

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Саратовский государственный аграрный университет
имени Н. И. Вавилова»

ФИЗИОЛОГИЯ РЫБ

краткий курс лекций

для студентов 2 курса

Направление подготовки
35.03.08. Водные биоресурсы и аквакультура

Профиль подготовки
Аквакультура

Саратов 2016

УДК 619:612 (075.8)
ББК 45.2я73
В19

Рецензенты:

Заведующий участковой ветеринарной лечебницы №2 ОГУ СББЖ г. Саратов, к.в.н.
Бабушкин В.А.

Доцент кафедры «Кормление, зоогигиена и аквакультура», кандидат биологических наук, доцент ФГБОУ ВО «Саратовский ГАУ»
И.В. Поддубная

Физиология рыб: краткий курс лекций для студентов 2 курса направление подготовки 35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура», профиль подготовки «Аквакультура» / Сост.: Н.А. Пудовкин, В.Ю. Васильев ФГБОУ ВО Саратовский ГАУ. – Саратов, 2016. – 71с.

Краткий курс лекций по дисциплине «Физиология рыб» составлен в соответствии с рабочей программой дисциплины и предназначен для студентов направления подготовки 35.03.08. «Водные биоресурсы и аквакультура», профиль подготовки «Аквакультура».

Краткий курс лекций содержит теоретический материал по основным вопросам физиологии рыб, дает основы функционирования и жизнедеятельности организма рыб, его взаимодействия с окружающей средой.

Знания физиологии рыб, необходимы для понимания фундаментальных основ биологии и особенностей функционирования организма рыб, а также служат теоретическим фундаментом для решения практических задач рационального кормления и составления полноценных рационов питания рыб, стимулирование созревания половых продуктов и борьбы с болезнями и токсикозами.

УДК591 636:612
ББК 45.2

© Пудовкин Н.А., Васильев В.Ю., 2016
© ФГБОУ ВО Саратовский ГАУ , 2016

Введение

Физиология — биологическая наука, предметом изучения которой являются жизнедеятельность организма. Физиология изучает механизмы осуществления функций организма, из взаимосвязи между собой, регуляцию и приспособление организма к условиям внешней среды в процессе эволюции.

Краткий курс лекций по дисциплине «Водные биоресурсы и аквакультура» дает представление об основных закономерностях, лежащих в основе физиологических процессов, происходящих в живом организме, в их развитии и взаимодействии с внешней средой, что необходимо для овладения научными основами современной технологии выращивания рыб.

Краткий курс лекций по дисциплине «Водные биоресурсы и аквакультура» предназначен для студентов по направлению подготовки 35.03.08. «Водные биоресурсы и аквакультура».

Лекция 1

Физиология как наука. Физиология движения рыб.

1.1. Физиология – наука о функциях органов и систем организма. Предмет и задачи.

Физиология (от греч. *physis* — природа и *logos* — учение) — наука о жизнедеятельности организма и отдельных его частей: клеток, тканей, органов, функциональных систем. Она раскрывает механизмы осуществления функций организма, их взаимосвязи между собой, регуляцию и приспособление организма к условиям внешней среды в процессе эволюции.

Физиологию рыб трудно себе представить без общей и частной ихтиологии, ее невозможно отделить от анатомии, гистологии, биохимии и биофизики.

Физиология рыб — это наука о функциях, то есть о специфической деятельности организма рыб, его органов и систем. Физиология изучает работу органов дыхания, пищеварения, кровообращения, органов, осуществляющих осморегуляцию, обеспечивающих иммунитет, приспособление к меняющимся условиям обитания; изучает и суммирует сведения о количественном выражении обмена веществ, баланса энергии, действия нервных и гормональных механизмов управления жизнедеятельностью. Без знания физиологии нельзя правильно познавать жизнь биологических объектов и рационально их использовать в хозяйственных целях. Существование физиологии рыб как отдельной науки обусловлено своеобразием условий обитания и большим хозяйственным значением рыб.

Рыбы являются главным продуктом гидросферы — морей и пресноводных водоемов, а также объектом рыбоводства. Рыбное хозяйство использует таких примитивных животных, как миноги, и таких совершенных рыб, как тунцы. Необходимо знать физиологию и таких гигантов, как акулы, и таких почти микроскопических объектов, как личинки некоторых рыб, длина которых не превышает 2 мм. Одни рыбы обитают в полярных водоемах при температурах ниже точки замерзания биологических жидкостей обычных живых существ, другие переносят повышение температуры до 40°C.

Физиология рыб на основании разнообразных фактов, цифрового материала, формул и схем помогает избегать ошибок и просчетов при хозяйственной деятельности, при исследованиях в других областях науки. Для рыболовства она дает сведения, необходимые для расчета орудий лова. Это данные о скоростях передвижения и выносливости рыб, о характере двигательных реакций на внешние раздражители, о функциональных возможностях органов чувств. Данные о вкусовой и обонятельной чувствительности, о привлекающих и отпугивающих веществах, о цветовой чувствительности, остроте зрения, порогах освещенности необходимы для разработки эффективных способов лова.

Рыбоводство использует данные физиологии для рационализации кормления, составления полноценных рационов, удешевления кормов. На физиологических знаниях основаны мероприятия по стимуляции созревания половых продуктов рыб. Экологические расчеты и построения основываются на сведениях о питании, усвоении пищи, балансе вещества и потребностях разных видов рыб.

1.2. Основные свойства живой ткани

Каждая живая система (клетка или организм) обменивается с окружающим ее миром веществами, энергией и информацией. При этом, как организм, так и окружающий мир реагируют друг на друга, совершают колебания между стабильным и нестабильным состоянием. Живые организмы способны, в меру своего развития, анализировать эти состояния, реагировать и использовать конкретные ситуации в жизнедеятельности.

Раздражимость и возбудимость — свойства всех живых существ. **Раздражимость** - это общее свойство любой , живой клетки и ткани реагировать на раздражение изменением

обмена веществ и энергии. Это изменение носит местный характер, то есть ограничивается только тем участком ткани, который подвергается раздражению. Раздражимость присуща всем тканям, в том числе и таким высокоорганизованным, как мышечная и нервная.

Возбудимость. Мышечная и нервная ткани наряду с раздражимостью обладают и качественно новым свойством — возбудимостью.

Возбудимость — это свойство нервной или мышечной клетки отвечать на действие раздражителей специфическими изменениями ионной проницаемости мембраны и генерировать потенциал действия, то есть отвечать на раздражение возбуждением.

Величина, или степень возбудимости ткани, может быть определена по силе раздражителя, вызывающего возбуждение, и времени действия этого раздражителя. Для перехода мышц и нервов из состояния покоя в состояние возбуждения необходимо, чтобы сила действующего раздражителя достигла критической, то есть пороговой, величины.

Возбуждение в мышцах проводится изолированно, то есть не переходит с одного мышечного волокна на другое. Нервно-мышечные синапсы в основном расположены в середине мышечного волокна, поэтому возбуждение распространяется в обе стороны и, быстро охватывая всю мышцу, вызывает одновременное сокращение всех ее частей. Однако скорость распространения возбуждения белых и красных волокнах скелетных мышц различна: так, в белых волокнах она равна 12–15, в красных — 3–4 м/с.

1.3. Мышечная система рыб.

Эволюционно наиболее развитые хордовые — птицы, млекопитающие способны в большей степени контролировать свои отношения с окружающим миром и регулировать их. В разной степени на это способны и менее развитые животные — за счет использования генетической информации, накопившейся в ходе филогенетического развития вида. В данном случае речь идет об инстинктах. Таким образом, в организме возникает модель окружающей среды, на основе которой восприятие информации, программа ее обработки уже «предусмотрена». Организмы в ходе эволюции приобрели для восприятия информации от окружающей среды рецепторные клетки (сенсорные органы), а для обработки получаемой информации и закрепления ее в памяти — нейроны и нейронные сети (центральную нервную систему) для выработки программ реагирования на полученную и обработанную информацию. Мышечные клетки, в частности образующие скелетную мускулатуру, а также железы, получая соответствующую информацию от центральной нервной системы, обеспечивают выполнение программ реагирования на определенную ситуацию.

Движение следует рассматривать как важнейшее свойство всего живого. Движение многоклеточных структур при помощи специализированных клеток и тканей (мышечных) является отличительной особенностью животных организмов.

В эволюционном плане именно движение послужило поводом для возникновения нервной системы в животном мире. По мере усложнения двигательной активности животных происходило усложнение их нервной системы.

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

Отдельное мышечное волокно в составе миомера прикрепляется к костям скелета при помощи *миосептов*. Миосепты у рыб выполняют функцию, аналогичную мышечным сухожилиям у высших позвоночных животных. Следует отметить, что скелетная мускулатура рыб лишена проприорецепторов — мышечных веретен. Однако соединительнотканые элементы мышц, включая миосепты, имеют нервные окончания, играющие роль тензорецепторов. Таким образом, обратная связь локомоторных центров с мышцами осуществляется

посредством миосептальных проприорецепторов, степень возбуждения которых прямо пропорциональна степени возбуждения (сокращения) скелетных мышц.

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

У пластинчатожаберных рыб миомер уже имеет зигзагообразную форму, причем зигзаги формируют большие тупые углы, У костистых рыб зигзаги миомеров образуют острые углы, отчего на поперечном срезе наблюдается рассечение сразу нескольких миомеров. Скелетная мускулатура рыб морфологически и функционально разнородна. В ней различают красные (темные) и белые (светлые) мышцы. Красные мышцы по массе уступают белым. Их количество у большинства рыб составляет несколько процентов от массы белой мускулатуры. И лишь у активных пловцов, находящихся в постоянном движении, — тунцов, ставриды, макрели, сельди — доля красной мускулатуры достигает 20 %.

Красная мускулатура находится над белой мускулатурой, непосредственно под кожей, в основном в латеральной области хвостового стебля и туловища рыбы.

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

В красных мышцах содержится мало гликогена и много ферментов, необходимых для аэробных реакций. Даже при предельном напряжении в красных мышцах активно протекают аэробные процессы. Поэтому так велика потребность красных мышц в кислороде и так развита в них сеть капиллярных сосудов.

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

Светлые мышцы у рыб составляют основную массу активной части опорно-двигательного аппарата. Они отличаются более коротким латентным периодом (по сравнению с темными мышцами), большой скоростью сокращения и расслабления. **Сокращение мышц.** Специфическая деятельность мышечной ткани — ее сокращение при возбуждении. Различают одиночное и тетаническое сокращение мышц.

Одиночное сокращение мышц. На однократное кратковременное раздражение, например электрическим током, мышца отвечает одиночным сокращением. **Тетаническое сокращение мышц.** Если к мышцам поступают несколько возбуждающих импульсов, ее одиночные сокращения суммируются, в результате этого происходит сильное и длительное сокращение мышцы. Длительное сокращение мышцы при ее ритмическом раздражении называется *тетаническим сокращением* или *тетанусом*. Как для светлых, так и для красных мышц характерны тетанические сокращения, что определено природой электрического импульса, поступающего по аксону мотонейрона, — спайк с частотой 30—50 Гц. Иннервация светлых мышц осуществляется за счет быстрых (миелинизированных) нервных волокон большого диаметра. Каждое мышечное волокно у костистых рыб имеет несколько нервно-мышечных синапсов.

Кровоснабжение светлых мышц не такое интенсивное, как красных. В качестве источника энергии светлые мышцы используют глюкозу. В возбужденных светлых мышцах всегда присутствует молочная кислота, свидетельствует о приоритете гликолиза в процессе мышечного сокращения.

Приверженность светлых мышц к анаэробному использованию энергии глюкозы подчеркивает и высокая активность ферментов анаэробного цикла в светлых мышцах рыб.

Клетка мышечной ткани (мышечное волокно) имеет специфическое строение. Снаружи она покрыта особой мембранной оболочкой — сарколеммой, а ее протоплазма (саркоплазма) наряду с традиционными цитозольными структурами включает в себя особые органеллы — миофибриллы.

Миофибрилла является структурным элементом мышечного волокна, обеспечивающим укорочение (сокращение), в их состав входят белки — актин и миозин. В состав миофибрилл входят толстые и тонкие протофибриллы. Тонкие актиновые протофибриллы образуют так называемые изотропные диски (I-диски). В средней части изотропного диска расположена Z-пластина.

Более толстые миозиновые протофибриллы и заходящие своими концами актиновые нити образуют анизотропные диски (А-диски). В средней части анизотропных дисков тонких нитей нет, поэтому эту зону выделяют в самостоятельную H-зону. Участок миофибриллы между двумя Z-пластинами называют саркомером.

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

В медленных мышцах объем Т-канальцев значительно меньше по сравнению с их объемом в быстрых мышцах.

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

В целом скорость сокращения мышцы зависит от длины саркомера, количества протофибрилл и характера их расположения в пределах саркомера, количества митохондрий и энергетического материала, наличия и количества миоглобина в саркоплазме.

Гладкие мышцы образуют стенки внутренних трубчатых органов. У них нет поперечной исчерченности, так как нет упорядоченно расположенных толстых и тонких протофибрилл.

Помимо специфики фибриллярного аппарата гладкие мышцы отличаются от поперечнополосатых еще и слабо развитой тубулярной системой. Так, у гладких мышц нет Т-трубочек. Саркоплазматическая система слабо развита (в некоторых мышцах вообще отсутствует) и представлена своеобразными пузырьками. Волокна гладких мышц могут быть как длинными, так и короткими. У рыб и те и другие образуют контакты друг с другом. Не все волокна в гладкой мышце имеют контакты с нервным окончанием. Поэтому двигательная единица гладких мышц имеет специфическое строение. Она включает нервное окончание вегетативного нерва, концевую пластинку и группу из 5—10 мышечных клеток, которые имеют контакты между собой. Естественно, что такая единица реагирует на нервную стимуляцию очень медленно.

Сокращения гладких мышц носят характер медленных и продолжительных, что и требуется для обеспечения перемешивания и продвижения химуса по пищеварительной трубке, выделения желчи, мочи, извержения половых продуктов при икрометании и т. д.

Вопросы для самоконтроля

1. Предмет и задачи дисциплины «Физиологии рыб».
2. Организм и его свойства.
3. Отличия живой материи от не живой.
4. Движение рыб.
5. Особенности мышечной системы рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных : учебник / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. - М. : КолосС, 2007. - 280 с.
2. Зоотехническая физиология : учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк, Б. В. Шумилов. - М. : КолосС, 2008. - 360 с.
3. Практикум по физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов [и др.] ; ред. : В. И. Максимов. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
4. Практикум по физиологии и этологии животных: Учеб. пособие : учебное пособие / ред. В. Ф. Лысов [и др.]. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
5. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 1. Физиология продуктивности / В. Г. Скопичев ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2006. - 311 с.
6. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 2. Физиология продуктивных животных / В. Г. Скопичев, В. И. Яковлев. - М. : КолосС, 2008. - 555 с.
7. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 3. Физиология собак и кошек / В. Г. Скопичев, Т. А. Эйсымонт, Л. Ю. Карпенко. - М. : КолосС, 2008. - 463 с.
8. Физиология рыб : учебное пособие / А. А. Яржомбек. - М. : Колос, 2007. - 160 с.
9. Физиология рыб : учебное пособие для студ. вузов по спец. 110401 "Зоо техния" и 111201 "Ветеринария"; доп. Мин. СХ РФ / А. А. Иванов. - 2-е изд., стер. - СПб. : Лань, 2011. - 288 с.

Дополнительная

1. Аминева, В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб /В.А. Аминева, А.А. Яржомбек: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2000, 200 с.
2. Строганов, Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С. Строганов: Учебник - Изд. Московского университета, 1962, 444 с.
3. Биоэнергетика и рост рыб (перев. с англ.): Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2007, 405 с.
4. Лукьяненко, В.И. Иммунобиология рыб / В.И. Лукьяненко: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1971, 364 с.
5. Протасов, В.Р. Поведение рыб / В.Р. Протасов: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1978, 296 с.
6. Сорвачев, К.Ф. Основы биохимии питания рыб / К.Ф. Сорвачев: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982, 247 с.
7. Шатуновский, М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб / М.И. Шатуновский: Учебник - М.: Наука, 1980, 283 с.
8. Шпарковский, И.А. Физиология пищеварения рыб: Двигательная функция / И.А. Шпарковский: Учебник - Л.: Наука, 1986, 176 с.

Лекция 2

Нейрогуморальная регуляция физиологических функций

2.1. Важнейшие физиологические функции

Организм находится во взаимосвязи с внешней средой. Процессы, происходящие в живом организме, качественно отличаются от явлений мертвой природы. Постоянный *обмен веществ* между живым организмом и окружающей средой является основным признаком жизни. С прекращением обмена прекращается и жизнь.

В живом организме постоянно протекают два процесса: ассимиляция и диссимиляция. Эти процессы взаимно противоположны, неразрывно связаны один с другим и существуют одновременно. *Ассимиляция* — это процесс усвоения веществ, поступающих из внешней среды, в результате которого образуются клетки и межклеточное вещество. *Диссимиляция* — это процесс распада живой материи, в результате которого освобождается энергия живого вещества, необходимая для жизнедеятельности организма. С обменом веществ связаны все свойства организма, характеризующие его жизнедеятельность.

Гомеостаз — постоянство химического состава и физико-химических свойств внутренней среды — является особенностью целостного организма и имеет важнейшее значение для его жизнедеятельности.

Он выражается наличием ряда устойчивых количественных показателей (констант), характеризующих нормальное состояние организма, как-то: температура тела; осмотическое давление крови и тканевой жидкости; величины содержания в них калия, натрия, хлора, фосфора, а также белков и сахара, концентрации водородных ионов и др.

Организм — это саморегулирующаяся система, реагирующая как единое целое на различные воздействия внешней среды. Функции и реакции в нем регулируются двумя системами (гуморальная и нервная). Филогенетически гуморальная (гумор — жидкость) регуляция значительно более древняя, чем нервная. *Гуморальная регуляция* осуществляется при помощи веществ, циркулирующих в крови и жидкостях организма; она имеется даже у низших существ.

Гуморальные связи имеются в растительном и животном мире. Однако животные обладают еще одной важнейшей связью — через нервную систему. Гуморальная система по сравнению с нервной является более медленной (она осуществляется в 200—20000 раз медленнее) и действует по принципу «всем—всем—всем». Нервная регуляция отличается строгой направленностью. Чем выше животное по филогенетическому развитию, тем в большей степени его функции находятся под контролем нервной регуляции.

Таким образом, в организме существует единый нервно-гуморальный механизм регуляции различных функций. Нервная система координирует как деятельность внутренних систем организма, так и взаимодействие и уравнивание его с окружающей средой.

Основу работы нервной системы составляет рефлекс, то есть отражение. *Рефлекс* — это ответная реакция организма на раздражение, осуществляемая через центральную нервную систему. Нервный путь, по которому проходит возбуждение, идущее от рецепторов через центральную нервную систему до различных органов, называется *рефлекторной дугой*, которая имеет обратную связь (рефлекторное кольцо) с центральной нервной системой, сообщаящую о результатах действия, регулируя силу и частоту раздражения.

В физиологии сформировались направления, изучающие связи организма с внешней средой, неизмеримо усложняющиеся в результате научно-технического прогресса: биоритмология, этология, физиология животных с высокой продуктивностью и репродуктивной функцией.

2.2. Эволюционное развитие гуморальной регуляции. Виды гуморальной регуляции.

Система гуморальной регуляции развивалась параллельно с развитием клеточной мембраны, т. е. эта система регуляции имеется уже у одноклеточных животных. Гуморальная система регуляции физиологических функций включает все многообразие биологически активных веществ, содержащихся или выделяющихся в жидкие ткани организма. Эта система исторически наиболее древняя. Наиболее простые ее формы имеются у всех живых организмов, населяющих планету. Однако в процессе эволюционного развития она совершенствовалась, дифференцировалась, усложнялась и в настоящее время различают три вида гуморальной регуляции: а) не специфическая химическая, б) тканевая гуморальная, в) эндокринная или гормональная регуляция (В. В. Меньшиков, 1970).

Неспецифическая химическая регуляция, наименее дифференцированная из всех видов. Она охватывает всю внутреннюю среду организма, в которую выделяются продукты жизнедеятельности клетками организма. Регулирующую роль при этом выполняют химические вещества — продукты внутриклеточного обмена: их избыток или недостаток, наличие или отсутствие (ионы, белки, углеводы, жиры и др.).

Тканевая гуморальная регуляция осуществляется за счет более специфических структур - химических веществ, которые вырабатываются в различных органах, желудочно-кишечном тракте, печени, почках. Вырабатываемые при этом тканевые гормоны (гастрин, гастрон, энтерогастрин, энтерогастрон, урогастрон, секретин, вилликинин, холе-цистокинин и др.) оказывают регулирующее действие на функции более организованного круга органов.

Примитивные одноклеточные обладают раздражимостью. Их клеточная мембрана проявляет избирательность, т. е. свойства, в основе которых функционируют гуморальные агенты — электролиты (ионы калия, натрия, хлора, кальция, водорода, гидроксиды). Более сложные функции клетки (размножение, регенерация, рост) контролируются уже с участием гормонов или гормоноподобных веществ.

У многоклеточных организмов роль гуморальной системы в регуляции физиологических функций дополняется нервной системой, которая обеспечивает более адекватную реакцию животного на внешние и внутренние раздражители. Нервная и гуморальная системы функционируют как единое целое. Взаимодействие между ними осуществляется на трех уровнях: клеточном, органном, организменном.

Эндокринная (гормональная) регуляция, хотя и является одним из видов гуморальной регуляции, по современным представлениям филогенетически является самой молодой, развившейся на базе уже оформившейся нервной системы (И. А. Зокин, 1975; С. И. Гальперин, 1977; И. А. Држевецкая, 1977). Эндокринная регуляция осуществляется гормонами, которые вырабатываются специализированными железами — железами внутренней секреции.

