу, А. В. Грибу
и З. В. Красюковой):

Виды рыб	Длина рыбы в см	Длина ки- шечника в см	А
Гольян	5,2	3,5	0,67
»	8,0	6,7	0,84
Линь	6,6	6,0	0,90
»	25,0	30,0	1,20
Горчак	1,1	1,7	1,55
»	6,7	14,5	2,16
Карп	0,65	0,35	0,53
»	6,3	13,0	2,0
»	8,5	18,8	2,2
»	12,0	30,0	2,5
»	18,0	45,0	2,5
»	22,0	55,0	2,5
»	34,0	90,0	2,6
»	45,0	113,0	2,5
Карась	0,6	0,24	0,4
»	2,0	2,0	1,0
»	14,0	28,0	2,0

та увеличивается. Для физиолога величина А представляет интерес в отношении физиологической возможности организма обеспечить рост питательным материалом. Кишечный тракт является поставщиком питательных веществ, которые он передает после переработки пищи всем тканям организма.

Следовательно, рост организма в какой-то степени будет зависеть от соответствия этого поставщика питательных веществ потребностям организма в них. Конечно, это соответствие будет определяться не только соотношением длины, но и величиной поверхности внутренней стенки кишечника, развитостью и функциональной активностью пищеварительных желез, качествами пищи и вообще физиологической активностью всего пищеварительного тракта.

Поверхность внутренней стенки кишечника играет наиболее важную роль в процессах пищеварения. С ростом увеличивается относительная величина кишечного тракта (А). Может создаться впечатление, что ткани взрослого организма лучше обеспечены питательными веществами, чем молодого.

Вообще у рыб вес увеличивается с возрастом относительно быстрее, чем длина. С возрастом происходит увеличение количества клеток, увеличение массы живой протоплазмы, поэтому интересно сопоставить рост длины кишечного тракта рыбы с ее весом.

Из такого сопоставления ясно видно, что с возрастом (увеличение размера) величина отношения длины кишечного тракта к весу рыбы уменьшается. Следовательно, с возрастом рыбы происходит все же ухудшение снабжения клеток питательными веществами со стороны пищеварительного тракта, что не может не отражаться на росте.

При продвижении пищи по пищеварительному тракту из стенок его и специальных протоков (например, желчный проток) выделяются разные секреты, которые разлагают пищу на более простые вещества. В каждом отделе пищеварительного тракта происходят процессы разной химической обработки пищи, идущие с разной скоростью.

Скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту должна соответствовать тому физиологическому назначению, которое выполняет пищеварительный тракт.

За время прохождения пищи химически разлагается на более простые молекулы (пищеварение), которые затем всасываются через стенку в кровяное русло (усвоение). В идеальном случае пища должна находиться в пищеварительном тракте столько, сколько нужно, чтобы максимально использовать питательные вещества (разложить или переварить и затем усвоить, т. е. всосать в кровь). Этот процесс весьма сложен, он складывается из ряда частных процессов, и поэтому общий результат не всегда получается таким, какой можно было бы ожидать.

В течение эволюционного процесса у рыб выработалось свойство приспособлять процесс пищеварения к изменяющимся условиям внешней среды и прежде всего к качеству пищи. При этом необходимо отличать наследственную приспособленность к пищеварению.

Изучением вопроса о скорости прохождения пищи через пищеварительный тракт занимались многие исследователи (Вольгемут, Шейринг, Карзинкин, Шольц, Мальтцан, Пегель, Белый, Арнольди, Фортунатова и др.).

Полученные разными исследователями и на разных рыбах результаты показывают, что скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту зависит от 1) вида рыбы, 2) ее возраста и величины, 3) физиологического состояния рыбы, 4) качества и количества пищи и 5) факторов внешней среды: температуры, сезона года.

Белый указывает, что время прохождения первой порции пищи и последней не только различно, но и по-разному зависит от температуры. Следовательно, этот процесс, несмотря на всю его кажущуюся простоту, является сложным и зависит от многих физиологических причин.

Вольгемут, проводя опыты с форелью, нашел, что при кормлении ее дафниями, личинками мух, рыбным мясом, креветками, селезенкой, печенью через кишечный тракт наиболее быстро проходят дафнии (3,5—4,5 час), а наиболее медленно — печень (7—8 час.).

Карзинкин указывает, что скорость прохождения пищи (хируномиды) при температуре воды 20° у плотвы равняется 3 час. 35 мин. для стадии, близкой к личиночной; 4 час. 53 мин. у мальков и 10 час. 43 мин. у трехлеток. Первое, на что приходится обратить внимание, это увеличение продолжительности пребывания пищи в пищеварительном тракте с увеличением абсолютной длины кишечника.

Арнольди и Фортунатова отмечают, что в одинаковых условиях морской ерш переваривает пищу медленнее, чем зеленушка.

Наблюдается различие в скорости прохождения пищи у одной и той же рыбы при кормлении разными кормами. Так, Карзинкин нашел, что у мальков плотвы наиболее скоро проходят через кишечник кладочеры, затем хируномиды и, наконец, олигохеты. Автор отмечает, что это связано с меньшей усвояемостью первого корма и с хорошей усвояемостью последнего.

Арнольди и Фортунатова отмечают для ряда черноморских рыб зависимость скорости прохождения пищи от сезона года. Как правило, весной скорость прохождения пищи по кишечнику меньше, чем осенью в период усиленного кормления. Исключение составляет зеленушка, у которой скорость меняется параллельно изменению температуры.

Наиболее сильно скорость прохождения пищи зависит от температуры (рис. 123).

Питание осуществляется только в определенном интервале температур. Так, например, Мальтцан для карпа-двухлетка отмечает, что он

не питается при температуре меньше 8 и больше 28°. В указанном интервале температур (между 8 и 20°) скорость прохождения пищи резко возрастает с повышением температуры.

При исследованиях скорости прохождения пищи по пищеварительному тракту учитывается по существу время пребывания пищи, а не скорость прохождения. Правильнее было бы выражать скорость в сан-

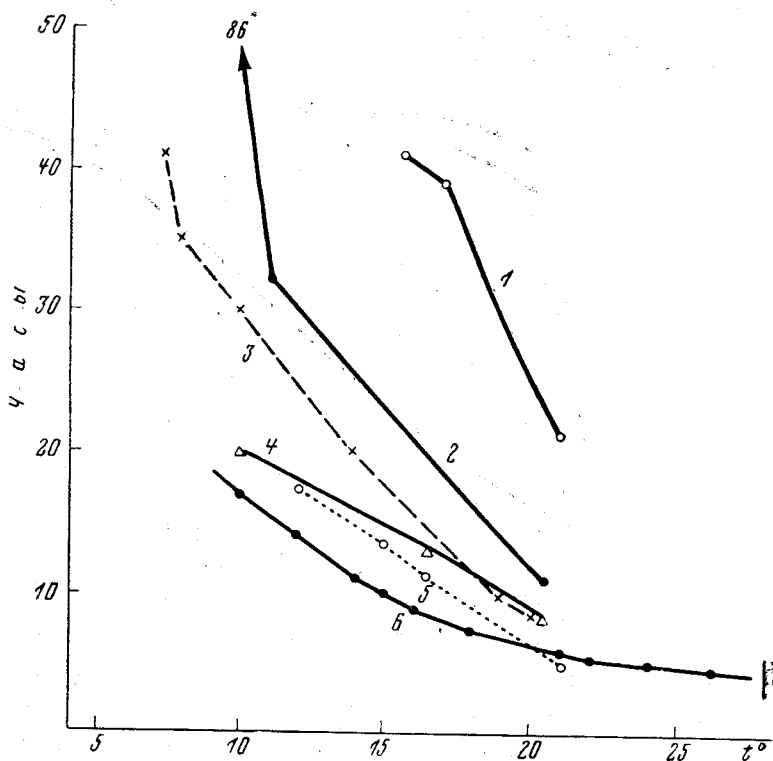


Рис. 123. Зависимость времени прохождения пищи по пищеварительному тракту рыб от температуры среды:
 1—у молоди окуня последней порции пищи и 5—первой порции;
 2—у вьюна, питающегося энхитреидами (86—часы прохождения пищи при t 10°), 3—гаммарусами + дождевыми червями; 4—у плотвы; 6—у двухлетнего карпа при питании смешанной пищей. Вертикальными линиями обозначены температуры, при которых рыбы не питаются (по данным Белого, Шейринга, Г. С. Карзинкина и Мальтцан)

тиметрах, пройденных пищей по кишечнику за определенное время (минута, час), как это сделал Пегель (рис. 124).

Трудно сравнить скорость прохождения пищи у рыб разного возраста, так как с увеличением длины кишечника (с возрастом рыбы) будет увеличиваться и время пребывания пищи в кишечнике даже при равных абсолютных скоростях прохождения пищи по кишечному тракту у молодых и взрослых рыб.

Многие исследователи считают время и скорость прохождения пищи по кишечному тракту скоростью пищеварения. Однако такое представление неправильно. Под скоростью пищеварения надо понимать количество пищевого материала, расщепляющегося под действием пищева-

рительных ферментов в единицу времени. Скорость пищеварения, т. е. интенсивность биохимического распада пищи, может определяться как по количеству распавшейся пищи, так и по количеству образующихся веществ от такого распада. Ни время пребывания пищи в пищеварительном тракте, ни линейная скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту не характеризуют в должной мере скорость пищеварения.

Что касается установления скорости прохождения пищи по пищеварительному тракту, то в этом отношении наиболее точные определе-

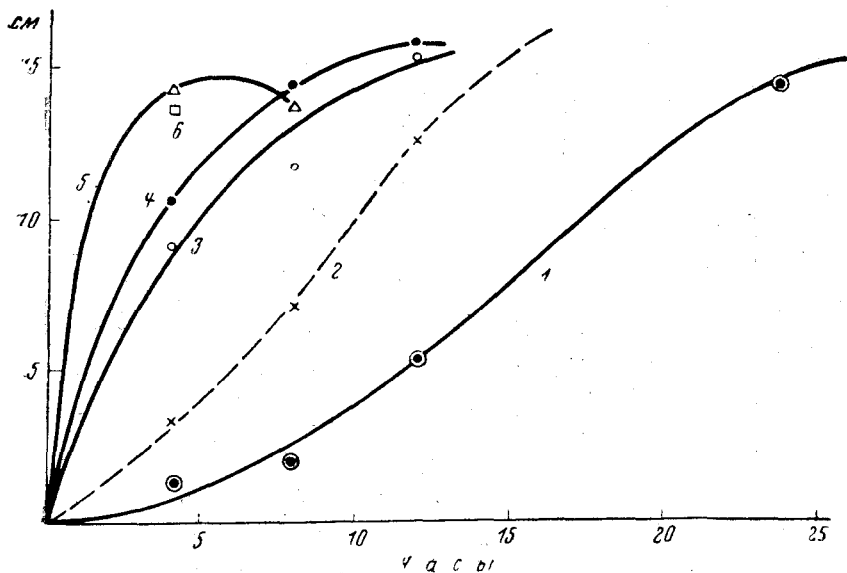


Рис. 124. Скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту ельца при разной температуре: 1—1—3°; 2—5—6°; 3—10—13°; 4—15—16°; 5—20°; 6—23—25°. Кривые построены по данным В. А. Пегеля

ния были сделаны Пегелем. Он критически рассмотрел прежние работы и указал на ошибочность определений скорости прохождения пищи только по времени пребывания пищи в пищеварительном тракте без учета длины самого тракта.

Это замечание Пегеля особенно необходимо учитывать при сравнении скоростей прохождения пищи по пищеварительному тракту у рыб разного возраста, разного систематического положения, с желудком и без желудка.

К сожалению, многочисленные исследования по указанному вопросу проведены без учета длины кишечника и действительная скорость прохождения пищи (в сантиметрах за единицу времени) не вычислена.

Моторика кишечника. Влияние температуры на моторику кишечника

В опытах ряда авторов показано, что с повышением температуры увеличивается скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту.

Пегель в опытах с прохождением меттовской трубочки по кишечнику ельца нашел, что с повышением температуры резко возрастает перистальтика кишечника (табл. 117).

Таблица 117

Средняя длина участка кишечника (в см), пройденного меттовой трубочкой за определенное время при разных температурах

t°	4 час.	8 час.	12 час.	24 час.
1—3	1,6	2,0	5,4	14,5
5—6	3,1	7,1	12,9	—
10—13	9,1	11,8	15,5	—
15—16	10,5	14,3	15,7	—
20	14,5	14,0	—	—
23—25	13,8	—	—	—

Из табл. 117 видно, что моторика кишечника ельца сильно зависит от температуры. Кроме этого, из данных Пегеля можно сделать еще один интересный вывод: в переднем отделе кишечника пища продвигается медленнее, чем в заднем.

Если рассчитать скорость продвижения трубочки за каждый час, то получим, что в переднем отделе (первые 5—7 см) она движется со скоростью 0,4 и 0,9 см/час при температурах 1—3° и 5—6°, а в заднем—0,76 и 1,45 см/час при тех же температурах. Иными словами, в переднем отделе кишечника ельца пища продвигается в 1,5—2 раза медленнее, чем в заднем.

К такому же выводу можно прийти при рассмотрении данных В. А. Пегеля (1950), полученных им на оперированных ельцах.

В этих опытах у ельца передний и задний отделы кишечника изолировались друг от друга частично и полностью (см. рис. 127). На другой день рыбам вводили меттовские трубочки, наполненные плазмой крови, крахмалом и салом, в каждый отдел кишечника отдельно. Результаты получились разные в зависимости от вида операции.

У ельца с частично изолированными отделами кишечника трубочки в переднем отделе находились (в среднем) 11,5—14,6 час., в заднем—8,2—10,7 час, т. е. перистальтика заднего отдела кишечника сильнее, чем переднего. Если же указанные отделы кишечника полностью изолированы, то разница в интенсивности моторики не наблюдается (для переднего отдела 11,5—14,2 час., а для заднего 11,5—14,3 час.).

Приведенные расчеты представляют интерес для понимания функционального градиента кишечника.

В переднем отделе кишечника пища продвигается медленнее, чем в заднем, а следовательно, и ферменты действуют сильнее в переднем отделе, чем в заднем.

Кроме этого, указанный градиент существует только для целого кишечника. Если кишечник перерезать, то указанный градиент исчезает, и перистальтика в обоих отделах осуществляется с одинаковой скоростью.

Б. ПИЩЕВАРЕНИЕ

Подготовка пищи к биохимическому распаду

Пища, заглоченная рыбой, поступает в пищеварительный тракт без предварительной химической обработки. Рыбы не имеют слюнных желез, и поэтому пища не обрабатывается в ротовой полости, как это имеет место, например, у млекопитающих животных. Некоторые рыбы

(хищники: щука, окунь, сом и др.) глотают пищу целиком даже без всякой предварительной механической обработки, другие же производят механическую обработку. У карповых рыб, питающихся моллюсками (вобла), и у такой всеядной рыбы, как карп, пища из полости рта попадает в глотку, где она раздавливается при помощи глоточных зубов. Карп иногда по несколько раз берет пищу, раздавливает ее в глотке, потом выбрасывает обратно в воду, а затем опять заглатывает. От раздавленной и выброшенной изо рта пищи отваливаются твердые частицы (раковина от моллюсков, прилипшие камешки). Очищенная от твердых частиц пища опять заглатывается рыбой и поступает в пищеварительный тракт.

У травоядных рыб верхние и нижние глоточные зубы имеют относительно длинные выросты, которые образуют своеобразное приспособление для разрезания пищи на мелкие кусочки. При закрывании глотки выросты верхних зубов входят между выростами нижних зубов. Пища, попавшая в такую систему, разрывается на мелкие кусочки.

В условиях прудового выращивания белого амура мы наблюдали, как он размельчает водную травянистую растительность. Нитчатый рдест, любимая пища белого амура в прудах, разрывается им на мелкие кусочки длиной 1—4 мм. Редкие кусочки имеют размеры 5—7 мм. Такое своеобразное «пережевывание» травы необходимо, иначе амурю было бы трудно заглотить длинный стебель рдеста (50—60 см). Длинный кишечник амура до отказа заполнен травянистой кашцей из кусочков указанных размеров.

Пищеварительные ферменты полнее действуют на пищу, лучше ее переваривают, когда она размельчена в кашу, чем когда она находится в компактном куске.

У планктонофагов (сиги, ряпушка, толстолобик и др.) подготовка пищи сводится к собиранию ее в пищевой комок и удалению излишней воды. Для этого у них на жаберных дужках имеются длинные жаберные тычинки, с помощью которых рыба отфильтровывает планктонные организмы.

У таких хищников, как щука, судак, сом и другие, в полости рта имеются многочисленные острые зубы. Однако они приспособлены не для механической обработки пищи, а для удержания жертв, ее ранения и лишения активного сопротивления. Наклон зубов внутрь глотки помогает крепко удерживать жертву и легко проходить пище через полость рта в глотку. У всех хищников жаберный аппарат более грубый и жесткий, чем у мирных рыб.

На рис. 125 дается схематическое изображение устройства рта и ротовой полости как органа для захватывания и удержания пищи, ее раздавливания или отжимания.

У планктоноядных рыб жаберный аппарат устроен так, что служит для отцеживания воды и удерживания мелких организмов. Жаберные тычинки тонкие, нежные, длинные и находятся в большем количестве, чем у хищников. У толстолобика, питающегося фитопланктоном, они имеют поперечные перегородки, благодаря чему образуется как бы сеточка, с помощью которой толстолобик может отцеживать пищу.

У осетровых и карповых рыб на челюстях нет зубов, как у хищников (например, у сома, щуки, судака, некоторых сельдевых, лососей), но зато имеются глоточные зубы (у карповых рыб), с помощью которых эти рыбы способны раздавить раковину моллюска или частично размельчить травянистую растительность (см. рис. 125, 3—6).

Как видно, устройство рта и ротовой полости весьма специализиро-

вано и приспособлено к определенному роду корма. Так, щука совершенно не способна питаться фитопланктоном, а толстолобик — рыбой.

Если хищник благодаря наклону зубов в сторону глотки способен только «всасывать», заглатывать жертву, а обратно выбрасывать, как правило, не может, то мирные рыбы могут захватить ртом пищу, а потом выбросить. Поэтому, например, карповые рыбы способны частично освобождаться от твердых частей корма (раковин моллюсков, частичек

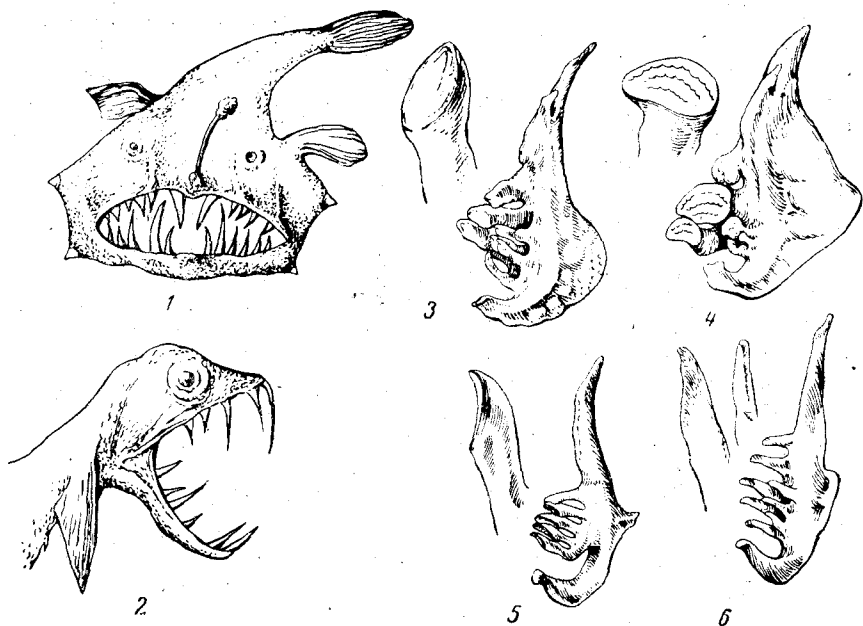


Рис. 125. Приспособления у рыб для удерживания жертвы и размельчения пищи:
1—удильщик; 2—саблезубая «рыба-гадюка» (по Бибу); 3, 4, 5, 6—глочные зубы карповых рыб (из Г. В. Никольского)

песка, ила и т. д.) путем последовательного захвата пищи, раздавливания, выбрасывания и затем опять захватывания. Кроме того, таким способом рыба может как бы опробовать пищу и отобрать нужные ей части пищи.

Итак, если у высших позвоночных животных в полости рта пища смачивается слюной и подвергается частичной химической переработке, то у мирных рыб в полости рта пища только отфильтровывается или отжимается от воды. У хищных же рыб полость рта и этой функции не выполняет, а служит только для захватывания, удержания и проглатывания жертвы.

У рыб выделение каких-либо секретов в полости рта, действующих на пищу и ее химически перерабатывающих, твердо не установлено.

Особенности строения пищеварительного тракта у рыб

Из ротовой полости пища по пищеводу проходит в желудок или в передний отдел кишечника (если рыба не имеет желудка). В схеме пищеварительный тракт может быть изображен просто трубкой, внутри которой перерабатывается пища, но у разных рыб эта трубка имеет

различные расширения и выросты, имеющие большое физиологическое значение.

Наряду с большим видовым разнообразием рыб существует большое разнообразие в устройстве, длине и форме пищеварительного тракта.

Пищеварительный тракт принимает форму в зависимости от формы тела рыбы и расположения внутренних органов. Например, у сома он имеет мешковидный вид и помещается в относительно небольшом пространстве, в передней части тела. У угря, наоборот, пищеварительный тракт вытянут почти по всей длине тела.

Г. Г. Вундш различает 5 типов строения внутренних органов у рыб: 1 тип — лососевый; желудок имеет нежное строение, может сильно растягиваться; много пилорических придатков (80—400 штук); 2 тип — окуневый; толстостенная глотка, цилиндрический желудок, пилорических придатков 3; 3 тип — щуковый; толстостенный пищевод переходит в удлинённый, легко растяжимый желудок. Печень вытянута в направлении продольной оси тела; 4 тип — карповый; пищеварительный тракт имеет вид трубки, которая делает несколько петель. В передней части тракта имеется небольшое расширение, не являющееся, однако, желудком; 5 тип — угревый; узкий мускулистый пищевод вытянут в длину и окружен печенью большого размера, затем идет желудок.

С физиологической точки зрения мы можем различать только две группы рыб, имеющих два крайних типа строения пищеварительных органов: это хищные рыбы, у которых имеются приспособления для питания крупными животными (желудок), и мирные, питающиеся растениями или мелкими животными (не имеют желудка).

Таким образом, желудок рыб представляет собой специализированный участок трубки, способный сильно расширяться. Физиологически он еще более специализирован. Желчный проток открывается позади желудка.

У рыб, не имеющих желудка, пищеварительный тракт морфологически более однороден и имеет вид трубки, постепенно суживающейся к анальному отверстию. Желчный проток открывается в начале пищеварительной трубки, вблизи глотки. Имеющееся небольшое расширение в передней части пищеварительного тракта (например, у карпа) физиологически неравноценно желудку, ибо в нем не происходят характерные для желудка пищеварительные процессы.

В желудке имеются специализированные железистые клетки, которых нет в других отделах пищеварительного тракта.

Кишечник построен иначе. Поверхность внутренней стенки его имеет характерную складчатость, различную у разных рыб (рис. 126). Складки увеличивают поверхность кишечника и тем самым способствуют лучшему воздействию пищеварительных соков на пищу. Внутренняя стенка кишечника покрыта однослойным цилиндрическим эпителием, среди которого имеются бокаловидные слизистые клетки. Кроме этих клеток у некоторых костистых рыб встречаются еще мерцательные клетки. У кефали на слизистой кишечника имеются ворсинкообразные выпуклости, которые укорачиваются к концу кишечного тракта. У хрящевых рыб (акулы, скаты, осетровые рыбы) конец кишечника оканчивается так называемым спиральным клапаном, имеющим спирально расположенную складку. Благодаря такому своеобразному устройству заднего отдела кишечника поверхность последнего значительно увеличена.

Пища из полости рта через глотку переходит в пищевод, а затем в желудок или в передний отдел кишечного тракта (если нет желудка).

Пройдя пищевод, пища сразу же начинает подвергаться биохимической обработке, т. е. начинается процесс пищеварения.

Пища под действием пищеварительных соков распадается на молекулы или агрегаты молекул. В общей форме можно сказать, что белки, жиры и углеводы расщепляются на аминокислоты, моносахара, жирные кислоты и глицерин, которые являются питательными веществами, основой для нового синтеза в теле рыбы.

Весь этот сложный процесс переработки пищи совершается неодинаково у разных рыб. Пища, попавшая в желудок, одновременно подвергается действию пищеварительных соков и веществ, способствующих

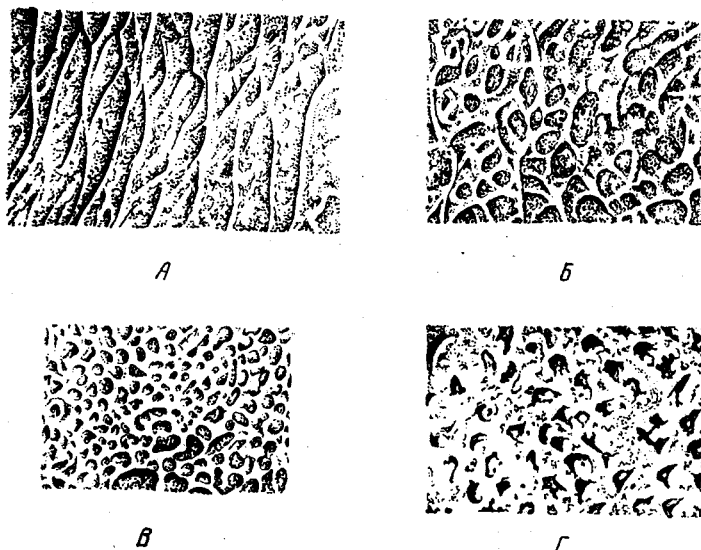


Рис. 126. Виды складок слизистой оболочки кишечника разных рыб:
 А—морской ерш; Б—морской петух; В—кари; Г—кефаль лобан (по Н. В. Пучкову)

пищи пищеварению (например, HCl). После того как пища основательно переварится в желудке, она поступает в кишечник, где подвергается действию других соков. Здесь же переваривается оставшаяся часть пищи.

У рыб, не имеющих желудка, пища попадает в передний отдел кишечника и сразу подвергается действию разных пищеварительных соков. В переднем отделе кишечника пища долго не задерживается (в отличие от рыб, имеющих желудок), а постепенно перемещается благодаря перистальтике к заднему отделу.

Как у тех, так и у других рыб при перемещении пищи по кишечному тракту происходит не только выделение пищеварительных соков, но и всасывание питательных веществ, получаемых из пищи. Места секреции пищеварительных соков и активирующих их веществ и места всасывания питательных веществ более или менее дифференцированы. Передние отделы пищеварительного тракта больше выделяют пищеварительные соки, а задние — больше всасывают питательные вещества.

Роль желудочно-кишечного тракта в пищеварении совершенно очевидна и ясна. Однако в организме рыбы имеются еще другие органы,

от деятельности которых в сильной степени зависит нормальная функция всего пищеварительного тракта.

Пилорические придатки. У многих рыб в начале желудочно-кишечного тракта имеются мешковидные выросты, которые получили название пилорических придатков. Число их у разных рыб неодинаково. У лососей, например, 300—400, а у осетровых рыб они срослись вместе и образовали один железистый орган.

В отношении их роли в пищеварительных процессах уже Ратке в 1826 г. высказал мысль, что пилорические придатки рыб обладают секреторной функцией и способностью всасывать питательные вещества в кровь. Некоторые исследователи (Кювье, Мюллер и др.) считали, что пилорические придатки у рыб заменяют функцию поджелудочной железы. Однако Клод Бернар (1856 г.) выступил против этого утверждения. Он предполагал существование поджелудочной железы у рыб.

Большие исследования пилорических придатков у разных рыб провел Крукенберг (1878—1882 гг.). Он изучал содержание ферментов в глицериновых вытяжках из пилорических придатков (табл. 118).

Таблица 118

Ферменты пилорических придатков

Виды рыб	Ферменты
<i>Acipenser sturio</i> <i>Lophius piscatorius</i>	пепсин, трипсин, диастаза
<i>Trachinus draco</i> <i>Scorpaena scrofa</i> <i>Zeus faber</i>	пепсин, трипсин
<i>Umbrina cirrhosa</i> <i>Uranoscopus scaber</i> <i>Chrisorhynchus aurata</i>	пепсин
<i>Dontex vulgaris</i>	трипсин, диастаза
<i>Alosa finta</i> <i>Frigla hirudo</i>	трипсин
<i>Bops vulgaris</i>	трипсин

Совокупность пилорических придатков Крукенберг называет «пилорической железой», или «трипсинообразующим органом». Однако он не придавал большого значения этим придаткам в процессе пищеварения.

В. Бидерманн (Bidermann, 1911) считал, что функциональная роль пилорических придатков неясна. Фонк (Vonk, 1927) указывает, что присутствие пепсина в пилорических придатках может быть не результатом секреции пепсина придатками, а результатом сорбции ими пищеварительного сока. Попадание содержимого кишечника в придатки

он считает доказанным. Аналогичные наблюдения сделали А. Ф. Карпевич и Е. Бокова (1936, 1937) на бычках, сайде и треске. При кормлении этих рыб рыбой в пилорических придатках обнаруживается много кишечного сока вместе с творожистой массой, похожей на химус кишечника.

Другой точки зрения придерживается Батль (1934 г.). Исследуя пилорические придатки у сельди, он нашел, что они секретируют трипсин, амилазу и липазу. Батль считает, что трипсин вырабатывается исключительно в пилорических придатках.

Старлинг (1884 г.) в пилорических придатках также нашел трипсин. В настоящее время приходится констатировать, что, несмотря на интерес к данному вопросу и на значительное число проведенных работ, все же он остается неразрешенным. Совершенно бесспорно доказано, что в пилорических придатках разных рыб имеются ферменты, расщепляющие белок, углеводы и жиры, но их происхождение не выяснено, а следовательно, остается неясной и роль их в процессе пищеварения. К такому выводу приходил Бидерманн и Г. Г. Вундш (1937), к такому же выводу приходим и мы на основании определений пищеварительных ферментов в пилорических придатках у окуня.

Поджелудочная железа. Анатомо-гистологическими исследованиями было установлено, что поджелудочная железа у рыб имеется и что она срастается в сильной степени с печенью. Благодаря этому, гистологически ее можно обнаружить, а макроскопически нельзя.

Крукенберг считал, что поджелудочная железа у карповых рыб сильно связана с разросшейся печенью и вместе с ней представляет один особый орган, который он назвал гепатопанкреас. Изучение гепатопанкреаса последующими исследователями показало, что он содержит ферменты, расщепляющие белок, углеводы и жиры.

Печень. Физиологическая роль печени огромна. Она является «химической лабораторией тела», в которой происходят разнообразнейшие процессы синтеза белков и углеводов. У некоторых рыб (например, у акулы, трески, налима) в печени откладываются запасы жира, запасы же гликогена откладываются в печени всех рыб. Кроме этого, кровь, оттекающая от пищеварительных органов, прежде всего проходит через печень, в которой происходит обезвреживание чужеродных белков (белков из пищи).

Обезвреживание (барьерная функция печени) осуществляется также через синтез. Среди веществ, поступающих из пищеварительного тракта в кровь, часто имеются ядовитые вещества (индол, скатол и др.). В печени они соединяются с другими веществами (например, с кислотами) и становятся безвредными для организма. Белки пищи, попавшие в общий круг кровообращения без изменения, в большинстве случаев являются сильно ядовитыми. В печени указанные белки или части их соединяются с другими веществами и уже после этого, обезвреженные, поступают в общий круг кровообращения.

Есть указания, что в печени из аминокислот синтезируются такие важные белки крови, как альбумины и фибриноген. Печень вырабатывает желчь, которая сперва собирается в желчном пузыре, а затем через желчный проток изливается в пищеварительный тракт. Желчь эмульгирует жиры и активизирует липазу.

Величина печени (по весу) у разных видов рыб разная (табл. 119). Размер ее зависит от возраста, а также от времени года (табл. 120).

У самок стерлядей печень несколько больше (на 0,2—0,4%), чем у самцов. Величина печени зависит от интенсивности питания и физиологического состояния. Отмечается увеличение печени у стерлядей, ко-

Таблица 119

Вес печени (в % от общего веса тела рыбы) у различных видов рыб

Виды рыб	Вес печени	Автор
Акула колючая	17,0	И. С. Кизеветтер
Акула сельдевая	13,98	»
Осетр	2,4	»
Белуга	2,1—6,4	»
Севрюга	1,8—2,0	»
Форель ручьевая	2,4—4,5	Мак Лорен
Форель радужная	1,0—2,5	»
Стерляди, непитающиеся, живые	0,8—2,5	Н. С. Строганов
Стерляди, непитающиеся, погибшие от недостатка кислорода . .	4,1—7,0	»
Белый амур	2,3	»

Таблица 120

Изменение величины печени трески и пикши (в % от веса тела) в зависимости от возраста (размера) и сезона года (по И. Я. Клейменову)

Виды рыб	Январь	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль
Треска крупная	6,80	3,84	6,51	4,85	—	4,17
» средняя	5,50	3,77	2,69	3,97	—	3,73
» мелкая	5,20	—	3,49	—	2,32	2,63
Пикша	4,40	4,15	4,23	2,60	2,85	2,77

торые погибают при ухудшении кислородного режима. С изменением интенсивности питания меняется и цвет печени. У непитающихся рыб печень, как правило, имеет желтовато-зеленоватый цвет, а у питающихся — коричневато-красный.

Методики изучения пищеварения

Методики, применяющиеся при изучении пищеварения, разнообразны. Причем по времени возникновения их трудно классифицировать, так как существующие методики появились давно и разница заключается в том, что одни из них нашли себе применение и достигли значительного совершенства, а другие не получили развития. Мы не будем разбирать все методики, а упомянем только те, которые наиболее часто применяются. Одна из них — наблюдение за изменяемостью пищевого комка в разных участках пищеварительного тракта — может считаться наиболее старой методикой. Она позволяет проследить скорость переваривания пищи, а также изучить составные части переваривающейся пищи и последовательность переваривания.

Если голодной рыбе дать корм, а затем вскрыть ее, то в зависимости от времени, прошедшего после его приема, пища будет находиться в разных участках пищеварительного тракта и на разной стадии переваривания.

Ихтиологи, изучающие питание рыб указанным способом, фиксируют кишечники, а потом определяют степень наполнения его, качественный и количественный состав пищи и степень перевариваемости.

Другая методика заключается в том, что в стеклянные трубочки помещаются вещества, способные перевариваться пищеварительными соками. Уже Спаланцани в 1785 г. пользовался этим методом. Он набивал стеклянные трубочки мясом и вводил их в желудок угря и щуки, а через некоторое время рыбу вскрывал и анализировал содержимое трубочек. Эта методика получила развитие в лаборатории И. П. Павлова.

Метт в 1889 г. предложил наполнять трубочки яичным белком. Через определенный промежуток времени такие палочки вынимаются из пищеварительного тракта и анализируются. Под действием фермента белок растворяется. Величина растворения измеряется в миллиметрах длины стеклянной трубочки. Чем сильнее действует фермент, тем больше миллиметров (по длине трубочки) растворится белка.

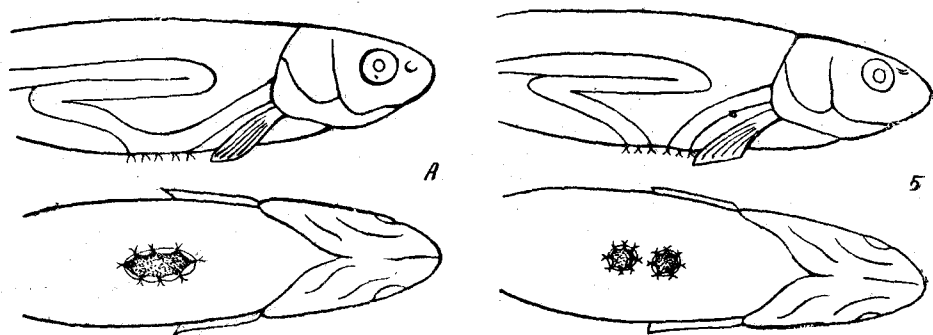


Рис. 127. Схема частичной (А) и полной (Б) изоляции переднего и среднего отделов кишечника у ельца. Вид сбоку и с брюшка (по В. А. Пегелю)

Этой же методикой воспользовался В. А. Пегель (1950). Он наполнял стеклянные трубочки, которые получили название «меттовских палочек», белком куриного яйца, плазмой крови, свиным салом и крахмалом, сильно окрашенным метиленовой синькой. Ему удалось изучить пищеварение белков, углеводов и жиров у сибирского ельца.

Третья методика, получившая наибольшее распространение, заключается в том, что слизистая кишечника или желудка экстрагируется в каком-либо растворителе, затем полученная настойка испытывается на способность переваривать белок, углеводы и жиры или получают экстракт из одной слизистой того или иного отдела пищеварительного тракта или из всего отдела пищеварительного тракта со всеми его мышцами. Так же имеются вариации и в выборе вещества, применяемого для экстрагирования ферментов. Употребляют воду, чистый глицерин, глицерин с известковой водой, спирт. Больше всего работ было выполнено с глицериновым экстрактом. Железа, слизистая или часть кишечника растирается с кварцевым песком в присутствии глицерина до однородной кашицы, а затем прибавляют еще глицерин, общее количество которого достигает 15-кратной величины по отношению к весу субстрата. Когда глицерин просветлеет от взвеси ткани, его исследуют на содержание пищеварительных ферментов.

Вторая и третья группы методик направлены на решение вопроса о ферментном составе пищеварительных соков. В этих случаях рыбу убивали, а ферменты исследовали в пробирках. С помощью указанных методик можно решить вопрос об активности ферментов, их распределении и т. п., но они не позволяют длительно изучать пищеварение на

одном и том же объекте. Были проведены опыты по изучению пищеварения и на изолированном кишечнике.

Весьма интересным и физиологически наиболее важным и перспективным является метод изолированного желудка, или фистульный метод, разработанный И. П. Павловым для выших позвоночных. Использование этого метода при работе с рыбами встречает ряд трудностей. Однако попытки были сделаны и получены положительные результаты.

А. Ф. Сулима (1919) применил фистульную методику для изучения пищеварения у акул (желудка и кишечника) и даже пробовал получить изолированный желудок.

Более подробно и с большим успехом эта методика получила применение и разработку в работах В. А. Пегеля (1950) на сибирском ельце (рис. 127) и Б. В. Краюхина (1953, 1956) на щуке, соме, карпе (рис. 128). Благодаря такой методике Пегелю удалось одновременно изучить ферментативную деятельность и моторику разных отделов кишечника ельца.

Несмотря на значительное число работ, посвященных разработке вопроса пищеварения у рыб, и на разнообразие применявшихся методик, все еще остаются

нерешенными весьма важные вопросы. Так, например, совершенно не ясен вопрос о механизме отделения пищеварительных соков и о регуляции моторики пищеварительного тракта.

Пищеварительные ферменты и их свойства

Пища, попавшая в желудок (у хищных) или в передний отдел кишечного тракта (у мирных рыб), подвергается химической переработке. Из стенок желудка или кишечника выделяются особые вещества с громадной химической активностью — пищеварительные ферменты. Они обладают рядом свойств. Разберем наиболее важные из них.

По химическому составу пищеварительные ферменты являются белками с определенной изоэлектрической точкой. Они как амфолиты могут диссоциировать по типу диссоциации кислоты и щелочи. В зависимости от концентрации ионов водорода среды ферменты могут быть

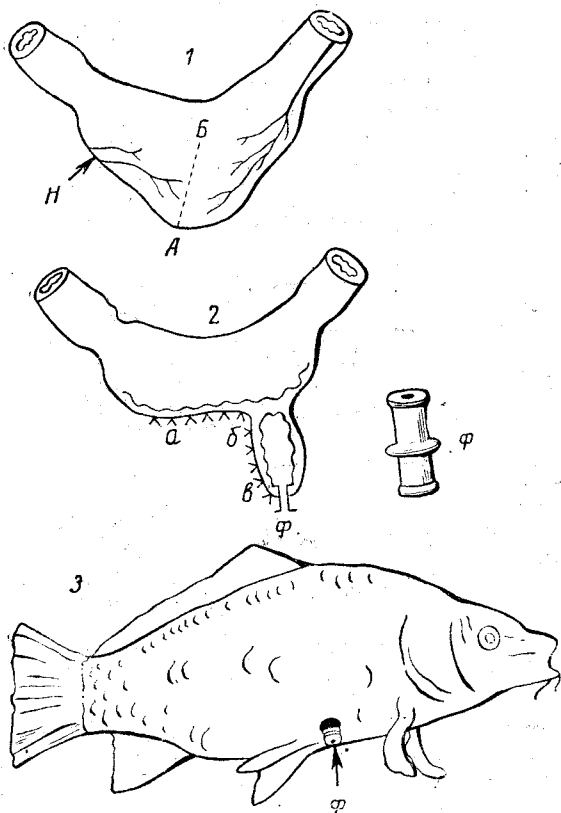
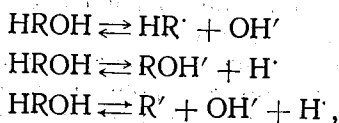


Рис. 128. Схема операции для хронической фистулы у рыб. Операция желудка у сома: 1—до операции и 2—после. АБ—линия разреза; Н—нервные стволы; Ф—фистульная трубка; а, б, в—линия шва; 3—каarp с фистульной трубкой в переднем отделе кишечника (по Б. В. Краюхину)

заряжены положительно, отрицательно и одновременно положительно и отрицательно (цвитерион) или совсем не диссоциированы (в изоэлектрическом пункте).

Схематически это можно изобразить так:



где R — радикал фермента.

По своим физико-химическим свойствам ферменты проявляют себя следующим образом:

1. Обладают свойствами гидрофильных коллоидов, т. е. значительно оводнены.

2. При длительном действии таких осадителей, как спирт, ацетон, соли, фермент теряет свойства гидрофильности и переходит в гидрофобный коллоид, т. е. коллоид, не связанный с водой или связанный с ней в очень малой степени. Вместе с переходом фермента из гидрофильного коллоида в гидрофобный он теряет свои ферментативные свойства (не переваривает пищу).

3. Коллоидные частицы фермента несут на своей поверхности определенной величины электрический заряд и обладают ξ -потенциалом. От величины этого ξ -потенциала зависит степень дисперсности фермента, его стойкость к коагуляции.

4. Имеется определенная концентрация водородных ионов, при которой фермент проявляет оптимальное действие (для каждого фермента свой pH).

5. При повышении температуры до 50—60° наступает тепловая коагуляция фермента.

По характеру химического действия на пищу ферменты отличаются:

- 1) высокой каталитической активностью,
- 2) определенной направленностью в химическом процессе,
- 3) значительной лабильностью к внешним воздействиям.

Каждый фермент имеет свой природный активатор (кофермент), вместе с которым образует ферментную систему. Кофермент, являющийся неперменной составной частью ферментной системы, в большинстве случаев представляет собой низкомолекулярный кристаллоид, устойчивый к температуре.

С точки зрения биохимии мы можем рассматривать ферменты как вещества, которые, соединяясь с молекулами, составляющими пищу, образуют нестойкие промежуточные соединения. Благодаря этому происходит разрыв связей между атомами C—O, C—N, C—C и другими, в результате чего получаются молекулы более простого строения с меньшим молекулярным весом.

Пищеварительные ферменты по их действию на пищу можно разделить на следующие группы:

1. Ферменты, расщепляющие белок, — протеазы (пепсин, трипсин, эрепсин).

2. Фермент, расщепляющий жир, — липаза. Жир как сложный эфир глицерина и жирных кислот расщепляется на глицерин и жирные кислоты.

3. Ферменты, расщепляющие углеводы. Имеется ряд ферментов, которые последовательно действуя на углевод, превращают его в более просто устроенный углевод. Например, крахмал (гликоген) → полисахарид → дисахарид → моносахарид → триоза.

Благодаря тому, что ферменты обладают определенной направленностью химического действия, каждый из них может действовать только на определенный субстрат. Например, фермент на жир не может разрушать связи между атомами в белке или углеводе. Иными словами, каждый фермент обладает специфическим действием на субстрат (закон специфического действия).

Так как ферменты имеют белковую природу, то существует определенная величина рН, при которой проявляется оптимальное действие фермента. При большей или меньшей величине рН фермент ослабляет свое действие или полностью прекращает. Эта чрезвычайно простая зависимость действия фермента от рН среды играет громадную физиологическую роль в процессе пищеварения (закон оптимального действия).

В разных участках пищеварительного тракта действуют разные ферменты. Последовательность действия ферментов особенно четко вырисовывается у рыб, имеющих желудок (закон последовательного действия).

При наличии всех этих трех особенностей пищеварение осуществляется достаточно полно.

По набору ферментов каждый отдел пищеварительного тракта характеризуется своими особенностями. Наиболее резко это выражено у рыб с желудком, в котором содержится главным образом пепсин. Что касается других ферментов, то полученные данные противоречивы. По-видимому, другие ферменты (например, трипсин, амилаза) в желудке содержатся в малых количествах и поэтому большой физиологической роли не играют.

В кишечнике рыб, имеющих и не имеющих желудок, найдены ферменты на белки, жиры и углеводы. Еще в 1877 г. Гамбургер у линя, леща и красноперки нашел ферменты, переваривающие фибрин, крахмал и прованское масло. Эти данные были подтверждены исследованиями Крукенберга, Кнауते, Селье, Крюгер и другими на карпе, карасе, треске, собачьей акуле, *Vox salpa*, *Conger vulgaris*.

Уже Кнауते отметил разное количество липазы в кишечнике карпов в летний и в зимний периоды. Зимой у карпов совсем не была найдена липаза, а летом и осенью — найдена.

Кнауते также отметил, что в среднем отделе кишечника ферментативная активность больше, чем в заднем. Позднее, в 1912 г., Полиманти нашел кофермент на трипсин — энтерокиназу — в кишечном тракте у собачьей акулы, причем количество ее осталось одинаковым от переднего отдела к заднему, а количество эрепсина возрастало.

Наиболее подробные и систематические исследования пищеварительных ферментов у рыб провел Фонк (Vopk, 1927). Он нашел, что в кишечнике щуки и карпа имеется фермент на белок — эрепсин, а трипсин практически отсутствует. В поджелудочной же железе эрепсина нет. Ферменты на углеводы в кишечнике у разных рыб были найдены в разных количествах.

Так, например, в кишечнике карпа амилазы оказалось в 16 раз больше, чем в кишечнике щуки. Однако в кишечнике карпа амилазы в 80—90 раз меньше, чем в поджелудочной железе, а у щуки — только в 3 раза.

Другой фермент на углеводы — мальтаза — был найден в кишечнике карпа и не обнаружен у щуки. Причем оказалось, что в кишечнике ее в 10 раз меньше, чем в поджелудочной железе.

Фонк считает, что эрепсин и энтерокиназа вырабатываются недифференцированными клетками эпителия кишечника. Что касается амилазы, мальтазы и инвертазы, то они не вырабатываются кишечником,

так как у рыб нет люберкюновых желез, вырабатывающих эти ферменты.

Фонк установил, в каких соотношениях амилаза и мальтаза находятся в поджелудочной железе и в кишечнике. Так, например, он нашел, что у карпа соотношение амилазы и мальтазы равно 10:25. У щуки эти ферменты содержатся в очень малом количестве. Всего мальтазы у карпа в 1000 раз больше, чем у щуки. По-видимому, переваривание углеводов в кишечнике происходит за счет сока поджелудочной железы у тех рыб, у которых много мальтазы находится в поджелудочной железе.

Наблюдается следующая зависимость: если в поджелудочной железе содержится много амилазы, то в кишечнике мало мальтазы.

Батль и Мальтцан нашли, что у сельди и карпа в кишечнике вырабатываются амилаза и липаза.

Сопоставляя наличие ферментов в желудке и кишечнике хищных и мирных рыб, можно заметить, что характер пищеварения у них отличается. У мирных рыб (без желудка или со слабо развитым желудком) пищеварение протекает главным образом в кишечнике, а у хищных рыб (имеющих желудок) большая часть пищи переваривается в желудке, а в кишечник поступает пища, уже в значительной степени переваренная.

Распределение пищеварительных ферментов в разных отделах пищеварительного тракта Фонк изображает следующей схемой (табл. 121).

Таблица 121

Распределение ферментов в разных отделах пищеварительного тракта

Группы рыб	Орган	Ферменты, переваривающие		
		углеводы	жиры	белки
Хищные (с желудком)	желудок	нет	нет	пепсин + HCl
	поджелудочная железа	амилаза	липаза	эрепсин
	кишка	нет	нет	энтерокиназа трипсин
Мирные (без желудка)	поджелудочная железа	амилаза	липаза	трипсин
	кишка	мальтаза нет	нет	эрепсин энтерокиназа

Из табл. 121 видно, что белковое переваривание более совершенно у хищных рыб, а углеводистое — у мирных. У мирных рыб не только больше содержится ферментов на углевод, но и больший набор ферментов. У хищных рыб больший набор ферментов на белок, но, что особенно важно, белковое переваривание осуществляется в кислой среде желудка, т. е. при более оптимальных условиях для действия пепсина, а у мирных рыб все белковое переваривание происходит в нейтральной или даже в щелочной среде кишечника.

Здесь приведен материал по двум крайним группам рыб — хищным и мирным. Имеются рыбы, занимающие промежуточное положение, как например форель, угорь, крупный карп, которые могут быть и хищны-

Таблица 122

Оптимальное значение pH для ферментов
(сводные данные)

Пепсин	2,2—2,5
Химозин	6,0—6,4
Трипсин	8—9
Эрепсин	7,8—8,7
Амилаза	6,0—6,5
Мальтаза	6,0—7,5
Липаза	активируется MgCl ₂ и желчью

ми и мирными. Как у них происходит пищеварение? К сожалению, подробных данных по этому вопросу еще нет.

Рассмотрим величины pH для оптимального действия пищеварительных ферментов и величины pH в разных отделах пищеварительного тракта, так как величина pH определяет активность фермента (табл. 122).

Как видно из табл. 122, одни ферменты (например, пепсин) оптимально действуют в сильноокислой среде, другие (амилаза и мальтаза) — в нейтральной или слабокислой, третьи (трипсин и эрепсин) — в щелочной.

Рассмотрим величины pH в разных отделах пищеварительного тракта у разных рыб.

Желудок. Более ранние исследователи (Тидеман, Гмелин, Ришо и др.) определяют кислотность желудочного сока по изменению цвета лакмусовой бумажки и путем титрования его едким натрием. Несмотря на несовершенство таких методик, были вскрыты важные особенности разных отделов пищеварительного тракта у рыб.

Так, работы Ришо и Хервердена (1908), проведенные на значительном числе рыб некоторых систематических групп, показали, что кислотность в желудке и кишечнике разная: например, кислотность в желудке сельхих выше, чем в желудке у костистых рыб. Кроме того, Ришо нашел, что у скатов кислотность в желудке выше во время переваривания, чем натошак.

После разработки методик определения свободных водородных ионов стали определять активную кислотность (выражая отрицательным логарифмом концентрацию водородных ионов pH), а не общую потенциальную и активную, как делалось раньше.

По Хервердену и Рингеру, pH желудочного сока у сельхий равен 1,69.

Особенно подробные исследования по пищеварению и ферментам у рыб провел Фонк (1927, 1929, 1937).

Фонк определял pH желудочного сока электрометрическим методом. Под опытом у него были разные рыбы (щука, лещ, карп, акула). Он подтвердил старые наблюдения относительно повышения кислотности в желудке во время переваривания. Так, им было найдено, что у щуки в пустом желудке pH = 7,7 или нейтральный, а во время переваривания pH уменьшается до 4,5—4,7. Аналогичные данные получены для *Trachinus* (до начала пищеварения pH = 8,2, во время переваривания pH = 5,4). У акул pH в желудке равен 2,3—3,2. Из этих данных видно, что пепсин у акул действует в зоне оптимальных величин pH для своей активности, а у щук — нет (сдвинуто в щелочную сторону). Фонк считает, что у щуки снижение активности пепсина в результате увеличения pH в желудке компенсируется повышенной его концентрацией. У акул пепсин действует при оптимальных величинах pH, как и у вышших позвоночных животных (свинья).

Близкие величины привел Маккей (pH = 2,2—2,8) для желудочного сока бельдоги во время переваривания.

Интересные данные получила А. Ф. Каревич (1936), изучая изменение кислотности желудочного сока в процессе пищеварения. Ею бы-

ли исследованы морские рыбы, имеющие хорошо выраженный желудок и питающиеся рыбой (бычок, треска, сайда), и рыбы со слабо выраженным желудком, питающиеся беспозвоночными (речная камбала).

Если пищеварения не было, то рН желудочного сока равнялся у бычков 5,77—7,67, у камбалы—6,3. После приема пищи (рыбы) у бычка в желудке начинает выделяться кислый желудочный сок и рН постепенно снижается: сперва до 4,25—3,25, а затем до 2,88 (на 4-е сутки). У сайды во время пищеварения рН падает с 5,53 (в 1-е сутки) до 3,5 (на 4-е сутки). При кормлении рыб сельдью выделяется более кислый сок, чем при кормлении другими рыбами.

Интересно, что при кормлении этих рыб гаммарусами выделяется менее кислый желудочный сок, чем при кормлении их рыбной пищей. рН в желудке через 14 часов после приема пищи был равен 7,68. В процессе пищеварения рН постепенно уменьшался и на 3-и сутки достиг наименьшей величины (3,03). В конце пищеварения в желудке опять происходит подщелачивание среды и рН увеличивается (в связи с заглатыванием морской воды) даже до 8,0.

У речной камбалы в пустом желудке сока почти нет или очень мало. Он начинает выделяться, как только камбала примет пищу (гаммарусы). рН желудочного сока увеличивался с 6,95 до 7,5 в первые 6 часов после приема пищи. Затем по мере пищеварения рН уменьшался и при наибольшей кислотности (когда большая часть гаммарусов переварилась) равнялся 3,8. Через 36 часов, когда пищеварение уже закончилось, рН в желудке опять увеличился до 6,17.

Как видно из приведенных данных, у рыб желудок приспособлен повышать кислотность, прежде всего количество свободных водородных ионов, во время пищеварения и тем самым способствовать наилучшей работе пищеварительного фермента — пепсина.

В желудке происходит первый этап переработки белков, которые под действием пепсина распадаются на более простые белковые молекулы.

Если же в желудке нет пищи, то концентрация водородных ионов в нем сильно уменьшена, и рН близок к нейтральной зоне или даже слабощелочной. Это означает, что если пепсин частично и выделится в желудок, то он не может быть активным при этих условиях.

Кишечник. Наиболее полные исследования рН в кишечнике рыб были проведены Фонком (1927) и А. Ф. Карпевич (1936). Было найдено, что в кишечнике щуки, карпа и *Trachinus* рН соков равняется 6,4—7,3. Причем, Фонк отметил, что оптимальный рН для трипсина и эрепсина не совпадает с величиной рН в кишечнике.

У бычков в пустом кишечнике рН равняется 7,3, а у камбалы — 8,2—8,3. При длительном голодании рыбы рН кишечного сока еще больше увеличивается. Во время пищеварения у бычков кишечный сок имеет рН от 6,8 до 7,5 в верхнем отделе кишечника и 7,4—7,9 — в нижнем. У сайды рН кишечного сока в верхнем отделе кишечника равняется 6,9—7,9, в нижнем 7,5—8,1. Как у бычка, так и у сайды кишечный сок более щелочной в начале пищеварения и подкисляется к концу пищеварения.

При питании речной камбалы гаммарусами рН кишечного сока в верхнем отделе кишечника равен 8,2—7,6, в нижнем — 8,4—7,7. Большая величина рН наблюдается в кишечнике при кормлении камбалы моллюсками. Следовательно, кислотность или щелочность кишечного сока определяется также и качеством пищи.

У рыб с желудком в период интенсивного переваривания среда в нем сильно подкисляется. По мере перехода пищи из желудка в ки-

щечник в последнем не сразу происходит подщелачивание, поэтому в верхнем отделе кишечника среда более кислая, чем в нижнем. Кроме того, рН кишечного сока меняется с изменением интенсивности пищеварения.

Б. В. Краюхин (1956), пользуясь фистульной методикой, также получил подтверждение того, что рН пищеварительного сока у карпов и сомов изменяется от качества пищи и от времени начала пищеварения. У голодающих карпов не удалось получить пищеварительный сок из переднего отдела кишечника, что рассматривается автором как доказательство отсутствия секреции во время голодания.

Ферментом на жиры является липаза.

Липаза действует на жиры пищи, разлагая их на глицерин и жирные кислоты, которые всасываются в кровь из кишечной трубки и транспортируются к определенным тканям, где происходит синтез жира, специфичного для данной рыбы.

Все жиры являются сложными эфирами глицерина и жирных кислот. Различия в жирах сводятся к различному сочетанию глицерина с разными жирными кислотами в молекулах.

Липаза действует на связи жирной кислоты с глицерином, и после присоединения трех молекул воды к молекуле жира последняя расщепляется на три молекулы жирной кислоты и одну молекулу глицерина.

В пищеварительном тракте рыбы не всегда происходит процесс в такой последовательности (расщепление, транспортировка и синтез своего жира). Иногда в теле рыбы откладывается такой жир, какой был в пище.

Это может быть в двух случаях: 1) жир пищи не расщепляется липазой, а всасывается в кровь в неизменном виде, транспортируется и в таком же неизменном виде откладывается в теле; 2) жир расщепляется в кишечной трубке на глицерин и жирные кислоты, которые всасываются в кровь и транспортируются. Дальнейшей переработки жирных кислот не происходит, и синтез жира может произойти только из фонда этих жирных кислот. Оба пути представляются возможными, хотя первый из них наиболее простой.

Липаза лучше расщепляет жиры с низкой точкой плавления, чем с высокой. Точка плавления жира зависит (определяется) от жирных кислот. Высокомолекулярные жирные кислоты (стеариновая и др.) дают жиры с высокой точкой плавления, а жиры с низкомолекулярной жирной кислотой (пальмитиновая) дают жиры с низкой точкой плавления.

Жиры водных животных (корм рыб) имеют низкую точку плавления и при обычной температуре воды находятся в жидком состоянии.

В естественной среде рыбы потребляют жидкие жиры, но в искусственных условиях могут потреблять не свойственные им жиры и откладывать их в своем теле.

Например, при содержании рыб в бассейнах зоопарка они получают мясо — баранину, конину и говядину. Находясь при температуре воды 10—20°, рыбы (карпы, окуни, сомы, севрюги, стерлядь) плохо переваривают бараний жир, имеющий температуру плавления 41—51° и откладывают его в своем теле в малоизмененном виде.

Липаза активируется желчью, действие которой заключается в том, что жир, подвергаясь воздействию желчи, распадается на мелкие капельки (эмульгируется) и тем самым становится более доступным действию липазы.

Эмульгированный жир довольно устойчиво удерживается в состоянии эмульсии, благодаря сильному снижению поверхностного натяже-

ния на границе жир — вода. Тем самым создаются благоприятные условия для действия липазы.

Большой физиологический интерес представляют исследования активности ферментов при разных температурах. Как выяснено, активность всех пищеварительных ферментов с увеличением температуры увеличивается. Максимум ферментативной активности наблюдается при t 37—42°, а дальнейшее увеличение температуры приводит к резкому уменьшению активности. Ферменты как белковые тела могут существовать только при определенных температурах.

При слишком высокой температуре ферменты необратимо инактивируются и с последующим понижением температуры у них уже не восстанавливается их прежняя активность.

Следовательно, влияние температуры на фермент проявляется сперва в ускорении пищеварительного процесса, а затем в частичной и, наконец, полной потере активности.

Естественно, возник вопрос, какова теплоустойчивость пищеварительных ферментов у тепловодных и холодноводных рыб и какова активность тех и других ферментов при пониженной температуре.

Этот вопрос оказался сложнее, чем предполагали вначале. Обычные исследования активности ферментов сводятся к тому, что в пробирки наливают разное количество фермента (или ферментонесителя), затем во все пробирки приливают определенное количество субстрата (что должно перевариваться), после чего они ставятся в термостат на определенное время (2—24 часа). Как выяснилось, при действии температуры на фермент большое значение имеет длительность опыта.

При кратковременном (3 час.) воздействии фермента на субстрат оптимальное (вернее максимальное) действие его проявляется при более высокой температуре, чем при длительном воздействии (например, 50 час.). Следовательно, при исследовании теплоустойчивости фермента необходимо учитывать фактор времени.

Х. С. Коштоянц и П. А. Коржув показали, что трипсин разных животных проявляет максимальное действие при t 40°. В этом отношении трипсин трески, окуня и собаки идентичен (рис. 129).

Однако уже из рис. 129 видно, что трипсин трески обладает меньшей активностью, чем трипсин окуня и собаки. Эта чрезвычайно важная особенность трипсина у этих трех животных есть выражение приспособления работы фермента в естественных условиях. Трипсин собаки нормально работает при t 37—38°, окуня при 5—22°, а трески при —1—12°. Поэтому хотя в пробирочном опыте трипсин всех трех животных дает максимальную активность при t 40°, однако разрушение фермента, его инактивация при этой температуре протекает, по-видимому, в разной степени. Для трипсина собаки эта температура весьма близка к нормальной, и он не разрушается. У окуня указанная температура выше максимально встречаемой температуры воды естественных водоемов. В природных водоемах, где живет окунь, температура редко повышается до 25—28°. В лабораторных условиях уже при t 23—25° окунь плохо себя чувствует, переворачивается вверх брюшком и может наступить тепловое ооченение, если не понизить температуру.

В природных условиях, если температура воды сильно нагревается в жаркое время лета, окунь опускается на дно и выбирает более прохладные места. Следовательно, как правило, окунь никогда не подвергается длительному действию температур выше 25° (вероятно, они редко бывают выше 21—22°), и пищеварительные ферменты его работают нормально в интервале температур от 0,5° (зимой) до 25° (летом).

Треска живет при пониженных температурах (от -2° до 12°) и, следовательно, пищеварительные ферменты нормально работают при таких температурах.

У всех трех названных животных физиологическое назначение фермента одинаково, и максимальное действие его происходит при одинаковой температуре, но теплоустойчивость фермента разная.

В пробирочном опыте трипсин, взятый от трех разных животных, работает при одинаковой температуре (40°). Но эта температура не является одинаково нормальной для активности трипсина разных животных. Трипсин собаки работает почти при нормальных для него условиях, трипсин окуня работает при ненормально высокой для него тем-

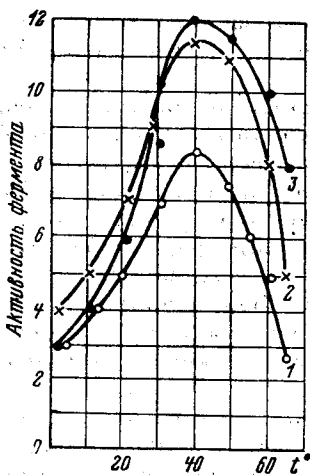


Рис. 129. Сравнение температурного оптимума трипсина у трески (1), окуня (2) и собаки (3) (по Х. С. Коштыяну и П. А. Коржуеву)

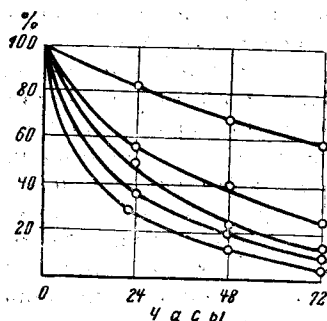


Рис. 130. Теплоустойчивость трипсина у разных животных. На ординате — переваривающая сила трипсина на (в %), а на абсциссе — время пребывания фермента при температуре 60° . Сверху вниз: голубь, лягушка, окунь и щука, треска из Черного моря, треска из Баренцева моря (по П. А. Коржуеву)

пературе и поэтому частично разрушается, а трипсин трески работает при чрезвычайно высокой температуре и разрушается больше всего. В данном случае температура максимальной активности фермента у всех трех животных одинакова, но термоустойчивость фермента как белкового тела разная.

