

ЛЕКЦИЯ: ВВЕДЕНИЕ В МОРФОЛОГИЮ. ОСНОВЫ ЦИТОЛОГИИ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Морфология, ее предмет и методы изучения
2. Основы цитологии.

1. В энциклопедическом словаре (Прохоров, 1979) морфология (от греч. *morphe* – форма и *logos* – учение) определяется как наука о форме и строении организмов. Выделяют морфологию животных и человека, к которой относят анатомию, эмбриологию, гистологию и цитологию, и морфологию растений.

Современное содержание дисциплины «Морфология рыб» определяется следующим образом: наука, изучающая развитие, макро - микроскопическое и субмикроскопическое строение, жизнедеятельность клеток, тканей и органов рыб.

Главная задача морфологии – выяснить сущность явлений жизни и разработка приемов и методов овладения и управления жизненными процессами, такими как питание и пищеварение, обмен веществ рыб, способность к утилизации питательных веществ, наследственность, различные приспособительные реакции и др.

Морфология включает следующие разделы: цитологию – учение о клетке, эмбриологию – учение о развитии эмбрионов рыб, общую гистологию – учение о тканях и частную морфологию – органов и систем рыб.

В морфологии как в науке исторически сложились определенные направления, которые основываются на использовании ряда соответствующих методов исследования. Эти методы можно условно разделить на следующие:

1) *морфологический* (описательный) дает возможность с помощью микроскопа изучить строение и развитие клетки, ткани, органов и систем рыб;

2) *сравнительный* – позволяет установить те же стороны структурных образований у одних рыб в сравнении с другими в пределах вида, класса, типа, популяции;

3) *гистофизиологический* (экспериментальный) – помогает определить функции основных структурных компонентов организма рыб;

4) *эволюционный* – способствует выяснению закономерностей, естественного развития клеток, тканей, органов, видов рыб;

5) *экологический* – помогает определить структурные и функциональные перестройки клеток, тканей, органов в зависимости от влияния среды, в которой обитают рыбы;

6) *генетический* – позволяет выяснить передачу по наследству от клетки клетке, от ткани к ткани структурных и функциональных особенностей и возможность направленного воздействия на них;

7) *возрастной* – содействует выяснению структурных и функциональных перестроек различных образований в процессе развития организма.

Выяснение морфологических и функциональных основ внешнего и внутреннего строения рыб важно для правильного понимания закономерностей их индивидуального развития, филогенеза и систематики, а также представляет значительный интерес для разработки общих проблем адаптации и эволюции рыб.

Само собой разумеется, что зная морфологию рыб, студенты более успешно освоят такие дисциплины, как физиология рыб, ихтиопатология, кормление и разведение рыб.

При изучении морфологии рыб студенты должны научиться читать объект, т.е. разбираться во всех деталях строения организма рыбы, ее органов, систем, клеток и понимать, какую функцию выполняет каждая часть организма. «Строение и функция органа – едины» – вот лейтмотив изучения морфологии.

Морфология включает следующие разделы: цитологию – учение о клетке, эмбриологию – учение о развитии эмбрионов рыб, общую гистологию – учение о тканях и частную морфологию – органов и систем рыб.

История развития науки морфологии восходит к древности. В IV веке до Рождества Христова Аристотель писал, что тело человека и животных состоит из элементов, однородных и неоднородных частей (в нашем понимании это в какой-то степени соответствует понятиям «клетка», «ткань», «орган»). В развитие морфологии большой вклад внесли анатомы Италии, Греции, Англии, Голландии, России (Галилей, Фаллопий, Гук, Беляев, Кулибин).

2. *Цитология* – наука о клетке: ее строении, функции и развитии. На современном уровне клетка изучается комплексно (морфология, физиология, физколлоидная химия, биохимия, биофизика, генетика, экология, биотехнология и др.). Цитология изучает все стороны жизни клетки, т.е. ее биологию. В этом и заключается общебиологическое и методологическое значение клеточной теории.