2.3. Физиологические свойства гормонов

Гормоны способны стимулировать или тормозить функцию определенных органов или течение процессов. Они могут изменять интенсивность обмена веществ (метаболическое действие), скорость течения формообразовательных процессов (формообразовательное действие), усилить или ослабить работу органа или системы органов (корригирующее действие).

Главными агентами гуморальной регуляции служат гормоны, вырабатываемые специализированными клетками, которые могут быть вкраплены в слизистую оболочку, например, желудка, концентрироваться группами, образуя «тельца», например

интерреналовые, или могут образовывать самостоятельные структуры, такие как гипофиз.

Химическая природа гормонов различна. Это и стероиды, и пептиды, и производные аминокислот, и производные жирных кислот. При этом все они обладают рядом общих черт:

- контролируют синтез белка;
- активны в чрезвычайно малых количествах;
- имеют дистантный характер действия;
- действуют только на свои клетки-мишени, имеющие рецепторы к конкретному гормону;
- имеют непродолжительный период активности;
- многие из них не имеют видовой специфичности.

Стероидные гормоны (кортизол, тестостерон, эстрадиол, прогестерон и др.) образуются из холестерина. К этой же группе специалисты причисляют арахидоновую кислоту и ее производные (простагландины, простациклины, тромбоксаны, лейкотриены).

Все стероидные гормоны гидрофобны; их транспортирование по кровеносному руслу осуществляют специальные переносчики. Однако внутрь клетки ввиду своей липофильности они проникают легко. Рецепторы этих гормонов обнаруживают в цитоплазме клеток-мишеней. Белки-рецепторы одновременно выступают и транспортным средством в пределах клетки, доставляя гормон в клеточное ядро.

В ядре стероиды взаимодействуют с ДНК и вызывают синтез матричной РНК, затем рибосомальной РНК и полисом — комплекса дополнительных рибосом с мембранами эндоплазматического ретикулума. В результате индуцированной стероидным гормоном транскрипции и трансляции в клетке-мишени в течение нескольких часов образуется 3—5 новых белков.

Белковые гормоны (СТГ, ТТГ, ФСГ, ЛГ, пролактин, инсулин и др.) имеют слишком крупные размеры молекулы и не в состоянии самостоятельно проникать через клеточную мембрану. На поверхности клетки-мишени гормон улавливается рецептором. Механизм действия белковых гормонов заключается в активации цитозольных протеинкиназ, запускающих реакции синтеза определенных белков.

Этому предшествует этап синтеза ряда химических веществ, называемых месенджерами, под влиянием комплекса из гормона и белка-рецептора мембраны клетки-мишени. Роль месенджеров выполняют в основном три агента — цАМФ, ионизированный кальций и диацилглицерин.

Месенджеры активируют протеинкиназы, которые, в свою очередь, вызывают фосфорилирование белков и определенные физиологические эффекты (изменение проницаемости мембран, синтетические процессы, механические эффекты и др.).

цАМФ-зависимыми гормонами являются АКТГ, ТТГ, ФСГ, ЛГ, адреналин (через β -рецепторы). Кальций-зависимыми считаются окситоцин, вазопрессин, гастрин, катехоламины (через α -рецепторы).

Таким образом, эндокринной системе рыб больше подходит название «паракринная система», так как истинной железой можно считать только гипофиз. Остальные структуры, производящие гормоны, либо относятся к железам смешанного типа, либо являются паракринным аппаратом в чистом виде.

Различают несколько видов паракринных эффектов:

собственно паракринный механизм: специализированная клетка вырабатывает гормон, который поступает в межклеточное пространство и находит поблизости клетку-мишень;

изокринный механизм: клетка-продуцент гормона плотно контактирует с клеткой-мишенью, поэтому гормон переходит из клетки в клетку;

аутокринный механизм: клетка-продуцент одновременно является и клеткой-мишенью.

2.4. Частная физиология желез внутренней секреции

Гипофиз. В отличие от гипофиза высших животных гипофиз рыб имеет упрощенное строение: он не имеет четко разграниченных передней, задней и средней долей (рис. 12.6).

Передняя доля гипофиза (аденогипофиз) у рыб может занимать большую часть железы. В этом случае его подразделяют на проаде-ногипофиз и мезоаденогипофиз.

Задняя доля гипофиза является продолжением промежуточного мозга, поэтому и называется нейрогипофизом. По существу, ней-рогипофиз и не образует компактной доли у рыб. Чаще он имеет древовидную структуру и пронизывает своими ветвями всю массу гипофиза.

Аденогипофиз рыб состоит из эпителиальной железистой ткани. Нейрогипофиз состоит из элементов нервной ткани — глиальных клеток, отростков нейросекреторных клеток гипоталамуса и тел Герринга (особые окончания нейронов, выполняющих функцию накопителей нейросекретов). *Средняя доля гипофиза* у рыб отсутствует. Однако в составе гипофиза имеются скопления клеток, которые у рыб принято называть метааденогипофизом, являющимся аналогом средней доли гипофиза высших позвоночных животных.

Из гипофиза у рыб выделен тот же набор гормонов, что и у высших животных. Однако их физиологические эффекты на рыбе несколько отличаются от известных эффектов у высших позвоночных животных

Соматотропный гормон (СТГ) образуется в передней доле гипофиза. Имеет различные органы-мишени. Основные физиологические эффекты на рыбе — рост, органогенез, регенерация органов и тканей.

Тиреотропный гормон (ТТГ) активизирует функцию щитовидной железы.

Адренокортикотропный гормон (АКТГ) контролирует активность интерреналовых тел головной почки. Является участником гуморальной фазы реакции адаптации при воздействии на организм стресс-факторов

Пролактин имеет клетки-мишени в ряде органов: почках, жабрах, желудочно-кишечном тракте, плавательном пузыре, коже. Играет большую роль в регуляции избирательных свойств мембраны органов, причастных к осморегуляции у пресноводных видов рыб. Этот гормон стимулирует образование кожной слизи.

Гонадотропные гормоны (ФСГ, ЛГ) гипофиза регулируют сперматогенез у самцов и овогенез у самок рыб. Влияют на половое поведение.

Окситоцин (ихтиотоцин) — гормон нейрогипофиза, он вырабатывается гипоталамусом, а в нейрогипофизе просто накапливается. Этот гормон у рыб влияет на избирательную проницаемость клеток мембраны почек и жабр. Он причастен к осморегуляции. Интимный механизм его действия на рыбах изучен недостаточно.

Вазопрессин (вазотоцин) нейрогипофиза рыб регулирует тонус кровеносных сосудов и влияет на их проницаемость, регулирует водно-солевой обмен.

Меланофорный гормон (МФГ) метааденогипофиза у рыб, как и у других животных, регулирует пигментный обмен. Секреторная активность метааденогипофиза стимулируется освещением. Выброс в кровь меланофорного гормона приводит к возникновению более темной окраски кожи рыб.

Щитовидная железа у рыб не оправдывает своего названия, заимствованного у высших позвоночных. У рыб под «щитовидной железой» понимают небольшое скопление специфических фолликулов на аорте между сердцем и жабрами и частично на мышцах нижней челюсти. Таким образом, собственно железы как таковой у большинства костистых рыб нет (рис. 12.8).

По некоторым данным, тиреоидные фолликулы встречаются и на стенках спинной аорты, в головной почке и даже в ткани селезенки. У двоякодышащих и, как ни странно, у хрящевых рыб тиреоидные фолликулы формируют компактный орган.

Из тиреоидных образований рыб выделены три гормона — Т2, Т3 и Т4. Функция тиреоидных гормонов у рыб до конца неясна. Метаморфоз, органогенез и регенерация тканей у рыб зависимы от тиреоидных гормонов частично.

Гиперфункция тиреоидных фолликулов у рыб отмечается при сезонных, пищевых миграциях и при нересте. Эвригалинные рыбы при попадании в соленую воду также отвечают повышением функциональной активности щитовидной железы, что свидетельствует о причастности тиреоидных гормонов к осморегуляции.

Интерреналовые тельца (функциональный аналог корковой части надпочечников) они представляют собой микроскопические вкрапления в ткань головной почки. Кортикостероиды рыб аналогичны и по химическому составу, и по физиологическим эффектам гормонам корковой части надпочечников высших позвоночных. Из глюкокортикоидов рыб наиболее изученными являются кортизол и кортикостерон.

Кортизол обеспечивает адаптацию организма рыб в стрессовых ситуациях. Он стимулирует глюконеогенез в печени, поддерживает на постоянном уровне концентрацию глюкозы в крови, подавляет жиросотложение. Этот стероид у рыб причастен и к процессу осморегуляции в пресной воде, так как активно удерживает натрий в почечных канальцах.

Кортикостерон тоже участвует в осморегуляции. Он выраженно подавляет гломерулярную фильтрацию воды, он играет особую роль в процессе поддержания водно-солевого гомеостаза у рыб в соленой воде.

Хромаффиновые железы — аналоги мозгового слоя надпочечников — секретируют в кровь катехоламины. В цитоплазме хромаффиновых клеток выявляют два гормона — норадреналин и адреналин. У карпа преобладающей формой является норадреналин.

В стресс-реакциях на стадии тревоги у рыб в крови повышается уровень адреналина и возникают классические изменения физиологических показателей.

Ренин-ангиотензиновая система у рыб представлена окологломерулярными клетками, т. е. является еще одной эндокринной системой в составе почек. Гормон этой структуры — *ренин* — довольно хорошо изучен. Его основная роль — активация ангиотензина-1 (вырабатывается печенью) в ангиотензин-II, повышающий кровяное давление в почках. Ренин является видоспецифичным гормоном.

Тельца Станниуса — это два микроскопических образования на вентральной стороне каудальной части почки рыб. Их эндокринное предназначение в гормональных регуляциях очевидно. Их удаление у рыб вызывает серьезные нарушения водно-солевого гомеостаза. Некоторые исследователи считают, что тельца Станниуса вырабатывают вещество гипокальцин, влияющее на обмен кальция у рыб.

Ультимобранхиальная железа — структура, обнаруженная на мембране между сердцем и печенью, имеет вид белесой полоски. Клетки, ее образующие, секретируют в кровь гормон *кальцитонин*. Роль кальцитонина, возможно, сводится только к контролю за экскрецией кальция через жабры при содержании рыб в соленой воде. В пресной воде его жаберно-экскреторная функция блокируется.

Урофиз — нейросекреторная зона концевой отдела спинного мозга. Урофиз вырабатывает и секретирует в кровь несколько близких по химическому строению веществ. Их называют *уротензинами*. У карпа эта железа вырабатывает также *ацетилхолин*. Уротензины участвуют в осморегуляции пресноводных рыб. Экспериментально доказано, что они снижают периферическое давление крови, вызывают сокращения гладких мышц и способствуют сохранению натрия в организме пресноводных рыб. Уротензины стимулируют поглощение натрия из воды жаберными мембранами и такое же поглощение натрия в почках из первичной мочи.

Поджелудочная железа — железа смешанного типа. Она представляет собой компактный орган только у хрящевых рыб. Разбросанные по печеночной паренхиме дольки поджелудочной железы имеют индивидуальные экзосекреторные протоки, которые после слияния впадают в желчный пузырь. У некоторых видов экзосекреторная часть поджелудочной железы имеет собственные протоки, открывающиеся в головной кишке и пилорических придатках.

Эндокринная часть разбросана по долькам железы и формируется из клеток четырех типов, включая нервные клетки. Как и у высших позвоночных, поджелудочная железа как эндокринный орган причастна к регулированию углеводно-жирового обмена. -

Гонады как железы смешанной секреции имеют хорошо развитый эндосекреторный аппарат, который вырабатывает *половые стероиды*.

В ястыках вырабатываются в больших количествах эстрогены, которые регулируют у самок овогенез, влияют на развитие вторичных половых признаков при половом созревании, формируют половое поведение самок.

Роль *прогестерона* у самок рыб пока изучена плохо.

Семенники рыб вырабатывают мужские половые гормоны, наибольшее значение из которых имеет *тестостерон*. *Андрогены* стимулируют сперматогенез, формируют вторичные половые признаки, определяют половое поведение самцов при нересте.

Таким образом, эндокринная (паракринная) система рыб регулирует основные вегетативные функции рыб и определяет многие стереотипические поведенческие реакции.

Вопросы для самоконтроля

1. Понятие о живом организме. Гомеостаз.
2. Виды гуморальной регуляции.
3. Нервная регуляция физиологических функций.
4. Основные свойства гормонов.
5. Роль желез внутренней секреции рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных : учебник / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. - М. : КолосС, 2007. - 280 с.
2. Зоотехническая физиология : учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк, Б. В. Шумилов. - М. : КолосС, 2008. - 360 с.
3. Практикум по физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов [и др.] ; ред. : В. И. Максимов. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
4. Практикум по физиологии и этологии животных: Учеб. пособие : учебное пособие / ред. В. Ф. Лысов [и др.]. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
5. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 1. Физиология продуктивности / В. Г. Скопичев ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2006. - 311 с.
6. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 2. Физиология продуктивных животных / В. Г. Скопичев, В. И. Яковлев. - М. : КолосС, 2008. - 555 с.
7. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 3. Физиология собак и кошек / В. Г. Скопичев, Т. А. Эйсымонт, Л. Ю. Карпенко. - М. : КолосС, 2008. - 463 с.
8. Физиология рыб : учебное пособие / А. А. Яржомбек. - М. : Колос, 2007. - 160 с.
9. Физиология рыб : учебное пособие для студ. вузов по спец. 110401 "Зоо техния" и 111201 "Ветеринария"; доп. Мин. СХ РФ / А. А. Иванов. - 2-е изд., стер. - СПб. : Лань, 2011. - 288 с.

Дополнительная

1. Аминова, В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб /В.А. Аминова, А.А. Яржомбек: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2000, 200 с.
2. Строганов, Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С. Строганов: Учебник - Изд. Московского университета, 1962, 444 с.
3. Биоэнергетика и рост рыб (перев. с англ.): Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2007, 405 с.
4. Лукьяненко, В.И. Иммунобиология рыб / В.И. Лукьяненко: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1971, 364 с.
5. Протасов, В.Р. Поведение рыб / В.Р. Протасов: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1978, 296 с.
6. Сорвачев, К.Ф. Основы биохимии питания рыб / К.Ф. Сорвачев: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982, 247 с.
7. Шатуновский, М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб / М.И. Шатуновский: Учебник - М.: Наука, 1980, 283 с.
8. Шпарковский, И.А. Физиология пищеварения рыб: Двигательная функция / И.А. Шпарковский: Учебник - Л.: Наука, 1986, 176 с.

Лекция 3

Физиология центральной нервной системы.

3.1 Эволюция нервной системы у рыб

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

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

Появление нервной системы в процессе эволюционного развития позволило животным оптимизировать свои отношения со средой обитания, сделать реакции организма более экономными и биологически более эффективными. Нервная регуляция — собственное эволюционное приобретение многоклеточных, обусловившее быстрое эволюционно-адаптивное развитие многоклеточных животных. У многоклеточных животных регуляцию физиологических функций осуществляет сложная система нейрогуморальных механизмов. Это прежде всего касается метаболической регуляции, регуляции процессов хранения генетической информации, дифференцировки клеток и тканей, органогенеза, иммунной защиты животного.

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

Сопоставление размеров головного мозга и всего тела животных показало, что у рыб головной мозг менее развит, чем у наземных позвоночных. Головной мозг рыб отличается не только размерами, но и уровнем организации. Он состоит из заднего, среднего и переднего отделов. Степень их развития различна и порой зависит не от эволюционного положения рыбы, а от ее экологической ниши.

Передний мозг наиболее развит у угря, продолговатый — у сазана и язя. Средний мозг занимает больший удельный вес у активных рыб с острым зрением. У сома более развит мозжечок.

Фактическое отсутствие больших полушарий и слабое морфологическое обособление промежуточного мозга у рыб означает перераспределение функций между отделами головного и спинного мозга. Так, высшую интеграционную функцию у рыб выполняют средний, промежуточный мозг, мозжечок и продолговатый мозг. Интегратором сложных локомоторных реакций у рыб является спинной мозг.

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

Общими признаками для всех костистых рыб являются одинаково хорошо развитая периферическая часть нервной системы, структурированный по функциям спинной мозг, сегментарный характер иннервации как опорно-двигательного аппарата, так и висцеро-вегетативных функций. Для них характерны общие филогенетические приобретения: расширение связей между головным и туловищным отделом центральной нервной системы. Прежде всего это нисходящие пути, связывающие аппараты центральной регуляции движений со спинным мозгом: вестибулоспинальный тракт,ocerebellоспинальный тракт и бульбоспинальный тракт.

При перерезке головного мозга выше продолговатого мозга, т.е. при сохранении бульбоспинального тракта, рыбы сохраняют способность к передвижению, но чувствительность животных и реактивность к ряду раздражителей резко сокращаются, нарушается координированность двигательных актов. Однако спинная рыба (после перерезки мозга между продолговатым и спинным отделами) демонстрирует большую реактивность, что свидетельствует о дифференцированном тормозящем влиянии продолговатого мозга на проявление спинных рефлексов. Если хрящевую спинную рыбу положить на грунт, то она утрачивает ритмическую активность. Другими словами, даже у хрящевых рыб активность спинного мозга находится под влиянием головного мозга (по крайней мере, вестибулярного аппарата).

Движения костных рыб еще сложнее. Причина различий заключается в наличии ганглиозных структур в продолговатом и среднем мозге, оказывающих нисходящее активизирующее влияние на спинной мозг. Клетки, лежащие в основании среднего мозга, играют большую роль в регуляции координации движений рыб через распределение тонуса антагонистической мускулатуры. Данное явление характерно только для костистых рыб. У более примитивных рыб, например акул, спинной мозг имеет большую функциональную самостоятельность.

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

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

3.2. Головной мозг и его функции

Головной мозг. Строение головного мозга костистых рыб прежде всего связано с эволютическими особенностями этих животных. Анализ анатомии головного мозга и развития сенсорных систем. Головной мозг занимает в среднем около 0,15 % массы тела костистых рыб. Однако межвидовые различия довольно велики: от 0,6 % у карася до 0,03 % у угря.

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

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

Продолговатый мозг рассматривают как канал акустико-латеральных восходящих путей. Помимо того, что они регулируют сложные двигательные акты, на этих ядрах замыкаются многие условные рефлексы рыб. В продолговатом мозге находятся центры регуляции вегетативных функций — дыхания, пищеварения, кровообращения. При одностороннем разрушении продолговатого мозга наблюдается одностороннее прекращение дыхательных движений жаберных крышек.

В продолговатом мозге находятся центры лицевого нерва (VII пара) что объясняется сильным развитием вкусового анализатора и органов обонятельной рецепции. У сазана, карпа, пескаря, вьюна, сома именно они обеспечивают успешный поиск пищи.

Особое значение для регуляции вегетативных функций имеют ядра блуждающего нерва. У большинства карповых рыб на продолговатом мозге заметны крупные вздутия — вагусные доли (рис. 3.9), с базальной поверхности которых отходят многочисленные

пучки блуждающего нерва. Крупный размер вагусных долей и ядер (особенно у карповых) подчеркивает исключительность X пары нервов в регуляции физиологических функций рыб.

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

На физиологическую активность спинного мозга оказывает так называемая *олива* продолговатого мозга. О функциональном значении этого образования свидетельствуют мощные проводящие пути, соединяющие оливу со спинным мозгом (спинооливный путь), с мозжечком (оливоцеребеллярный путь), с промежуточным мозгом (таламооливный путь). Олива лучше развита у подвижных видов рыб с хорошо развитой мускулатурой хвоста и туловища. У высокоактивных пелагических рыб имеется добавочное ядро оливы.

Средний мозг. У рыб все, что связано с функцией зрения, ассоциируется со зрительными долями среднего мозга. Даже процесс формирования временных связей при выработке условных рефлексов является прерогативой среднего мозга. У костистых рыб в среднем мозге формируется примитивная кора (тектум), в ней происходит синтез восходящей информации. Сюда поступает поток не только от зрительного анализатора. Он имеет сообщения с продолговатым, промежуточным мозгом и мозжечком. К ядрам среднего мозга подходят афферентные пути от органов акустико-латеральной системы, органов обоняния, вкусовых почек, тактильных рецепторов и органов общей химической рецепции, т.е. в среднем мозге собирается и суммируется информация со всех сенсорных систем рыб.

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

В коре среднего мозга высших рыб, несмотря на ее (в целом) примитивное строение, насчитывают до 10 слоев. Она (тектум) имеет проекции некоторых органов. Этот участок головного мозга имеет прямое отношение к поддержанию мышечного тонуса. В среднем мозге замыкаются связи безусловной хватательной реакции со зрительной и акустико-латеральной афферентацией. Они определяют технику броска и захвата жертвы хищником. Усложнение структуры среднего мозга и формирование его проводящих путей стимулировало образование новых отделов головного мозга: промежуточного, полушарий переднего мозга.

Развитие среднего мозга послужило причиной качественного изменения функций мозжечка.

Мозжечок. У костистых рыб мозжечок хорошо развит. Мозжечок не только обеспечивает центральную регуляцию локомоторных реакций, но и наравне со средним мозгом берет на себя функцию интеграции деятельности нервных структур. Мощные нервные пучки соединяют мозжечок с продолговатым мозгом (мозжечково-бульбарный путь) и лабиринтом (мозжечково-вестибулярный путь). В мозжечок тянутся волокна от ядер VIII и X нервов.

У подвижных рыб удаление мозжечка приводит к очень сильным изменениям. Помимо нарушения координации движений, тонуса мышц у этих рыб исчезают тактильная чувствительность, болевые ощущения, нарушаются зрение и слух. У донных малоподвижных рыб последствия удаления менее заметны. Мозжечок следует рассматривать как орган, в котором происходит замыкание условных рефлексов с центрами зрительных органов и органов акустико-латеральной системы. Гибель безмозжечковых рыб наступает в результате трофических нарушений: изъязвления кожи,

выпадения чешуи, нарушения васкуляризации, астении. Следовательно, мозжечок рыб имеет отношение и к регуляции вегетативных функций.