Разная термоустойчивость фермента есть выражение приспособления организма к определенным условиям существования. С появлением теплокровности пищеварительные ферменты таких животных, как свинья, должны были приобрести свойство теплоустойчивости, иначе теплокровность не была бы обеспечена. Рыбы, приспособляясь к жизни при более высоких температурах, должны были вырабатывать также более теплоустойчивые ферменты. При приспособлении рыб к более низкому температурному интервалу должна вырабатываться способность переваривать пищу при пониженных температурах. Тот или иной фермент по своему физиологическому назначению одинаков у разных животных и поэтому в науке носит одинаковое название, но химически фермент различен у разных животных. Это химическое различие фермента вместе с особенностями среды, в которой он действует, появилось как приспособление и развивалось параллельно с приспособлением организма к новым условиям существования.

Интересные данные по теплоустойчивости трипсина животных получил П. А. Коржуев. В его опыте была взята высокая температура (60°), и при этой температуре определялась пробирочным методом переваривающая активность трипсина в зависимости от времени (рис. 130).

В этом опыте достаточно убедительно показано, что 1) теплоустойчивость трипсина зависит от условий жизни животного, его температуры тела; 2) фактор времени играет громадную роль в инактивации (разрушении) фермента. Треска Черного моря и треска Баренцева моря, хотя и близки в систематическом отношении, однако имеют трипсины с разной теплоустойчивостью. Тепловодная треска (Черного моря) имеет трипсин более теплоустойчивый, чем холодноводная треска (Баренцева моря).

За 72 час. опыта переваривающая способность трипсина при 60° уменьшилась у голубя до 57%, у лягушки до 27, у окуня и щуки до 14, у черноморской трески до 10 и у трески из Баренцева моря до 6%.

Оптимальная среда для действия ферментов

В разделе о пищеварительных ферментах мы указывали, что каждый фермент проявляет активность при определенном рН. Существует оптимальная величина рН, при которой фермент действует максимально. Однако распределение концентраций водородных ионов в пищеварительном тракте не совпадает с концентрациями водородных ионов, при которых фермент максимально активен. Правда, в процессе пищеварения происходит изменение величины рН (например, в желудке) за счет выделения кислоты, и прежде всего соляной кислоты, в сторону благоприятную для работы фермента, но все же величины рН в желудке и кишечнике несколько отличаются от величины рН, при которой ферменты обладают максимальной активностью.

Следовательно, в отношении рН среды пищеварительные ферменты рыб большей частью работают не при оптимальных условиях. Этот «недостаток» в работе пищеварительного тракта компенсируется тем, что пищеварение у рыбы протекает при постоянном перемешивании пищи и ферментов желудочно-кишечного тракта благодаря перистальтике последнего. Движения желудочно-кишечного тракта важны не только для постоянного передвижения пищи по тракту, но и для перемешивания фермента с субстратом (пищей), для размельчения субстрата и лучшего пропитывания его ферментом.

Фонк экспериментально показал, что фибрин переваривается панкреатическим соком примерно в 2 раза быстрее, если переваривание в пробирках ведется при постоянном перемешивании по сравнению с теми пробирками, в которых перемешивания не производится.

В процессе пищеварения происходит постоянное выделение новых порций ферментов в пищеварительный тракт, что, конечно, усиливает переваривающую способность последнего.

В естественных условиях продукты химического взаимодействия фермента и субстрата удаляются из сферы реакции и тем самым создаются условия для более полного воздействия фермента на субстрат, т. е. нет обратного тормозящего влияния продукта химической реакции на исходные реагирующие вещества.

У каждого фермента есть свой специфический активатор, в присутствии которого фермент становится активным. У пепсина — соляная кислота, у трипсина — энтерокиназа и желчь, у липазы — хлористый магний и желчь.

Например, фибрин переваривается в 2 раза полнее в присутствии желчи, чем при отсутствии ее. Активирующее действие желчи тем слабее, чем больше она разведена, т. е. чем меньше ее концентрация.

Трипсин обычно переваривает белки в слабощелочной среде, а в кислой не переваривает. Но он может переваривать фибрин и в слабощелочной среде, если прибавить в значительном количестве желчь.

Как видно, активирование ферментов в организме может осуществляться разными путями, и конечный результат пищеварения, его полнота зависят не только от самого фермента, но и от той среды, в которой он действует, от тех активаторов, которые выделяются в пищеварительный тракт и, кроме того, еще зависят от перистальтики пищеварительного тракта.

У некоторых животных (пиявки) найдены парализаторы, а у паразитов — тормозители (ингибиторы) пищеварительных ферментов. У рыб парализаторы и тормозители не обнаружены.

Итак, интенсивность переваривания пищи зависит не только от ее качества, но и от самого фермента. Допустим, что концентрация фермента достаточно высока и он действует на специфический субстрат, тогда для успешного переваривания пищи необходима еще благоприятная среда. Если среда неблагоприятна для действия фермента, то фермент может совсем не действовать или слабо действовать на субстрат.

Среда оптимального действия пищеварительного фермента характеризуется наличием или присутствием специфических активаторов, определенной концентрацией водородных ионов, определенной температурой и отсутствием веществ, тормозящих действие пищеварительного фермента.

Таким образом, охарактеризовать среду для работы ферментов как оптимальную одним словом или одним числом невозможно. Многие факторы влияют на активность фермента, на его химическое действие на субстрат (пищу). Определенный комплекс условий обеспечивает оптимальное действие фермента. Причем если один фактор отсутствует или действует неблагоприятно на работу фермента, то другой фактор (или факторы) может смягчить это неблагоприятное действие или полностью устранить его. Тем самым для организма рыбы за счет разных комбинаций изменения среды, в которой действует фермент, достигается оптимальный физиологический результат.

Из приведенных фактов также видно, что в пищеварительном тракте рыбы во время пищеварения происходят процессы (выделение ферментов, активаторов, моторика пищеварительного тракта и др.), которые направлены к тому, чтобы создать наиболее благоприятные условия для работы пищеварительных ферментов, для более полного переваривания и более полного использования питательных веществ пищи.

Наблюдается еще одна важная особенность в работе пищеварительного тракта. В каждом его отделе имеется набор специализированных ферментов, действующих на разные субстраты. Эти ферменты действуют в разных местах (т. е. пространственно разграничены) и в определенной последовательности.

Имеется несколько ферментов на белок (пепсин, трипсин, эрепсин), несколько ферментов на углеводы (амилаза, мальтаза и др.) и на жир (липаза). У ряда рыб (например, карповые) отсутствуют некоторые ферменты. У карпа нет желудка, нет и пепсина. Переваривание белков у него протекает почти при нейтральной и слабощелочной реакции. Однако переваривание идет достаточно хорошо. Расщепление цельных белков начинается в верхних отделах кишечной трубки под влиянием

активированного трипсина и продолжается в нижележащих отделах, как и у рыб с желудком.

Такая сложная гармония пищеварительного процесса у рыб могла выработаться только в ходе длительной эволюции в процессе приспособления рыб к определенным условиям существования. Физиологический смысл такого сложного приспособления пищеварительного тракта состоит в том, чтобы лучше и полнее использовать питательные вещества пищи.

Перевариваемость пищи и ее зависимость от условий среды

Точного разграничения между двумя процессами — перевариваемостью и усвояемостью — никто экспериментально не производил, хотя можно предполагать, что часть переваренной пищи не всасывается в кровь даже при нормальных условиях. При патологии или при временных нарушениях нормального течения этих двух процессов усвоение может быть нарушено при сохранении нормального процесса пищеварения.

Большинство методик исследования этих процессов сводится в основном к тому, что учитывается съеденная пища (по сухому веществу или по количеству азотсодержащих веществ), затем эти же показатели определяются в непереваренной части пищи (в кале). Разница указанных величин дает величину переваренной пищи. Если условно принять, что организмом рыбы усваивается вся переваренная пища, то эту величину принимают за величину усвоения. В некоторых случаях полученные величины усвоения пищи весьма близки к действительности. Однако так как сама методика не дает возможности разграничить указанные два процесса, то всегда остается сомнение в правильности трактовки полученных результатов. Это особенно относится к тем случаям, когда мы изучаем процессы в зависимости от влияния факторов внешней среды.

В методике определения пищеварения с меттовскими трубочками узнается скорость переваривания в том или ином отделе пищеварительного тракта, однако эта методика не позволяет определить полноту переваривания.

После приведенных замечаний разберем вопрос о переваривающей силе ферментов в разных отделах пищеварительного тракта.

Опыты Кнауэ в 1897 г. на карпе показали, что интенсивность переваривания при $t\ 24^\circ$ разная в разных отделах пищеварительного тракта. В средней части кишки азотсодержащих и безазотистых веществ переваривается в среднем в 1,5—2 раза больше, чем в задней части. Причем, такое соотношение сохраняется при кормлении рыб разной пищей (кровяной мукой, рыбной мукой, смешанной с рисовой мукой, мансом).

Однако этот вопрос был решен наиболее полно В. А. Пегелем (1950) путем применения павловской методики. Пегель разобщал передний и задний отделы кишечника сибирского ельца (см. рис. 127), вводил в кишечник меттовские палочки, наполненные белком куриного яйца, крахмалом, свиным салом, и определял переваривающую силу ферментов (табл. 123).

В переднем отделе пищеварительного тракта сибирского ельца имеются все три основных фермента: протеолитический, амилолитический, липолитический. В. А. Пегель считает, что в передний отдел кишечника ферменты доставляются из поджелудочной железы. В заднем отделе кишечника имеется только амилолитический фермент (на крах-

Таблица 123

Средние показатели переваривающей силы ферментов
в переднем и заднем отделах кишечника

Вид пищи, находящейся в меттовских палочках	Переваривающая сила ферментов (среднее в мм)	
	передний отдел	задний отдел
Белок	3,1	0
Крахмал	3,8	1,5
Сало свиное	1,1	0

мал), который (как думает Пегель, в противоположность Фонку) вырабатывается клетками слизистой оболочки кишечника и который по своему действию слабее амилазы поджелудочной железы.

Интенсивность переваривания зависит от целого ряда факторов как внутреннего, так и внешнего характера. Разберем их влияние.

Количество пищи. В опытах Пегеля было показано, что на переваривающую силу ферментов оказывает влияние количество съеденной пищи. Ельцам в кишечник искусственно вводилась пища (белый хлеб), а затем меттовские белковые палочки. Опыты проведены при t 8—15°.

Таблица 124

Зависимость переваривающей силы ферментов
от количества съеденной пищи

Количество съеденной пищи (мг)	Длительность пребывания палоч- ки в кишечнике (в часах)	Перевариваю- щая сила фермента (мм)	% воды в пище
20	20	2,0	53
50	25	2,3	50
100	28	2,9	56
150	37	3,3	54

Аналогичные результаты были получены при повышенной температуре и на ельцах, предварительно накормленных жмыхом.

Автор делает вывод, что чем больше однородной пищи содержится в кишечнике ельца, тем медленнее она передвигается и тем интенсивнее переваривается.

К противоположному выводу приходит Г. С. Карзинкин на основании своих многолетних опытов. При кормлении плотвы в возрасте 4 лет планктоном, состоящим из кладоцера (преимущественно, *Daphnia longispina*) и копепода, а также перифитоном, состоящим преимущественно из эдогонии, он получил следующие результаты (табл. 125).

Несколько большие изменения в перевариваемости наблюдаются в азотсодержащих веществах, чем в безазотистых. Аналогичные опыты проведены Карзинкиным на карпах, линях и карасях, и все они показали такую же закономерность. Автор сделал заключение, что указанная закономерность характерна для большинства рыб, не имеющих желудка. «Таким образом,— пишет Карзинкин,— из всех примеров, приве-

Таблица 125

Зависимость переваривания плотвой животных (зоопланктона) и растительных (перифитона) кормов от обилия пищи (при t 18—19°)

Вид корма	Количество съеденного корма в мг		Перевариваемость в %	
	по сухому весу	по азоту	сухого вещества	азотсодержащих веществ
Зоопланктон	51,7 166,0	3,9 15,0	78,0 73,9	86,3 65,8
Перифитон 1	33,9 60,5	1,63 2,75	39,9 29,8	86,0 63,2
» 2	38,8 78,4	1,33 2,35	48,7 41,7	82,2 69,9

денных по плотве, с совершенной очевидностью выявляется, что любые корма, содержащие значительную долю балластных веществ, будь то растительные или животные, планктон или бентос при обильном корме перевариваются хуже, чем при менее обильном».

По такой же методике были проведены опыты на рыбах, имеющих желудок, М. Н. Кривобоком (на окуне) и Ф. Центилович (на ерше) (цитируется по Карзинкину, 1952). Окуней кормили хирономусами из группы тумми, а ершей — хирономусами из группы плюмозус. Длительность опыта с окунями — 4 час., а с ершами — 1 сутки (табл. 126).

Таблица 126

Зависимость переваривания от количества съеденной пищи у окуней и ершей (по Г. С. Карзинкину)

Виды рыб	Съедено		Перевариваемость сухого вещества в %	Количество сухого вещества экскрементов, приходящегося на 10 мг корма
	количество личинок	сухого вещества в мг		
Окуни	4	7,48	93,6	0,63
	8	15,04	91,1	0,89
	16	34,04	88,5	1,15
Ерши	12	43,1	89,5	1,05
	33,7	125,1	85,7	1,42

Из табл. 126 видно, что при большом количестве съеденного корма уменьшается перевариваемость и увеличивается количество непереваренных веществ в экскрементах.

Г. С. Карзинкин указывает, что худшая перевариваемость пищи при обильном кормлении связана у рыб не только с общей величиной пищевого комка, но и с усилением моторики пищеварительного тракта.

На перевариваемость пищи оказывает влияние также голодание рыбы перед опытом. Карзинкин провел опыты с плотвой, заставляя ее разное время голодать, а затем кормил ее дафниями (пулекс и магна) в разном количестве.

У рыб после голодания при переходе их на обильное питание перевариваемость пищи увеличивается. Повышение количества съедаемого корма приводит к уменьшению его перевариваемости. Уже Кнауते (1901—1907) отметил, что карпы, обильно питающиеся люпином, хуже его переваривают (табл. 127).

Таблица 127

Зависимость перевариваемости пищи у карпа от обилия кормления его люпином

Степень питания	Переварено на 100 г люпина		
	белков	жиров	углеводов
Умеренно питавшиеся	35,2	5,4	16,8
Сильно питавшиеся	22,1	3,6	10,4
Очень сильно питавшиеся	18,9	3,4	8,8

Совершенно очевидно, что у упитанных рыб или у нормально питающихся рыб в противоположность голодавшим рыбам обильное кормление приводит к уменьшению перевариваемости всех пищевых веществ.

Качество пищи. Качество пищи оказывает влияние на моторику кишечника.

При кормлении ельцов белым хлебом, земляными червями, хлебом с мясом и хлебом с крахмалом В. А. Пегель получил следующие результаты (табл. 128).

Таблица 128

Влияние качества пищи на ее перевариваемость и на моторику кишечника

Вид пищи	Количество пищи в мг	Время пребывания палочки в кишечнике (в часах)	Переваривающая сила фермента (мм)	% воды в пище	t°
Хлеб + мясо	100	24	2,7	56,2	11—16
Хлеб	100	25	3,0	53	11—17
Хлеб + крахмал	100	27	2,9	57	8—14
Хлеб	100	26	2,9	54	8—14
Хлеб + песок	100+50	28	2,4	35	16—17
Хлеб	150	24	3,0	53	16—17
Хлеб	20	21	2,0	58	8—15
Земляной червь	50	20	2,1	60	8—14

Качество пищи оказывает влияние на ферментативную активность пищеварительного тракта и на моторику кишечника. Причем, на эти процессы сильное влияние оказывает соотношение сухого вещества и воды в пище. Чем больше плотных составных частей в пище, тем более продолжительное время пища находится в кишечнике и тем интенсивнее идет ее переваривание.

При одинаковом содержании воды в пище и разнородная пища переваривается одинаково. Пегель считает, что на переваривающую

силу фермента большое влияние оказывает длительность пребывания меттовской палочки в кишечнике, т. е. моторика кишечника, а последняя в основном зависит от плотности пищи. Присутствие песка в пище удлиняет срок прохождения ее по кишечнику, но переваривающая сила ферментов несколько уменьшается. Автор объясняет уменьшение активности фермента уменьшением впитываемости пищей (хлебом) фермента в присутствии песка.

В более ранних литературных данных также указывается, что перевариваемость пищи рыбой зависит от качества пищи. Так, например, Кнауце в 1901 г. найдено, что для карпа весом 600 г перевариваемость разных кормов при t 19—20° в среднем колеблется в пределах 70—90% (табл. 129).

Таблица 129

Зависимость перевариваемости пищи у карпа от качества пищи (в %)

Вид корма	Сырой протеин	Жир	Углеводы
Сырой люпин	82—84	—	79—82
Живая дафния	73—74	86—88	90—91
Сухая дафния	69—71	84—86	88—90
Рисовая мука	86—89	91	87

Исследование Е. А. Яблонской (1935) по перевариваемости кормов сеголетками зеркального карпа показывает, что разные корма перевариваются в разной степени. Необходимо отметить, что Яблонская ставила опыты в условиях недостаточного питания, и поэтому ее результаты могут несколько отличаться от результатов, получаемых при нормальном питании. В ее опытах карпы весом 16—19 г получали по 0,5 г корма (2,8%). Температура опыта 16—17° (табл. 130).

Таблица 130

Перевариваемость пищевых организмов сеголетками зеркального карпа (в %)

Пищевые организмы	По сухому весу	По азоту	По калориям
Черви			
<i>Lumbriculus variegatus</i>	92,9	94,6	90,6
<i>Tubificidae</i>	90,6	94,2	88,7
Моллюски			
<i>Planorbis</i> sp.	33,1	87,0	80,9
<i>Pisidium</i> sp.	26,3	85,7	82,1
Ракообразные			
<i>Diaptomus</i> sp.	84,3	87,3	83,8
<i>Daphnia pulex</i>	73,2	—	63,1
<i>Gammarus pulex</i>	73,6	90,4	89,3
<i>Asellus aquaticus</i>	70,3	88,6	84,6
Насекомые			
<i>Cerethra plumicornis</i> (лич.)	89,7	93,9	89,2
<i>Cloeon</i> (лич.)	89,4	91,5	89,7
<i>Limnophilus rhombicus</i>	88,9	92,1	89,0
<i>Psectotanytus brevicolor</i> (лич.)	88,1	89,8	90,2
<i>Chironomus plumosus</i> (лич.)	89,2	92,4	88,9
<i>C. thummi</i> (лич.)	88,1	90,0	87,4
<i>Sialis lutaria</i> (лич.)	77,8	84,0	81,3
<i>Corixa</i> sp.	77,0	81,0	79,0
Амфибии			
<i>Rana arealis</i> (лич.)	89,6	91,1	—

Как видно из таблицы, сеголетки зеркального карпа достаточно хорошо переваривают разных водных животных. Азотистые вещества перевариваются на 81—94,6%, а по калорийности — на 79—90,6%.

Возраст рыбы. Степень перевариваемости пищи зависит от возраста рыбы. По наблюдениям Г. С. Карзинкина, у мальков щуки степень перевариваемости циклопов и дафний увеличивается по мере роста мальков (табл. 131).

Из табл. 131 видно, что, во-первых, *Daphnia pulex* щука переваривает хуже, чем циклопов; во-вторых, по мере роста молоди (до 40-го дня) возрастает степень переваривания пищи. Такие же результаты получены в лаборатории Карзинкина для более взрослых щук и для молоди осетра (табл. 132).

Перевариваемость по азотсодержащим веществам несколько лучше, чем общая перевариваемость (по сухому веществу):

Золотой карась при кормлении его *Daphnia pulex* переваривает ее (по сухому веществу) в одномесячном возрасте на 40%, а в двухлетнем — на 85,3% (данные Е. Боковой, цитируется по Карзинкину, 1952). Сеголетки карпа при обильном кормлении их хирономидами группы плюмозус переваривают их по общему азоту на 84,4%, а двухлетние карпы — на 89,2%.

Эта же закономерность была вскрыта Г. С. Карзинкиным для плотвы более старших возрастов.

Таблица 131

Зависимость переваривания пищи мальками щуки от их возраста

Вид корма	Возраст рыб от начала активного питания (в сутках)	Средняя длина рыб в мм	Перевариваемость сухого вещества в %
Циклопы	9	16,8	59,7
	18	19,7	63,2
	29	24,5	85,2
	36	33,4	89,7
	40	45,2	94,6
<i>Daphnia pulex</i>	9	18,0	50,7
	20	24,4	61,9
	29	32,9	66,1
	39	41,2	81,1
	62	53,7	80,0

Таблица 132

Зависимость перевариваемости пищи у осетра от возраста

Возраст от начала активного питания (в сутках)	Средний вес осетра (в г)	Перевариваемость в %	
		сухого вещества	азотсодержащих веществ
11—21	0,378	63,4	86,6
21—31	1,215	88,7	92,5
31—36	2,335	94,9	95,5
73—79	17,078	95,0	96,6

Зависимость переваривания пищи плотвой от ее возраста (в %)

Вид корма	Возраст		
	3+	4+	5+
Кладоцера + копепода	78,2	(76,6)	80,7
Дафния (магна + пулекс)	—	71,2	73,8
Перифитон (эдогониум бульбохета и др.)	40	—	43,3
Кусочки листьев потамогетон	39,6	42,1	—

Из табл. 133 также видно, что переваривание пищи зависит от ее качества.

Из всех приведенных данных вытекает один общий вывод, что при равных условиях перевариваемость пищи увеличивается с возрастом рыбы.

Видовая специфичность. Уже из ранее приведенных таблиц можно видеть, что разные рыбы неодинаково переваривают один и тот же корм. В табл. 134 приводятся сводные данные по перевариваемости разных пищевых организмов разными рыбами.

Из карповых рыб линь плохо переваривает белки названных кормовых животных, а карп — хорошо. Интересно, что линь лучше переваривает поденок, чем тубифицид, а ручейников так же, как и тубифицид, но карп лучше переваривает тубифицид, чем поденок, а последних так же, как и ручейников.

Наблюдающееся различие в перевариваемости у рыб из одного семейства говорит о наличии разнокачественности у них процессов пищеварения.

Однако, если принять во внимание, что основные данные таблицы были получены Манном при иных условиях, чем Карзинкиным и Яблонской, и что величина перевариваемости изменяется от физиологического состояния рыбы и внешних условий, то наблюдающиеся изменения в перевариваемости разных кормов можно считать небольшими (расхождения 10—15%). Поэтому можно пользоваться средними данными таблицы для расчетов при кормлении рыб.

Физико-химические факторы среды. Из факторов внешней среды наиболее универсальным и наиболее изменчивым является температура. Проведенные опыты по влиянию температуры на активность ферментов *in vitro* показали, что активность их в значительной степени зависит от температуры.

Рассмотрим влияние температуры на процесс переваривания пищи (табл. 135). Здесь приведены результаты исследования Г. С. Карзинкина на 4-летней плотве и сеголетках карпа. Корм плотвы копепода + кладоцера, корм карпов — хирономиды (тумми).

При изменении температуры воды происходит не просто изменение интенсивности переваривания, но (что нам представляется наиболее важным) изменение степени переваривания отдельных компонентов пищи.

С увеличением температуры возрастает перевариваемость сухого вещества (общее переваривание), но слабо возрастает (у карпа) или даже немного уменьшается (у плотвы) перевариваемость азотсодержащих веществ. Следовательно, температура действует на процесс пище-

Перевариваемость азотсодержащих веществ кормовых организмов различными видами рыб
(по Манну, Е. А. Яблонской и Г. С. Карзинкину)

Виды рыб	Линь	Плотва	Карась	Карп	Окунь	Форель радуужная	Белоры- быца	Корюшка	Осетр	Севрюга
Средняя длина (в см)	13,6	14—16	10,4	—	15,0	13,8	—	—	—	—
Средний вес (в г)	27	34—36	21	16—19	33,5	24	0,25— —1,17	—	17,1	5,4—5,9
<i>t</i> °	12—14	12—14	12—14	16—17	12—14	12—14	10—24	12—14	18	14—16
Название организмов										
Tubificidae	78,7	92,9	92,5	94,2	93,7	94,0	—	—	—	—
<i>Chironomus gregarius thummi</i>	85,2	91,1	90,0	90,0	92,8	91,7	—	—	—	93,7
<i>C. plumosus</i>	77,2	77,8	79,9	92,4	85,6	—	—	—	—	—
<i>Moina sp.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	96,6	96,4
<i>Daphnia pulex</i> + <i>D. magna</i>	80,4	85,1	—	—	87,9	—	—	86,9	—	—
<i>Diaptomus sp.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carinogammarus (Gammarus)</i>	—	—	—	89,3	86,4	—	97,5	—	—	93,4
Поденки (<i>Siphonurus, Cloeon</i>)	91,1	—	—	91,5	—	—	—	92,1	—	—
Ручейники (<i>Anabolia, Molana</i>)	78,0	—	—	90,8	—	—	—	83,0	—	—
<i>Planorbis planorbis (sp.)</i>	—	—	—	87,0	—	—	—	76,0	—	—
<i>Unio</i>	83,3	87,8	88,0	—	89,3	—	—	—	—	—
<i>Anodonta</i>	88,1	—	89,1	—	91,5	—	—	—	—	—

Зависимость переваривания пищи от температуры (в %)

Виды рыб	Плотва			Карп		Карп	
	16	19	22	10	21	15,7	21,5
Сухого вещества	73,9	79,2	81,8	72,1	81,7	77,6	84,7
Азотсодержащих веществ	88,1	87,6	87,3	70,0	79,3	81,0	82,7

варения не однотипно, а дифференцированно. Это может объясняться, как нам думается, не только разным отношением к температуре разных ферментов, участвующих в пищеварительном процессе, но прежде всего отношением к температуре организма в целом, а отсюда и тех физиолого-биохимических процессов, которые протекают в пищеварительном тракте.

Интересные результаты получил Г. С. Карзинкин по перевариванию циклопов (стренуус) молодью белорыбицы при разной температуре (табл. 136).

Таблица 136

Зависимость перевариваемости пищи белорыбицей от температуры

Возраст рыб от начала активного питания (в сутках)	11—12°		14,5—15°		17,5—19°		21,5—24°	
	средний вес рыбы в мг	перевариваемость азота в %	средний вес рыбы в мг	перевариваемость азота в %	средний вес рыбы в мг	перевариваемость азота в %	средний вес рыбы в мг	перевариваемость азота в %
6	13,8	—	18,4	—	20,4	—	19,0	—
11	25,3	92,6	36,2	91,2	38,9	92,8	45,4	87,5
20	35,3	—	38,8	—	51,3	—	68,1	—
30	126,0	93,5	153,4	93,6	251,2	93,4	472,3	97,5
40	248,0	96,7	383,0	97,2	679,0	97,8	173,5	97,6

В табл. 136 также видна уже рассмотренная нами закономерность: с возрастом происходит улучшение перевариваемости пищи. Можно заметить, что молодь белорыбицы хорошо переваривает циклопов при всех указанных температурах.

Наиболее резкое снижение перевариваемости пищи у самых маленьких рыбок белорыбицы при t 21,5—24° надо рассматривать, по-видимому, как проявление вредного влияния высокой температуры на процесс пищеварения. Нарушение переваривания под действием повышенной температуры мы уже отмечали выше. Более подробно к этому вопросу вернемся в главе о зависимости обмена веществ от температуры среды.

Имеются данные о влиянии газового режима воды на степень перевариваемости пищи у рыб.

Г. С. Карзинкин (1935) наблюдал, что при снижении содержания кислорода, растворенного в воде, наступает асфиксическое состояние рыбы и вместе с этим наступает ухудшение перевариваемости пищи. Например, сеголетки карпа при кормлении их хирономидами перевари-

вают в этом состоянии меньше как по сухому веществу, так и по азоту. Перевариваемость хирономид снижается по сухому веществу с 84,5 до 69,2% и по азотистым веществам с 82,7 до 66,7%.

Всасывание питательных веществ

Пища под воздействием пищеварительных соков желудочно-кишечного тракта распадается на ряд химически, более или менее простых питательных веществ. Эти питательные вещества после дальнейшей химической обработки и ряда синтезов или в таком же виде поступают через стенки желудочно-кишечного тракта в кровь, в общий круг кровообращения. Это процесс всасывания.

Процесс всасывания питательных веществ у рыб очень плохо изучен, поэтому мы можем нарисовать только общую картину и попытаться выявить те закономерности, которые лежат в основе этого процесса.

В выстилающем пищеварительную трубку эпителии некоторые клетки дифференцируются в особый орган всасывания. «В результате деятельности этих специализированных клеток эпителия происходят как дальнейшие химические превращения продуктов ферментативного расщепления питательных веществ, так и поступление этих веществ в общий круг кровообращения» (Х. С. Коштойнц).

Процесс всасывания не просто физико-химический процесс (осмос, диффузия, фильтрация), а многосложный физиологический процесс, тесно связанный с функцией специализированных клеток желудочно-кишечного тракта.

Стенка кишечника не просто проницаемая для питательных веществ мембрана, а орган всасывания, имеющий для этой цели особые клетки.

В кишечном эпителии селяхий имеются фагоцитирующие клетки.

Рассматривая этот вопрос в сравнительно-физиологическом аспекте, Х. С. Коштойнц указывает, что для всасывания как физиолого-химического процесса характерны следующие моменты:

1. Одностороннее прохождение питательных веществ из полости кишечника в кровь.

2. В кишечнике может происходить всасывание и изотонических растворов. Всасывание может происходить против осмотического градиента.

3. Всасывание — активный процесс, протекающий с затратой энергии. При этом происходит повышение потребления кислорода и повышение теплообразования.

4. «В клетках кишечника позвоночных животных, принимающих участие во всасывании, происходят сложные биохимические процессы дальнейших превращений всасываемых веществ (например, фосфорилирование углеводов, синтез жиров)».

Эти свойства кишечной стенки являются свойствами только живой стенки. С отмиранием стенки кишечника теряется и одностороннее прохождение питательных веществ. Они проходят тогда в обоих направлениях одинаково.

Скорость прохождения и механизм его зависят от ряда причин: как от физиологических особенностей клеток кишечного эпителия, их функционального состояния, так и от природы питательных веществ, их физико-химических свойств. Кроме того, состояние всего организма в целом, возбужденность его нервной системы оказывает существенное влияние на процесс всасывания. Последний вопрос в отношении рыб-

почти совсем не исследован. Существование же такого влияния нервной системы несомненно.

Биохимические процессы в эпителиальных клетках стенки кишечника направлены на то, чтобы облегчить всасывание питательных веществ. Например, углевод пищи под воздействием амилалитического фермента расщепляется до моносахарида — глюкозы. Глюкоза поступает в кишечные клетки и под действием фермента фосфатазы фосфорилируется, переходя в гексозофосфорную кислоту. Следовательно, поступление сахара в клетку не простой физико-химический процесс, а процесс, связанный с биохимическими превращениями в клетке. Поступление новых молекул сахара в клетки кишечной трубки из просвета кишечника зависит от скорости фосфорилирования. Этот биохимический процесс связан с жизнедеятельностью эпителиальных клеток, с целостностью их.

Аналогичная картина наблюдается и в отношении жиров. Жир под воздействием липазы распадается на глицерин и жирные кислоты, которые очень плохо растворимы в воде. Чтобы облегчить их проникновение в эпителиальные клетки стенки кишечника, в просвет кишечника выделяется желчь, которая не только активирует липазу, но и облегчает всасывание продуктов ферментативного процесса.

Находящиеся в желчи желчные кислоты и лецитин сильно увеличивают растворимость жирных кислот и увеличивают для них проницаемость эпителиальных клеток кишечного тракта. Проникшие в эпителиальные клетки глицерин и жирные кислоты, снова синтезируются, дают жиры.

При всасывании жиров происходит также соединение жира с фосфорной кислотой под действием фосфатазы и образование фосфатидов. Фосфорилирование жиров — биохимический процесс, от которого зависит всасывание жира через кишечную сетку.

Часть жира, поступившая в кровь в результате этого процесса, идет в печень, где происходит специфический синтез, образование органичного жира, а главная масса его идет в места отложения (депо). У рыб места отложения жира находятся в разных местах: у тресковых — в печени, у осетровых — в брюшине, под жучками, у окуневых — на внутренних органах, у лососей — в мышцах, у белого амура — на кишечнике.

Всасывание белков происходит иначе, чем углеводов и жиров. Считается, что белки полностью расщепляются в желудочно-кишечном тракте до моноаминокислот, которые в таком виде всасываются и поступают в кровь. Биологическое значение указанного процесса, по-видимому, состоит в том, что чужеродный белок расщепляется до моноаминокислот (исходных веществ для построения белка), а затем уже синтезируется специфический для данного организма белок.

Аминокислоты, поступившие в кровь, доставляются в печень, в эту удивительную лабораторию многих синтезов, где и происходит синтез альбуминов и некоторых других белков, которые в дальнейшем используются разными тканями для построения своего специфического белка.

Для процесса всасывания большое значение имеет величина поверхности кишечного тракта. У рыб имеются различные приспособления для увеличения поверхности всасывания: удлинение кишечной трубки, образование специальных слепых выростов кишечника, складок и выступов в кишечной стенке*.

* Некоторые из названных образований имеют еще и другое функциональное значение. Здесь отмечаются только приспособления для всасывания.

О местах всасывания питательных веществ у рыб известно мало. Хотя Г. Г. Вундш (1937) считает, что всасывание у рыб происходит так же, как и у высших позвоночных животных, однако этот вопрос все же остается не вполне ясным, так как специальных исследований не проводили.

М. Херверден (Herwerden, 1908) наблюдал капельки жира в субмукозе и лимфатических железах желудка сельхей и некоторых костистых рыб. На основании этого он считает, что слизистая желудка рыб способна всасывать жиры. Херверден рассматривает эту способность желудка как приспособление у рыб, имеющих сравнительно короткую спиральную кишку и большой желудок, в котором долгое время переваривается пища. У высших позвоночных животных места резорбции питательных веществ находятся в тонкой кишке. В процессе эволюции указанная способность желудка сельхей всасывать жиры была утеряна при переходе от рыб к высшим позвоночным.

Г. С. Карзинкин (1932) определял места всасывания белка (аминокислот) в кишечном тракте верховки, карася и плотвы.

Ссылаясь на опыты Б. В. Кедровского с протистом опалиной, Карзинкин считает, что такая краска, как цианол, всасывается из кишечника вместе с белком.

Помещая рыб в подкрашенную цианолом воду и выдерживая некоторое время рыб в этой воде, он нашел, что с пищей в кишечник попадает краска, которая и всасывается вместе с белковыми телами (по-видимому, с аминокислотами). Через определенное время после кормления рыб вскрывали, кишечную трубку промывали и определяли места кишечника, окрашенные краской. Оказалось, что как при макроскопическом, так и микроскопическом исследованиях окрашены только определенные места кишечника. У мертвых рыб прокрашивается весь кишечник. Следовательно, избирательная всасываемость краски отдельными участками кишечника есть свойство живого кишечника. Оно исчезает, как только отмирает кишечный эпителий.

На этом основании Г. С. Карзинкин пришел к выводу, что всасывание продуктов расщепления белка в кишечнике некоторых карповых рыб происходит в заднем отделе кишечника, точнее, в передней и средней части последней петли кишечника. Пищевод, передний отдел кишечника и задняя часть последней петли кишечника не принимают участия во всасывании аминокислот. Наиболее энергичное всасывание идет на сравнительно небольшом участке кишечника, занимающем от $\frac{1}{7}$ до $\frac{1}{3}$ длины всего пищеварительного тракта.

Усваиваемость питательных веществ

Ранее мы уже указывали, что в большинстве приведенных работ не разграничиваются два по существу разных вопроса: вопрос о перевариваемости пищи и вопрос об усвоении питательных веществ. Физиологически, конечно, есть связь и гармония между процессом переваривания пищи и процессом усваивания продуктов переваривания, но так как оба процесса разные и по-разному зависят от физиологического состояния организма и внешней среды, то не при всех состояниях организма и не при всех условиях жизни будет сохраняться гармония этих процессов в одинаковой степени. Можно представить, что ферментативный процесс сохранится на прежнем уровне при изменении условий среды или состояния организма, а сложный физиологический процесс со многими биохимическими звеньями, каким является усвоение, будет нарушен. При таких условиях мы получим неправильное представление

о происходящих в организме рыбы процессах, если не будем разграничивать перевариваемость пищи и усваиваемость питательных веществ. Рассмотрим фактический материал по усвоению питательных веществ рыбами и зависимость усвоения как от состояния рыбы, так и от внешних условий.

Материалы, приведенные в разделе о перевариваемости пищи, в большей своей части могут быть приведены и здесь, так как методически оба эти вопроса не разграничены.

Данные по усвоению питательных веществ, полученные на основании вычисления разницы между данной пищей и экскрементами, могут быть только завышенными по сравнению с истинными величинами, так как часть пищи могла быть «распылена» и тем самым потеряна. Сказанное поясним следующей схемой.

$$\text{Съедено} = \begin{array}{c} \text{переварено} \\ \swarrow \quad \searrow \end{array} + \begin{array}{c} \text{не переварено} \\ \swarrow \quad \searrow \end{array}$$

$A = a) \text{ усвоено} + б) \text{ не усвоено} + в) \text{ «распылено»} + г) \text{ экскременты}$, т. е. $A = a + б + в + г$.

Обычно анализируются A и $г$, а величины $б$ и $в$ не анализируются, но считается, что разность $A - г$, т. е. $a + б + в$ равняется усвоенной пище, в действительности же величина усвоенной пищи меньше.

Как мы видели, рыбы усваивают пищевые вещества корма достаточно хорошо.

Кнауते на основании своих работ пришел к выводу, что рыба усваивает сырой протеин на 92%, жиры — на 84—96% и углеводы — на 76—92%. Арнольди и Фортунатова (1941) считают, что для некоторых видов рыб Черного моря усваиваемость равна 68—90%. Мы также нашли, что при кормлении мальков осетра и севрюги, а также годовиков осетра личинками хирономид, энхитреидами, земляными червями и другими кормами белок усваивается на 95—97%.

Были сделаны попытки сравнивать усвоение кормов рыбами и сельскохозяйственными животными.

В. П. Дунаев (1941) сопоставляет величины усвоения пищевых веществ из ржаных отрубей галицийским карпом, свиньей и крупным рогатым скотом на основании данных, полученных Кнауते на карпах, Поповым на свиньях и Поповым с Еленкиным для крупного рогатого скота (табл. 137).

По своим физиологическим и биологическим особенностям карп отличается от многих рыб, даже родственных ему в систематическом отношении. Карп не имеет желудка и поэтому у него набор пищеварительных ферментов иной, чем у рыб, имеющих желудок.

Переваривание белков у карпа осуществляется без пепсина, в нейтральной или слабощелочной среде. Все это должно было бы говорить о менее совершенном переваривании белков, но мы должны отметить

Таблица 137

Усвояемость пищевых веществ (ржаных отрубей) различными животными (в %)

Вид животных	Сырой протеин	Жир	Углеводы
Карп галицийский	78—81	88	79—82
Свинья	69—76	48—72	64—74
Крупный рогатый скот	75—79	71—77	71—74

обратное: карп хорошо переваривает как животные, так и растительные белки. Кроме того, у карпа имеются дополнительные ферменты на углеводы. Физиологические особенности дают возможность карпу хорошо использовать животные белки и жиры (даже мясо баранов) и растительные (разные жмыхи).

В отношении других рыб наблюдается, может быть, и несколько меньшая степень усвоения пищевых веществ, но все же достаточно высокая, приблизительно на уровне усвоения пищевых веществ высшими позвоночными животными.

В. ПИЩЕВАЯ ЦЕННОСТЬ КОРМА

Не все корма обладают одинаковой пищевой ценностью. К корму мы можем предъявить требования с точки зрения биологической и физиологической. С биологической стороны он должен быть легкодоступным, находиться в нужной концентрации, в приемлемой форме и в такое время, когда рыба испытывает в нем потребность. С физиологической стороны корм должен быть приемлемым по своим вкусовым качествам, он должен легко перевариваться и усваиваться, в нем не должно быть много балластных (неперевариваемых и неусваиваемых) веществ, нужно, чтобы он содержал в себе те необходимые для организма рыбы вещества, которые нужны на данной стадии развития, в данный период, при данной активности.

Эти требования, которые предъявляются к корму как к пище, не всегда сочетаются одновременно и в должной мере. Что касается естественных кормов, то рыбы, как правило, поедают такую пищу, которая переваривается и достаточно хорошо усваивается. В течение длительного эволюционного развития выработалась такая слаженность между потребностями организма рыбы к определенным питательным веществам и наличием их в определенных кормах, что мы сейчас наблюдаем определенную приуроченность некоторых стадий развития рыбы к определенным сезонам и местам обитания. Все это в совокупности своей обеспечивает организму необходимые питательные вещества и притом в должном количестве, на всех стадиях онтогенеза.

Ранее уже отмечалось, что рыбы не питаются все время каким-либо одним кормом. Если рассматривать питание рыбы в течение ее индивидуального развития, то мы увидим, что она питается разной пищей на разных стадиях своего развития в разные сезоны года. Кроме того, обладая определенной пластичностью в выборе кормов, каждая рыба потребляет разную пищу, даже находясь на одной какой-либо стадии своего развития и в одно и то же время года. Рыбы — полифаги, т. е. поедают разную пищу.

Полифагия есть приспособление к меняющимся условиям внешней среды, выработанное в ходе развития и наследственно закрепленное. Если мы теперь хотим понять питание той или иной рыбы или хотим ее одомашнить, то мы обязательно должны считаться с уже выработанными данным видом приспособлениями к разнообразному питанию.

Разнообразное питание может быть осуществлено только в том случае, если организм способен к ферментативному разложению пищи, способен использовать питательные вещества из разной пищи. Но раз тот или иной вид рыбы выработал в себе такую способность, то он сам уже изменился, приспособился к такому разнообразному питанию, которое теперь ему стало необходимым условием существования, и вновь перейти на монофагию он легко не сможет. Он снова должен физиологически приспособиться.

Уже давно рыбоводы заметили, что нельзя кормить рыбу одной пищей. Такое одностороннее питание рыбы заканчивается для нее большими функциональными расстройствами или даже гибелью. Следовательно, рыба получает с разной пищей разные питательные вещества и если чего-либо не хватает, то она голодает.

Этот вопрос приобретает чрезвычайно большое значение в рыбоводстве и в воспроизводстве таких промысловых рыб, как осетровые рыбы, лососи и др.

При искусственном кормлении мы должны дать с пищей рыбе все те необходимые питательные вещества, в которых она нуждается, и дать их в таком соотношении, чтобы обеспечить нормальное здоровое развитие и рост.

Следовательно, пища должна быть не только приемлема по вкусовым качествам, но и по химическому составу — быть полноценной в физиологическом отношении. Последнее требование наиболее сложное и наиболее трудно выполнимое.

В рыбоводстве уже столкнулись с подобными трудностями при искусственном выращивании молоди некоторых рыб (осетровые, лососевые). Например, при выращивании осетровой молоди только на олигохетах (энхитреидах), получающаяся молодь обладает меньшей жизнестойкостью, повышенной нервной возбудимостью, с иным химическим составом тела, чем молодь, выросшая в естественных условиях.

Физиологическая полноценность пищи является наиболее важной и в то же время наиболее трудной для исследования.

Составляя пищевые рационы для рыбы при искусственном кормлении, необходимо исходить прежде всего из потребностей организма, потом уже из задачи, поставленной человеком при выращивании данной рыбы. В связи с этим обязательно встает вопрос об экономичности, рентабельности такого кормления. Иными словами, корм для рыбы при искусственном ее кормлении должен быть не только биологически приемлемым для рыбы и физиологически полноценным, но и экономически выгодным, т. е. дешевым и доступным. Последнее требование к пище мы не станем рассматривать, хотя постоянно будем иметь в виду при оценке приемлемости того или иного корма.

Нельзя приготовить такой корм, который бы удовлетворял потребностям в питательных веществах любой рыбы любого возраста и в любом состоянии. Такого универсального корма быть не может, так как каждый вид развивался в своих условиях и поэтому имеет свою специфику физиологических процессов, для которых нужны особые вещества. Например, хищную рыбу кормить растительной пищей нельзя, так как у нее нет такого ферментативного аппарата, который мог бы использовать углеводную пищу. Кроме того, рыбы не могут синтезировать некоторые вещества, а потому должны получать их с пищей.

Так как вопрос о физиологической полноценности пищи является наиболее трудным во всей проблеме питания для любой рыбы, то мы сперва разберем вопрос о том, в каких веществах и элементах нуждается рыба, какие вещества она может синтезировать и какие не может.

Видовая специфичность рыб основана на их химической специфичности. Следовательно, каждая рыба должна обладать способностью производить различные синтезы. Однако такая способность у рыб не беспредельна, и они не могут синтезировать ряд весьма важных для их жизни веществ. Мы можем судить о том, в каких веществах нуждается рыба для осуществления своего жизненного цикла, если будем знать, из

чего состоит тело рыбы и какие вещества она способна синтезировать из пищи.

Живая протоплазма является крайне лабильным образованием. Выделение из нее белка, конечно, сопряжено с некоторыми изменениями его структуры и свойств. Поэтому физиолог всегда несколько настроенно относится к характеристикам выделенных из живой протоплазмы каких-либо химических веществ, ибо нет полной уверенности в том, что выделенное вещество, в особенности белок, находилось в живой протоплазме именно в таком виде и с такими свойствами, а не получило их после извлечения, т. е. в искусственных условиях.

Уже добытые факты в этой области конкретно доказывают, с одной стороны, единство всего органического мира, а с другой — изменчивость животных форм, которая имеет в своей основе биохимические различия. Эволюция органического мира есть также эволюция органических тел и прежде всего белка, эволюция биохимических процессов, а не только структуры организмов.

Животный организм и его условия существования конкретизируются в единстве физиологических и биохимических процессов в организме при определенных условиях.

Многообразие форм жизни существует благодаря многообразию химических форм белковых тел, их большой пластичности и громадной способности к реакциям.

Белок благодаря большой реактивности может взаимодействовать с различными веществами в организме. Он вступает в связь с углеводами, жирами, витаминами, минеральными и другими веществами. Кроме этого, белок может образовывать полимеры из однородных и разнородных белков.

Ферменты, определяющие направление биохимических превращений в организме, сами являются белками. Вот почему белок по праву считается основой жизни.

Белки и белковоподобные вещества

Белки занимают ведущую роль в жизненных процессах благодаря их чрезвычайно разнообразному составу и строению. Подсчитано, что белковая молекула может иметь миллионы модификаций в своем строении при одной и той же эмпирической формуле химического состава. Это означает чрезвычайно большое разнообразие реакций и связей, на какое способна только белковая молекула.

Однако, разлагая разные белки посредством кислотного гидролиза, получают одни и те же простейшие продукты гидролиза — аминокислоты.

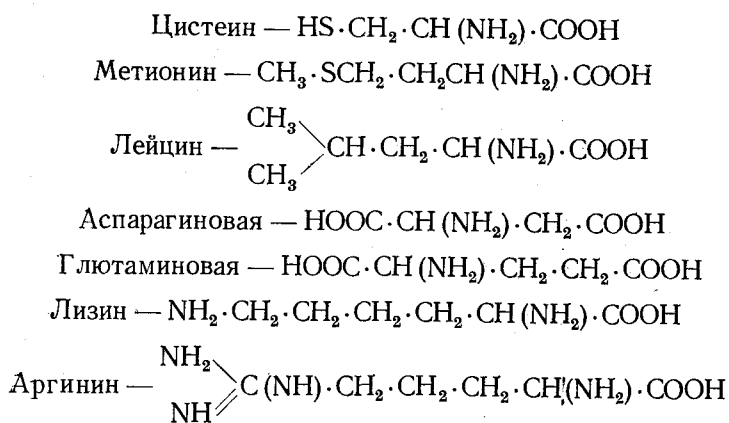
Всего открыто около 30 аминокислот. Их разделяют на циклические и ациклические. В зависимости от числа аминных и карбоксильных групп, входящих в аминокислоту, ациклические аминокислоты разделяются на 1) моноаминомонокарбоновые, 2) моноаминодикарбоновые и 3) диаминомонокарбоновые. Избыток аминных групп придает белку щелочные свойства, а карбоксильных — кислые.

Наиболее важные аминокислоты:

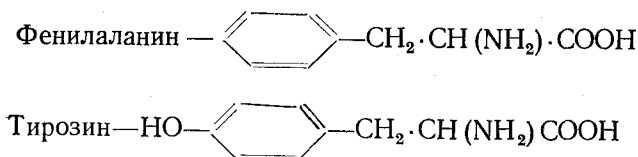
А) Ациклические:

Аланин — $\text{CH} \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \text{COOH}$

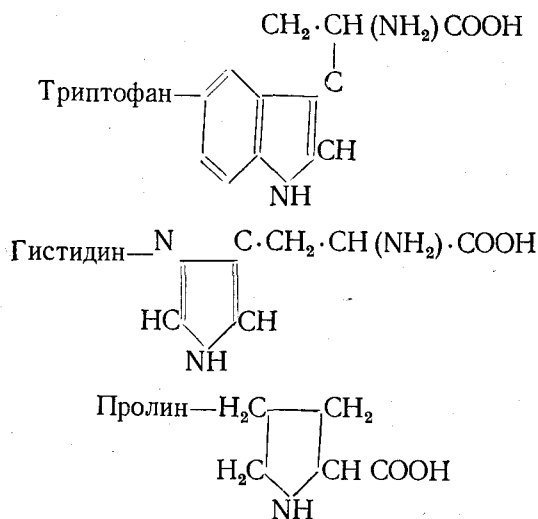
Серин $\text{CH}_2(\text{OH}) \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$



Б) Циклические



В) Гетероциклические



Хотя последняя кислота является иминокислотой, а не аминокислотой, но она по ряду признаков (реакций) рассматривается вместе с аминокислотами.

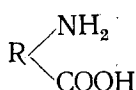
Аминокислоты, связываясь между собой, отделяют одну молекулу воды по принципу связи кислота + щелочь. Такую связь аминокислот в

белке при помощи атомов углерода и азота ($\begin{array}{c} \text{O} \quad \text{H} \\ \parallel \quad | \\ -\text{C}-\text{N}- \end{array}$) открыл А. Я. Данилевский, а подробно разработал Э. Фишер, который и дал ей название — пептидная связь (цепная).

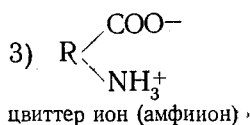
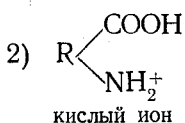
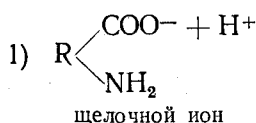
Если же при соединении двух аминокислот отщепляются две молекулы воды, то получается уже другая связь, не пептидная, а циклическая — дикетопиперазиновая (Н. Д. Зелинский, В. С. Садиков, Н. И. Гаврилов). В белковой молекуле цепные и циклические связи могут располагаться в виде спиралей и в форме сложного клубка, придавая белку форму очень сложного агрегата.

При воздействии пищеварительных ферментов на белок происходит разрыв прежде всего этих связей, после чего освобождаются (индивидуализируются) аминокислоты.

Белки являются не только коллоидами (эти свойства определяются большими размерами белка), но и электролитами. Аминокислоты, входящие в белок, одновременно имеют аминную группу (NH_2), обладающую щелочными свойствами, и карбоксильную группу (COOH), обладающую кислотными свойствами. Любую аминокислоту можно изобразить схематически:



Та и другая группы могут диссоциировать, давая положительно и отрицательно заряженную аминокислоту. Диссоциация может произойти одновременно в обеих группах, и тогда такая молекула будет ионизирована, но в электрическом поле будет вести себя, как электронейтральная молекула.



Следовательно, аминокислота (а поэтому и белок) обладает одновременно свойствами кислоты и щелочи. Какое свойство будет преобладать в данный момент, будет зависеть от рН среды. Такие вещества называются амфотерными электролитами.

При определенной величине рН среды у аминокислоты или белка не будет преобладания диссоциации одной группы над другой и тогда она будет находиться в изоэлектрическом состоянии. В изоэлектрическом пункте будут только электронейтральные молекулы и амфионы.

Как видно, белковая молекула и аминокислота сильно меняют свои свойства от рН среды. С потерей зарядов белок становится менее устойчив и легко выпадает в осадок (денатурация белков). Процесс денатурации в значительной степени сводится к потере белком гидрофильных свойств и приобретению гидрофобных.

Раньше считали, что белки имеют молекулярный вес, кратный 16 000—17 000. По новым данным, различные белки могут иметь молекулярный вес самого разного значения.

С помощью мощных ультрацентрифуг (60 000—80 000 оборотов в минуту) удалось показать, что белковые тела состоят из нескольких белковых молекул.

При классификации белков учитывается прежде всего их происхождение (животные белки и растительные), а также основные физико-химические свойства (растворимость, отношение к солям).

Вся группа белков разделяется на:

1. Простые белки — протеины. При гидролизе они распадаются только на аминокислоты.

2. Сложные белки — протеиды. При гидролизе они расщепляются на аминокислоты и дают еще группы другого характера. Протеид — сложный белок, состоящий из белковой части и небелковой (простетической группы).

Протеины разделяются на протамины, гистоны, альбумины, глобулины, протеиноиды (белковоподобные вещества).

Протеиды разделяются на 4 группы по характеру их небелковой части:

- 1) нуклеопро­теиды (белок связан с нуклеиновой кислотой);
- 2) хромо­про­теиды (белок связан с пигментной группой);
- 3) фосфо­про­теиды (белок связан с фосфорной кислотой);
- 4) глюко­про­теиды (белок связан с углеводом).

У рыб весьма распространены протамины и гистоны. В молекулах протамин преобладают аминокислоты щелочного характера: аргинин, гистидин и лизин (эти три кислоты занимают до 80% всей молекулы).

Протамины содержатся в сперме и икре рыб. Им дают названия по виду рыбы, например клупеин, сальмин, скумбрин и т. д.

В молекулах гистона содержатся такие аминокислоты: аргинин, гистидин, лизин, серин, валин и др. Гистон менее щелочной белок, чем протамин.

Альбумины и глобулины — это главным образом белки плазмы крови. Они составляют главную ее массу. Соотношение альбуминов и глобулинов — белковый коэффициент $\left(\frac{\text{альбумин}}{\text{глобулин}}\right)$ — остается довольно постоянным только в норме. При изменениях физиологического состояния рыбы это отношение изменяется в ту или другую сторону.

Протеиноиды найдены в костях, хрящах, сухожилиях. Многие протеиноиды не годятся для питания.

Среди протеидов наибольший интерес для физиолога представляют нуклеопро­теиды. Так, например, основную массу белков спермиев составляют нуклеопро­теиды.

Нуклеопро­теиды клеточных ядер состоят из протамин и гистона, соединенных с нуклеиновой кислотой. Нуклеиновая кислота является сложным соединением, состоящим из мононуклеотидов. Мононуклеотид при гидролизе распадается на фосфорную кислоту, углевод-пентозу (α -рибозу или дезоксирибозу) и пуриновые или пиримидиновые основания.

В организме встречаются и другие нуклеотиды. Особенно большую роль в обмене веществ играют нуклеотиды, связанные с ферментами. Наиболее важными представителями этой группы являются мышечная адениловая, или аденозинмонофосфорная кислота (АМФ), аденозиндифосфорная кислота (АДФ) и аденозинтрифосфорная кислота (АТФ). Эти вещества обладают большим запасом энергии, которую они могут отдать при биохимических превращениях. Поэтому такие вещества названы макроэргическими соединениями.

Белки рыб и прежде всего белки скелетной мускулатуры исследовались путем экстрагирования из мышцы белков и последующего анализа экстракта по растворимости белков и поведения их в электрическом поле (электрофорез). Мышцы рыб содержат миоальбумин (небольшое количество), миогены, глобулин-х, актомиозин и белки стромы.

Белок тканевый, или нативный, генуинный и белок, извлеченный из тканей, отличаются по своим свойствам. Последний при получении его частично изменяется и по своим физико-химическим свойствам значительно отличается от нативного. Такой белок называют денатурированным.

Денатурирование белков происходит обратимо и необратимо не только при воздействии на нативный белок физическими (температура, облучение и др.) и химическими агентами во время извлечения их из тканей, но и в самих тканях. Д. Н. Насонов и В. А. Александров считают, что обратимая денатурация белков происходит нормально в живой протоплазме при взаимодействии белковых тел с окружающими их веществами, возникшими вследствие обмена веществ и изменения внешней среды.

Они рассматривают такие проявления живой протоплазмы, как, например, сократимость и раздражимость, как явления, тесно связанные с денатурацией белков. При сильном воздействии внешней среды на нативный белок наступает необратимая денатурация его, а вследствие этого и потеря свойств живого.

Белки существуют в глобулярной и фибриллярной формах. При обратимой денатурации белков одна форма белка переходит в другую.

В составе протеинов отношения основных химических элементов довольно постоянны. Так, например, в белковой молекуле содержится углерода 50,6—54,5%, водорода 6,5—7,0, кислорода 21,5—23,5, азота 15—17,6 и серы 0,3—2,5%, а таких элементов, как фосфор, железо, хлор, марганец, бор и других,— еще меньше.

Разные белки по-разному относятся к воде. Одни (альбумины) легко растворяются в воде и образуют истинные растворы, другие (например, глобулины) плохо растворяются в воде.

Благодаря громадным размерам молекулы белки, растворяясь в воде, дают коллоидные растворы. Такие белки, как альбумины, легко связываются с водой и переходят в раствор, а теряя воду,— в осадок, причем, этот процесс обратим. Указанные белки принадлежат к группе гидрофильных коллоидов и обладают свойствами гидрофильных коллоидов. Такие же белки, как глобулины, плохо растворимы в воде; при потере воды необратимо выпадают в осадок. Они принадлежат к группе гидрофобных коллоидов и обладают свойствами этих коллоидов.

У всех белков те и другие свойства выражены в разной степени. Одни более гидрофильны (альбумины), другие более гидрофобны (глобулины). Свойства гидрофильности у белков проявляются только при определенном химическом составе, при изменении состава меняется и это свойство.

Белок состоит из нескольких аминокислот как жирного ряда, так и ароматического, поэтому при ферментативном расщеплении он распадается на ряд аминокислот, из которых затем уже рыба синтезирует свой специфический белок. Основные структурные единицы белка (аминокислоты) образуются из органических кислот путем замещения водорода в радикале кислоты аминной группой (NH_2).

Даже самая простая аминокислота имеет две реактивные группы: группу NH_2 , которая придает кислоте щелочные свойства, и группу COOH , которая придает ей кислые свойства.

В некоторые аминокислоты помимо аминных и карбоксильных групп входят еще другие химические группы, например фенольная (в аминокислоте — тирозин), индольная (триптофан), сульфгидрильная (цистеин), дисульфидная (цистин), амидная (аспарагин, глутамин), имидазольная (гистидин), тиометиловая и др. Эти группы называются функциональными, или активными.

Большая реактивность белковых тел, их способность к многочисленным химическим превращениям в ходе физиологических процессов обмена веществ, а также в ответных реакциях на воздействие внешней среды, в сложных и разнообразных процессах приспособления к меня-

ющимся условиям существования — во всем этом основную роль играют функциональные группы белковых веществ.

Благодаря наличию указанных групп в аминокислотах белок обладает реактивностью, которая лежит в основе элементарной формы раздражимости.

«Связанная с наличием функциональных, или реактивных, групп чувствительность белковых тел является как бы «химическим предшественником» раздражимости живого как свойства особым образом организованной материи, а следовательно, в дальнейшей эволюции материальной основой, воспринимающей функции нервной системы, формировавшейся в тесном и постоянном взаимодействии с условиями существования» (Коштоянц, 1951).

Например, некоторые ферменты обладают активностью только при наличии сульфгидрильной группы в белковой части фермента. Связывание сульфгидрильной группы, ее инактивация приводит к инаktivации самого фермента. После введения свободной сульфгидрильной группы активность фермента восстанавливается. В опытах Х. С. Коштоянца и его сотрудников было показано, что сократимость волокон сердечной мышцы осуществляется только при наличии свободной сульфгидрильной группы. Связывание сульфгидрильных групп хлористым кадмием прекращает сократимость мышцы, а при внесении ничтожных количеств цистеина, содержащего свободные сульфгидрильные группы, сердечная мышца снова приобретает способность сокращаться. Эту связь сократимости сердечной мышцы с наличием свободной сульфгидрильной группы в белке мышц Х. С. Коштоянц неоднократно демонстрировал не только на изолированном сердце лягушки, но и на целой живой лягушке.

Описанные факты представляют для нас большой интерес потому, что они показывают важность указанных веществ для нормальной жизнедеятельности рыбы. Эти вещества должны быть в организме, постоянно поддерживаться в нужном количестве. Организм рыбы получает их с пищей или синтезирует их из пищи.

Мы уже говорили, что рыбы, да и вообще все животные не могут синтезировать ряд жизненно важных аминокислот. Поэтому к вопросу о физиологической полноценности пищи, к ее оценке мы должны подойти с точки зрения требования организма к питательным веществам. Эти требования будут различны и разнообразны, возьмем ли мы рыбу в период усиленного роста или в период усиленного формирования половых продуктов, в период нерестовой миграции при усиленной мышечной активности или в период зимнего покоя во время зимовки — в каждом отдельном случае протекают особые, специфические физиологические процессы и для каждого из них требуются свои питательные вещества.

Современные данные биохимии об обмене белков в организме животных показывают, что белки в организме находятся в постоянном самообновлении. С помощью изотопов азота, серы, углерода и других элементов, входящих в белковую молекулу, удалось показать, что в протоплазме нет белков, которые оставались бы длительное время без изменения, не участвовали бы в обмене веществ. В клетках, в тканях и в крови постоянно есть вещества, которые являются или продуктами обмена, или строительным материалом для обмена, или же тем и другим одновременно. Эти наиболее подвижные вещества тела рыбы определяются как экстрактивные вещества. Количество экстрактивных веществ и их качество разное у разных рыб.

В табл. 138 приводятся данные об экстрактивных азотистых веществах из мышц рыб.

Несмотря на то что указанные данные были получены разными авторами и на разном числе экземпляров, без учета физиологического состояния рыб и сезонности, все же можно отметить закономерность в распределении азотистых фракций.

Тресковые и камбаловые рыбы имеют непотеинного азота в мышце 9—14% от общего азота, сельди — 14—18% и элазобранхии — 34—38%.

Грин (1919) отмечал, что количество непотеинного азота в мышце лосося увеличивается в период его размножения.

Среди экстрактивных веществ найдены моно-, ди- и триметиламины, триметиламиноксид, бетаины, креатин и аргинин, гистидин, карнозин, ансерин, аминокислоты и производные пурина.

Некоторые вещества необходимо рассмотреть подробнее.

Триметиламиноксид (ТМО). Первоначально считали, что ТМО играет главную роль в осморегуляции морских рыб, но новые данные позволяют считать, что ТМО широко распространен среди рыб как мор-

Таблица 138

Содержание общего протеинного и непотеинного азота (в %) в рыбе (по Д. Шевену)

Виды рыб	Общий	Протеинный	Непотеинный	Непотеинный от общего (в %)
<i>Acanthias vulgaris</i>	3,48	2,16	1,18	34,0
<i>Raja batis</i>	3,62	2,17	1,20	33,0
<i>R. circularis</i>	3,98	2,57	1,34	33,7
<i>R. clavata</i>	3,58	2,18	1,38	38,6
<i>Gadus morrhua</i>	2,84	2,45	0,38	13,5
<i>G. aeglefinus</i>	2,80	2,48	0,37	13,0
<i>G. merlangus</i>	2,84	2,47	0,36	12,7
<i>Molva molva</i>	3,03	2,74	0,34	11,2
<i>Pleuronectes platessa</i>	2,73	2,88	0,31	11,3
<i>P. microcephalus</i>	2,93	2,47	0,33	11,3
<i>A. limanda</i>	2,88	2,56	0,30	10,4
<i>Arnoglossus megalostoma</i>	3,07	2,96	0,30	9,7
<i>Clupea harengus</i>	2,98	2,67	0,41	13,7
<i>C. pilchardus</i>	3,46	2,97	0,49	14,1
<i>C. harengus membras</i> ♀	2,60	2,15	0,45	17,3
<i>C. harengus membras</i> ♂	2,57	2,10	0,47	18,3
<i>Scomber scomber</i>	3,11	2,65	0,44	14,1
<i>Trigla gurnardus</i>	3,20	2,87	0,30	9,4
<i>Caranx trachurus</i>	3,12	2,68	0,35	11,2
<i>Lophius piscatorius</i>	2,70	2,40	0,29	10,7
<i>Merluccius merluccius</i>	2,84	2,54	0,33	11,6
<i>Anarrhicas lupus</i>	2,56	2,29	0,26	10,0
<i>Sparus auratus</i>	3,22	2,85	0,37	11,5

ских, так и пресноводных и играет большую физиологическую роль, чем думали раньше.

ТМО встречается чаще у элазобранхий, чем у костистых, у морских больше, чем у пресноводных рыб (табл. 139).

Внешняя среда оказывает большое влияние на содержание ТМО в мышцах рыб (табл. 140).

Содержание триметиламинооксида (ТМО) в мышцах рыб (по Д. Шевену)

Виды рыб	ТМО в мг %	Виды рыб	ТМО в мг %
Пресные воды		Соленые воды	
Речная сельдь (оз. Онтарио)	185	Треска	470
Морская щука (оз. Онтарио)	116	Пикша	390
Лосось	83	Сайда	190
Королевский лосось (молодь)	0—4,5	Сельдь	250
Форель озерная	66	Лосось	25
» речная	9—73	Королевский лосось (взрос- лый)	50—60
Сиг (<i>Coregonus</i>)	0	Королевский лосось (смолт)	340
» (<i>Leucichthys sp.</i>)	11		
Лещ, окунь, щука	5,0—92		

Таблица 140

Содержание ТМО (в мг %) у рыб из разных мест (по Д. Шевену)

Виды рыб	Северное море		Арктические воды	
	среднее	размах колебаний	среднее	размах колебаний
Скаты	480	250—640	540	417—680
Акула	925	710—1035	930	805—1020
Треска	330	220—390	550	100—1080
Пикша	235	102—275	430	320—750
Сайда	213	—	415	300—525
Камбала (<i>P. platessa</i>)	120	110—130	280	190—360
Камбала (<i>P. limanda</i>)	180	160—200	440	370—570
<i>Anarhicas lupus</i>	255	250—260	330	210—420

Совершенно очевидно, что в мышцах рыб арктических вод содержится больше ТМО, чем у рыб Северного моря, и у элазобранхий больше, чем у костистых.

Рональд и Джекобсен (1947) показали, что у сельди (*Clupea harengus* и *C. sprattus*) количество ТМО в мышцах изменяется в зависимости от сезона года (см. рис. 19).

В июле и августе ТМО содержится наименьшее количество, а в зимнее время — наибольшее. При сопоставлении данных табл. 140 и анализа Рональда и Джекобсена возникает вопрос, не стоят ли эти изменения ТМО в связи с изменением температуры воды? Вполне возможно, что понижение температуры воды вызывает увеличение количества ТМО в мышцах, а повышение температуры — уменьшение.

Шевен (Shewan, 1951) приводит данные для трески и пикши, из которых видно, что крупные рыбы (а следовательно, и более взрослые) содержат на 20—30% больше ТМО, чем мелкие (более молодые).

Креатин — другое важное вещество мышц, участвующее в химических процессах, связанных с мышечным сокращением. Содержание его в мышцах рыб дается в табл. 141. Креатина несколько больше содержится в мышцах канадских видов рыб, чем европейских. В отношении креатина не наблюдается разницы в содержании его у элазобранхий и костистых рыб, отмеченной для ТМО.

Таблица 141

Содержание креатина в мышцах рыб (в % от веса мышцы)
(по Д. Шевену)

Виды рыб	Европейские виды	Канадские виды
<i>Sphyrna zygaena</i>	0,401	—
<i>Squalus sucklii</i>	—	0,600
<i>Acanthias vulgaris</i>	0,460	—
<i>Raja clavata</i>	0,280—0,440	—
<i>R. stabuliformis</i>	—	0,337
<i>R. binoculata</i>	—	0,481
<i>Torpedo ocellata</i>	0,287	—
<i>Gadus morrhua</i>	0,350	0,576
<i>G. aeglefinus</i>	0,478	—
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	—	0,639
<i>Clupea harengus</i>	—	0,577
<i>C. palasii</i>	—	0,740
<i>Salmo salar</i>	—	0,602
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	—	0,618
<i>Labrus turdus</i>	0,423	—

Среди экстрактивных веществ мышц заслуживают внимания карнозин и ансерин, открытые В. С. Гулевичем и Н. Ф. Толкачевской. Физиологическое значение этих двух веществ сводится, по исследованиям С. Е. Северина и его сотрудников, к влиянию на фосфорный обмен мышц. Карнозин стимулирует реакцию фосфорилирования и способствует накоплению аденозинтрифосфорной кислоты и фосфокреатина в мышцах. В лаборатории С. Е. Северина с помощью хроматографического метода Н. А. Юдаевым (1950) были получены данные по содержанию карнозина, ансерина и гистидина в мышцах рыб (табл. 142).

Таблица 142

Содержание гистидина, карнозина и ансерина в мышцах рыб (в мг % к весу ткани)

Виды рыб	Гистидин	Карнозин	Ансерин
Карп	241,3	<3	<3
Елец	142,4	0	0
Пескарь	229,6	0	0
Щиповка	127,2	0	0
Окунь	90,0	0	0
Белуга	0	306	0
Стерлядь	0	211,9	0
Балтийская треска	0	0	150

При сопоставлении данных этой таблицы с тем, что было сказано выше о физиологической роли карнозина и ансерина, невольно напрашивается вопрос о роли этих веществ у рыб. У осетровых карнозин найден в мышцах, а у костистых не найден. Возможно биохимические процессы в мышцах костистых рыб и осетровых протекают по-разному и вообще роль карнозина в сократительных процессах мышц на разных стадиях эволюционного процесса различна.

Жиры и жироподобные вещества

В состав всех тканей организма рыбы входят жиры и липоиды (жироподобные вещества). Они находятся в организме либо в форме структурных образований в протоплазме, либо в форме отложений запасного, или резервного, жира.

Физиологическая роль этих жиров очень различна. Резервный жир весьма изменчив как по своему составу, так и по количеству отложенный, а протоплазматический всегда имеет определенный состав и количество его в протоплазме довольно постоянно. Во время голодания используется резервный жир и почти не затрачивается протоплазматический.

В протоплазме жиры и липоиды находятся главным образом в форме липопротеидов — соединений с белком, сложных и нестойких образований, которые в виде капелек находятся там в незначительном количестве.

Липопротеиды не окрашиваются суданом и не извлекаются эфиром.

Поэтому обычными методиками, служащими для обнаружения жира, липопротеиды открыть нельзя.

Жир откладывается в жировой ткани в определенных местах, характерных для каждого вида рыбы или даже для более крупных систематических единиц.

Жир является прекрасным резервным материалом с большим запасом энергии и обладает хорошими физико-химическими, механическими и другими свойствами. Жир содержит наибольшее количество энергии (9,3 ккал в 1 г вещества) и имеет весьма полезные для рыбы свойства:

- 1) жир — осмотически неактивное вещество и поэтому может накапливаться в громадных количествах;
- 2) обладает плохой теплопроводностью, поэтому температура внутренних органов может быть повышена во время активности и сохранена на несколько градусов выше температуры внешней среды;
- 3) жир является растворителем некоторых биологически активных веществ, например витаминов;
- 4) отложенный жир предохраняет внутренние органы от чисто механического воздействия извне.

К группе жиров относятся вещества, построенные по одному типу, которые в химическом отношении представляют собой эфиры глицерина и жирных кислот. В качественном отношении жиры, следовательно, будут различаться только по составу жирных кислот.

Жирные кислоты содержат четное число углеродных атомов и имеют преимущественно неразветвленную углеродную цепь. Наиболее важные жирные кислоты, входящие в состав жиров рыб, следующие:

Миристиновая	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{12}-\text{COOH}$	число углеродных атомов	C_{14}
Пальмитиновая	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{14}-\text{COOH}$	»	»
Стеариновая	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{16}-\text{COOH}$	»	»
Арахидиновая	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{18}-\text{COOH}$	»	»
Олеиновая	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_7-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$	число углеродных атомов.	C_{18}

Кроме этих насыщенных жирных кислот, у которых имеются только одиночные связи между углеродами, есть еще ненасыщенные жирные кислоты, у которых имеются двойные связи между углеродными атомами. Число двойных связей в жирной кислоте колеблется от 1 до 5.

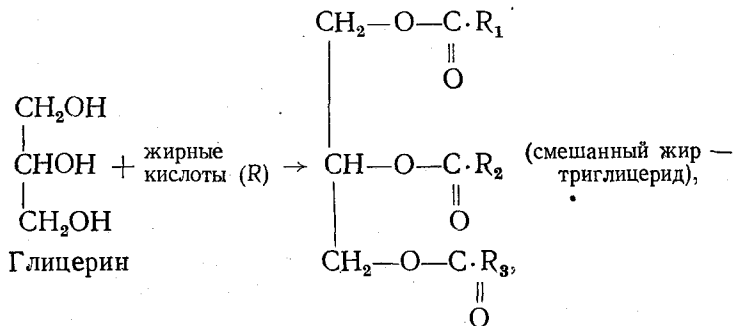
Среди насыщенных и ненасыщенных жирных кислот встречаются оксикислоты, у которых один водород в цепи замещен группой OH.

Такое разнообразие жирных кислот и возможность глицерина как трехатомного спирта одновременно присоединять жирные кислоты в разных сочетаниях дают чрезвычайно разнообразные жиры. Это разнообразие жиров наблюдается не только у рыб, принадлежащих к разным систематическим категориям, но у одного и того же вида, живущего в разных местах и питающегося разной пищей.

Жиры рыб являются необычайно сложными комплексами, которые всегда представляют смесь многих ингредиентов. Жирные кислоты содержат только четное число атомов углерода. Длина цепи варьирует от 12 до 26 атомов углерода (Lovern, 1951).

В жирах рыб жирные кислоты комбинируются в разных сочетаниях. На насыщенную кислоту приходится иногда несколько ненасыщенных жирных кислот с разным количеством двойных связей. С удлинением углеродной цепи жирной кислоты увеличивается ее ненасыщенность. Например, для жирной кислоты C_{22} число двойных связей обычно бывает 1,5 или 6, а для ее производных — 2, 3 или 4 двойных связи. Разделение этих кислот и количественное их определение — трудная и сложная задача.

Схематически образование жира можно изобразить так:



где R — радикал той или иной жирной кислоты.

Если с глицерином соединяется однородная кислота и все три спиртовые группы глицерина (OH) замещаются одинаковыми кислотами, то получается простой триглицерид. Жиры рыб, как показали последние исследования, являются не простыми триглицеридами, а смесью смешанных триглицеридов.

Это обстоятельство создает очень большие трудности для анализа. Рассмотрим состав жира трески (в отношении распределения жирных кислот), который может быть принят как образец для жиров морских рыб (табл. 143).

В жире трески содержится только 16,2% насыщенных кислот, а 83,8% — ненасыщенных. Всего в тресковом жире найдено 19 жирных кислот: 3 насыщенных и 16 ненасыщенных.

Благодаря различным сочетаниям жирных кислот качество жира может быть чрезвычайно разнообразным, ибо число комбинаций может быть огромным. Качество жира зависит не только от видовой принадлежности рыбы, но и от ряда других факторов: от корма, характера внешней среды (прежде всего, солености воды, температуры воды, сезона года и др.).

Рассмотрим некоторые факторы, влияющие на качество жира.

Процентный состав жирных кислот в тресковом жире
(по Д. А. Ловерну)

Насыщенность кислот	Насыщенные кислоты			Ненасыщенные кислоты				
	C ₁₄	C ₁₆	C ₁₈	C ₁₄	C ₁₆	C ₁₈	C ₂₀	C ₂₂
Число атомов углерода в кислоте	4,0	11,0	1,2	0,1	11,1	27,2	26,8	18,6
Весовой %	—	—	—	—2,0	—2,0	—2,5	—5,0	—7,2
Число атомов водорода (в среднем), необходимое для насыщения кислоты	—	—	—	—	—	—	—	—

Видовая специфика. Известно, что жир из разных семейств или отрядов по своим вкусовым качествам отличается достаточно хорошо. За последние 20—30 лет проведены анализы, из которых ясно видно, что в разных жирах содержатся жирные кислоты с разным числом углеродных атомов (табл. 144).

Качественно особый жир откладывается не только у разных рыб, но даже у одной и той же рыбы в разных участках тела. Ловерн указывает, что жир печени рыб содержит больше жирных кислот с короткой цепью углеродных атомов (C₁₄, C₁₆, C₁₈), а жир мышц больше жирных кислот с длинной цепью (C₂₀, C₂₂).

Таблица 144

Процентный состав жирных кислот в жирах рыб
(по Д. А. Ловерну)

Виды рыб	C ₁₄	C ₁₆	C ₁₈	C ₂₀	C ₂₂	C ₂₄
<i>Squalus acanthias</i>	6	19,5	27,5	29,0	12,0	6,0
<i>Chimaera monstrosa</i>	0	10,9	57,8	20,9	8,3	2,1
<i>Scymnorhinus lichia</i>	1,6	18,3	32,7	11,4	26,0	10,0
<i>Conger vulgaris</i>	5,4	37,2	37,6	12,0	6,9	—
<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	3,9	33,8	34,9	13,8	13,6	—
<i>Rhombus maximus</i>	9,1	36,3	27,9	14,0	12,7	—
<i>Annarhicas lupus</i>	1,5	—	51,3	12,0	5,9	—
Морские рыбы (в среднем)	7,0	26,0	27,0	25,0	15,0	0

Соленость воды. Морские и пресноводные рыбы имеют разный состав жиров. На основании исследований большого числа рыб как морских, так и пресноводных Ловерн заметил, что жирные кислоты в жирах этих рыб комбинируются в разных пропорциях в зависимости от того, в какой воде живет рыба.

В отношении жира можно выделить два крайних типа: морской и пресноводный. Рыбы, живущие в эстуариях, или эвригалинные (проходные) рыбы имеют жир, который по составу жирных кислот занимает промежуточное положение (табл. 145).

При анализе этих данных возникает два предположения: 1) влияет ли среда обитания (соленость) на жировой обмен так, что в результате этого влияния синтезируются жиры определенного состава; 2) так как в каждой среде живут свои организмы (зоопланктон, фитопланктон), которые имеют качественно различные жиры, то, питаясь этими организмами, не откладывают ли рыбы жиры, похожие на жиры пищи. Многие факты говорят в пользу второго предположения.

Средний состав жиров рыб из разных сред обитания
(по Д. А. Ловерну)

Рыбы	Общее кол-во жирных кислот с C ₁₆	Ненасыщенные жирные кислоты с C ₁₆	Жирные кислоты с		
			C ₁₈	C ₂₀	C ₂₂
Пресноводные . . .	40	20	40	13	2,5
Солоноватоводные (пограничные) . .	30	15	35	17,5	9
Морские	25	10	25	25	15

Качество корма (пищевой жир). Такая же разница в жирах может быть найдена у планктических ракообразных, живущих в морской и пресной воде (Ловерн). Ловерн приводит следующий факт. Если эвригалинную рыбу, например угорь, держать в пресной воде, а кормить морской рыбой (сельдь), то откладывается жир, качество которого ближе подходит к жиру «морского типа», т. е. пищевой жир оказывает влияние на качество откладываемого жира больше, чем непосредственно сама среда (соленость).

В этой связи можно привести данные Миллера (1936), который определял качество жира в пище и в рыбе по йодному числу. Йодное число дает известное представление о содержании ненасыщенных жирных кислот в жире. Оно показывает, сколько йода (в граммах) может быть связано ста граммами жира. Двойная связь между атомами углерода разрывается, остается одиночной, а вместо этого с углеродом связывается йод. Правда, Ловерн считает, что целиком основываться на числах омыления и йодных числах нельзя, если нужно разобраться в качестве жира, так как энзиматическая система рыбы может изменить отложенный жир. Однако данные Миллера настолько обширны и так убедительно доказывают зависимость качества откладываемого в рыбе жира от качества жира пищи, что мы приводим их в табл. 146.

Трудно ожидать полного совпадения йодных чисел жира пищи и рыбы, так как нет данных о количественном соотношении пищевых объектов в пищевом рационе рыбы, но, как правило, средние йодные числа пищи так близко подходят к йодным числам жира рыбы, что мы не можем рассматривать это как случайность. Совершенно очевидно, что качество жира пищи очень сильно оказывает влияние на качество откладываемого жира в теле рыбы. Но наблюдаются и такие случаи, как например у щуки, когда откладываемый рыбой жир имеет йодное число значительно меньше, чем йодные числа жира любой поедаемой щукой пищи.

Наиболее близкое совпадение йодных чисел для жира рыбы и жира ее пищи Миллер наблюдал у осетра, карпа, уклей, угря, ручьевой форели, корюшки и эльбского лосося.

Сезон года. Влияние сезона года на отложение жира в рыбах проявляется весьма сложно, так как вместе с изменением времени года изменяются качество пищи, температура воды, физиологическое состояние рыбы и т. д. Какой фактор является доминирующим, сказать бывает очень трудно. Однако среди множества изменений в окружающей рыбу среде и в самой рыбе все же можно выделить несколько факторов, способствующих качественным изменениям в составе жиров рыб.

Таблица 146

Качество жира пищи и качество жира, откладываемого в рыбе

Виды рыб	Йодное число жира рыб	Состав пищи	Йодное число жира пищи	Среднее йодное число жира пищи
Осетр	125,3	личинки эфемерид <i>Dreissena polymorpha</i> корюшка укляя	108,03 94,01 122,20 127,40	112,4
Карп	84,3	личинки <i>Chironomus</i> личинки <i>Corethra</i> <i>Tubifex tubifex</i> личинки <i>Libellen</i> <i>Sphaerium</i>	81,97 95,46 85,85 97,20 77,49	87,59
Корюшка	122,2	<i>Leptodora</i>	124,40	124,40
Укляя	127,4	<i>Leptodora</i>	124,40	124,40
Щука	54,01	<i>Lumbricus terrestris</i> личинки <i>Chironomus</i> личинки <i>Culex</i> <i>Carinogammarus</i>	70,76 81,07 79,04 83,49	78,82
Налим	130,0	укляя личинки <i>Libellen</i> <i>Dreissena polymorpha</i> корюшка	127,40 97,20 94,01 122,20	110,20
Эльбский лосось	98,87	личинки <i>Chironomus</i> » <i>Libellen</i> » <i>Ephemeriden</i>	81,97 97,20 108,03	95,73
Сиг (<i>Coregonus reifa</i>)	125,0	<i>Daphnia</i> личинки <i>Ephemeriden</i>	111,19 108,03	109,61

Ловерн проанализировал качественный состав жиров у сельди в разные сезоны года. Сельдь в конце зимы истощает все свои жировые запасы (до 3% или даже еще меньше), а в мае начинает усиленно откармливаться планктическими ракообразными, содержащими много жира. Содержание жира в сельди быстро возрастает (до 20—21%) (табл. 147). Главным кормовым организмом сельди в это время является рачок (*Calanus finmarchicus*). Изменяется не только количество отложенного жира, но и его качество.

С физиологической стороны большой интерес представляет способность сельди откладывать в теле малоизмененный жир во время усиленного питания, а затем его перестраивать, когда интенсивность питания уменьшится. У рыб выработалось своеобразное приспособление:

Весовой процент ненасыщенных жирных кислот в жире сельди и калянуса

Время взятия пробы у сельди	Общее кол-во жира в %	Жирные кислоты с*			
		C ₁₆	C ₁₈	C ₂₀	C ₂₂
Апрель	8	4,6 (—2,6 Н)**	22,2 (—2,9 Н)	22,0 (—3,9 Н)	27,3 (—4,2 Н)
Июнь	11	7,5 (—2,7 Н)	21,1 (—3,3 Н)	27,3 (—4,8 Н)	19,5 (—5,7 Н)
»	16	7,0 (—3,0 Н)	21,1 (—4,8 Н)	30,0 (—5,2 Н)	21,2 (—4,8 Н)
Июль	21	6,4 (—3,4 Н)	21,0 (—4,5 Н)	28,3 (—5,5 Н)	23,1 (—4,6 Н)
Октябрь	19	4,9 (—2,7 Н)	20,7 (—4,2 Н)	30,1 (—4,6 Н)	23,2 (—4,3 Н)
»	12	4,9 (—2,8 Н)	16,3 (—3,6 Н)	28,7 (—4,4 Н)	29,1 (—4,1 Н)
Калянус	—	11,8 (—2,4 Н)	16,8 (—5,1 Н)	23,5 (—7,8 Н)	25,1 (—8,1 Н)

* В таблице не приведены количества насыщенных и ненасыщенных жирных кислот с C₁₄, так как их очень мало.

** В скобках указывается степень ненасыщенности жирных кислот.

в период интенсивного питания ферментативная система не справляется с большим наплывом жира, и он откладывается малопереработанным в жировое депо, а затем уже подвергается переработке и прежде всего гидрированию.

Если первоначально откладывается жир с более дегидрогенированными жирными кислотами C₁₆ и менее дегидрогенированными C₂₀ и C₂₂, то после окончания усиленного питания в теле сельди происходит перестройка жира в направлении гидрогениации ненасыщенных жирных кислот.

Данные таблицы интересны еще в том отношении, что они указывают пути, по которым разворачиваются биохимические процессы в рыбе, когда рыба делает жир пищи своим, специфическим.

Пути спецификации жиров в основном следующие:

- 1) количественные соотношения разных жирных кислот;
- 2) гидрогениация и дегидрогениация жирных кислот;
- 3) удлинение или укорочение углеродной цепи в жирной кислоте.

Чем длиннее углеродная цепь жирной кислоты, входящей в жир, тем тверже жир, и наоборот.

У рыб встречаются все указанные способы, но в зависимости от видовой принадлежности рыбы и от качества жира пищи может преобладать тот или другой способ.

Половые различия. Интересные данные приводит Ловерн о качественном различии жиров у голодающих самцов и самок лосося (табл. 148).

Для анализа сперма были взяты лосося, которые только что вошли из моря в реки и которые, следовательно, только кончили питаться. По мере голодания в реке и по мере созревания гонад у лососей брался жир для анализа. Из табл. 148 совершенно ясно видно, что имеется качественное различие в жирах у самцов и самок. Во время пребывания рыб в реке изменения в жирах самцов и самок происходят по-разному.

При входе в реку лосося содержат жир с относительно большим количеством легких жирных кислот (с короткой цепью); по мере пребывания их в реке относительное количество жирных кислот C₁₄ и C₁₆ у обоих полов уменьшается. Количество же более тяжелых жирных

Таблица 148

Весовой процент жирных кислот в жире самцов и самок лосося

Пол	Общее кол-во жира в %	Жирные кислоты с				
		C ₁₄	C ₁₆	C ₁₈	C ₂₀	C ₂₂
Самец	13,9	3,9	25,6	30,8	23,5	16,2
	6,5	2,0	20,3	28,0	26,9	22,8
	1,1	2,3	17,5	28,3	25,8	26,1
Самка	13,2	5,5	20,4	26,8	26,5	20,8
	7,3	2,2	20,2	28,7	28,4	20,5
	3,5	1,9	17,8	30,3	33,2	16,8

кислот (с длинной цепью) относительно увеличивается у самцов и уменьшается у самок (для C₂₂). Количество жирных кислот типа C₂₀ относительно увеличивается как у самцов, так и у самок. Значительное уменьшение жирных кислот типа C₁₄ и C₂₂ у самок Ловерн рассматривает как следствие отложения этих кислот в развивающейся гонаде.

Если самки лосося перед входом в реки имели в жире относительно больше жирных кислот типа C₁₄ и C₂₀, C₂₂, чем самцы, то после длительного пребывания их в реке и нереста самки стали иметь меньше жирных кислот типа C₁₄ и C₂₂, чем самцы, одинаковое количество C₁₆ и больше жирных кислот типа C₁₈ и C₂₀.

Иными словами, имеется, во-первых, глубокое качественное различие жира у самцов и самок лосося, входящих в реку, и, во-вторых, происходят качественно разные биохимические процессы у обоих полов в речной период, что приводит к новому различию в составе жиров у самцов и самок.

Количество жира в рыбе зависит и от местообитания.

Процент жира в теле леща, живущего в Азовском море, равняется 10,6, в р. Куре — 5,4, а в устье Волги — 4. Для судака, встречающегося в тех же местах, процент жира соответственно равняется 1,3, 0,6, 0,3.

* *

*

Исходя из химического анализа тела рыб и пищи, которой они питаются, даже в отношении только белков и жиров трудно ответить на вопрос о полноценности той или иной пищи.

Пища должна обеспечить осуществление всех стадий онтогенеза рыбы. К этому чисто биологическому требованию человек добавляет еще другие условия, которые в основном сводятся к тому, чтобы пища придавала рыбе хорошие вкусовые качества как пищевому объекту и чтобы рыба быстро росла. Если эти требования трудно выполнимы в отношении морских промысловых рыб, то в отношении пресноводных рыб как объектов прудового рыбоводства они уже давно более или менее успешно разрешаются.

Практика рыбоводства и рыболовства ставит еще одно требование в отношении пищи — чтобы она способствовала повышению плодовитости и стойкости промысловых рыб к неблагоприятным условиям внешней среды. Этот вопрос чрезвычайно сложный, а конкретных данных накоплено пока очень мало.

Для нормальной жизнедеятельности рыб необходимы не только полноценные белки и жиры, но также витамины, минеральные соли и другие вещества, которые должны быть в пище.

На поставленный ранее вопрос, какую пищу можно считать полноценной, мы не можем ответить кратко и конкретно, но таковой можно считать ту пищу, которая полностью удовлетворяет организм, т. е. в которой имеются в доступной форме все питательные вещества, необходимые для организма на всех стадиях онтогенеза.

На ряде примеров было показано, что организм рыбы нуждается в разные периоды своей жизни в разных веществах. В период роста организм должен обязательно получать аминокислоты, необходимые для роста. Если же какой-либо аминокислоты в пище не будет (рыбы не способны синтезировать 7 аминокислот и бензольное кольцо), то не будет происходить нормальный рост и развитие.

В период образования половых продуктов организм рыбы тратит громадное количество нуклеопротеидов на построение ядерного материала половых клеток. Эти нуклеопротеиды или исходные вещества для их синтеза должны постоянно поступать в организм в период образования половых клеток или же они должны быть заранее запасены в организме. А они могут поступать в организм только с пищей.

В период миграций, особенно нерестовых, или в период зимовки рыба не питается или почти не питается. В это время происходят такие процессы, которые выражаются в большой трате энергии мышечного сокращения (у мигрирующих рыб) или в постепенном «самопоедании» при голодании во время зимовок.

Совершенно ясно, что источником энергии для этих процессов являются вещества, ранее заготовленные организмом. Такими веществами являются прежде всего жиры, попавшие в организм рыбы из пищи.

Таким образом, пища должна содержать необходимые питательные вещества в нужном количестве и соответствующего качества.

Итак, совершенно очевидно, что пищевая ценность того или иного корма, его физиологическая и биологическая полноценность определяются не только качеством самого корма, но и требованиями питающейся рыбы, ее физиологическим состоянием и биологическими особенностями. Кроме этого, сама внешняя среда оказывает влияние на ход биохимических и физиологических процессов в организме, а также и на физиологическую и биологическую полноценность пищи.

Необходимо указать еще на одно обстоятельство, которое приходится учитывать при оценке пищи.

Белковое питание является основным, ибо белковый обмен — самый существенный в общем обмене всего организма рыбы. Животный организм не способен синтезировать некоторые аминокислоты, а следовательно, и белки, в состав которых входят эти аминокислоты. Такие аминокислоты были названы незаменимыми; они должны поступать в организм с пищей. Однако точно не установлено, какие аминокислоты не могут синтезироваться рыбами. Обычно считается, что незаменимые аминокислоты, экспериментально установленные для крыс, кроликов и других высших позвоночных животных, также являются незаменимыми и для рыб. Такое суждение может оказаться неправильным.

Мы думаем, что вопрос о незаменимых аминокислотах необходимо решать непосредственно на рыбах, чтобы знать, какие аминокислоты они не способны синтезировать. Без этих знаний нам трудно оценить полноценность пищи.

В недавнее время (Афонский, 1960) в опытах на высших позвоночных выявилась еще одна весьма важная особенность незаменимых

аминокислот. Например, при нехватке в пищевом рационе валина у животного появляются нарушения в центральной нервной системе, при нехватке фенилаланина нарушается синтез тироксина и адреналина, при нехватке триптофана нарушается половая функция, а при нехватке метионина нарушается обмен серы и задерживается процесс метилирования при синтезе креатина и адреналина. Опытами установлено, что у незаменимых аминокислот есть свои антагонисты. Например, лейцин и изолейцин являются антагонистами и избыток одной аминокислоты приводит к задержке роста. У лизина есть антагонист — α -аминоадипиновая кислота (антилизин), которая содержится в кукурузном белке. Антилизин, попадая в организм, вытесняет лизин и тем самым нарушает белковый обмен. У метионина есть два антагониста (антиметионины).

В отношении рыб подобные опыты еще не проводились. Однако указанные выше факты имеют отношение к вопросу о правильной кормлении рыб. Незаменимые аминокислоты в пище высших позвоночных животных (а также, надо полагать, и рыб) должны быть не только в полном наборе (растительные белки не имеют по 1—3 незаменимой аминокислоты и больше), но и находиться в определенном соотношении. Например, в опытах с крысами установлено, что на две части триптофана должно приходиться 3 части гистидина, по 5 частей треонина и изолейцина, 6 частей метионина, по 8 частей фенилаланина и валина, 9 частей лейцина и 10 частей лизина. Как видно, белковое питание является более сложным, чем жировое или углеводное.

Таким образом, мы не можем предлагать универсальную пищу для всех рыб всех возрастов. В каждом конкретном случае необходимо решать вопрос о полноценности пищи для той или иной рыбы того или иного возраста в связи с той или иной задачей, поставленной человеком.

Г. ПИЩЕВЫЕ ЭКВИВАЛЕНТЫ

В животноводстве давно были сделаны попытки сопоставить между собой общую питательность разных кормов и найти между ними соотношение. Были предложены эквиваленты в оценке кормов (молочный эквивалент — Ханссона, крахмальный эквивалент — Кельнера, продуктивной энергии — Армсби). Однако все эти эквиваленты весьма приблизительно выражают отношения питательности кормов. В них не учитывается ряд факторов, имеющих большое значение: биологические особенности вида, возраста, биологическое направление усвоенной пищи (рост, мышечная работа, отложения, образование половых продуктов и т. д.), половые различия, влияние внешней среды.

Однако несмотря на несовершенство методов определения эквивалентов и ограниченное значение в применении их для практических целей все же постоянно делаются попытки найти единицы сравнения общей питательности разных кормов.

В отношении оценки кормов для рыб дело обстоит значительно хуже, чем в области животноводства. Имеются немногие данные по оценке животных и растительных кормов.

Широко распространены таблицы химического состава животных и растительных кормов. Например, Генг (1923) и Манн (Mann, 1935) исследовали химический состав (белки, жиры, углеводы и минеральные вещества) некоторых морских и пресноводных животных. Н. Л. Чугунов (1923) дал оценку разных кормов по сухому веществу, Г. С. Карзинкин (1935) и Е. А. Яблонская (1935) дали оценку по содержанию перевариваемых веществ в корме.

В табл. 149 приведены некоторые данные Генга по определению питательных веществ в корме рыб.

Генг стремился дать для рыбоводства калорическую единицу сравнения питательной ценности разных кормовых животных и поэтому всех перечисленных животных он расположил в определенный ряд по их калорийности (таблицу его мы не приводим).

Таблица 149

Химический состав кормовых животных (в %)*

Виды животных	Вода	Протеин общий	Хитин	Жир	Безазо- тистые экстрак- тивные вещества	Зола
<i>Chironomus plumosus</i>	88,28	6,63	—	0,51	3,08	1,50
<i>C. gregarius</i>	87,18	8,21	1,77	1,40	2,42	1,03
<i>Lumbriculus terrestris</i>	84,76	11,01	0,99	1,24	6,72	0,89
<i>Daphnia pulex</i>	90,67	5,41	1,47	0,61	4,07	1,70
<i>Gammarus pulex</i>	78,44	8,93	2,39	1,27	2,69	6,28
<i>Ephemera vulgata</i>	82,06	11,31	4,75	2,92	2,79	0,92
<i>Phryganea grandis</i>	70,42	13,57	0,79	7,08	8,17	0,75
<i>Limnophilus rhombus</i>	78,71	11,31	1,03	1,58	6,71	1,69
<i>Macrocorixa</i>	71,97	14,11	7,74	4,50	8,09	1,33
<i>Asellus aquaticus</i>	80,23	10,15	—	0,88	1,69	7,02
<i>Carinogammarus</i>	77,63	11,25	—	1,73	4,77	4,62
<i>Cloëon dipterum</i>	77,32	13,04	—	5,96	1,87	1,80
<i>Perla cefalotes</i>	83,44	12,33	—	1,17	1,06	2,00
<i>Lestes</i>	78,76	14,89	—	2,82	2,35	1,17
<i>Agrion</i>	83,80	11,07	—	1,35	2,14	1,63
<i>Sphaerium sp.</i>	75,75	3,06	—	0,26	2,89	18,04
<i>Dreissena polymorpha</i>	56,02	3,41	—	0,24	1,62	38,71
<i>Bythinia tentaculus</i>	67,19	5,04	—	0,29	3,28	24,21
<i>Physa fontinalis</i>	82,19	7,92	—	0,73	7,92	1,23
<i>Limnaea stagnalis</i>	70,88	6,17	—	0,40	2,12	20,42
<i>L. auricularia</i>	70,14	4,94	—	0,31	4,11	20,50
<i>L. ovata</i>	76,57	3,84	—	0,69	0,57	18,33
<i>Gyrinus natator</i>	59,21	21,16	—	15,76		3,87

* Данные получены путем пересчета из значений для сухого вещества на живое вещество. В некоторых местах допущены ошибки в пределах до 1%.

Попытки выразить питательную ценность кормовых животных их химическим составом (белок, жир, безазотистые вещества и зола) или калорийностью подвергались критике. Из этих данных не видно, какая часть пищи будет усвоена организмом рыбы и какая будет являться балластом, т. е. будет выброшена как непереваренная.

Г. С. Карзинкин и Е. А. Яблонская обратили внимание именно на эту сторону и определяли пищевую ценность кормовых животных не по общему составу веществ, а только по переваренным рыбой веществам. Они также предложили таблицы эквивалентов кормовых масс и отдельных кормовых организмов. Так как рыбы поедают живых животных, содержащих воду, то уже Генг обратил внимание на то, что правильнее расчеты вести на живой вес кормовых животных, а не на сухой их вес.

В табл. 150 и 151 даны величины по эквивалентности кормовых единиц, вычисленные Г. С. Карзинкиным. В этой таблице учитывается содержание переваренных веществ в организме каждого вида. Для об-

легчения расчетов пищевые организмы пересчитаны на 100 особей данного вида.

Таблицы, составленные для молодежи щук и зеркального карпа, конечно, могут иметь весьма ограниченное применение. Они могут рассматриваться только как первые попытки охарактеризовать пищевую ценность разных кормов. Оценка кормов здесь дана только по переваренным веществам. Но ведь перевариваемость одного и того же корма

Таблица 150

Эквивалентность кормовых организмов для зеркального карпа
(по Г. С. Карзинкину и Е. А. Яблонской)

Название организмов	Сухой вес 1 штуки в мг	Равноценность по усвояемости		
		сухие вещества	азот	калории
<i>Lumbriculus variegatus</i>	2,31	2,78	3,00	—
» »	1,15	5,56	—	5,80
Tubificidae	0,72	9,15	9,93	8,88
<i>Corethra plumicornis</i>	0,42	15,65	—	15,27
» »	0,43	15,65	13,71	16,45
<i>Molanna sp.</i> (личинка)	6,15	1,08	1,07	1,05
<i>Cladon sp.</i> »	0,69	9,59	9,93	8,78
<i>Rana arvalis</i> »	18,90	0,35	—	0,38
<i>Chironomus plumosus</i>	6,78	1,00	1,00	1,00
» »	4,18	1,57	1,71	1,56
<i>Limnophilus rhombicus</i>	41,20	0,17	0,22	0,15
<i>Chironomus thummi</i>	1,56	4,37	4,50	4,06
<i>Psectrotanytus</i> (личинка)	0,60	11,22	—	9,87
<i>Cricotopus</i> »	0,11	61,97	48,00	58,10
<i>Agrion</i> »	9,52	0,72	0,63	0,68
<i>Diaptomus</i>	0,011	653,80	658,70	571,20
<i>Sialis lutaria</i> (личинка)	5,91	1,29	1,11	1,22
<i>Corixa sp.</i>	1,61	4,79	4,11	4,47
<i>Gammarus pulex</i>	16,20	0,53	0,53	0,49
<i>Daphnia pulex</i>	0,039	212,50	—	255,50
<i>Asellus aquaticus</i>	5,52	1,56	1,64	1,88
<i>Planorbis sp.</i>	2,58	7,62	24,00	17,28
<i>Pisidium sp.</i>	0,98	24,79	52,30	60,01

у разных рыб разная; разный и «переваривающий аппарат» и возраст. Поэтому эквиваленты, установленные для щуки, могут быть иными для плотвы или форели, карпа или, скажем, осетровых рыб и т. д.

Слово «эквивалент» применено здесь так же односторонне, как и «калорический эквивалент» или «сухое вещество» или «азот» (белковые вещества).

Поиски эквивалента питательности разных кормов для рыб необходимы. При подходе к решению этого чрезвычайно сложного и трудного вопроса обязательно надо исходить из физиологических потребностей организма рыбы, а затем уже из хозяйственных требований человека.

Человек может несколько изменить направление обмена веществ рыбы (усилить или задержать рост, повысить жирность, изменить вкусовые качества рыбы как продукта питания), но все это может быть осуществлено только на базе исторически сложившихся биологических и физиологических особенностей организма рыбы.

Эквивалентность кормовых единиц для молоди шук (по Г. С. Карзинкину)

Сухой вес 100 экз.	Название организмов	<i>Ceriodaphnia quadrangularis</i>	<i>Polyphemus pediculus</i>	<i>Cyclops</i> 1,14 мг*	<i>Cyclops</i> 1,38 мг	<i>Daphnia longis- pina</i>	<i>Daphnia pulex</i>	<i>Sida cristallina</i>	<i>Rutilus rutilus</i> 178 мг	<i>Rutilus rutilus</i> 948 мг	<i>Leucaspis deli- neatus</i>
0,49	<i>Ceriodaphnia quadrangularis</i>	100	49,7	41,8	32,7	21,7	12,9	4,7	0,25	0,047	0,042
0,93	<i>Polyphemus pediculus</i>	201,2	100	84,1	65,9	43,7	26,0	9,5	0,50	0,095	0,086
1,14	<i>Cyclops</i>	239,2	118,8	100	78,2	52,0	30,9	11,3	0,61	0,110	0,102
1,38	<i>Cyclops</i>	305,5	151,8	127,6	100	63,4	39,5	14,4	0,77	0,144	0,130
2,34	<i>Daphnia longispina</i>	459,8	228,5	192,3	150,6	100	59,5	21,6	1,16	0,217	0,190
5,50	<i>D. pulex</i>	773,4	384,3	323,4	253,2	168,3	100	36,4	1,90	0,366	0,329
10,00	<i>Sida cristallina</i>	2123,1	1055,1	887,7	695,1	461,7	274,5	100	5,30	1,000	0,904
178,00	<i>Rutilus rutilus</i>	39414,3	19586,3	16479,9	12896,9	8571,1	5247,7	1856,4	100	18,60	16,80
948,00	"	211315,3	105011,0	88356,1	69188,7	45952,8	27322,8	9952,9	536,0	100	89,95
1030,00	<i>Leucaspis delincautus</i>	234921,2	116741,7	98226,6	76917,7	51086,3	30675,1	11064,7	596,0	111,16	100

* Средний вес одной особи.

Глава VIII

АССИМИЛЯЦИЯ И ДИССИМИЛЯЦИЯ

В предыдущих главах мы рассмотрели питание и дыхание рыб, поступление пищевых веществ в пищеварительный тракт, распад их под воздействием пищеварительных ферментов на более простые химические вещества и затем всасывание их в кровяное русло через стенку кишечника. Питательные вещества, доставленные к клеткам тела кровью, подвергаются вновь биохимическим превращениям, результатом которых является поддержание всего организма в состоянии жизнедеятельности.

В процессе этих биохимических превращений питательных веществ образуются новые вещества, одни из которых остаются в теле и являются «строительным» материалом, а другие не могут быть использованы организмом и выводятся из него (конечные продукты обмена).

Процесс синтеза сложных веществ протоплазмы называется ассимиляцией, а процесс распада продуктов ассимиляции — диссимиляцией.

В каждом участке живой протоплазмы постоянно идут процессы синтеза и распада. С количественной стороны эти два процесса неравноценны: может преобладать ассимиляция над диссимиляцией, и наоборот. В раннем возрасте преобладают процессы ассимиляции, в старости — процессы диссимиляции.

Внешне ассимиляционные процессы выражаются в приросте живой массы (рост), внутренне — в развитии организма, в накоплении веществ с высоким энергетическим уровнем.

Между ассимиляцией и диссимиляцией существует тесная связь. Никогда в организме не бывает только ассимиляция или только диссимиляция. Всегда эти процессы существуют одновременно, но соотношение между ними меняется в онтогенезе рыбы как для всего организма (суммарно), так и для отдельных органов, тканей, клеток.

Для рыб в отличие от наземных позвоночных животных характерен бесконечный рост, т. е. ассимиляционные процессы в течение всего онтогенеза рыбы преобладают над процессами диссимиляции. Эти процессы настолько взаимосвязаны, что методик для изучения только ассимиляции или только диссимиляции нет.

Методики изучения ассимиляции и диссимиляции

Применяемые методики для изучения обмена веществ у рыб в основном сводятся к определению:

- 1) прироста веса, длины, прироста жира, белка;

- 2) интенсивности дыхания;
- 3) выделений;
- 4) калориметрии.

Наиболее широко применяемой методикой является первая, а затем вторая.

1. Определение роста по весу, длине и другим показателям. В отношении роста рыбы исследователей интересует прежде всего скорость роста и ее соотношение с поглощенной пищей, какая часть усвоенной пищи идет на рост и какая на другие потребности рыбы, не выражающиеся в ее приросте. Ихтиологи собрали большой материал по темпу роста разных рыб из различных водоемов. Темп роста везде сопоставляется с кормовой базой. Хотя подобные исследования еще не дают точных количественных результатов соотношений, однако они уже выявили многие важные стороны зависимости роста от условий обитания (биотические и абиотические факторы) и от особенностей самой рыбы.

Физиолога интересует прежде всего количественное соотношение между приростом и потребленной пищей: степень усвоения пищи и степень использования усвоенной пищи на прирост (или общий рост), а также зависимость изменения этого соотношения от разных факторов.

Эти вопросы решаются с помощью экспериментальных методов в лабораториях путем постановки опытов по кормлению или же периодического отлова рыб из водоема и помещения их в лабораторные условия для соответствующего анализа (потребление кислорода, отдача азотистых веществ как конечных продуктов и др.).

В лабораторном опыте по кормлению рыб помещают в определенные сосуды, размер которых подбирается соответственно размерам рыбы, создают желаемые условия среды (t° , O_2 , CO_2 , $S\%$, рН и т. п.) и кормят их в течение определенного срока (10, 20 и т. д. дней).

Зная вес, длину рыбы до опыта и в конце опыта, вычисляют прирост веса, длины за данный промежуток времени. Прирост выражают в абсолютных величинах, в процентах к исходной величине или в логарифмической зависимости.

Если первоначальный вес или длину обозначить P_1 , а по прошествии определенного срока, в конце опыта, P_2 , то прирост будет равен:

$$P_2 - P_1 = A, \text{ в абсолютных величинах,}$$

$$\frac{(P_2 - P_1) \cdot 100}{P_1} = B, \text{ в процентах к первоначальной величине.} \quad (31)$$

В этих формулах не учтено время, за которое определяется прирост веса, длины за данный промежуток времени. Прирост выражают личину B по десятидневкам, то получают наглядное представление об изменениях обмена (вернее, прироста) в течение срока наблюдений.

При вычислении процента прироста за данное время (допустим, 10 дней) лучше брать отношение не к первоначальному весу, а к среднему весу за исследуемый период времени (половина суммы начального и конечного веса):

$$B' = \frac{(P_2 - P_1) \cdot 2 \cdot 100}{P_1 + P_2}. \quad (32)$$

Темп роста от момента активного питания после выклева до взрослого состояния рыбы постоянно уменьшается. Это уменьшение в ранний период жизни рыбы выражено очень резко, а к старости — слабо. При вычислении прироста у молодежи — B (по формуле 31) получают чрезмерно высокие величины, которые искажают истинную скорость

прироста. B' (формула 32) дает лучший результат, но тоже завышенный. Поэтому для молодежи предложено вычислять прирост по логарифмической формуле. Например, для расчета суточного прироста в процентах пользуются формулой

$$B'' = \left[10^{\frac{1}{n} \lg P_2 - \lg P_1} - 1 \right] \cdot 100. \quad (33)$$

Здесь так же, как и в предыдущих формулах, P_1 и P_2 — веса (начальный и конечный), а n — число дней между взвешиваниями. Все эти три формулы одинаково вскрывают общую закономерность — уменьшение темпа роста с возрастом (ростом) рыбы. Однако числовые величины, полученные по формуле 33, лучше отражают истинную картину прироста, чем формула 31.

При исследовании роста как по весу, так и по длине вводится величина времени. Возраст рыб выражают в годах. Предложена логарифмическая формула средней скорости роста (C_V).

$$C_V = \frac{\lg V_2 - \lg V_1}{0,4343 (t_2 - t_1)}, \quad (34)$$

где V — вес или длина рыбы за время t .

Умножая среднюю скорость роста на время от начала опыта (роста), получают константу роста: $k = C_V t$.

По утверждению В. В. Васнецова (1934), наступление половой зрелости у рыб определяется не временем, а достижением определенного размера (средней длины). Поэтому В. В. Васнецов предложил выражать рост такой формулой:

$$\frac{\lg L_2 - \lg L_1}{0,4343} \cdot L_1 = P, \quad (35)$$

где P — характеристика роста.

Кроме выражения общего прироста веса и длины за определенное время определяют прирост белков тела по содержанию азота до и после какого-то времени, прирост жира, вернее его накопление, прирост отдельных аминокислот.

Дополнением этой методики является учет съедаемого корма за данное время и расчет использования пищи на рост. Много работ посвящено вопросу о соотношении пищевых потребностей рыбы и ее роста. Предложено много коэффициентов, которые должны характеризовать разные стороны этого соотношения. Если количество поедаемой пищи (пищевой рацион за данное время) обозначить как «пища», то основные соотношения будут *пища : прирост* и *прирост : пища*.

Первое отношение указывает, сколько требуется кормовых единиц на единицу прироста, а второе, — какая часть пищи (обычно ее выражают в %) идет на прирост. Так как эти величины являются обратными, то, зная одну, легко найти другую.

Большое разнообразие коэффициентов получено в результате различного выражения пищи и прироста (в сырых или сухих весах, в азоте, в калориях). Кроме этого при расчетах принимают или всю съеденную за данное время пищу или только физиологически полезную (усвоенную). Таким образом, получают:

$$\text{кормовой коэффициент (К. К.)} = \frac{\text{количество съеденной пищи}}{\text{прирост}}$$

(выражено в сырых весах)

коэффициент продуктивного действия пищи

$$(К. П. Д.) = \frac{\text{количество съеденной пищи}}{\text{прирост}}$$

(выражено в весах сухого вещества);

$$\text{трофический коэффициент (Т. К.)} = \frac{\text{общая потребленная энергия с пищей}}{\text{энергия прироста}}$$

(выражено в калориях).

Как видно, все три коэффициента принципиально одинаковы. Разница только в единицах выражения. Это относится и к коэффициенту, выражающему отношение в общем азоте.

Количество съеденного корма (p) за данное время (t), отнесенное к единице времени (сутки) и среднему весу рыбы (P), дает суточный рацион ($C. P.$) в процентах:

$$C.P. = \frac{p \cdot 100}{tP} \quad (36)$$

Кормовой коэффициент варьирует в широких пределах и может даже иметь отрицательное значение. Например, при действии на рыбу токсических веществ иногда наблюдается уменьшение ее веса, хотя рыба питается интенсивно (Строганов, 1937).

Нами предложен коэффициент изменения веса (C) для тех случаев, когда происходит уменьшение веса рыбы при ее питании.

$$C = \frac{P_2 - P_1}{p} \cdot 100, \quad (37)$$

где C — процент изменения веса рыбы $P_2 - P_1$ при потреблении одного грамма пищи (p — количество съеденной пищи).

Величина C имеет более широкое значение, чем $K. K.$ Если C положительный, то происходит прирост, если отрицательный, то рыба худеет, теряет в весе, несмотря на питание. Величина C дает количественное выражение в процентах той части пищи, которая пошла на прирост.

Такое вычисление было также применено А. Л. Брюхатовой в 1937 г. при изучении роста карпов и карасей при разной солености воды.

Эванс (1939) предложил вычислять коэффициент роста ($K. P.$):

$$K. P. = \frac{\text{прирост веса}}{\text{вес поглощенных веществ}} \quad (38)$$

$K. P.$ по Эвансу получается всегда меньше единицы и является таким же соотношением изменения веса, как и C , только мы выражаем эту зависимость в процентах, а Эванс — в абсолютных единицах.

В. С. Ивлев (1939) наиболее обстоятельно разобрал вопрос о соотношении роста и количества потребляемой пищи. Эти соотношения он выражает в калориях. Он предложил вычислять три основных коэффициента, характеризующих степень использования пищи на рост:

$$\text{коэффициент первого порядка } K_1 = \frac{\text{энергия прироста}}{\text{общая энергия рациона}} \quad (39)$$

$$\text{коэффициент второго порядка } K_2 = \frac{\text{энергия прироста}}{\text{энергия усвоенной пищи}} \quad (40)$$

$$\text{энергия усвоенной пищи} = \text{энергия рациона} - \text{энергия экскрементов и прочих выделений}; \quad (41)$$

$$\text{коэффициент третьего порядка } K_3 = \frac{\text{энергия прироста}}{\text{энергия прироста} + \text{энергия, выделившаяся за время развития}}$$

Коэффициент K_1 аналогичен коэффициенту изменения веса (C) Стрбанова и коэффициенту роста ($K. P.$) Эванса. Наиболее приемлемым коэффициентом из всех трех нам представляется коэффициент K_2 , который наиболее полно характеризует количественную сторону использования пищи на рост. При изучении влияния внешних факторов среды на обмен веществ выявляется очень важная особенность: усвоение не зависит или почти не зависит от многих факторов внешней среды, а прирост весьма сильно зависит.

Особый интерес представляет белковый обмен в организме рыбы. При изучении белкового обмена определяют общий азот в пище, экскрементах и в теле рыбы. Умножая количество азота, определенное по Кьельдалю, на множитель 6,25*, получают количество протеина.

Учитывая количество пищи (по сухому веществу или по общему количеству азота), съеденной рыбой, и непереваренный остаток (экскременты), по разности определяют, какая часть пищи усвоена и какая не усвоена (результаты выражают в процентах). Например, зная количество азотистых веществ, усвоенных рыбой из пищи за данное время, и зная количество азотистых веществ, отложенных в теле рыбы (прирост), вычисляют, какая часть усвоенной пищи пошла на прирост и какая часть пошла на жизненные траты.

Схематически эти соотношения можно выразить в такой форме:



Следовательно:

$$N_{\text{п}} = N_{\text{y}} + N_{\text{э}}; \quad N_{\text{y}} = N_{\text{п}} - N_{\text{э}}. \quad (42)$$

Выразив усвоенную часть пищи (по азоту) в виде соотношения к потребленной пище, получаем процент усвоения (П. У.):

$$\text{П. У.} = \frac{N_{\text{y}} \cdot 100}{N_{\text{п}}}. \quad (43)$$

* Этот множитель (6,25) разный для разных белков, так как качество белка определяется соотношением различных аминокислот. Например, для мышечных белков карпа была получена величина 5,83. Однако обычно берется множитель 6,25.

Отношение $N_{\text{пр}}$ к усвоенному азоту N_y , выраженное в процентах, есть процент прироста к усвоенной части пищи (П. Пр. У)

$$\text{П.Пр.У.} = \frac{N_{\text{пр}}}{N_y} \cdot 100, \quad (44)$$

а отношение к азоту пищи есть процент прироста ко всей пище (П. Пр. О.)

$$\text{П.Пр.О.} = \frac{N_{\text{пр}}}{N_{\text{п}}} \cdot 100. \quad (45)$$

В практике рыбоводства вычисляют коэффициент «оплата корма»

$$(\text{О. К.}) = \frac{\text{количество вносимого корма}}{\text{величина прироста}}$$

Как видно, коэффициент О. К. (оплата корма) аналогичен К. К., только учитывается все количество вносимого в водоем корма.

Оплата корма (О. К.) всегда больше К. К. О. К. имеет больше рыбохозяйственное значение, чем научное, так как этот коэффициент не отражает ни физиологические процессы, ни обмен, а указывает только на уровень рыбохозяйственной техники кормления. Чем совершеннее техника кормления и чем выше постановка рационального кормления, тем меньше разница между О. К. и К. К.

О. К. — К. К. стремится к нулю.

Пользование тем или иным коэффициентом определяется той задачей, какую ставит перед собой исследователь. Ни один коэффициент не может раскрыть всего многообразия обмена, поэтому обычно определяют одновременно несколько коэффициентов.

2. Определение роста по интенсивности дыхания. В главе «Дыхание» уже отмечалось, что по количеству потребленного кислорода и выделенной углекислоте вычисляется дыхательный коэффициент, по величине которого судят о тех главных веществах, за счет которых осуществляется обмен. Такое суждение ограничивается указанием, какие вещества (белок, жир или углевод) преобладают в обмене за данное время, и позволяет лучше понять внутренние процессы обмена. Происходит ли отложение жира в теле или, наоборот, жир расходуется на мышечную работу, ДК имеет разное значение. Сочетание ДК с вышеуказанными коэффициентами дает более полное освещение обмена веществ у рыб, чем какой-либо один коэффициент.

Приходится только сожалеть, что исследователи обмена у рыб мало пользуются одновременным определением разных коэффициентов и потому мало освещают разные стороны обмена в какой-либо момент жизни рыбы. Определение коэффициентов в разное время хотя бы на одном и том же виде или даже экземпляре не дает полного отражения разных сторон обмена.

Окислительные процессы, протекающие в организме, в большей своей части характеризуют диссимиляцию. Поэтому по величине интенсивности потребления кислорода рыбой можно до известной степени судить об интенсивности ее диссимиляционных процессов.

При окислении жиров на 1 мл O_2 освобождается	4,686	кал
» » белков	» »	4,485 »
» » углеводов	» »	5,047 »

Если бы указанные пищевые вещества сгорали одновременно в равных количествах, то среднее количество энергии, освобожденное при окислении одним кубическим сантиметром кислорода, равнялось бы 4,739 кал. Однако, как правило, в относительно больших количествах

сгорают углеводы и жиры. Поэтому для ориентировочных расчетов можно признать, что 1 см³ кислорода соответствует (освобождает при окислении) 5 кал (для точных расчетов приходится учитывать величину дыхательного коэффициента). Также приближенно можно признать, что 1 см³ кислорода окисляет 1 мг сухого вещества пищи (или тела рыбы). Таким образом, 1 мл кислорода = 1 мг сухого вещества = 5 кал (см. табл. 87). Зная количество потребленного рыбой кислорода за данное время, можно рассчитывать, сколько было освобождено энергии и сколько «сухого вещества» было окислено в теле рыбы.

3. Определение роста по выделениям. В процессе жизнедеятельности выделяются конечные продукты обмена веществ. Качество этих продуктов и их количество в значительной степени характеризуют качественную сторону обмена и его интенсивность.

При изучении обмена у сельскохозяйственных животных и человека очень широко пользуются методиками определения продуктов обмена в моче, кале, в воздухе, по теплопродукции. При изучении обмена у рыб продукты обмена редко определяются и эти методики разработаны очень слабо.

Смит пробовал определить некоторые азотистые и неазотистые вещества, выделяемые карпом с мочой, калом и через жабры и кожу. Но таких исследований очень мало. Даже определение углекислоты, выдыхаемой рыбой, редко кто проводит. Технические трудности определения углекислоты, сбора мочи и определения некоторых конечных продуктов обмена веществ в малом количестве сильно тормозят разностороннее изучение обмена веществ у рыб.

4. Определение роста по калорийности. В отличие от калориметрии обмена у наземных животных, у рыб прямого определения теплопродукции не производилось и вычисление ограничивалось одними пересчетами по потребленному кислороду.

Например, зная калорийность съеденной пищи и калорийность экскрементов, вычисляют количество усвоенной пищи, выраженной в калориях. Так же в калориях вычисляют прирост, выделения, траты и т. п.

Калорийность пищи или тела рыбы определяют в калориметре (см. стр. 200).

Как видно, такие расчеты мало дают принципиально нового по сравнению с предыдущими методиками. В большинстве случаев при расчетах на калории мы получаем те же соотношения только в других единицах измерения. Однако в отдельных случаях удается все же вскрыть некоторые физиологические особенности рыбы, если пересчитывать на калории количество съеденной пищи, неусвоенной, отложенной в теле (мышцы, железы и т. п.), выделяемой энергии, энергии выделений.

После разбора разных сторон обмена можно выразить формулами связь между количеством потребляемой пищи и ростом рыбы.

1. Потребленная пища = усвоенная + неусвоенная или усвоенная = $K \times$ потребленная, где K — коэффициент усвоения (усвоенная часть пищи может быть названа физиологически полезной).

2. Усвоенная = прирост тела + жизненные траты (траты на жизненные процессы).

3. Жизненные траты = внешние движения + внутренние движения (сердца, дыхательных органов, пищеварительного тракта и др.) + работа желез + приспособление к внешней среде, развитие и др.

4. Прирост тела = прирост массы и количества клеток + отложения.

В хозяйственном отношении человек заинтересован прежде всего в приросте тела рыбы, так как рыба является пищевым источником че-

ловека. Поэтому в исследованиях по питанию и обмену веществ у рыб много внимания обращается на связь пищи с приростом. Желательно, чтобы наибольшая часть пищи трансформировалась в прирост тела рыбы, а на жизненные траты шла бы минимальная часть. Организм рыбы не может трансформировать всю съеденную пищу в прирост. В каждом организме происходит какая-то потеря (трата) питательных веществ на процессы жизнедеятельности. Жизненные траты не являются постоянной величиной, а меняются от ряда условий (видовая особенность, возраст, внешние факторы и др.).

В заключение приходится констатировать, что методики исследования обмена веществ у рыб еще очень слабо разработаны. Отсутствие простых и точных методик изучения обмена у рыб тормозит познание закономерностей обмена, что весьма задерживает решение многих проблем рыбоводства, рыболовства и одомашнивания ценных промысловых рыб. Без глубокого знания закономерностей внутренних процессов обмена трудно повысить темп роста, вкусовые качества разводимых рыб, полностью овладеть процессами размножения акклиматизируемых рыб.

Ассимиляция и диссимиляция являются основой, биохимической сущностью обмена веществ в организме рыбы.

Обмен веществ включает в себя три следующих процесса:

1. Поглощение и переработка пищи (включая потребление кислорода).
2. Процесс внутриклеточных превращений питательных веществ (часто этот процесс называют межклеточным обменом).
3. Процесс выделения продуктов обмена веществ (экскреция и отложения).

В процессе обмена веществ химическая энергия пищи и клеточных веществ трансформируется таким образом, чтобы клетки и органы могли выполнять свою функцию, проявлять свою работоспособность. При этом в процессе трансформации происходит падение химического потенциала свободной энергии (суммарное).

Мы можем рассматривать две стороны энергетических процессов: 1) механизм энергетических процессов и 2) биологическое значение их.

Химическое описание процессов обмена веществ в организме рыбы еще не дает нам представления об их биологическом значении. Например, химические процессы распада гликогена с образованием сахара или процесс дезаминирования одинаково протекают как в случае, когда они являются энергетическим источником при совершаемой мышечной работе, так и в случае образования новых клеток или замены, восстановления составных частей в них.

Биологическое значение процессов обмена сводится в основном к 1) образованию веществ, необходимых для жизнедеятельности данного органа и организма в целом, 2) нейтрализация ядовитых для организма веществ, возникших в результате жизнедеятельности и 3) совершению работы (мышечная, железистая, осмотическая, поддержание электрических потенциалов и т. п.).

Химическая энергия, имеющаяся в пище, превращается в организме рыбы в процессе обмена в другие виды энергии. Одним из видов энергии указанных биохимических превращений является теплота. Теплота как таковая не может быть использована рыбой как источник энергии для своей жизнедеятельности, ибо у рыб нет таких приспособлений, которые позволили бы им трансформировать тепловую энергию в какой-либо другой вид энергии. Выделяющаяся теплота как побочный продукт биохимических превращений не задерживается в организме и выделяется в окружающую среду.

Температура тела рыб весьма близка к температуре воды, в которой они находятся, и обычно не превышает последнюю на 0,1—0,5°.

Только в редких случаях, когда рыба совершает большую мышечную работу, температура тела рыбы поднимается на 1° и больше по сравнению с температурой внешней среды. У бьющегося тунца превышение температуры тела над температурой внешней среды достигает 12°.

Образующееся в теле рыбы тепло может ускорить в какой-то мере тот или иной биохимический процесс, но оно не может совершить работу. Химическая энергия питательных веществ и веществ клеток непосредственно превращается в работу, а тепло образуется как побочный, но неизбежный продукт этих превращений.

Пища и вдыхаемый кислород являются главными источниками новообразующихся веществ и энергии.

Формы обмена

Так как в организме рыбы процессы ассимиляции и диссимиляции протекают неодинаково, то, изучая обмен веществ рыбы, мы можем различать, когда преобладают ассимиляционные процессы и когда диссимиляционные.

В период нерестовых миграций, когда рыбы выключают свое питание полностью и в то же время совершают громадные передвижения (лососи, например, до 3500 км) в толще воды против течения, мы наблюдаем у них изменение обмена в сторону диссимиляционных процессов. Хотя у лососей в это время созревают половые продукты, осуществляется сложная трансформация запасных веществ в теле, происходит синтез новых веществ, однако в общем балансе обмена веществ преобладают диссимиляционные процессы над ассимиляционными. Такой же сдвиг в обмене веществ наблюдается при любой большой мышечной работе рыбы. Обмен веществ у рыбы, совершающей значительную мышечную работу, называют энергетическим обменом. Энергетический обмен для рыбы необходим и без него она не может отправлять свои жизненные функции.

Без движений, без перемещения тела в пространстве, без перистальтики кишечника ни одна рыба долго существовать не может, так как эти движения являются для рыбы нормальными, жизненными движениями.

В период усиленного роста (молодой возраст) или в период откорма обмен веществ направлен в сторону создания новых клеток, структур, новообразований. При таких условиях происходит наращивание массы живой протоплазмы или отложений. Такой обмен веществ называют пластическим.