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

Эпифиз. Его изначальная функция сводилась к светорецепции. У костистых рыб роль эпифиза усложняется. Он превращается в орган чувствительной дифференциации. Электрическая активность эпифиза изменяется под влиянием зрительной, химической и электромагнитной стимуляции. При этом у рыб за ним сохраняется функция фоторецепции и эндокринного органа. К эпифизу можно отнести и еще одно древнее образование головного мозга — *габенулярный узел*. Он представлен парой ганглиев, связанных между собой комиссурой. Габенулярный узел имеет нервные связи как с передним мозгом, так и с эпифизом. Функционально он рассматривается как одно из центральных звеньев синтеза химической и зрительной информации.

Таламус или зрительные бугры. У большинства рыб он морфологически все еще зависит от среднего мозга. Среди рыб только двоякодышащие с их хорошо развитым зрительным анализатором и примитивными конечностями имеют вздутия таламуса — зрительные бугры.

Связь таламуса с функцией движения отмечают и у рыб. По крайней мере, при его разрушении у рыб наблюдаются серьезные нарушения координации движений. Афферентный поток поступает в таламус по обонятельным путям, а также нервным волокнам вкусовых и обонятельных рецепторов. Таламус рыб осуществляет анализ и синтез афферентной информации, ее интеграцию, а также регулирует чувствительность организма.

Гипоталамус у рыб еще не оформлен в самостоятельную морфологическую структуру и является вентральной частью среднего мозга, в функциональном отношении он самостоятелен. Его функциональную значимость подчеркивает множество афферентных и эфферентных связей, которыми гипоталамус соединен с передним, средним мозгом и таламусом. В гипоталамусе сходятся афферентные потоки от обонятельных, вкусовых, химических рецепторов, а также от органов акустико-латеральной системы.

В состав гипоталамуса входят особые нервные клетки, осуществляющие функцию рецепции. Экспериментально доказана чувствительность гипоталамуса к изменениям осмотического давления крови, pH, газового состава крови. Известна его реактивность к электромагнитным полям.

Сосудистый мешок гипоталамуса выстлан мерцательным эпителием, ворсинки которого чувствительны к продольным перемещениям рыбы. Эфферентные пути, идущие от гипоталамуса к ядрам продолговатого мозга (тройничного, слухового, блуждающего нервов), обеспечивают его регулируемую роль на вегетативные функции: работу сердца, дыхание, пищеварение и др. В ядрах гипоталамуса обнаруживаются нейросекреторные клетки. Нейросекреты гипоталамуса (серотонин, эндорфины и др.) играют важную роль в процессе интеграции деятельности разных отделов нервной системы, формировании поведенческих мотиваций и запуске сложных инстинктов.

Нейросекреты гипоталамуса (релизинг-факторы) стимулируют синтез, накопление и секрецию тропных гормонов гипофиза (СТГ, ТТГ, АКТГ, ЛГ, ФСГ). В клетках гипоталамуса происходит синтез вазопрессина и окситоцина — гормонов, которые накапливаются в гипофизе.

Гипофиз. Гипоталамо-гипофизарный тракт объединяет придаток и промежуточный мозг в единую структуру, но с функциональными различиями. Гипофиз является нейросекреторным органом. Следует подчеркнуть, что это единственная железа внутренней секреции у рыб.

Тесные структурные и функциональные связи ядер гипоталамуса с гипофизом лежат в основе нейрогуморальной регуляции физиологических функций.

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

Промежуточный мозг имеет отношение к образованию условных рефлексов. Он повышает возбудимость других отделов головного мозга к определенным условным раздражителям.

3.3 Передний мозг и его функции

Передний мозг. У костистых рыб эта часть головного мозга представлена двумя группами структур (рис. 3.15). Это прежде всего обонятельный мозг, в состав которого входят *мантия* (плащ) и *гиппокамп* (первичная мантия). *Полосатые тела*, которые составляют основную массу переднего мозга рыб. Несмотря на то, что полосатые тела рыб — структуры крупные, их физиологическая роль до конца неясна.

Мантия и гиппокамп выполняют роль высшего *обонятельного центра*.

Мантия - как конечная станция вторичных обонятельных волокон, идущих от обонятельных луковиц. Эта часть ольфакторного анализатора хорошо развита у рыб, для которых обонятельная сенсорика выходит на первый план во взаимодействиях с внешней средой. Так, у европейского угря обонятельный мозг занимает значительную часть головного мозга. Столь высокая чувствительность угря к запахам позволяет исследователям считать передний мозг основным отделом центральной нервной системы, обеспечивающим навигационный поиск при миграциях рыбы.

Интересно, что целостность переднего мозга является обязательным условием для проявления группового поведения. После удаления переднего мозга у стайных рыб оперированные рыбы начинают плавать в одиночку. При этом нарушается и процесс стайного обучения, т.е. выработка условных рефлексов у группы рыб. Очевидно, что передний мозг рыб играет важную роль в формировании приспособительных реакций. Передний мозг рыб является регулятором рефлекторных ответов за счет способности понижать порог чувствительности к разнообразным стимулам внешней среды.

3.4. Спинной мозг

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

Вегетативная нервная система у хрящевых рыб представлена разбросанными ганглиями, лежащими вдоль позвоночника. Клетки ганглиев своими отростками контактируют со спинномозговыми нервами и внутренними органами. У костистых рыб ганглии вегетативной нервной системы соединяются двумя

продольными нервными стволами. Соединительные ветви ганглиев связывают вегетативную нервную систему с центральной. Взаимосвязи центральной и вегетативной нервной систем создают возможность некоторой взаимозаменяемости нервных центров. Вегетативная нервная система действует независимо от центральной нервной системы и определяет произвольную автоматическую деятельность внутренних органов даже в том случае, если ее связь с центральной нервной системой нарушена.

Вопросы для самоконтроля

1. Особенности нервной системы рыб.
2. Головной мозг и его функции.
3. Продолговатый мозг и его значение.
4. Средний мозг и его значение.
5. Промежуточный мозг и его значение.
6. Функции переднего мозга у рыб.
7. Спинной мозг и вегетативная нервная система.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных : учебник / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. - М. : КолосС, 2007. - 280 с.
2. Зоотехническая физиология : учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк, Б. В. Шумилов. - М. : КолосС, 2008. - 360 с.
3. Практикум по физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов [и др.] ; ред. : В. И. Максимов. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
4. Практикум по физиологии и этологии животных: Учеб. пособие : учебное пособие / ред. В. Ф. Лысов [и др.]. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
5. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 1. Физиология продуктивности / В. Г. Скопичев ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2006. - 311 с.
6. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 2. Физиология продуктивных животных / В. Г. Скопичев, В. И. Яковлев. - М. : КолосС, 2008. - 555 с.
7. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 3. Физиология собак и кошек / В. Г. Скопичев, Т. А. Эйсымонт, Л. Ю. Карпенко. - М. : КолосС, 2008. - 463 с.
8. Физиология рыб : учебное пособие / А. А. Яржомбек. - М. : Колос, 2007. - 160 с.
9. Физиология рыб : учебное пособие для студ. вузов по спец. 110401 "Зоо техника" и 111201 "Ветеринария"; доп. Мин. СХ РФ / А. А. Иванов. - 2-е изд., стер. - СПб. : Лань, 2011. - 288 с.

Дополнительная

1. Аминева, В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб /В.А. Аминева, А.А. Яржомбек: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2000, 200 с.
2. Строганов, Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С. Строганов: Учебник - Изд. Московского университета, 1962, 444 с.
3. Биоэнергетика и рост рыб (перев. с англ.): Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2007, 405 с.
4. Лукьяненко, В.И. Иммунобиология рыб / В.И. Лукьяненко: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1971, 364 с.
5. Протасов, В.Р. Поведение рыб / В.Р. Протасов: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1978, 296 с.

6. Сорвачев, К.Ф. Основы биохимии питания рыб / К.Ф. Сорвачев: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982, 247 с.
7. Шатуновский, М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб / М.И. Шатуновский: Учебник - М.: Наука, 1980, 283 с.
8. Шпарковский, И.А. Физиология пищеварения рыб: Двигательная функция / И.А. Шпарковский: Учебник - Л.: Наука, 1986, 176 с.

Лекция 4

Физиология пищеварения

4.1. Особенности питания рыб.

В зависимости от способа питания ней все известные виды рыб имеют один из 5 типов пищеварительной системы:

Лососевый тип (стенка желудка тонкая; имеется от 80 до 400 пилорических придатков).

Окуневый тип (толстостенная глотка; цилиндрический желудок; имеется только 3 пилорических придатка).

Щуковый тип (толстостенный пищевод; удлинённый желудок; печень вытянута в соответствии с геометрией тела).

4.Карповый тип (пищеварительный тракт имеет вид тонкой трубки, которая образует несколько петель; желудка нет, но передний отдел кишки расширен).

5. Угревый тип (узкий мускульный пищевод окружен печенью).

По типу пищеварения рыб делят на две группы — *желудочные* (преимущественно хищные) и *безжелудочные*

Эволюционное влияние пищевого спектра на строение желудочно-кишечного тракта у рыб проявляется на уровне ротового аппарата и головной кишки. Строение рта отражает особенности питания. Характер питания отразился и на строении туловищной кишки. Так, наиболее характерным признаком большинства хищных рыб является наличие хорошо развитого мускульного желудка и связанного с ним пепсиногенного пищеварения.

Секреторная интенсивность желудочно-кишечного тракта отмечена и в головной, и в туловищной кишке рыб. Однако интенсивность секреции и химическая реактивность секреторируемых продуктов в разных участках пищеварительной системы, конечно, неодинаковы.

Немногие виды рыб имеют механизм секреции в ротовой полости, глотке и пищеводе. У большинства рыб в ротовой полости обнаруживается секрет, представленный только слизью. Главное назначение такого секрета — защита эпителия и вкусовых рецепторов.

Чем грубее пища, составляющая обычный рацион рыбы, тем более развит секреторный аппарат. Так, у рыб, питающихся кораллами (скарловые рыбы), отмечается интенсивная секреция слизи в ротовой полости. Обильная слизь способствует проглатыванию кораллов.

Слизистая оболочка пищевода имеет множественные борозды и складки, в которых накапливается слизь, задача которой заключается в обеспечении движения пищевого кома из ротовой полости после проглатывания.

4.2. Типы пищеварения

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

Внеклеточное пищеварение (полостное, дистантное)

Внутриклеточное пищеварение.

Мембранное пищеварение.

Внеклеточное пищеварение. Пищеварение протекает во внеклеточной среде — в специальных полостях. За счет этого процесса происходит начальный этап деструктурирования биополимеров при помощи эндогидролаз.

Основными особенностями дистантного пищеварения являются наличие водных растворов, произвольная ориентация активных центров ферментов к субстрату, вероятностный характер распределения ферментов в полостях.

Полостное пищеварение эффективно по отношению к крупным молекулам. Однако его эффективность по отношению к олигомерам низкая. Другим недостатком внеклеточного пищеварения является разобщенность продуктов гидролиза и транспортных систем.

Следует, однако, подчеркнуть, что полостное пищеварение связано с мембранным. Эти два процесса не являются разобщенными. Однако их взаимоотношения изучены недостаточно.

Внутриклеточное пищеварение. Оно подразделяется на два типа.

Первый тип пищеварения реализуется за счет транспортирования небольших молекул через клеточные мембраны и последующего гидролиза ферментами цитоплазмы (например, пептидов).

Второй тип пищеварения связан со специализированными вакуолями клеток. Вакуоли могут постоянно присутствовать в составе протоплазмы, а иногда иметь временный характер, как, например, при фагоцитозе, пиноцитозе или микропиноцитозе.

Мембранное (контактное) пищеварение. Оно осуществляется в основном ферментами, активными к олигополимерам и находящимися на поверхности микроворсинок. В мембрану микроворсинок, имеющую липидную природу, погружены белки и гликопротеиды, причем ее углеводная часть (*гликокалекс*) довольно сильно развита.

В зоне гликокалекса выявлена высокая протеолитическая, липолитическая и гликолитическая активность, причем ферменты мембраны имеют строгую ориентацию — активным центром в полость. Часть ферментов, фиксированных на мембране, имеют особую «ножку» и как бы удалены от нее. При мембранном (контактном) пищеварении обеспечивается немедленное транспортирование продуктов гидролиза.

Соотношение мембранного и полостного пищеварения (по активности ферментов) различно у разных видов рыб. Оно также изменяется по сезонам и зависит от степени накормленности рыбы.

Мембранное пищеварение для хищников имеет большее значение, что не лишено биологического смысла. У хищных рыб кишечник короче и желудочно-кишечный тракт в целом имеет меньшие объем и площадь всасывания.

Симбиотическое пищеварение. Общее количество микроорганизмов в пищеварительной системе рыб колеблется в широких пределах в течение года. Пик численности приходится на лето. Большое влияние оказывает и состав пищи, в естественной пище микробов больше, чем в комбикормах.

На примере карпа, белого амура, линя и карася установлена родовая принадлежность микробов кишки: *Pseudomonas*, *Micrococcus*, *Bacillus*, *Bacterium*, *Pseudobacterium*, *Azotobacter*, *Sarcine*.

Доминируют представители рода *Pseudomonas*. Этот род связан с протеолитической активностью пищевого кома. Присутствие микрофлоры в желудочно-кишечном тракте объясняет и целлюло-золитическую и хитиназную активность химуса.

Микробная масса сама по себе является полноценным белком. Так, в состав микробного белка из кишки карпа входит 13 аминокислот. Микрофлора рыб способна к *фиксации молекулярного азота*. Азотфиксация видоспецифична. Она изменяется по возрастающей: щука -> карп, лещ, плотва -> растительные.

Велика роль микрофлоры в синтезе витаминов. Около 50 % потребности рыб в витаминах обеспечивает микробный синтез.

4.3. Пищеварение в желудке рыб

Секреторная активность желудка. Секреторная функция желудка у рыб существенно отличается от таковой у наземных теплокровных животных. Хотя эта функция желудка и находится под нейрогуморальным контролем, как и у других животных, у рыб имеется своя специфика, вызванная их таксономическим положением и образом жизни. Растяжение стенки желудка приводит к возбуждению пищеварительных центров в центральной нервной системе. По блуждающему нерву к секреторному аппарату желудка поступает стимул.

В регуляции секреции не меньшую роль играет и местная эндокринная система желудка, которая посредством биологически активных веществ — гастрина, гистамина, ацетилхолина - стимулирует секрецию желудочного сока.

Ацетилхолин является первым исполнителем воли центра. Он обладает разносторонним действием. Прежде всего он выступает в роли медиатора в синапсах. Ацетилхолин способен непосредственно возбуждать секреторные клетки желудка. Он стимулирует выделение гастрина, вызывает усиление синтеза гистамина.

Гастрин в 1,5 раза активнее гистамина стимулирует выделение соляной кислоты. Оба слабо влияют на отделение пепсиногена. Гастрин действует на клетки слизистой желудка через кровь, т. е. с определенной временной задержкой.

Гистамин обладает паракриновым эффектом в отношении секретирующих клеток желудка, т. е. действует непосредственно и, следовательно, быстро.

Основными компонентами желудочного сока рыб являются слизь, ферменты и соляная кислота. Физиологическая роль соляной кислоты исключительна и сводится к следующему.

Соляная кислота активирует зимогены и превращает, например, пепсиноген в пепсин — активную форму.

Соляная кислота создает оптимальное значение pH в желудке, что важно для максимально эффективной работы ферментов. По данным разных исследователей, pH желудочного сока колеблется от 1,2 до 5,0. Пепсин максимально активен при pH 1,0—2,0.

Соляная кислота способствует набуханию пищи, растворяет кости, кальцинированные кожные образования — чешую, жучки, а также наружный скелет и панцирь моллюсков, кораллов и т. д., а также участвует в регуляции процесса эвакуации желудочного содержимого в кишечник.

4.4. Секреторная функция кишечника

Секрецию кишечника реализуют энтероциты и слизистые клетки кишечного эпителия, причем первые вырабатывают ферменты, вторые — слизь. Считается, что энтероциты рыб продуцируют ферменты всех трех групп: протеолитические, липолитические, гликолитические.

Основным протеолитическим ферментом кишечного сока является *трипсин*. Он вырабатывается в форме профермента, у него есть активатор — *энтерокиназа*. В свою очередь, активный трипсин выполняет роль активатора по отношению к другим ферментам кишечного сока и поджелудочной железы, например *хемотрипсину*.

Слизистая кишечника проявляет и липолитическую активность, что позволяет говорить о секреции энтероцитами липаз. Пищевые жиры представлены чаще всего триглицеридами животного и растительного происхождения.

Начало гидролизу молекул триглицеридов дает панкреатическая липаза в полости кишки, в результате чего образуются моно-глицерид и жирные кислоты. Процесс зависит от наличия желчных кислот *Панкреатическая фосфолипаза*, активируемая трипсином, гидролизует эфирную связь глицерина и жирных кислот с

образованием лецитина —> изолецитина и жирных кислот. Липазы обнаружены и в пилорических придатках.

Гликолитические ферменты кишечного сока представлены рядом ферментов, проявляющих активность по отношению к разным углеводам. Причем этот спектр богаче у растительноядных рыб. Так, кишечник карпа секретирует амилазу, глюкозидазу, мальтазу, сахаразу, лактазу.

Амилаза обнаружена в кишечном соке хищных, например форели, что объясняет успешное выращивание этого вида на кормах, содержащих углеводы.

Хитиназа обычна в кишечном соке карповых. Однако действует она специфично, не до конца. Хитиназа обеспечивает расчленение наружного скелета насекомых и их личинок.

В регуляции кишечной секреции большую роль играют гормоны и электролиты. Регуляция кишечной секреции имеет все ту же нейрогуморальную природу.

Конечная (прямая) кишка имеет слизистую, образованную эпителием, продуцирующим слизь. Концевой участок туловищной кишки, в котором ограничено всасывание органических веществ и преобладает всасывание минеральных веществ и воды. Влажность экскрементов у рыб составляет около 90 %. У безжелудочных рыб кишечная секреция непрерывна, у желудочных — периодична, связана с эвакуацией химуса из желудка.

4.5. Всасывание и его механизм

Известно два типа транспортирования: *макромолекулярный* и *микромолекулярный*.

Первый тип обеспечивает перенос крупных молекул и надмолекулярных агрегаций через слой эпителиоцитов по межклеточным каналам. Главными механизмами макромолекулярного переноса служат фагоцитоз и пиноцитоз.

Фагоцитоз — это захват клеткой корпускулярных структур при помощи временных цитоплазматических выростов (псевдоподий) и воздействие на них цитоплазматических гидролитических ферментов. Фагоцитировать могут лейкоциты, энтероциты щеточной каймы. Фагоцитированию подвергаются лишь очень мелкие частицы (не более 1 мкм).

Пиноцитоз — это захват (обтекание) клеткой капелек жидкости с последующим их гидролизом. Экспериментально доказано, что у рыб все энтероциты способны к инвагинации и захвату жидкого содержимого. Благодаря пиноцитирующей способности энтероциты рыб захватывают нативные или частично переваренные белковые молекулы. Помимо белков энтероциты рыб пиноцитируют и мельчайшие капельки жира.

Основой транспортирования продуктов гидролиза является микромолекулярный тип, обеспечивающий перенос мономеров и олигомеров с небольшой молекулярной массой. Его обслуживают три физиологических механизма: пассивное транспортирование, облегченная диффузия, активное транспортирование.

Пассивное транспортирование объединяет процессы диффузии и осмоса. Реализуемое благодаря наличию градиента концентрации, электрохимическому градиенту и пор в мембране, оно протекает без затрат энергии.

Облегченная диффузия осуществляется по градиенту электрохимического потенциала под контролем ферментативных систем. Прохождение диффундируемого вещества через клеточную мембрану облегчается другим веществом или молекулой. Транспортирование глюкозы облегчается транспортными белками клеточной мембраны.

Активное транспортирование требует затрат энергии. Оно осуществляется при помощи специальных транспортных систем всегда против градиента концентрации и электрохимического градиента. В кишечных клетках существуют транспортеры многих типов. Они переносят одну или несколько органических молекул сразу.

Мобильный переносчик представляет собой, как правило, высокомолекулярный белок. Источником энергии для транспортеров служит АТФ у всех животных независимо от организации.

Моторная функция пищеварительного тракта. Тонические сокращения желудка рыб, составляющие 5—10 сокращений в минуту, наблюдаются с определенной периодичностью (через 5—7 мин). Сокращения возникают через 10—15 мин после кормления. Тонико-перистальтические движения повторяются с интервалом 2—3 мин. Однако частота сокращений зависит от степени наполнения желудка. Чем пища калорийнее, тем она дольше остается в желудке рыб. На этот процесс влияет и температура окружающей среды.

Перистальтика кишечника рыб специфична. Исследователи выделяют три типа сокращений кишки: перистальтические, маятникообразные и сегментирующие. Частота перистальтики кишечника составляет 5—30 циклов в минуту.

Вопросы для самоконтроля

1. Особенности питания рыб.
2. Типы пищеварения рыб.
3. Особенности пищеварения в желудке рыб.
4. Особенности пищеварения в кишечнике рыб.
5. Всасывание продуктов гидролиза.
6. Движения желудочно-кишечного тракта.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных : учебник / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. - М. : КолосС, 2007. - 280 с.
2. Зоотехническая физиология : учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк, Б. В. Шумилов. - М. : КолосС, 2008. - 360 с.
3. Практикум по физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов [и др.] ; ред. : В. И. Максимов. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
4. Практикум по физиологии и этологии животных: Учеб. пособие : учебное пособие / ред. В. Ф. Лысов [и др.]. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
5. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 1. Физиология продуктивности / В. Г. Скопичев ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2006. - 311 с.
6. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 2. Физиология продуктивных животных / В. Г. Скопичев, В. И. Яковлев. - М. : КолосС, 2008. - 555 с.
7. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 3. Физиология собак и кошек / В. Г. Скопичев, Т. А. Эйсымонт, Л. Ю. Карпенко. - М. : КолосС, 2008. - 463 с.
8. Физиология рыб : учебное пособие / А. А. Яржомбек. - М. : Колос, 2007. - 160 с.
9. Физиология рыб : учебное пособие для студ. вузов по спец. 110401 "Зоо техния" и 111201 "Ветеринария"; доп. Мин. СХ РФ / А. А. Иванов. - 2-е изд., стер. - СПб. : Лань, 2011. - 288 с.

Дополнительная

1. Аминева, В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб /В.А. Аминева, А.А. Яржомбек: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2000, 200 с.
2. Строганов, Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С. Строганов: Учебник - Изд. Московского университета, 1962, 444 с.
3. Биоэнергетика и рост рыб (перев. с англ.): Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2007, 405 с.

4. Лукьяненко, В.И. Иммунобиология рыб / В.И. Лукьяненко: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1971, 364 с.
5. Протасов, В.Р. Поведение рыб / В.Р. Протасов: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1978, 296 с.
6. Сорвачев, К.Ф. Основы биохимии питания рыб / К.Ф. Сорвачев: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982, 247 с.
7. Шатуновский, М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб / М.И. Шатуновский: Учебник - М.: Наука, 1980, 283 с.
8. Шпарковский, И.А. Физиология пищеварения рыб: Двигательная функция / И.А. Шпарковский: Учебник - Л.: Наука, 1986, 176 с.

Лекция 5

Обмен веществ и энергии

5.1. Значение обмена веществ и энергии

Обмен веществ – это совокупность процессов поступления питательных веществ в организм, использования их организмом для синтеза клеточных структур и выработки энергии, а также выделения конечных продуктов в окружающую среду. Обмен веществ проходит в три этапа: 1) поступление веществ в организм (обеспечивает пищеварительная система); 2) использование веществ клетками организма и 3) выделение продуктов распада в окружающую среду посредством систем дыхания и выделения.

Питание – это совокупность питательных веществ и их способ поступления в организм. Питательные вещества – это продукты гидролиза жиров, белков и углеводов (мономеров – пластический и энергетический материал, а также вода, минеральные соли и витамины, которые являются только пластическими материалами).

Ассимиляция – совокупность процессов, обеспечивающих поступление питательных веществ во внутреннюю среду организма, и использование их для синтеза клеточных структур и секретов клеток.

Пищеварение – первый этап ассимиляции (расщепление белков, жиров и углеводов пищи с помощью гидролиза). Конечными продуктами гидролиза белков являются аминокислоты, нуклеотиды; углеводов – моносахариды; жиров – жирные кислоты, моноглицериды.

Анаболизм – заключительная часть ассимиляции, совокупность внутриклеточных процессов, обеспечивающих синтез структур и секретов клеток организма. Исходными продуктами анаболизма являются: мономеры (аминокислоты, моносахариды, жирные кислоты, моноглицериды, нуклеотиды), а также вода, минеральные соли и витамины; конечными – полимеры: специфические белки, жиры, углеводы, нуклеиновые кислоты. Анаболизм обеспечивает восстановление распавшихся в процессе диссимиляции клеточных структур, восстановление энергетического потенциала, рост развивающегося организма.

Диссимиляция – процесс распада клеточных структур до мономеров и других соединений без высвобождения энергии. Исходными продуктами диссимиляции являются белки, жиры и углеводы клеток организма, конечными – аминокислоты, моносахара, жирные кислоты, нуклеотиды, содержащие энергию.

Катаболизм – процесс распада мономеров и других соединений, попадающих в клетку из крови, до конечных продуктов (воды, углекислого газа и аммиака) с высвобождением энергии.

У здорового взрослого животного наблюдается равновесие между процессами анаболизма и диссимиляции. В период роста, при беременности, при интенсивной физической нагрузке, в период выздоровления или выхода из состояния голодания анаболизм преобладает над диссимиляцией. В старости, при истощениях, при голодании, при стрессовых состояниях диссимиляция выше анаболизма.

Анаболизм и диссимиляция в целом обеспечивают самообновление клеточных структур организма в ходе взаимосвязанных биохимических превращений.

5.2. Обмен белков.

Белки составляют 15-20% сырой массы тканей рыб. Белки могут быть структурными, ферментативными, транспортными, сократительными, рецепторными и участвующими в передаче генетической информации.

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

2. Биологическая ценность различных белков определяется соотношением содержащихся в них аминокислот. Основными структурными компонентами белков являются 20 аминокислот, из которых 10 считаются **незаменимыми**, то есть не синтезируются в организме и поступают с пищей. К ним относятся: аргинин, валин, гистидин, изолейцин, лейцин, метионин, треонин, триптофан, фенилаланин. Животные белки, которые содержат все выше перечисленные аминокислоты, называются **полноценными**. Они почти полностью способны превращаться в белковые структуры организма. **Неполноценными** называются белки, которые не содержат хотя бы одну незаменимую аминокислоту. Пищевой рацион должен включать до 55-60% белков животного происхождения.

3. Азотистый баланс оценивается по результатам сравнения количества принятого с пищей и выведенного из организма азота и позволяет судить о характере белкового обмена. В организме взрослого здорового человека эти параметры обычно равны между собой, то есть имеет место азотистое равновесие. Преобладание количества выведенного из организма азота – **отрицательный баланс** – может наблюдаться при недостатке в пище полноценных белков, при голодании, при травмах, ожогах, после хирургических операций, а также в результате старения. При белковом голодании источником свободных аминокислот становятся белки плазмы, печени, слизистой оболочки кишечника и мышечной ткани, что позволяет достаточно долго поддерживать обновление белков мозга и сердца. Положительный баланс азота, характеризующийся накоплением белка в организме, развивается обычно в условиях преобладания анаболических процессов над катаболическими.

4. Регуляция обмена белков осуществляется нервными, нервно-гуморальными и гуморальными механизмами. В ядрах гипоталамуса анализируется состояние внутренней среды организма. Управляющие сигналы посредством вегетативных путей и связей с гипофизом приспособляют метаболические реакции к потребностям организма.

Гормональная регуляция белкового обмена чаще приводит к увеличению его анаболической направленности, но может способствовать и катаболическим эффектам.

5.3. Обмен жиров.

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

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

2. Жиры являются источником энергии.

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

4. Жиры являются источником образования эндогенной воды и являются депо энергии и воды.

5. Жировая ткань обеспечивает женщине резерв энергии, необходимый для вынашивания плода и грудного вскармливания. У взрослой женщины доля жировой ткани в организме – в среднем 20-25% массы тела – почти вдвое больше, чем у мужчины (соответственно 12-14%).

Транспорт липидов лимфой и кровью. В пищеварительном тракте жиры расщепляются до моноглицеридов и жирных кислот. Из кишечника весь жир всасывается в лимфу в виде мелких капель – хиломикронов, на поверхности которых имеется белковая «одежка». Через грудной лимфатический проток хиломикроны попадают в венозную кровь. Хиломикроны – это различные соединения жирных кислот. Соединения жирных кислот с альбуминами крови называют *свободными жирными кислотами*.

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

5.4.Обмен углеводов.

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

Роль углеводов в организме и пути их преобразования:

1. **Пластическая роль углеводов.** Глюкоза, галактоза и другие сахара входят в состав гликопротеинов, гликолипидов, которые играют важную роль в рецептивной функции клеточных мембран. Пентозы входят в состав нуклеотидов и нуклеиновых кислот. Глюкоза необходима для синтеза некоторых липидов и аминокислот.
2. **Энергетическая роль углеводов.** В клетках глюкоза используется как источник энергии путем фосфорилирования при участии фермента гексокиназы или глюкокиназы. Основная часть глюкозы, пройдя ряд преобразований и включаясь в цикл Кребса, расходуется на синтез АТФ в процессе окислительного фосфорилирования. Более 90% углеводов расходуется для выработки энергии
3. **Регуляция обмена углеводов.** Существуют два состояния углеводного обмена: гипергликемия и гипогликемия.

Гипергликемия. Раздражение таламуса, дна четвертого желудочка мозга и коры больших полушарий ведет к гипергликемии. Гипергликемия не опасна для жизни, но может приводить к увеличению осмотического давления плазмы крови. При гипергликемии происходит повышение секреции инсулина, который является гормоном анаболического действия на углеводный обмен. Он в 10 и более раз повышает проницаемость к глюкозе клеточных мембран и скорость мембранного транспорта глюкозы. Клетки мозга, однако, не испытывают такого влияния инсулина. В печени инсулин тормозит образование глюкозы из аминокислот и стимулирует синтез гликогена.

Повышение секреции инсулина при гипергликемии происходит: 1) в результате непосредственного воздействия глюкозы на β -клетки поджелудочной железы; 2) путем активирующего влияния глюкозы на глюкорецепторы гипоталамуса. Соматотропный и кортикотропный гормоны гипофиза повышают уровень глюкозы в крови.

Гипогликемия. При снижении концентрации глюкозы в крови (гипогликемии) ускоряется гликогенез – превращение гликогена в глюкозу – под влиянием фосфорилазы, активируемой гормоном поджелудочной железы глюкагоном и гормоном мозгового вещества надпочечников адреналином. В условиях некомфортной внешней среды возникает возбуждение термо-, хемо- и проприорецепторов, что приводит к активации подкорковых центров мозга, возбуждению симпатической нервной системы и увеличению секреции катехоламинов в надпочечниках. Тироксин, трийодтиронин снижают уровень глюкозы в крови.

5.5. Минеральный обмен.

Биоэлементы участвуют: 1) в регуляции кислотно-основного состояния; 2) регуляции осмотического давления; 3) в создании мембранного потенциала покоя и мембранного потенциала действия; 4) играют роль кофакторов в ферментативных реакциях; 5) в процессах свертывания крови. Наиболее важное значение для организма человека имеют натрий, калий, хлор, кальций, микроэлементы.

Натрий и калий определяют величину осмотического давления, pH, объем жидкостей тела, участвуют в формировании биоэлектрических потенциалов, в транспорте аминокислот, сахаров и ионов через мембрану клеток.

Кальций содержится в виде фосфатов в костях и в тканях зубов. Ионизированный кальций в возбудимых тканях играет роль фактора электросекреторного и электромеханического сопряжения. Кальций участвует в функционировании клеточных мембран и реакциях гемостаза.

Фосфор входит в состав фосфорно-кальциевых соединений костного вещества, а также анионов внутриклеточной жидкости, макроэргических соединений, коферментов тканевого дыхания и гликолиза. Соли фосфорной кислоты и ее эфиров являются компонентами буферных систем поддержания кислотно-щелочного равновесия.

Магний является катализатором многих внутриклеточных процессов, особенно связанных с углеводным обменом. Он снижает возбудимость нервной системы и сократительную активность скелетных мышц.

Микроэлементы – это химические элементы, содержащиеся в организме и пище в крайне малых количествах. Из них наиболее важное функциональное значение имеют железо, фтор, йод, цинк, кобальт, хром, медь, марганец. Большая часть микроэлементов входит в состав витаминов, ферментов, гормонов или катализаторов их действия на ферментативные процессы.

Железо входит в состав гемоглобина и цитохромов митохондрий, поэтому оно абсолютно необходимо для транспорта кислорода и для окислительных реакций.

Йод – единственный микроэлемент, участвующий в построении молекул гормонов – до 90% циркулирующего в крови органического йода приходится на долю тироксина и трийодтиронина.

Фтор - стимулирует реакции иммунитета и кроветворение, предупреждает развитие старческого остеопороза.

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

Витамины участвуют в регуляции метаболизма и клеточного дыхания (витамины группы В и никотиновая кислота), в синтезе жирных кислот, гормонов стероидной

природы (пантотеновая кислота) и нуклеиновых кислот (фолиевая кислота, цианокабаломина), в регуляции процессов фоторецепции и размножения (ретинол), обмена кальция и фосфата (кальциферол), во многих окислительно-восстановительных процессах (аскорбиновая кислота, токоферол), в гемопоэзе и синтезе факторов свертывания крови (филлохиноны), а также обеспечивают особенно необходимое при экстремальных нагрузках антиоксидантное действие на мембраны (витамины А, С, Е).

Антиоксидантное действие витаминов обусловлено их способностью инактивировать токсические продукты преобразования в организме кислорода или так называемые свободные радикалы, содержащие во внешней орбите один непарный электрон.

5.6. Общие закономерности обмена энергии

Жизнедеятельность организма обеспечивается множеством активных процессов, протекающих с использованием химической энергии. Эту энергию клетки получают из белков, жиров и углеводов пищи путем перехода её в форму, доступную для использования в организме. Такая энергия образуется в сложной цепи метаболических реакций, в которых выделяют три стадии.

На первой стадии, которая реализуется главным образом в пищеварительном тракте, крупные молекулы белков, жиров и углеводов расщепляются ферментами на специфические структурные блоки – аминокислоты, жирные кислоты, глицерол, глюкозу и другие моносахариды.

На второй стадии из этих продуктов образуются еще более простые молекулы общие для обмена разных веществ. К ним относятся, в частности, пируват, ацетилкоэнзим А, L-кетоглутарат, оксалоацетат, фумарат, сукцинат.

Третья стадия – цикл трикарбоновых кислот, цикл лимонной кислоты, или цикл Кребса – приводит к окислению веществ до CO_2 и H_2O . Вода с углекислым газом и освобождающиеся азотистые продукты обмена удаляются выделительными органами.

Вторая и третья стадии метаболизма развиваются внутриклеточно в различных органах. На этих стадиях из продуктов расщепления питательных веществ освобождается почти вся заключенная в них энергия, на первой стадии освобождается лишь 1% энергии в результате гидролиза в пищеварительном тракте.

Различают виды обмена: основной обмен, общий обмен и пластический обмен.

Основной обмен обеспечивает гомеостазис организма в стандартных условиях и процессы ресинтеза их структур после диссимиляции.

Пластический обмен – это расход энергии, обеспечивающий рост развивающегося организма и восстановление структурных элементов организма после тяжелой болезни или длительного голодания.

Общий обмен – это сочетание основного, пластического обмена и энергетических затрат организма, обеспечивающих его жизнедеятельность в условиях терморегуляторной, эмоциональной, пищевой и рабочей нагрузок. Общий обмен превышает основной обмен за счет функций скелетных мышц.

Вопросы для самоконтроля

1. Обмен веществ и его значение.
2. Обмен углеводов.
3. Белковый обмен
4. Обмен липидов.
5. Физиологическое значение биоэлементов
6. Физиологическая роль витаминов.
7. Энергетический обмен

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных : учебник / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. - М. : КолосС, 2007. - 280 с.
2. Зоотехническая физиология : учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк, Б. В. Шумилов. - М. : КолосС, 2008. - 360 с.
3. Практикум по физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов [и др.] ; ред. : В. И. Максимов. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
4. Практикум по физиологии и этологии животных: Учеб. пособие : учебное пособие / ред. В. Ф. Лысов [и др.]. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
5. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 1. Физиология продуктивности / В. Г. Скопичев ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2006. - 311 с.
6. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 2. Физиология продуктивных животных / В. Г. Скопичев, В. И. Яковлев. - М. : КолосС, 2008. - 555 с.
7. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 3. Физиология собак и кошек / В. Г. Скопичев, Т. А. Эйсымонт, Л. Ю. Карпенко. - М. : КолосС, 2008. - 463 с.
8. Физиология рыб : учебное пособие / А. А. Яржомбек. - М. : Колос, 2007. - 160 с.
9. Физиология рыб : учебное пособие для студ. вузов по спец. 110401 "Зоо техния" и 111201 "Ветеринария"; доп. Мин. СХ РФ / А. А. Иванов. - 2-е изд., стер. - СПб. : Лань, 2011. - 288 с.

Дополнительная

1. Аминева, В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб /В.А. Аминева, А.А. Яржомбек: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2000, 200 с.
2. Строганов, Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С. Строганов: Учебник - Изд. Московского университета, 1962, 444 с.
3. Биоэнергетика и рост рыб (перев. с англ.): Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2007, 405 с.
4. Лукьяненко, В.И. Иммунобиология рыб / В.И. Лукьяненко: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1971, 364 с.
5. Протасов, В.Р. Поведение рыб / В.Р. Протасов: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1978, 296 с.
6. Сорвачев, К.Ф. Основы биохимии питания рыб / К.Ф. Сорвачев: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982, 247 с.
7. Шатуновский, М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб / М.И. Шатуновский: Учебник - М.: Наука, 1980, 283 с.
8. Шпарковский, И.А. Физиология пищеварения рыб: Двигательная функция / И.А. Шпарковский: Учебник - Л.: Наука, 1986, 176 с.

Лекция 6

Физиология системы крови

6.1. Физико-химические свойства крови

Кровь вместе с лимфой и межклеточной жидкостью составляет внутреннюю среду организма, т. е. среду, в которой функционируют клетки, ткани и органы.

Постоянство внутренней среды обеспечивают многие (если не все) физиологические системы организма рыб — органы выделения, дыхания, пищеварения, кровообращения и др. Механизм поддержания постоянства у рыб не так совершен (из-за их эволюционного положения), как у теплокровных животных. Кровь рыб имеет существенные физико-химические отличия. Общее количество крови в организме у рыб меньше, чем у теплокровных животных. Оно варьирует в зависимости от условий жизни, физиологического состояния, видовой принадлежности, возраста. Количество крови у костистых рыб составляет в среднем 2—3 % массы их тела. У малоподвижных видов рыб крови не более 2 %, у активных — до 5 %.

Как и у других животных, кровь у рыб делится на циркулирующую и депонируемую. Роль депо крови у них выполняют почки, печень, селезенка, жаберы и мышцы. Распределение крови по отдельным органам неодинаково. Так, например, в почках форели кровь составляет 60% массы органа, в жабрах — 57, в сердечной ткани — 30, в красных мышцах — 18, в печени — 14 %.

Кровь рыб имеет ярко-красный цвет, маслянистую на ощупь консистенцию, солоноватый вкус, специфический запах рыбьего жира. pH крови рыб колеблется от 7,5 до 7,7. Для стабилизации pH крови у рыб существуют те же самые буферные механизмы, что и у высших позвоночных. Самой эффективной буферной системой является система гемоглобина, на долю которой приходится 70—75 % буферной емкости крови.

Существенным изменениям подвержен и такой жесткий у теплокровных животных показатель, как содержание белков в плазме крови.

В благоприятные периоды жизни содержание плазменных белков в крови рыб выше, чем после их голодания, зимовки, нереста, а также болезней. Спектр белков плазмы представлен типичными группами, т. е. альбуминами и глобулинами, однако как физиологическая норма у рыб в плазме обнаруживаются и другие белки — гемоглобин, гептоглобин. Например, из плазмы крови арктических видов рыб выделили группу гликопротеидов, играющих роль антифризов, т. е. веществ, препятствующих кристаллизации клеточной и тканевой воды и разрушению мембран.

Содержание в крови молоди карпа альбуминов и бета-глобулинов находится в прямой зависимости от температуры воды. Кроме того, гипоксия, плохая кормовая база в водоемах также приводят к снижению обеспеченности организма рыбы альфа- и бета-глобулинами.

В хороших условиях при обильном питании отмечают рост концентрации сывороточного белка за счет альбуминовой фракции. По обеспеченности организма рыбы альбуминами можно составить прогноз на выход сеголетков из предстоящей зимовки.

Очевидно, что альбумины плазмы крови рыб выполняют функцию резерва пластического и энергетического материалов, который используется организмом в условиях вынужденного голодания.

6.2 Морфологический состав крови

Морфологическая картина крови рыб имеет яркую классовую и видовую специфичность. Зрелые эритроциты у рыб крупнее, чем у теплокровных животных, имеют овальную форму и содержат ядро. Наличием ядра специалисты объясняют большую продолжительность жизни красных клеток (до года), поскольку наличие ядра предполагает повышенную способность клеточной мембраны и цитозольных структур к реставрации.

Вместе с тем наличие ядра ограничивает способность эритроцита связывать кислород и адсорбировать на своей поверхности различные вещества. Однако отсутствие эритроцитов в крови личинок угря, многих арктических и антарктических рыб свидетельствует о том, что функции эритроцитов у рыб дублируются другими структурами.

Гемоглобин рыб по своим физико-химическим свойствам отличается от гемоглобина других позвоночных.

Количество **эритроцитов** в крови рыб в 5—10 раз меньше, чем в крови млекопитающих. У пресноводных костистых рыб их в 2 раза меньше, чем в крови морских рыб. Однако даже внутри одного вида возможны многократные изменения, которые могут быть вызваны факторами внешней среды и физиологическим состоянием рыбы.

Зимовка рыб оказывает существенное влияние на характеристику красной крови. Общее количество гемоглобина за зиму может снизиться на 20 %. Однако при пересадке годовиков в нагульные пруды эритропоэз настолько активизируется, что показатели красной крови восстанавливаются до осеннего уровня за 10—15 дней нагула.

Характерной особенностью рыб является полиморфизм красных клеток — одновременное присутствие в кровяном русле эритроцитарных клеток различной степени зрелости.

Увеличение количества незрелых форм эритроцитов связано с сезонным усилением обмена веществ, кровопотерями, а также с возрастными и половыми особенностями рыб. Так, у производителей наблюдается 2—3-кратное увеличение незрелых эритроцитов по мере созревания гонад, достигающее 15 % у самцов перед нерестом.

В эволюции красных клеток крови рыб выделяют три этапа, каждый из которых характеризуется образованием морфологически довольно самостоятельных клеток — эритробласта, нормобластов и собственно эритроцита.

Базофильный нормобласт.