В пластический обмен включаются: 1) замена или пополнение некоторых составных компонентов протоплазмы клеток, 2) увеличение числа клеток (рост) и 3) отложения (прежде всего, жира).

В экспериментальных условиях и в некоторых случаях в естественной среде рыба может находиться в покое, т. е. она не только не совершает внешней работы (перемещение или движения), но и работа кишечного тракта ослаблена в сильной степени (слабое голодание, выключение пищеварительного процесса). В таком положении рыба живет, сохраняя свою специфику и, следовательно, имеет обмен веществ. Такой обмен веществ отличается от предыдущих двух обменов и называется основным обменом.

Основной обмен рыбы есть такой обмен, без которого рыба не

может существовать даже короткое время. У половозрелой рыбы в период созревания половых продуктов обмен значительно изменен и отличается от обмена неполовозрелой особи. Эту форму обмена можно выделить как генеративную.

Таким образом, в нормальной среде у взрослой особи осуществляется общий обмен, который складывается из разных форм обмена. Это можно выразить таким соотношением:

общий обмен = основной + энергетический + пластический + генеративный.

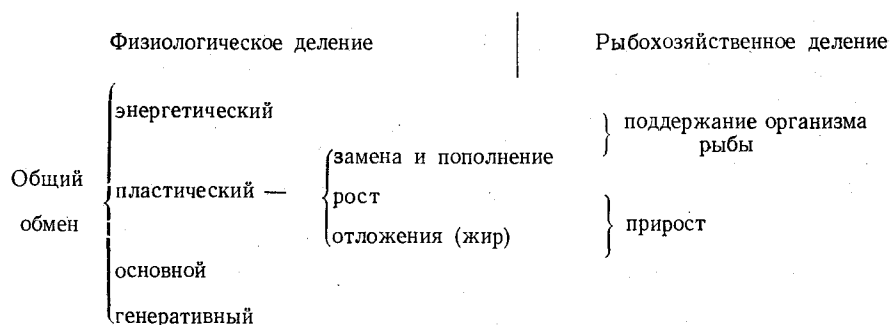
Соотношение разных форм обмена или удельный вес каждой формы в общем обмене меняется не только с возрастом рыбы, но и в зависимости от факторов внешней среды. Особенно изменчивыми являются пластический и генеративный обмены.

Сравнивая все указанные формы обмена веществ, легко заметить, что ни один из них не осуществляется одиночно. Даже экспериментально невозможно получить в чистом виде какой-либо из указанных обменов.

Основной обмен входит в любой из следующих, ибо без него рыба не может существовать. Но мы также не можем полностью исключить энергетический обмен и пластический. Чтобы поддерживать жизнь у рыбы в любом состоянии, должны работать сердце, железы и т. п. При этом в организме обязательно должны происходить разные биохимические превращения, чтобы обеспечивать работу указанных органов, т. е. осуществляется в какой-то мере пластический обмен.

Теоретически все три формы обмена всегда осуществляются в организме рыбы, но с количественной и качественной стороны они совершенно разные. Поэтому необходимо различать эти формы обмена и указывать, какой обмен преобладает у рыбы в данное время. При рассмотрении вопросов питания и особенно дыхания мы указывали, что рыба во время нагула или усиленного роста отличается от голодающей рыбы. Рыба, находящаяся в движении, больше потребляет кислорода, чем рыба, находящаяся в покое.

С рыбохозяйственной точки зрения весь обмен веществ рыбы может быть рассмотрен только в двух направлениях: обмен, идущий на поддержание организма, и обмен, идущий на прирост. Деление обмена веществ с точки зрения физиологической и рыбохозяйственной можно выразить такой схемой (в основном, по Шаперклаусу):



Рыбохозяйственника рыба интересует прежде всего как пищевой продукт. Поэтому главное внимание его обращено на прирост. Величиной прироста определяется эффективность рыбохозяйственных мероприятий, их экономическая целесообразность. Что касается обмена, идущего на поддержание организма рыбы, то рыбохозяйственник вы-

нужден с ним считаться, как с досадной необходимостью. Все усилия рыбохозяйственника направлены на то, чтобы наибольшая часть пищевых ресурсов водоема или скармливаемых кормов пошла на прирост, а наименьшая — на поддержание организма рыбы. Чтобы достичь наилучшего результата в этом направлении, необходимо знать не только физиологические и биологические особенности промысловой рыбы, но и те внешние условия, ту среду, при которых получается наиболее полное превращение пищевых веществ в мясо рыбы.

Поддерживающий обмен. Были сделаны попытки изучить такой обмен веществ, при котором рыба питается, но не растет и сохраняет свой вес на прежнем уровне.

Теоретические предпосылки такого исследования основаны на представлении, что пищевые вещества в теле рыбы сперва идут на самые необходимые жизненные нужды, без которых невозможно существование, а затем уже после удовлетворения этих потребностей идут на образование новых клеток (рост) и на отложения (например, жир, гликоген). Обмен веществ рыбы, обеспечивающий только поддержание этих необходимых жизненных нужд, был назван поддерживающим обменом веществ.

Ранее было уже замечено, что разделение обмена на энергетический, пластический и основной легко сделать умозрительно, но невозможно методически вычленить их в чистом виде.

Такие же замечания можно сделать и в отношении рыбохозяйственного разделения обмена.

Рыба растет все время, даже в зимних условиях.

Искусственно задерживая или полностью выключая общий прирост, мы создаем такую физиологическую ситуацию в организме, которая может быть очень далека от нормы, и, несмотря на этот недостаток, все же исследования в этом направлении представляют интерес.

Гримальский (Grimalski, 1935) провел систематические исследования потребности карпов в корме для поддержания их жизненных нужд (так называемый, поддерживающий корм). Помещая рыб в аквариумы и давая им корма столько, чтобы вес их не изменялся, Гримальский установил, что величина поддерживающего корма разная для разных возрастных групп и зависит от качества корма (табл. 152).

Из этих данных можно сделать такие выводы:

1. С увеличением температуры (от 10 до 20°) поддерживающий обмен увеличивается примерно в 3 раза.

2. Существует прямая связь между возрастом рыбы и величиной поддерживающего обмена. Молодые особи (мальки) имеют более высокий поддерживающий обмен, чем старые (двухлетки), примерно в 3,4—5,9 раза больший при прочих равных условиях.

Величина поддерживающего обмена меньше у чешуйчатого карпа, чем у голого. Если принять величину поддерживающего корма для двухлеток за единицу, то для других возрастов она будет больше единицы (табл. 153).

Куда же идет основная масса энергии поддерживающего обмена? Гримальский вычислил эту величину по данным Кнауטה, который установил, что голодающие карпы за 24 часа расходуют на 100 г живого веса 2400 кал (малек), годовики — 1224 кал и двухлетки — 792 кал.

Беря эти количества калорий как минимумы, необходимые для поддержания жизни рыбы, и вычитая их из величин, полученных для поддерживающего обмена, он получил разницы, которые характеризуют количество калорий, необходимых для «пищеварения».

Таблица 152

Величины поддерживающего корма у карпов разных возрастов при разной пищевой диете

Возраст	Пищевая диета	t° (средняя)	Вес первоначальный в г	Поддерживающий корм в	
				% от веса рыбы	в калориях
Сеголетки	мясная	10,2	2,54	5,9	6,107
		15,6	2,38	7,4	7,868
		20,1	2,50	12,0	12,520
	1/3 мяса + 2/3 люпина	9,9	5,20	4,8	15,846
		15,1	5,73	6,5	20,590
		19,9	5,23	14,5	43,886
Годовики	мясная	10,1	39,48	2,09	1,722
		15,6	36,07	4,36	3,914
		20,1	38,40	5,07	5,585
	1/3 мяса + 2/3 люпина	9,9	39,88	1,31	4,146
		15,2	33,68	2,56	8,346
		20,4	28,40	4,15	12,971
	люпин	10,4	15,04	2,65	11,176
		15,2	15,40	4,54	18,714
		20,0	25,51	5,88	24,104
Двухлетки	мясная	9,9	189,3	1,05	1,022
		15,8	434,0	2,30	2,109
		20,6	252,4	3,96	3,628
	1/3 мяса + 2/3 люпина	9,3	186,2	0,79	2,499
		15,1	225,8	1,31	4,032
		20,2	488,3	2,45	7,520
	люпин	10,5	219,4	1,32	5,429
		15,1	106,6	1,93	7,978
		19,9	157,2	2,50	10,499

Работа пищеварения по такому расчету, выраженная в калориях, равняется для мальков 69,4%, для годовиков 68,7 и для двухлеток 62,6% от общих затрат организма. По этим данным получается, что на процессы пищеварения, поимку корма и его заглатывание рыбой затрачивается до 70% всего поддерживающего обмена. Около 30% идет на внутреннюю работу (работа сердца, жаберного аппарата, желез и др.).

Из табл. 152 видно, что при мясной пище величина поддерживающего обмена наименьшая, а при растительной (люпин) — наибольшая. Смесь того и другого дает промежуточные величины.

Сравнивая количество белка и жира в мясе рыб и люпине, можно отметить, что в люпине сырого протеина и жира в 2—3 раза больше, чем в мясе рыб. Карпы должны были бы съесть люпина в 2—3 раза меньше мяса рыб. Однако, несмотря на это, величина поддерживающего обмена при мясной диете меньше, чем при растительной.

В главе о пищеварении отмечалось, что карпы имеют большой набор пищеварительных ферментов (при высокой концентрации их) на углеводистую пищу. Теперь мы можем отметить, что и этого еще мало для большей эффективности обмена.

Зависимость обмена веществ от внутренних факторов

Систематическое положение рыбы.

Видовая специфичность имеет в своей основе качественное различие обмена веществ. Два вида рыб, питающихся одной и той же пищей, по-разному строят свое тело. Процесс пищеварения в отношении разложения пищевых веществ на простые компоненты весьма схож даже в деталях, но синтез новых веществ, биологическое направление указанных питательных веществ получается разным.

Осетр, карп и окунь в лабораторных условиях могут быть поставлены в одинаковые условия. Питаться они могут одинаковой пищей с момента начала активного питания и в течение 3—4 месяцев. Несмотря на одинаковость всех предусмотренных условий (рыбы находятся в одном бассейне), рыбы сохраняют свои специфические видовые особенности и растут по-разному.

Одна и та же пища перерабатывается неодинаково в разных организмах. Каждый из них осуществляет свои синтезы и строит свое тело по-своему, хотя исходный материал один и тот же.

Специфика обмена веществ есть специфика индивида, вида, и она очень упорно сохраняется организмом при самых разных условиях среды. Специфика обмена есть свойство консервативное, наследственное.

Пока человек не научился сильно менять (в широких пределах) специфику обмена у рыб. Однако уже сейчас есть факты изменения обмена в желаемую для человека сторону. Пусть эти изменения пока небольшие и, как правило, не затрагивают коренных основ специфики обмена, но человек уже умеет изменять обмен веществ и получать новых рыб с новыми способностями к синтезу.

Никто не пытается превратить карпа в осетра, это задача сейчас неразрешима, да в этом нет никакой необходимости. Но сделать карпа более продуктивным, более вкусным — это уже вполне разрешимая задача и здесь получены значительные результаты.

Современная мичуринская биология имеет много фактов, которые ясно показывают пути управления организмами через изменение их обмена веществ. Обмен веществ наиболее сильно изменяется от качества пищи.

Качество пищи. И. В. Мичурин блестяще показал на растительных организмах, что если формирующемуся организму давать несвойственные ему в нормальных условиях питательные вещества, то он начинает строить свое тело из новых веществ и вместе с этим меняет свой обмен настолько глубоко, что он становится уже нормой, новой спецификой, передающейся по наследству. Появление нового вида происходит через изменение индивидуумов. Вид существует в индивидах.

Исследователи рыб еще не получили подобных результатов, корен-

Таблица 153

Сравнительные данные поддерживающего обмена для карпов разных возрастов (в относительных величинах) (по Гримальскому)

t°	Возраст карпов		
	двух-летки	годовики	сеголетки
10	1	1,6	5,9
15	1	1,8	3,7
20	1	1,5	3,4

ным образом меняющих специфику обмена веществ у рыб. Изменения обмена главным образом сводятся к изменению темпа роста, качества жира, мяса, плодовитости и вообще размножения.

Рассмотрим эти изменения.

При рассмотрении поддерживающего обмена уже отмечалось, что величина его меняется в зависимости от качества пищи.

Можно кормить карпа пищей, содержащей относительно большое количество свободной энергии (калорий) и карп не будет расти, если в этой пище нет веществ, необходимых для роста. Но карп может начать расти, если дать ему пищу, хотя и содержащую меньшее количество калорий, чем в первом случае, но имеющую вещества, необходимые для роста.

Для энергетических процессов (энергетический обмен) имеет большое значение количество свободной энергии в пище, а для роста, построения тела (пластический обмен) первостепенное значение имеет качество пищи; набор необходимых аминокислот, особенно не синтезируемых рыбой.

Например, прибавление к растительной пище мяса резко изменяет обмен веществ у карпа, как количественную его сторону, так и качественную — меняется биологическое направление усвоенных веществ.

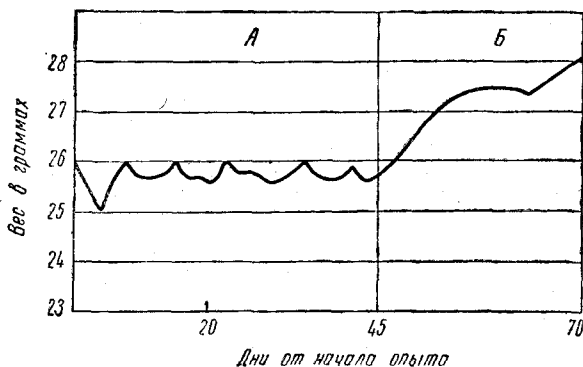


Рис. 131. Изменение веса карпа при кормлении одним люпином (А) и при кормлении 2/3 люпина + 1/3 мяса (Б) (по В. Гримальскому)

Пищевая ценность корма не всегда определяется ее калорийностью,

а прежде всего способностью организма использовать питательные вещества корма. Эта способность зависит от физиологического состояния рыбы и от качества питательных веществ корма.

При чисто мясной и чисто люпиновой диете карпы плохо растут или совсем не растут, если даже пищи давать больше, чем необходимо для поддержания жизни рыбы на прежнем уровне. Они сохраняют свой вес на одном первоначальном уровне, хотя поедают корма, выраженного в калориях, больше.

Гримальский кормил люпином сеголетков чешуйчатого карпа, давая им пищи в два раза больше, чем нужно для поддержания жизни, и все же вес практически оставался постоянным. При добавлении к такой диете мяса рыб карпы начали расти (рис. 131).

Калорийная ценность пищи (в суточном рационе) в первый период равнялась 13,394 кал (3,02 г люпина), а во второй только 4,559 кал (0,72 г мяса + 1,44 г люпина). В первый период карпы получали в два раза больше калорий, чем нужно для поддержания жизни, а во второй период карпы получали только на 1,115 кал больше, чем это требовалось для поддержания жизни на первоначальном уровне, однако физиологический результат получился весьма показательный.

Кормление карпа одним люпином недостаточно для роста, необходимо добавление мяса рыб.

Как видно, для поддерживающего обмена достаточно одного люпина, а для роста, оказывается, этого мало. По-видимому, для роста

карпа необходимы животные белки. Качество пищевых веществ является решающим для роста рыбы.

Качество пищи сказывается на многих сторонах обмена. Соотношение белка и небелка в пище оказывает влияние на жирность рыбы.

Цунц показал на карпе, что, меняя соотношение белка и небелка, можно заставить карпа откладывать разное количество жира в своем теле (табл. 154).

Таблица 154

Изменение содержания жира в теле карпа при кормлении его пищей с разным количеством белка

Название пищи	Белок : Углевод	Содержание жира в теле карпа, в %
Естественная пища	1 : 0,4	2,57
Люпин	1 : 1,45	6,87
Маис+рыбная мука	1 : 2,50	8,34
Маис+люпин	1 : 3,10	11,13

Увеличение углеводов в пище карпа приводит к повышенному отложению жира в его теле. Следовательно, изменяется качественная сторона обмена веществ.

В животноводстве давно пользуются этой закономерностью изменения обмена и при откорме свиней увеличивают количество углеводов в пище. В рыбоводстве же указанную закономерность очень редко используют.

Значительное увеличение углеводов в пище приводит к снижению питательной ценности такого корма, особенно для растущей рыбы. При кормлении безбелковой пищей наступает белковое голодание, приводящее к значительным нарушениям обмена, который с трудом нормализуется. При избыточном углеводистом кормлении рыба должна съесть большее количество пищи, чтобы получить нужное для себя количество питательных веществ. Это приводит к большой перегрузке пищеварительного тракта и голоданию, несмотря на большие количества поедаемой пищи.

Лехлер (1934 г.) наблюдал значительное увеличение кормового коэффициента (К. К.) у карпа при кормлении его картофелем (табл. 155).

Надо полагать, что увеличение К. К. при кормлении карпа картофелем объясняется не столько относительным увеличением углеводов в пище, сколько особенностями самого картофеля. К. К. увеличился в 7—9 раз при кормлении картофелем по сравнению с маисом, хотя количество углеводов возросло всего только на 0,6.

Чтобы темп роста карпа, питающегося картофелем, поддерживать на уровне темпа роста карпа, питающегося маисом, необходимо первому съесть пищи в 7—9 раз больше, чем второму. Переварить такую массу пищи трудно и даже физически невозможно. Объемистый корм, запол-

Таблица 155

Изменения кормового коэффициента у карпа при разном кормлении

Название пищи	Белок : Углевод	К. К.
Люпин	1 : 1,1	3—5
Маис	1 : 9,9	4—5
Картофель	1 : 10,5	35

няя пищеварительный тракт, создает чувство сытости у рыбы, но голодание (биохимическое) у нее не уменьшается.

Для роста важно не столько соотношение в пище белков и небелков, сколько качество белков.

Источником всех превращений азотистых веществ является аминокислотный фонд, который постоянно пополняется за счет пищевого и эндогенного клеточного протеолиза.

Подвижность тканевых белков велика и составляет содержание собственно белкового обмена. Стойкость их только кажущаяся.

При недостатке белков в пище часть аминокислот из фонда организма перестраивается и идет на самые необходимые потребности. Такая перестройка наблюдается особенно ярко у рыб в период нерестового голодания. Аналогичные изменения совершаются в теле рыбы и при питании пищей, бедной белками.

Синтез аминокислот более свойствен растительным организмам, чем животным. Все же часть аминокислот может синтезировать и животный организм.

Животный организм, в том числе и рыба, способен к многочисленным и разнообразным синтезам. Однако он не может синтезировать ряд веществ, необходимых для нормальной жизнедеятельности. Например, он не может синтезировать бензольное кольцо и такие аминокислоты, как лизин, фенилаланин, тирозин, триптофан, гистидин.

При отсутствии этих веществ в пище рыба может некоторое время жить и проявлять нормальные функции, но все же она испытывает голодание, которое в конце концов приведет к нарушению ряда функций и затем к смерти.

О влиянии качества пищи на качество отлагаемого жира в теле рыбы было уже сказано (стр. 326).

Влияние видовой специфичности рыбы и качества ее пищи на пластический обмен было выявлено в работах Шольца (Scholz, 1932) на щуках и Корнелиуса (Cornelius, 1933) на радужной форели. Так как эти работы весьма близки по своим задачам и методике, то мы объединили их результаты в табл. 156. Авторы определяли К. К. (кормо-

Таблица 156

Зависимость К. К. и С. Р. от качества пищи

Название корма	К. К.		С. Р.		Возраст рыб
	щука	радужная форель	щука	радужная форель	
Циклопы	16,6	5,2	—	—	мальки
Дафнии	—	—	17,3	22,9	„
Гаммарусы	13,1	3,9	10,1	4,2	однолетки
Хирономусы	7,6	4,4	18,6	7,4	„
Рыба	2,62—3,73	2,3—3,30	—	—	1, 2, 3, 4-летки
Хирономусы + гаммарусы + рыба (бель)	8,2	5,8	—	—	„

вой коэффициент) и С. Р. (суточное потребление кормов — суточный рацион). Радужная форель имеет обмен веществ, отличный от обмена веществ щуки. При относительно одинаковых условиях из одинакового корма форель извлекает больше питательных веществ для роста, чем щука. Такое отличие наблюдается при кормлении всеми видами пищи.

и у всех исследованных возрастных групп. Можно было бы предполагать, что раз щука больший хищник, чем форель, то она и раньше переходит на питание рыбой и поэтому меньше приспособлена к питанию хирономидами или гаммаридами. Если это действительно так, то это говорит о специфике обмена того и другого вида. Кроме этого, при кормлении щук и форели одной рыбой (разная белая рыба) и смешанной пищей, куда входила также и рыба, форели все же немного лучше использовали пищу на рост, чем щуки. Г. С. Карзинкин (1952) внес некоторые исправления в величину К. К. в данных Шольца для щуки, но это исправление не изменяет все же указанное выше отличие К. К. щуки от К. К. форели. Вычисляя К. К., мы получаем представление о соотношении в весовых единицах корма, потребленного на прирост. Однако кроме чисто арифметического отношения нас интересует биологический смысл этого отношения. Биологическое или физиологическое значение К. К. сводится к тому, что он показывает сколько надо весовых единиц корма на единицу прироста. Но так как рыба может иметь разное физиологическое состояние и находиться в разных условиях внешней среды, то она и по-разному будет осуществлять свой обмен, расти с разной интенсивностью или даже совсем не расти. Возможны три крайних случая:

1) рыба питается, но худеет. К. К. имеет отрицательное значение; 2) рыба питается, но вес ее остается без изменений (поддерживающий обмен). К. К. при таких условиях равняется бесконечно большой величине; 3) рыба питается и растет. В этом случае К. К. имеет значение обычно в интервале 2—7.

Исследователь хочет изучить обмен веществ рыбы через определение К. К. В некоторых случаях это удается, но К. К., как и всякий показатель, имеет свое ограничение. В каждом отдельном случае необходимо проанализировать, что отражает К. К. и как его следует понимать.

В этом отношении представляют интерес расчеты Г. С. Карзинкина относительно К. К. для молоди осетра. Если вычислять К. К. исходя из весовых отношений сырого веса пищи и тела рыбы, мы получаем одни значения, а если вычислять подобное отношение исходя из сухого веса, то мы получим другие значения К. К. В отличие от первого способа вычисления, для которого остается обозначение К. К., для второго способа вычисления Г. С. Карзинкин ввел другое обозначение — К. П. Д. (коэффициент продуктивного действия).

В табл. 157 дается расчет Карзинкина для молоди осетра.

Таблица 157

Величина К. К. и К. П. Д. для молоди осетра

Возраст от начала активного питания (сутки)	Состав корма в %		t°	К. К.	К. П. Д.	Средний % влаги в	
	Copepoda + Moina					рыбе	пище
3—11	—	—	16,0	2,1	2,5	88,9	88,4
11—21	77	23	17,6	2,7	2,3	89,2	87,8
21—31	20	80	19,6	2,8	2,4	88,1	88,9
31—36	2	98	21,5	4,0	3,0	87,5	90,9
74—81	4	96	22,6	5,1	2,5	84,2	93,1

Увеличение количества влаги в пище и уменьшение ее в теле исследуемой рыбы приводит к увеличению К. К. Но если учесть влагу и рассчитать по сухому весу (К. П. Д.), то получаются почти постоянные величины. Поэтому не всегда можно судить об эффективности использования питательных веществ корма по величинам кормового коэффициента.

Рыба может хорошо использовать питательные вещества. Но если она находится в токсической среде или совершает большую мышечную работу, то питательные вещества пищи направляются не на рост или отложения, а на внутреннюю работу или на внешнюю работу. К этому добавляется еще замечание Г. С. Карзинкина о содержании влаги в пище и теле рыбы.

Поэтому К. К. лишь в самой общей форме дает нам представление о том, сколько надо съесть корма рыбе, чтобы увеличить свой вес на единицу при данных условиях. Чтобы судить о причине изменения К. К., надо определить другими методами величину усвоения питательных веществ из пищи, физиологическое состояние рыбы, условия внешней среды.

Возраст. У рыб, как и вообще у всех животных, наблюдается одна общая закономерность — в молодом возрасте темп роста (прирост в единицу времени) выше, чем в более старом.

У сельскохозяйственных животных (млекопитающих и птиц) рост идет только до определенного возраста, а затем прекращается. Дефинитивные размеры животного являются характерной величиной для данного вида.

У рыб рост происходит в течение всей жизни. Однако у рыб тоже имеются дефинитивные размеры, характерные для данного вида, хотя и не так узко ограниченные, как, допустим, у птиц и млекопитающих.

Если взять для сравнения стерлядь и калугу, ерша и судака, голяна и белого амура, навагу и треску, кильку и сельдь залом (черноспинка), то каждая пара видов — из одного семейства, но все они имеют резко отличные дефинитивные размеры. Ерша, голяна или кильку нельзя вырастить до веса 3—5 кг, тогда как судака и амура можно, а калугу даже до 1000 кг.

Следовательно, и для рыб есть свой предел размера (веса), характерный для вида. Поэтому должен существовать разный темп роста у разных рыб. Темп роста рыбы постепенно уменьшается с возрастом и к старости становится ничтожным.

На основании подобных наблюдений, а их чрезвычайно много, можно заключить, что обмен веществ у рыб качественно меняется с возрастом. Питательные вещества из пищи в молодом возрасте рыбы идут в большей своей части на построение новых клеток (рост рыбы), а в более зрелом возрасте питательные вещества идут на разные другие жизненные нужды, не выражающиеся в увеличении живой протоплазмы, в росте.

Обмен веществ осуществляется в течение всей жизни, при всех условиях. Но качественная сторона обмена, его направления изменчивы и зависят от ряда факторов. Рост рыбы есть выражение пластического обмена веществ, который представляет собой только производное общего обмена. Поэтому как бы важен ни был рост для рыбы, он все же является выражением только одной стороны обмена. Развитие тоже связано с обменом, является результатом изменения обмена веществ и в свою очередь изменяет обмен веществ. У рыб такая взаимная обусловленность еще мало исследована, изучены пока только общие черты.

Лучше всего известны закономерности роста.

Самой общей закономерностью для роста является постепенное снижение темпа роста с возрастом рыбы, с ее размерами.

Другой общей особенностью роста у рыб является связь его с наступлением половой зрелости и продолжительностью жизни.

Рыбы с коротким биологическим циклом (с ранним наступлением половой зрелости, с малой продолжительностью жизни), как например бычок (*Gobius pellucidus*) или хамса, имеют меньший темп роста, чем рыбы с длинным биологическим циклом (осетровые рыбы).

В. В. Васнецов (1953) разделил весь онтогенез рыбы на ряд этапов. Он нашел, что начало и конец каждого этапа у карповых связаны с достижением определенных размеров. Половая зрелость у рыб наступает в среднем при определенном размере, характерном для каждого вида (Т. Н. Монастырский, В. В. Васнецов).

Темп роста меняется по этапам, у одних рыб сильнее, а у других слабее.

Вычисляя характеристику роста (P) для разных рыб, В. В. Васнецов пришел к выводу, что рост связан со всей биологией вида и является характерной величиной для всего отряда.

В. В. Васнецов нашел также, что у карповых рост очень лабилен у неполовозрелых рыб и более стабилен у половозрелых, а у щуковых он одинаково стабилен как у неполовозрелых, так и у половозрелых.

Как правило, половая зрелость у рыб наступает в определенном возрасте и при определенных размерах тела, но при изменении условий среды происходит значительное смещение как возраста, так и размера в ту или другую сторону. Считая первым этапом период до наступления половой зрелости, а вторым — после наступления половой зрелости, В. В. Васнецов (1934) указывает, что рост карповых в первый этап сильно зависит от внешних условий, а во второй — не зависит и что характеристика роста увеличивается для одного вида с продвижением его с севера на юг. Кроме того, у рыб характеристика роста на третьем этапе всегда меньше, чем на втором. Таким образом, В. В. Васнецов наметил три этапа роста для карповых рыб: в период неполовозрелый, половозрелый и в период старости. Характеристика роста уменьшается от первого этапа к третьему.

В последующих работах В. В. Васнецов (1947, 1951, 1953) указал на целый ряд исключений, так что характеристика роста приняла более расплывчатое значение. Однако с общебиологических позиций характеристика роста представляет интерес, и ей необходимо дать физиологическое обоснование.

В табл. 158 даются величины характеристики роста для карповых рыб.

Обмен веществ протекает по-разному у рыб, принадлежащих к одному роду, но живущих в разных условиях. Разные условия в местах обитания вызывают и разный темп роста как результат разного уровня пластического обмена.

У хищных рыб из семейства окуневых, щуковых и тресковых характеристика роста остается почти стабильной в течение всей их жизни.

Изменение весового роста с возрастом можно видеть из данных З. П. Терещенко на примере леща из Волги (табл. 159).

Наиболее быстрый рост происходит в первые три года. В последние годы процент прироста резко сокращается. Характер роста может быть несколько иным для других рыб. Например, нами были получены такие данные по росту осетров в прудах (табл. 160).

Таблица 158.

**Характеристика роста в разные возрастные периоды
(по В. В. Васнецову)**

Виды рыб	Длина рыбы в период наступления половой зрелости в см	Характеристика роста	
		1 период	2 период
Плотва	13	2,38—1,75	1,75
Вобла	15	3,33	2,31
Чебак	12	—	1,30
Язь европейский	16	4,75	3,44
» сибирский	12	3,40—2,12	2,85
» туркестанский	21	—	2,52
Голавль	21	2,64	2,14
Елец	7	—	2,38
Жерех	40	6,90	3,94
Усач	45	8—7	6,55
Лещ	27	6,7—2,3	3,5 (2,5)
Шемая	17	3,5	2,7
Уклея	12	2,5—2,9	1,44
Густера	12	2,4	1,78
Чехонь	30 (16)	4,84—3,75	2,4 (3,36)
Остролучка	12	2,8	1,6
Сазан кубанский	50 (70)	9,56	5,35
Сазан донской	30	8,0	4,5
Сазан аральский (море и реки)	30	8,0—3,5	3,5(5,8)

Таблица 159

Изменение весового роста с возрастом у волжского леща

Возраст (годы)	1	2	3	4	5	6	7	8
Средний вес в г	9	93	347	550	782	993	1380	1490
Прирост в г	9	84	254	203	232	211	387	110
Прирост в %	—	933	273	58	42	27	39	8

Таблица 160

Рост осетров в прудах Московской области

Возраст (годы)	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Средний вес в г	32	120	570	730	1020	1480	1757	2564	3435
Прирост в г	32	88	482	160	290	460	277	807	871
Прирост в %	1.10 ⁵	275	547	28	40	45	18	46	34

Усиление роста на 6-м году связано с переходом на другую пищу. Питание хирономидами (до 6-летнего возраста) не дает такого прироста, как питание более крупной пищей (моллюски, сорная рыба). С возрастом питание хирономидами становится затруднительным (осетру весом 800 г при суточном рационе 10% надо найти 80 г хирономид, т. е. 4000 штук со средним весом 20 мг). На это он должен потратить много

времени. Он должен съесть через каждую, примерно, 21 секунду 1 хириноидку. Такую работу выполнить осетру очень трудно, а то и просто невозможно. Поэтому он голодает. На 8—9-м году жизни нам пришлось подкармливать осетров искусственными кормами.

Питание и голодание. Питающаяся и голодающая рыба имеют разный обмен веществ. Разница состоит не только в уровне обмена, но и в качестве его.

Питающаяся рыба имеет постоянный приток питательных веществ, которые вступают в общую цепь биохимических превращений. Результатом этого является восстановление, замена некоторых компонентов протоплазмы клеток, размножение клеток, общий рост и нормальное развитие.

Голодающая рыба не имеет постоянного притока питательных веществ извне. Чтобы осуществлялся обмен веществ в наиболее жизненно важных органах и тканях, происходит перераспределение питательных веществ внутри самого организма между отдельными органами и тканями. При голодании сначала потребляются резервы (жир, гликоген), которые всегда имеются в организме рыбы в разных количествах. После использования резервов (отложений) происходит переработка менее важных для жизни рыбы органов и тканей. Голодающая рыба постепенно «сама себя съедает». Но это происходит таким образом, что наиболее жизненно важные органы и ткани сохраняются дольше всего. Например, мозг и нервная система, а также сердце наиболее долго сохраняют свои нормальные функции. Такой порядок «самопоедаемости» есть выражение приспособления рыб к сохранению жизни в условиях прерывистого питания. Если рыба имеет возможность питаться после длительного голодания, то она легко восстанавливает утраченные во время голодания маловажные органы и ткани. Это она может осуществить только благодаря сохранившимся наиболее жизненно важным органам — нервной системе, сердцу, органам дыхания.

В природных условиях многие рыбы периодически голодают. В северных районах и районах средних широт рыбы голодают в период зимовки, а в южных широтах — в период засухи (например, протоптерус впадает в спячку на длительный срок).

Рыбы средних широт и севера зимуют подо льдом в течение 6—8 месяцев. За этот срок рыбы очень мало поедают пищи или даже совсем ничего не едят.

При пониженных зимних температурах обмен веществ у рыб сильно снижен, но все же имеется. Рыбы тратят энергию на передвижение своего тела в толще воды, на дыхание, на работу сердца и другие необходимые жизненные проявления. Источником энергии для этого является свободная энергия химических реакций, биохимических превращений. Поэтому чтобы сохраниться, каждая зимующая рыба вынуждена постепенно в определенной последовательности «съедать себя». Результатом этого является уменьшение веса и размеров рыбы.

По нашим наблюдениям (в течение нескольких лет) за зимовкой рыб в прудах Московской области, карповые и осетровые рыбы теряют в весе за период 6—6,5 месяцев до 25—30% своего веса.

В табл. 161 приводятся некоторые данные по изменению веса, длины и коэффициента упитанности (Q). Коэффициент упитанности вычислен по формуле:

$$Q = \frac{P \cdot 1000}{L^3},$$

где P — вес рыбы в граммах; L — длина рыбы в сантиметрах; множитель 1000 берется для осетровых рыб и 100 — для карповых.

Наиболее сильные изменения в голодающем организме происходят в весенний период. На рис. 132 приводятся данные по изменению P , L и Q у стерлядей за время зимовки и весной, находящихся в зимовальном пруде без корма. Все стерляди имели индивидуальные метки, так что можно было легко и точно установить изменение размеров.

Таблица 161

Изменение веса, длины и упитанности рыб во время зимовки
(изменение дано в % к осенним величинам)
(наши данные)

Виды рыб	Длина		Вес		Упитанность	
	от	до	от	до	от	до
Осетр	-8,6	+8,0	-22,0	+ 2,5	- 5,0	-28,4
Севрюга	-5,0	+0,4	- 6,9	-18,1	- 7,7	-17,2
Стерлядь	-2,2	+0,3	- 2,8	-24,0	- 5,8	-13,6
Гибрид осетр × стерлядь	+0,2	+3,9	- 7,1	+ 0,9	- 4,3	-18,3
Гибрид белуга × осетр	-0,3	+8,2	- 1,5	-18,9	-13,7	-19,6
Белуга	+2,4	+8,2	- 8,8	+23,6	- 5,4	-15,3
Белорыбца	+4,2	—	+12,2	—	+29,1	—
Змееголов	+0,9	+2,0	- 4,6	- 6,0	- 7,0	-15,0
Лещ белый	-2,2	+0,8	- 8,5	-15,0	-12,0	- 1,1
Толстолобик	-0,5	+2,3	- 6,4	+ 7,7	- 8,0	+ 6,9
Амур белый	-3,5	+5,4	- 8,6	-24,0	- 2,1	-11,0

Весной с повышением температуры увеличивается обмен. Для повышенного обмена требуется постоянное поступление питательных веществ, а запасенные осенью резервы уже исчерпаны во время зимы.

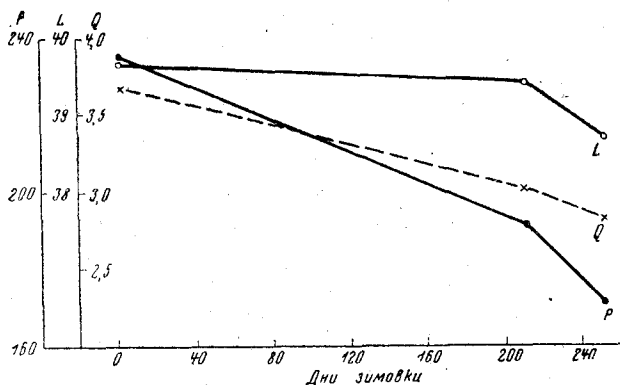


Рис. 132. Изменение (P), длины (L) и коэффициента упитанности (Q) у зимующих стерлядей (наши данные)

Поэтому в весеннее время при повышенной температуре происходят наиболее резкие изменения в обмене голодающих рыб. Наряду с данными по изменению размеров рыб за время зимовки приведем некоторые данные по изменению химического состава, полученные нами совместно с Л. Кучеренко 1951—1952 гг. (табл. 162).

Таблица 162

Изменение химического состава осетров за время зимовки

Время анализа	Средний вес (воздушно-сухой) в г	В процентах к воздушно-сухому весу				
		вода	сухое вещество	азот	жир	зола
Осень	5—9	60,94	39,06	3,89	2,28	8,48
Весна	5—9	63,37	36,63	2,65	1,33	9,34
Осень	80—250	66,94	33,06	4,85	5,20	2,13
Весна	80—250	80,34	19,66	1,69	3,92	2,44
Рыбы, голодавшие 3,5 месяца в лаборатории	270	76,36	23,64	3,32	4,22	2,62

Демоль и Гашот (1932) провели систематические наблюдения за голоданием пресноводных рыб в лабораторных условиях в проточной воде при температуре 7—10°. Рыбы, плохо переносящие частые взвешивания (семга, судак, угорь), быстро гибли не от истощения, а от переборов и взвешиваний.

Максимальное время голодания было найдено у хищников: форелевый окунь — 252 дня, окунь — 227 дней, сом — 215 дней. У мирных рыб: линь — 171 день, карп — 159 дней. В наших опытах при температуре 0,5—1° карп и осетр голодали до 200 дней и больше.

Максимальная потеря веса при голодании наблюдалась у форелевого окуня — 43,9%, у сома — 44,2, окуня — 33,2, линя — 57,1 и у карпа — 35,2%.

На длительность голодания оказывает большое влияние количество запасных веществ в теле рыбы. Резервы накапливаются, например, у карпа к осени. Такое накопление резервов к осени есть выражение приспособления карпа к зимнему голоданию. Демоль и Гашот брали карпов в разное время года и определяли длительность голодания (табл. 163).

«Осенние» рыбы, подготовившиеся к длительному зимнему голоданию, относительно меньше теряют в весе, чем «весенние» рыбы, уже истощенные, похудевшие.

Как видно из таблицы, с возрастом у карпа растет голодоустойчивость. Это особенно хорошо выражено у линя (табл. 164).

Таблица 163

Зависимость длительности голодания карпов от сезона

Месяц года	Однолетки		Двухлетки	
	продолжительность голодания (дни)	падение веса в %	продолжительность голодания (дни)	падение веса в %
Февраль	54	27,3	61	16,5
Май	36	22,7	56	24,6
Июль	97	28,3	93	26,8
Ноябрь	88	21,5	134	23,2
Декабрь	136	35,5	159	28,5

Таблица 164

Зависимость голодоустойчивости линя от возраста (по Демолю и Гашоту)

Возраст (годы)	Продолжительность голодания (дни)	Падение веса в %
1	140	57,1
2	175	56,6
3	165	48,6

При голодании расходуется сухие вещества тела рыбы, происходит оводнение тканей и относительное увеличение зола (табл. 165). Почти половину сухого вещества у голодающего окуня составляет зола, т. е. разные соли и солеобразные соединения. Вследствие увеличения солей в теле голодающей рыбы происходит увеличение осмотического давления в тканях, а это приводит к осмотическому всасыванию воды, набуханию. Перед смертью голодающие рыбы резко увеличивают свой вес за счет воды (форелевый окунь — на 16,5%, сом — на 10%).

Таблица 165

Изменение химического состава тела окуня (в %) при голодании (по Демолю и Гашоту)

Состояния окуня	Вода	Сухое вещество	Зола от сухого вещества
Контроль (до голодания) . . .	73,51	26,49	25,48
Голодающие	82,10	17,90	47,42

При резком нарушении питания и при недостаточном питании получается совершенно разный результат. Если хорошо питавшаяся молодая рыба начинает голодать, то не у всех тканей ограничивается или прекращается рост. Например, кости черепа продолжают расти, а мышечная ткань постепенно ограничивает свой рост, а затем начинает частично «съедаться». Получаются головастые, сильно исхудавшие рыбы.

Если же голодание систематическое, как например часто наблюдается у карасей в перенаселенных деревенских прудах, то караси гармонично ограничивают рост всех тканей. Получаются карликовые караси правильного телосложения. У них наступает половая зрелость при значительно меньших размерах, чем в норме.

Особенности пластического обмена у тех и других рыб состоят в том, что у первых не все ткани ограничили свой рост, а у вторых — все.

Для рыб характерна широкая приспособляемость к разному количеству пищи. С уменьшением количества пищи у рыбы ограничивается прежде всего пластический обмен (прирост, отложения), а это ограничение в свою очередь приводит к ограничению всех процессов, зависящих от интенсивности пластического обмена (образование половых продуктов, время созревания и количество их и др.).

Пол и половая активность. У некоторых рыб половые различия выражены очень ярко, у других же рыб, например у стерлядей, половое различие внешне так слабо выражено, что даже у взрослых экземпляров в межнерестовый период невозможно отличить самца от самки, не вскрывая рыбы. Однако во всех случаях имеются анатомические и физиологические различия.

Химическая дифференциация органов и тканей создается разной направленностью в обмене веществ.

Половые гормоны самцов и самок по-разному влияют на обмен веществ, на его направленность. Половой гормон самцов рыб оказывает тормозящее действие на рост. Почти у всех рыб самцы меньше размером, чем самки. Удаляя этот тормозящий рост фактор путем кастрации, например у карпов, можно увеличить их рост.

Наибольшие различия в обмене веществ у самцов и самок наблюдаются, пожалуй, у рыб из подотряда удильщиков (*Ceratioidei*). У них самцы во много раз меньше самок. Причем самцы иногда в количестве нескольких штук присасываются к телу самки, при этом ротовой аппарат и кишечник у них сильно редуцируются. Такой самец срастается своими ротовыми частями с телом самки, теряет способность самостоятельно добывать пищу и ее переваривать, а питается исключительно соками самки. У такого самца весь обмен веществ претерпел громадные изменения и приспособился к своеобразному паразитизму на теле самки (рис. 133).

У других рыб, хотя и не в такой резкой форме, как у удильщиков, также наблюдается различие в обмене веществ у самцов и самок. В период нагула (жирование) и созревания половых продуктов обмен веществ у самцов и самок протекает качественно различно и с разной интенсивностью. У многих рыб самцы созревают раньше самок. Качественная сторона биохимических превращений и физиологическое направление этих превращений разные. В результате у самцов образуются спермии, а у самок яйцеклетки.

Обмен сильно меняется в период половой активности. Многие рыбы (почти все промысловые) в период размножения или не питаются совсем (с однопорционным икротетанием), или питаются в слабой степени (с многопорционным икротетанием). У первой группы рыб после достижения половой зрелости наблюдается в общем следующая смена процессов обмена: после усиленного питания начинают расти яйцеклетки и достигают размеров, близких к предельным. После этого наступает период дозревания, а затем вымет половых продуктов. В этот период питание, как правило, выключается.

У второй группы смена периода усиленного питания и созревания половых продуктов не так резко выражена, но все же наблюдается. Для нас важно здесь отметить, что созревание половых продуктов связано со специфическими процессами обмена веществ, направление которых выражается в образовании большого количества нуклепротеидов,

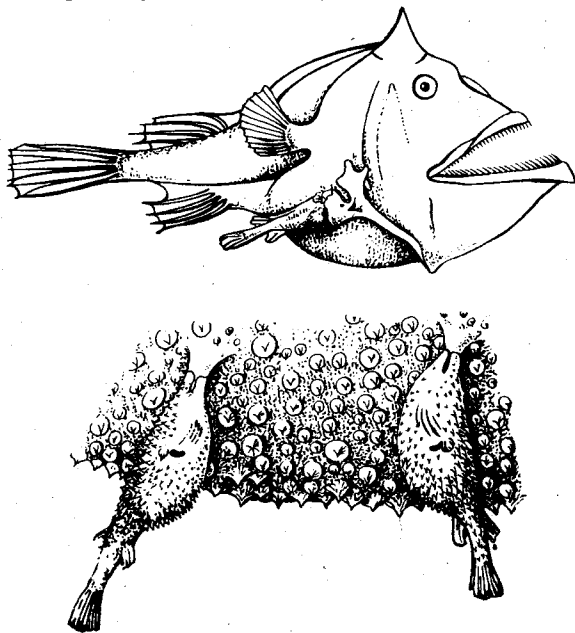


Рис. 133. Самка удильщика с присосшими самцами (по Г. В. Никольскому)

протаминов и жировых веществ, т. е. веществ для яйцеклеток и спермиев.

Иными словами, обмен веществ у рыб в период, связанный с размножением, имеет такое направление, которого не было в предшествующий период.

У некоторых рыб (лососей) изменение обмена в сторону подчинения его процессу размножения достигает громадных размеров. Например, взрослые кета и горбуша после усиленного питания в море входят в реки (Амур) и поднимаются в верховья. При входе в устье реки половые продукты у этих рыб очень мало развиты. Кета и горбуша в реке не питаются, идут против течения, тратя массу энергии на свое движение в верховья. В условиях голодания и большого энергетического обмена происходит созревание яйцеклеток и спермиев. Когда рыбы пройдут по Амуру примерно 1200 км (в течение приблизительно одного месяца) и придут на места нереста, то половые продукты у них за это время полностью созревают.

Особенности обмена у этих рыб в период размножения состоят в том, что сначала пластический обмен преобладает над всеми остальными формами обмена, затем на фоне большого энергетического обмена происходит громадная трансформация веществ из мышц, жировой ткани и других в вещества для половых клеток.

Такая трата энергии на передвижение и такая перестройка всего организма приводит к полному истощению не только резервного материала (жировая ткань), но и мышечной ткани. К этому необходимо еще добавить, что указанные рыбы, придя на нерестилище, строят гнезда среди песка и гальки, куда откладывают икру и затем после оплодотворения закапывают. На все это тратится столько веществ и энергии, что после нереста кета и горбуша умирают от полного истощения.

Исследования Б. П. Пентеговым, Ю. Н. Ментовым, Е. Ф. Курнаевым (1928) амурской кеты, З. Е. Тиликом (1932) свирского лосося и Грини тихоокеанской чавычи и шотландского лосося показали, что в нерестовый период у этих лососей происходят глубокие изменения в химизме тела рыб. Например, плотные вещества мигрирующих рыб уменьшаются в следующих размерах (табл. 166).

Таблица 166

Уменьшение плотных веществ (сухой остаток) у мигрирующих лососей (в %)

Виды рыб	Входные		Нерестующие		Покатные	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Свирский лосось	32,86	31,18	20,34	21,95	15,23	16,64
Амурская кета	31,35	33,05	21,72	22,72	14,27	15,37
Тихоокеанская чавыча	36,83		20,32		—	—
Шотландский лосось	32,7	35,9	20,45	22,25	—	—

Большие изменения претерпевает мышечная ткань. Авторы, определяя общий азот по Кьельдалю и умножая величины общего азота на множитель 6,25, получали количество мышечного белка (протеина) в разное время нерестового периода. Сравнительные данные по уменьшению мышечных белков у лососей приводятся в табл. 167.

Амурская кета теряет около 57% мышечных белков. За время созревания половых продуктов (время хода) около 61% аргинина, содержащегося в мышечной ткани самцов лосося, идет на построение муж-

Таблица 167

Уменьшение количества мышечных белков у мигрирующих лососей (в %)

Виды рыб	Входные		Нерестующие		Покатные	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Свирский лосось	18,32	18,23	13,97	—	11,70	13,25
Амурская кета	21,08	20,68	17,66	18,66	13,26	13,96
Тихоокеанская чавыча	16,97		13,71		—	—
Шотландский лосось	—	20,6	—	17,2	—	—

ских половых клеток. Следовательно, происходит сильное обеднение мышечной ткани аргинином. Аргинин является весьма важной аминокислотой, не синтезируемой рыбой, играющей большую роль в пластическом обмене.

Во время нерестовой миграции почти полностью исчезает жир из тела лососей (табл. 168).

Таблица 168

Уменьшение жира у мигрирующих лососей (в %)

Виды рыб	Входные		Нерестующие		Покатные	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Свирский лосось	10,65	8,73	3,46	3,58	0,21	0,35
Амурская кета	9,19	11,28	2,96	2,89	0,17	0,49
Тихоокеанская чавыча	16,43		2,63		—	—
Шотландский лосось	12,1		—	3,9	—	—

Наряду с уменьшением жира, белка и вообще сухих веществ у лососей в период нерестовой миграции количество зольных веществ также уменьшается, например, у свирского лосося примерно на 0,2% (с 1,2% до 1,0%).

За время нерестовой миграции свирский лосось теряет в общем весе 44,5% (самцы) — 49% (самки), в весе мышечной ткани — 55—56%, жиров — 98,3—99,2%, белков — 67,4—72,4%. Как видно, жир расходуется почти весь. Это вполне подтверждает взгляд, что жир является главным резервом энергетического материала. Белок расходуется примерно на 2/3, что также является большой потерей. Такие большие потери белка не вызывают гибели свирского лосося, тогда как амурская кета погибает.

А. М. Буданова (1941) показала, что у осетров в период нерестовой миграции происходят изменения в составе аминокислот.

Зависимость обмена от внешних факторов

Ранее было указано, что каждая рыба имеет видовые и индивидуальные признаки. Это означает, что обмен веществ у разных видов, принадлежащих к одному виду, имеет не только много общего, но и свое особенное, причем общего больше, чем различного. Специфичность обмена поддерживается с большим упорством в течение онто-

генеза и филогенеза. Однако это не означает, что обмен веществ совершенно не подвержен изменениям под воздействием внешней среды. Напротив, развитие животного и растительного мира ясно показывает, что внешняя среда, воздействуя на организм, меняет его тип обмена веществ и через изменение обмена меняет его наследственные свойства.

Наибольшие изменения в обмене животных человек получает при воздействии на организм внешними факторами, причем такими факторами, которые являются жизненно необходимыми, т. е. являются условиями существования. Но и факторы, совершенно чуждые организму, тоже влияют на обмен, если они взяты в достаточной концентрации (интенсивности).

Пластический обмен является наиболее лабильным, легко меняющимся от внешних условий. В области животноводства и отчасти рыбководства давно уже пользуются разными биотехническими приемами, направленными на пластический обмен веществ сельскохозяйственно-го животного с целью получения от него большего количества молока, масла, жира, мяса, шерсти, яиц и т. п. Поэтому консервативность в специфике обмена относительная, а не абсолютная.

Из многообразных факторов внешней среды мы рассмотрим только жизненно необходимые, или такие, которые, всегда встречаясь в естественной для рыбы среде, меняют свою интенсивность и, следовательно, вынуждают рыбу реагировать на эти изменения, приспосабливаясь к ним. В добавление к этому рассмотрим токсические вещества, поскольку с развитием многообразных отраслей промышленности сточные воды, спускаемые в водоемы, оказывают влияние на рыб.

Температура. Температура оказывает наиболее сильное влияние на обмен веществ у рыб. Давно установлено, что рыбы питаются только при определенных границах температур. При сильном снижении или сильном повышении температуры рыбы перестают питаться. Еще более узкие температурные границы существуют для роста рыб. При некоторых крайних температурах рыбы питаются, но не растут или растут очень мало. Весьма чувствительна к температуре молодь. Например, в наших опытах молодь севрюги при снижении t до $5-7^{\circ}$ почти полностью переставала питаться хирономидами, а при $3-4^{\circ}$ и ниже часто переворачивалась вверх брюшком. При таких температурах молодь севрюги легко травмируется от стука по стенке аквариума, при переборках и от других механических раздражений.

Для иллюстрации зависимости питания и роста от температуры приведем данные, полученные нами совместно со студентами В. И. Ходаковой и М. И. Кузьминой на молоди осетра и севрюги (табл. 169).

Во всех случаях при разном кормлении рост осетров ниже при пониженной температуре, чем при повышенной. При понижении температуры происходит значительное уменьшение пластического обмена, в результате чего увеличивается кормовой коэффициент (К. К.).

Основной и энергетический обмены тоже уменьшаются с понижением температуры. Но уменьшение их происходит с меньшей интенсивностью, чем уменьшение пластического обмена. У молоди осетра и особенно севрюги с понижением температуры уменьшается количество движений. Рыбки становятся вялыми, малоподвижными. Сравнивая основной обмен и энергетический, можно заключить, что основной обмен — наиболее устойчивый, меньше подвержен влиянию температуры воды, чем энергетический и пластический обмены. Два последних обмена наиболее сильно зависят от температуры.

Кормовой коэффициент в данном случае как показатель эффектив-

ности кормления всегда больше при крайних температурах, чем при средней, в пределах биокинетических температур.

На степень уменьшения пластического обмена при снижении температуры оказывает влияние качество корма. При кормлении рыб хирономидами указанная зависимость несколько сильнее выражена, чем при кормлении олигохетами. Корнелиус наблюдал на радужной форели такую зависимость К. К. от температуры (табл. 170).

Таблица 169
Зависимость роста молоди осетра и севрюги от температуры среды

Виды рыб	Возраст (дни) после выклева	Средний вес одного малька до опыта в г	% суточного рациона	% прироста веса за 10 дней	t°	Название корма	К. К. (средний)
Осетр позднего нереста	27	0,224 0,220	— —	234 113	14—25 10—15	энхитреус	1,69 1,72
	63	1,70 1,33	12,56 8,80	65,7 31,5	16—21 8—16	хирономус тумми	2,5 3,2
	63	1,71 1,65	12,77 10,12	49,3 31,0	16—21 8—16	дождевой червь	3,3 3,7
		1,48 1,48	— —	118,0 52,8	17—23 11—16	энхитреус	1,4 1,9
	222	17,69 20,89	13,8 5,8	40,3 6,4	18—19 7—15	хирономус плюмозус	3,8 9,8
Севрюга	58	0,593 0,498	15,0 10,9	138,0 80,8	16—20 8—13	энхитреус	1,8 1,9
	59	0,630 0,641	— —	139,3 59,1	15—23 10—16	хирономус тумми	2,1 2,3
	210	7,70 8,47	10,0 0,2	49,5 похудели	18—19 10	хирономус тумми	2,6 —

Таблица 170

Зависимость кормового коэффициента от температуры

t°	3	6,8	9,2	11	15,2	19,2	24
Суточный рацион в % от среднего веса рыбы . .	1,8	3,7	3,7	7,0	9,8	10,7	6,5
Кормовой коэффициент .	26,9—12	5,4	3,9	5,0	6,0	7,0	7,5

Форель, как известно, холодолюбивая рыба. С повышением t до 19° форель усиленно питается, а при температуре выше 19° начинает питаться меньше. Пластический обмен наиболее сильно выражен не при 19° , а при $9,2^{\circ}$. При температуре большей, чем $9,2^{\circ}$, и меньшей пластический обмен подавлен и тем сильнее, чем дальше отстоит опытная температура от $9,2^{\circ}$. Однако при пониженной температуре (3°) все же пластический обмен сильнее подавлен, чем при 24° , хотя в первом случае температура разнится от оптимальной ($9,2^{\circ}$) на $6,2^{\circ}$, а во втором случае на $14,8^{\circ}$. Здесь мы имеем дело с разным влиянием на пластический обмен повышения и понижения температуры.

По-видимому, не у всех рыб наблюдается зависимость К. К. от температуры внешней среды. Так, например, Г. С. Карзинкин (1952) описывает свои опыты с 7-дневной молодью белорыбицы при кормлении ее циклопами, из которых явствует, что колебания К. К. не стоят в связи с колебаниями температуры.

Анализ обмена осетровой молоди, питающейся при разных температурах, показывает совершенно определенно, что с изменением температуры происходят глубокие изменения в белковом обмене, а вместе с этим и пластическом обмене.

В табл. 171 приводим наши данные по изменению пластического обмена (определение по азоту) в связи с изменением температуры тела рыбы.

При снижении температуры молодь осетра, севрюги и зеркального карпа растет значительно хуже. При $15-25^{\circ}$ молодь растет хорошо и этот интервал температур можно назвать нормой. При температуре меньше 15° происходит значительное уменьшение роста, даже если

Таблица 171

Изменение пластического обмена рыб от изменения температуры

Виды рыб	Возраст (дни после выклева)	t°	Название корма	Средний вес одного малька до опыта в г	Средний суточный рацион в % от веса рыбы	Прирост веса за 10 дней в %	К. К.	
Осетр позднего нереста	34	17,5—25,0	энхитреус	0,224	18,0	231,0	1,69	
	34	13,5—15,0		0,220	12,2	113,0	1,72	
	68	18,6—21,0	энхитреус	1,478	14,2	111,8	1,52	
	68	12,1—15,0		1,483	7,9	52,8	1,89	
	108	11,5—21,5	энхитреус	3,566	7,0	32,0	2,65	
	108	5,5—13,5		3,568	5,5	19,4	3,04	
Севрюга	58	15,5—23,0	хирономус	0,630	17,2	141,5	2,1	
	58	11,7—16,3		0,636	10,5	59,1	2,3	
	60	15,5—23,0	олигохеты из пруда	0,637	14,9	206,4	1,5	
	60	11,7—16,3		0,636	11,6	63,2	2,4	
	Карп зеркальный	81	11—22	хирономус	2,124	15,8	36,3	5,2
		81	11—16		2,173	8,3	5,2	37,0

мальки имеют достаточное количество корма. При температурах ниже 15° мальки названных трех видов рыб плохо едят. Если же понизить t до 3—5°, то мальки вообще начинают плохо себя чувствовать. Севрюжки и осетры переворачиваются вверх брюшком или плавают на боку. Это всё указывает на значительные нарушения в обмене веществ молоди.

Чтобы лучше видеть изменения, происходящие в обмене при снижении температуры, приведем данные по белковому обмену.

Нами были проведены определения общего азота в корме, в рыбе, питающейся этим кормом, и в экскрементах. Основные данные приводятся в табл. 172.

Таблица 172

Изменения белкового обмена от изменений температуры

Виды рыб	Возраст (дни)	Средний вес в г	Название корма	t°	Азот в %		
					усвоено из корма	прирост	жизненные траты
Осетр позднего нереста	34	0,224	энхитреус	15,5—25,0	93,5	64,86	35,14
	34	0,224		13,5—15,0	94,3	42,74	57,26
	68	1,478	энхитреус	18,6—21,0	98,1	65,61	34,39
	68	1,483		12,1—15,0	97,6	54,68	45,32
Севрюга	58	0,630	хирономус	15,5—23,0	95,1	66,26	33,74
	58	0,636		11,7—16,0	93,5	59,57	40,43
	60	0,637	олигохеты прудовые	15,5—23,0	95,8	81,45	18,55
60	0,636	11,7—16,3		96,0	53,94	46,06	
Карп зеркальный	81	2,124	хирономус	11—22,5	95,9	29,92	70,08
	81	2,173		11—16	95,5	7,36	92,64

Изменение температуры в достаточно широких пределах (от 5 до 26°) почти не оказывает влияния на пищеварительную систему в отношении усвоения белков. Как при повышенной, так и при пониженной температуре усвоение белков идет примерно на одном уровне. Процент усвоения мало или почти не зависит от температуры в широких пределах.

Совершенно иная картина наблюдается в отношении усвоенной пищи. Оказывается, что температура сильно влияет на биологическое направление усвоенных из пищи белков.

Во всех случаях (разные виды, разные возрасты, разное кормление) наблюдается одна общая закономерность — с уменьшением температуры увеличивается относительная часть усвоенного белка, идущего на всякие жизненные нужды, но не на прирост.

В. С. Ивлев (1938) определил, что в нормальных условиях карпы (одно- и двухлетки) тратят 31,3% усвоенного азота на прирост. Мальки карпа в ранний период своей жизни тратят на прирост при обычных условиях содержания примерно столько же усвоенного азота (45-дневные, корм дафнии — 33,85%, а 81-дневные, корм хирономиды — 29,92%).

Однако с уменьшением температуры уменьшается и прирост до 7,4% и относительно возрастает доля усвоенных белков, идущих на жизненные траты (до 92,6%).

Сравнивая между собой данные для осетров, севрюг и карпов, можно заметить, что у осетровых рыб количество усвоенных белков, идущих на рост, больше, чем у карпов, в 2—2,5 раза. Следовательно, и здесь мы наблюдаем сложную зависимость пластического обмена от температуры внешней среды.

Мы видим, что изменение температуры тела рыбы производит глубокие изменения в общем обмене веществ, нарушает соотношения между отдельными звеньями, составляющими процесс обмена.

Чтобы быстрее вырастить хозяйственно ценных рыб при наиболее рациональном использовании корма, необходимо создать такие температурные условия, при которых наибольшая часть усвоенных белков идет на пластический обмен.

Из табл. 172 также видно, что качество корма оказывает влияние на величину роста при прочих равных условиях.

В главе «Дыхание» мы отмечаем, что изменение температуры тела у рыб приводит к таким изменениям в газообмене, которые приводят к большим нарушениям в координированности отдельных звеньев, составляющих газообмен. Повышение или понижение температуры не просто повышает или понижает газообмен, а нарушает слаженность процесса, что при известных условиях может привести к гибели.

Здесь мы также находим сложное реагирование организма на изменение температуры тела. Понижение температуры приводит не просто к гармоничному снижению общего обмена, а к нарушению соотношения между отдельными звеньями, составляющими обмен веществ. Пластический обмен даже у молодого, сильно растущего организма под влиянием температуры изменяется.

Процесс усвоения питательных веществ из пищи мало изменяется или почти не изменяется в зависимости от температуры, а биологическое направление усвоенной пищи меняется сильно.

Рост и вообще пластический обмен у рыб является лабильным процессом, сильно зависящим от внешних условий.

Содержание растворенного в воде кислорода. Кислород нужен для организма рыбы как источник энергии при окислительных процессах и как строительный материал, входящий в структуру вновь образующихся молекул при построении тела. В том и в другом случае кислород, попадая в организм, включается в сложную цепь биохимических превращений, т. е. включается в обмен веществ. Как сказываются изменения в концентрации кислорода на обмене веществ — мало известно. Однако даже те малочисленные данные, которые имеются, ясно показывают, что существует прямая связь между кислородом и качественной стороной обмена веществ.

Рассмотрим пластический обмен.

Корнелиус (1933) кормил радужную форель рыбой при различной концентрации кислорода и определял ее рост (табл. 173).

Из этих данных видно, что при увеличении концентрации кислорода рыбы больше едят. Наряду с увеличенным потреблением корма пищевые вещества в большей своей части трансформируются в тело рыбы (рост). В данном случае можно сказать, что повышенная концентрация кислорода, растворенного в воде, повышает пластический обмен, так как кормовой коэффициент уменьшается.

В нашем опыте совместно с М. И. Кузьминой было также получено, что осетр позднего нереста в возрасте 81 дня хуже растет, если кон-

центрация кислорода, растворенного в воде, уменьшается на 18—20% ниже нормы (табл. 174).

С понижением содержания растворенного в воде кислорода уменьшается аппетит у мальков, уменьшается рост и возрастает кормовой коэффициент (К. К.).

Совместно с В. И. Ходаковой и Т. М. Волковой нами был определен белковый обмен у 87-дневного осетра позднего нереста при разном кислородном режиме (корм — хирономиды, $t = 6,7^\circ$) (табл. 175).