Полихроматофильный нормобласт

Оксифильный нормобласт

Скорость оседания эритроцитов (СОЭ) у рыб в норме составляет 2—10 мм/ч. **Эритроциты** рыб подобно эритроцитам высших позвоночных связывают с функцией переноса кислорода, поддержанием кислотно-щелочного равновесия, в меньшей мере с транспортированием диоксида углерода. Помимо этого эритроциты рыб причастны к транспортированию низкомолекулярных органических соединений и механизму дезинтоксикации организма. Молодые формы эритроцитов р1.т способны к фагоцитозу. Практически у всех видов рыб эритроциты имеют овальную (или близкую к ней) форму с продольным размером от 8 мкм у щуки до 18 мкм у карася.

Белые клетки крови (лейкоциты). **Лейкоциты** крови рыб представлены в большем количестве, чем таковые у млекопитающих. Лейкоциты крови рыб представляют собой менее однородную по сравнению с эритроцитами группу клеток с большим разнообразием линейных размеров (4—20 мкм), различной структурой ядра, цитоплазмы и даже клеточной оболочки.

Для рыб характерно то, что более 90 % белых клеток составляют лимфоциты. Фагоцитирующими формами являются моноциты и полиморфноядерные клетки. На

протяжении жизненного цикла лейкоцитарная формула меняется под влиянием факторов внешней среды. Во время нереста снижается количество лимфоцитов в пользу моноцитов и полиморфноядерных клеток.

В крови рыб присутствуют полиморфноядерные клетки (гранулоциты), находящиеся на разных стадиях зрелости. Родоначальником всех гранулоцитов следует рассматривать *миелобласт*. При созревании миелобласт переходит в промиелоцит.

Промиелоцит - Миелоцит.-Метамиелоцит.

Палочкоядерный гранулоцит представляет собой дальнейший этап эволюции гранулоцитов.

Сегментоядерный гранулоцит представляет конечную стадию созревания миелобласта, т.е. является наиболее зрелой клеткой гранулярного ряда крови рыб. Его отличительной особенностью является сегментированное ядро. В зависимости от того, какой краской окрашиваются гранулы цитоплазмы, сегментоядерные клетки дополнительно классифицируют на нейтрофилы, эозинофилы, базофилы, а также на псевдоэозинофилы и псевдобазофилы..

Нейтрофилы — довольно постоянная группа клеток у рыб. Например, у карповых рыб их количество составляет 150 тыс/мм³, или 25 % всех лейкоцитов крови. Это крупные (10—12 мкм) клетки с круглым или овальным ядром полиморфной структуры (отсюда название — «полиморфноядерные» клетки). У рыб нейтрофилы — основные фагоцитирующие клетки, быстро реагирующие на очаг воспаления, инфицированный микроорганизмами.

Базофилы обнаружены в крови не всех рыб. На это влияют как внешние, так и внутренние факторы. В тех случаях, когда базофильные клетки удается обнаружить, их размеры оцениваются 10-15 мкм.

Эозинофилы в циркуляторном русле обнаруживаются редко, но в кроветворных органах присутствуют постоянно. У некоторых морских рыб они составляют до 40 % всех белых клеток крови. Замечены скопление эозинофилов в очаге воспаления и рост их общего количества до 20% при стрессе.

Лимфоциты являются самой представительной у рыб группой и занимают до 99 % лейкоцитарного ряда. Они делятся на мелкие (4—8 мкм) и крупные (9—12 мкм) формы. Лимфоциты имеют очень крупное ядро, занимающее большую часть объема клетки. Они постоянно присутствуют в лимфе. Лейкоциты легко мигрируют из кровеносной системы в лимфатическую систему и обратно. Возможно, этим объясняется неоднородность и противоречивость экспериментальных данных о количестве лимфоцитов в кровяном русле.

Несмотря на то что лимфоциты обнаружены в мазках почек, селезенки, жабр, тем не менее их происхождение связывают с тимусом. Клетки, производящие антитела, чаще обнаруживают в мазках передней почки. У рыб лимфоциты функционально можно отнести к двум группам. В-клетки имеют рецепторы к гамма-глобулинам (аналог В-лимфоцитов высших позвоночных), Т-клетки. Лимфоциты рыб обеспечивают и специфические иммунологические реакции, реакции отторжения. Кроме того, лимфоциты являются предшественниками макрофагов, фибробластов, «мачтовых» клеток. Лимфоциты рыб не способны к *фагоцитозу*.

Полиморфизм клеток отмечается и у лимфоцитов крови рыб. Наименее зрелой клеткой лимфоидного ряда считают лимфобласт, формирующийся из гемоцитобласта.

Пролимфоцит представляет собой промежуточную стадию развития клеток лимфоидного ряда перед *лимфоцитом*.

Моноцитоидный ряд белой крови рыб представляют, по крайней мере, три типа довольно крупных (11 — 17 мкм) клеток. *Моноциты* составляют 0,1 % общего количества крови. По достижении стадии зрелости через 48 ч они покидают циркуляционное русло и превращаются в макрофаги тканей.

Монобласт является наименее зрелой клеткой этого ряда. *Промоноцит-Моноцит* — наиболее зрелая клетка ряда. Имеет крупное ядро красно-фиолетового цвета с относительно небольшим количеством хроматинового вещества. Форма ядра чаще неправильная.

Ухудшение условий содержания рыбы (гипоксия, бактериальная и химическая загрязненность водоема, голодание) приводит к увеличению фагоцитирующих форм.

Тромбоциты крови рыб.

Большое морфологическое разнообразие и высокая изменчивость тромбоцитов в организме рыб.

Выделяют четыре морфологические формы тромбоцитов — шиловидную, веретенообразную, овальную и округлую. Овальные тромбоциты внешне практически неотличимы от мелких лимфоцитов. Ткань, производящая тромбоциты, у рыб не описана, есть основания полагать, что тромбоциты рыб образуются в селезенке.

Функции *тромбоцитов* рыб обеспечивать *первый этап свертывания крови*, т. е. образование *тромбопластина*. Функции тромбоцитов рыб не ограничиваются участием в первом этапе свертывания крови. Установлено, что при *формировании тромба* на третьем этапе свертывания крови цитоплазма тромбоцитов шнуруется с образованием сетчатой структуры, которая улавливает клетки крови. Организм рыб надежно защищен от больших кровопотерь. Зависимость времени свертывания крови рыб от состояния нервной системы является дополнительным защитным фактором, поскольку крупные кровопотери возможны скорее всего в стрессовых ситуациях (нападение хищника, драки).

Функции отдельных клеток крови:

Макрофаги у рыб обнаружены в различных органах, покровных тканях, но не в крови. Клетки отличаются большими размерами (20—40 мкм). В то же время они очень подвижны и не имеют постоянной формы. Цитоплазма макрофагов образует псевдоподии, как у амёбы. В результате клетки могут приобретать вытянутую форму с малым размером в поперечнике. Последнее позволяет макрофагам свободно мигрировать по всему организму. Макрофаги рыб активны и в отношении некротизированной ткани и связаны с выработкой гамма-глобулинов.

Плазматические клетки рыб, скорее всего, развиваются, как и у млекопитающих, из В-лимфоцитов. Это крупные розоподобные клетки, цитоплазма которых содержит гамма-глобулины. Красно-фиолетовое ядро клеток имеет облаковидную или колесовидную структуру хроматина, они причастны к реакциям специфического иммунного ответа.

«*Мачтовые*» клетки являются производными лимфоцитов и отличаются базофильной цитоплазмой. Считается, что эти клетки причастны к развитию анафилактического шока.

«*Шнуровидные*» клетки — это эозинофильные клетки, обнаруженные на поверхности жаберного эпителия и в слизистой кишечника костистых рыб. Они имеют вытянутую перпендикулярно поверхности ориентированную форму с гранулированной в виде тяжей — «шнурков» — цитоплазмой. «Шнуровидная» клетка посредством поры соединяется с эпителиальными клетками, имеют тонкую (1 мкм) фиброзную капсулу. Предполагается, что «шнуровидные» клетки происходят от «бродячих» лейкоцитов. Физиологическая роль этих клеток не изучена.

6.3 Кроветворение

Постоянное присутствие в крови незрелых форм эритроцитов и белых клеток свидетельствует о том, что гемопоэз у рыб протекает очень интенсивно. Кроветворение у рыб специфично не только по интенсивности, но и по локализации процесса. У рыб отсутствует красный костный мозг — основной орган кроветворения высших

позвоночных. У рыб функцию гемопоэза выполняют другие органы. К ним относятся почки, сердце, жабры, селезенка, образования лимфоидной ткани.

Почки у рыб выполняют не только выделительную, как у других позвоночных, но и кроветворную функцию. Наиболее активный гемопоэз у карповых рыб, некоторых окуней и сомов происходит в периферической части почек. У большинства рыб повышенная кроветворная активность зафиксирована в каудальной и головной частях почки.

Селезенка рыб обеспечивает образование клеток эритроидного ряда. Поэтому селезенка функционально напоминает красный костный мозг высших позвоночных. Многие исследователи считают селезенку и органом лимфогранулопоэза.

Сердце рыб внутри выстлано однослойным плоским эпителием, который также причастен к процессу кроветворения, как и эндотелий кровеносных сосудов рыб.

Наличие лимфоидных образований в слизистой *пищеварительной трубки* рыб позволяет ассоциировать с кроветворением и желудочно-кишечный тракт.

Важное место в процессе образования белой крови отводится *тимусу* и *лимфоидному органу*.

Тимус имеет различное расположение и морфологию у разных видов рыб. Так, например, у скатов он хорошо оформлен и расположен позади брызгальца. У щуки и угря тимус представлен уплотнением медиальной стенки жаберной полости. В отличие от млекопитающих тимус у рыб функционирует всю жизнь.

Лимфоидный орган представляет собой скопление лимфоидной ткани и располагается у костистых рыб за черепом, перед почками. Элементы лимфоидного органа заполняют пространства между позвонками и укрыты соединительной тканью.

У осетровых рыб лимфоидный орган находится под крышей черепа

Он представляет собой парное, почти округлое образование, лимфоидный орган причастен к процессу формирования всех клеток крови.

Ретикулярный синцитий обнаружен во всех висцеральных органах, за исключением печени.

Жабры как хрящевых, так и костистых рыб содержат клетки ретикулярного синцития, в которых всегда присутствуют все типы клеток крови. Поэтому жаберный аппарат за счет синцития, а также эндотелия кровеносной системы жабр участвует в кроветворении у рыб.

Вопросы для самоконтроля

1. Основные функции крови.
2. Физико-химический состав крови.
3. Эритроциты и их функции в организме.
4. Лейкоциты и их функции в организме.
5. Кровяные пластинки и их функции в организме.
6. Кроветворение у рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных : учебник / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. - М. : КолосС, 2007. - 280 с.
2. Зоотехническая физиология : учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк, Б. В. Шумилов. - М. : КолосС, 2008. - 360 с.
3. Практикум по физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов [и др.] ; ред. : В. И. Максимов. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
4. Практикум по физиологии и этологии животных: Учеб. пособие : учебное пособие / ред. В. Ф. Лысов [и др.]. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.

5. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 1. Физиология продуктивности / В. Г. Скопичев ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2006. - 311 с.
6. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 2. Физиология продуктивных животных / В. Г. Скопичев, В. И. Яковлев. - М. : КолосС, 2008. - 555 с.
7. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 3. Физиология собак и кошек / В. Г. Скопичев, Т. А. Эйсымонт, Л. Ю. Карпенко. - М. : КолосС, 2008. - 463 с.
8. Физиология рыб : учебное пособие / А. А. Яржомбек. - М. : Колос, 2007. - 160 с.
9. Физиология рыб : учебное пособие для студ. вузов по спец. 110401 "Зоо техника" и 111201 "Ветеринария"; доп. Мин. СХ РФ / А. А. Иванов. - 2-е изд., стер. - СПб. : Лань, 2011. - 288 с.

Дополнительная

1. Аминева, В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб /В.А. Аминева, А.А. Яржомбек: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2000, 200 с.
2. Строганов, Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С. Строганов: Учебник - Изд. Московского университета, 1962, 444 с.
3. Биоэнергетика и рост рыб (перев. с англ.): Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2007, 405 с.
4. Лукьяненко, В.И. Иммунобиология рыб / В.И. Лукьяненко: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1971, 364 с.
5. Протасов, В.Р. Поведение рыб / В.Р. Протасов: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1978, 296 с.
6. Сорвачев, К.Ф. Основы биохимии питания рыб / К.Ф. Сорвачев: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982, 247 с.
7. Шатуновский, М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб / М.И. Шатуновский: Учебник - М.: Наука, 1980, 283 с.
8. Шпарковский, И.А. Физиология пищеварения рыб: Двигательная функция / И.А. Шпарковский: Учебник - Л.: Наука, 1986, 176 с.

Лекция 7

Физиология сердца и кровообращения

7.1. Анатомио - физиологические особенности сердца рыб

Кровь выполняет многочисленные функции только тогда, когда движется по сосудам. Обмен веществ между кровью и другими тканями организма происходит в капиллярной сети. Отличаясь большой протяженностью и разветвленностью, она оказывает большое сопротивление току крови. Давление, необходимое для преодоления сопротивления сосудов, создается в основном сердцем.

Строение сердца рыб проще, чем высших позвоночных. Производительность сердца у рыб как нагнетательного насоса значительно ниже, чем у наземных животных. Если у наземных животных значительная часть работы сердца затрачивается на преодоление сил гравитации, вертикальные перемещения крови, то у рыб плотная водная среда существенно нивелирует гравитационные влияния. Вытянутое в горизонтальном направлении тело, небольшой объем крови, наличие только одного круга кровообращения дополнительно облегчают функции сердца у рыб.

Для всех рыб характерно двухкамерное сердце. Вместе с тем существуют видовые различия в строении этого органа. Выделяют 4 полости: венозный синус, предсердие, желудочек и образование, отдаленно напоминающее дугу аорты у теплокровных, — артериальную луковицу у костистых и артериальный конус у пластинчатожаберных.

Принципиальное различие этих схем заключено в морфофункциональных особенностях желудочков и артериальных образований.

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

У пластинчатожаберных артериальный конус помимо фиброзной ткани содержит и типичную сердечную мышечную ткань, поэтому обладает сократимостью. Конус имеет систему клапанов, облегчающих одностороннее продвижение крови через сердце.

В желудочке сердца рыб обнаружены различия в структуре миокарда. Миокард снабжается венозной кровью. В классическом понимании у рыб нет коронарного кровообращения.

Со стороны эндокарда лежит губчатый слой, а над ним слой миокардиальных волокон с компактным упорядоченным расположением.

Исследования показали, что губчатый слой миокарда обеспечивается венозной кровью, а компактный слой получает артериальную кровь по артериям второй пары жаберных дуг.

Еще одно существенное различие костистых и пластинчатожаберных заключается в морфологии перикарда.

У костистых перикард напоминает таковой наземных животных. Он представлен тонкой оболочкой.

У пластинчатожаберных перикард образован хрящевой тканью, поэтому он представляет собой как бы жесткую, но упругую капсулу. В последнем случае в период диастолы в перикардиальном пространстве создается некоторое разрежение, что облегчает кровенаполнение венозного синуса и предсердия без дополнительных затрат энергии.

7.2. Работа сердца

Сердце рыб работает ритмично. Частота сердечных сокращений у рыб зависит от многих факторов (от вида рыбы, от возраста) У взрослого карпа -30 ударов в минуту, у его личинки- 120 ударов в минуту. У радужной форели и электрического угря – 20-40 ударов в минуту.

Из множества факторов наиболее выраженное влияние на частоту сердечных сокращений оказывает температура среды обитания. Так, у камбалы при повышении температуры воды с 8 до 12 °С частота сердечных сокращений возрастает в 2 раза (с 24 до 50 ударов в минуту), у окуня — только с 30 до 36 ударов в минуту.

Регуляция сердечных сокращений осуществляется при помощи центральной нервной системы, а также внутрисердечных механизмов.

На учащение или замедление ритма сердцебиения действуют многие гуморальные факторы. Эффект учащения при введении атропина, адреналина, эпитатретина. Отрицательную хронотропию вызывали ацетилхолин, эфедрин, кокаин.

Круг кровообращения

У рыб, как известно, один круг кровообращения. И тем не менее кровь по нему циркулирует дольше. На полный кругооборот ' крови у рыб уходит около 2 мин (у человека через два круга кровообращения кровь проходит за 20—30 с). Из желудочка через артериальную луковицу или артериальный конус кровь поступает в так называемую брюшную аорту, отходящую от сердца в направлении к жабрам (рис. 7.3).

Таким образом, сердце рыб нагнетает и насыщает только венозную кровь. Однако все органы и ткани получают артериальную кровь, так как перед заполнением микроциркуляторного русла органов кровь проходит через жаберный аппарат, в котором осуществляется обмен газов между венозной кровью и водной средой.

7.3. Движение крови и кровяное давление

Кровь движется по сосудам вследствие разницы ее давления в начале круга кровообращения и в его конце. Наибольшее сопротивление току крови оказывает жаберная система с ее длинными и сильно разветвленными капиллярами. При гипоксии жабры оказывают еще большее сопротивление току крови.

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

Венозный возврат и сердечный выброс оптимизируются мобилизацией депонированной крови.

Наконец, движению крови способствуют механизм равномерного наполнения сердца и отсутствие резких гистолическо-диастолических (систола-сокращение, диастола – расслабление сердечной мышцы)колебаний сердечного выброса. Наполнение, сердца обеспечивается уже при диастоле желудочка, когда создаётся некоторое разрежение в перикардальной полости и кровь пассивно заполняет венозный синус и предсердие. Систолический удар стабилизируется артериальной луковицей, имеющей эластичную и пористую внутреннюю поверхность.

Вопросы для самоконтроля

1. Строение и функции сердца рыб.
2. Сердечный цикл.
3. Особенности кровообращения у рыб.
4. Кровяное давление у рыб.
5. Основы гемодинамики у рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных : учебник / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. - М. : КолосС, 2007. - 280 с.
2. Зоотехническая физиология : учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк, Б. В. Шумилов. - М. : КолосС, 2008. - 360 с.
3. Практикум по физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов [и др.] ; ред. : В. И. Максимов. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
4. Практикум по физиологии и этологии животных: Учеб. пособие : учебное пособие / ред. В. Ф. Лысов [и др.]. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
5. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 1. Физиология продуктивности / В. Г. Скопичев ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2006. - 311 с.
6. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 2. Физиология продуктивных животных / В. Г. Скопичев, В. И. Яковлев. - М. : КолосС, 2008. - 555 с.
7. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 3. Физиология собак и кошек / В. Г. Скопичев, Т. А. Эйсымонт, Л. Ю. Карпенко. - М. : КолосС, 2008. - 463 с.
8. Физиология рыб : учебное пособие / А. А. Яржомбек. - М. : Колос, 2007. - 160 с.
9. Физиология рыб : учебное пособие для студ. вузов по спец. 110401 "Зоо техния" и 111201 "Ветеринария"; доп. Мин. СХ РФ / А. А. Иванов. - 2-е изд., стер. - СПб. : Лань, 2011. - 288 с.

Дополнительная

1. Аминева, В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб /В.А. Аминева, А.А. Яржомбек: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2000, 200 с.
2. Строганов, Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С. Строганов: Учебник - Изд. Московского университета, 1962, 444 с.
3. Биоэнергетика и рост рыб (перев. с англ.): Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2007, 405 с.
4. Лукьяненко, В.И. Иммунобиология рыб / В.И. Лукьяненко: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1971, 364 с.
5. Протасов, В.Р. Поведение рыб / В.Р. Протасов: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1978, 296 с.
6. Сорвачев, К.Ф. Основы биохимии питания рыб / К.Ф. Сорвачев: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982, 247 с.
7. Шатуновский, М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб / М.И. Шатуновский: Учебник - М.: Наука, 1980, 283 с.
8. Шпарковский, И.А. Физиология пищеварения рыб: Двигательная функция / И.А. Шпарковский: Учебник - Л.: Наука, 1986, 176 с.

Лекция 8

Физиология дыхания

8.1. Дыхание в воде.

Концентрация кислорода в водоеме — самый неустойчивый, многократно меняющийся в течение суток показатель среды обитания рыб. Тем не менее парциальное давление кислорода и углекислого газа в крови рыб достаточно стабильно и относится к жестким константам гомеостаза.

Как дыхательная среда вода уступает воздушной среде. При столь невыгодных изначальных условиях для газообмена эволюция пошла по пути создания дополнительных механизмов газообмена у водных животных, которые позволяют им переносить опасные колебания концентрации кислорода в окружающей их среде. Помимо жабр у рыб в газообмене принимают участие кожа, желудочно-кишечный тракт, плавательный пузырь, специальные органы.

Основная нагрузка в обеспечении организма рыб кислородом и удалении из него углекислого газа ложится на жабры. Они выполняют тетаническую работу. Если сравнивать жаберное и легочное дыхание, то приходишь к заключению, что рыбе необходимо прокачивать через жабры дыхательной среды в 30 раз больше по объему и в 20 000 (!) раз больше по массе.