Таблица 173
Зависимость кормового коэффициента от концентрации кислорода

Содержание O_2 в мг/л	3,8	9,1	17,8
Суточный рацион в % к весу рыбы	6,4	7,2	8,3
Кормовой коэффициент	8,4	5,5	2,4

Таблица 174
Зависимость роста мальков осетра от концентрации растворенного в воде кислорода (корм — хирономус тумми, $t 13-18^\circ$)

Концентрация O_2 (% насыщения)	Средний вес малька в г	Суточный рацион в %	Прирост за 10 дней в %	К. К.
100—95	1,726	7,7	51,4	2,0
82—80	1,625	5,3	16,6	3,5

Таблица 175
Зависимость пластического обмена от содержания кислорода

% насыщения воды кислородом	Средний вес малька в г	Средний суточный рацион в %	К. К.	Усвоенный азот пищи (%)	Усвоенный азот пищи пошел на	
					прирост в %	жизненные траты в %
85—105	1,685	3,7	5,4	93,40	70,46	29,54
75—90	1,682	3,7	8,8	93,37	40,37	59,63

Небольшое снижение содержания кислорода, растворенного в воде, не оказывает влияния на усвоение, но заметно влияет на биологическое направление усвоенной пищи. При снижении концентрации кислорода происходит снижение роста, снижение количества питательных веществ из пищи, идущей на прирост.

Следовательно, с понижением концентрации кислорода уменьшается пластический обмен и относительно увеличивается обмен веществ, не выражающийся в приросте.

Широко известно, что рыбы, находящиеся в плохих условиях кислородного режима, мало едят и плохо растут. Определения белкового обмена показывают, что с понижением PO_2 в воде пластический обмен уменьшается относительно больше, чем энергетический и основной.

Угольная кислота. Обычно угольная кислота не достигает значительных концентраций в водах открытых водоемов. В реках и озерах содержание CO_2 в воде обычно колеблется от 1 до 6 мг на литр воды. Однако в прудах и в застойных местах более крупных водоемов угольная кислота накапливается в больших количествах ночью, когда прекращаются процессы фотосинтеза, а также в зимнее время. В водоемах, богатых органическими веществами, в теплые солнечные дни усиленно развиваются растительные, а вместе с ними и животные организмы (планктон и бентос). Ночью все живые существа только потребляют O_2 и выделяют CO_2 .

В. С. Кирпичников, Н. А. Мосевич, В. И. Протасова и О. Н. Бауэр (1953) отмечали повышение содержания свободной CO_2 в прудах до 50—60 мг на литр.

Ранее было указано, что CO_2 действует на рыб как яд, производя целый ряд нарушений в организме.

Нами были поставлены совместно с М. И. Кузьминой опыты по действию свободной CO_2 на рост молоди осетров и севрюг (табл. 176).

При добавлении CO_2 к воде происходит подкисление (уменьшение рН). Чтобы лучше выявить действие CO_2 , был поставлен второй контроль, куда добавлялась HCl до рН=7,03. CO_2 производит подкисление до такой же величины рН. Мальков кормили хирономидами.

Таблица 176

Влияние свободной CO_2 на питание и рост молоди осетров и севрюг

Виды рыб	Средний вес мальков в г	Количество CO_2 в мг/л	Суточный рацион в %	Изменение веса в % (за 10 дней)	К. К.
Осетр позднего нереста	17,69	контроль	16,9	+43,8	3,84
» » »	14,85	соляная кислота	12,5	+28,7	4,30
» » »	18,85	20—30	3,4	— 1,0	бесконечно велик
» » »	20,99	50—60	4,3	— 1,1	» »
Севрюга	7,70	контроль	10,9	+41,3	2,64
»	8,00	соляная кислота	6,8	+21,7	3,15
»	6,94	20—30	1,0	— 9,9	бесконечно велик
»	8,08	50—60	10,2	—10,6	» »

Эти данные показывают, что угольная кислота является веществом, весьма сильно действующим на пластический обмен. Подкисление же HCl также оказывает угнетающее действие на пластический обмен, но значительно слабее, чем CO_2 . У севрюг выявилась интересная особенность: с повышением концентрации CO_2 в воде у мальков увеличился аппетит, но они похудели. Мальки севрюги при концентрации CO_2 50—60 мг/л едят столько же, сколько и в контроле, но в контроле они прибавили в весе на 41,3%, а под влиянием CO_2 они похудели на 10,6%.

Пластический обмен весьма лабилен. Под влиянием CO_2 у мальков осетров и особенно севрюг происходят сильные нарушения в общем обмене веществ. При этом не только питательные вещества пищи идут на жизненные нужды организма, не выражающиеся в приросте, но даже часть ранее запасенных резервов идет на какие-то приспособительные процессы организма. В результате у мальков полностью выключается пластический обмен (в общем, суммарно), а энергетические процессы протекают так бурно, что требуют больше питательных веществ, чем малек получает с пищей в данный момент.

В данном случае похудение мальков произошло при таких концентрациях CO_2 , которые нормально в жизни осетровых рыб очень редко встречаются. Однако при заводском выращивании молоди CO_2 может накапливаться в воде в количествах больших, чем наблюдается в природной обстановке. При таких условиях пластический обмен, если и не будет полностью подавлен, то значительно снизится, что также нежелательно с хозяйственной точки зрения.

Водородные ионы. Концентрация водородных ионов и CO_2 оказывают весьма сильное влияние на газообмен рыб.

Опыты А. Л. Брюхатовой (1937) показали, что при подкислении воды караси и карпы хуже растут. Караси относительно хорошо переносят подкисление до $\text{pH} = 4,0$, а карпы до $\text{pH} = 5,0$. В таких кислых водах караси и карпы живут в продолжение нескольких месяцев, однако рост их снижается.

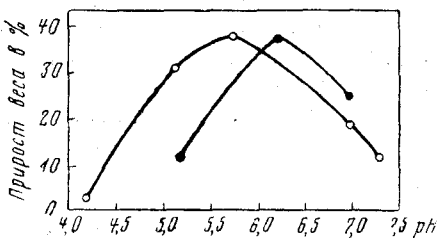


Рис. 134. Влияние pH среды на прирост веса (в %) карасей (светлые кружки) и карпов (темные кружки) (по А. Л. Брюхатовой)

Изменение веса сеголетков карасей и карпов при разном pH приводится на рис. 134.

Наилучший прирост наблюдается при слабкокислой реакции (караси при $\text{pH} = 5,7$, а карпы при $\text{pH} = 6,2$). При нейтральной и слабощелочной прирост снижен. В этом опыте отмечается такая же закономерность, какую мы отметили раньше. При вредном действии среды наблюдается снижение пластического обмена, причем аппетит повышается. Так, например, в среде с $\text{pH} = 4,0$ караси ежедневно съедали примерно в полтора раза больше корма, чем при $\text{pH} = 5,5$, а прирост был больше при $\text{pH} = 5,5$ (примерно на 36%), чем при $\text{pH} = 4,0$ (караси похудели на 3,9%). В данном опыте не было проведено физиологического анализа, но можно сделать два предположения:

1. При подкислении среды происходит уменьшение усвоения питательных веществ рыбой.
2. Подкисление среды вызывает уменьшение пластического обмена и резкое увеличение энергетического.

В табл. 172 мы приводили данные о влиянии температуры на белковый обмен мальков осетра. Понижение температуры меняет белковый обмен таким образом, что большая часть его направляется на процессы, не выражающиеся в росте рыбы, и только меньшая часть идет на прирост.

По-видимому, в данном случае (с карасями и карпами) мы также имеем понижение усвоения белков из пищи и увеличение энергетических процессов с одновременным снижением пластического обмена.

Н. С. Скадовская (1937) показала, что при подкислении воды до

pH=5,5 у зеркальных карпов-годовиков снижается усвоение белков как у хорошо упитанных, так и у голодавших.

Карпы активно приспосабливаются к новой, подкисленной среде. Если в первые дни переноса их из воды с pH=7,5 в воду с pH=5,5 или 6,5 карпы плохо едят и обладают повышенной подвижностью, то спустя несколько дней рыбы постепенно приходят к норме. На 7—8-й день после пересадки рыб в подкисленную воду у них увеличивается аппетит, повышается усвояемость пищи и пропадает явление асфиксии, повышается уровень пластического обмена. Однако в общем, рост карпов при pH=5,5 значительно меньше, чем при pH=7,5. За месяц опыта при pH=7,5 карпы прибавили в весе на 35%, а при pH=5,5 — всего только на 4% (опыты с голодавшими рыбами).

Подкисление среды вызывает у рыб ухудшение связывания кислорода гемоглобином в крови, ухудшение дыхания и повышение пороговой концентрации кислорода, ухудшение усвоения белковых тел, а также усиление активного приспособления, в данном случае к подкисленной среде. Результатом всех этих изменений является уменьшение пластического обмена веществ.

Соленость воды. Изменения солености воды вызывают в рыбе соответствующие изменения как в осмотическом давлении крови и полостных жидкостей, так и в концентрациях ионного состава.

В результате изменений внутренней среды организма наблюдаются изменения в обмене веществ. Ранее уже было отмечено изменение дыхания при изменении общей солености внешней среды.

А. Л. Брюхатова (1939), помещая карасей, карпов и гамбузий в солевые растворы разной крепости, наблюдала изменение роста названных рыб. Так, например, размер личинок карася уменьшается с увеличением общей солености воды от 5,06 мм в контроле (водопроводная вода) до 3,95 мм при солености 10‰.

Нарушение также происходит и в весовом росте. В табл. 177 приводятся данные по изменению веса карпа при разной солености в условиях избыточного кормления.

Рост карпов в данном опыте был очень мал, однако при соленостях воды в 2—6‰ они выросли за 9 с половиной месяцев в 1,5—2 раза, тогда как при больших соленостях ($S‰=9$) они выросли меньше, а при $S‰=13$ даже похудели.

Таблица 177

Изменение веса карпов при разной солености воды
(по А. Л. Брюхатовой)

Начальный вес рыб в г	Соленость, ‰	Изменение веса рыб в % к начальному весу после помещения их в соленую воду				
		30 дн.	50 дн.	60 дн.	180 дн.	280 дн.
7,1=100%	контроль (водопроводная вода)	122,8	—	134,7	145,0	159,0
11,0=100%	2,0	136,0	—	148,0	165,0	205,7
9,4=100%	4,0	131,0	—	150,0	175,0	206,9
8,3=100%	6,0	120,0	—	141,0	152,0	162,0
7,5=100%	9,0	—	—	106,0	120,0*	—
8,6=100%	13,0	88,4	89,4	76,8	—	—

* Через 110 дней

Соленость воды в 2—4‰ несколько стимулирует рост, а соленость выше 6‰ угнетает.

Рост мальков гамбузии происходит несколько более интенсивно при солености воды 2‰, чем в водопроводной воде (контроль). При солености воды выше 4‰ рост мальков гамбузии подавляется.

Карпы, находясь в соленой воде, активно приспосабливаются к такой среде. На процесс приспособления тратится большое количество органических веществ тела, вследствие чего рыба худеет. Если рыба не в состоянии приспособиться, то у нее нарушается водно-солевой обмен и она гибнет. У таких рыб увеличивается относительное количество солей и воды в теле. У рыб же, более или менее приспособившихся и выживших в продолжении всего времени опыта, количество воды и солей в теле остается в пределах нормы.

С. Я. Капланский и Н. Болдырева (1933 г.) наблюдали повышение содержания NaCl и CaCl_2 в мышцах сазанов и карасей при содержании их некоторое время в растворах этих солей.

Совместно с И. Акимушкиным и Г. Н. Луценко мы провели опыты по кратковременному действию солености воды на рост осетровой молоди. Пользуясь методикой, разработанной болгарским ученым М. Поповым (1935), мы «купали» рыб в соленой воде в течение 20 мин., а затем переносили их обратно в пресную воду. На рис. 135 приводятся основные результаты.

20-минутное «купание» в 1%-ном растворе NaCl или Na_2SO_4 мальков осетра в возрасте 172 дней вызывает заметные изменения в общем обмене мальков. Сперва частые «купания» (через 10 дней) вызывают подавление пластического обмена, а по мере подрастания мальков вызывают усиление его.

Наиболее стимулирующее рост влияние оказывают морская вода и раствор NaCl . В табл. 178 приводятся данные по изменению роста мальков.

Морская вода с соленостью в 10‰ оказывает более сильное стимулирующее действие на рост мальков (общий вес), чем одиночные соли, входящие в состав морской воды.

Опыты А. И. Ирихимовича (1950) и наши показывают, что личинки осетров плохо переносят подсолонение воды до 2—6‰. Даже при солености 2—4‰ личинки не могут жить длительное время. С другой стороны, сеголетки осетра хорошо переносят соленость в 8—10‰.

При кратковременном действии соленой воды на мальков происходит в некоторых случаях угнетение роста, снижение пластического обмена, а при определенном сочетании концентрации и частоты «купания» пластический обмен более сильно выражен, чем без «купания».

Как влияет соленость на пластический обмен белка? Увеличение веса еще не дает представления о действительном росте тела. Наши

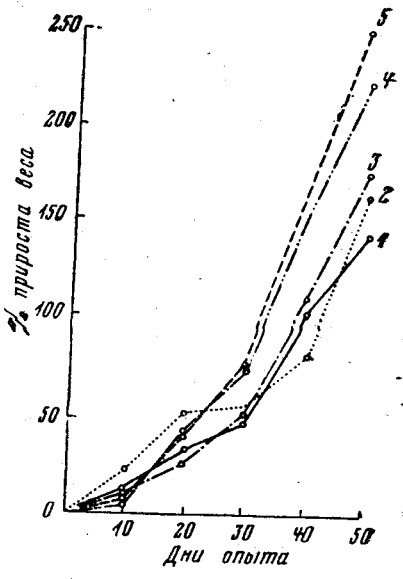


Рис. 135. Влияние солености на темп роста осетров: 1—контроль; при купании в Na_2SO_4 через 20 дней (2) и через 10 дней (3); при купании в NaCl через 10 дней (4) и 30 дней (5) (по Н. С. Строганову и Г. Н. Луценко)

Влияние двадцатиминутного «купания» в солевых растворах на весовой рост мальков осетра

Возраст мальков (дни)	Стимулятор роста	Промежутки между купаниями (дни)	Прирост веса за время опыта в %	Длительность опыта (дни)
122	морская вода (10 ⁰ / ₀₀)	10	198	40
122	»	20	273	40
122	»	30	256	40
122	контроль (пресная вода)	—	196	40
172	Na Cl (1%)	10	223,7	50
172	»	20	249,8	50
172	Na ₂ SO ₄ (1%)	10	175,0	50
172	»	20	163,5	50
172	»	30	169,4	50
	контроль (пресная вода)	—	143,5	50

определения белкового обмена по азоту показывают ясную зависимость белкового обмена от солености (табл. 179).

«Купание» мальков осетра в солевых ваннах влияет на соотношение пластического и энергетического обменов. На степень усвоения белков купание не оказывает заметного влияния, но на биологическом направлении усвоенных белков сказывается заметно.

Таблица 179

Влияние «купания» в солевых ваннах мальков осетра на их белковый обмен (корм — хирономус)

Показатели	Контроль	Стимулятор			Контроль	Стимулятор				
		морская вода				Na Cl		Na ₂ SO ₄		
		10 дн.	20 дн.	30 дн.		10 дн.	20 дн.	10 дн.	20 дн.	30 дн.
Сроки «купания»										
Начальный вес (средний) в г . . .	3,13	3,02	2,76	2,93	3,95	31,2	3,55	3,2	2,77	3,17
Суточный рацион в %	9,81	10,31	10,67	9,80	5,50	5,14	4,97	5,61	6,06	5,72
Усвоено азота из пищи в %	95,3	94,7	96,2	95,4	95,0	95,6	95,4	93,6	95,9	95,0
Прирост по общему весу в %	196,0	198,0	273,0	256,0	143,5	223,7	249,8	175,0	163,5	169,4
Прирост по общему азоту в %	163,0	189,1	319,0	230,0	156,4	228,6	263,4	197,4	160,0	182,5
Усвоенный азот идет на прирост в %	34,1	26,1	25,5	28,6	36,3	47,4	53,4	43,4	32,7	39,4
жизненные траты в %	65,9	73,9	74,5	71,4	63,7	52,6	46,6	56,6	67,3	60,6
Длительность опыта (дни)	40	40	40	40	50	50	50	50	50	50

«Купание» в морской воде вызывает повышение аппетита и роста, хотя усвоенный азот идет здесь несколько меньше на прирост, чем при «купании» в растворах NaCl и Na_2SO_4 .

Частота «купания» оказывает определенное воздействие на пластический обмен. Причем процент прироста по азотистым веществам (по белку, прежде всего) и по общему весу различен. В этом возрасте у мальков осетра прирост общего веса и азота в теле примерно одинаков. Это означает, что обмен веществ в растущем организме так сбалансирован между белковым и небелковым обменом, что соотношение между ними остается примерно одинаковым. Однако это соотношение нарушается под влиянием ряда факторов (качество и количество пищи, физические и химические факторы внешней среды).

«Купание» осетров в морской воде с соленостью в 10‰ явно стимулирует рост. Причем, наибольшее стимулирование наблюдается при 20-минутном «купании» через каждые 20 дней. При таком воздействии солености на обмен веществ мальков осетра отмечается разностороннее изменение в теле рыбы, выражающееся в повышении аппетита, несколько лучшим усвоении белковых веществ, в большем приросте общего веса тела и в относительно большем приросте белкового обмена по сравнению с небелковым.

У нас нет точных данных для физиологической оценки качества обмена веществ при наблюдающихся изменениях, но надо полагать, что относительно больший прирост белков в теле растущей рыбы является благоприятным для нее.

Мы наблюдали относительное увеличение небелкового прироста по сравнению с белковым в случае понижения содержания растворенного в воде кислорода. Повышенный белковый прирост требует повышенного снабжения организма кислородом, а небелковый (прежде всего за счет отложений жира) — пониженного снабжения организма кислородом.

Одиночные соли NaCl и Na_2SO_4 , входящие в состав морской воды и взятые в концентрациях, которые дают осмотическое давление, примерно равное осмотическому давлению взятой нами морской воды, также стимулируют рост осетров.

Наибольшая стимуляция роста получается в том случае, если 20-минутное «купание» производить в морской воде через 20 дней, в NaCl через 20 дней, а в Na_2SO_4 через 10 дней. Эффект стимулирования под влиянием NaCl и морской воды отмечается у мальков как в возрасте 20 дней, так и в более позднем (6—7 месяцев). Однако лучший результат дает «купание», если мальки взяты в возрасте 4—6 месяцев.

Вполне возможно, что такая реакция мальков осетра на морскую воду и NaCl есть приспособление их к жизни в морской воде. Ведь осетры в первый же год (большая часть) скатываются из рек в Каспийское море.

Влияние токсических веществ. Мы разберем некоторые примеры влияния токсических веществ промышленных сточных вод на пластический обмен рыб. Ранее приводились факты, указывающие на большую зависимость пластического обмена от внешней среды. Промышленные сточные воды, содержащие многие ядовито действующие вещества, так сильно изменяют физико-химические условия среды, что эти изменения не могут не влиять на разные стороны обмена веществ рыбы. Изменения в обмене веществ могут проявляться в разной степени и в разных направлениях. Повышение или понижение аппетита, изменение усвоения пищи, биологическое направление усвоенной пищи, соотношение белкового и небелкового обмена, величина пластического обмена и дру-

гие изменения в организме рыбы наблюдаются под влиянием токсических веществ. Изменения в обмене в свою очередь приводят к глубоким изменениям жизненных функций рыбы, проявляющимся в процессе размножения, уменьшении плодовитости, качестве потомства и т. п. Мы не будем разбирать здесь все эти вопросы, а приведем только примеры влияния ядовитых веществ на пластический обмен.

А. Л. Минкина (1946) показала, что хлориды железа и алюминия, действуя на шубункинов, вьюнов и меченосцев, изменяют не только интенсивность их дыхания, но и их пластический обмен. Вьюны, прожившие 84 дня в растворах железа (FeCl_3) с концентрацией 0,1 и 0,2 мг Fe на литр, похудели на 1—4%, а в контроле прибавили в весе на 11%. Автор отмечает, что вьюны хорошо ели, находясь в растворах железа.

На рис. 136 приводятся данные А. Л. Минкиной по влиянию железа на рост шубункинов и меченосцев.

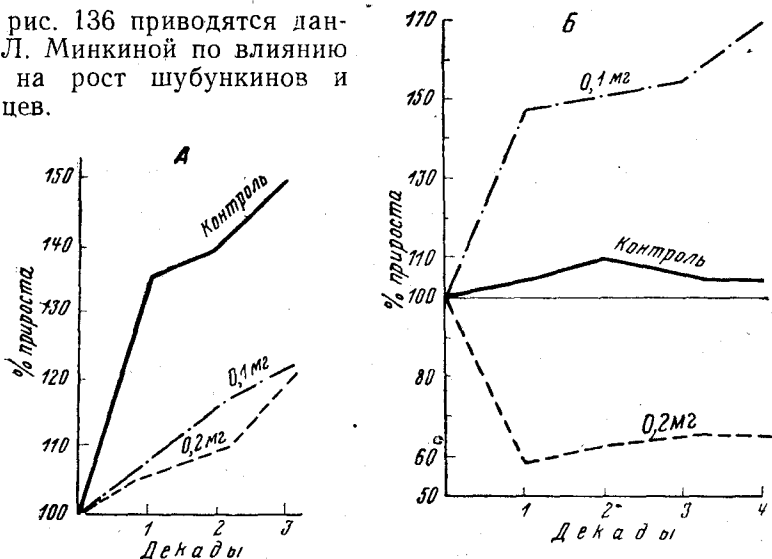


Рис. 136. Зависимость роста меченосцев (А) и шубункинов (Б) от концентрации железа в воде (по А. Л. Минкиной)

К одной и той же концентрации железа шубункины и меченосцы относятся по-разному. Железо в концентрации 0,1 мг/л действует стимулирующе на пластический обмен шубункинов и только в концентрации 0,2 мг/л подавляет рост, а на рост меченосцев обе указанные концентрации железа плохо влияют, снижая его по сравнению с контролем.

Ионное железо может существовать только при определенной кислотности. В щелочной среде железо коагулирует и выпадает в осадок, и в растворе остается ничтожное количество ионного железа. На рис. 137 приводятся данные А. Л. Минкиной по комбинированному действию ионов железа и pH на изменение веса шубункинов при обилии корма и легкой его доступности. Длительность опыта 30 дней при t 20—22°.

Шубункины легко переносят подкисление воды до $\text{pH}=5,5$. Однако подкисленная вода при наличии в ней железа шубункинами переносится хуже. Как видно из рис. 137, более кислая среда и более высокая концентрация железа в воде снижают прирост рыбок. При концентрации Fe 0,01 мг/л наблюдается стимуляция роста при всех pH в интервале от 6,0 до 7,5.

Алюминий действует несколько слабее железа. Вьюны и золотые рыбки в растворах алюминия при концентрации 0,25 и 0,50 мг/л растут хуже, чем в контроле (без алюминия).

В работе А. Л. Минкиной (1949) показано, что в растворах железа наблюдается уменьшение обмена (потребление O_2 , выделение CO_2 , NH_3) у золотой рыбки и ее разновидности и у шубункина.

В работе Н. С. Строганова и А. Т. Пожиткова (1941 г.) было показано, что такая стойкая к загрязнениям рыба, как карась, изменяет свой пластический обмен в растворах меди (0,35 мг/л), аммиака (2 мг/л) и сточной воды фабрики искусственного волокна, разведенной в 20 раз. За 12 дней опыта караси убавили свой вес на 9—13% при обилии корма (хируномиды), а в контроле при той же температуре прибавили в весе на 8%.

Мальки голавля (средний вес 0,3 мг) также меняют свой пластический обмен под влиянием ионов меди (рис. 138).

Хотя голавли во всех растворах меди внешне мало отличались от контрольных, однако пластический обмен их был явно нарушен. В растворах при всех испробованных концентрациях ионов меди наблюдается резкое снижение аппетита у рыб. При концентрации Cu 0,5 мг/л мальки съели за время опыта в 21 раз меньше, чем в контроле, а при 0,125 мг/л — в 3,2 раза. При меньших концентрациях снижение аппетита не такое сильное.

В растворах меди (0,5 мг/л) наблюдается стимуляция текучести молока у самцов карася и окуня. В осеннее время (октябрь—декабрь) самцы окуня и карася под влиянием меди выбрасывают половые продукты в окружающую среду. Такая стимуляция в природном водоеме вредна, так как может привести к нарушению размножения у окуня и карася, вследствие одновременности нереста у самцов и самок.

При концентрации Cu 0,062 мг/л наблюдается небольшое стимулирование роста по сравнению с контролем, а при больших концентрациях — подавление роста.

Подавление роста у рыб в растворах фенола и сточной воды завода Гусь Хрустальный было отмечено А. Т. Пожитковым (1936 г.) (табл. 180).

При неблагоприятной среде молодые караси и голавли (средний вес 1,5 г) уменьшают свой пластический обмен, полностью выключают его и даже тратят свои резервы на процессы жизнедеятельности.

В работе Н. С. Строганова (1936 г.), проведенной в связи с вопросом о влиянии лесосплава на рыб, выяснилось, что свежая древесина сосны и ели выделяет такие вещества, которые даже в разведенном виде действуют угнетающе на пластический обмен. Влияние эк-

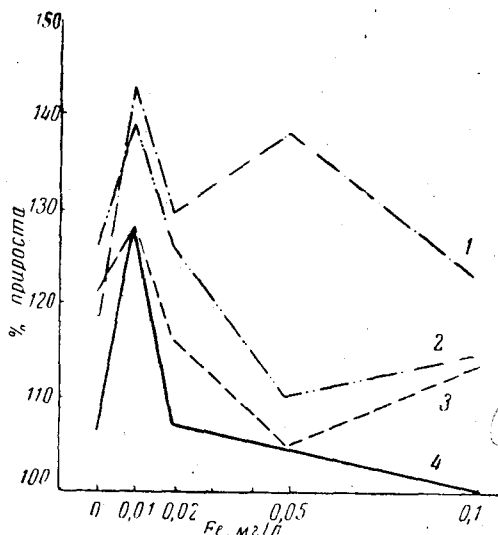


Рис. 137. Комбинированное влияние железа и pH на рост шубунинов. pH равнялось: 1—7,5; 2—7,0; 3—6,6; 4—6,0 (по А. Л. Минкиной)

страктивных веществ древесины на пластический обмен молодых голавлей (средний вес 2—3 г) показано в табл. 181. Древесина вымачивалась в речной воде и в болотной, наполовину разбавленной речной. Разбавленная в 32 раза вымочка древесины по всем показателям среды (электропроводность, рН, окислительно-восстановитель-

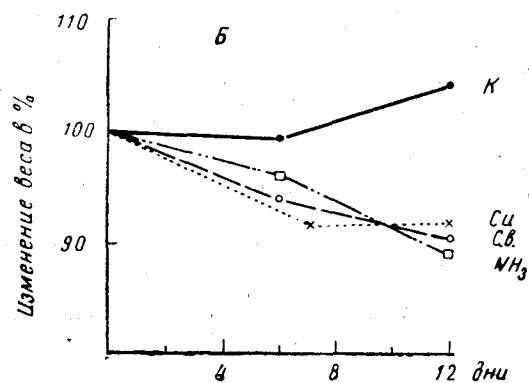
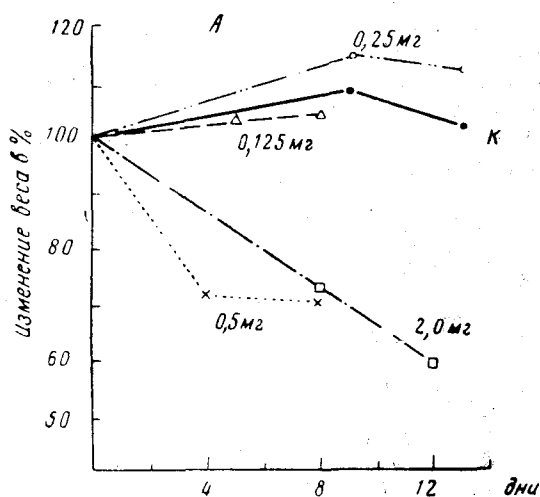


Рис. 138. Влияние меди на рост голавлей (А) и влияние аммиака, меди, сточной воды на рост карасей (Б). К — контроль; С. в. — сточная вода (по Н. С. Строганову и А. Т. Пожиткову)

ный потенциал, содержание O_2 , окисляемость) почти не отличается от воды, взятой для разведения. Однако организм рыбы хорошо различает эти среды — величина пластического обмена меняется.

Влияние неволи на обмен веществ. Рыба, перенесенная из природных условий в аквариумы, не сразу принимает пищу, а только через некоторое время. Отказываясь от пищи в новых условиях, она худеет. Такое явление мы наблюдали не только при переносе рыб из реки в аквариум, но и после переноса из реки в бассейн (площадь 115 м^2) и из пруда в бассейн или аквариум.

Например, осетры весом 8 кг и 14 кг, перенесенные из реки в бассейн, начали принимать пищу в бассейне только через 3—4 месяца. До этого они отказывались от корма.

Осетры, севрюги весом по 100—250 г начинают брать корм спустя только 2—4 дня после переноса их из пруда, а осетры весом 15—60 г берут корм уже через несколько часов. Следовательно, рыбы с возрастом медленнее привыкают к новым условиям среды.

Гримальский отмечал, что карпы после переноса их из пруда в аквариумы сперва теряют в весе, а затем начинают прибавлять. Прибавление в весе после периода похудания начинается у карпов весом 2,5 г через 10 дней, у карпов весом 26 г через 18 дней, а у карпов весом 525 г — через 42 дня.

Рыбы в неволе (аквариумы, бассейн) первое время привыкают к новой обстановке, приспосабливаются. Такое приспособление требует времени и тем больше, чем взрослее рыба. Кроме этого, приспособление требует энергии, которая получается из резервов (отложений), так как в этот период рыба отказывается от пищи или принимает ее в малом количестве.

Таблица 180

Изменение прироста веса за 10 дней в растворах фенола и сточной воды (плюс—прирост веса, минус—убыль в весе)

Среда	Концентрация фенола в мг/л	Изменение веса рыб в % к первоначальному весу	
		голавли	караси
Контроль (водопроводная вода)	0	+ 6,20	+ 9,25
Раствор фенола	5	+ 5,50	+ 5,25
»	15	+ 3,62	- 1,05
Контроль (водопроводная вода)	0	+ 6,20	+ 9,50
Сточная вода 1%	1,8	- 4,64	- 4,79
»	0,9	-10,16	-10,08

Таблица 181

Влияние экстрактов древесины на изменение веса голавлей (t 15—18°. Основной экстракт — вымочка — разведен соответствующей водой в 32 раза)

Среда	Средний вес одного голавля в г	Суточный рацион в % от веса рыбы	Изменение веса в %	Отношение изменения веса к потребленному корму в %
Вымочка ели в речной воде	2,189	5,3	-2,71	-5,1
Вымочка ели в полуболотной воде	3,644	5,6	-1,26	-2,2
Вымочка осины в речной воде	2,893	5,6	-3,32	-6,0
Вымочка осины в полуболотной воде	2,891	7,2	+2,42	+3,3
Контроль (речная вода)	3,559	6,8	+2,33	+3,4
Контроль (полуболотная вода)	3,211	6,0	+1,62	+2,7

Энергетика обмена

Потребленный рыбой корм частью переваривается, частью остается непереваренным и выбрасывается из организма в виде экскрементов. Переваренная часть пищи в основном всасывается, и мы будем эту часть считать усвоенной, а очень малое количество, не успевшее всосаться кишечной стенкой, захватывается непереваренными остатками пищи и выбрасывается с экскрементами.

Эта часть пищи, переваренная, но неувоенная, т. е. не попавшая в кровяное русло, определяется разными методами в большинстве случаев как усвоенная.

Усвоенная часть пищи расходуется на все жизненные процессы (передвижение, рост, развитие, размножение и др.). Кроме этого, организм рыбы требует постоянного притока веществ и энергии для поддержания физиологических процессов во всех органах, тканях, клетках.

Обмен веществ в разных клетках и тканях протекает по-разному, т. е. проявляется специфика обмена веществ. Мышечная и нервная, костная и соединительная ткань, клетки печени и почек отличаются не

только по интенсивности обмена, но и по характеру биохимических процессов, протекающих в них.

Организм рыбы представляет собой очень сложную высокоорганизованную систему с многочисленной дифференциацией биохимических процессов, с большим числом одновременно идущих различных процессов, являющихся источником или стимулом для последующих биохимических превращений. Во всей этой сложности процессов есть определенный порядок, соподчиненность, последовательность.

Физиологи давно предприняли исследование общего обмена. Они пытаются найти величину, характеризующую обмен всего организма.

Такая суммарная, общая характеристика обмена организма нивелирует особенности отдельных микроструктур и дает в обобщенном виде представление о всем организме. Отсюда следуют все преимущества и недостатки подобных характеристик.

Было предложено определять уровень окислительных процессов по потреблению кислорода и выделению угольной кислоты. Действительно, окислительные процессы играют громадную роль в жизненных процессах рыбы, однако не только они определяют жизненные процессы рыбы. Было также предложено определять общий обмен по азоту.

Так как обмен веществ есть в основе белковый обмен, то казалось бы определение притока азотистых веществ и выделения могут нам дать представление о балансе азотистых веществ, о главном в обмене веществ — белковом обмене. В некоторые периоды жизни соотношение белкового и небелкового обмена сильно меняется, причем доля небелкового обмена в общем обмене веществ сильно возрастает. Определение только азотистого обмена не вскрывает всех сторон обмена веществ.

После работ Рубнера на рыбах и на млекопитающих стали обращать внимание на энергетические превращения в организме. Путем прямого измерения теплоотдачи или путем расчета определяют энергетику организма — энергетический баланс. Зная количество тепла (в калориях), получаемое от сжигания пищи в калориметрической бомбе, и количество тепла, выделяемое животным путем теплоотдачи и с продуктами обмена, вычисляют количество энергии, идущее на те или иные жизненные нужды.

Каждый из указанных методов определения общего обмена веществ имеет свои преимущества и недостатки, ограничивающие их применимость.

В. С. Ивлев (1939) провел обстоятельное исследование энергетического баланса у прудовых карпов.

Определяя калорийность и содержание азота в съеданной пище, в экскрементах и жидких выделениях, а также в мясе растущих карпов в течение всего вегетационного периода через каждые пятнадцать дней, можно было рассчитать баланс, выраженный в единицах азота и тепла.

Определив рост рыбы, выраженный в единицах азота, В. С. Ивлев вычислял количество азота, откладываемого в теле карпа за одни сутки. Определив количество азота, выделяемое карпом за сутки в виде продуктов белкового распада и количество азота в экскрементах, можно вычислить суточный рацион (сумма всех трех величин) в единицах азота (усвоенная пища).

Умножая количество азота на калорийный коэффициент, автор получал указанные показатели обмена в калориях.

В табл. 182 даются величины прироста и рациона для карпа, выраженные в калориях.

Таблица 182

Соотношение рационов и прироста по месяцам вегетационного периода для карпов

Время определений	Май 9—31	Июнь 1—30	Июль 1—31	Август 1—31	Сентябрь 1—2
Рацион в калориях . . .	52,2	220,6	634,1	872,0	50,2
Прирост в калориях . .	16,4	78,6	291,6	183,4	10,1
Кормовой коэффициент .	3,2	2,8	2,2	4,7	5,0

Наблюдается расхождение между интенсивностью питания и ростом карпа. Максимальный суточный рацион наблюдается в августе, а максимальная интенсивность роста — в июле (рис. 139). Минимальный кормовой коэффициент отмечается при максимальном росте (табл. 182). М. Н. Кривобок (1953) на мальках сазана получил данные, которые показывают, что с мая по август идет непрерывное увеличение веса мальков и одновременно идет уменьшение процента их прироста и суточного рациона, коэффициента использования пищи на прирост и трат на обмен. Температура воды изменялась в период наблюдений с 21 до 28°, и ее изменения не влияли на указанные показатели.

По В. С. Ивлеву, энергетический баланс карпа в возрасте 1—2 лет выражается в следующих единицах (табл. 183). На прирост идет 31,3% энергии от количества ее, находящегося в поглощенной пище (у мальков осетра прирост несколько больше, чем у 1—2-леток карпа). Количество энергии, идущей на внешнюю работу, всего 1,7% от энергии, заключенной в поглощенной пище. В. С. Ивлев предположительно взял величину внешней работы на $\frac{1}{5}$ от внутренней (основной обмен) и рассчитал процент ее в общем энергетическом балансе. Большая величина получилась для первичной теплоты (34,1%), т. е. теплоты, «выделяющейся в процессе превращения пластических веществ» и отдаваемой в окружающую среду.

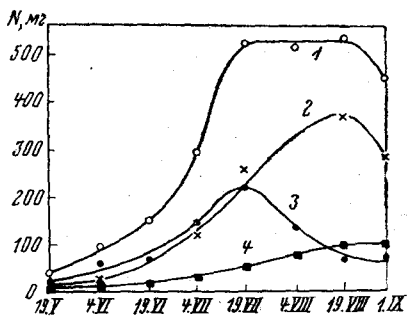


Рис. 139. Изменения интенсивности питания и роста у карпа (в миллиграммах азота) в течение вегетационного периода:
1—суточный рацион; 2—азот конечных продуктов; 3—азот суточного прироста; 4—азот экскрементов (по В. С. Ивлеву)

Таблица 183

Энергетический баланс карпа

Показатели энергетического баланса	в кал	
	в кал	в %
Количество поглощенной энергии	1829	100
Энергия прироста	573	31,3
« выделенный	454	24,8
« первичной теплоты	622	34,1
« внутренней работы	150	8,2
« внешней работы	30	1,7

Глава IX

РАЗМНОЖЕНИЕ

Размножение организмов очень тесно связано с их питанием. По своей биологической значимости то и другое является важнейшими жизненными процессами. Питание обеспечивает выживаемость особи, а размножение обеспечивает выживаемость вида. В этих процессах наиболее ярко проявляется взаимосвязь онтогенеза и филогенеза.

Размножение есть комплекс процессов, приводящих организм к самовоспроизведению. Некоторые исследователи понимают размножение как процесс образования себе подобных. Это правильно только отчасти, так как особь производит новую особь подобную себе и в то же время не подобную, т. е. подобие здесь относительное.

Размножение есть всеобщее свойство живых организмов. В органическом мире осуществляются два основных способа размножения: половое и бесполое. В классе рыб происходит только половое размножение, хотя зачатки бесполого размножения имеются у многих рыб. Так, например, зрелые женские половые клетки (икринки) у сельдей, осетровых, карповых и других рыб начинают дробиться, не будучи оплодотворенными мужскими половыми клетками (спермиями). При этом дробление может зайти далеко. Только в редких случаях были получены жизнеспособные личинки, прожившие до полного рассасывания желточного мешка (Крыжановский, 1956 — у салаки и сахалинской сельди; Володин, 1959 — у налима; Турдаков, 1961 — у чебачка). Пока не ясны размеры и биологическая значимость этого явления в размножении рыб.

Для нормального развития икринка должна быть оплодотворена, т. е. в нее должен проникнуть один или несколько спермиев. Поэтому для осуществления полового размножения необходимо наличие минимум двух особей разного пола: мужской и женской. Каждая особь производит специализированные клетки: мужская — спермии, а женская — яйца (икру). От слияния яйцеклетки со спермием яйцо получает стимул к развитию — превращению в новый организм, который, пройдя через ряд стадий развития, становится зрелым, т. е. способным в свою очередь производить половые клетки.

Следовательно, размножение есть сложный процесс, который складывается из процессов образования половых клеток, из процессов, приводящих к оплодотворению, и процессов развития и формирования нового организма. Для своего нормального осуществления эти процессы требуют особых, специфических условий. Для созревания половых клеток нужны одни условия, для оплодотворения — другие и для формирования нового организма — третьи. Чтобы осуществилось раз-

множение, организм рыбы должен не только развиваться, вырасти до половозрелого состояния, но и произвести половые клетки и обеспечить слияние их с половыми клетками другого пола. Слияние половых клеток должно произойти в такое время года и в таких условиях, чтобы было возможно нормальное развитие эмбриона, а затем личинки и малька, т. е. чтобы были подходящими не только физико-химические условия среды, но и биологические (достаточно корма и мало врагов и паразитов). В ходе эволюции у каждого вида рыб выработались различной степени приспособления, обеспечивающие сохранение и развитие вида.

Размножение есть заключительный этап индивидуального развития, его цель. Поэтому естественно, что при изучении процесса размножения приходится рассматривать все индивидуальное развитие как подготовку к размножению. Однако в биологической литературе, как правило, ограничивают этот вопрос рассмотрением образования половых клеток и процессов, обеспечивающих их слияние. Мы здесь также будем в основном рассматривать процессы размножения в более узком аспекте, хотя, разбирая физиологические процессы, обеспечивающие размножение, мы затронем и процессы индивидуального развития еще неполовозрелой особи.

Изучая вопросы физиологии размножения рыб, мы не сможем охватить все многообразие явлений в этой области, а попытаемся только вычленить то общее, что свойственно всем рыбам, а также то характерное для отдельных групп рыб, которое выявляется у них при сравнительном изучении.

Ранее мы указывали (гл. VIII), что в организме постоянно протекает обмен веществ и что биологическое направление его может быть разным. Можно различать в основном три формы обмена: основной, энергетический и пластический. В естественных условиях у рыб все три формы обмена протекают практически одновременно, начиная с личиночной стадии и до взрослого состояния, хотя количественное соотношение этих форм обмена бывает неодинаковое в разные периоды жизни рыбы. В экспериментальных же условиях удается в известной степени расчленить эти формы и изучать их. Таким путем удалось выявить особенности каждой формы обмена. Так как организм рыбы представляет собой единую, целостную систему, то все эти три формы обмена между собой коррелятивно связаны и биохимические процессы протекают так, что одна форма обмена оказывает влияние на другую форму и сама зависит от остальных форм.

В данной главе мы рассмотрим прежде всего ту форму обмена веществ, которая обеспечивает нормальное образование половых клеток и слияние мужских и женских клеток.

Начиная с ранней стадии развития организм каждой рыбы одновременно осуществляет основной, энергетический (движения) и пластический (рост) формы обмена веществ. В определенный возрастной период у рыб часть пластического обмена направлена не на образование соматических клеток, а на образование половых клеток. Поскольку половые клетки весьма специфичны по своему биохимическому составу, то и эта часть пластического обмена отличается от обычного пластического обмена. Назовем эту форму обмена веществ (когда в организме происходит усиленное образование половых клеток) генеративным обменом. Он осуществляется только у взрослой особи.

Образование половых клеток у одних рыб происходит при постоянном притоке веществ извне (интенсивное питание), а у других — за счет внутренних резервов (голодание). Однако общим для тех и дру-

гих является то, что генеративный обмен требует повышенного общего пластического обмена в данное или в предшествующее ему время.

Образование половых клеток и их усиленный рост требуют многих веществ, весьма специфических по своей биохимической природе. Причем у многих рыб соотношение между генеративным обменом и пластическим таково, что сначала покрываются первейшие нужды организма, обеспечивающие онтогенез (восстановление разрушающихся клеток, замена их и т. п.), а затем уже избыточная часть питательного материала идет на генеративный обмен. У рыб, совершающих большие нерестовые миграции, генеративный обмен становится преобладающим и осуществляется в ущерб пластическому обмену, в результате чего рыбы худеют, а некоторые (кета, горбуша и другие) даже гибнут после нереста.

Шкала зрелости и периодичность продуцирования половых клеток

Как мужские, так и женские половые железы закладываются в организме довольно рано. Первые половые клетки в железах появляются также рано. Прежде чем они станут зрелыми, проходит длительный период времени. У особей, размножающихся первый раз, этот период может охватывать и несколько месяцев и несколько лет (например, осетровые рыбы). Наиболее бурные процессы в половой же-

Шкала зрелости половых продуктов у осетровых рыб

Стадия	Внешний вид железы	Диаметр икринок (в микронах)
0	Пол неразличим невооруженным глазом. Яичники и семенники в виде узких лент	
I	Яичники желтого цвета, имеют ширину в несколько миллиметров. Икринки прозрачны и видны только при увеличении. Семенники в виде узких лент, прижатых к позвоночнику	43—99
II	Яичники желтого цвета. Наряду с мелкими икринками есть уже икринки более крупные, беловатого цвета, которые видны невооруженным глазом. Семенники более крупные, чем на I стадии	284—397
III	Яичники желтого цвета. Хорошо видны невооруженным глазом крупные белые икринки. Семенники в виде толстых тяжей розоватого цвета	484—667
IV	Крупные икринки пигментированы. Икра легко отделяется от ястыка. Есть также мелкие беловатые икринки. Семенники совершенно белого цвета	1022—1647
V	Икра и молоки текучи	
VI—II	Икра и молоки выметаны. Яичник дряблый. Видны белые икринки следующей генерации (II), виден черный пигмент—остаток после дегенерации невыметанной икры	

лезе протекают в конце полового созревания организма. Число половых клеток увеличивается, каждая из них претерпевает ряд сложных изменений, приводящих половые клетки в зрелое состояние.

Особь называется половозрелой, если у нее в половой железе имеются (или имелись хоть раз) зрелые (или близкие к зрелости) половые клетки. Переход незрелой половой клетки в зрелую длится у каждого вида разное время и осуществляется при разном физиологическом состоянии рыбы.

Период созревания половой клетки в ихтиологии принято делить на ряд стадий зрелости (шкала зрелости). Разными исследователями предложено несколько шкал для разных рыб. Все шкалы основаны почти исключительно на изменении размера яйцеклеток и на изменении внешнего вида половой железы. Некоторые авторы учитывают внутренние изменения в половой клетке в связи с общим видом половой железы, но пока еще не предложено простых и четких шкал, учи-

Шкала зрелости самцов

Стадия	Характерные признаки
I—ювенильная	Семенники особей далеких от половой зрелости. Семенные ампулы, или каналцы еще не сформированы
II—начальная	Начало цикла. Семенники минимального размера. Семенные ампулы сформированы и заполнены первичными сперматогониями
III—формирования	Период формирования семенников. Четко выявляются основные признаки как макроскопического строения (границы, лопасти и др.), так и микроскопического (в семенных ампулах активный сперматогенез, формируются цисты)
IV—наполнения	Период активного развития семенников до появления первых сперматозоидов. Семенники достигают почти максимального размера. Упругие. Сперматозоидов еще нет
V—созревания	Период созревания половых продуктов. Появляются первые сперматозоиды, которые видны в семенных ампулах, а затем и в протоке (на срезах) и выступают при надавливании в виде густой капли
VI—зрелости	Семенники вполне закончили развитие. Семенные ампулы сплошь заполнены сперматозоидами. При легком надавливании вытекает жидкая сперма
VII—полувыбоя	Сперма есть еще в семенниках, но течет плохо. У некоторых видов возможно активное развитие дополнительной генерации сперматозоидов
VIII—выбоя	Посленерестовое состояние семенников. Семенники воспалены, имеют почти минимальные размеры. В семенных ампулах или совершенно нет сперматозоидов, или немного, но они дегенерируют в разной степени

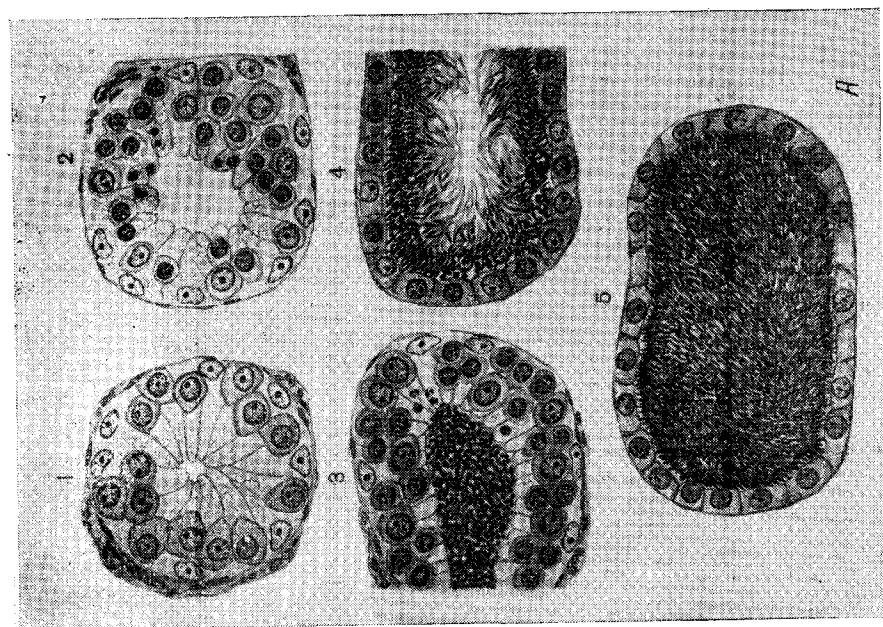
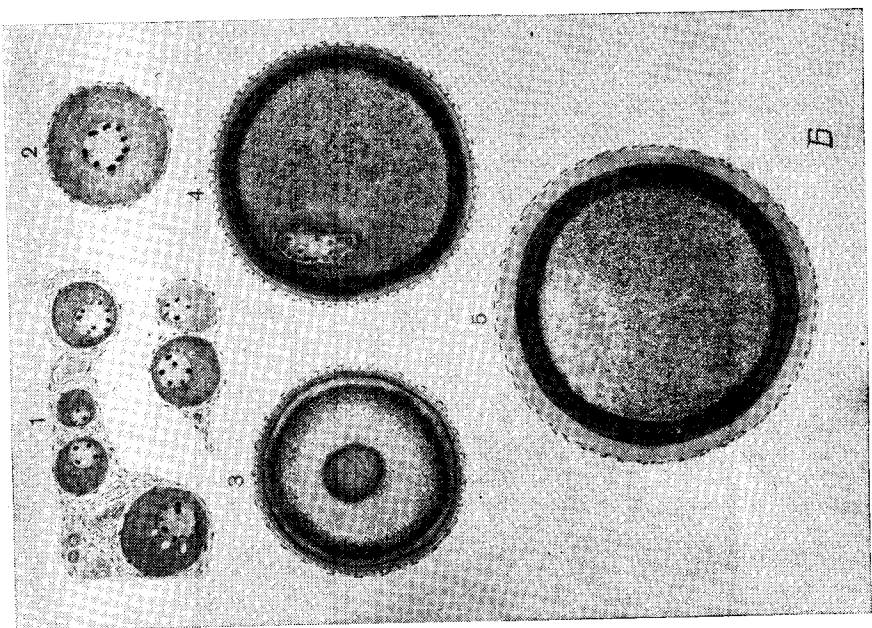


Рис. 140 А, Б. Стадии созревания половых клеток у самцов (А) и самок (Б) стерлядей. 1, 2, 3, 4, 5 — цифры, обозначающие стадии зрелости (по С. А. Ивановой)

тывающих физиологические изменения железы. Мы приведем здесь шкалу зрелости для осетровых рыб, предложенную А. Я. Недошивиным в 1928 г. и несколько уточненную А. В. Лукиным (1941) и И. Н. Молчановой (1941) как наиболее распространенную и, пожалуй, более удобную (стр. 382), а также шкалу зрелости С. И. Кулаева для самцов окуня (стр. 383).

С. И. Кулаевым (1939) после изучения сперматогенеза у окуня была предложена шкала зрелости, которая приемлема в основном для самцов многих рыб.

В обоих шкалах зрелости отмечается последовательность созревания половых клеток. Причем время, требуемое для прохождения разных стадий, различно как для одной и той же особи, так и для разных особей, принадлежащих к разным видам. Необходимо отметить, что все стадии зрелости осуществляются при разном физиологическом состоянии рыбы. Основные стадии созревания половых клеток у самцов и самок стерлядей приводится на рис. 140, А и Б.

Половые железы вместе с находящимися в них зрелыми половыми клетками достигают ко времени вымета наибольших размеров и занимают значительную часть объема тела. Это особенно сильно выражено у самок. Яичники, или, как принято называть их в ихтиологии, ястыки, в преднерестовый период достигают по отношению к весу тела у осетра 34,5%, у севрюги 26,0, у леща 17, у воблы 16,5, у сазана 16,2, у судака 15,2% (Ф. С. Касаткин, Д. С. Елисеев, П. И. Куликов), тогда как после вымета и у неполовозрелых особей вес яичников составляет меньше 1% от веса тела.

Икринки составляют основную массу ястыка и занимают 77—96%. Эти колебания зависят от индивидуальных особенностей рыбы, ее размеров, зрелости и др. Яичник и семенник сперва накапливают большое количество жира в своих тканях, а затем по мере созревания половых клеток в ткани половой железы жира становится все меньше и меньше.

Изменение веса яичников и семенников в связи с наступлением половой зрелости и выметом половых продуктов наиболее резко выражено у рыб одновременно выметывающих половые продукты (рис. 140, В).

После вымета половых клеток вес ястыка наименьший. По мере роста половых клеток вес ястыка увеличивается и достигает максимума в момент нереста.

Химический состав половых клеток

Половые клетки являются весьма специфическими клетками как в отношении своего биологического назначения, так и в отношении

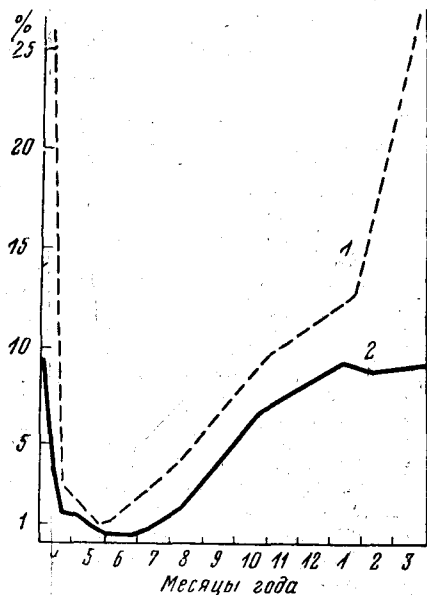


Рис. 140 В. Изменение веса яичников (1) и семенников (2) в процентах к весу тела у речного окуня в разные периоды года (по С. И. Кулаеву и В. А. Мейену)

физиологических процессов, протекающих в них. Рядом исследований показано, что в основе всего этого лежит их специфический химический состав:

Чтобы судить о направлении биохимических процессов в организме рыбы в период созревания половых клеток, весьма полезно рассмотреть химический состав последних (табл. 184).

Таблица 184

Химический состав (в %) половых клеток некоторых промысловых рыб (по данным И. Я. Клейменова, Ф. С. Касаткина, Д. С. Елисеева, П. И. Куликова и З. Е. Тилик)

Виды рыб	Вода	Белок	Жир	Зола
Икра белуги	58,9	25,9	15,0	1,5
» осетра	51,4—56,6	23,0—27,3	11,2—17,4	2,5
» севрюги	47,5—55,2	26,7—30,0	12,5—17,1	2,1
» язя (реки Сибири)	67,0	24,0	6,0	1,0
» воблы	67,6	24,2	1,01—2,57	1,4
» карася (реки Сибири)	70,0	23,0	2,0	2,0
» леща	64,8	27,7	4,5	1,4
» сазана (Волга)	70	24	2	—
» судака	66,1—75,2	15,1—17,1	6,6—11,0	—
» нерки (красной)	59,0	28,0—29,0	10—12	1—2
» кеты (охотской)	55,46	28,61	12,1	1,75
» кеты (амурской) осенней	51,30	35,30	11,81	1,50
» горбуши	80,6—82,6	13,6—16,2	1,5—2,0	1,3—2,4
» корюшки (реки Сибири)	62,0	23,0	12,0	2,0
» лосося (свирского)	53,7—56,9	22,3—23,4	15,6—18,6	1,43
» лосося (каспийского)	74,5	14,1	6,2	—
» лосося (азовско-черноморского)	64,7	27,7	4,7	—
» сома (азовско-черноморского)	61	30	3,6	—
» трески	72	23	1,3	—
» щуки (Волга)	67	27	1,6	—
Молоки кеты (охотской)	79,79	16,69	1,66	2,41
» нерки (красной)	81,0—82,0	14,16	2,0	1,0—2,0
» осетра	64,2—66,4	18,12—22,4	6—23,0	5,2
» севрюги	70,8	12,4	12,4	4,6
» сазана	76,8	15,9	5,1	—
» леща	74,9	13,12	11,8	—
» судака	83,2	14,37	2,1	—
» налима	83,0	13,0	1,0	3,0
» ряпушки (Обь)	79,3—84,1	12,4—14,6	4,1—5,6	1,4—1,8
» севрюги	59,1	16,9	14,7	—
» сельди черноспинки	65,2—78,8	14,3	3,4—12,3	—
» сельди (тихоокеанской)	79,2—82,6	13,7—16,8	2,1—3,0	1,1—1,6
» скумбрии	67,5	15,0	14,7	2,3
» щуки (реки Сибири)	78,0	16,0	3,0	2,0
» язя (Обь)	65,0	23,0	7,0	1,0

Химический состав половых клеток неодинаков не только у разных видов, но и у одного вида: женская половая клетка (икринка) сильно отличается от мужской (спермии).

Содержание белка больше 25% наблюдается в икре следующих рыб: кеты, нерки, сома, щуки, лосося, леща, белуги, севрюги и осетра. Содержание жира больше 10% отмечается в икре кеты, нерки, корюшки, белуги, осетра, севрюги и отчасти судака. Молоки содержат меньше белков, чем икра того же вида. Жиры икры и молоко характеризуются значительной неопределенностью (имеют высокое йодное число). Кроме жира здесь содержится относительно много лецитина и холестерина. Для молок характерно содержание в них повышенного количества нуклеиновых кислот и простейших белков — протаминов и гистонов.

Содержание жира больше 10% наблюдается в молоках леща, севрюги, рыба, усача, чехони. Молоки налима, судака, щуки, нерки содержат мало жира.

Содержание минеральных веществ в икре некоторых рыб приводится в табл. 185.

В отношении содержания фосфора половые клетки значительно отличаются от мышц (табл. 186).

Таблица 185

Содержание минеральных веществ (в % от сырого вещества) в икре (по И. Я. Клейменову)

Виды рыб	Зола	Na	Ca	K	Mg	P	Cl
Сельдь атлантическая	—	0,082	0,009	0,179	0,015	—	0,294
Треска	1,68	0,093	0,093	0,125	0,039	0,306	—
Лосось	—	0,018	0,103	0,239	0,045	0,348	0,119
Карп	0,85	0,008	0,130	0,292	—	0,064	0,243
Щука	2,06	0,117	0,039	0,229	0,040	0,309	—
Осетр	—	—	0,130	0,228	0,171	0,670	—

Таблица 186

Содержание фосфора в % (по И. Я. Клейменову)

Виды рыб	Объект анализа	Фосфор
Лосось	мышцы	—
»	икра	3,700
Осетр	мышцы	0,132
»	икра	0,292
Треска	мышцы	0,105—0,153
»	икра	2,65
Форель	мышцы	0,246
»	икра	0,410
Щука	мышцы	0,170
»	икра	0,440
Сельдь атлантическая	мышцы	0,246
»	икра	0,369
»	молоки	0,543

Икра концентрирует в себе фосфор примерно в 1,5—2,5 раза больше по сравнению с мышцей.

Химический состав половых клеток изменяется не только от степени их зрелости, но и в зависимости от места обитания рыбы, от водоема. По мере созревания молок количество белка в них увеличивается, а жира уменьшается. Из табл. 184 видно, что половые клетки многих рыб концентрируют большое количество белка и жира.

Надо заметить, что в половых клетках концентрируются прежде всего специфические вещества с большой биологической и биохимической активностью. Их образованию должно предшествовать определенное физиологическое и биохимическое состояние организма. Изучение этого состояния и специфически активных веществ в половых клетках весьма необходимо для управления процессом размножения промысловых рыб в искусственных условиях. Однако в этом направлении очень мало сделано. Недостаточно иметь представление об общем количестве белка или жира в половых клетках, надо знать, какой

Белок (аминокислоты), какой жир (жирные кислоты) необходимо дать организму и какое создать физиологическое и биохимическое состояние в нем, чтобы образовались нормальные половые клетки.

В половых клетках много белков, содержащих нуклеиновые кислоты, которые организм рыбы получает из пищи.

Этапы готовности к размножению и формы размножения

В основном различают три этапа готовности рыб к размножению. Первый этап — образование половой железы и половых клеток ранних стадий развития.

Второй этап — усиленный рост и размножение половых клеток, их полное созревание.

Третий этап — вымет половых клеток и их оплодотворение.

Каждая особь проходит последовательно все три этапа. Первый этап у рыб, как правило, осуществляется при всех условиях жизни, даже в условиях плохого питания и малоблагоприятной внешней среды. Чтобы эти клетки могли развиваться до полной зрелости (второй этап), т. е. до полной способности к оплодотворению, нужны новые, особые условия как в отношении обмена веществ, который поставляет специфические вещества половым клеткам, так и в отношении биохимического состояния в организме, способствующего усвоению специфических веществ половой клетки (созревание).

На третьем этапе организму опять нужны новые условия, как внутренние, обеспечивающие вымет половых продуктов, так и внешние, помогающие проявлению внутренних и обеспечивающие нормальное оплодотворение и дальнейшее развитие оплодотворенного яйца.

Прохождение этапов готовности рыбы к размножению осуществляется у разных рыб по-разному и тесно связано не только с формами размножения, но и с образом жизни рыбы.

В рыбоводстве так же, как и в животноводстве, принято различать первый период, т. е. период от образования половой железы и первичных зачатковых клеток до образования зрелых половых продуктов и затем второй период, когда происходит образование половых продуктов в межнерестовое время. В первый период особь еще неполовозрелая, а во второй период — половозрелая. Формирование половых клеток во втором периоде осуществляется при ином физиологическом и биохимическом состоянии, чем в первый период.

Длительность первого периода у разных рыб очень различна. Так, например, первый нерест наступает у

белуги через	15—20 лет
севрюги »	10—13 »
стерляди »	5—10 »
осетра »	8—15 »
лосося (семги) через	4—6 »
кеты »	3—6 »
нерки »	3—4 года
горбуши »	2—4 »
сельди черноспинки через	3—4 »
сельди волжской »	2—3 »
трески, примерно на	7 году
щуки через	2—4 года
окуня »	2—3 года
карпа »	3—5 лет
карася »	3—4 года
уклен »	1—2 »
гамбузии через	5—7 месяцев
цинолебиас »	2—2,5 месяца

Второй период также длится разное время. Есть рыбы, которые живут долго (щука до 150 лет, белуга до 100 лет, карп и сазан до 40 лет), некоторые рыбы живут всего 1—2 года, а цинолебиас, например, всего 3—4 месяца.

Относительно длительности созревания половых клеток во второй период жизни рыбы имеется мало точных данных. В отношении некоторых промысловых рыб (осетровые) высказываются противоречивые мнения. Одни считают, что половозрелые рыбы размножаются каждый год, а другие считают, что через год или два. Некоторые лососи (*Salmo salar*) и карпы нерестятся ежегодно после достижения половозрелости.

В классе рыб мы наблюдаем значительное разнообразие форм размножения. Каждая группа, а иногда каждый вид или даже биологическая раса, имеют свои особенности для каждого этапа готовности к размножению и в осуществлении размножения.

По форме размножения всех рыб можно разделить на три большие группы:

- 1 группа — яйцекладущие (икромечущие),
- 2 группа — живородящие,
- 3 группа — промежуточные.

По количеству видов первая группа является самой многочисленной. Почти все промысловые рыбы принадлежат к первой группе.

Ко второй группе принадлежат некоторые акулы, мелкие рыбы теплых вод. Живородящих рыб в холодных водах мало: можно указать на бельдюгу (*Zoarces viviparus*), которая живет в литоральных областях Баренцева моря, и морского окуня (*Sebastes marinus*), также живущего в Баренцевом море.

К промежуточной группе можно отнести таких рыб, как морские иглы (морская игла, морской конек). Самки морских игл откладывают икру в специальную (брюшную) сумку самцов, имеющую развитую сеть кровеносных сосудов. Во время эмбрионального развития через эту сеть осуществляется газообмен у зародыша.

В пределах каждой группы можно найти много видовых особенностей размножения.