Жабры хорошо приспособлены к газообмену в водной среде. Кислород переходит в капиллярное русло жабр по градиенту парциального давления, который у рыб составляет 40—100 мм рт. ст. Такова же причина перехода кислорода из крови в межклеточную жидкость в тканях. Жаберная поверхность в 10—60 раз превышает площадь тела рыбы. К тому же жабры, высокоспециализированные на газообмене органы. Самое совершенное строение жаберного аппарата характерно для костистых рыб. Основой жаберного аппарата являются 4 пары жаберных дуг. На жаберных дугах располагаются пронизанные кровеносными сосудами жаберные лепестки, образующие дыхательную поверхность. Поперечно жаберным лепесткам располагаются микроскопические жаберные лепесточки, которые и являются структурными элементами жабр как органов дыхания. Жаберный газообмен может быть эффективным только при постоянном токе воды через жаберный аппарат. Вода орошает жаберные лепестки постоянно. Жаберные лепестки и лепесточки расположены очень тесно, но благодаря малой скорости движения через них воды они не создают большого сопротивления току воды. Согласно расчетам, несмотря на большой объем работы по перемещению воды через жаберный аппарат (не менее 1 м³ воды на 1 кг живой массы в сутки), энергетические затраты рыбы при этом невелики. Нагнетание воды обеспечивают два насоса — ротовой и жаберный. У быстроходных кефали и ставриды действует в основном ротовой насос, у них рот не закрывается, и дыхательные движения жаберных крышек у них отсутствуют. Такой тип вентиляции жабр называют «таранным»; он возможен только при больших скоростях перемещения в воде, а у медлительных придонных рыб (камбалы или сома) — жаберный насос.

Частота дыхательных движений у рыб зависит от многих факторов, но наибольшее влияние на этот физиологический показатель оказывают два — температура воды и содержание в ней кислорода.

Когда жаберный механизм не справляется с задачей адекватного газообмена, включаются другие вспомогательные механизмы.

8.2. Кожное дыхание

Кожное дыхание у некоторых видов рыб может быть основным механизмом газообмена.

Кожное дыхание имеет существенное значение для видов, ведущих малоподвижный образ жизни в условиях низкого содержания кислорода или на короткое время покидающих водоем (угорь, илистый прыгун, сомы). У взрослого угря кожное дыхание становится основным и достигает 60 % общего объема газообмена.

Интенсивность кожного дыхания усиливается с повышением температуры воды, так как повышение температуры усиливает обмен веществ и снижает растворимость кислорода в воде.

В целом интенсивность кожного газообмена определяется морфологией кожи. Площадь кровеносных сосудов кожи у разных видов костистых рыб составляет от 0,5 до 1,5 см²/г живой массы. Соотношение площади кожных капилляров и капилляров жабр варьирует в широких пределах — от 3:1 у вьюна до 10:1 у карпа.

Важную роль в этом процессе играет кожная слизь, в составе которой обнаруживается и гемоглобин, и фермент карбоангидраза.

8.3. Кишечное дыхание

В экстремальных условиях (гипоксия) кишечное дыхание используется многими видами рыб. При этом, как правило, длина кишки увеличивается. У таких рыб (сомик, пескарь) воздух заглатывается и перистальтическими движениями кишечника направляется в специализированный отдел. В этой части желудочно-кишечного тракта стенка кишки приспособлена к газообмену, во-первых, за счет гипертрофированной капиллярной сети, во-вторых, за счет наличия респираторного цилиндрического эпителия. Заглоченный пузырек атмосферного воздуха в кишке находится под определенным давлением, что повышает коэффициент диффузии кислорода в кровь. Кишечное дыхание широко распространено у американских сомов. Среди них есть виды с приспособленным для газообмена желудком.

Плавательный пузырь не только обеспечивает рыбе нейтральную плавучесть, но и играет определенную роль в газообмене. Он бывает открытым (лососевые) и закрытым (карп). Открытый пузырь связан воздушным протоком с пищеводом, и его газовый состав может быстро обновляться. В закрытом пузыре изменение газового состава происходит только через кровь.

В стенке плавательного пузыря имеется особая капиллярная система, которую принято называть «газовой железой». Капилляры железы образуют круто изогнутые противоточные петли. Противоточный механизм кровотока в газовой железе приводит к тому, что кислород плазмы крови диффузно проникает в полость пузыря. Таким образом, пузырь создает запас кислорода, который используется организмом рыбы в неблагоприятных условиях.

Другие приспособления для газообмена представлены лабиринтом (гурами, лялиус, петушок), наджаберным органом (рисовый угорь, легкими (двоякодышащие), ротовым аппаратом (окунь ползун), глоточными полостями (*Ophiocephalus* sp.).

Принцип газообмена в этих органах такой же, как в кишке или в плавательном пузыре. Морфологическая основа газообмена в них — это видоизмененная система капиллярного кровообращения плюс утончение слизистых оболочек. Морфологически и функционально с органами дыхания связаны *псевдобранхии* — особые образования жаберного аппарата. Они не участвуют в обмене кислорода. Однако наличие большого количества карбоангидразы на мембранах псевдобранхии допускает участие этих структур в регуляции обмена углекислого газа в пределах жаберного аппарата.

Функционально с псевдобранхиями связана так называемая *сосудистая железа*, расположенная на задней стенке глазного яблока и окружающая зрительный нерв. Сосудистая железа имеет сеть капилляров, напоминающую таковую в газовой железе плавательного пузыря. Сосудистая железа обеспечивает снабжение сильно насыщенной кислородом кровью сетчатки глаза при максимально низком поступлении в нее углекислого газа.

8.4. Перенос газов кровью

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

Основным транспортировщиком кислорода в крови у рыб выступает *гемоглобин*. Гемоглобин рыб функционально делится на два типа — *чувствительный к кислоте* и *нечувствительный к кислоте*.

Чувствительный к кислоте гемоглобин при понижении pH крови утрачивает способность связывать кислород.

Нечувствительный к кислоте гемоглобин не реагирует на величину pH, причем для рыб его наличие имеет жизненно важное значение, так как их мышечная активность сопровождается большими выбросами в кровь молочной кислоты (естественный результат гликолиза в условиях постоянной гипоксии).

У некоторых арктических и антарктических видов рыб гемоглобина в крови нет вообще. Потребность рыб в кислороде значительно ниже, особенно при пониженных температурах воды, когда повышается растворимость газов в плазме крови.

В определенных условиях с транспортированием газов справляется одна плазма. Однако в обычных условиях у подавляющего большинства рыб газообмен без гемоглобина практически исключен. Диффузия кислорода из воды в кровь протекает по нарастанию концентрации. Растворенный в плазме кислород связывается гемоглобином, т. е. диффузия кислорода из воды идет до полного насыщения гемоглобина кислородом. Однако насыщение крови углекислотой (диоксидом углерода) может снизить кислородную емкость крови рыб в 2 раза.

Транспортирование углекислого газа кровью осуществляется по-другому. Роль гемоглобина в переносе углекислого газа в виде карбогемоглобина невелика. Расчеты показывают, что гемоглобин переносит не более 15 % углекислого газа, образующегося в результате обмена веществ рыбы. Основной транспортной системой для переноса углекислого газа является плазма крови.

Попадая в кровь в результате диффузии из клеток, углекислый газ вследствие его ограниченной растворимости создает повышенное парциальное давление в плазме и таким образом должен тормозить переход газа из клеток в кровяное русло. На самом деле такого не происходит. В плазме под влиянием карбоангидразы эритроцитов осуществляется реакция



За счет этого парциальное давление углекислого газа у клеточной мембраны со стороны плазмы крови постоянно снижается, и диффузия углекислого газа в кровь протекает равномерно. Образующийся бикарбонат с кровью поступает в жаберный эпителий, который также содержит карбоангидразу. Поэтому в жабрах происходит преобразование бикарбонатов в углекислый газ и воду. Далее CO_2 из крови диффундирует в омывающую жаберы воду. Протекающая через жаберные лепестки вода контактирует с жаберным эпителием не более 1 с, поэтому градиент концентрации углекислого газа не изменяется, и он с постоянной скоростью покидает кровеносное русло. Примерно по такой же схеме происходит удаление углекислого газа и в других органах дыхания.

Вопросы для самоконтроля

1. Особенности дыхания в воде.
2. Роль жабр в дыхании.
3. Кожное дыхание рыб.
4. Кишечное дыхание рыб.
5. Транспорт газов кровью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных : учебник / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. - М. : КолосС, 2007. - 280 с.
2. Зоотехническая физиология : учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк, Б. В. Шумилов. - М. : КолосС, 2008. - 360 с.
3. Практикум по физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов [и др.] ; ред. : В. И. Максимов. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
4. Практикум по физиологии и этологии животных: Учеб. пособие : учебное пособие / ред. В. Ф. Лысов [и др.]. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
5. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 1. Физиология продуктивности / В. Г. Скопичев ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2006. - 311 с.
6. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 2. Физиология продуктивных животных / В. Г. Скопичев, В. И. Яковлев. - М. : КолосС, 2008. - 555 с.
7. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 3. Физиология собак и кошек / В. Г. Скопичев, Т. А. Эйсымонт, Л. Ю. Карпенко. - М. : КолосС, 2008. - 463 с.
8. Физиология рыб : учебное пособие / А. А. Яржомбек. - М. : Колос, 2007. - 160 с.
9. Физиология рыб : учебное пособие для студ. вузов по спец. 110401 "Зоо техника" и 111201 "Ветеринария"; доп. Мин. СХ РФ / А. А. Иванов. - 2-е изд., стер. - СПб. : Лань, 2011. - 288 с.

Дополнительная

1. Аминева, В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб /В.А. Аминева, А.А. Яржомбек: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2000, 200 с.
2. Строганов, Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С. Строганов: Учебник - Изд. Московского университета, 1962, 444 с.
3. Биоэнергетика и рост рыб (перев. с англ.): Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2007, 405 с.
4. Лукьяненко, В.И. Иммунобиология рыб / В.И. Лукьяненко: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1971, 364 с.
5. Протасов, В.Р. Поведение рыб / В.Р. Протасов: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1978, 296 с.
6. Сорвачев, К.Ф. Основы биохимии питания рыб / К.Ф. Сорвачев: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982, 247 с.
7. Шатуновский, М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб / М.И. Шатуновский: Учебник - М.: Наука, 1980, 283 с.
8. Шпарковский, И.А. Физиология пищеварения рыб: Двигательная функция / И.А. Шпарковский: Учебник - Л.: Наука, 1986, 176 с.

Лекция № 9

Осморегуляция и выделение

9.1. Основные механизмы осморегуляции

Все виды животных имеют механизм осморегуляции. Осмотическое давление клетки — это основа мембранного потенциала, определяющего важнейшие свойства тканей — раздражимость и возбудимость. Осмотическое давление можно рассматривать как первый признак настоящей животной клетки, зародившейся в первичном океане. Эффективность осморегуляции обеспечивается взаимодействием нескольких физиологических систем — выделительной, дыхательной, пищеварительной, нервной, гуморальной и рядом других.

У рыб можно выделить два основных механизма осморегуляции.

Первый (примитивный) механизм осморегуляции характерен для акул. Плазма, лимфа и другие жидкости организма этих рыб по электролитному составу мало отличаются от морской воды, соленость которой равнозначна 1 % NaCl. На первый взгляд в таких условиях отпадает необходимость тратить энергию на осморегуляцию. Однако специфика азотистого обмена такова, что в крови акул накапливается большое количество (5 %) мочевины и триметиламинооксида, которые плохо диффундируют через мембраны клеток почек и жабр. Поэтому у акул возникает повышенное осмотическое давление внутренней среды (26 атм. против 24 атм. в морской воде). Это создает условия для свободного проникновения воды из внешней среды в межклеточную жидкость и кровь, что, в свою очередь, меняет градиент концентрации NaCl и приводит к диффузии натрия и калия. Фактически мембраны удерживают только мочевины.

Организм акулы представляет собой устойчивую биологическую систему, у нее есть механизм поддержания электролитного состава. Эволюция снабдила акул для поддержания гомеостаза специальным органом — ректальной железой, которая выводит в клоаку избыток солей.

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

9.2. Специфические органы осморегуляции

В морской воде покровные ткани костистых рыб избирательно пропускают воду и не пропускают растворенные в ней соли. Рыбы активно заглатывают воду, однако слизистая желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) избирательно абсорбирует только воду и одновалентные ионы натрия, калия, хлора. Остальные удаляются из организма в составе каловых масс. У большинства рыб основным местом всасывания воды является последняя треть кишки (у угря — пищевод). У желудочных морских рыб заглоченная вода, минуя желудок, сразу поступает в кишечник. При этом морская вода не влияет на pH желудочного сока (pH желудочного содержимого рыб 1,0—4,0; pH морской воды 8,5).

Доказано наличие постэпителиального потенциала у рыб. У пресноводных он имеет отрицательное значение и соответственно облегчает абсорбцию одновалентных катионов. У морских видов рыб потенциал эпителия кишечника имеет положительное

значение, препятствует абсорбции катионов и стимулирует всасывание воды. Постэпителиальный потенциал эвригалинных рыб меняется в зависимости от солености окружающей рыбу воды.

Вероятный избыток двухвалентных ионов (кальций, магний, сульфат) выводится почками. Помимо этого имеется и дополнительный механизм регуляции ионного состава.

Слизистая жаберного аппарата включает в себя сеть специфических клеток, которые экскретируют во внешнюю среду ионы хлора и натрия. Они так и называются — «хлоридные». Это сложная лабиринтовая система, включающая эндокринные клетки, функция которых находится под контролем гипофиза и проксимального отдела почек. Эта часть дыхательного аппарата рыб обладает избирательной способностью по отношению к одновалентным ионам и некоторым метаболитам. Жабры имеют особый мембранный потенциал, который облегчает экскрецию катионов. Этот потенциал оценивается в 20—25 мВ. Учитывая, что снаружи жаберная мембрана несет положительный заряд, экскреция натрия в таких условиях становится довольно эффективной даже без затрат энергии.

В пресной воде угрозу гомеостазу создает сама вода (не электролиты). Поэтому заглатывание воды пресноводными рыбами биологически нецелесообразно. Однако через жабры вода диффундирует активно. Компенсируется эта избыточность очень эффективной работой почек. У костистых рыб в пресной воде образуются и выделяются сравнительно большие количества мочи. По крайней мере, эта величина на порядок выше, чем у морских пластинчатожаберных. Почки пресноводных имеют очень высокую эффективность реабсорбции электролитов.

Солевой гомеостаз регулируется нейрогуморальным путем. Осморецепторы располагаются не только в кровеносных сосудах, но и на слизистых жабр и ротовой полости. Их возбуждение приводит к активизации гипоталамо-гипофизарного механизма. Непосредственно на проницаемость мембран, через которые осуществляется транспортирование электролитов и воды, влияют соматотропин, пролактин, вазопрессин, окситоцин, кортизол. Помимо проницаемости мембран эти гормоны контролируют синтез белков — переносчиков ионов, влияют на регуляцию кровотока, фильтрации и реабсорбции в почках.

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

Осморегуляция находится в большой зависимости и от функционального состояния органов дыхания. Так, гипоксия и сопровождающая ее одышка неизбежно приводят к поступлению в кровь избыточных количеств воды через жабры. Экспериментальная гипоксия мальков лосося приводит к увеличению живой массы на 15 % за счет обводнения. Жабры — основной орган выделения продуктов катаболизма белка. Так, разница в концентрации аммиака в притекающей и оттекающей от жабр крови составляет 50 %. Содержание мочевины при этом остается неизменным у костистых рыб. У пластинчатожаберных и многих хрящевых рыб конечным метаболитом белкового обмена выступают мочевина и триметиламин, которые выделяются через почки.

9.3. Роль почек в осморегуляции.

Несмотря на наличие специфических органов осморегуляции, основная работа в этом процессе выполняется почками.

Почки особенно хорошо развиты у костистых пресноводных рыб. Подсчитано, что у взрослой форели величина диуреза колеблется от 200 до 300 мл на 1 кг живой массы. Диурез в морской воде сокращается в 10 раз. Именно в этих пределах изменяется интен-

сивность диуреза у эвригалинных видов костистых рыб при их миграциях. В классе рыб отмечается большое разнообразие морфологии почек. Самые примитивные почки у рыбообразной миксины. Почка у нее представляет собой воронкообразное скопление клеток реснитчатого эпителия в брюшной полости, называемое нефростомом. Реснички нагнетают в воронку полостную жидкость, где и происходят фильтрация и реабсорбция. Понятно, что нефростом работает малоэффективно. Более эффективным, но и более сложно устроенным фильтрующим элементом является мальпигиево тело у более совершенных видов рыб, состоящее из боуменовой капсулы и гломерулы - клубочка кровеносных сосудов.

Боуменова капсула - это расширенная начальная часть почечного канальца, которая охватывает со всех сторон гломерулу - клубочек, сложное разветвление кровеносных капилляров приносящей почечной артерии. Фильтрация происходит благодаря возрастанию давления крови в капиллярной гломеруле и выдавливанию жидкой части крови в «боуменово пространство». За боуменовой капсулой следует «шейка» почечного канальца, способная сужаться и расширяться под действием гормонов усиливающих или ослабляющих диурез (мочеобразование). Эпителиальные клетки шейки снабжены подвижными ресничками, создающими дополнительный подпор потока первичной мочи. Шейка может иметь разветвление - одна ветвь начинается мальпигиевым телом, другая - нефростомом.

Огромное количество почечных элементов «нефронов» (сосудистого клубочка и капсулы с отходящим от нее мочесобирательным канальцем) окружено в почке лимфоидной тканью и кровеносными сосудами, создающими темно-красный цвет почки. Почечные канальцы длинные, но компактно упакованные, поэтому они называются еще извитыми канальцами.

Почки представляют собой два тяжа паренхимы, расположенные вдоль тела параллельно спинной аорте. Проксимальная(передняя) часть почек не имеет отношения к осморегуляции и отвечает за кроветворение, иммунитет, а также выполняет эндокринную функцию. Она называется головной почкой или пронефросом.. Средняя и дистальная(задняя) части почек обеспечивают осморегуляцию и выделение.

Работа почек как осморегуляторно-эскреторной системы заключается в следующем. Ультрафильтрат крови (кровь без кровяных клеток и белков) или полостная жидкость (кровь, вышедшая через поры капилляров и лишенная кровяных клеток и большей части белков) нагнетается в почечные канальцы. Эта жидкость называется первичной мочой. Она содержит много веществ, нужных организму - сахара, аминокислоты, дефицитные анионы и катионы. Из первичной мочи эпителиальные клетки проксимального (близкого к началу) отдела почечных канальцев сорбируют нужные вещества, оставляя ненужные. Кроме Сахаров и аминокислот, у пресноводных рыб в проксимальном отделе почечного канальца из первичной мочи изымается большая часть натрия и хлора, у акуловых рыб - мочевины. Клетки эпителиальной выстилки проксимального отдела почечного канальца, являясь сорбирующими клетками, имеют характерное строение. Они снабжены ворсинками, обращенными внутрь просвета канальца. Поэтому первичная моча протекает как бы сквозь «мех» из сорбирующих ресничек. Дистальный отдел (находящийся дальше от начала) почечного канальца выстлан эпителиальными клетками без ворсинок. Это секреторный отдел, выделяющий вещества в мочу. Здесь в мочу выделяются метаболиты (аммиак, креатин, креатинин, ураты и др.) и двухвалентные ионы (фосфаты, сульфаты, карбонаты). Конечный продукт и является вторичной мочой или просто мочой.

Гломерулярная, или клубеньковая, фильтрация очень эффективно освобождает организм рыбы от избытка воды. Если в этом нет необходимости, механизм блокируется эндокринной системой, например посредством антидиуретического гормона, что характерно для эвригалинных рыб при переходе из пресной воды в соленую. У морских рыб клубеньковой фильтрации нет; отсюда происходит термин «агломерулярные» рыбы.

В классическом понимании у рыб нет мочевого пузыря. Однако перед впадением в клоаку мочеточники образуют довольно выраженные расширения, своеобразные ампулы, в которых собирается вторичная моча. Эксперименты показали, что эти ампулы участвуют и в осморегуляции. Доказано, что в них происходит активная абсорбция хлорида натрия, что жизненно важно для пресноводных видов рыб.

Вопросы для самоконтроля

1. Механизмы осморегуляции у рыб.
2. Экскреторные функции различных тканей.
3. Роль почек в осморегуляции.
4. Фазы секреции мочи
5. Значение клубеньковой фильтрации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных : учебник / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. - М. : КолосС, 2007. - 280 с.
2. Зоотехническая физиология : учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк, Б. В. Шумилов. - М. : КолосС, 2008. - 360 с.
3. Практикум по физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов [и др.] ; ред. : В. И. Максимов. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
4. Практикум по физиологии и этологии животных: Учеб. пособие : учебное пособие / ред. В. Ф. Лысов [и др.]. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
5. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 1. Физиология продуктивности / В. Г. Скопичев ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2006. - 311 с.
6. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 2. Физиология продуктивных животных / В. Г. Скопичев, В. И. Яковлев. - М. : КолосС, 2008. - 555 с.
7. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 3. Физиология собак и кошек / В. Г. Скопичев, Т. А. Эйсымонт, Л. Ю. Карпенко. - М. : КолосС, 2008. - 463 с.
8. Физиология рыб : учебное пособие / А. А. Яржомбек. - М. : Колос, 2007. - 160 с.
9. Физиология рыб : учебное пособие для студ. вузов по спец. 110401 "Зоо техния" и 111201 "Ветеринария"; доп. Мин. СХ РФ / А. А. Иванов. - 2-е изд., стер. - СПб. : Лань, 2011. - 288 с.

Дополнительная

1. Аминева, В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб /В.А. Аминева, А.А. Яржомбек: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2000, 200 с.
2. Строганов, Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С. Строганов: Учебник - Изд. Московского университета, 1962, 444 с.
3. Биоэнергетика и рост рыб (перев. с англ.): Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2007, 405 с.
4. Лукьяненко, В.И. Иммунобиология рыб / В.И. Лукьяненко: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1971, 364 с.
5. Протасов, В.Р. Поведение рыб / В.Р. Протасов: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1978, 296 с.
6. Сорвачев, К.Ф. Основы биохимии питания рыб / К.Ф. Сорвачев: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982, 247 с.
7. Шатуновский, М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб / М.И. Шатуновский: Учебник - М.: Наука, 1980, 283 с.
8. Шпарковский, И.А. Физиология пищеварения рыб: Двигательная функция / И.А. Шпарковский: Учебник - Л.: Наука, 1986, 176 с.

Лекция № 10

Физиология размножения и развития

10.1. Функции размножения у рыб

По биологическому значению функция размножения у животных уступает только добыванию корма. Однако в период высокой половой активности половая доминанта подавляет и чувство голода. В водной среде процесс размножения отличается относительной простотой по технике исполнения. Чаще всего оплодотворение в воде носит вероятностный характер, а потому количество вариантов должно быть достаточно большим, чтобы сделать процесс оплодотворения результативным. Поэтому в целом для класса рыб характерна высокая плодовитость. Количество женских гамет за один период икрометания у представителей пелагических видов рыб достигает десятков и даже сотен миллионов, а количество сперматозоидов и того больше.

Существует ряд общих требований, без которых размножение невозможно. Во-первых, рыбы должны достичь возраста полового созревания. Межвидовые различия сроков полового созревания у рыб огромны: от 1 мес у гамбузии до 30 лет у некоторых видов осетровых рыб. У рыб сроки полового созревания помимо календарного возраста определяет ряд факторов внешней среды (температура воды, химический состав воды, интенсивность питания, плотность посадки в искусственные водоемы). Время полового созревания коррелирует с живой массой рыб.

Сроки полового созревания различаются у рыб разных популяций одного вида.

10.2. Дифференциация полов

В соответствии с биологической необходимостью рыбы могут изменять половую принадлежность отдельных особей. У рыб нет единообразной хромосомной системы полового детерминизма, как, например, у человека (XX-, XY-хромосомы, т. е. системы половых гетерохромосом). Точнее, как вариант она встречается в классе рыб, например у рыба. Самки рыба в диплоидном наборе имеют две одинаковые половые хромосомы (XX), самцы рыба имеют две разные половые хромосомы (XY).

У других видов, например японского угря, картина прямо противоположная: у самца имеется пара одинаковых половых хромосом (ZZ), а у самки — две разные половые хромосомы (WZ). Кроме того, есть виды, у которых у одного из полов половая хромосома непарная. Так, например, самка фундула имеет парные половые хромосомы (XX), а самец — непарную половую хромосому (XO).

У основных объектов рыборазведения — карповых, лососевых, представителей осетровых рыб — половых хромосом нет. У этих рыб половой детерминизм имеет полихромосомную основу, т. е. гены, кодирующие первичные и вторичные половые признаки, рассредоточены по другим соматическим хромосомам.

Такие различия полового генно-хромосомного детерминизма у рыб едва ли связаны с филогенезом, так как они встречаются в пределах одного семейства и даже в пределах одного вида (последнее характерно для разных популяций угрей и пецилий).

Неопределенность с половой принадлежностью остается и в онтогенезе. Чаще всего у молоди нет половых различий до момента полового созревания. При этом даже гистологические исследования гонад не проясняют ситуации с полом.

У рыб первичные половые клетки способны развиваться как по женскому, так и по мужскому пути. Многим видам рыб свойствен ювенальный гермафродитизм, т. е. параллельное развитие и мужских, и женских гонад и соответственно половых клеток, одни из которых впоследствии отмирают.

У рыб известно явление *проандрии* и *прототинии*, когда на раннем этапе онтогенеза рыбы развиваются мужские гонады, а на последующем — женские. Как нормальное физиологическое явление у рыб встречается несколько типов *функционального гермафродитизма*. Особенно много примеров этого явления у окуневых рыб. Есть виды окуней, которые первую половину репродуктивного периода являются самками, а вторую — самцами. При этом рыбы имеют и первичные, и вторичные половые признаки с нормальным ово- или сперматогенезом и соответствующим полу нерестовым поведением.

И уж совсем необычно выглядит истинный суточный транссексуализм у морских окуней. В течение суток одна и та же особь многократно меняет свою половую принадлежность, выметывает или икру, или молоки. Самооплодотворение здесь маловероятно, но возможно.

Вторичные половые признаки рыб, которые особенно ярко проявляются в период нереста, имеют важное практическое значение в рыбоводстве при сортировке рыб по половому признаку.

Например, у лососей признаком самцов являются более яркая окраска и изменения опорно-двигательного аппарата — искривление челюстей, появление горба.

У карповых (вобла, язь) на голове и теле самцов в преднерестовый период появляется «жемчужная сыпь» — роговые образования белесого цвета.

Брачная окраска в нерестовый период может выполнять защитную роль. У лососевых брачный наряд маскирует рыб, делает их менее заметными на галечном грунте в прозрачной воде. В других случаях нерестовая окраска имеет сигнальное значение (горбуша, кета).

Пол одних рыб можно определить по форме анального отверстия, других — по форме плавников.

Например, у живородящих пициллид половой диморфизм довольно рано проявляется в особом строении анального плавника самцов, выполняющего роль совокупительного органа. У акул такую же роль выполняет придаток брюшного плавника.

Важным половым признаком может служить половое поведение рыб перед нерестом. Это может быть преследование самцом самки (каarp, щука и др.) или более сложное поведение — устройство гнезда (лабиринтовые), охрана территории. После нереста у многих видов рыб наблюдаются элементы родительского поведения: вентиляция икры, инкубация икры в ротовой полости.

Половое поведение проявляется при изменении гормонального статуса рыб в ответ на действие внешней среды. Половая доминанта формируется под влиянием усиления функции гипоталамо-гипофизарно-гонадо-адреналовой системы.

Управление половым детерминизмом при искусственном разведении рыб имеет большое практическое значение.

Регулировать пол в искусственных условиях выращивания удастся при помощи стероидных гормонов. Андрогены и эстрогены не разрушаются в желудочно-кишечном тракте. Поэтому они добавляются в корма. Включения метилтестостерона в рацион личинок тилпии в количестве 30—50 мг/кг приводит к тому, что в стаде половозрелых рыб самцы составляют 95—100 %. При добавлении в рацион форели этого же гормона (3 мг/кг) все особи превращались в самцов.

При добавлении в рацион гормона эстрадиола (20 мг/кг корма) у лососей формировалось полностью (на 100 %) женское гомосексуальное стадо. Такой же «феминистический» эффект получали у тилпии при помощи этинилэстрадиола в количестве 50 мг/кг корма.

Морфологически половая система рыб очень разнообразна и тем не менее достаточно проста. У рыб семенник соединен с мочеточником. Сперма извергается по мочевому каналу в клоаку.

У самок после овуляции икринки попадают в брюшную полость, затем захватываются воронкой яйцевода и выводятся в клоаку.

У круглоротых процесс упрощен. Сперма и икра при созревании гонад поступают в брюшную полость. Затем половые клетки через поры проникают в просвет мочеточника.

У осетровых и акул мочевые протоки головной почки формируют мюллеровы протоки, по которым половые продукты и самца, и самки после созревания покидают половые железы.

Плодовитость рыб связана с величиной икринок. Так, у акулы диаметр яйца достигает нескольких сантиметров, причем самки могут вынашивать всего одно яйцо. У костистых рыб при величине икринки менее 1 мм их общее количество достигает нескольких миллионов.

Плодовитость рыб в значительной мере определяется и абиотическими факторами, среди которых прежде всего следует назвать обеспеченность кормом, размер популяции, температурный режим водоема.

Отмечена зависимость плодовитости и от гидрохимического режима водоема.

Количество мужских клеток также различно. У некоторых видов рыб масса спермы за сезон достигает массы семенников. Общее количество спермы за нерестовый сезон у разных видов рыб различно (при искусственном разведении рыбы) и колеблется в очень широких пределах — от нескольких миллилитров до 1 л и более у крупных особей осетровых рыб (рис. 11.4). При этом чем больше объем эякулята, тем меньше концентрация клеток в семенной жидкости.

Морфология сперматозоидов имеет видовую специфику.

Сперма рыб при хранении в условиях низких температур (жидкий азот) сохраняет высокую (70—90 %) оплодотворяющую способность. Однако предельные сроки ее хранения для разных видов рыб различны (в днях): семга — 365, сельдь — 180, карп — 19, форель — 7.

Хранение охлажденной до 4 °С спермы допустимо в течение нескольких часов.

10.3. Оплодотворение рыб

У рыб слияние половых клеток происходит, как правило, в воде, т. е. является наружным.

Однако в классе рыб отмечено и внутреннее оплодотворение разной степени сложности. Внутреннее оплодотворение характерно для хрящевых и некоторых представителей костистых рыб: морского окуня, бельдюги и большинства карпозубообразных (гуппи, гамбузия, меченосцы и др.).

При наружном оплодотворении половые клетки выметываются в воду, где сохраняют свою жизнеспособность ограниченное время — от нескольких минут до нескольких секунд (белый толстолобик).

Спермин рыб не обладают **таксисом**, т. е. способностью искать икринки. Однако под микроскопом в препарате «висящая капля» хорошо просматриваются колебательные движения сперматозоидов, которые позволяют им перемещаться на 0,5—1,5 см. При контакте с водной средой активность спермиев повышается.

Дальнейший онтогенез рыб имеет несколько вариантов развития. Так, у речного угря, камбалы, луны-рыбы и некоторых других видов развитие происходит с метаморфозом, причем личиночная стадия может быть очень продолжительной. У большинства рыб развитие раннего онтогенеза проще и короче по времени. У карповых, окуневых, сомовых икра развивается в течение нескольких дней.

10.4. Внутриутробное развитие

Внутриутробное развитие при внутреннем оплодотворении у рыб имеет различную степень совершенства.

Например, у некоторых сомов сразу после внутреннего оплодотворения происходит выметывание оплодотворенных икринок.

Для черноморской бельдюги характерно живорождение. Желток ее икринки очень маленький, поэтому эмбрион вынужден питаться за счет резорбции других половых клеток. К моменту «родов» молодь этого вида рыб хорошо развита и способна активно питаться.

У пецилий, гуппи, молинезий эмбрион образует псевдоплаценту, через которую получает из крови матери кислород и питательные вещества.

У рыб есть примеры, когда «беременность» развивается в ротовой полости. Так, многие представители семейства *Arogonidae*, обитающие в тропиках, вынашивают икру в ротовой полости, где между икринкой и слизистой оболочкой формируется своеобразная плацента. Причем у некоторых рыб «беременность» развивается в ротовой полости у самца. У некоторых барбусов местом плодоношения является желудок, у некоторых сомов — брюшная стенка. У самки аспредо (сем. *Bunocephalidae*) плодоношение происходит без внутреннего оплодотворения. Эти сомы откладывают икру на дно. После осеменения икры самцом самка ложится на икру брюхом, которое к тому времени приобретает ячеистую структуру. Оплодотворенные икринки засасываются в ячейки брюшка самки, где срастаются с ее кожей. По псевдоплаценте эмбрионы получают кровь матери, насыщенную кислородом и питательными веществами.

Плацентарная связь не относится к поздним эволюционным приобретениям. Доказательством этого служит широкая распространенность внутреннего плодоношения у исторически древних групп ихтиофауны — сельхий.

Особенно высокого совершенства внутриутробное развитие достигает у акул. У этих примитивных с точки зрения эволюционного развития и сложно организованных с точки зрения физиологии рыб внутреннее оплодотворение, примитивная матка и довольно совершенная плацентарная связь.

Динамика образования плаценты такова. После внутреннего оплодотворения зигота делится, оставаясь в яйцевом мешке. После формирования желточного мешка на его поверхности образуются особые складки и выросты, которые проникают в складки слизистой оболочки стенки яйцевода. Позднее желточный мешок зародыша срастается с яйцеводом. Так образуется детское место — плацента, через которое происходит объединение кровеносных систем матери и плода. Через плаценту зародыш получает из крови матери все необходимые для дальнейшего развития питательные вещества и освобождается от конечных продуктов обмена веществ. Часть яйцевода, которую занимает зародыш, видоизменяется и превращается в подобие матки. Плод развивается в матке и появляется на свет хорошо приспособленным к самостоятельной жизни.

Продолжительность плодоношения у разных видов акул и скатов различна. Например, у колючей акулы она составляет 22 мес.

Биологическая целесообразность такой стратегии воспроизводства доказывается тем, что хрящевые рыбы сохраняют за собой свою экологическую нишу с девонского периода палеозойской эры, т. е. более 300 млн лет!

Вопросы для самоконтроля

1. Особенности размножения у рыб.
2. Половая принадлежность у рыб.
3. Особенности оплодотворения рыб.
4. Плодовитость рыб.
5. Плодоношение у рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных : учебник / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. - М. : КолосС, 2007. - 280 с.
2. Зоотехническая физиология : учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк, Б. В. Шумилов. - М. : КолосС, 2008. - 360 с.
3. Практикум по физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов [и др.] ; ред. : В. И. Максимов. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
4. Практикум по физиологии и этологии животных: Учеб. пособие : учебное пособие / ред. В. Ф. Лысов [и др.]. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
5. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 1. Физиология продуктивности / В. Г. Скопичев ; Международная ассоциация "Агрообразование". - М. : КолосС, 2006. - 311 с.
6. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 2. Физиология продуктивных животных / В. Г. Скопичев, В. И. Яковлев. - М. : КолосС, 2008. - 555 с.
7. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 3. Физиология собак и кошек / В. Г. Скопичев, Т. А. Эйсымонт, Л. Ю. Карпенко. - М. : КолосС, 2008. - 463 с.
8. Физиология рыб : учебное пособие / А. А. Яржомбек. - М. : Колос, 2007. - 160 с.
9. Физиология рыб : учебное пособие для студ. вузов по спец. 110401 "Зоо техния" и 111201 "Ветеринария"; доп. Мин. СХ РФ / А. А. Иванов. - 2-е изд., стер. - СПб. : Лань, 2011. - 288 с.

Дополнительная

1. Аминева, В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб /В.А. Аминева, А.А. Яржомбек: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2000, 200 с.
2. Строганов, Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С. Строганов: Учебник - Изд. Московского университета, 1962, 444 с.
3. Биоэнергетика и рост рыб (перев. с англ.): Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2007, 405 с.
4. Лукьяненко, В.И. Иммунобиология рыб / В.И. Лукьяненко: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1971, 364 с.
5. Протасов, В.Р. Поведение рыб / В.Р. Протасов: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1978, 296 с.
6. Сорвачев, К.Ф. Основы биохимии питания рыб / К.Ф. Сорвачев: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982, 247 с.
7. Шатуновский, М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб / М.И. Шатуновский: Учебник - М.: Наука, 1980, 283 с.
8. Шпарковский, И.А. Физиология пищеварения рыб: Двигательная функция / И.А. Шпарковский: Учебник - Л.: Наука, 1986, 176 с.

Лекция № 11

Физиология кожного покрова.

11.1. Функции кожи

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

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

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

Кожа многих морских рыб снабжена железами клетки, вырабатывающими яды. Секретом этих желез покрыты колючки плавников и шипы на жаберных крышках. Хищники стараются избегать контактов с такими рыбами.

Яды многих ядовитых рыб, относящиеся к группе нейротоксинов, оказывают быстрый отравляющий эффект. Например, тетродотоксин — яд наиболее опасных рыб (сем. иглобрюхие, или рыбы-собаки) — в 10 раз токсичнее яда кураре. Он смертелен для человека.

Не менее опасна и бородавчатка страшная (семейство бородавчатки), распространенная в Индийском и Тихом океанах. В спинном плавнике этой рыбы находится 13 колючек с ядовитыми железами.

Рана, нанесенная этой рыбой, болезненна и вызывает паралич конечности человека. При попадании в рану большого количества яда у человека развиваются одышка, сердечная недостаточность, судороги, расстройства психики, а в тяжелых случаях может наступить смерть.

Наиболее ядовит морской дракончик (сем. морские дракончики) — обитатель Черного моря. У него ядовитые железы располо жены у основания колючек спинного плавника и в основании шипов жаберных крышек. Сильными ядами снабжены плавники морского ерша (скорпены) и глубоководных морских окуней (себастосы). Последние являются объектом промысла и потому вызывают тяжелые заболевания рук у рыбаков.

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

В коже рыб находится много нервных окончаний. Поэтому ее можно рассматривать как орган рецепции (механической, термической, химической, электрической).

Для многих рыб кожа является органом газообмена (кожное дыхание).

У рыб кожа выполняет также довольно специфическую - опорную функцию. На внутренней стороне кожи рыб закрепляются мышечные волокна скелетной мускулатуры,

составляющие миомеры. Таким образом, она выступает как опорный элемент в составе опорно-двигательного аппарата.

Физические свойства кожи (снижение гидродинамического сопротивления, понижение коэффициента трения воды и тела) таковы, что создают особые условия для эффективного перемещения в плотной водной среде за счет обтекания тела рыбы водными потоками.

11.2. Морфология кожи

Кожа рыб состоит из двух слоев: наружного, или *эпидермиса*, и нижнего, или соединительнотканного, — *дермы*.

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

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

В эпидермисе могут быть заложены слизистые клетки трех типов. У базальной мембраны располагаются колбовидные клетки, чуть выше, в среднем слое, просматриваются округлые клетки, а у поверхности, в слое плоских клеток, находятся бокаловидные слизистые клетки. Однако все три типа клеток одновременно присутствуют лишь у некоторых видов рыб.

У быстроплавающих рыб (тунцы, мерлин) в эпидермисе представлены только округлые клетки, выделяющие серозный секрет. У пелагических рыб, плавающих со средними скоростями, помимо округлых клеток имеются бокаловидные клетки. У донных и других малоподвижных рыб можно обнаружить все три типа клеток.

11.3. Функции слизистых клеток

Секреты слизистых клеток отличаются по своему химическому составу и имеют различное предназначение. Так, *слизь* кожи тунца не такая густая, как у сома, но очень богата белком. Секрет колбовидных клеток обычно не содержится в кожной слизи, так как колбовидные клетки лежат в глубине эпидермиса и не имеют протоков. Их секрет попадает на поверхность тела лишь при травмировании кожного покрова. Однако секрет колбовидных клеток обладает сильным биологическим эффектом. Его называют «веществом испуга» — настолько сильно его воздействие на окружающих травмированную особь рыб.

Низкомолекулярные соединения из кожи хищных рыб (кайромоны) несут информацию о присутствии в водоеме хищника. Причем этот сигнал воспринимается как мирными, так и хищными рыбами. В свою очередь, мирные рыбы выделяют через кожу феромон тревоги, который обладает межвидовой активностью. Однако феромон своего вида производит более выраженное воздействие на сородичей по сравнению с феромоном других даже генетически близких видов рыб. Феромон тревоги выделяется рыбами под влиянием не только биотических факторов (хищник), но и гипоксии, изменения pH среды, а также в результате антропогенного воздействия (например, контрольный облов пруда, механизированное выкашивание водной растительности и др.).

Было установлено, что чувствительность половозрелых рыб к феромону тревоги чрезвычайно велика

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

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

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

У медленноплавающих литоральных и донных рыб дерма рыхлая или вообще слаборазвита.

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

11.4. Функции пигментных клеток

Цвет рыбы обусловлен наличием в дерме пигментных клеток — хроматофоров и лейкофоров. В этих клетках обнаруживается, по крайней мере, четыре типа пигмента. Окраска кожи рыбы формируется как результат сочетания нескольких пигментов. По поверхности тела пигментные клетки рассредоточены неравномерно. В результате на теле образуются узоры различного цвета, яркости и формы (полосы, пятна, кольца и др.).

Пигментная клетка отличается особым строением. Цитоплазма в ней неоднородна. Верхний слой (эктоплазма) неподвижен, так как пронизан особыми жесткими органеллами — радиальными фибриллами. Внутренний слой цитоплазмы пигментной клетки (киноплазма) подвижен и содержит зерна пигмента. Киноплазма обладает способностью концентрироваться в центре клетки или растекаться по всей клетке. При этом происходит или концентрация пигмента в единую каплю (клетка светлеет), или распределение пигмента по всей площади клетки (клетка окрашивается).

Окраска рыбы может иметь различное биологическое значение. Она позволяет рыбе оставаться незамеченной при нападении на жертву (полосы у щуки или окуня скрывают рыбу в зарослях подводной растительности). В ряде случаев стратегия окрашивания прямо противоположна — яркой окраской тела рыба пытается напугать врага или пищевого (полового) конкурента.

Брачные наряды имеют другую цель — привлечь внимание полового партнера.

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

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

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

11.5. Функции чешуйчатого покрова

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

Химический анализ чешуи рыб показывает, что она на 50 % состоит из органического вещества, представленного в основном соединительной тканью. Минеральную часть образует главным образом фосфат кальция (около 40 %). В меньших количествах в чешуе обнаружен карбонат кальция и натрия, а также фосфат магния. Довольно разнообразен и микроминеральный состав чешуи.

Вопросы для самоконтроля

1. Функции кожного покрова у рыб.
2. Морфологические особенности кожи у рыб.
3. Основные функции слизистых клеток и оболочек.
4. Роль пигментных клеток в окраске рыб.
5. Чешуя и ее функции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных : учебник / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. - М. : КолосС, 2007. - 280 с.
2. Зоотехническая физиология : учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк, Б. В. Шумилов. - М. : КолосС, 2008. - 360 с.
3. Практикум по физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов [и др.] ; ред. : В. И. Максимов. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
4. Практикум по физиологии и этологии животных: Учеб. пособие : учебное пособие / ред. В. Ф. Лысов [и др.]. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
5. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 1. Физиология продуктивности / В. Г. Скопичев ; Международная ассоциация "Агрообразование". - М. : КолосС, 2006. - 311 с.
6. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 2. Физиология продуктивных животных / В. Г. Скопичев, В. И. Яковлев. - М. : КолосС, 2008. - 555 с.
7. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 3. Физиология собак и кошек / В. Г. Скопичев, Т. А. Эйсымонт, Л. Ю. Карпенко. - М. : КолосС, 2008. - 463 с.
8. Физиология рыб : учебное пособие / А. А. Яржомбек. - М. : Колос, 2007. - 160 с.

9. Физиология рыб : учебное пособие для студ. вузов по спец. 110401 "Зоотехния" и 111201 "Ветеринария"; доп. Мин. СХ РФ / А. А. Иванов. - 2-е изд., стер. - СПб. : Лань, 2011. - 288 с.