Рыбы, принадлежащие ко второй и третьей группам, размножаются несколько раз в своей жизни, а среди рыб первой группы есть и такие, которые размножаются несколько раз в своей жизни и такие, которые размножаются только один раз. По признаку цикличности размножения рыб можно разделить на три группы:

1. Моноциклические — размножаются только один раз в жизни и после этого умирают (минога, кета, горбуша и отчасти цинолебиас). После вымета половых продуктов в половой железе не остается молодых половых клеток для новой генерации.

2. Полициклические — размножаются несколько раз в течение жизни (громдадное большинство рыб). После вымета половых продуктов в половой железе всегда имеются молодые половые клетки, которые через некоторое время созревают.

3. Промежуточная группа — размножаются один раз и после этого умирают, но в половой железе умирающих особей имеются молодые, далеко не зрелые половые клетки (нерка), т. е. у них есть возможность к вторичному размножению, но эта возможность в природных условиях не реализуется.

Громдадное большинство рыб и особенно промысловые являются яйцекладущими полициклическими рыбами.

Даже из этого схематического сопоставления видно, что в классе рыб имеется большое разнообразие форм и цикличности размножения. Это разнообразие размножения вызвано разнообразием условий жизни и является приспособлением к изменившимся и меняющимся условиям жизни. Надо полагать, что в основе этого разнообразия форм и цикличности размножения лежит разнообразие обмена веществ, разнообразие биохимических процессов.

Кроме этого, для каждого вида, расы и особей разного пола имеются свои специфические особенности.

Наиболее резкое различие в обмене веществ самцов и самок имеется у глубоководной рыбы удильщика. Самка удильщика вполне развита, свободно плавает, добывает себе пищу и защищается от внешних врагов. Самец же недоразвит, и прикрепляясь к телу самки (см. рис. 133), питается соками ее тела.

Эта своеобразная форма паразитизма есть специальное приспособление для жизни на больших глубинах при крайней малочисленности данного вида. Для сохранения вида в данных условиях и выработалась эта своеобразная форма приспособления.

Связь ритмов размножения с ритмами природы

При размножении каждая рыба последовательно проходит три этапа готовности, о которых говорилось выше. Причем каждый этап может удлиняться или укорачиваться, но один этап не может замениться другим. Такая последовательность этапов есть отражение последовательности физиологических и биохимических процессов как в самой половой железе, так и во всем организме как целостной системе.

Чтобы образовались зрелые половые продукты, должен осуществляться генеративный обмен. Для этого нужна не только готовность организма, его зрелость, но необходимо еще достаточное питание и подходящие внешние условия, которые совместно с внутренними условиями направляют обмен веществ в сторону образования и созревания половых клеток. Если нет хотя бы одного из названных условий, то генеративный обмен не осуществляется, а следовательно, и не может быть размножения.

Внешняя среда, как правило, не остается все время постоянной. Она изменяется. Причем одни изменения происходят ежедневно, другие случайно, а третьи постоянно через определенные, сравнительно длительные промежутки времени и связаны с сезонами года. Сезонные изменения наиболее резко выражены в северных и средних широтах. Так как они ритмично повторяются в продолжение многих миллионов лет с поразительной устойчивостью, то рыбы к ним приспособились и в ответ на сезонные ритмы природы выработали свои ритмы многих физиологических и биологических процессов. Биологические и физиологические ритмы наблюдаются также у рыб теплых вод, но они не носят такого резко выраженного характера, как у рыб северных и средних широт.

В теплых водах корм есть всегда, и рыба может питаться круглый год, физико-химическая среда также мало изменяется в течение года (например, морская вода). Поэтому у рыб теплых вод после достижения половозрелости часть обмена идет на генеративный обмен только под влиянием внутренних импульсов. Внешние условия достаточно устойчивы и не могут служить сигналом к размножению. Действительно, рыбы теплых вод размножаются круглый год или почти круг-

лый год, и их размножение не имеет сезонного характера. Круглогодичное размножение есть основной первичный способ приспособления к размножению.

Рыбы же средних и северных широт подвергаются резкому влиянию сезонных изменений и поэтому должны приспособиться к ним. Приспособление рыб к размножению в условиях сезонных изменений выразилось в общих чертах в том, что вымет половых продуктов приурочен к одному сезону, и выметываются они или несколько раз подряд с небольшими (в несколько дней) перерывами (порционный вымет), или же сразу (в течение нескольких минут или часов) все (единовременный вымет).

Порционный вымет в определенный сезон года есть первое отклонение от основного характера размножения (круглогодичное размножение) и выражается в том, что генеративный обмен имеет преобладающее значение в общем обмене особи в продолжение нескольких недель, редко месяцев (уклея, сом, гамбузия, возможно, каспийские сельди). Этот период приходится на теплое время года (весна, лето).

Дальнейшим отклонением от основного размножения является однопорционный (единовременный) вымет. Только в условиях сезонной неблагоприятной среды могло возникнуть такое приспособление. Вымет приурочен, как правило, на весну. Эмбриональное развитие продолжается несколько дней (3—8 дней). В небольшом числе случаев (например, у белорыбицы, нельмы, налима) вымет половых продуктов происходит осенью или в начале зимы. Эмбриональное развитие в этом случае длится несколько месяцев и заканчивается ранней весной. Как в первом, так и во втором случае появляющаяся молодь попадает в условия весеннего обильного кормления. В этой приуроченности выхода молоди к весеннему периоду надо видеть приспособление размножения к выбору наиболее благоприятного сезона для развития молоди.

Самым крайним отклонением от первичного способа размножения является размножение нерки, кеты и горбуши. У них половозрелые самки и самцы приходят на нерест осенью или в начале зимы, одновременно выметывают половые продукты и после этого умирают. Такое приспособление могло выработаться не только в условиях сезонных изменений, но и при условии отдаленности мест нереста от мест нагула.

В Ла-Плата живет маленькая рыбка цинолебиас (*Cynolebias belotti*) из зубастых карпов, которая также после первого нереста умирает. Эта рыбка живет в пересыхающих водоемах. Оплодотворенная икра откладывается в ил, в котором она может пролежать до 4—5 месяцев во время высыхания водоема при резко меняющихся температурах (30° днем и 4° ночью). Вскоре после проникания в ил дождевой воды из икры выклевываются личинки. Через 2—2,5 месяца молодые рыбки становятся половозрелыми.

Таким образом, у этой рыбки также выработалось приспособление к неблагоприятным, резко меняющимся условиям внешней среды в форме гибели после нереста.

По времени и частоте нереста у рыб, по-видимому, исторически сложилась следующая последовательность приспособления к размножению.

1. Нерест происходит круглый год несколько раз (рыбы, постоянно живущие в теплых водах непересыхающих водоемов).

2. Нерест происходит в определенный сезон (весна, лето) несколько раз (преимущественно, рыбы средних широт).

3. Нерест происходит в определенный сезон (весна, осень) один раз (преимущественно рыбы северных широт).

4. Нерест происходит в определенный сезон один раз с последующей гибелью производителей (рыбы северных широт и дальние мигранты: нерка, кета, горбуша).

С временем нереста связаны и этапы готовности к размножению и приуроченность генеративного обмена к определенному сезону года.

Уже указывалось, что каждая впервые размножающаяся особь должна пройти два первых этапа, чтобы быть способной к самовос-

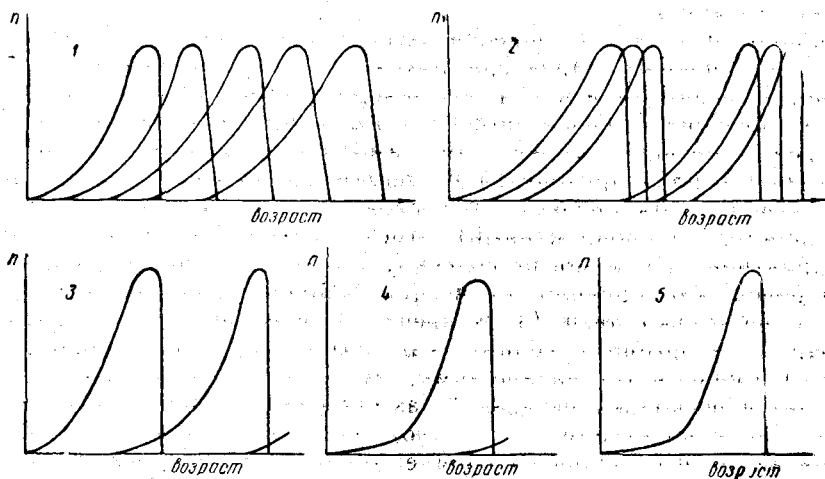


Рис. 141. Схема созревания и вымета половых продуктов у разных рыб: 1—размножение осуществляется круглый год много раз (полициклическое); 2—размножение полициклическое, трехпорционное, осуществляется только в один сезон года; 3—размножение полициклическое, однопорционное, сезонное; 4—размножение моноциклическое, однопорционное, сезонное (нерка); после нереста в гонадах остаются молодые половые клетки; 5—размножение моноциклическое, однопорционное, сезонное (кета, горбуша); n —процентное отношение веса половой железы к весу тела

произведению. При повторном и последующем размножении первый этап проходится только частично и то на иной физиологической основе, чем в первый раз (в первом случае особь ювенильная, а во втором — половозрелая). Однако в первых двух этапах подготовки особи к размножению имеется не только различное, но много общего, и поэтому мы сохраняем эти два этапа и для половозрелой особи. Как у молодой, так и у половозрелой особи половые клетки на первом этапе образуются при всех условиях (мы исключаем патологические случаи).

На втором этапе половые клетки могут нормально развиваться только при определенном физиологическом и биохимическом состоянии. Иными словами, для осуществления генеративного обмена должен быть значительно повышен пластический обмен.

На графиках (рис. 141) приводится схематическое изображение образования, роста и вымета половых клеток у рыб разных по размножению групп. На оси абсцисс откладывается возраст особи, а на оси ординат — размер или степень зрелости половой клетки (n).

В основе этого разнообразия форм, цикличности и частоты размно-

жения лежит разнообразие обмена веществ и его приуроченность к сезонным изменениям.

Наступление того или иного сезона служит сигналом и стимулом для осуществления определенных форм обмена. Например, наступление весны, теплого времени года, вызывает в организме большинства наших рыб повышение интенсивности жизненных процессов: усиление окислительных процессов и питания, усиление общего пластического обмена, увеличение количества движений. При усилении общего пластического обмена у половозрелой особи начинает сильно возрастать и генеративный обмен, т. е. часть пластических веществ идет на построение половых клеток. Если же нет увеличения общего пластического обмена, то нет и генеративного обмена (исключения из этого правила будут разобраны позднее). Давно известно, что голодные, истощенные рыбы не размножаются. На созре-

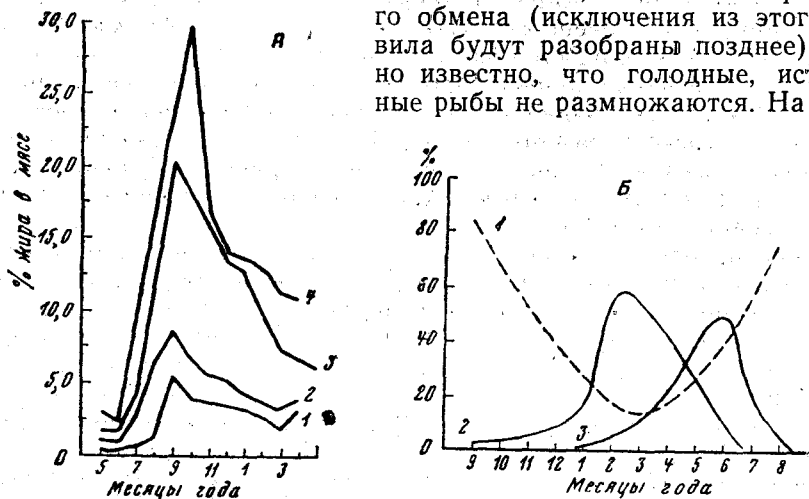


Рис. 142. Зависимость накопления жира, питания и размножения от сезона года.

А—сезонные колебания жира (в %) в теле сельди у разных возрастных групп (1, 2, 3, 4—возрастные группы) (по И. В. Кизеветтер); Б—Соотношение циклов питания и размножения у пикши (*Melanogrammus oeglefinus*). На ординате—процент особей, имеющих пищу в желудке (1), созревшие гонады (2) и 3—процент зрелых рыб. На абсциссе—месяцы года (по М. Браун)

вание половых клеток требуется много специфических веществ и они должны поступать в половую железу из общего фонда обмена веществ питающейся или не питающейся в данный момент особи, но имеющей для этой цели резервы в своем теле (рис. 142, Б). Оказывается, создание подобных резервов также зависит от сезона года (рис. 142, А).

С наступлением осенне-зимних холодов в организме многих наших рыб наблюдается понижение жизненных процессов, снижение или даже полное прекращение питания, уменьшение количества движений и снижение окислительных процессов в организме. В это время генеративный обмен прекращается или сильно снижается. Изменения, происходящие в половых клетках в этот период, могут быть с качественной стороны весьма сложными и глубокими, но с количественной стороны почти не меняются, так как в начале зимнего периода, длящегося в условиях средних и северных широт до 6—8 месяцев, половые клетки весенне-нерестующих рыб становятся уже зрелыми или весьма близкими к полному созреванию.

Биохимические и физиологические изменения во время созревания и вымета половых продуктов

Наиболее резкие изменения химического состава тела наблюдаются у тех рыб, которые, почти достигнув половозрелого возраста, совершают большие миграции к местам нереста. Таким примером могут служить лососи (особенно кета, горбуша, нерка), многие осетровые, некоторые сельди и другие рыбы.

Например, осенняя кета после того, как вырастет в водах Тихого океана, совершает миграцию для размножения в р. Амур. В конце августа и начале сентября она заходит в лиман Амура. В это время в ее теле содержится много жира. Поднимаясь в верховье Амура и его притоки, осенняя кета совершает путь иногда свыше 2000 км. Во время этой пресноводной миграции кета не питается. В то же время у нее происходит созревание половых продуктов. Вес ястыка у кеты, мигрирующей по Амуру, увеличивается в 2,5 раза по сравнению с весом его у кеты из Амурского лимана (о. Лангр). Еще более грандиозные миграции наблюдаются у нерки в Северной Америке. Так, например, она проходит по р. Юкоя до 3600 км, преодолевая ежедневно по 30—40 км своего миграционного пути.

Чтобы преодолеть такие громадные пространства против течения реки и обеспечить созревание половых продуктов, такие рыбы должны иметь большие запасы высокоэнергетических веществ в своем теле. Обмен веществ у таких мигрантов резко отличается от обмена веществ у рыб, не совершающих больших миграций. Например, у красной кеты к периоду нерестовой миграции накапливается жир в максимальном количестве, который затем весь расходуется в нерестовую миграцию.

Основной особенностью обмена веществ у таких рыб в миграционный период является высокий энергетический обмен в состоянии голодания. При таком физиологическом состоянии происходит созревание половых клеток. Усиление окислительных процессов в организме мигранта требует большого количества энергетического материала. Таким материалом является прежде всего жир. Но сам по себе жир в организме не окисляется. Он сгорает только при посредстве белка, который собственно и создает определенную биохимическую направленность процесса окисления. Поэтому потеря жира мигрирующей рыбой сопровождается также и потерей белка. В табл. 187 приводятся данные по изменению химического состава тела мигрирующей осенней кеты в Амуре. Причем, за исходную величину принята величина, характеризующая кету в начале хода (о. Лангр).

Изменения химического состава мигрирующей осенней кеты весьма велики. Потери жира и белка за время размножения настолько огромны, что кета не способна к дальнейшей жизни в природных условиях и умирает.

Заключительным этапом всей этой смертельной, но удивительно «желанной» миграции является вымет половых продуктов в гнезда, которые кета вырывает рылом и хвостом в речной гальке, в результате чего она очень сильно истощается.

У других мигрантов также происходят большие изменения в обмене веществ, хотя и не настолько катастрофические, как у кеты.

З. Е. Тилик определял изменение азотсодержащих веществ у свирского лосося в период миграции и отметил значительные колебания их (табл. 188).

Процентное содержание общего и белкового азота постепенно па-

Таблица 187

Изменение химического состава мигрирующей кеты (ко Б. П. Пентегову, Ю. Н. Ментову и Е. Ф. Курнаеву)

Пункт наблюдения	Расстояние от моря (км)	Изменения в % (от о. Лангра)					
		жира		белка		зола	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀
Лангр	0	—	—	—	—	—	—
Озерлах	48	+37,8	+5,9	-0,46	-3,44	+0,77	-1,37
Воскресенская	221	-5,5	-10,6	-7,56	-8,63	-7,71	-6,18
Н. Тамбовское	570	-46,3	-49,6	-18,08	-15,02	-5,17	+0,68
Вознесенское	729	-59,2	-58,4	-21,74	-25,27	-11,52	-9,62
Елабуга	945	-53,3	-46,4	-20,62	-11,85	-10,80	+0,39
р. Хор (Мартыни- ха)	1193	-70,5	-77,9	-29,79	-25,34	-16,19	-20,62
Георгиевские клю- чи:							
нерестующие I	1200	-74,8	-82,8	-34,51	-39,72	-20,31	-28,15
нерестующие II		-78,3	-81,7	-41,45	-20,89	-32,65	-13,39
отнерестовавши- ея		-98,8	-89,9	-48,32	-44,44	-35,46	-29,52
погибающие		-98,8	-97,3	-57,29	-57,68	-47,03	-47,07

Таблица 188

Изменение азотсодержащих веществ у свирского лосося

Формы азота	Пол	Ходовые	Нерестующие	Покатные
Общий	♂, ♀, ♂, ♀	3,46	2,71	2,32
		3,54	2,82	2,57
Экстрактивный	♂, ♀, ♂, ♀	0,54	0,45	0,47
		0,54	—	0,45
Белковый	♂, ♀, ♂, ♀	2,91	2,24	1,88
		2,92	—	2,08

дает во время миграции приблизительно на $\frac{1}{3}$. Причем $\frac{2}{3}$ из этих потерь приходится на время до нереста и $\frac{1}{3}$ после нереста.

Сопоставляя данные (табл. 189) по изменению химического состава у чавычи, кеты, свирского лосося и шотландского лосося, легко видеть, что у всех этих лососей значительно изменяется количество жира, белка и зольных веществ в период нерестовой миграции.

Более сильная потеря жира наблюдается у более жирных рыб. Например, чавыча потеряла к моменту нереста около 84% имевшегося жира, а другие лососевые 59—74%. За время нерестовой миграции кета тратит не только почти все запасы жира, но и больше половины своего белка. Сильно уменьшаются у них и внутренние органы, атрофируется кишечник (рис. 143). Свирский лосось тратит около $\frac{2}{3}$ белка за время нерестовой миграции.

Кета и свирский лосось теряют жир во время миграции приблизительно в равных количествах (относительно веса), а белка больше тратит свирский лосось, но кета после этого погибает, а свирский лосось продолжает жить. Б. П. Пентегов, Ю. Н. Ментов и Е. Ф. Курнаев показали, что у кеты «после израсходования $\frac{1}{3}$ запасов общей энергии

Изменение химического состава лососей в период нерестовой миграции (по Б. П. Пентегову, Ю. Н. Ментову, Е. Ф. Курнаеву, Грину и З. Е. Тилику)

Виды рыб	Входные		Нерестующие		Покатные	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
	белок мышц					
Свирский лосось	18,32	18,23	13,97	—	11,70	13,25
Амурская кета	21,08	20,68	17,66	18,66	13,26	13,96
Тихоокеанская чавыча	16,97		13,71		—	—
Шотландский лосось	—	20,6	—	17,2	—	—
	жир					
Свирский лосось	10,65	8,73	3,46	3,58	0,21	0,35
Амурская кета	9,19	11,28	2,96	2,89	0,17	0,49
Тихоокеанская чавыча	16,43	—	2,63	—	—	—
Шотландский лосось	12,1		—	3,9	—	—

начинается глубокое изменение белка, связанное с его более усиленным по отношению к жиру расходом». Мышечная ткань сильно меняется в качественном отношении, что находит свое выражение в более усиленном поглощении метиленовой голубой.

Потеря белка у кеты за время хода от о. Лангра (море) до р. Хора (нерест) ежесуточно составляет у самцов 1,73, а у самок 1,38% (от оставшегося белка).

Это значительно превосходит потерю белка наземными животными при голодании (собака при голодании теряет 1%). Пентегов, Ментов и Курнаев считают, что кета может израсходовать при голодании до 80% своего белка (собака всего только 40%), потому что рыбы при голодании потерю белка замещают водой, а наземные животные этого сделать не могут.

После нереста у кеты остается 21—23% энергии по отношению к преднерестовому состоянию, а у свирского лосося всего 12—17%. У других рыб также происходят изменения в химическом составе тела в период миграции, хотя и не так сильно, как у лососей.

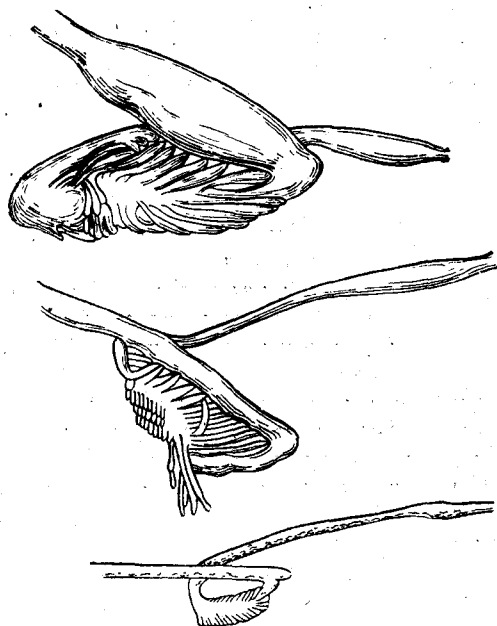


Рис. 143. Изменение кишечника чавычи по мере хода в реку. Сверху вниз: в устье, в начале хода, на нерестилище (по Л. Шейрингу)

Причина умирания кеты и горбуши после нереста пока остается не выясненной. Почему кета гибнет при более высоких запасах энергии в своем теле, чем свирский лосось, который остается жить и способен размножаться в последующие годы? По-видимому, решение этой загадки надо искать не с помощью методов калориметрии, а путем исследования всей жизнеспособности рыбы, выносливости ее нервной системы, исследования траты в этот период незаменимых аминокислот.

Для сравнения с лососями приведем данные по изменению химического состава у полициклической рыбы с порционным икротетанием (верховка). Верховка не мигрирует, продолжает питаться все время, даже в период икротетания.

В табл. 190 приводятся данные по изменению белка и жира в теле и гонадах верховки в связи с нерестом, который проходил в данном опыте с 12 июня по 15 июля.

Таблица 190

Процентное содержание азота и жира в теле и гонадах верховки (по Е. А. Яблонской) дано в процентах от сухого вещества

Объект анализа	Пол	Дата определения						
		10/VI	22/VI	12/VII	24/VII	11/VIII	26/VIII	10/IX
Азот в теле	самки	10,80	10,85	10,60	10,20	9,85	9,75	10,05
	самцы	10,50	10,85	10,65	10,25	9,95	9,65	9,85
Азот в гонадах	самки	12,45	12,75	12,35	11,40	10,35	11,05	11,80
	самцы	11,95	12,40	12,10	10,75	8,90	9,25	8,30
Жир в теле	самки	2,60	3,31	3,60	10,80	8,80	10,35	8,25
	самцы	3,65	2,30	4,75	6,35	5,85	10,40	11,05
Жир в гонадах	самки	3,51	2,60	3,65	36,20	14,30	13,90	6,30

Количество белка и жира изменяется, причем наибольшие изменения отмечаются в заключительный период нереста. У самцов этот период растянут несколько больше, чем у самок. Количество жира как более лабильного вещества изменяется более резко, чем количество белка. Особенно сильно возрастает количество жира после вымета всех созревших половых продуктов. Азот, идущий на построение тела в нерестовый период, уменьшается до 1%, а после нереста опять увеличивается до 6—7%.

Для лососей характерно то, что они в период всей нерестовой миграции и во время нереста не питаются. У верховки же, несмотря на интенсивное питание в нерестовый период, почти полностью прекращается весовой и линейный рост. Эти данные ясно доказывают, что генеративный обмен требует для своего осуществления много пластических веществ и энергии. После вымета половых продуктов значительная часть питательных веществ из пищи идет на рост всего тела и отложения в виде жира.

В период размножения у рыб происходят большие изменения и в общем обмене. Еще Линдштедт (1914 г.) указывал, что щуки в нерестовый период меньше потребляют кислорода и меньше выделяют азотистых продуктов. Н. В. Ермаков и Н. Б. Медведева показали на голубом окуне, что в период половой активности рыбы меньше потребляют кислорода, чем в период полового покоя (табл. 191).

Таблица 191

Потребление кислорода голубым окунем в период полового покоя и половой активности

Состояние рыб	Потребляется O_2 (в $см^3/кг$ живого веса)
Нормальные самцы:	
половой покой	298
половая активность	188
Нормальные самки:	
половой покой	274
половая активность	159
Кастрированные самцы	294
» самки	277

несколько меньше в период роста яиц (II и III стадии по его шкале), чем до и после этого периода. Интересно, что одновременно с этим снижением интенсивности дыхания происходит увеличение распада белковых тел и выделение аммиака. По сравнению с начальным периодом (I стадия) уменьшение потребления кислорода происходит на 8,5%, а увеличение выделения аммиака — на 20%.

Таблица 192

Дыхание верховки до и после нереста

Дата	22—23/VI	7—8/VII	23—24/VII	11—12/VIII	26—27/VIII	10—11/IX
t°	23,8—18,6	24,4—21,0	24,4—22,0	25,2—20,2	19,4—16,2	15,2—13,0
Потребление O_2 в $мг/г$ час (среднее за сутки)	0,48	0,57	0,49	0,45	0,42	0,28

Нам удалось проследить глубокие изменения общего обмена веществ и отдельных его звеньев в связи с размножением у окуня и у стерляди.

В период созревания половых продуктов у самца и самки происходит неодинаковое потребление O_2 и выделение CO_2 , NH_3 как конечных продуктов обмена (рис. 144, 145).

В период роста ооцитов (стадия III и IV) и спермиев происходит общее повышение окислительных процессов в организме. Это повышение более резко выражено у самцов, чем у самок. Кроме этого общего сходства есть и более глубокое различие между уровнем и характером обмена у самцов и самок. Если у самок довольно плавно идет повышение потребления O_2 по мере созревания икры от II до IV стадии включительно, то у самцов сразу же после вымета происходит резкое снижение потребления O_2 , а на III и IV стадиях оно опять повышается. Дыхательный коэффициент на стадиях III и IV очень близок к I. В это же время азотистый обмен сильно снижен. Вернее, снижен распад белка до конечного продукта.

Особый интерес представляет период икотметания, когда половые продукты текучи, и затем следующий за ним период — период вскоре после выметывания. У самцов и самок, имеющих текущие половые про-

Живородящая рыбка гуппи, по опытам Рефи и Фонтейн, потребляет кислорода больше в период размножения.

Е. А. Яблонская (1951) у верховки также отметила увеличение потребления кислорода в нерестовый период (табл. 192).

Хотя в опыте Е. А. Яблонской не была соблюдена одинаковость условий опыта (была разная температура), однако разница в потреблении кислорода велика, и поэтому выводы автора, по-видимому, справедливы.

Приведем еще пример с гамбузией. И. Х. Максудов (1948) показал, что живородящая рыбка гамбузия потребляет кислорода

дукты, резко снижается потребление O_2 и дыхательный коэффициент. У самцов также снижается аммиачный коэффициент (N/O), а у самок, наоборот, повышается. Вскоре после вымета у самцов и самок увеличивается потребление O_2 , дыхательный коэффициент, а аммиачный

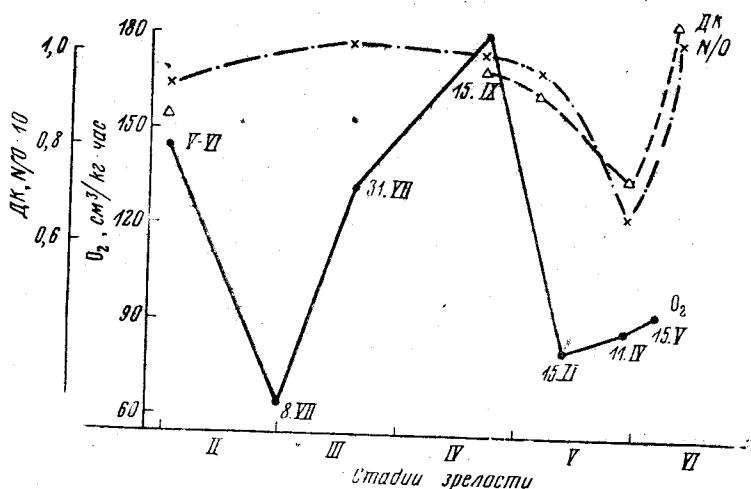


Рис. 144. Потребление кислорода, дыхательный (ДК) и аммиачный (N/O) коэффициенты у самцов окуня на разных стадиях зрелости половых клеток при $t=14^\circ$ (наши данные)

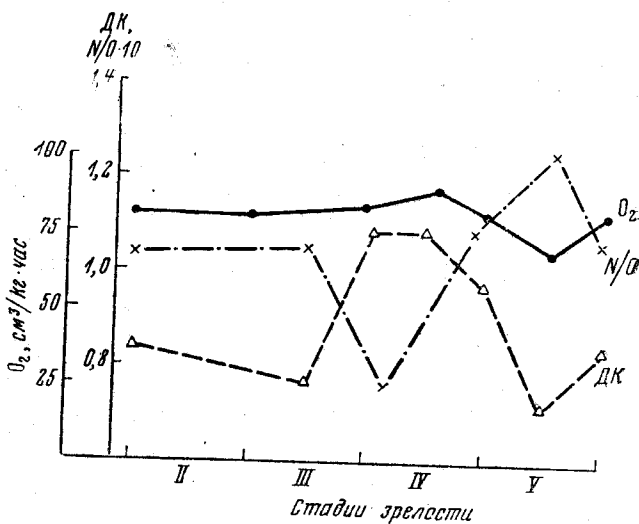


Рис. 145. Потребление кислорода, дыхательный (ДК) и аммиачный (N/O) коэффициенты у самок окуня на разных стадиях зрелости половых клеток при $t=14^\circ$ (наши данные)

коэффициент у самцов увеличивается, а у самок уменьшается. Как видно, у каждого пола по-своему протекает обмен не только с количественной стороны, но, что особенно важно, и с качественной.

Представляют интерес данные, полученные нами совместно со студентом В. П. Сорокиным, по дыханию гонад у окуней и пескарей. На

III стадии ткань яичника окуня и пескаря более интенсивно дышит, чем до и после, а ткань семенника окуня на такой же стадии дышит наименее интенсивно (рис. 146). Необходимо заметить, что, в общем, ткань семенника более интенсивно дышит, чем ткань яичника, самец больше потребляет O_2 на 1 г живого веса, чем самка.

В главе «Кровь» было указано, что многие показатели крови рыб изменяются в связи с созреванием половых продуктов и их выметом. Приведем здесь некоторые наши данные, полученные на окунях, дыхание которых только что было рассмотрено.

Количество гемоглобина в крови самцов и самок окуня резко уменьшается во время вымета и вскоре после него, а к осени увели-

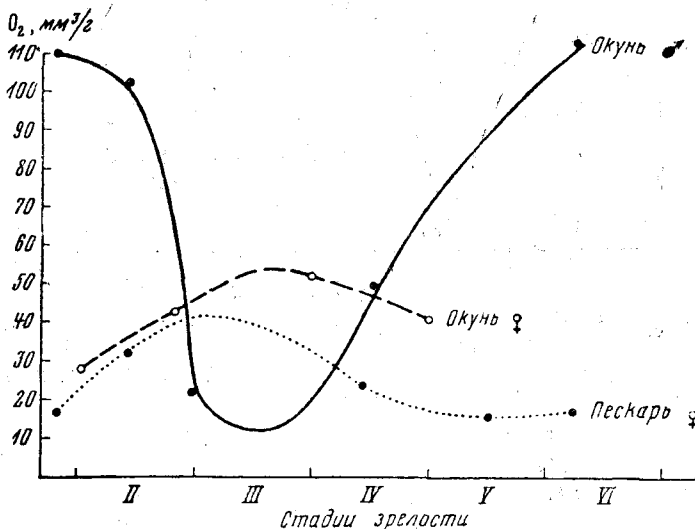


Рис. 146. Потребление кислорода половой железой окуня и пескаря на разных стадиях зрелости половых клеток при $t=18^\circ$ (наши данные).

чивается (рис. 147). Уровень гемоглобина характеризует до некоторой степени уровень окислительных процессов в организме. Другой величиной, характеризующей уровень окислительных процессов, является окислительно-восстановительный потенциал (Eh), иначе электронное напряжение. На рис. 148 приводятся величины Eh в крови и в половой железе окуней. Как в крови, так и в половой железе происходят, в общем, синхронные изменения окислительно-восстановительного потенциала. Надо полагать, что уровень электронного напряжения в крови оказывает решающую роль на уровень электронного напряжения в половой железе, которую кровь непрерывно снабжает рядом веществ. В какой степени окислительно-восстановительные свойства половой железы оказывают влияние на кровь, сказать пока трудно, ибо нет точных данных, но можно предполагать, что такая зависимость тоже есть.

Как видно на рис. 144, стадия II является весьма значительной в том смысле, что окунь (самец), имеющий II стадию зрелости половой железы, потребляет наименьшее количество O_2 . Переход половой железы в IV стадию происходит при повышении потребления O_2 самой железой и всем организмом в целом (см. рис. 144, 146), при повышении окислительно-восстановительного потенциала половой железы и крови (рис. 148). Из этих данных для самца окуня можно сделать общий вы-

вод, что созревание половых продуктов происходит при повышенном окислительном обмене (в общих чертах это правильно и для самок).

Окунь не особенно требователен к условиям внешней среды во время созревания и вымета половых продуктов. Он созревает и нерестится как в реке, так и в озерах и прудах, как в больших водоемах, так и в малых (даже в ванне), как в текучих водах, так и в стоячих. Однако такая нетребовательность все же не беспредельна.

Окунь, как было показано в опыте С. Н. Скадовского и О. И. Парфеновой (1937), под действием эндокринных препаратов (например, гравидан) созревает в аквариальных условиях и выметывает половые

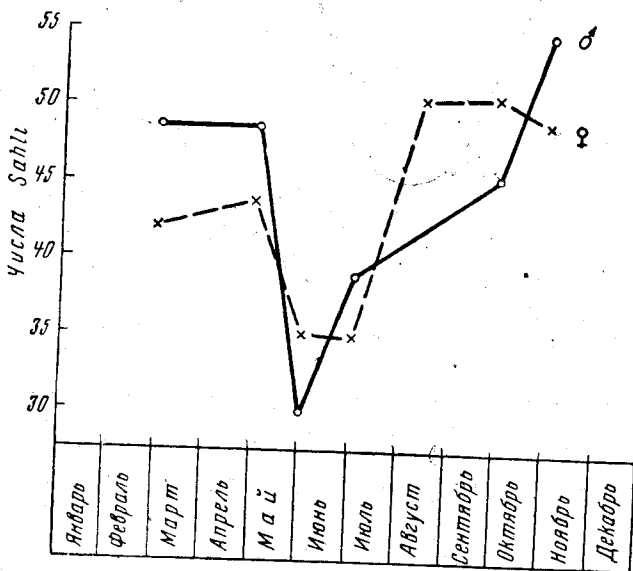


Рис. 147. Содержание гемоглобина (число Сали) в крови взрослых окуней в зависимости от сезона года и нереста (наши данные)

продукты даже осенью. Гистологические исследования В. П. Трофимович показали, что икра у окуня созревает вполне нормально. Известно, что в период созревания и вымета окунь выбирает пониженные температуры. Мы повторили этот опыт в 1941 г. только с одним изменением — повысили температуру воды до 20—22°. Оказалось, что такое повышение температуры в этот период резко изменило весь обмен в организме рыбы и созревшая уже икра не была выметана, как обычно, а оставалась в теле самки и постепенно дегенерировала. Дегенерация икры внешне сводится к тому, что оболочки икринок разрушаются, а содержимое икринок сливается между собой. Получается киселеобразная масса, которая постепенно всасывается в кровь и поступает в общий обмен организма.

Если обычно после введения гравидана зрелая икра у окуня выметывается на 2—3-й день даже в отсутствие самца и субстрата для выметанной икры (как было в лаборатории), то при повышенной температуре этого не происходит в продолжение длительного времени. Как видно на рис. 149, в крови и в ястыке окуня произошли значительные изменения в количестве гемоглобина и в величине окислительно-восстановительного потенциала. В конечном итоге уровень окисли-

тельных процессов в организме понизился, уменьшились величины Eh , Hb и потребление O_2 .

Снижение уровня окислительно-восстановительного потенциала наблюдалось и у других рыб. Так, например, Г. Н. Калашников и С. Н. Скадовский (1948) отмечали, что у севрюг, содержащихся в бассейнах, повышается концентрация холестерина в крови и увеличивается способность ястыка восстанавливать метиленовую синь (т. е. пони-

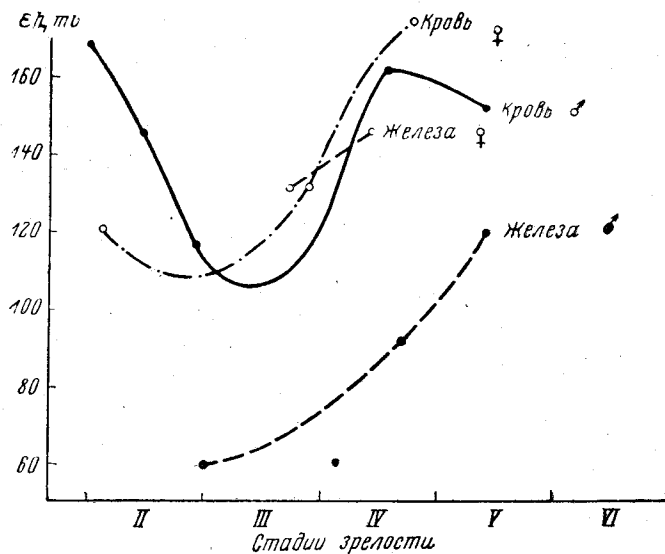


Рис. 148. Изменение окислительно-восстановительного потенциала (Eh) в крови и половой железе у окуней (наши данные)

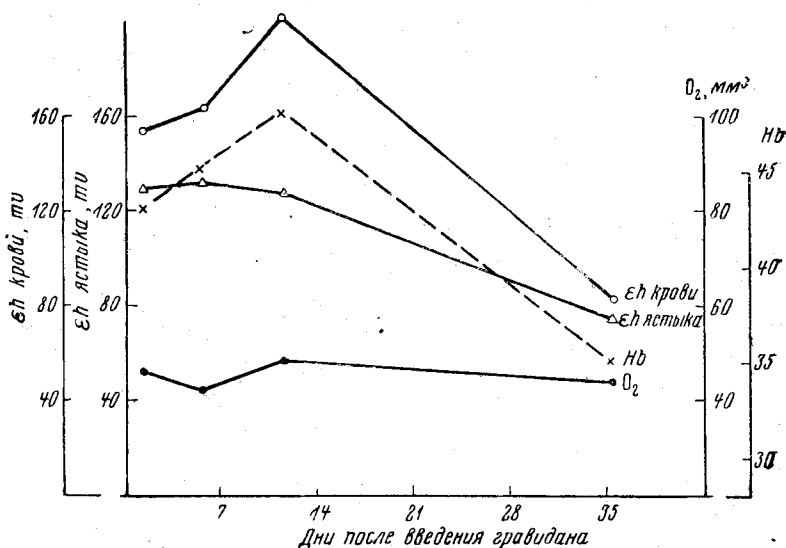


Рис. 149. Изменение окислительно-восстановительного потенциала (Eh) крови и ястыка, интенсивности дыхания (O_2) ястыка, содержания гемоглобина (числа Сали) в крови у самки окуня на IV стадии зрелости в связи с дегенерацией половых клеток (наши данные)

жается окислительно-восстановительный потенциал). С. Н. Скадовским была высказана мысль, «что основным условием нормального созревания половых продуктов на последнем этапе их развития является высокий уровень окислительно-восстановительного обмена гонады, а следовательно, и соответствующее физиологическое состояние организма» (Скадовский, 1955).

Эти чрезвычайно сложные вопросы физиологии созревающей и нерестящейся рыбы остаются во многом пока еще очень мало изученными.

Ранее мы указывали, что у рыб имеются разные формы размножения, разная цикличность размножения. Хотя каждая рыба при созревании проходит три основных этапа готовности к размножению.

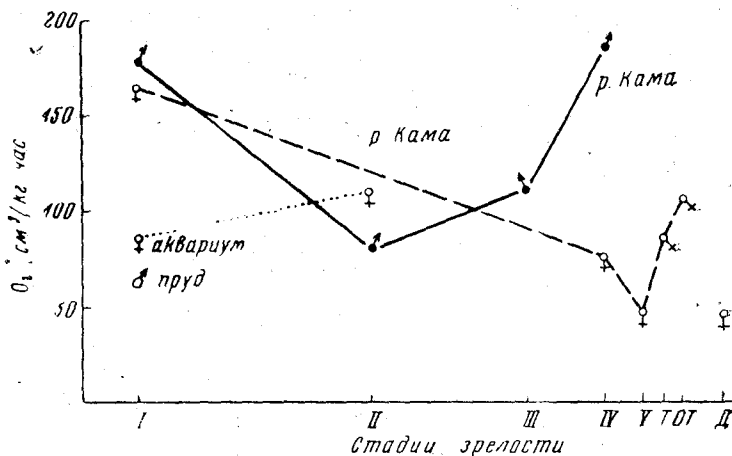


Рис. 150. Потребление O₂ стерлядями, взятыми из р. Камы, пруда и аквариума. ♂ — самцы; ♀ — самки; Т — текущие, ОТ — отметавшие, Д — дегенерирующие особи (наши данные);

однако форма и цикличность размножения, а также порционность икрометания значительно усложняют все физиологические и биохимические процессы размножающихся рыб. Поэтому надо предполагать, что биохимические и физиологические процессы, протекающие у рыб в период их размножения, неоднотипны.

Наши исследования по физиологии стерляди во время ее размножения в реке (р. Кама, 1941 и 1945 гг.) и ее созревания в прудах и бассейнах (1946—1953 гг.), а также исследования по физиологии окуней показывают, что у этих двух видов рыб имеются значительные различия в биохимических и физиологических процессах в преднерестовый период, хотя оба вида принадлежат к полициклическим, однопорционным, весеннерестующимся рыбам. Разница в интенсивности газообмена всего организма рыбы, в величинах Ен крови и гонад наблюдается даже у самок и самцов, имеющих одинаковую стадию зрелости половой железы. На рис. 150 приводятся величины интенсивности дыхания стерлядей, взятых из речных условий и имеющих разные стадии зрелости. Для сопоставления приводятся аналогичные данные для стерлядей из прудов и бассейнов.

Самцы на IV стадии более интенсивно дышат, чем на предыдущих стадиях, а самки постепенно уменьшают количество потребляемого O₂ и на V стадии, т. е. на нерестовой и на преднерестовой, потребляют

минимум его. Следовательно, в преднерестовый период у самцов и самок стерляди потребность в O_2 , растворенном в воде, изменяется неодинаково.

Количество Hb в крови самок стерляди также уменьшается в преднерестовый и нерестовый периоды (рис. 151).

Данные, приведенные на рис. 150 и 151 показывают, что количество гемоглобина в крови и интенсивность потребления O_2 изменяются синхронно только в период нереста. В период же, предшествующий IV стадии (на I—III), наблюдается обратный характер изменений.

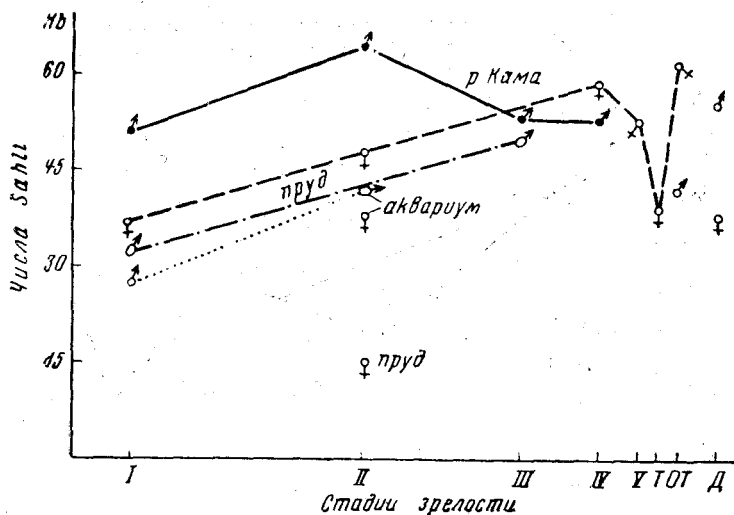


Рис. 151. Содержание гемоглобина (число Сали) в крови стерлядей, живущих в разных условиях. Обозначения см. на рис. 150 (наши данные)

В нерестовое время Hb крови и половой железы у самок увеличивается (рис. 152).

Если взять последний этап созревания икры у стерляди — переход от IV к V стадии, то мы видим, что в это время происходит уменьшение потребления O_2 , уменьшение Hb в крови и увеличение Hb крови и ястыка (главным образом икры).

Иной характер изменений наблюдается у самцов стерляди. У них Hb крови постепенно уменьшается и становится наименьшим в период текучести (рис. 153).

Стерляди, содержащиеся в прудах и бассейнах, имели пониженное потребление O_2 , меньшее количество Hb в крови и пониженное Hb в крови и в половых железах.

Приведенные данные С. Н. Скадовского и Г. Н. Калашникова, а также наши данные ясно указывают на то, что содержание реофильных рыб в прудах или бассейнах приводит к значительному снижению уровня многих звеньев сложного окислительного процесса.

Изменение внешних условий настолько сильно меняет характер и интенсивность обмена веществ у рыбы, что созревание половых продуктов и их вымет делается невозможным. Гораздо сложнее ответить на вопрос, на что измененная среда действует прежде всего и как это потом трансформируется во многих физиологических процессах.

Действительно, у стерлядей, находящихся в прудах и бассейнах, снижен окислительный процесс. Но почему он снижен, если ее окру-

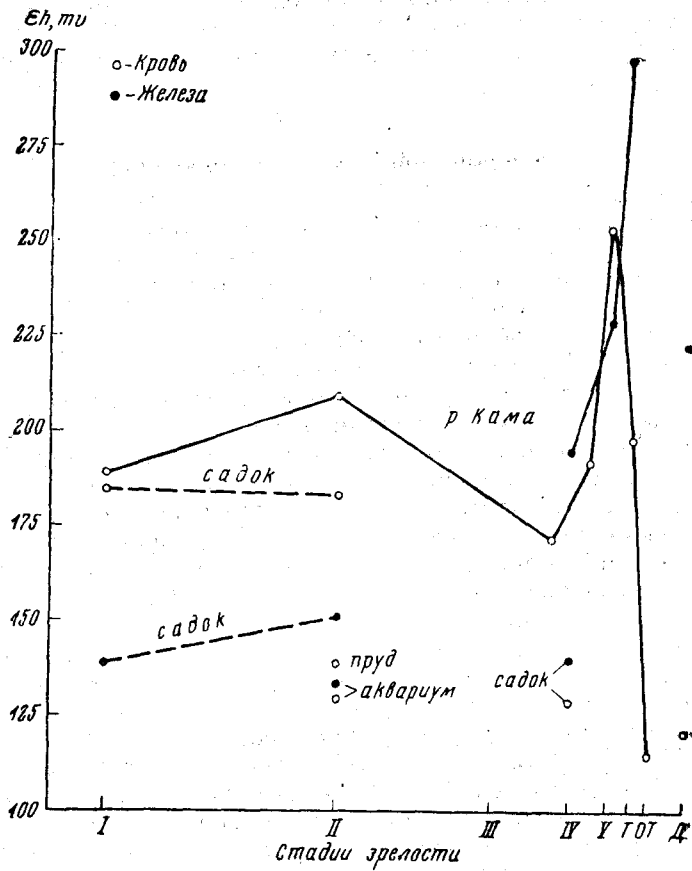


Рис. 152. Окислительно-восстановительный потенциал крови и жабника у самок стерляди, живущих в разных условиях (наши данные)

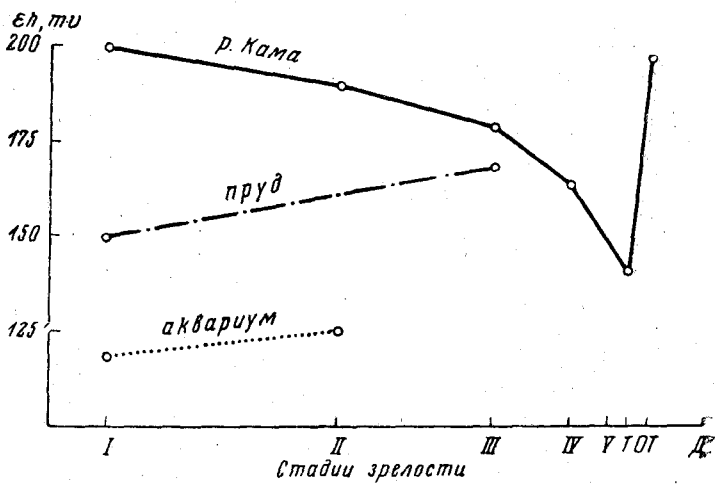


Рис. 153. Окислительно-восстановительный потенциал крови у самцов стерляди, живущих в р. Кама, пруде и аквариуме (наши данные)

жает вода, хорошо насыщенная кислородом? Нам думается, что у стерляди нет потребности в повышенном количестве O_2 . Она потребляет его столько, сколько требуется ее организму при данном физиологическом состоянии.

Значение проблемы размножения

По мере расширения плана работ по рыбоводству и увеличения объектов рыбоводства проблема размножения рыб приобретает громадное хозяйственное значение. Для того чтобы целиком овладеть биологическим циклом выращиваемой рыбы и сделать ее полностью объектом рыбоводства, необходимо добиться ее размножения в искусственных условиях. Если рыба не размножается в искусственных условиях, хотя живет и растет, то ее хозяйственное значение сильно снижено.

Ранее было указано, что размножение занимает относительно небольшой период времени во всем онтогенезе рыбы, однако этот процесс для своего осуществления требует особых условий. Если внешние условия не благоприятствуют, то размножение не осуществляется. Поэтому можно часто наблюдать, что даже такие старые объекты рыбоводства, как карпы, при изменяющихся условиях (снижение температуры, загрязнение воды и др.) отказываются от размножения, имея зрелые половые продукты.

По мере культивирования данного вида рыб в прудовом хозяйстве человек постоянно стремился улучшить породные качества разводимой рыбы с целью повышения рыбопродуктивности, скороспелости, улучшения качества мяса или улучшения каких-либо других свойств. Для этого необходимо размножение рыб. Причем в целях улучшения породных качеств разводимой рыбы производится специальная племенная работа, целью которой является выведение новых пород или улучшение имеющихся. Через размножение в выведенной породе рыб закрепляются те качества, которые представляют наибольший хозяйственный интерес.

За последнее время в рыбоводстве стали широко применять методы гибридизации. Гибридизация есть скрещивание, при котором самец и самка принадлежат к разным породам, видам, родам и даже семействам. В результате гибридизации иногда удается получить такое потомство, которое сочетает в себе желательные для человека качества (повышенный темп роста, скороспелость, сопротивляемость к инфекционным и паразитарным болезням, устойчивость к неблагоприятным факторам абиотической внешней среды, форма, расцветка и другие качества). Гибридизацией рыб у нас в Союзе много занимаются Н. И. Николюкин и В. С. Кирпичников. Через размножение рыбовод имеет возможность легче, быстрее и глубже изменить природу рыбы и закрепить в потомстве получаемое новое качество.

Громадную роль играет размножение при акклиматизации новых видов рыб. В природе иногда без участия человека происходит заселение новых мест тем или иным видом рыб. Чтобы закрепиться в новом месте на долгое время, рыбы должны не только освоить его в течение своей индивидуальной жизни, но и дать жизнеспособное потомство. Если данный вид на новом месте живет и размножается, то это значит, что он акклиматизировался. Для акклиматизации того или иного вида в новом месте акватории необходимо обязательное условие — осуществление размножения.

Ранее указывалось, что для осуществления размножения должно

быть благоприятное сочетание многих факторов как внутренних, так и внешних. Как правило, в новом месте организм рыбы не находит такого сочетания. В результате у нее получают глубокие нарушения в порядке и последовательности биохимических и физиологических процессов и, как следствие, — биологических процессов.

Ч. Дарвин в своем труде об одомашнивании животных приводит массу примеров, относящихся к разным представителям животного и растительного царства, когда организмы отказываются от размножения, будучи перенесенными в новые места. Причем Дарвин обращает на это внимание как на общебиологическое явление. При одомашнивании животных отмечается такая последовательность: отсутствие размножаемости, понижение плодовитости; по мере привыкания к новым условиям происходит повышение плодовитости.

У нас в стране широко разворачиваются работы по акклиматизации рыб. Стимулом к таким мероприятиям является возрастающая потребность добычи промысловых рыб. В целях акклиматизации реконструируют ихтиофауну некоторых водоемов (озера Севан, Балхаш, Аральское море) за счет вселения ценных видов рыб, заселяют вновь созданные водоемы (водохранилища) новыми видами рыб и др. Кроме того, проводится акклиматизация осетровых рыб в прудах и вообще в водоемах с замедленным стоком. Мы убеждены, что почти все проходные рыбы (живущие в морской и пресной воде) могут быть переведены в пресную воду — в пруды.

Первый этап на пути решения этого вопроса — это задержка длительности пресноводного образа жизни проходных рыб. В отношении осетровых рыб (осетр, севрюга и белуга) это уже успешно осуществляется. Вторым и наиболее трудным этапом является управление процессом размножения.

Уменьшение запасов некоторых промысловых рыб (лососевые, осетровые, сельдевые, некоторые карповые и др.) и особенно изменение гидрологического режима больших рек (Волга, Кура, Днепр и др.) заставляют исследователей усиленно заниматься вопросами размножения рыб. Гидростроительство на реках вызывает такие большие нарушения их режимов, что многие проходные рыбы не могут использовать старые места нереста в реках. Отсутствие надлежащих внешних условий исключает размножение проходных рыб.

Поэтому строительство гидросооружений на реках побуждает биологов выяснить те условия, которые благоприятствуют и тормозят размножение рыб. Перед нами стоит задача не только выяснить и описать эти условия, но и создать их экспериментально с целью вызвать размножение интересующих видов рыб.

Искусственное размножение рыб особенно широко стало практиковаться в нашей стране за последние 25 лет. Решены уже многие проблемы, но осталось много вопросов, которые еще ждут своего разрешения. Мы разберем здесь только некоторые наиболее важные вопросы искусственного размножения — созревание половых продуктов и их вымет.

Экспериментальное управление процессом размножения

Рассматривая этот вопрос, мы ограничимся разбором условий как внутреннего, так и внешнего характера, обеспечивающих созревание половых продуктов и их вымет.

Для обеспечения промысла того или иного вида рыб при изменившихся условиях в данном водоеме наиболее важно не только знать,

но и уметь обеспечить у интересующего вида полное нормальное созревание и вымет половых продуктов. Кроме этого, необходимо, чтобы вымет половых продуктов обеспечивал хорошее оплодотворение и нормальное развитие. Качество получающейся молоди является наиболее верным критерием качества половых продуктов.

Условия, при которых осуществляется процесс созревания половых продуктов и их вымет, у большинства рыб бывают разные. Уже было рассмотрено, что созревание половых клеток в организме рыбы происходит при генеративном обмене веществ, который создает особое физиологическое и биохимическое состояние рыбы, благоприятствующее созреванию и обеспечивающее его. Экспериментальных работ в этом направлении сделано очень мало. Большинство исследователей касаются вопросов связи между созреванием половых клеток рыб и теми условиями естественной среды, при которых живет тот или иной вид рыб. П. А. Дрягин (1949) провел исследование этих связей и обобщил свои данные и данные многих других исследователей в сводке о половых циклах и нересте рыб.

Большие и разносторонние исследования были проведены по вопросу о нересте рыб и получении зрелых половых продуктов для целей искусственного рыборазведения. Исследования по этому вопросу разветвлялись в следующих трех направлениях.

1. Экологическое. Исследовалась значимость температуры, света, течения воды, грунта, субстрата для откладки икры, экологического ландшафта, другого пола и т. п. Все указанные факторы в природной обстановке являются для рыб необходимыми условиями в период нереста. Степень зависимости осуществления нереста от того или иного фактора у разных видов рыб разная.

2. Физиологическое. Сюда относится прежде всего обмен веществ и изменения, связанные с ним: дыхание, свойства крови, окислительно-восстановительные свойства тканей и половой железы, биохимические изменения мышц и половых желез.

3. Эндокринологическое. Влияние желез внутренней секреции (пролан, фолликулин, тиреоидин, гипофиз и другие) на икрометание. Наибольшее значение приобретает введение в организм рыбы суспензии гипофиза и тиреоидина.

Рассмотрим несколько подробнее результаты, полученные исследователями этих трех направлений.

Е. Светозаров и Г. Штрайх (1941) в обзорной статье, посвященной рассмотрению вопроса о значении внешних и внутренних факторов в половой периодичности животных, особое внимание уделяли свету и гипофизу. Свет, по утверждению этих авторов, является главным (первичным) фактором, регулирующим половую периодичность. Однако свет может оказывать влияние «только при участии гипофиза». По мере усложнения организации в ряду животных возрастает роль вторичных факторов: 1) физиологических (питание, температура); 2) нейросексуальных (наличие особей другого пола, игры—ухаживание); 3) экологических.

Вторичные факторы не являются специфическими, влияющими на половой цикл, но они являются основной предпосылкой для физиологической подготовки организма к процессу размножения (они могут замедлить его или приостановить) и в реализации размножения.

В отношении рыб схема Е. Светозарова и Г. Штрайха в какой-то мере применима. Однако у рыб существует такое разнообразие в половом цикле — в характере размножения, что имеется масса отклонений от этой схемы.

Влияние факторов внешней среды на созревание и вымет половых продуктов

Из внешних факторов рассмотрим только такие, которые встречаются наиболее часто или постоянно в естественной для данного вида среде обитания (свет, температура, течение воды, концентрация кислорода, другой пол, экологический ландшафт). Все эти факторы постоянно встречаются в разных сочетаниях и последовательностях, а поэтому необходимо рассмотреть, в какой мере и в какое время оказывает влияние тот или иной фактор на созревание половых клеток и их вымет.

Температура. Наиболее сильное влияние на созревание половых клеток оказывает температура воды. К сезонным колебаниям температуры рыбы достаточно хорошо приспособились в средних и северных широтах. У них выработался определенный ритм созревания половых клеток и их вымет в ответ на сезонный ритм температуры. Ранее уже рассматривалось, что есть рыбы весеннерестующие, летнерестующие и осеннерестующие. Кроме этих больших сезонных зависимостей можно наблюдать более мелкие, или частные, зависимости. В рыболовстве хорошо известно, что ранняя или поздняя весна приводит соответственно к раннему или позднему нересту щуки, карпа, окуня, карася и других рыб.

Нерест наступает и осуществляется только при определенной температуре (так называемые, нерестовые температуры) (табл. 193). При снижении температуры нерест прекращается и возникает вновь, как только температура поднимается до прежнего уровня.

Таблица 193

Температура воды, при которой происходит нерест некоторых рыб (указана нижняя предельная температура) (сводные данные)

Виды рыб	t° нереста	Виды рыб	t° нереста	Виды рыб	t° нереста
Судак	12—14	Лещ (средняя Волга)	10—13	Шемая (р. Кура) . . .	18—22
Карп	17—18	Лещ (дельта Волги) .	17—20	Стерлядь (Кама, Волга)	9—15
Сом	18—19	Лещ (оз. Ильмень) .	13	Осетр (Волга)	10—11
Линь	19—20	Лосось (каспийский) .	14—7	Белорыбица	0,2—6
Карась серебряный .	20—22	Вобла	10—20	Налим	0,2—4
		Плотва	5—10		

Ихтиологией накоплен значительный материал, показывающий, что у рыб средних и северных широт созревание половых клеток и их вымет происходит только в определенном интервале температур. Экспериментальная проверка этого положения подтвердила его правильность. Курье (1921 г.) вызвал развитие гонад у колюшки на несколько месяцев раньше нормы путем повышения t до 17°. Н. Л. Гербицкий наблюдал, что под влиянием температуры у карпа изменяется микроструктура яйца и его химический состав. У половозрелых карпов зимой происходит накопление в яйце желтка и жировых веществ. Если же в зимнее время карпа поместить в воду с комнатной температурой, то через некоторое время такие яйца становятся похожими на летние яйца.

Баллоудж (Bullough, 1939) показал, что у голяна семенники развиваются (созревают до первой фазы) при t 17° и не развиваются вовсе

при 7°. Бюргер (Burger, 1939) показал, что температура воды является важным фактором, регулирующим сперматогенез у фундулюса. Метьюз (Matthews, 1939) отметил, что понижение температуры воды до 4,0—7,0° приводит к задержке созревания семенников у фундулюса (*Fundulus heteroclitus*), тогда как при t 21° созревание идет успешно. Вендель (1939 г.) считает, что для полного созревания семенников у фундулюса нужна температура в пределах 14—20°.

На трехиглой колюшке Б. Н. Казанскому удалось показать, что если в зимний период рыб содержать при t 20°, то у них происходит рост ооцитов и созревание завершается овуляцией яиц. Если же рыб содержать при 12—13°, то роста ооцитов и овуляции не происходит даже спустя длительное время.

Н. С. Строганов (1952) на стерляди показал, что для процесса созревания половых клеток нужна более высокая температура воды (18—20°), чем для периода икрометания (10—15°). При этом повышенная температура должна сочетаться с обильным кормлением и хорошим кислородным режимом.

Свет. Интенсивность освещения меняется в зависимости от сезона года. Это изменение может служить как активатором, так и сигналом для созревания и вымета половых клеток.

Однако экспериментальные данные показывают, что некоторые рыбы реагируют на изменение светового дня, а некоторые не реагируют.

Так, например, Беннетт (1930) на колюшке, Биссонет (1932) на окуне, Метьюз (1939) и Бюргер (1939) на фундулюсе показали, что свет не оказывает влияния на созревание половых клеток и их вымет.

Напротив, Гувер и Губерт (Houwer and Hubbard, 1937) ясно показали зависимость созревания половых клеток у ручьевой форели от интенсивности света. Эти авторы провели такой опыт. 60 форелей, отметавших икру и молоки в декабре, отсадили и затем добавочно к дневному свету освещали их электрическими лампочками из такого расчета, чтобы за неделю световой день увеличился на 1 час. После 8 недель такого освещения всех рыб разделили на две партии: первая оставалась на достигнутом уровне освещения, а для второй освещение систематически уменьшалось. Во второй партии рыбы раньше созрели и начали метать икру на 4 месяца раньше, чем в естественной обстановке. В этом опыте произведена как бы имитация освещения летне-осеннего периода. Уменьшение освещенности (что наблюдается осенью) стимулировало у форели вымет половых продуктов.

У живородящей рыбки *Brachygraphis episcopi*, размножающейся весной, свет ускоряет половое созревание. У этой рыбки Турнер (1938 г.) вызвал размножение зимой, давая ей добавочное освещение. Баллоудж отмечает, что свет действует стимулирующе на голяна только тогда, когда семенник его находится уже на I стадии.

Е. Ф. Поликарпова (1942 и 1954) отмечает, что свет несколько стимулирует продуктивность (количество) икры у маленького сомика (*Callichthys foscialis*).

Стимулирующее действие света сказывается не на всех рыбах и в значительной степени зависит от температуры (Баллоудж, Метьюз, Поликарпова). Меримен и Шидль (Merriman and Schedl, 1941) отмечали, что свет и температура влияют на оба пола неодинаково, например, свет оказывает стимулирующее влияние на созревание самок четырехиглой колюшки (*Apeltes quadracus*), но не влияет на самцов, тогда как пониженная температура полностью подавляет онтогенез у самок и очень слабо подавляет сперматогенез у самцов.

Механизм влияния света на размножение позвоночных животных

Биссонет и Бенуа представляли в следующем виде: свет действует на центральную нервную систему через орган зрения, а затем уже центральная нервная система оказывает влияние на функцию гипофиза, который в свою очередь влияет на функцию половой железы. Половая периодичность регулируется внешним фактором — свет и внутренним фактором — гипофиз. Гипофиз является «трансформатором» света.

Течение воды. Некоторые речные рыбы размножаются только в текучей воде.

Такие проходные рыбы, как осетровые (осетр, севрюга, белуга) и лососевые (кета, горбуша), требуют для размножения речных условий. Перенос, например, зрелых осетров или севрюг в условия стоячей воды полностью прекращает вымет половых продуктов, которые затем разрушаются (дегенерируют). Такие проходные рыбы, как осетровые, лососи, сельди и другие, в период нерестовой миграции входят в реки с не совсем зрелыми половыми продуктами. Они дозревают во время продвижения рыб вверх по реке. Этот этап дозревания половых клеток совершается при таком физиологическом и биохимическом состоянии организма, когда имеется высокий энергетический обмен, высокий уровень окислительных процессов. Длительность этого дозревания весьма различна и занимает от нескольких дней до нескольких месяцев. Например, осетровые Каспийского моря поднимаются в Волге до 1500 км, в Куре до 600 км, а в Самуре до 15 км.

Создать искусственную среду, похожую на естественную, которая обеспечивала бы размножение рыб, пытались многие рыбоводы. Имитация речных условий осуществлена, пожалуй, наиболее полно в бассейнах с циркулирующей в них водой. В Советском Союзе такие бассейны были построены по проекту А. Н. Державина на Куринском экспериментальном заводе около Баку.

Первые опыты А. Н. Державина (1915—1916 гг.) с «выдерживанием осетровых производителей» в земляных проточных бассейнах обычно типа дали отрицательный результат (во всех случаях наступала полная дегенерация половых продуктов). Положительные результаты были получены в специально выстроенных бассейнах.

А. Н. Державин (1938) высказал такую мысль относительно необходимости проточности воды для созревания и нереста рыб: «Работа, производимая рыбой при подъеме вверх по реке, связанная с затратой живого вещества, создает благоприятные условия для биохимических процессов, обуславливающих созревание. Уменьшение подвижности рыб в бассейнах приводит к нарушению этих процессов, к накоплению жира в половой железе, сопровождающемуся уменьшением содержания белка, к понижению окислительных процессов и к анемии, что делает невозможным дозревание рыбы. Для предотвращения этого необратимого процесса дегенерации необходимо воздействие на рыбу таким агентом, который мог бы усилить обмен до необходимой высоты. В этом отношении прежде всего надо усилить фактор течения, очень важно также применение и внутренних стимуляторов». Автор указывает на применение Г. Н. Калашниковым тиреоидина с целью предотвращения дегенерации икры.

В отношении осетровых рыб (осетр и севрюга) А. Н. Державин убедительно доказал, что, помещая почти зрелых осетров и севрюг в бассейн с круговым движением воды, удастся получить не только полное завершение созревания половых клеток, но и их нормальный вымет на гальку. Так, например, из 213 самок осетра, выдерживаемых в бассейнах, в среднем созрело 57 особей (27,2%), а из 162 самцов созрело не менее 90% (Державин, 1947). В этих опытах было выяснено, что

на результат созревания оказывают влияние сезонность, температура, скорость протока воды, кислородный режим, грунт и др.

Производители осетра, отсаженные из реки в бассейны в ноябре — апреле, созревали на 29%, а осетры, отсаженные в мае, совсем не дозревали. Понижение температуры задерживает или совсем приостанавливает созревание. $t 18—21^{\circ}$ является наиболее благоприятной.

Проточность воды в бассейне играет большую роль для созревания и нерестовой ориентации рыб. Нерестовые игры рыб и нерест чаще всего наблюдались в тех местах бассейна, где скорость потока воды была 0,5—1,5 м/сек. Характер грунта также имеет немаловажную роль для нереста (табл. 194).

Таблица 194

Роль течения и характера грунта для созревания осетров
(по А. Н. Державину)

Побудитель движения воды в бассейне	Грунт	% созревания самок осетра
Бездействует	бетон, ил	5,1
Работает	галька	37,4
Усиленно работает	галька	41,2
Усиленно работает	галька (кирпичный бой)	19,5

Еще лучший результат был получен в 1938 г., когда в одном бассейне созрело 64% отсаженных самок. Как видно из табл. 194, наилучшие результаты получаются при сочетании проточной воды и галечного грунта. А. Н. Державин указывает, что «галька является одним из основных внешних факторов (гнездо), стимулирующих половой цикл у осетра» (1947), а «течение является одним из важнейших факторов, стимулирующих созревание половых продуктов реофильных рыб» (1939).

Выдерживание севрюг в бассейнах с бесконечным потоком воды дало значительно худшие результаты. Севрюги оказались более требовательными к условиям содержания в неволе, чем осетры.

Возобновленные А. Н. Державиным опыты с осетровыми рыбами в 1956 г. дали хороший результат.

Принцип устройства бассейнов с бесконечным потоком воды приводится на рис. 154.

А. Протасов (1940), выдерживая производителей куриного лосося в проточных садках, получил у них созревание половых продуктов. При скорости течения воды 0,9 м/сек созревало 60—90% рыб, а при скоростях 0,4—0,6 м/сек — не больше 10—17%. Этих рыб, находившихся при малых скоростях протока воды и не созревших, перенесли затем в садки, где скорость протока была 0,9 м/сек, и через некоторое время созрело 65% посаженных рыб.

Поведение реофильной рыбы, близкой по зрелости к нерестовому времени, заметно отличается от поведения рыбы еще далеко не зрелой или с дегенерацией половых продуктов.

Мы много раз наблюдали, как близкие к текучести (стадия зрелости IV—V) стерляди предпочитали места с самым быстрым течением воды. Если такие рыбы находились в бассейне с круговым течением воды, то они шли как можно ближе к мотору с пропеллером, если же они находились в аппарате для дыхания с проточной водой, то они рылом

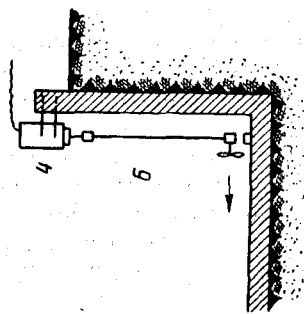
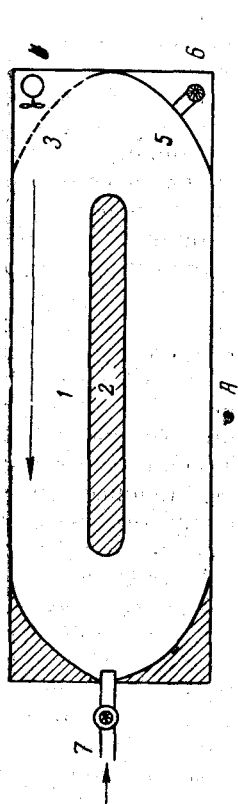
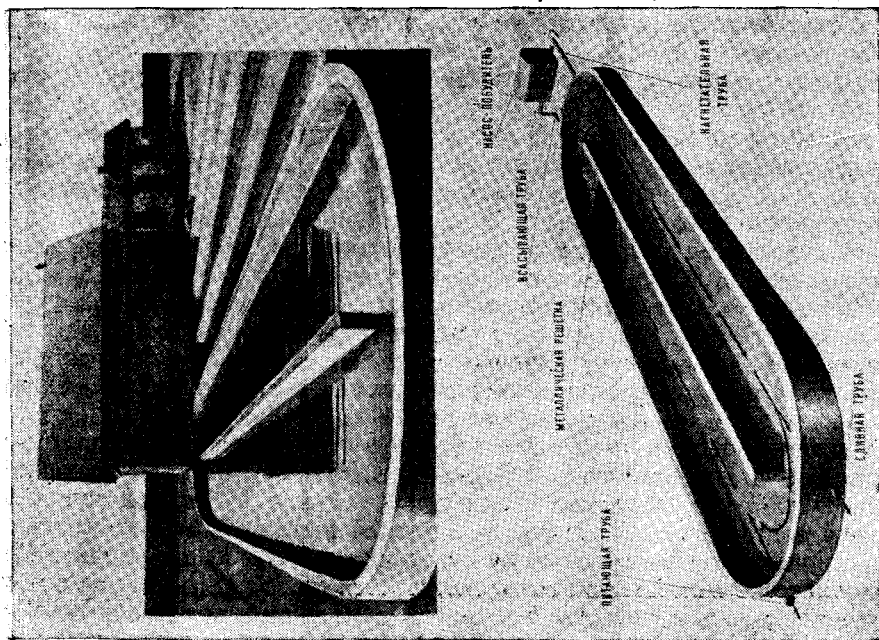


Рис. 154. Схема устройства бассейна с бесконечным потоком воды на Куринском экспериментальном рыбноводном заводе (по А. Н. Державину) и в Московском зоопарке (по Н. С. Строганову):
 А—план бассейна; Б—расположение мотора; 1—дно бассейна; 2—перегородка; 3—решетка; 4—моторная часть с пропеллером; 5, 6—донный водоспуск; 7—труба, подающая в бассейн воду. Стрелки указывают направление движения воды

устремлялись во входную трубку, т. е. туда, где было самое быстрое течение. В четырех случаях очень зрелые самки стерляди, посаженные в аппарат для дыхания, частично выметали икру в аппарате. Для этих стерлядей было достаточно струи воды как раздражителя, чтобы они начали выметывать икру в стеклянной трубке, т. е. в условиях, резко отличных от естественных. Стерляди с незрелыми гонадами или с дегенерирующими половыми продуктами избегали сильной струи воды и выбирали места более спокойные (слабая струя и стоячая вода). Эти особенности поведения рыб в зависимости от состояния их половых продуктов мы использовали как индикаторы на зрелость и отбирали рыб по этому признаку.

Присутствие особей другого пола. Для успешного размножения рыб необходимы не только готовность организма (его зрелость) и наличие специфических для каждого вида рыб внешних условий, обеспечивающих эффективность размножения, но и присутствие активной, готовой к размножению особи другого пола. Причем, половая активность должна проявляться у особей того и другого пола одновременно и в одном месте. Если даже в редком случае и происходит вымет половых продуктов одной особью без участия в этом процессе особи другого пола, то мы можем такой случай рассматривать как патологию, ибо он биологически бесполезен (такие половые продукты гибнут). В природе мы постоянно наблюдаем, что на нерестилище приходят особи обоего пола, и они (минимум две) одновременно проявляют активность. Это обеспечивает успешность размножения. Присутствие активных особей обоего пола в момент вымета половых продуктов стало биологической нормой, а особь другого пола стала внешним фактором, побуждающим этот вымет. Что касается вопроса о влиянии особей другого пола на развитие и степень созревания половых клеток, то он остается еще экспериментально нерешенным.

В рыбоводной практике накопилось много фактов, показывающих, что если нет особей другого пола или особи другого пола не проявляют половой активности, то вымет половых продуктов не происходит, и они дегенерируют.

В 1935 г. Иеринг, Азаведо, Перейра и Кардозо (Ihering, Asavedo, Pereira a. Cardoso, 1936) сообщили на 15-м Международном съезде физиологов интересные факты. Если самцов и самок *Prochilodus* sp. содержать вместе и потом всем ввести по половине гипофиза, то уже через 5 часов рыбы становятся возбужденными и затем начинают нерест. Нереста не происходит в том случае, если гипофиз инъецировать особям только одного пола. Это происходит потому, что, как они утверждают, «особи одного пола пассивны и избегают особей другого пола».

Е. Ф. Поликарпова (1954) приводит экспериментальный материал, показывающий большую роль самцов в выметывании икры маленькими сомиками-каллихтами. Причем, влияние самцов сочеталось с влиянием дополнительного освещения. В табл. 195 приводятся основные результаты зимнего опыта с каллихтами.

В конце опыта в третий аквариум были подсажены самцы, и вскоре самками было выметано 110 икринок. Результат этого опыта показывает, что самки каллихта в отсутствие самцов и без дополнительного света совсем не мечут икру. Наилучший результат получается тогда, когда присутствуют самцы и дается дополнительное освещение. Среднее количество выметанной икры получается при такой комбинации, когда присутствуют самцы, но не дается дополнительное освещение, или когда дается дополнительное освещение, но нет самцов (причем в первом случае количество икры больше, чем во втором).

Влияние освещения и присутствия самцов каллихта на икрометание самок (t 18—21°)

№ аквариумов	1	2	3	4
Количество самок . . .	1	3	3	1
Количество самцов . . .	3	0	0	3
Освещение	естественное плюс дополнительное электролампами по 14 час. ежедневно		только естественный свет	
Икрометание	есть	есть	нет	есть
Количество полученных икринок	772	124	0	294

При пониженной температуре (ниже 17°) не происходит икрометания, если даже самки находятся вместе с самцами. Следовательно, самец оказывает влияние только при нерестовых температурах.

И. А. Садов (1957), придавая большое значение роли самца в выметывании икры самкой осетра, описывает виденный им процесс нереста у осетра в искусственном бассейне на р. Куре. По утверждению И. А. Садова, овуляция протекает в две фазы. В первую фазу самка осетра овулирует и выметывает небольшое количество икры. Это привлекает самцов. Последующая овуляция икры (вторая фаза) и ее вымет побуждается самцами, которые периодически подплывают к ней и выбрасывают сперму в окружающую воду. Выделение икры самкой осуществляется периодически (отдельными порциями).

Для речного окуня Т. Е. Морозова (1957) отмечает другую особенность. В лабораторных опытах самки окуня выметывали икру и в отсутствие самца, если была нерестовая температура (12°) воды. Нами также наблюдалось, как самка окуня, находясь одна в ванне, выметала икру в конце апреля, когда температура воды поднялась до 11°. Причем, субстрата для откладываемой икры не было и освещение давалось слабое (от электрической лампы).

Роль внешних факторов в процессе нереста рыб как будто бы не подлежит сомнению. Многочисленные наблюдения разных исследователей показывают, что у каждого вида рыб в данном водоеме имеются свои требования к внешней среде. Причем, эти внешние условия благоприятствуют лучшей оплодотворяемости икры, росту и развитию молоди. Иными словами, определенные внешние условия и особенности рыб (биологические и физиологические) находятся в гармоничном соотношении, к которому данный вид приспособился.

Однако когда экспериментатор начинает анализировать важность (необходимость) отдельных факторов среды для процесса нереста, то он встречается со многими трудностями. Во-первых, для разных видов рыб значимость того или иного фактора внешней среды будет различной, а, во-вторых, возможны патологические случаи (особенно в лабораторных опытах), которые усложняют анализ явления. В самом деле, вымет икры самкой в отсутствие самца биологически не оправдан, хотя в некоторых случаях физиологически он является необходимым. То же самое можно сказать и в отношении субстрата для откладываемой

икры. Как правило, каждый вид откладывает икру на определенный субстрат (растительность, камни, галька, песок и т. п.) или в толщу воды. У нерестящихся рыб имеются приспособления к определенному выбору экологической среды, и при этом они весьма специфически ведут себя, что обеспечивает вымет половых продуктов в этой среде. Кроме этого, у выметанной икры имеются морфофизиологические и биохимические особенности, которые способствуют ее нормальному развитию в данных условиях. Такая слаженность внутреннего и внешнего есть результат длительной истории развития данного вида рыб в определенной водной среде. Поэтому нерест есть сложный процесс, для осуществления которого необходима не только готовность организма (зрелость и поведение), но и определенная внешняя среда как абиотическая, так и биотическая, вернее, определенное сочетание их.

Влияние внутренних факторов на созревание и вымет половых продуктов

В этом разделе мы объединим данные, полученные разными исследователями, по действию некоторых веществ на созревание и вымет половых продуктов. Применяемые вещества для этих целей не всегда могут быть родственны данному организму рыбы, но иногда и чужды. Если в первом случае экспериментатор, вводя вещество в организм рыбы, хочет повлиять на ее половой цикл «изнутри», как бы усиливая функцию какого-то органа, то во втором случае вводимое в организм чуждое вещество в какой-то мере может служить заменителем специфического вещества.

Больше всего работ о влиянии разных эндокринных препаратов и желез на половой цикл рыбы было проведено за последние 25 лет. Особенно перспективным оказался гормон передней доли гипофиза — специфический гормон, влияющий на половую железу. В результате этого влияния происходит вымет половых продуктов (гонадотропное действие). После исследований Ашнера (1909, 1912 г.) и Кашинга (1909, 1910 г.) на собаках по влиянию экстирпации гипофиза на половой цикл было установлено, что существует связь между функцией передней доли гипофиза и развитием функции половых желез. Затем ряд исследователей в разных странах углубили и расширили опыты в этом направлении, в результате чего выявилось общее для всех позвоночных животных, а именно: «гормон передней доли гипофиза является фактором, определяющим половую функцию у всех позвоночных животных как при развитии гонад у молодых, так и в половом цикле взрослых животных» (Светозаров и Штрайх, 1941). Что касается рыб, то Гуссей (Houssay, 1931), имплантируя *Cnestorodon decemmaculatus* гипофизы двух других видов, вызвал ускорение икрOMETания. Вундер (1931 г.), Глезер и Гемпель (1931 г.) вводили горчаку препараты, содержащие мужской половой гормон, после чего у него появлялся брачный наряд независимо от брачного периода. Они разработали дозировку препарата и предложили так называемую «рыбную единицу». Флейшман и Кан (1932 г., 1934 г.) выбрали самку горчака в качестве теста на женский половой гормон. Кардозо (1934 г.) вызывал значительное развитие половых органов у рыб, вводя им суспензии из гипофиза. Затем Перейра и Кардозо вызывали овуляцию у взрослых рыб, вводя им суспензии гипофиза.

В 1935 г. на 15-м Международном съезде физиологов в Ленинграде Иеринг, Азаведо, Перейра и Кардозо сообщили, что они вызывали овуляцию у рыб через 12—96 часов после инъекции суспензии из пяти ги-

пофизов. Они получили препарат из гипофизов без потери активности путем экстрагирования ацетоном и последующего выпаривания его в вакууме. Такой препарат, полученный из гипофизов *Prochilodus* sp., вызывает овуляцию у *Prochilodus* sp., *Astinax terriatus*, *A. bimacullatus*. Овуляцию у *Prochilodus* sp. получили через 15—24 часа после инъекции. Количество инъекцируемых гипофизов было от 1 до 5 штук в зависимости от размеров рыбы. Самцам инъекцировали не полные гипофизы, а только часть их и спустя 20—24 часа обнаруживали активность спермиев.

В Советском Союзе работы в этом направлении были проведены рядом исследователей. Так, например, начиная с 1931 г., группа исследователей под руководством С. Н. Скадовского проводила опыты по ускорению созревания половых клеток и вымета половых продуктов у рыб. Были испытаны разные эндокринные препараты: пролан, фолликулин, гравидан и эмульсия гипофиза. Удалось гистологически показать, что под влиянием гравидана у речного окуня происходит рост и созревание ооцитов и затем их вымет. В результате в лабораторных условиях были получены мальки окуня (В. П. Трофимович).

А. Я. Белогуров (1936), продолжая работу С. Н. Скадовского, поставил опыты со стерлядью на Волге по влиянию пролана, фолликулина и гравидана на созревание и вымет половых продуктов. А. Я. Белогуров пришел к таким выводам: фолликулин усиливает дегенерацию незрелых яиц и увеличивает потребление O_2 рыбой; пролан усиливает рост молодых яйцеклеток и вызывает в 20% случаев абортный вымет икры. При этом дегенерация икринок или отсутствует, или выражена слабо. Потребление O_2 самками снижается (дыхание определяла Е. Г. Свиренко). Гравидан и пролан сходны по своему действию с гипофизарным гормоном и вызывают ускорение созревания половых продуктов и их вымет. Весь процесс дозревания заканчивается через 10—12 дней. Автор также отмечает, что нормальная специфическая реакция организма на введение гормонов возможна лишь при определенном физиологическом состоянии организма, которое в свою очередь в значительной степени связано с условиями внешней среды.

В 1935 г. им было получено созревание половых продуктов у стерлядей в 28,6% случаев путем инъекции эмульсии гипофиза в спинную мышцу рыбы. Эти работы были затем расширены и проведены С. Н. Скадовским, Г. Н. Калашниковым и другими сотрудниками на Волге (Каменный яр) и на Куре (КЭРЗ). Было выяснено, что инъекции гипофиза в спинную мышцу осетровых рыб (осетр и севрюга) вызывают овуляцию икры. Причем лучшие результаты получались в тех случаях, когда инъекции гипофиза сочетались с инъекциями тиреоидина и с выдерживанием рыб в бассейнах с проточной водой. На результат инъекций значительное влияние оказывало отсаживание производителей в определенное время года: лучший результат получался с рыбами, отсаженными ранней весной (март — апрель), чем с рыбами, отсаженными поздней весной и в начале лета.

Если С. Н. Скадовский подходил к вопросу об управлении процессом размножения у рыб как физиолог, то Н. Л. Гербильский с группой сотрудников работал над этой проблемой как эндокринолог и гистолог. Н. Л. Гербильский начал опыты в 1932 г. и после некоторых неудач получил положительный результат при инъекций гипофиза в черепную полость корюшки, леща и судака. Им были высказаны теоретические положения, обосновывающие преимущества метода черепных инъекций. Эта теория в основном сводилась к следующему: «Метод черепных инъекций основан на идее единства гормонального и нервного

управления процессом полового созревания у рыб. Эта идея опирается прежде всего на результаты нашего исследования путем выведения продуктов нижнего мозгового придатка, которое показало, что во время нереста продукты гипофиза выделяются этой железой не в кровь, как обычно думают, а в промежуточный мозг и в полость черепа. Поэтому только введение вещества гипофиза в череп самки переводит ее на IV стадии в состояние нереста. Впрыскивание этого вещества в мышцы или полость тела самки пока не давало никаких результатов» (Гербильский, 1938).

Затем выяснилось, что инъекция в черепную полость не имеет преимуществ перед инъекцией в спинную мышцу, после чего черепные инъекции были заменены мышечными.

Н. Л. Гербильский с сотрудниками развернул большие работы по управлению процессом размножения у рыб путем инъекирования им суспензии гипофизов. Были поставлены широкие опыты с разными промысловыми рыбами из разных водоемов Советского Союза. Результаты этих опытов приняты Министерством рыбной промышленности в качестве основного метода по воспроизводству запасов многих промысловых рыб (осетровые, карповые и др.).

Сущность метода заключается в том, что половозрелым рыбам, близким к нерестовому состоянию, вводят суспензии растертого гипофиза в спинную мышцу. После этого рыбы, спустя 20—30 часов, становятся «текучими», т. е. легко отдают половые продукты. Как правило, для полного изъятия половых продуктов от производителей для целей рыбоводства рыбам разрезают брюшко, половые продукты оплодотворяют, а затем производят инкубацию.

Пользуясь этим методом, ряд исследователей, главным образом из лаборатории Н. Л. Гербильского, провели широкие опыты в производственных масштабах на многих промысловых рыбах, принадлежащих к разным систематическим группам и нерестящихся в разные сезоны года. В рыбоводной практике метод гипофизарных инъекций нашел широкое применение и им пользуются для воспроизводства разных промысловых рыб.

Рассматривая процесс становления этого метода на протяжении последних 25 лет и результаты его применения в рыбоводстве, приходится констатировать, что в толковании результатов, полученных этим методом, еще много спорного.

Половые клетки, как было ранее указано, проходят ряд последовательных стадий. Причем, нормальное прохождение отдельных стадий осуществляется при разном физиологическом состоянии организма. Замена одной стадии созревания половых клеток другой в норме не должна происходить, но ускорение или замедление отдельных стадий возможно.

Действуя тем или иным агентом на половой цикл рыбы, мы действуем главным образом на одно какое-то звено. Естественно возникает вопрос, не нарушается ли синхронизация процессов созревания половой клетки при таком воздействии. Если нарушение имеется, то наступает гибель клеток и тем сильнее, чем дальше половая клетка в своем развитии отстоит от конечной стадии. Если же нарушения нет, то произойдет нормальный переход половой клетки в конечную стадию и после оплодотворения может получиться нормальный зародыш. Это крайние случаи. Промежуточные случаи будут такие, когда нарушения приводят к разного рода уродствам с разной степенью жизнеспособности.

На какое звено процесса созревания половых клеток рыбы влияет суспензия гипофиза?

На этот вопрос ясного ответа нет. Во всяком случае все исследователи согласно утверждают, что суспензия гипофиза вызывает вымет половых продуктов, если они близки к конечной стадии развития. Но вызывает ли она созревание половых клеток — на этот счет высказываются противоречивые мнения. Мы убеждались, что суспензия гипофиза не оказывает заметного влияния на рост половых клеток стерляди, находящихся на I, II и III стадиях зрелости.

На дальнейших стадиях гипофиз вызывает вымет (или овуляцию) половых клеток разной степени зрелости. В одном случае самка стерляди под влиянием трех гипофизов белуги погибла через 20 часов после инъекции, но икра, имеющая начало IV стадии, так и осталась в ястыках. Н. Л. Гербильский (1938) так оценивал механизм влияния гипофиза на рыбу после инъекции его в череп корюшки, судака и леща: «Коль скоро полученный эффект характеризуется не стимуляцией роста овоцитов, а переводом организма в нерестовое состояние и лишь дозреванием уже доросших до дефинитивных размеров овоцитов, мы имеем в данном случае дело с явлением, которое следует отличать от гормональной стимуляции полового созревания у половозрелых особей».

Этот взгляд на механизм действия гипофизарной инъекции мало изменился за последние 20 лет, хотя было проведено много споров.

Здесь важно отметить следующее: 1. Если гипофизарная инъекция не оказывает существенного влияния на созревание половых клеток, то надо разрабатывать способы, позволяющие последовательно «переводить» рыбу из любой стадии зрелости в нерестовое состояние. 2. Если действовать гипофизом на рыбу, несколько не готовую к нересту, то будут выметываться не вполне зрелые половые продукты. В результате этого после оплодотворения будут получаться зародыши, в разной степени уклоняющиеся от нормы. Действительно, многие исследователи показали, что наилучшие результаты гипофизарная инъекция дает в тех случаях, когда опытные рыбы весьма близки к нерестовому состоянию. С другой стороны, трудно ожидать, чтобы гипофизарная инъекция существенно стимулировала созревание половых клеток, если вымет наступает уже спустя 20—30 часов после инъекции. Надо иметь в виду, что, вероятно, гипофиз от разных рыб не вполне идентичен; он также неодинаков у одной и той же особи при разном физиологическом состоянии ее. Поэтому и действие его будет несколько различным. Критическое отношение к применению гипофизарных инъекций в рыбоводстве проявлялось со стороны многих исследователей. Наиболее глубоко и последовательно критические замечания высказаны со стороны А. Н. Державина.

А. Н. Державин считает, что гипофизарная инъекция вызывает преждевременную овуляцию и вымет. Поэтому в большинстве случаев в производственных условиях выметываются не совсем полноценные половые продукты. В работах 1947 и 1956 гг. А. Н. Державин обращает особое внимание на то, что получаемая с помощью гипофизарных инъекций продуктивная икра осетровых рыб в производственных условиях (особенно в низовьях рек Куры и Волги) имеет меньшие размеры и вес, а следовательно, и меньше запасов питательных веществ для эмбриона (табл. 196).

А. Н. Державин (1947) так оценивает качество получаемой тем или иным способом икры: «Наилучший результат дает икра от текучек. Гипофизация, особенно в низовьях рек, связана с измельчением икринок, что сопровождается понижением их жизнестойкости. При выдерживании рыбы на кукане получается более крупная, но менее стойкая икра по сравнению с получаемой от текучек».

Вес одной икринки (в мг) осетров и севрюг (по А. Н. Державину)

Исходный материал	Севрюга	Осетр
Текучки	12,7	23,2
Выдержанные на кукуане	13,9	—
Гипофизированные:		
а) на нерестилище	12,0	21,4
б) в низовьях рек	10,9	18,8

Чтобы найти истину в этом вопросе, необходимо произвести сравнительное выращивание рыб, полученных как методом гипофизарных инъекций, так и нормальных до половозрелого состояния. Пока таких данных нет.

Несмотря на несовершенство способа получения половых продуктов с помощью гипофизарных инъекций, все же он открывает перспективу управления размножением промысловых рыб. Поэтому необходимо и дальше совершенствовать этот способ. Необходимо полнее и глубже изучать как физиологию организма рыбы в период размножения, так и влияние гонадотропных гормонов на созревание половых клеток и их вымет.

Ранее указывалось, что половой цикл имеет в основном два важнейших звена: созревание половых клеток и их вымет (нерест). Нормально оба звена последовательно осуществляются в определенном порядке: сперва созревание, а потом вымет. В лабораторных условиях, а при определенных условиях даже и в природе может произойти разрыв этих звеньев. Например, половые продукты созрели, но не выметываются вовремя и затем дегенерируют. Это явление часто наблюдается тогда, когда половозрелых рыб переводят в условия неволи и не создают экологическую обстановку для нереста. То же самое наблюдается и в природе, когда пришедшие на нерест рыбы не находят нужных экологических и гидрологических условий для нереста. Более редкий случай — это вымет незрелой икры. В лабораторных условиях С. Н. Скадовский и Т. Е. Морозова вызывали овуляцию и вымет незрелой икры у стерляди путем введения самкам стерляди пролана и гравидана. Этот случай абортивного выметывания икры интересен в том отношении, что он указывает на существование двух звеньев в половом цикле: созревания и вымета, которые управляются разными факторами в организме.

Роль эндокринных и внешних факторов в осуществлении того и другого звена не вполне ясна. В природе те и другие факторы действуют на половой цикл рыбы в определенном сочетании и последовательности, обеспечивая ее нормальное воспроизведение. Поэтому будет неправильно при решении вопроса об управлении процессом размножения у рыб обращать внимание или только на эндокринные факторы, или только на внешние (экологические) факторы, как это было у нас до недавнего времени. В последнее время отмечается желание исследователей сочетать влияние внешних факторов (температура, течение, кислородный режим, характер грунта и т. д.) с влиянием внутренних факторов (гипофиз, тиреоидин) на созревание половых клеток и их вымет у рыб (С. Н. Скадовский, Г. Н. Калашников, Н. С. Строганов, Б. Н. Казанский).

Имеются данные, которые показывают, что такие препараты, как гипофиз и гравидан, содержащие гонадотропный гормон, не только могут вызвать икрOMETание, но и оказать влияние на созревание половых клеток (Скадовский и Парфенова, 1937; Казанский, 1951). Следовательно, наряду с гонадотропным гормоном имеются гормоны, стимулирующие рост и созревание яйцеклеток.

Надо полагать, что у разных рыб будут проявляться свои особенности как в отношении реакции на внешние, так и на гормональные воздействия. Поэтому необходимо учитывать исторически сложившуюся специфику рыбы при выборе факторов, стимулирующих ее половой цикл.

Больше всего работ сделано на тему о влиянии разных агентов на процесс выметывания половых продуктов, но очень мало выполнено экспериментальных работ по выявлению условий, необходимых для нормального созревания половых клеток.

Наше исследование (Строганов, 1952) стерлядей, содержащихся в прудах и бассейнах, показало, что в период созревания половых клеток организм стерляди проходит в отношении требований к внешней среде ряд последовательных стадий, каждая из которых имеет свои особенности (физиологическое состояние организма, отношение к факторам внешней среды). Причем эти стадии полового цикла не совпадают со стадиями зрелости, принятыми в ихтиологии. В табл. 197 дается сопоставление стадий созревания по ихтиологической и эколого-физиологической шкале.

Таблица 197

Сопоставление шкал созревания для стерляди (по Н. С. Строганову)

Ихтиологические стадии зрелости половых продуктов	0 I II	III IV	V	VI—II
физиологические стадии зрелости	A	B	B	A ₁
Условия осуществления данной стадии	осуществляется при всех условиях, если организм жив и достиг определенного возраста	осуществляется, если 1) хорошее питание, 2) t воды 14—23°. 3) хороший гидрохимический режим и прежде всего кислородный режим	осуществляется, если 1) t воды 10—15°, 2) имеется течение воды, 3) плотный грунт, 4) наличие другого пола, 5) хороший кислородный режим	то же, что и A

Так как на стадии B половые продукты уже зрелые (или почти зрелые), то ряд факторов внешней среды (течение, другой пол, плотный грунт) удастся заменить гормональным воздействием (гипофизарная инъекция). Такие же факторы, как O₂, питание и температура, пока не удастся заменить гормональным воздействием. Наилучшие результаты получают при правильном сочетании внешних факторов среды и гормональных факторов.

Любой фактор не может равнозначно действовать на всех стадиях созревания. Например, такой сильнодействующий фактор, как гипофиз, оказывает влияние только на V стадии или в конце IV. На более ранние стадии он не действует. Даже обильное питание нужно только для

более ранних стадий (кончая IV), а для V оно уже не нужно. Те же факторы, которые необходимы для нереста (эколого-нерестовый ландшафт), почти не нужны для созревания половых клеток. Поэтому всестороннее знание эколого-физиологических особенностей рыбы в период созревания половых клеток, а также определенных факторов внешней среды, необходимых для каждой стадии полового цикла, является важной предпосылкой для полного и успешного управления всем процессом размножения. Бурное развитие индустрии и изменение режима водоемов в нашей стране настоятельно требуют глубокого знания всех этих особенностей промысловых рыб как для воспроизводства и увеличения их численности в прежних водоемах, так и для целей акклиматизации их в новых водоемах.

Последовательно рассматривая процессы созревания половых клеток и их вымет, легко заметить, что соотношение внешней среды и внутреннего состояния организма не остается постоянным на разных этапах полового цикла. В некоторых случаях происходит частичная овуляция, а вымета нет. Следовательно, эти два процесса управляются разными факторами. Если же вымет не последует за овуляцией через некоторое время (длительная задержка), то такие клетки будут дегенерировать.

Работники прудового рыбоводства и аквариумисты накопили много наблюдений о поведении рыб в период вымета половых продуктов, когда организм рыбы готов к нересту, но во внешней среде чего-то не хватает и нерест задерживается или же совсем не осуществляется.

Из внешних факторов для вымета половых продуктов наиболее важны нормальный гидрохимический и гидрологический режим, присутствие особи другого пола в активном состоянии, наличие субстрата для откладываемой икры. Причем для разных видов рыб должен быть и разный субстрат (растения, камни, моллюски, песок или толща воды). Половая активность также проявляется по-разному у разных видов (нерестовые игры, постройка гнезда и др.).

Анализируя значение всех этих внешних факторов среды для завершения размножения, мы приходим к выводу, что в этом процессе громадную роль играет нервная система. Глаза являются наиболее важным рецептором, анализирующим пригодность среды для нереста. В литературе (особенно по аквариумным рыбам) приводятся факты, когда зрелые, готовые к нересту производители, будучи помещены в один аквариум, начинают драку, заканчивающуюся иногда смертью одной из особей. Если сделать подсадку в другой комбинации (сменить самца или самку), то нерест благополучно завершается и получается жизнеспособное потомство, т. е. у рыб наблюдается анализ другого пола. И в этом случае анализ осуществляется через орган зрения. Единство внешнего и внутреннего в этом процессе проявляется достаточно ясно.

Однако экспериментальных работ по выяснению механизма включения нервной системы и затем управления ею разносторонними процессами в организме во время вымета половых клеток почти нет. В этом направлении предстоит еще проделать большую исследовательскую работу.

ЛИТЕРАТУРА

Общая

- Зернов С. А. Общая гидробиология. Изд-во АН СССР, М., 1949.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. Медгиз, М., 1938.
- Коштыянец Х. С. Основы сравнительной физиологии, ч. I. Изд-во АН СССР, М., 1950.
- Мейснер В. И. Промысловая ихтиология. Снабтехиздат, М., 1933.
- Мовчан В. А. Экологические основы интенсификации роста карпа. Изд-во АН Укр.ССР, Киев, 1948.
- Насонов Д. Н. и Александров В. Я. Реакция живого вещества на внешние воздействия. Изд-во АН СССР, М., 1940.
- Наумов Н. П. Экология животных. «Советская наука», М., 1955.
- Никольский Г. В. Биология рыб. «Советская наука», М., 1944.
- Никольский Г. В. Экология рыб. «Высшая школа», М., 1961.
- Пучков Н. В. Физиология рыб. Пищепромиздат, М., 1954.
- Рубинштейн Д. Л. Общая физиология. Медгиз, М., 1947.
- Скадовский С. Н. К вопросу об эколого-физиологическом изучении водных животных. Сб. «Памяти акад. С. А. Зернова». Изд-во АН СССР, М., 1948.
- Скадовский С. Н. Экологическая физиология водных организмов. «Советская наука», М., 1955.
- Солдатов В. К. Промысловая ихтиология, ч. I, Общая ихтиология. Снабтехиздат, М., 1934.
- Суворов Е. К. Основы ихтиологии. «Советская наука», М., 1948.
- Флоркэн М. Биохимическая эволюция. ИЛ, М.—Л., 1947.
- Физиология рыб. Сб. работ лаборатории гидробиологии. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 33, гидробиология, 1939, кн. III.
- Черфас Б. И. Рыбоводство в естественных водоемах. Пищепромиздат, М., 1956.

Глава I

Химический состав рыб

- Алекин О. А. Общая гидрохимия (химия природных вод). Гидрометеиздат, Л., 1948.
- Алекин О. А. Гидрохимия рек. Тр. Гидрологич. ин-та, ч. 3, вып. 15, 1949.
- Блинов Л. К. Гидрохимия Аральского моря. Гидрометеиздат, М., 1956.
- Боровик-Романова Т. Ф. Рубидий в биосфере. Тр. Лабор. геохимических проблем им. Вернадского, т. 8, 1945.
- Бруевич С. В. Гидрохимия среднего и южного Каспия. Изд-во АН СССР, М., 1937.
- Вернадский В. И. Очерк геохимии. Очерк пятый. Углерод и живое вещество в земной коре. Избр. соч., т. I. Изд-во АН СССР, М., 1954.
- Виноградов А. П. Геохимия и биохимия. «Успехи химии», 1938, т. 7, вып. 5.
- Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов моря, ч. 3. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, т. 6, 1944.
- Виноградов А. П. К химическому познанию биосферы. «Почвоведение», 1945, № 7.
- Виноградов А. П. Биогеохимические провинции. Тр. юбилейной сессии, посвященной 100-летию со дня рождения В. В. Докучаева. Изд-во АН СССР, 1949.
- Виноградская С. С. Изменение химического состава икры некоторых рыб Черного моря в процессе ее созревания. «Зоол. журн.», 1954, т. 33, вып. 1.

- Войнар А. О. Биологическая роль микроэлементов в организме животных и человека. «Советская наука», М., 1953.
- Вотинцев К. К. Пути миграции кремния в оз. Байкал. Тр. Всесоюз. гидробиологич. о-ва, т. 6, 1955.
- Вотинцев К. К. Азот и фосфор в оз. Байкал. Тр. Всесоюз. гидробиологич. о-ва, т. 7, 1956.
- Галвяло М. Я. и Горюхина Т. К характеристике мышечных белков. Тр. Военно-мед. акад. РККА, т. 22, 1940.
- Гарвей Х. В. Современные успехи химии и биологии моря. ИЛ, М., 1948.
- Голдовский А. М. К познанию биохимической сущности процесса изменчивости организмов. Изв. АН СССР, сер. биол., 1957, № 1.
- Иванов Н. Естественное содержание меди и цинка в пищевом сырье животного и растительного происхождения. «Вопросы питания», 1938, № 2.
- Задворочнов С. Ф. и Сорвачев К. Ф. Электрофоретические исследования белковых фракций сыворотки крови иммунизированных карпов-производителей и их потомства. «Биохимия», 1959, т. 24, № 5.
- Капланский С. Я. Минеральный обмен. Медгиз, М., 1938.
- Касаткин Ф. С., Елисеев Д. С., Куликов П. И. Технология рыбных продуктов. Пищепромиздат, М., 1952.
- Кизеветтер И. В. Техно-химическая характеристика дальневосточных промысловых рыб. Изд. ТИНРО, Владивосток, 1942.
- Клейменов И. Я. Химический и весовой состав основных промысловых рыб. Пищепромиздат, М., 1952.
- Левченко В. М. О классификации природных вод. Гидрохимические мат-лы. Изд-во АН СССР, т. 21, 1953.
- Ловерн Д. А. Химия жиров и жировой обмен рыб. Сб. Биохимия рыб. ИЛ, М., 1953.
- Малюга Д. П. К содержанию меди, никеля, кобальта и других элементов семейства железа в природных водах. ДАН СССР, нов. сер., 1943, т. 48, № 2.
- Малюга Д. П. К геохимии рассеянных никеля и кобальта в биосфере. Тр. Биогеохим. лабор., № 8, 1946.
- Мусина А. А. и Микей Н. И. Соотношение между соленостью и хлором для воды Азовского моря. «Гидрохимические мат-лы», 1955, № 23.
- Северин С. Е. и Вульфсон П. Л. Азотистые экстрактивные вещества в мышцах рыб. «Биохимия», 1959, т. 24, № 6.
- Селиванов Л. С. Бром в пресных водах, почвах и торфах. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, т. 7, 1944.
- Сканави-Григорьева М. С. К вопросу о химическом элементарном составе рыб. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, т. 5, 1939.
- Сорвачев К. Ф. Азотсодержащие вещества мышц однолетнего карпа во время зимовки. «Биохимия», 1959, т. 24, № 2.
- Сорвачев К. Ф. К вопросу об азотном обмене мышц у рыб. «Биохимия», 1959, т. 24, № 3.
- Трусов В. И. Распределение фосфатидов в органах лосося. «Биохимия», 1960, т. 25, № 1.
- Шьюэн Д. Химия и обмен азотистых экстрактивных веществ у рыб. Сб. «Биохимия рыб». ИЛ, М., 1953.
- Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле рыб. «Успехи совр. биологии», 1960, т. 49, вып. 2.
- Юдаев Н. А. Содержание гистидина, карнозина в мышцах некоторых рыб. ДАН СССР, 1950, № 2.
- Юданова О. Химический состав мурманской сельди. «Рыбное хоз-во», 1940, № 7.
- D r i l h o n A. Etude des échanges minéraux ches les poissons homeiosmotiques. C. r. Akad. Sci. Paris. 204, 1502, 1937.
- L o v e R. M. The biochemical composition of fish. В кн.: B r o w n M. E. The physiology of fishes. Vol. 1. N. Y. Un. pr. 1957.
- M i g i t a M. and H a n a o k a T. A study of the material to compare glycogen formation from food carbohydrates. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish., vol. 6, No. 3, 1937.
- M o r a w a F. W. Die regionale Verteilung des Fettes bei verschiedenen Süßwasserfischarten. Zeit. f. Fischrei. Bd. 8, Nr. 1—2, 1956.
- O u a T. and S h i m a d a K. Distribution of Al and Fe in the muscle of some marine animals. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish., vol. 11, 1930.
- S t a u s l y M. E. Composition of certain species of fresh-water fish. I. The determination of the variation of composition of fish. Food Research. 19, 1954.
- V e n k a t a r a m a n R., C h a r i S. T. Amino-acid composition of some marine fishes. Indian J. Med. Res., vol. 45, 1957.
- W i n o g r a d o v A. P. The elementary chemical composition of marine organisms. New Haven, 1953.

Глава II

Кожный покров

- Заварзин А. А. Курс гистологии. Медгиз, М., 1938.
- Кольцов Н. К. Исследования по раздражимости эффекторных хроматофоров. «Биол. журн.», 1938, т. 7, № 5—6.
- Кольцов Н. К. Микроскопическая морфология меланофоров. ДАН СССР, 1940, т. 28, вып. 5.
- Кольцов Н. К. Нервная регуляция меланофоров. ДАН СССР, 1940, т. 28, вып. 5.
- Кольцов Н. К. Гормональная регуляция меланофоров. ДАН СССР, 1940, т. 28, вып. 5.
- Кольцов Н. К. Амикрокопическая морфология меланофоров. ДАН СССР, 1940, т. 28, вып. 6.
- Шимкевич В. М. Курс сравнительной анатомии позвоночных животных. ГИЗ, 1922.
- Abolun L. Beeinflussung des Farbwechsels der Fische durch Chemikalien. I In: undin — und Adrenalinwirkung auf die Melano- und Xanthophoren der Ellritze. Archiv. f. Entwickl. Mechan. Bd. 104, 1925.
- Ballowitz E. Die Nervenendigungen der Pigmentzellen. Zeits. f. wiss. Zool. Bd. 56, 1893.
- Ballowitz E. Über schwarzrote und sternförmige Farbzellen-kombinationen in der Haut von Gobiiden. Zeits. f. wiss. Zool. Bd. 106, 1913.
- Ballowitz E. Über die Pigmentströmung in den Farbstoffzellen. Pflügers Archiv. Bd. 157, 1914.
- Biedermann W. Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. Ergebn. der Biologie. Bd. 1, 1926; Bd. 3, 1928; Bd. 6, 1930.
- Osborn C. M. The physiology of color change in flatfishes. J. experim. zool. vol. 81 No. 3, 1939.
- Fox D. L. Animal biochromes. London, 1953.
- Fox D. L. The pigment of fishes. В кн.: Brown M. E. The physiology of fishes. Vol. 11, N. Y. Univ. press, 1957.
- Frisch K. Über den Einfluss der Temperatur auf die schwarzen Pigmentzellen der Fischhaut. Biol. Zentrbl. Bd. 31, 1911.
- Frisch K. Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Pflügers Archiv. Bd. 138, 1911.
- Frisch K. Über Farbige Anpassung bei Fischen. Zool. Jahrb. Abt. f. Zool. u. Phys. Bd. 32, 1912.
- Giersberg H. Der Farbwechsel der Fische. Zeits. f. vergl. Physiologie. Bd. 13, 1930.
- Giersberg H. Der Einfluss der Hypophyse auf die farbigen Chromatophoren der Elritze. Zeits. f. vergl. Physiol. Bd. 18, 1932.
- Gilson A. S. The diverse effect of adrenalin upon the migration of the scale pigment and the retinal pigment in the fish *Fundulus heteroclitus*. Proc. of the Nat. Academ. of Scienc (U. S. A.), 1922.
- Harabath R. Über die Heilung der Schnittwunden der Haut. Virchows Archiv. f. path. Anatomie u. Physiologie. Bd. 268, 1928.
- Kann S. Die Histologie der Fischhaut von biologischen Gesichtspunkten aus betrachtet. Zeits. f. Zellforschung und mikrosk. Anatomie, Bd. 4, 1927.
- Lindahl P. E., Wallin O. On the relationship between the growth structures of the bony and fibillary layers on the roachscale. Archiv zool. 8, № 6, 1956.
- Mörner Th. Die organische Grundsubstanz der Fischschuppen von chemischen Gesichtspunkten aus betrachtet. Zeits. f. physik. Chemie. Bd. 24, 1897.
- Mäurer F. Цитировано по Biedermann W., 1926 и 1928.
- Mörner Th. Цитировано по Wunder W., 1936 и Biedermann, 1928.
- Müller J. und Reinbach H. Untersuchungen über das Hautskelett der Fische. Chemie des Aalschleimes. Zeitschr. f. physik. Chemie. Bd. 92, 1914.
- Odiorne J. M. Color change. В кн.: Brown M. E. The physiology of fishes, vol. 11, N. Y., Univ. pr. 1957.
- Oxner M. Über die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische, ihre Form, Verteilung, Entstehung und Bedeutung. Jenaische Zeits. f. Naturwiss. Bd. 40, 1905.
- Parker G. H. Animal colour changes and their neurohumorus, Cambridge, Un. press, 1948.
- Schröder B. Über den Schleim und seine biologische Bedeutung. Biolog. Zntbl. Bd. 23, 1903.
- Schultze M. Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von *Petromyzon* und ihre Verhalten im polarisierten Lichte. Müllers Archiv. Jg., 1861.

- Steven D. M. Carotenoides of the brown trout (*Salmo trutta*). J. Exper. Biol. 25, 1948
- Sumner F. B. Quantitative effects of visual stimuli upon pigmentation. Amer. Naturalist., vol. 73, 1939.
- Weiske. Цитировано по Beidermann W. Bd. 3, 1928.
- Wunder W. Physiologie der süßwasser Fische Mitteleuropas. Stuttgart, 1936.

Глава III

Кровь

- Андрианов В. Б. Опыт сравнительного изучения крови пресноводных рыб. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 9, 1937.
- Андрияшев А. П. «Ихтиофауна» в ежегоднике БСЭ «Советские исследования в Антарктике», 1957.
- Антипова П. С. Сезонные и возрастные изменения морфологического состава крови карпа. «Вопр. ихтиологии», 1954, вып. 2.
- Балаховский С. Д. Свертывание крови. «Природа», 1958, № 6.
- Берг Л. С. Древнейшие пресноводные рыбы. «Природа», 1938, № 7—8.
- Блюменфельд Л. А. Гемоглобин и обратимое присоединение кислорода. «Советская наука», М., 1957.
- Велдре И. Р. О сезонных изменениях свойств красной крови плотвы и окуня. Канд. дис. Таллин, 1958.
- Велдре И. Р. О физиологии крови плотвы и окуня некоторых озер Эстонской ССР. Гидробиологические исследования, т. 1. Тарту, 1958.
- Веселов Е. А. Осмотическое давление крови пресноводных рыб и методы его определения. Тр. Бородинск. биол. ст., т. 9, 1936.
- Веселов Е. А. Влияние различных факторов на осмотическое давление крови пресноводных рыб. Уч. зап. Карело-Финск. ун-та, биол. науки, т. 3, вып. 3, 1948.
- Веселов Е. А. Методы изучения осморегуляции у рыб и водных беспозвоночных. В кн.: «Жизнь пресных вод», т. 4, вып. 2. Изд-во АН СССР, 1959.
- Голодец Г. Г. О морфологической картине крови некоторых рыб. Тр. Мосрыбвтуза, вып. 2, 1939.
- Драбкина Б. М. и Телкова Л. П. Зрелость половых продуктов у самок кубанской севрюги и лейкоцитарная формула крови. Тр. Лабор. основ рыбоводства, т. 2. Изд-во АН СССР, 1949.
- Драбкина Б. М. Изменение морфологического состава крови леща и судака в связи с нерестовым периодом. Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, т. 3, 1951.
- Драбкина Б. М. Исследование крови у производителей и молоди куринского лосося. Тр. совещания по физиологии рыб. М., 1958.
- Збарский Б. И. Адсорбция эритроцитами продукта распада белка и дифтерийного токсина. «Журн. exper. биол. и мед.», 1925, т. 1.
- Ивлев В. С. О влиянии зимних условий на кровь некоторых пресноводных рыб. Бюл. МОИП, отд. биол., 1955, № 4.
- Калашников Г. Н. и Дубова В. А. Содержание сахара в крови осетровых рыб. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 33, 1939.
- Калашников Г. Н. Состав крови у рыб. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 33, 1939.
- Капланский С. и Болдырева Н. К вопросу о регуляции минерального обмена у гомосоматических рыб при различном минеральном составе воды. I сообщ. «Физиол. журн.», 1933, т. 16; II сообщ. «Физиол. журн.», 1934, т. 17.
- Коржув П. А. Осморегуляция у водных животных. «Успехи совр. биол.», 1938, т. 9, вып. 3.
- Коржув П. А. Эволюция дыхательной функции крови. Изд-во АН СССР, М., 1949.
- Коржув П. А. и Никольская И. Л. Объем крови некоторых морских и пресноводных рыб. ДАН СССР, 1951, т. 80, № 6 и в журн. «Успехи совр. биол.», 1952, т. 33, вып. 3.
- Коржув П. А. Эколого-физиологические особенности некоторых видов рыб. Тр. совещания по физиологии рыб. М., 1958.
- Костоянц Х. С. и Коржув П. А. Количество мочевины в крови ганюидных рыб в связи с вопросами эволюции рыб. «Бюл. эксп. биол. и мед.», 1936, № 3.
- Крепс Е. М. Дыхательная функция крови. «Успехи совр. биол.», 1945, т. 20, № 1.
- Кудряшов Б. А., Андреев Г. В., Улитина П. Д. Тромботропин и протромбокиназа морских рыб. «Докл. высш. школы», биол. науки, 1958, № 3.
- Куличенко Н. И. Количество крови и гемоглобина у пелагических и донных морских рыб. «Журн. общей биологии», 1960, т. 21, № 1.
- Ляйман Э. М. и Шполянская А. Ю. Изменение лейкоцитарной формулы крови карпов при хронической форме краснухи и использование ее для диагностики заболевания. Тр. Мосрыбвтуза, вып. 4, 1951.

- Михайлова З. М. и Калашников Г. Н. Содержание холестерина в крови осетровых рыб. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 33, 1939.
- Остроумова И. Н. Показатели крови и кровотожения в онтогенезе рыб. Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 43, вып. 3.
- Павлов В. А. О содержании сахара в крови пресноводных рыб. Тр. Бородинск. биол. ст., т. 9, 1936.
- Павлов В. А. и Кролик Б. Г. Содержание гемоглобина и число эритроцитов в крови некоторых пресноводных рыб. Тр. Бородинск. биол. ст., т. 9, 1936.
- Павлов В. А. Материалы по физиологии крови промысловых рыб. Изв. ВНИОРХ, т. 21, 1939.
- Павлов В. А. Дыхательные свойства крови некоторых пресноводных рыб и их экологическое значение. Изв. ВНИОРХ, 1940, т. 23.
- Павлов В. А. О дыхательных свойствах крови сигов. Изв. ВНИОРХ, 1949, т. 28.
- Пестова И. М. Образование эритроцитов в раннем онтогенезе костистых рыб в связи с условиями их развития. ДАН СССР, 1955, т. 101, № 1.
- Платова Т. П. и Бетешева Е. И. Осмотическое давление крови у каспийского пузанка во время миграций. «Рыбн. хоз-во», 1938, № 8.
- Пожитков А. Т. Окислительно-восстановительный потенциал крови рыб. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 33, 1939.
- Привольнев Т. И. Методы изучения крови рыб. В кн.: «Жизнь пресных вод», т. IV, вып. 2. Изд-во АН СССР, 1959.
- Пучков Н. В. и Федорова А. Л. Исследование изменений состава крови карпа под влиянием голодания и охлаждения. Тр. Мосрыбвуза, вып. 4, 1951.
- Родзинская Л. И. Общее количество крови и гемоглобина у мальков белуги. «Вопр. ихтиологии», 1959, № 13.
- Рубашев С. И. О белых кровяных клетках некоторых пресноводных рыб. Тр. Бородинск. биол. ст., т. 9, 1936.
- Румянцев Н. Н. О ретикулоэндотелии и строении кровотожных органов некоторых видов костистых рыб. «Архив анат., гист. и эмбр.», 1939, т. 21.
- Рык А. Ф. Осмотическое давление крови осетровых в период миграции. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 33, 1939.
- Строганов Н. С. и Пожитков А. Т. Действие промышленных сточных вод на водные организмы. Изд-во Моск. ун-та, 1941.
- Флоркэн М. Биохимическая эволюция. ИЛ, М., 1947.
- Чижевский А. Л. Структурный анализ движущейся крови. Изд-во АН СССР, М., 1959.
- Шимонаева Е. Е. Сравнительное изучение свойств тромботропина Ас-глобулина и фактора VII. Канд. дис. М., 1957.
- Abderhalden E. und Kurten H. Untersuchungen über die Aufnahme von Eiweissabkömmlingen durch rote Blutkörperchen unter bestimmten Bedingungen. Pflüger's Archiv. Bd. 189, 1921.
- Albritton E. C. Standard values in blood, Philadelphia — London Saunders, 1953.
- Black V. S. The transport of oxygen by the blood of freshwater fish. Biolog. Bulletin. Vol. 79, 1940.
- Black V. S. Osmotic regulation in teleostei. Publ. Ontario Fish Research labor., No. 71. Univers. Toronto, biol. ser., No. 59, 1951.
- Black V. S. Excretion and osmoregulation. В кн.: Brown M. E. The physiology of fishes. N. Y. Univ. pr., 1957.
- Buddenbrock W. Beobachtungen über das Sterben gefangener Seefische und über den Milchsäuregehalt des Fischblutes. Rapports et Proces-Verbaux des Reunions. Vol. 101, par. 4, 1938.
- Buddenbrock W. Einige Bemerkungen über die O₂-Sättigungskurve des Blutes verschiedener Tiere. Die Naturwissenschaften. Nr. 3, 1934.
- Callemand O. Euryhalinity and stability of the blood pH among fish. Bullet. Instif. oceanogr. (Monaco), No. 799, 1941.
- Dakin W. J. The aquatic animal and its environment. From the point of view of salinity and osmotic pressure of the internal media. Proceed. of the Linnean. Soc. of N. S. Wales. vol. 60, pt. 1—2, 1935.
- Dam L. V., Scholander P. F. Concentration of Hb in the blood of deep sea fishes. J. cell. a. comp. physiol., vol. 43, No. 3, 1953.
- Domrowski H. Untersuchungen über das Blut des Karpfes und einiger anderer Süswasserfische. Biolog. Zentrbl. Bd. 72, H. 3/4, 1953.
- Drihlon A. Etude des échanges minéraux chez les poissons homéiosmotiques. C. r. Acad. Sci., Paris, 204, 1502, 1937.
- Fild J. B., Elvehjem C. A. and Juday C. A study of the blood constituents of carp and trout. J. biol. chemistry, vol. 148, No. 2, 1943.

- Fontaine M. The hormonal control of water and salt-electrolyte metabolism in fish. Mem. Soc. Endocrinol. No. 5, 1956.
- Förster R. P. A comparative study of renal function in marine teleost. J. cell. a. comparat. Physiology. 42, 1953.
- Gelineo A., Gelineo St. La concentration de l'hémoglobine dans de sang cherdes poissons d'eau douce. Compt. rendus d. séance a la Société d. Biologie. T. CIL № 13—14, 1955.
- Гелинео Ст. Активност морских риба и концентрација хемоглобина. Глас ССХХХИ Оделена природно-математичних наука, кн. 14, 9—15, 1958.
- Gelineo St. Le taux de l'hémoglobine sanguine de plusieurs espèces de Poissons de mer. Comptes rendus des séances de la Société de Biologie. T. CLI, n° 8—9, 1957.
- Gordon M. S. Observation on osmoregulation the arctic char (*Salvelinus alpinus*). Biol. bull., vol. 112, No. 2, 1957.
- Gray J. E. and Hall E. S. Blood sugar and activity in fishes with notes of the action of insulin. Biol. Bull., vol. 58, 1930.
- Hall F. G. and Gray J. E. The hemoglobin concentration of the blood of marine fishes. J. biol. chem., 81, 1929.
- Jorgensen C. Barker and Per Rosenkilde. On regulation of concentration on content of chloride in goldfish. Biolog. Bull., vol. 110, No. 3, 1956.
- Kowamoto N. Physiological studies on the eel. The seasonal variation of the blood constituents. The science reports of the Tohoku imp. University. Ser. IV Biologie; IV, 1929.
- Kiermeier A. Über den Blützucker der Süßwasserfische. Zeits. f. vergl. Physiologie, Bd. 27, 1939.
- Kokubo S. Contribution to the research on the respiration of fishes: II — Studies on the acidosis of fishes. Science reporto of the Tohoku Imp. Univers., ser. 4, Biol., vol. 249, 1930.
- Krogh A. Osmotic regulation in fresh water fishes by active absorption of chloride ions. Zeits. f. vergleich. Physiologie Bd. 24, 1937.
- Krogh A. Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge. Univ. press, 1939.
- Krogh A. and Leitch J. The respiratory function of the blood in fishes. J. of Physiology, vol. 52, 1919.
- Lang R. S. and Macleod J. J. Observation on the reducing substance in the circulating fluids of certain invertebrates and fishes. Quart. J. experim. Physiol., vol. 12, 1920.
- Lepkovsky S. The distribution of serum and plasma proteins of fishes. J. biol. chem., vol. 88, 1930.
- Lyon E. P. A study of the circulation, blood pressure and respiration of sharks. J. Gener. Physiology, vol. 8, 1926.
- Maccallum A. B. Inorganic composition of the blood in vertebrates and invertebrates and its origin. Proc. Prog. Soc. London, ser. B, vol. 82, 1910.
- MacCay C. M. Phosphorus distribution sugar and haemoglobin in the blood of fish and turtles. J. of Biolog. chem. vol. 90, No. 2, 1931.
- Marschal E. The comparative physiology of the kidney in relation to theories of renal secretion. Physiol. Rev., vol. 14, 1934.
- Martin A. W. Blood volume of elasmobranches and teleost. Feder. Proc. vol. 6, 1947.
- Meyer D. K. Physiological adjustments in chloride balance of the goldfish. Science. vol. 108 (2803). 1948.
- Meyer P. La pression colloïdo-osmotique du sang des poissons marins. Compt. rend. soc. Biol., t. 120, 1935.
- Meyer D. K., Westfall B. A., Planter W. S. Water and electrolyte balance of goldfish under conditions of anaxio, cold and inanition. Amer. J. Physiology. vol. 184, No. 3, 1956.
- Mullins L. J. Osmotic regulation in fish as studied with radio isotopes. Acta physiol. Scand., 21, 303, 1950.
- Pantín C. F. A. The origin of the composition of the body fluids in animals. Biol. Rev., vol. 6, 1931.
- Pettengill O. and Copeland E. Alkaline phosphatase activity in the chloride cell of *Fundulus heteroclitus* and its relation to osmotic work. J. exper. Zool., vol. 108, No. 2, 1948.
- Pora E. A. Differences minerales dans la composition du sang suivant le sexe chez *Cyprinus carpio*. Compt. rend. Soc. Biol., t. 119, 1935.
- Pora E. A. Sur les differences chimiques et physico-chimiques du sang suivant les sexes chez *Labrus berggyta*. Compt. rend. Soc. Biol., t. 121, 1936.
- Püschel J. Blütuntersuchungen bei einem Süßwasserteleostier (*Tinca vulgaris*). Zeits. f. vergl. Physiol. Bd. 7, 1928.
- Robertson J. D. The chemical composition of the blood of same aquatic chordates including members of the tunicata, Cyclostomata, Osteichthyes. J. of experim. Biol., vol. 31, 1954.

- Romer A. S. a. Grove B. H. Environment of the early vertebrates. An. Midland Naturalist., vol. 16, 1935.
- Ruud I. Vertebrates without erythrocytes and blood pigment. Nature, vol. 173, No. 4410, 1954.
- Schaeffer A. A. The number of blood corpuscles in fishes in relation to starvation and season cycles. J. gen. Physiology, vol. 7, 1925.
- Schliecher J. Vergleichenden physiologische Untersuchungen der Blütkörperchenzahlen bei Knochenfischen. Zool. Jahrbüch. Abt. allg. Zool. und Physiol., Bd. 43, 1926.
- Smith H. W. The composition of the body fluids of elasmobranches. J. biol. chem., vol. 81, 1929.
- Smith H. W. The excretion of ammonia and urea by the gills of fish. J. biol. chem., vol. 81, No. 3, 1929.
- Smith H. W. The absorption and excretion of water and salts by marine teleost. Amer. J. Physiol., vol. 93, 1930.
- Smith Ch. A comparative study of the total red counts of wild and liverfed trout. Proc. Soc. exp. Biol. a. Medic., vol. 27, 1930.
- Smith H. W. Water regulation and its evolution in the fishes. Quart. Rev. Biol. vol. 7, No. 1, 1932.
- Smith H. W. The retention and physiological role of urea in the elasmobranchii. Biol. Revs. vol. 11, No. 1, 1936.
- Schlander P. F., Van Dam L., Kanwisher J. W., Hammel H. T. and Gordon M. S. Supercooling and osmoregulation in arctic fish. J. cell. a. compar. Physiology, vol. 49, No. 1, 1957.
- Sobotka H. and Kapp S. Carbonic anhydrase in fishes and invertebrates. J. cell. a. comp. physiol., vol. 17, No. 3, 1941.
- Spoor W. A. Temperature and the erythrocyte count of the goldfish. Fed. Proc. vol. 10, 1951.
- Stefens W. Der Einfluss von Umweltfaktoren auf die Höhe des Hämoglobingehaltes und auf die Erythrocytenzahl bei Karpfen. Zeits. f. Fischerei. Bd. 4, Nr. 3—4, 1955.
- Stolk A. Lack of hemoglobin in fish. Nature, No. 4713, 1960.
- Stroganow N. S. Die Grenzflächenspannung von Zuckerlösungen an verschiedenen flüssigen Trennungsfächen. Protoplasma. Bd. 24, H. 3, 1935.
- Suyama M. and Takahiro T. The distribution of urea and trimethylamine oxide in different parts of the body fishes. Bull. Japan Soc. Sci. Fisheries. vol. 19, 1954.
- Vars M. H. Blood studies on fish and turtles. J. of biol. chem., vol. 95, 1925.
- Wekgren B. J. Osmotic regulation in some aquatic animals with special reference to the influence of temperature. Acta zool. Fennica, 71, 1953.
- White F. D. Reducing substances in the blood of the dogfish *Squalus suckii* and certain other fishes. J. of biol. chem., vol. 77, 1928.