Дополнительная

1. Аминова, В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб /В.А. Аминова, А.А. Яржомбек: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2000, 200 с.
2. Строганов, Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С. Строганов: Учебник - Изд. Московского университета, 1962, 444 с.
3. Биоэнергетика и рост рыб (перев. с англ.): Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2007, 405 с.
4. Лукьяненко, В.И. Иммунобиология рыб / В.И. Лукьяненко: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1971, 364 с.
5. Протасов, В.Р. Поведение рыб / В.Р. Протасов: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1978, 296 с.
6. Сорвачев, К.Ф. Основы биохимии питания рыб / К.Ф. Сорвачев: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982, 247 с.
7. Шатуновский, М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб / М.И. Шатуновский: Учебник - М.: Наука, 1980, 283 с.
8. Шпарковский, И.А. Физиология пищеварения рыб: Двигательная функция / И.А. Шпарковский: Учебник - Л.: Наука, 1986, 176 с.

Лекция 12

Сенсорные системы рыб

12.1. Особенности сенсорных систем рыб

Реакцию организма рыбы на внешние и внутренние раздражения определяет рефлекс. У рыб можно выработать, условный рефлекс на свет, форму, запах, вкус, звук, температуру воды и соленость. Так, аквариумные и прудовые рыбы вскоре после начала регулярного кормления скапливаются в определенное время у кормушек. Привыкают они и к звукам во время кормления (постукивание по стенкам аквариума, звон колокольчика, свист, удары) и какое-то время подплывают на эти раздражители и при отсутствии пищи. При этом рефлекс на получение корма образуется у рыб быстрее, а пропадают медленнее, чем у кур, кроликов, собак, обезьян.

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

Органы восприятия окружающей среды (органы чувств) рыб обладают рядом особенностей, отражающих их приспособленность к условиям жизни. Способность рыб воспринимать информацию из окружающей среды многообразна. Их рецепторы могут улавливать различные раздражения как физической, так и химической природы: давление, звук, цвет, температуру, электрические и магнитные поля, запах, вкус. Одни раздражения воспринимаются в результате непосредственного прикосновения (осязание, вкус), другие на расстоянии.

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

12.2. Хеморецепция у рыб

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

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

Органы обоняния. У рыб, как и других позвоночных, они находятся в передней части головы и представлены парными обонятельными (носовыми) мешками (капсулами), открывающимися наружу отверстиями—ноздрями. Дно носовой капсулы выстлано складками эпителия, состоящего из опорных и чувствующих клеток (рецепторов). Наружная поверхность чувствующей клетки снабжена ресничками, а основание связано с окончаниями обонятельного нерва.

Рецепторная поверхность органа велика: на 1 кв. мм обонятельного эпителия приходится у *Phoxinus* 95000 рецепторных клеток. В обонятельном эпителии многочисленны клетки, секретирующие слизь.

Наиболее чувствительно обоняние у проходных рыб. Дальневосточные лососи совершенно точно находят путь от мест нагула в море к нерестилищам в верховьях рек, где они вывелись несколько лет назад. При этом они преодолевают огромные расстояния и препятствия—течения, пороги, перекаты.

Обонятельный рецептор рыб кроме химических способен воспринимать и механические воздействия (струи потока) и изменения температуры.

Анализаторы вкуса. Они представлены вкусовыми почками, образованными скоплениями чувствующих и опорных клеток.

Основания чувствующих клеток оплетены концевыми разветвлениями лицевого, блуждающего и языкоглоточного нервов. Восприятие химических раздражителей осуществляется также свободными нервными окончаниями тройничного, блуждающего и спинномозговых нервов.

Восприятие вкуса рыбами не обязательно связано с ротовой полостью, так как вкусовые почки расположены в слизистой оболочке ротовой полости, на губах, в глотке, на усиках, жаберных лепестках, плавниковых лучах и по всей поверхности тела, в том числе на хвосте.

Рыбы различают и вкус пищи: горькое, соленое, кислое, сладкое. В частности, восприятие солёности связано с ямковидным органом, помещающимся в ротовой полости. Чувствительность органов вкуса у некоторых рыб очень высока: например, пещерные рыбы *Anoptichtys*, будучи слепыми, ощущают раствор глюкозы в концентрации 0,005%. Рыбы распознают изменения солёности до 0,3%, рН—0,05...0,007, угольной кислоты—0,5 г/л, NaCl—0,001...0,005 моля (карповые), а гольян — даже 0,00004 моля.

12.3. Экстерорецепция у рыб

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

Органы боковой линии связаны с центральной нервной системой блуждающим нервом.

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

Боковой линией рыба ощущает изменение давления текущей воды, вибрации (колебания) низкой частоты, инфразвуковые колебания и электромагнитные поля. Например, карп улавливает ток при плотности 60 мкА/см², карась—16 мкА/см². Боковая линия улавливает давление движущегося потока, а изменение давления при погружении на глубину она не воспринимает. Улавливая колебания водной толщи, рыба обнаруживает поверхностные волны, течения, подводные неподвижные (скалы, рифы) и движущиеся (враги, добыча) предметы.

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

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

Механические травмы и боль рыбы, по-видимому, ощущают слабее, чем другие позвоночные. Так, акулы, набросившиеся на добычу, не реагируют на удары острым предметом в голову.

Терморецепторы. Ими являются находящиеся в поверхностных слоях кожи свободные окончания чувствующих нервов, при помощи которых рыбы воспринимают температуру воды. Различают рецепторы, воспринимающие тепло (тепловые) и холод

(холодовые). Точки восприятия тепла найдены, например, у щуки на голове, восприятия холода — на поверхности тела. Костистые рыбы улавливают перепады температуры в 0,1...0,4 град. У форели можно выработать условный рефлекс на очень малые (менее 0,1 град.) и быстрые изменения температуры.

Очень чувствительны к температуре боковая линия и головной мозг. В мозгу рыб обнаружены чувствительные к температуре нейроны, сходные с нейронами в центрах терморегуляции млекопитающих. У форели в промежуточном мозгу имеются нейроны, реагирующие на повышение и понижение температуры.

Органы электрического чувства. Органы восприятия электрического и магнитного полей располагаются в коже на всей поверхности тела рыб, но главным образом в разных участках головы и вокруг нее. Они сходны с органами боковой линии: это ямки, заполненные слизистой массой, хорошо проводящей ток; на дне ямок помещаются чувствующие клетки (электрорецепторы), передающие 'нервные импульсы в мозг. Иногда они входят в состав системы боковой линии. Электрическими рецепторами у хрящевых рыб служат и ампулы Лоренцини. Анализ информации, получаемой электрорецепторами, осуществляет анализатор боковой линии, который расположен в продолговатом мозгу и мозжечке. Чувствительность рыб к току велика — до 1 мкВ/см²: карп ощущает ток напряжением 0,06...0,1, форель—0,02...0,08, карась 0,008...0,0015 В. Предполагают, что восприятие изменения электромагнитного поля Земли позволяет рыбам обнаруживать приближение землетрясения за 6...24 ч до начала в радиусе до 2 тыс. км.

12.4. Зрительные анализаторы у рыб

Анализаторы зрения устроены в основном так же, как у других позвоночных. Сходен с остальными позвоночными у них и механизм восприятия зрительных ощущений: свет проходит в глаз через прозрачную роговицу, далее зрачок (отверстие в радужной оболочке) пропускает его на хрусталик, а хрусталик передает (фокусирует) свет на внутреннюю стенку глаза (сетчатку), где и происходит его непосредственное восприятие. Сетчатка состоит из светочувствительных (фоторецепторные), нервных и опорных клеток.

Светочувствительные клетки располагаются со стороны пигментной оболочки. В их отростках, имеющих форму палочек и колбочек, имеется светочувствительный пигмент. Количество этих фоторецепторных клеток очень велико: на 1 мм² сетчатки у карпа их насчитывается 50 тыс. шт., у кальмара—162 тыс. шт., паука—16, человека—400 тыс. шт. Посредством сложной системы контактов конечных разветвлений чувствующих клеток и дендритов нервных клеток световые раздражения поступают в зрительный нерв. Колбочки при ярком свете воспринимают детали предметов и цвет: они улавливают длинные волны спектра. Палочки воспринимают слабый свет, но детального изображения создать не могут: воспринимая короткие волны, они примерно в 1000 раз чувствительнее колбочек.

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

Количество рецепторов разного рода зависит от образа жизни рыб. У дневных рыб в сетчатке преобладают колбочки, у сумеречных и ночных—палочки: у налима палочек в 14 раз больше, чем у щуки. У глубоководных рыб, живущих в темноте глубин, колбочек нет, а палочки становятся больше и количество их резко увеличивается—до 25 млн на 1 мм² сетчатки; вероятность улавливания даже слабого света возрастает. Большая часть рыб

различает цвета. Некоторые особенности в строении глаз рыб связаны с особенностями жизни в воде.

Они эллипсоидной формы и имеют серебристую оболочку между сосудистой и белковой, богатую кристалликами гуанина, что придает глазу зеленовато-золотистый блеск.

Роговица у рыб почти плоская (а не выпуклая), хрусталик шаровидный (а не двояковыпуклый)—это расширяет поле зрения. Отверстие в радужной оболочке (зрачок) может изменять диаметр только в небольших пределах. Век у рыб, как правило, нет. Лишь акулы имеют мигательную перепонку, закрывающую глаз, как занавеска, и некоторые сельди и кефали имеют жировое веко—прозрачную пленку, закрывающую часть глаза.

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

При помощи зрения рыбы ориентируются и относительно предметов, находящихся на земле. Улучшение зрения в темноте достигается наличием отражательного слоя (тапетум)—кристалликов гуанина, подстилаемых пигментом. Этот слой пропускает свет к лежащим позади сетчатки тканям, а отражает его и возвращает вторично на сетчатку. Так увеличивается возможность рецепторов использовать свет, попавший в глаз.

В связи с условиями обитания глаза рыб могут сильно видоизменяться. У пещерных или абиссальных (глубоководных) форм глаза могут редуцироваться и даже исчезать.

Некоторые же глубоководные рыбы, наоборот, имеют огромные глаза, позволяющие улавливать совсем слабый свет, или телескопические глаза, собирающие линзы которых рыба может поставить параллельно и обрести бинокулярное зрение. Глаза некоторых угрей и личинок тропических рыб вынесены вперед на длинных выростах (стебельчатые глаза). Кроме глаз воспринимают свет эпифиз (железа внутренней секреции) и светочувствительные клетки, расположенные в хвостовой части, например, у миног. Роль зрения как источника информации для большинства рыб велика: при ориентации во время движения, отыскивании и захвате пищи, сохранении стаи, в нерестовый период (восприятие оборонительных и агрессивных поз и движений самцами—соперниками, а между особями разных полов—брачного наряда и нерестового “церемониала”), в отношениях жертва—хищник и т. д. Карп видит при освещенности 0,0001 лк, карась—0,01 лк.

Способность рыб воспринимать свет издавна использовалась в рыболовстве: лов рыбы на свет. Известно, что рыбы разных видов неодинаково реагируют на свет разной интенсивности и разной длины волны, т. е. разного цвета. Так, яркий искусственный свет привлекает одних рыб (каспийская килька, сайра, ставрида, скумбрия) и отпугивает других (кефаль, минога, угорь). Так же избирательно относятся разные виды к разным цветам и разным источникам света—надводным и подводным. Все это положено в основу организации промышленного лова рыбы на электросвет. Так ловят кильку, сайру и других рыб.

12.5. Орган слуха и равновесия рыб.

Он расположен в задней части черепной коробки и представлен лабиринтом. Ушных отверстий, ушной раковины и улитки нет, т. е. орган слуха представлен внутренним ухом. Наибольшей сложности достигает он у настоящих рыб: большой перепончатый лабиринт помещается в хрящевой или костной камере под прикрытием ушных костей. В нем различают верхнюю часть — овальный мешочек (ушко, *utricle*) и нижнюю — круглый мешочек (*sacculus*). От верхней части во взаимно перпендикулярных направлениях отходят три полукружных канала, каждый из которых на одном конце расширен в ампулу.

Овальный мешочек с полукружными каналами составляет орган равновесия (вестибулярный аппарат). Боковое расширение нижней части круглого мешочка (*lagena*), являющегося зачатком улитки, не получает у рыб дальнейшего развития. От круглого мешочка отходит внутренний лимфатический (эндолимфатический) канал, который у акул и скатов через специальное отверстие в черепе выходит наружу, а у остальных рыб слепо заканчивается у кожи головы.

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

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

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

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

С нижней частью лабиринта связано восприятие звуков: при удалении нижней части лабиринта с круглым мешочком и лагеной рыбы не могут различать звуковые тона, например, при выработке условных рефлексов. Рыбы без овального мешочка и полукружных каналов, т. е. без верхней части лабиринта, дрессировке поддаются. Таким образом, установлено, что рецепторами звука являются именно круглый мешочек и лагена.

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

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

В восприятии звука у карповых и сомовых рыб большую роль играет плавательный пузырь, соединенный с лабиринтом и служащий резонатором. Рыбы могут и сами издавать звуки. Звукоиздающие органы у рыб различны. Это

плавательный пузырь (горбыли, губаны и др.), лучи грудных плавников в комбинации с костями плечевого пояса (сомы), челюстные и глоточные зубы (окуневые и карповые) и др. В связи с этим неодинаков и характер звуков. Они могут напоминать удары, цоканье, свист, ворчанье, хрюканье, писк, кваканье, рычание, треск, рокот, звон, хрип, гудок, крики птиц и стрекотание насекомых.

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

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

Вопросы для самоконтроля

1. Особенности сенсорных систем рыб.
2. Хеморецепция у рыб.
3. Экстерорецепция и ее значение для рыб.
4. Зрение рыб.
5. Слух и равновесие рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных : учебник / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. - М. : КолосС, 2007. - 280 с.
2. Зоотехническая физиология : учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк, Б. В. Шумилов. - М. : КолосС, 2008. - 360 с.
3. Практикум по физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов [и др.] ; ред. : В. И. Максимов. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
4. Практикум по физиологии и этологии животных: Учеб. пособие : учебное пособие / ред. В. Ф. Лысов [и др.]. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
5. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 1. Физиология продуктивности / В. Г. Скопичев ; Международная ассоциация "Агрообразование". - М. : КолосС, 2006. - 311 с.
6. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 2. Физиология продуктивных животных / В. Г. Скопичев, В. И. Яковлев. - М. : КолосС, 2008. - 555 с.
7. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 3. Физиология собак и кошек / В. Г. Скопичев, Т. А. Эйсымонт, Л. Ю. Карпенко. - М. : КолосС, 2008. - 463 с.
8. Физиология рыб : учебное пособие / А. А. Яржомбек. - М. : Колос, 2007. - 160 с.
9. Физиология рыб : учебное пособие для студ. вузов по спец. 110401 "Зоотехния" и 111201 "Ветеринария"; доп. Мин. СХ РФ / А. А. Иванов. - 2-е изд., стер. - СПб. : Лань, 2011. - 288 с.

Дополнительная

1. Аминева, В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб /В.А. Аминева, А.А. Яржомбек: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2000, 200 с.
2. Строганов, Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С. Строганов: Учебник - Изд. Московского университета, 1962, 444 с.
3. Биоэнергетика и рост рыб (перев. с англ.): Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2007, 405 с.
4. Лукьяненко, В.И. Иммунобиология рыб / В.И. Лукьяненко: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1971, 364 с.
5. Протасов, В.Р. Поведение рыб / В.Р. Протасов: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1978, 296 с.
6. Сорвачев, К.Ф. Основы биохимии питания рыб / К.Ф. Сорвачев: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982, 247 с.
7. Шатуновский, М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб / М.И. Шатуновский: Учебник - М.: Наука, 1980, 283 с.
8. Шпарковский, И.А. Физиология пищеварения рыб: Двигательная функция / И.А. Шпарковский: Учебник - Л.: Наука, 1986, 176 с.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Аминева, В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб /В.А. Аминева, А.А. Яржомбек: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2000, 200 с.
2. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных : учебник / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. - М. : КолосС, 2007. - 280 с.
3. Биоэнергетика и рост рыб (перев. с англ.): Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 2007, 405 с.
4. Зоотехническая физиология : учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк, Б. В. Шумилов. - М. : КолосС, 2008. - 360 с.
5. Лукьяненко, В.И. Иммунобиология рыб / В.И. Лукьяненко: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1971, 364 с.
6. Практикум по физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов [и др.] ; ред. : В. И. Максимов. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
7. Практикум по физиологии и этологии животных: Учеб. пособие : учебное пособие / ред. В. Ф. Лысов [и др.]. - М. : КолосС, 2005. - 255 с.
8. Протасов, В.Р. Поведение рыб / В.Р. Протасов: Учебник - М.: Пищевая промышленность, 1978, 296 с.
9. Сорвачев, К.Ф. Основы биохимии питания рыб / К.Ф. Сорвачев: Учебник - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982, 247 с.
10. Строганов, Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С. Строганов: Учебник - Изд. Московского университета, 1962, 444 с.
11. Физиология рыб : учебное пособие / А. А. Яржомбек. - М. : Колос, 2007. - 160 с.
12. Физиология рыб : учебное пособие для студ. вузов по спец. 110401 "Зоотехния" и 111201 "Ветеринария"; доп. Мин. СХ РФ / А. А. Иванов. - 2-е изд., стер. - СПб. : Лань, 2011. - 288 с.
13. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 1. Физиология продуктивности / В. Г. Скопичев ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2006. - 311 с.
14. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 2. Физиология продуктивных животных / В. Г. Скопичев, В. И. Яковлев. - М. : КолосС, 2008. - 555 с.
15. Частная физиология : учебное пособие: в 3 ч. Ч. 3. Физиология собак и кошек / В. Г. Скопичев, Т. А. Эйсымонт, Л. Ю. Карпенко. - М. : КолосС, 2008. - 463 с.
16. Шатуновский, М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб / М.И. Шатуновский: Учебник - М.: Наука, 1980, 283 с.
17. Шпарковский, И.А. Физиология пищеварения рыб: Двигательная функция / И.А. Шпарковский: Учебник - Л.: Наука, 1986, 176 с.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Лекция 1. Физиология как наука. Физиология движения рыб	4
1.1. Физиология – наука о функциях органов и систем организма.	
Предмет и задачи	4
1.2. Основные свойства живой ткани.....	4
1.3. Мышечная система рыб.....	5
Вопросы для самоконтроля	8
Список литературы.....	8
Лекция 2. Нейрогуморальная регуляция физиологических функций	9
2.1. Важнейшие физиологические функции.....	9
2.2. Эволюционное развитие гуморальной регуляции.	
Виды гуморальной регуляции	10
2.3. Физиологические свойства гормонов.....	10
2.4. Частная физиология желез внутренней секреции	12
Вопросы для самоконтроля	14
Список литературы.....	14
Лекция 3. Физиология центральной нервной системы	16
3.1. Эволюция нервной системы у рыб	16
3.2. Головной мозг и его функции	17
3.3. Передний мозг и его функции	20
3.4. Спинной мозг	20
Вопросы для самоконтроля.....	21
Список литературы.....	21
Лекция 4. Физиология пищеварения	23
4.1 Особенности питания рыб	23
4.2. Типы пищеварения	23
4.3. Пищеварение в желудке рыб.....	25
4.4. Секреторная функция кишечника	25
4.5. Всасывание и его механизм.....	26
Вопросы для самоконтроля	27
Список литературы.....	27
Лекция 5. . Обмен веществ и энергии.....	29
5.1. Значение обмена веществ и энергии	29
5.2. Обмен белков	29
5.3. Обмен жиров	30
5.4. Обмен углеводов.....	31
5.5. Минеральный обмен	32
5.6. Общие закономерности обмена энергии	33
Вопросы для самоконтроля	33
Список литературы.....	34
Лекция 6. Физиология системы крови.....	35
6.1. Физико-химические свойства крови.....	35
6.2. Морфологический состав крови	36
6.3. Кроветворение.....	38
Вопросы для самоконтроля	39
Список литературы.....	39
Лекция 7. Физиология сердца и кровообращения	41
7.1. Анатомо - физиологические особенности сердца рыб	41
7.2. Работа сердца	42
7.3. Движение крови и кровяное давление.....	42

Вопросы для самоконтроля	43
Список литературы.....	43
Лекция 8. Физиология	44
8.1. Дыхание в воде	44
8.2. Кожное дыхание	45
8.3. Кишечное дыхание	45
8.4. Перенос газов кровью	46
Вопросы для самоконтроля	47
Список литературы.....	47
Лекция 9. Осморегуляция и выделение	48
9.1. Основные механизмы осморегуляции.....	48
9.2. Специфические органы осморегуляции.....	48
9.3. Роль почек в осморегуляции	49
Вопросы для самоконтроля	51
Список литературы.....	51
Лекция 10. Физиология размножения и развития.....	52
10.1. Функции размножения у рыб	52
10.2. Дифференциация полов	52
10.3. Оплодотворение рыб	54
10.4. Внутриутробное развитие.....	55
Вопросы для самоконтроля	55
Список литературы.....	56
Лекция 11. Физиология кожного покрова.....	57
11.1. Функции кожи	57
11.2. Морфология кожи	58
11.3. Функции слизистых клеток	58
11.4. Функции пигментных клеток	59
11.5. Функции чешуйчатого покрова.....	60
Вопросы для самоконтроля	60
Список литературы.....	60
Лекция 12. Сенсорные системы рыб	62
12.1. Особенности сенсорных систем рыб	62
12.2. Хеморецепция у рыб	62
12.3. Экстерорецепция у рыб.....	63
12.4. Зрительные анализаторы у рыб.....	64
12.5. Орган слуха и равновесия рыб	66
Вопросы для самоконтроля	67
Список литературы.....	67
Библиографический список	69
Содержание	70