Глава IV

Кровообращение

- Гродзинский З. Пульсация изолированного сердца стеклянного угря. Бюл. Польск. АН, отд. II, 1954, т. 2, вып. 1.
- Крог А. Анатомия и физиология капилляров. Изд-во Мосздравотд., 1927.
- Суворов Е. К. Основы ихтиологии. «Советская наука», М., 1950.
- Шимкевич В. Курс сравнительной анатомии позвоночных животных. ГИЗ, М., 1923.
- Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии. Учпедгиз, М., 1938.
- Baglioni S. Zur vergleichende Physiologie der Wirbeltiere. I Fische. Ergebnisse d. Physiologie, Nr. 10, 1910.
- Bielig W. Untersuchungen über die Herztätigkeit der Fische. Zeits. f. vergl. Physiol., Bd. 15, 1931.
- Gitter A. Untersuchungen über die Herztätigkeit der Fische. Zeits. f. vergl. Physiol., Bd. 18, 1933.
- Grodzinski Z. Tetno odcińkow izolowanego serca zarodkow troci *Salmo trutta*. L. Folia Biologica, t. 3, 1955.
- Skramlík E. Untersuchungen über die Herztätigkeit der Fische. Zeits. f. vergl. Physiol., Bd. 14, 1931.
- Skramlík E. Über den kreislauf bei den Fischen. Ergebnisse d. Biologie. Bd. II, 1935.
- Mott J. C. The cardiovascular system. В кн.: Brown M. E. The physiology of fishes. N. Y. Univ. pr., 1957.

- Воскобойников М. М. Аппарат дыхания у рыб. Тр. III Всерос. съезда зоол., анат., гистологов. Л., 1928.
- Воскобойников М. М. Жаберные сердца рыб. Сб. памяти акад. А. Н. Северцова. ч. I, т. 2. Изд-во АН СССР, 1910.
- Дальгрен. Цитировано по Р. Гессе. Организм как целое. М., 1910.
- Замбриборщ Ф. С. Об особенностях строения кровеносной системы умбры (*Umbra krameri* Walbaum) в связи с использованием плавательного пузыря как дополнительного органа дыхания. Научн. ежегодн. Одесск. ун-та, 1956.
- Кладиенко Д. Влияние эндогенных факторов на дыхание рыб. Медичн. журн. АН УССР, 1938, т. 8.
- Крепс Е. М. Секрция газов в плавательном пузыре рыб. «Наука и жизнь», 1941, № 5.
- Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб. Тр. Ин-та морф. животн. им. Северцова, вып. 1, 1949.
- Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития окуневых рыб. Тр. Ин-та морф. животн. им. Северцова, вып. 10, 1953.
- Привольнев Т. И. Изменение дыхания в онтогенезе рыб при различном парциальном давлении кислорода. Изв. ВНИОРХ, 1947, т. 25, вып. 1.
- Садов И. А. Влияние перенасыщенной кислородом воды на морфологическое строение молоди осетра и севрюги. «Рыбн. хоз-во», 1948, № 1.
- Стрельцова С. В. Кожное дыхание рыб. Канд. дис. Л., 1949.
- Abelin L. Über den Einflüsz der maximalen Darmatmung auf den histologischen Bau des Enddarmes *Misgurnus fossilis*. *Biolog. Zentralbl.* Bd. 44, 1924; Bd. 46, 1926.
- Antipa Gr. Die Biologie des Donaudeltas und des Inundations gebietes der unteren Donau. Jena, 1911.
- Baglioni S. Zur vergleichende Physiologie der Wirbeltiere. I Fische. *Ergebn. d. Physiologie*, Nr. 10, 1910.
- Vanus P. The sensitivity of the respiratory center to hydrogen ion concentration. *Amer. J. Physiol.* vol. 142, No. 1, 1944.
- Black E. C. Respiration in fishes. *Univ. Toronto Studies. Biol. ser.* No. 59, Publ. Ontario Fisheries Res. Lab. 71, 1951.
- Byczkowska-Smyk W. The respiratory surface of the gills in teleosts. *Zool. poloniae*, vol. 8, 1957.
- Carter G. S. Air breathing. В кн.: Brown M. E. The physiology of fishes, vol. 1. N. Y., 1957.
- Copeland D. E. The histophysiology of the teleostean physoclistans swimbladder. *J. cell. a. compar. Physiol.*, vol. 40, 1952.
- Gray J. E. Comparative study of the gill area of marine fishes. *Biol. Bull.*, vol. 107, 1954.
- Hall E. G. The funktion of the swimbladder of fishes. *Biol. Bull.*, vol. 47, 1924.
- Hazelhoff E. H. Über die Ausnutzung des Sauerstoffs bei verschiedenen Wassertieren. *Zeits. f. vergl., Physiologie*, Bd. 26, 1938.
- Hilzheimer M. und Haempel O. Handbuch der Biologie der Wirbeltiere. Stuttgart, 1913.
- Hora S. L. Respiration in fishes. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, vol. 36, No. 3, 1933.
- Hora S. L. Physiology of respiration and evolution of air breathing fishes. *Proc. Nat. Inst. of Science of India*, vol. V., No. 2, 1939.
- Jacobs W. Über gassekretion in der Schwimmblase von Physoklisten. *Zeits. f. vergl., Physiologie*. Bd. 11, 1930.
- Jacobs W. Volumregulation in der Schwimmblase des Flussbarsches. *Zeits. f. vergl., Physiologie*. Bd. 18, 1932.
- Jacobs W. Untersuchungen zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. *Zeits. f. vergl., Physiologie*, Bd. 25, 1938.
- Jones F. R. A. and Marshall N. B. The structure and functions of teleostean swimbladder. *Biolog. Revs.* Vol. 28, 1953.
- Jones F. R. H. The swimbladder. В кн.: M. E. Brown. The physiology of fishes. Vol. II. N. Y., 1957.
- Khalil F. Die Bedeutung der Schwimmblase für Atmung der Fische. *Zeits. f. vergl., Physiologie*. Bd. 25, 1937.
- Ledebur F. I. Beiträge zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. *Zeits. f. vergl., Physiologie*. Bd. 8, 1928.
- Ledebur F. I. Über die Secretion und Resorption von Gasen in der Fischschwimmblase. *Biol. Rev.*, 12, 1937.
- Ledebur J. F. Der Sauerstoff als ökologischer. Faktor. *Ergebnisse der Biologie*. Bd. 16, 1939.

- Lindstedt R. H. Untersuchungen über Respiration und Stoffwechsel von kaltblütern. Zeits. f. Fischerei, Bd. 14, 1914.
- Meesters A. und Nagel P. Über Sekretion und Resorption in der Schwimmblase des Flüssbarsches. Zeits. f. vergl. Physiologie, Bd. 21, 1934.
- Oltz H. Die Kohlensäure als Atemreiz bei Wassertieren insbesondere bei Süßwasserfische. Zeits. f. vergleich. Physiologie, Bd. 21, 1934.
- Shelford V. and Allee W. C. The reactions of fishes to gradients of dissolved atmospheric gases. J. experim. Zool., vol. 14, No. 2, 1913.
- Strittmatter C. F., Ball E. G. and Cooper O. Glycolytic activity in the swimbladder gland. Biol. Bull., vol. 103, 1952.

Глава VI

Дыхание (газообмен)

- Брюхатова А. Л. Влияние повышенной солености на рост карпа-годовика. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 33, Гидробиология, 1939.
- Богданов Г. Н. и Стрельцова С. В. Посезонное изменение дыхания рыб. Изв. ВНИОРХ, 1953, т. 33.
- Веселов Е. А. Влияние солености внешней среды на интенсивность дыхания рыб. «Зоол. журн.», 1949, т. 28, вып. 1.
- Веселов Е. А. Методы изучения газообмена у рыб и водных беспозвоночных. В кн.: «Жизнь пресных вод СССР», т. 4, вып. 2. Изд-во АН СССР, 1959.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд-во Белорусск. ун-та, 1956.
- Винберг Г. Г. и Хартова Л. Е. Интенсивность обмена у мальков карпа. ДАН СССР, 1953, т. 89.
- Ермаков Н. В. и Медведева Н. Б. Поглощение кислорода у нормальных и кастрированных рыб. Исследования над голубым окунем. «Мед. журн. АН УССР», 1934, т. 4, вып. 2.
- Иванова М. Т. Дыхание различных видов рыб Москвы-реки района Звенигорода. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 33, 1939.
- Ивлев В. С. Влияние температуры на дыхание рыб. «Зоол. журн.», 1938, т. 17, вып. 4.
- Ивлев В. С. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена. «Журн. общей биологии», 1959, т. 20, № 2.
- Карпевич А. Ф. Потребление кислорода морскими рыбами при различном их физиологическом состоянии. «Вопр. ихтиологии», 1957, вып. 10.
- Касимов Р. Ю. Суточный режим двигательной активности видов осетровых рыб и их гибридов. «Зоол. журн.», 1961, т. 40, № 1.
- Коржув П. А. Кислородный порог мальков осетровых рыб. Изв. АН СССР, сер. биол., 1941, № 2.
- Лозинов А. Б. Отношение молоди осетровых рыб к дефициту кислорода в зависимости от температуры. «Зоол. журн.», 1952, т. 31.
- Лозинов А. Б. Влияние углекислоты на дыхание и рост молоди осетровых. «Зоол. журн.», 1953, т. 32.
- Никифоров Н. Д. Изменение интенсивности дыхания у молоди лосося, выращенной в различных условиях кислородного режима. ДАН СССР, 1953, т. 88, № 1.
- Новикова Т. В. Влияние активной реакции среды на дыхание карпа и окуня. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 33, 1939.
- Олифан В. И. Суточная ритмичность дыхания личинок рыб. ДАН СССР, 1940, т. 29, вып. 8—9.
- Минкина А. Л. К вопросу о действии железа и алюминия на рыб. Тр. Моск. зоопарка, № 3, 1947.
- Минкина А. Л. О влиянии различных концентраций железа на рост и газообмен рыб. Тр. Моск. зоопарка, № 4, 1949.
- Пучков Н. В. Физиология рыб. Пищепромиздат. М., 1954.
- Пегель В. А. и Реморов В. А. Температура тела, частота дыхания и сердцебиения у рыб в зоне температурной адаптации. Докл. IV науч. конф. Тр. Томск. ун-та, № 3, 1957.
- Пегель В. А. и Реморов В. А. О физиологическом механизме адаптации рыб к температурным условиям среды. «Науч. докл. высшей школы», биол. науки, 1959, № 3.
- Пегель В. А. и Реморов В. А. О назначении адаптации в сохранении постоянства обменных процессов и функции пищеварения у рыб в измененных температурных и кислородных условиях среды. Докл. совещ. по общим вопросам биологии, посвященного 100-летию дарвинизма. Изд. Томск. ун-та, 1959.

- Печкуренков В. Л., Федорченко В. И. и Мамай В. И. О методах определения площади поверхности тела рыб. «Рыбн. хоз-во», 1959, № 3.
- Поляков Ю. Д. Суточный ритм поглощения кислорода мальками линя. Бюл. МОИП, отд. биол., 1940, т. 49, № 1.
- Привольнев Т. И. Кожное дыхание у карася. ДАН СССР, 1945, т. 48, № 8.
- Привольнев Т. И. Изменение дыхания в онтогенезе рыб при различном парциальном давлении кислорода. Изв. ВНИОРХ, 1947, т. 25, вып. 1.
- Привольнев Т. И. Дыхание рыб как фактор, обуславливающий распределение их в водоеме. Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 25, вып. 2.
- Привольнев Т. И. и Королева Н. В. Пороговое содержание кислорода в воде для рыб зимой и летом. Изв. ВНИОРХ, 1953, т. 33.
- Рыжков Л. П. Суточный ритм газообмена некоторых пресноводных рыб. Изв. АН Арм ССР, 1957, № 12.
- Рыжков Л. П. Возрастная и экологическая изменчивость газообмена некоторых пресноводных промысловых рыб. Канд. дис. Петрозаводск, 1958.
- Сербенюк Ц. В. и Мантейфель Ю. Б. К вопросу о физиологическом механизме действия температуры на рыб. Тр. совещ. по физиологии рыб. Изд-во АН СССР, 1958.
- Сербенюк Ц. В., Шишов Б. А. и Киприян Т. К. О соотношении автоматических и рефлекторных процессов при формировании ритмической активности дыхательного центра рыб. «Биофизика», 1959, т. IV, вып. 6.
- Свиренко Е. Г. Поглощение O_2 стерлядью в зависимости от изменения физ.-хим. факторов внешней среды. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 9, 1937.
- Скадовский С. Н. Влияние некоторых физ.-хим. факторов на газообмен у рыб. «Рыбн. хоз-во», 1923, № 2.
- Стрельцова С. В. Кожное дыхание рыб. Изв. ВНИОРХ, 1953, т. 33.
- Строганов Н. С. Действие температуры на соотношение процессов газообмена и азотистого обмена у гамбузии. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 33, 1939.
- Строганов Н. С. Действие температуры на соотношение процессов газообмена у окуни. «Физиол. журн.», 1939, т. 26.
- Строганов Н. С. Физиологическая адаптация у рыб. ДАН СССР, 1940, т. 28.
- Строганов Н. С. Зависимость дыхания рыб от скорости течения воды. «Вестн. Моск. ун-та», 1949, № 2.
- Строганов Н. С. Физиологическая приспособляемость рыб к пониженной температуре. Изд-во АН СССР, М., 1956.
- Садов И. А. Влияние перенасыщенной кислородом воды на морфологическое строение молоди осетра и севрюги. «Рыбн. хоз-во», 1948, № 1.
- Таусон А. О. Влияние некоторых компонентов сточных вод на дыхание рыб. Уч. зап. Пермск. ун-та, т. 5, 1949.
- Харченко Л. Н. Дыхание зяек и его зависимость от возраста, температуры и концентрации в воде кислорода. Уч. зап. Уральск. ун-та, т. 10, 1949.
- Шкорбатов Г. Л., Азанович Л. П., Лосовская Г. В. Влияние условий среды на потребление кислорода молодью карпа и сазана. ДАН СССР, 1954, т. 98.
- Штефан М. Сравнительно-физиологическое исследование группового эффекта у рыб. Канд. дис., М., 1957.
- Щербаков А. П. Дыхание и температурная адаптация у речной миноги. «Бюл. эксп. биол. и мед.», 1937, т. 3.
- Эрлих П. Потребность организма в кислороде. Аналитическое исследование при помощи красок, 1882.
- Яблонская Е. А. Некоторые данные о росте и обмене веществ у верховки в период нереста. Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, т. 3, 1951.
- Влак Е. C. Respiration in fishes. Univ. Toronto studies. Biol. ser. No. 59. Publ. Ontario Fisheries Research Lab., vol. 71, 1951.
- Brett J. R. Some lethal temperatures relations of Algonquin Park fishes. Univ. Toronto St. Biol. ser. 52. Publ. ontar. Fish. Res. Lab., No. 63, 1944.
- Brett J. R. Rate of gain of heat-tolerance in goldfish (*Carassius auratus*). Univ. Toronto Stud. Biol. 53. Publ. Ontar. Fisher. Res. Lab., No. 64, 1946.
- Brett J. R. Some principles in the thermal requirements of fishes. Quart. Rev. Biol., vol. 31, No. 2, 1956.
- Bullock Th. H. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. Biolog. Reviews, vol. 30, No. 3, 1955.
- Byczkowska-Smyk W. The respiratory surface of the gills in the flounder *Pleuronectes platessa* and perch, *Perca fluviatilis*. Zool. Poloniae, vol. 8, 1957.
- Clausen R. G. Oxygen consumption in fresh-water fishes. Ecology, vol. 17, 1936.
- Fox H. M. The activity and metabolism of poikilothermal animals in different latitudes I. Proc. Zool. Soc. London, vol. 106, 1936; II, vol. 107, 1937; III, vol. 108, 1938; V, vol. 109, 1939.

- Fry F. E. J. Effect of the environment on animal activity. Univ. Toronto Stud. Biol. ser. 55 Publ. Ontario Fish. Res., Lab., No. 68, 1947.
- Fry F. E. J. Some environmental relations of the speckled trout (*Salvelinus fontinalis*). Proc. N. E. Atlantic Fish Conf. May 1951—1952.
- Fry F. E. J. and Hart J. S. Cruising speed of goldfish in relation to water temperature. J. Fish. Res. Board Can., vol. 7, 1948.
- Fry F. E. J. and Hart J. S. The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. Biol. Bull., vol. 94, No. 1, 1948.
- Fry F. E. J. The aquatic respiration of fish. В кн.: Brown M. E. The physiology of fishes, vol. I. N. Y. 1957.
- Gaardner T. Über den Einfluss des Sauerstoffdruckes auf den Stoffwechsel. Nach Versuchen an Karpfen Biochem. Zeits. Bd. 89, 1918.
- Gelineo St. Activité spontanée des poissons de mer et consommation d'oxygène a la température d'adaptation de 12.5°C. Comp. rendus d. sean. d. la Soc. d. Biologie, t. 151. n° 6, 1957.
- Gelineo St. (Ст. Гелинео) О никтохемералном метаболизму шкрпине — *Scorpaena scrofa*. Glas de l'Académie serbe des sciences, t. CCXXXI, N° 14, 1958.
- Graham J. M. Some effect of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the *Salvelinus fontinalis*. Canadian J. Research. Sec. D. Zool. Sciences, vol. 27, No. 5, 1949.
- Haempel O. Über die Wirkung höherer Sauerstoffkonzentration auf Fische nebst Untersuchungen über die Ausnutzung des künstlich ins Wasser lingeleiteten O₂. Zeits. f. vergleich. Physiologie. Bd. 7, H. 4, 1928.
- Hall F. G. The influence of varying oxygen tensions upon the rate of oxygen consumption in marine fishes. Amer. j. physiol., vol 88, 1929.
- Hall F. G. The ability of the common mackerel and certain other marine fishes to remove dissolved oxygen from sea water. Amer. j. physiol., vol. 93, 1930.
- Hazelhoff E. H. Über die Ausnutzung des Sauerstoffs bei verschiedenen Wassertieren. Zeit. f. vergl. Physiologie, 26, 1938.
- Hoar W. S. and Dorchester J. E. C. The effect of dietary fat on the heat tolerance of goldfish. Canad. J. Res. Sec. D. Zool. Sc., vol. 27, No. 2, 1949.
- Job S. V. The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 61. Publ. Ont. Fish. Res. Lab., 73, 1955.
- Keys A. The relation of the oxygen tension in the external respiratory medium to the oxygen consumption of fishes. Science, vol. 71, 195, 1930.
- Keys A. The measurements of the respiratory exchange of aquatic animals. Biol. Bull. vol. 59, 1930.
- König J. Über den niedrigsten für das Leben der Fische notwendigen Sauerstoffgehalt des Wassers. Zeits. f. Untersuchungen d. Nahrungs und Genussmittel, 1901.
- Krogh A. The respiratory exhance of animals and man. London, 1916.
- Krogh A. The comparative physiology of respiratory mechanisms. Philadelphia, 1941.
- Ledebur J. E. Der Sauerstoff als ökologischer Faktor. Ergebn. d. Biologie. Bd. 16, 1939.
- Leiner M. Die Physiologie der Fischatmung. В кн.: Browns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 6, Abt. I, Buch. 2, Echte Fische Lief. 5, 1937.
- Meuwis A. L. and Heuts M. Y. Temperature dependence of breathing rate in carp. Biol. Bull., vol. 112, No. 1, 1957.
- Monthuori A. Die Regelung des Sauerstoffverbrauches in Bezug auf die äussere Temperatur bei Seetieren. Zentrbl. f. Physiologie, Bd. 20, 1907.
- Mršić W. Die Gasblasenkrankheit der Fische Ursachen, Begleiterscheinungen und Abhilfe. Zeits. f. Fischerei, Bd. 31, Nr. 1, 1933.
- Olthof H. J. Die Kohlensäure als Atemreiz bei Wassertieren. Zeits. f. vergl. Physiologie, Bd. 21, 1934.
- Oya T. a. Kimata M. Oxygen consumption of fresh water fishes. Bull. Japan Soc. sci. Fish., vol. 6, 287, 1938.
- Poduběcký V. O kyslíku ve vodě a jeho vlivu na dychání ryb. Československý rybářství, № 1, 1958.
- Powers E. B. The relation of respiration of fishes to environment. IV — Relation of CO₂, and O₂ content of blood by p CO₂ and p O₂ environment water. Ecol. monogr., vol. 11, 1932.
- Powers E. B. The relation of respiration of fishes to environments. XIII. Notes on the effect of the p CO₂ of the water on the Hb of the blood and upon the consumption of the swimbladder gas. J. Tennessee Ac. Sci, vol. 13, 1938.
- Schuetz J. E. Studies in mass physiology. The effect of numbers upon the oxygen consumption of fishes. Ecology, No. 14, 1933, No. 15, 1934.

- Shepard M. P. Resistance and tolerance of young speckled-trout (*Salvelinus fontinalis*) to oxygen lack, with special reference to low oxygen acclimation. J. Fisheries Research Board Canad., vol. 12, 1955.
- Shlaifer A. Effect of numbers upon the oxygen consumption and locomotor activity of *Carassius auratus*. Physiology Zool. vol. 11, 1938; vol. 12, 1939.
- Schlieper C. Temperaturbezogene Regulationen des Grundumsatzes bei wechselwarmen Tieren. Biol. Zntbz. Bd. 69, 1950.
- Schlieper C. Über die Temperatur — Stoffwechselregulation einiger eurythermen Wassertiere. Verh. dtsh. zool. Ges. 1951.
- Schlieper C. Versuch einer physiologischen Analyse der besonderen Eigenschaften einiger eurythermer Wassertiere. Biol. Zentrbl. Bd. 71, 1952.
- Schmeing-Engberding F. Die Vorzugstemperaturen einiger knochenfische und ihre physiologische Bedeutung. Zeits. f. Fischerei. Bd. 2, H. 1—2, 1953.
- Smith H. W. General considerations of the fasting metabolism in active fish. J. of cell. a. compar. physiol., vol. 6, 1935.
- Spoor W. A. A quantitative study of the relationships between the activity and oxygen consumption of the goldfish and its application to the measurement of respiratory metabolism of fishes. Biol. Bull., vol. 91, No. 3, 1946.
- Sullivan C. M. Aspects of the physiology of temperature selection in *Salvelinus fontinalis*. Ph. D. Thesis. Universit. of Toronto, 1949.
- Washbourn R. Metabolic rates of trout fry from swift and slow running water. J. of experim. Biology vol. 13, 1936.
- Wells N. A. The influence of temperature upon the respiratory metabolism of the pacific killfish *Fundulus parvipinnus*. Physiol. Zool. vol. 8, No. 2, 1935.
- Wells N. A. Variations in the respiratory metabolism of the pacific killfish *Fundulus parvipinnus* due to size season and continued constant temperature. Physiol. Zool., vol. 8, No. 3, 1935.
- Wiebe A. H., Mac Gavock A. M., Fuller A. C. and Markus H. C. The ability of fresh water fish to extract oxygen at different hydrogen ion concentration. Physiol. Zool., vol. 7, 1934.
- Willmer E. M. Some observations on the respiration of certain tropical fresh water fishes. J. exper. Biol., vol. 11, 1935.

Глава VII

Питание и пищеварение

- Ананичев А. В. Пищеварительные ферменты рыб и сезонная изменчивость их активности. «Биохимия», 1959, т. 24, вып. 6.
- Андряшев А. П. О работе глоточного аппарата у некоторых хищных пелагических рыб. «Природа», 1945, № 2.
- Андряшев А. П. Способы добывания пищи у морского ерша, морского налима и султанки. «Журн. общей биологии», 1944, т. V, вып. 1, 2 и 3.
- Арнольди Л. В. и Фортунатова К. Р. К экспериментальному изучению питания рыб. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. 7, вып. 2.
- Афонский С. И. Биохимия животных. «Высшая школа», М., 1960.
- Белый Н. Д. Влияние температуры на питание и рост окуня. Тр. гидробиол. ст. АН УССР, т. 16, 1938.
- Белый Н. Д. К вопросу о питании и росте окуня. Потребление корма и рост окуней разного размера. Тр. гидробиол. ст. АН УССР, т. 15, 1937.
- Белогуров А. Я. К вопросу о различии пищеварительного тракта у осетровых рыб в связи с питанием. ДАН СССР, 1939, т. 22.
- Боква Е. Суточное потребление и скорость переваривания корма воблой. «Рыбн. хоз-во», 1938, № 6.
- Бризинова П. Н. Интенсивность процессов пищеварения у салаки, угря, леща и плотвы в зависимости от температуры. Тр. ВНИОРХ, т. 29, 1949.
- Васнецов В. В. Этапы развития системы органов, связанных с питанием у леща, воблы и сазана. Сб. морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. Изд-во АН СССР, 1948.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд. Белорусск. ун-та, Минск, 1956.
- Вундш Г. Г. Питание, пищеварение и обмен веществ у рыб. В кн. «Руководств по кормлению и обмену веществ у с.-х. животных», т. 3, 1937.
- Гриб А. В. и Красюкова З. В. Пищеварительный канал карповых рыб. Уч. зап. Ленингр. ун-та, сер. биол., вып. 21, 1949.
- Дунаев В. П. Кормление карпов. Пищепромиздат. М., 1941.
- Желтенкова М. В. О пищевой пластичности воблы. Тр. ВНИРО, т. 18, 1951.

- Замыслов А. Д. Протеазы рыб. Докт. дис. М., 1949.
- Зацепин В. И. Питание пикши в районе мурманского побережья в связи с донной фауной. Тр. ПИПРО, вып. 3, 1939.
- Ивлев В. С. Энергетический баланс карпов. «Зоол. журн.», 1939, т. 18 вып. 2.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. Пищепромиздат, М., 1955.
- Исупов В. С. Пепсин из желудков рыб. «Рыбное хоз-во», 1950, № 1.
- Карзинкин Г. С. Продолжительность прохождения пищи и усвоение ее мальками щуки. Тр. лимнолог. ст. в Косино, вып. 20, 1935.
- Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. Пищепромиздат, М., 1952.
- Карпевич А. Ф. Темпы переваривания у рыб. «Рыбн. хоз-во», 1934, № 5.
- Карпевич А. Ф. Об изменении реакции пищеварительных соков во время переваривания у морских рыб. «Физиол. журн. СССР», 1936, т. 21.
- Карпевич А. Ф. и Бокова Е. Темпы переваривания у морских рыб. ч. I. «Зоол. журн.», 1936, т. 15, ч. II. «Зоол. журн.», 1937, т. 16.
- Карпевич А. Ф. Потребление и усвоение корма рыбами. «Рыбн. хоз-во», 1940, № 2.
- Коштоянц Х. С. Белковые тела, обмен веществ и нервная регуляция. Из-во АН СССР, М., 1951.
- Коштоянц Х. С. и Коржуев П. А. Материалы по сравнительной физиологии пищеварительных ферментов. «Зоол. журн.», 1934, т. 13, вып. 1.
- Краюхин Б. В. К изучению физиологии пищеварения рыб при помощи метода хронических фистул. Сб. «Вопросы физиологии», № 6, Изд-во АН УССР, 1953.
- Краюхин Б. В. Хроническая фистульная методика и ее применение для изучения физиологии пищеварения рыб. Изд-во АН СССР, М., 1956.
- Кривобок М. Н. Использование пищи молодью сазана в нерестово-выростном хозяйстве Азово-Долгий. Тр. ВНИРО, т. 24, 1953.
- Ловери Д. А. Химия жиров и жировой обмен. Сб. «Биохимия рыб». ИЛ, 1953.
- Марголин Г. И. Влияние низких температур на переваривающую силу пищеварительных ферментов у зеркального карпа. Тр. Воронежск. отд. ВНИОРХ, т. 3, вып. 2, 1940.
- Механик Ф. Я. К физиологии пищеварения рыб. Изв. ВНИОРХ, 1953, т. 33.
- Миранова Н. В. Питание и рост молоди тресковых рыб в прибрежной зоне восточного Мурмана. Изд-во АН СССР, М., 1956.
- Никитинский В. Я. Питание некоторых озерных рыб в нерестовый период. «Русск. гидробиол. журн.», 1929, № 6—7.
- Никольский Г. В. и Кукушкин А. А. К вопросу о влиянии плотности посадки на интенсивность потребления корма рыбами. «Зоол. журн.», 1943, т. 22, вып. 2.
- Остроумов Н. А. К изучению избирательной способности рыб к пище. Тр. Томск. ун-та, т. 142, 1956.
- Пегель В. А. Некоторые данные о влиянии количества и качества пищи на пищеварение рыб. Тр. Биол. ин-та Томск. ун-та, т. 7, 1940.
- Пегель В. А. К вопросу о физиологии питания рыб. Тр. Томск. ун-та, т. 97, 1946.
- Пегель В. А. К физиологии питания рыб. ДАН СССР, 1947, т. 56, № 7.
- Пегель В. А. Физиология пищеварения рыб. Изд-во Томск. ун-та, 1950.
- Победоносцев А. П. Иннервация кишечника осетровых. Уч. зап. Саратовск. пед. ин-та, вып. 16, 1961.
- Скадовская Н. С. Действие кислой реакции внешней среды на усвоение азота пищи карпа. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 9, 1937.
- Смирнов А. Н. К вопросу о питании рыб в придаточных водоемах Куры. Изв. Азерб. фил. АН СССР, 1945, № 2.
- Сулима А. Ф. К пищеварению рыб. «Русск. физиол. журн.», 1949, т. 2, вып. 1, 2, 3.
- Турпаев Т. М. К вопросу о приспособлении пищеварительной системы рыб к роду пищи. «Бюл. экспер. биол. и мед.», 1941, т. 12.
- Фортунатова К. Р. Питание *Scorpaena porcus* L. (к методике количественного изучения динамики питания хищных морских рыб). ДАН СССР, 1940, т. 29, № 3.
- Шорыгин А. А. Количественный способ изучения пищевой конкуренции рыб. «Зоол. журн.», 1946, т. 25, вып. 1.
- Шорыгин А. А. Годовая динамика пищевой конкуренции рыб. «Зоол. журн.», 1948, т. 27, вып. 1.
- Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат, М., 1952.
- Шпет Г. И. О влиянии условий среды на питание карпа. Тр. НИПОРХ УССР т. 8, 1952.
- Помпик Е. М. Питание сазана в авандельте Волги. Тр. ВНИРО, т. 32, 1956.
- Юдаев Н. А. Содержание гистидина, карнозина и ансерина в мышцах некоторых рыб. ДАН СССР, 1950, т. 70, № 2.

- Яблонская Е. А. Усвоение естественных кормов зеркальным карпом и оценка с этой точки зрения кормности водоемов. Тр. лимнологич. ст. в Косино, вып. 20, 1935.
- Al-Hussaini A. H. On the functional morphology of the alimentary tract of some fish in relation to differences in their feeding habits. Cytology and physiology. Quart. J. Microscop. Sci. vol. 90, 1949.
- Allen K. R. Some observations on the biology of the Trout (*Salmo trutta*) in Windermere. J. anim. Ecology, vol. 7, 1938.
- Biedermann W. Die Ernährung der Fische. В кн.: Winterstein H. Handb. der Vergleich. Physiologie Bd. 2, H. 1, 1911.
- Dauber F. C. A comparative analysis of the winter feeding habits of two benthic stream fishes Copeia. No. 3, 1956.
- Dobreff M. Magenverdauung der Haifische. Eine Bemerkung über die Hungerausdauer derselben Fische. Pfluger's Archiv des Physiol. 1927.
- Dyk V. Potravni základna v pstruhových vodách. Sborn. Českoslov. Akad. zemedel. věd. Zivoč výroba. № 12, 1956.
- Klust G. Über Entwicklung, Bau und Funktion des Darmes beim Karpfen. Intern. Revue f. Hydrob., Bd. 40, H. 1—2, 1940.
- Maltzan M. Zur Ernährungsbiologie und-physiologie des Karpfes. Zool. Jahrbüch. Abt. Allg. Zool. d. Physiol. Bd. 55, H. 2, 1935.
- Mann H. Untersuchungen über die Verdauung und Ausnutzung der Stickstoffsubstanz einiger Nährtiere durch verschiedene Fische. Zeits. f. Fischerei. Bd. 33, H. 2, 1935.
- Norris E. R. and Elam D. W. Preparation and properties of crystalline salmon pepsin. J. Biol. Chem., vol. 134, 1940.
- Norris E. R. and Mathies J. C. Preparation, properties and crystallisation of tuna pepsin. J. Biol. Chem., vol. 204, 1953.
- Scheuring L. Beziehungen zwischen Temperature und Verdauungsgeschwindigkeit bei Fischen Zeits. f. Fischerei, Bd. 26, H. 1, 1928.
- Schiemenz P. Über die Nahrung unserer gewöhnlichen Wildfische. Deuts. Fischer. Zeit. Nr. 23—26, 1905.
- Schiemenz P. Wie findet der Fisch seine Nahrung. Mitteil. Fischer. Verhandl. Provinz Brandenburg. Bd. 7, H. 8, 1915.
- Schiemenz P. Die Nahrung unserer Swizwasserfische. Die Naturwissenschaften, Nr. 26, 1924.
- Schlottke E. Untersuchungen über die Verdauungsfermente der Quappe (*Loa vulgaris*). Zeits. f. Fischerei, Bd. 37, H. 3, 1939.
- Vonk H. Die Verdauung bei den Fischen. Zeits. f. vergl. Physiol. Bd. 5, H. 3, 1927.
- Vonk H. Das Pepsin verschiedener Vertebraten. Zeits. f. vergl. Physiol., Bd. 9, 1929.
- Vonk H. The specificity and collaboration of digestive enzymes in Metazoa. Biol. Rev. vol. 12, No. 2, 1937.

Глава VIII

Ассимиляция и диссимиляция

- Билый М. Д. Влияние температуры на питание и рост окуня. Тр. гидробиол. ст. АН УССР, т. 16, 1938.
- Биохимия рыб. Сб. статей. ИЛ, М., 1953.
- Брюхатова А. Л. Влияние активной кислотности на прибавление в весе карася и карпа в воде с малым содержанием электролитов. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 9, 1937.
- Брюхатова А. Л. Влияние повышенной солености на рост карпа-годовика. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 33, 1939.
- Васнецов В. В. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых. «Зоол. журн.», 1934, т. 19, № 3.
- Васнецов В. В. Рост рыб как адаптация. Бюл. МОИП, отд. биол., 1947, т. 52, вып. 1.
- Васнецов В. В. О закономерностях роста рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. Изд-во АН СССР, М., 1953.
- Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. Изд-во АН СССР, 1953.
- Вельтищева И. Ф. О некоторых особенностях обмена веществ у молоди осетра и севрюги, выращенной в разных условиях. Тр. Саратовск. отд. ВНИРО, т. 1, 1951.
- Веселов Е. А. Влияние солености внешней среды на интенсивность дыхания рыб. «Зоол. журн.», 1949, т. 28, вып. 1.
- Иванов А. П. Влияние аминокислотного состава кормов и отходов пенициллинового производства на молодь карпа. «Рыбководство и рыболовство», 1958, № 6.
- Иванов А. П. Влияние различных по биологической ценности протеннов кормов и отходов пенициллинового производства на молодь карпа. Канд. дис. М., 1960.
- Ивлев В. С. Энергетический баланс карпов. «Зоол. журн.», 1939, т. 18, вып. 2.

- И в л е в В. С. Влияние голодания на превращения энергии при росте рыб. ДАН СССР, 1939, т. 25.
- И в л е в В. С. Зависимость интенсивности обмена от размеров рыб. «Физиол. журн.», 1954, т. 40.
- И в л е в В. С. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена. «Журн. общей биологии», 1959, т. 20, № 2.
- И р и х и м о в и ч А. И. Влияние морской воды на рост и жизнеспособность молоди осетровых рыб. ДАН СССР, 1950, т. 23, № 3.
- К л е й м е н о в И. Определение упитанности рыб по ее удельному весу. «Рыбн. хоз-во», 1941, № 2.
- К о в а л е в с к а я Л. А. Энергетика движущейся рыбы. Канд. дис. М., 1952.
- К о р ж у е в П. А. Некоторые задачи в области изучения физиологии обмена веществ у рыб. «Вопр. ихтиологии», 1955, № 5.
- К о ш т о я н ц Х. С. Белковые тела, обмен веществ и нервная регуляция. Изд-во АН СССР, М., 1951.
- К р и в о б о к М. Н. Значение изучения обмена азота у рыб для рыбоводной практики. Тр. совещания по физиологии рыб. Изд-во АН СССР, 1958.
- Л е о н т ь е в Н. Ф. Рост рыб в стерильном состоянии. «Успехи совр. биол.», 1946, т. 21, вып. 1.
- Л о в е р н Д. А. Химия жиров и жировой обмен рыб. Сб. «Биохимия рыб». ИЛ, М., 1953.
- М а к а р о в а Л. И. Влияние солености и температуры на газообмен леща, салаки и угря. Изв. ВНИОРХ, 1949, т. 29.
- М е х а н и к Ф. Я. К вопросу о голодании рыб. «Зоол. журн.», 1957, т. 36, № 12.
- М и н к и н а А. Л. К вопросу о действии железа и алюминия на рыб. Тр. Московск. зоопарка, т. 3, 1946.
- М и н к и н а А. Л. О влиянии различных концентраций железа на рост и газообмен у рыб. Тр. Московск. зоопарка, т. 4, 1949.
- П е г е л ь В. А. Температура и соотношение функций у животных. Уч. зап. Томск. ун-та, № 12, 1949.
- П е н т е г о в Б. П., М е н т о в Ю. Н. и К у р н а е в Е. Ф. Физико-химическая характеристика нерестово-миграционного голодания кеты. Изв. Тихоокеанск. научн.-промысл. ст., 1928, т. 2, вып. 1.
- С к а д о в с к и й С. Н. Об изменении физиологических процессов у водных животных в зависимости от условий неорганической среды. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 33, 1939.
- С т р о г а н о в Н. С. Физиологическое действие продуктов экстракции и распада древесины на речных рыб. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 9, 1937.
- С т р о г а н о в Н. С. Физиологическая приспособляемость рыб к температуре среды. Изд-во АН СССР, М, 1956.
- Т а у с о н В. О. Энергетика синтетических процессов в клетке. «Сов. наука», 1940, № 9.
- Т и л и к Э. Е. Изменение химического состава мяса свирских лососей в связи с нерестовой миграцией. Изв. ВНИОРХ, 1932, № 14.
- Ф р и д л я н д И. Г. Влияние повышенной минерализации воды на рост и развитие сазана в Пролетарском водохранилище. «Зоол. журн.», 1957, т. 36, № 10.
- Ш у л ь м а н Г. Е. Динамика содержания жира в теле рыб. «Успехи совр. биол.», 1960, т. 49, вып. 2.
- А l l e e W. C., F i n k e l A. J. and H o s k i n s W. H. The growth of goldfish in homeotically conditioned water, a population study in mass physiology. J. of experim. Zool., vol. 84, 1940.
- B r a n d e s C. H. and D i e t r i c h R. A review of the problem of fat and water content in the edible part of the herring. Fette und Seifen. 55, 1953.
- C o r n e l i u s W. Untersuchungen über die Verwertung natürlicher und künstlicher Nahrung durch Regenbogenforellen verschiedenen Alters und unter verschiedenen Bediegungen. Zeits. f. Fischerei, Bd. 31, H. 4, 1933.
- D e m o l l e r. und G a s c h o t t O. Untersuchungen über den Stoffwechsel von Süßwasserfischen mit besonderer Berücksichtigung des Karpfes. Intern. Revue f. d. gesam. Hydrobiol., Bd. 26, H. 3—4, 1932.
- G r i m a l s k i V. Der Erhaltungsbedarf des Karpfes. Intern. Revue d. ges. Hydrob. u. Hydrographie. Bd. 32, 1, 1935.
- G e n g H. Der Futterwert der natürlichen Fischnahrung. Zeits. f. Fischerei, Bd. 23, 1925.
- H e r w e r d e n M. Zur Magenverdauung der Fische. Zeits. f. physiolog. Chemie, Bd; 56, H. 5—6, 1908.
- M i e l l e r H. Die Beziehungen zwischen dem Nahrungs-und Speicherfett der Fische. Zeits. f. Fischerei. Bd. 34, Nr. 1, 1936.
- P o p o f f M. Die Zellstimulation. Berlin, 1935.
- S c h o l z C. Experimentelle Untersuchungen über die Nahrungsverwendung des ein und zwoisomerigen Hechtes. Zeits. f. Fischerei, Bd. 30, H. 4, 1932.
- S t e u d e l H. Methoden der Stoffwechseluntersuchung. Leipzig, Barth, 1948.

Глава IX.

Размножение

- Артемов Н. М. О действии гипофиза на половую систему рыб. Опыты на самках горчака. «Бюлл. эксп. биол. и мед.», 1936, т. 2.
- Баранникова И. А. Концентрация гонадотропного гормона в гипофизе самцов и самок севрюги на разных этапах полового цикла. ДАН СССР, 1949, т. 68, вып. 6.
- Белогуров А. Я. Стимулирование созревания половых продуктов у рыб. «Рыбн. хоз-во», 1936, № 6.
- Бердланд Т. Б. Об устойчивости и изменчивости некоторых черт экологии и размножения рыб на примере рода рыбцов (*Vimba*). «Рыбн. хоз-во», 1949, № 1.
- Буданова А. Н. Об изменениях аминокислотного состава половых продуктов осетра в связи с нерестовой миграцией. Изв. АН СССР, сер. биол., 1941, № 2.
- Буданова А. Н. Некоторые аминокислоты в белках мышц осетровых рыб и содержание триметиламиндоксида в их крови при нерестовой миграции. «Биохимия», 1952, т. 17, вып. 1.
- Васильев И. С. Об адаптивном значении строения нерестовых бугров лососей рода *Oncorhynchus* «Журн. общей биологии», 1959, т. 20, № 2.
- Васнецов В. В. Происхождение нерестовых миграций проходных рыб. «Зоол. журн.», 1949, т. 13, вып. 5; «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд-во АН СССР, 1953.
- Вотинин Н. П. Овогенез и овуляция у севрюги. Канд. дис., М., 1949.
- Вундер П. А. Об усилении гонадотропной активности гипофизов низших позвоночных животных солями цинка. ДАН СССР, 1943, т. 39, вып. 1.
- Виноградская С. С. Изменение химического состава икры некоторых рыб Черного моря в процессе ее созревания. «Зоол. журн.», 1954, т. 33, вып. 1.
- Владимиров В. И. Влияние зарегулирования стока р. Днепра Каховской ГЭС на развитие половых продуктов у сельди. «Зоол. журн.», 1959, т. 38, № 10.
- Гербильский Н. Л. Развитие ооцитов у зеркального карпа и его зависимость от температуры. «Бюл. эксп. биол. и мед.», 1937, т. 3.
- Гербильский Н. Л. Метод черепных инъекций и его применение в рыбоводстве. «Рыбн. хоз-во», 1938, № 4—5.
- Гербильский Н. Л. Сезонные изменения гонадотропной активности гипофиза у рыб. ДАН СССР, 1940, т. 28, № 6.
- Гербильский Н. Л. Метод гипофизных инъекций и его роль в рыбоводстве. Работы лабор. динамики развития и основ рыбоводства. Изд-во Ленингр. ун-та, 1941.
- Гербильский Н. Л. Ряд его статей и статей его сотрудников в Тр. лабор. основ рыбоводства, т. I, 1947; т. II, 1949.
- Гербильский Н. Л. Роль нервной системы в осуществлении процесса перехода организма рыбы в нерестовое состояние. Вопросы ихтиологии внутренних водоемов. Тр. Карельск. фил. АН СССР, вып. 5, 1956.
- Державин А. Н. Куринское рыбное хозяйство и Мингечаурская проблема. Изв. Азерб. НИИ рыбхоз. ст., 1932, вып. 2.
- Державин А. Н. Опыты по методике интенсивного разведения рыб на КЕРЗ в 1936—1937 гг. «Рыбн. хоз-во», 1938, № 2.
- Державин А. Н. К изучению ритмов развития и сезонности размножения животных. Изв. АН АзССР, 1946, т. 8.
- Державин А. Н. Воспроизводство запасов осетровых рыб. Изд. АН АзССР, Баку, 1947.
- Державин А. Н. Куринское рыбное хозяйство. Изд. АН АзССР. Баку, 1956.
- Драбкина Б. М. и Телкова Л. П. Зрелость половых продуктов у самок кубанской севрюги и лейкоцитарная формула крови. Тр. лабор. основ рыбоводства, т. 2, 1949.
- Дрягин П. А. Половые циклы и нерест рыб. Изв. ВНИОРХ, 1949, т. 8.
- Иванова С. А. Предварительные данные по гистологическому изучению гонад стерляди в естественных прудовых и аквариальных условиях. «Вестн. Моск. ун-та», 1949, № 5.
- Иванова С. А. Гистологическое исследование гонады, щитовидной железы и гипофиза стерляди при содержании ее в естественных речных и прудовых условиях. ДАН СССР, 1953, т. 91, № 3.
- Ирихимович А. И. Развитие гипофиза и щитовидной железы леща и севрюги. ДАН СССР, 1948, т. 60, № 1.
- Ирихимович А. И. Гипофиз и размножение рыб. Тр. XV международн. физиол. конгресса 1935 г. Напечатано в «Физиол. журн.», 1936, т. 21, вып. 5/6.
- Казанский Б. Н. К вопросу о таксономической специфичности гонадотропного гормона гипофиза у рыб. ДАН СССР, 1940, т. 27, № 2.
- Казанский Б. Н. Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икрометанием. Тр. лабор. основ рыбоводства, т. 2, 1949.

- К а з а н с к и й Б. Н. Влияние гипофиза на ядерные процессы в ооцитах у рыб. ДАН СССР, 1950, т. 75, № 2.
- К а з а н с к и й Б. Н. Экспериментальный анализ роста ооцитов у рыб. ДАН СССР, 1951, т. 80, № 2.
- К а з а н с к и й Б. Н. Завершение овуляции вне организма у осетровых. ДАН СССР, 1952, т. 83, № 6.
- К а з а н с к и й Б. Н. Экспериментальный анализ нереста у рыб. «Зоол. журн.», 1952, т. 31.
- К а з а н с к и й Б. Н. О созревании и оплодотворении яйца осетра. ДАН СССР, 1953, т. 89, № 4.
- К а з а н с к и й Б. Н. Анализ явлений, происходящих в яйцеклетках осетровых при применении гипофизарных инъекций. Тр. совещания по рыбоводству. Изд-во АН СССР, 1957.
- К а л а ш н и к о в Г. Н. Состав крови осетровых рыб в связи с обменом на разных стадиях полового цикла. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 33, 1939.
- К а л а ш н и к о в Г. Н. и С к а д о в с к и й С. Н. Наблюдения над физиологией осетровых рыб в период размножения в связи с проблемой искусственного рыборазведения. «Зоол. журн.», 1940, т. 19, вып. 4.
- К а л а ш н и к о в Г. Н. и С к а д о в с к и й С. Н. Эколого-физиологическое изучение севрюг в период размножения в естественных и экспериментальных условиях. «Зоол. журн.», 1948, т. 27, вып. 6.
- К о р я к о в Е. А. Некоторые экологические приспособления в размножении голомянок. ДАН СССР, 1956, т. III, № 5.
- К р о х и н Е. М. и К р о г и у с Ф. В. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых. Изв. ТИНРО, 1937, т. 9.
- К у з н е ц о в И. И. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей. Изв. Тихоокеанск. научн. пром. ст. 1928, т. 2.
- К у л а е в С. И. Наблюдения над изменением семенников речного окуня в течение годового цикла. «Русск. зоол. журн.», 1927, т. 7, вып. 3.
- К у л а е в С. И. Годовой цикл и шкала зрелости половозрелой плотвы. Зап. Болшевск. биол. ст., вып. 2, 1939.
- К у л и н ч е н к о П. М. Экология нереста осетровых рыб. Канд. дис. М., 1939.
- Л у к и н А. В. О стадиях полового зрелости стерляди. ДАН СССР, 1941, т. 32, № 5.
- Л у к и н А. В. О роли температурного фактора в процессе приспособления размножения рыб к условиям среды. ДАН СССР, 1947, т. 58, № 4.
- Л у к и н А. В. Основные черты экологии осетровых в средней Волге. Тр. Татарск. отд. ВНИОРХ, вып. 5, 1949.
- М а к с у д о в И. Х. Некоторые наблюдения по физиологии размножения гамбузий. «Зоол. журн.», 1948, т. 27, вып. 4.
- М а к с у д о в И. Х. Материалы к познанию биологического механизма регуляции плодовитости рыб. «Зоол. журн.», 1944, т. 23, вып. 5.
- М е й е н В. А. Наблюдения над годичными изменениями яичника окуня. «Русск. зоол. журн.», 1927, т. 7, вып. 4.
- М е й е н В. А. К вопросу о годовом цикле костистых рыб. Изв. АН СССР, сер. биол., 1939, № 3.
- М е й е н В. А. Изменение полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий. Изв. АН СССР, сер. биол., 1944, № 2.
- М о л ч а н о в а И. А. Гистологическое строение икры стерляди на различных стадиях половой зрелости. ДАН СССР, 1941, т. 32, № 2.
- М о р о з о в а Т. Е. Действие пролана и нестерилизованной мочи беременной женщины на созревание половых продуктов окуня. «Зоол. журн.», 1936, т. 15, вып. 1.
- М о р о з о в а Т. Е. Действие гравидана на созревание половых продуктов осетровых рыб. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 9, 1937.
- М о р о з о в а Т. Е. Роль зрения у рыб в восприятии биотических факторов среды. ДАН СССР, 1951, т. 78, № 4.
- М о р о з о в а Т. Е. Значение внешних и внутренних факторов в половом цикле окуня. ДАН СССР, 1957, т. 112, вып. 6.
- Н е д о ш и в и н А. Я. Материалы по изучению Донского рыболовства. Тр. Азово-Черноморск. научн.-пром. экспед., вып. 4, 1928.
- П е н т е г о в Б. П., М е н т о в Ю. Н. и К у р н а е в Е. Ф. Физико-химическая характеристика нерестово-миграционного голодания кеты. Изв. Тихоокеанск. научн.-пром. ст., 1928, т. 2, вып. 1.
- П е т р е н к о И. Н. и К а р а с и к о в а А. А. Аминокислотный состав белков в процессе созревания половых продуктов у салаки Рижского залива. ДАН СССР, 1958, т. 122, № 6.
- П е р с о в Г. М. Половая функция самцов осетровых. Канд. дис. Л., 1948.
- П о л и к а р п о в а Е. Ф. Зависимость икрометания рыб от внешних факторов. Изв. АН СССР, 1942, № 1—2.

- Поликарпова Е. Ф. Роль среды в размножении рыб, птиц и млекопитающих. Докт. дис. М., 1954.
- Протасов А. А. Выдерживание производителей куринского лосося в садках типа Raceway. «Рыбн. хоз-во», 1940, № 4.
- Пучков Н. В. и Драбкина Б. М. Исследования по физиологии овуляции у осетровых. Тр. Мосрыбвтуза, вып. 4, 1951.
- Пучков Н. В., Драбкина Б. М. и Телкова Л. П. Применение инъекций пептона для стимулирования икротетания у рыб. Тр. Мосрыбвтуза, № 4, 1951.
- Расс Т. С. Глубоководные рыбы. В кн.: «Итоги науки». Достижения океанологии, № 1. Изд-во АН СССР, 1959.
- Садов И. А. О роли самца в нересте осетровых рыб и о методах оплодотворения икры Тр. совещания по рыбоводству. Изд-во АН СССР, 1957.
- Сакун И. Ф. Анализ функции половых желез у самцов и самок рыб в связи с характером нереста (на примере сирти *Vimba vimba* L.). ДАН СССР, 1954, т. 98, № 3.
- Самохвалова Г. В. Влияние солнечного света на рост и размножаемость гамбузии. Изв. АН СССР, сер. биол., 1941, № 1.
- Светозаров Е. и Штрайх Г. Значение внешних и внутренних факторов в половой периодичности животных. «Успехи совр. биологии», 1941, т. 14, вып. 1.
- Семко Р. С. Камчатская горбуша. Изв. ТИНРО, 1939, т. 16.
- Скадовский С. Н. и Парфенова О. И. Влияние гравидана на созревание яиц и икротетание у окуня. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 9, 1937.
- Скадовский С. Н. О влиянии гонадотропных гормонов на созревание половых продуктов и икротетание рыб. Тр. I Всекаспийской рыбохоз. конференции, т. 2, 1938.
- Скадовский С. Н. Перспективы осетроводства по данным экологофизиологического изучения куринской севрюги. «Рыбн. хоз-во», 1949, № 2.
- Смирнов А. И. Некоторые особенности биологии размножения и развития лососевой рыбы нерки. ДАН СССР, 1958, т. 123, № 2.
- Смирнов А. И. Больше внимания воспроизводству запасов чавычи. «Рыбн. хоз-во», 1958, № 3.
- Строганов Н. С. Созревание стерляди в прудовых и аквариальных условиях. «Вестн. Моск. ун-та», 1949, № 5.
- Строганов Н. С. Половое созревание стерляди и роль среды в его осуществлении. ДАН СССР, 1952, т. 7, № 2.
- Строганов Н. С. Исследование нерестилищ осетровых и сельдевых рыб Волги летом 1934 г. Тр. I Всекаспийской рыбохоз. конференции, т. II, 1938.
- Сыроватская Н. И. О влиянии низких температур на размножение донского леща. ДАН СССР, 1950, т. 72, № 5.
- Телкова Л. П. О влиянии нервной системы на овуляцию рыб. «Вопр. ихтиологии», 1954, вып. 2.
- Флейшман В. Исследование действия половых гормонов на рыб. «Успехи совр. биол.», 1935, т. 4, вып. 2.
- Чернышев О. Б. Получение зрелых половых продуктов вьюна в зимние месяцы. ДАН СССР, 1941, т. 38, № 2.
- Шмидтов А. И. Стерлядь. Уч. зап. Казанск. ун-та, т. 99, кн. 4—5, вып. 6—7, 1939.
- Шмидт П. Ю. Миграция рыб. Изд-во АН СССР, М., 1947.
- Штрайх Г. и Светозаров Е. Значение внешних факторов в половом цикле холоднокровных. ДАН СССР, 1940, т. 29, № 8—9.
- Яблонская Е. А. Некоторые данные о росте и обмене веществ у верховки в период нереста. Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, т. 3, 1951.
- Argonson L. R. Influence of the stimuli provided by the male cichlid fish *Tilapia macrocephala* on the spawning frequency of the female. *Physiol. Zool.*, vol. 18, 1945.
- Argonson L. R. Factors influencing the spawning frequency in the female cichlid fish *Tilapia macrocephala*. *Amer. Museum Novitates*. No. 1481, 1951.
- Bullough W. S. A study of the reproductive cycle of the minnow in relation to the environment. *Proceed. Zool. Soc. of London*, ser. A, vol. 109, 1939.
- Burger J. W. Some experiments on the relation of the external environment to the spermatogenic cycle of *Fundulus heteroclitus* L. *Biol. Bull.*, vol. 77, 1939.
- Burrows H. Biological actions of sex hormones. London, 1945.
- Dildine G. C. The effect of light and temperature on the gonads of *Lebistes*. *Anat. rec.* 67 suppl. 1936.
- Gnuschke H. Untersuchungen über den Stoffwechsel während des Aufbaues der Fischgonade. *Zool. Jahrbücher Abt. Zoolog. u. allgem. Physiol.*, Bd. 56, H. 1, 1936.
- Hasler A. and Meyer R. Respiratory responses of normal and castrated goldfish to teleost and mammalian hormones. *J. exper. Zool.*, vol. 9, No. 3, 1942.
- Hoar W. S. Hormones in Fish. *Publ. of Ontario Fish. Res. Labor.* No. 71, Univers. of Toronto press., 1951.
- Hoar W. S. VI Endocrine organs. VII The gonads and reproduction. В кн.: Brown M. E. *The physiology of fishes*. N. Y., 1957.

- Hoover E. E. Experimental modification of the sexual cycle in trout by control of light. Science, vol. 86, No. 2236, 1937.
- Houssay B. A. Action sexuelle de l'hypophyse sur les poissons et les reptiles. C. r. Soc. biol. t. 106, Paris, 1931.
- Hoover E. and Hubbard H. Modification of the sexual cycle in trout by control of light. Copeia 1937 p, 206.
- Knan H. Spawning of carp and their spawning grounds in the Punjab. J. Bombay Nat. Hist. Soc. vol. 43, No. 3, 1942.
- Mann H. Die Einwirkung von Colchicin und Sexualhormone auf den Sauerstoffverbrauch von Fischen. Zoologischer Anzeiger. Bd. 127, 1939.
- Matthews S. A. The effect of hypophysectomy on the testis of Fundulus. Anat. rec. 72 suppl, 1938.
- Matthews S. The effects of light and temperature on the malesexual cycle in Fundulus. Biol. Bull., 77, 1939.
- Meek A. The migration of Fish. London, 1916.
- Merriman D. and Schedl H. P. The effect of light and temperature on gametogenesis in the four-spined stickleback, *Apeltes quadracus*. J. exper. Zool., vol. 88, No. 3, 1941.
- Nakamura T. Über das Verhalten verschiedener Phosphatasen und Phosphorverbindungen des Fischspermas in der Brunst-periode. Mitteil. med. Akadem. Kioto. Bd. 27, 1939.
- Pickford G. E. and Atz J. W. The physiology of the pituitary gland of fishes. N. Y. Zool. soc., 1957.
- Riddle O. Endocrine aspects of the physiology of reproduction. Ann. Rev. Physiol., vol. 3, 1941.
- Tavolga W. N. Visual, chemical and sound stimuli in the sex discriminatory behavior of the gobiid fish. Zoologica, vol. 41, 1956.
- Turner C. L. A quantitative study of the effect of different concentrations of ethynil testosterone and Methyl testosterone in the production of gonopodia in females of *Gambusia affinis*. Physiol. Zool., vol. 15, No. 3, 1942.
- Ulrich W. Über die gonadotropen Hormone. Ergebnisse der Physiologie, Bd. 43, 1940

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	5
Глава I. Химический состав тела рыб	11
Вода	15
Минеральные вещества	17
Органические вещества	22
Глава II. Кожный покров	27
Механическая защита	27
Образование слизи и ее химический состав	28
Чешуя	32
Регенерация кожи	34
Пигментация кожи. Окраска рыб	35
Глава III. Кровь	48
А. Жидкая часть крови	48
Количество крови	48
Химический состав крови	50
Органические вещества	51
Неорганические вещества	57
Физико-химические свойства крови	62
Регуляция осмотического давления крови	77
Б. Форменные элементы крови	92
Количество эритроцитов	93
Размеры и величина поверхности эритроцитов	99
Лейкоциты	102
Дыхательная функция крови	105
В. О связи свойств крови с условиями обитания рыб	119
Г. Кровотворение	121
Д. Свертывание крови	122
Глава IV. Кровообращение	124
Глава V. Дыхание	134
Вода как среда для дыхания рыб	137
Условия перехода кислорода из водной среды в тело рыбы	141
Органы дыхания и их функция	146
А. Водное дыхание	146
Жаберное	146
Кожное дыхание	161

Б. Воздушное дыхание	163
Кишечное дыхание	164
Плавательный пузырь как орган дыхания	166
В. Другие приспособления для дыхания	176
Наджаберный орган	177
Лабиринтовый орган	178
Г. Дыхание у эмбрионов и личинок	181
Степень использования кислорода, растворенного в воде	189
Глава VI. Газообмен	191
Методики определения газообмена	191
✓ Дыхательный коэффициент	200
Интенсивность дыхания	202
А. Зависимость дыхания от внутренних факторов	203
Видовая принадлежность рыбы	203
Размер и возраст	203
Величина поверхности жабр	207
Пол и половая активность	209
Питание и голодание	211
Движение рыбы	212
Б. Зависимость дыхания от внешних факторов	215
Сезон года и время суток	215
Групповой эффект	218
Температура	219
Парциальное давление кислорода	231
Угльная кислота	237
Водородные ионы	241
Скорость течения воды	244
Соленость воды	247
Токсические вещества	251
Влияние неволи на газообмен рыб	252
Пороговая величина содержания растворенного в воде кислорода	253
Глава VII. Питание	255
А. Что и сколько ест рыба	256
Состав пищи и его зависимость от разных условий	257
Избирательная способность рыб в отношении пищи	262
Значение доступности корма	266
Количество съедаемой пищи и его зависимость от ряда факторов	266
Скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту	273
Моторика кишечника. Влияние температуры на моторику кишечника	278
Б. Пищеварение	279
Подготовка пищи к биохимическому распаду	279
Особенности строения пищеварительного тракта у рыб	281
Методики изучения пищеварения	286
Пищеварительные ферменты и их свойства	288
Оптимальная среда для действия ферментов	297
Перевариваемость пищи и ее зависимость от условий среды	299
Всасывание питательных веществ	308
Усваиваемость питательных веществ	310
В. Пищевая ценность корма	312
Белки и белковоподобные вещества	314
Жиры и жироподобные вещества	323
Г. Пищевые эквиваленты	331
Глава VIII. Ассимиляция и диссимиляция	335
Методики изучения ассимиляции и диссимиляции	335

Формы обмена	343
Зависимость обмена веществ от внутренних факторов	347
Зависимость обмена веществ от внешних факторов	361
Энергетика обмена	377
Глава IX. Размножение	380
Шкала зрелости и периодичность продуцирования половых клеток	382
Химический состав половых клеток	385
Этапы готовности к размножению и формы размножения	388
Связь ритмов размножения с ритмами природы	390
Биохимические и физиологические изменения во время созревания и вымета половых продуктов	394
Значение проблемы размножения	406
Экспериментальное управление процессом размножения	407
Влияние факторов внешней среды на созревание и вымет половых продуктов	409
Влияние внутренних факторов на созревание и вымет половых продуктов	416
Литература	432

Николай Сергеевич Строганов

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ РЫБ

Том I

Художник *Кампанец М. Л.*

Художественный редактор *Журинская К. О.*

Редактор *Соколова Н. А.*

Технич. редактор *Георгиева Г. И.*

Сдано в набор 24.VIII. 1961 г. Подписано к печати 19.II. 1962 г. Л-42092.

Формат 70 × 108¹/₁₆. Печ. л. 27,5. Привед. печ. л. 38,85. Уч.-изд. л. 37,26.

Изд. № 831. Заказ 176. Тираж 3.000 экз. Цена 1 р. 45 к.

Издательство Московского университета

Москва, Ленинские горы, Административный корпус

Типография Изд-ва МГУ. Москва, Ленинские горы