В развитии цитологии выделяют:

1. *Микроскопический период* - 1665-1950 гг. Начало этого периода связано с именем английского физика Р. Гука, который изобрел микроскоп и использовал его для систематического исследования различных, в том числе и биологических, объектов.

Всю историю учения о клетке можно разделить на следующие семь этапов.

Первый этап (1665 – 1739) – связан с англичанином Р. Гуком (1665), который в срезах пробки обнаружил под микроскопом ячейки, названные им клетками.

Второй этап (1804 – 1830) – К. Рудольф и другие установили, что каждая ячейка (клетка) покрыта оболочкой, которая изолирует ее от подобных клеток, а также наличие клеточного содержимого.

Третий этап (1834 – 1839) – в 1834 году профессор медико-хирургической академии в Петербурге П. Горяинов пришел к заключению о клеточном строении органических тел в труде «Система природы» и этим самым предвосхитил обобщение немецких ученых Шлейдена и Шванна о

клеточном строении растений (1838 г.). В результате своих исследований Т. Шванн сформулировал клеточную теорию:

- 1) все растительные и животные организмы состоят из клеток;
- 2) все клетки развиваются по общему принципу - из цитобластомы;
- 3) каждая клетка обладает самостоятельной жизнедеятельностью, а жизнедеятельность организма является суммой деятельности клеток.

Четвертый этап (1847 – 1861) – П. Горяинов (1847 г.) доказал, что существуют два способа размножения клеток – путем образования перегородок и почкованием. Р. Вирхов в 1858 г. уточнил, что развитие клеток осуществляется путем деления исходной клетки.

Пятый этап (1880 – 1894) – открытие митохондрий и других органелл клетки.

Шестой этап (1896 – 1925) – накапливаются данные о морфологии клетки и создана схема ее строения (Вильсон, 1896).

Седьмой этап (с 1932 г. по настоящее время) определено современное представление о клетке, согласно которому:

- 1) клетка является наименьшей единицей живого;
- 2) клетки животных организмов сходны по своему строению;
- 3) размножение клеток происходит путем деления исходной клетки;
- 4) многоклеточные организмы представляют собой сложные ассоциации клеток и их производных, объединенные в системы тканей и органов и связанные между собой клеточными, гуморальными и нервными механизмами регуляции.

Современный этап развития цитологии (гистологии) начался с 1950 г. когда впервые электронный микроскоп был применен для изучения биологических объектов.

Дальнейшее совершенствование микроскопов позволило выявить в клетках более мелкие структуры:

- 1) пластинчатый комплекс (К. Гольджи - 1897 г.);
- 2) митохондрии (Э ван Бенда - 1897 г.);
- 3) центриоли (Т. Бовери - 1895 г.);
- 4) эндоплазматическую сеть (К. Портер - 1945 г.);
- 5) лизосомы (К. Дюв - 1949 г.).

Были описаны механизмы деления растительных (И. Д. Чистяков, 1874 г.) и животных клеток (П. И. Перемежко, 1978 г.).

Необходимо помнить, что, несмотря на то, что клетка – самостоятельное целое, но вместе с тем она – часть целого организма. Величайшие достижения в области биологии, ознаменовавшие собой последнюю четверть прошедшего тысячелетия, связаны с клеткой. Дополнительные сведения о клетке повлекли за собой дальнейшие исследования и достижения в области эмбриологии, гистологии, которые стали составной частью новых наук, в том числе биотехнологии, применяемой и в рыбоводстве. Таким образом, морфология тесно связана с такими биологическими науками, как физиология, зоология, биохимия, анатомия, токсикология, биотехнология и др.

Итак, клетка является основной формой организации и существования живого вещества в животном и растительном организмах.

По сложности строения, обмена веществ, способу размножения и другим особенностям все организмы подразделяются на прокариоты – одноклеточные, лишенные ядра (бактерии и сине-зеленые водоросли) и эукариоты – одно- и многоклеточные организмы со сложноорганизованным ядром (в эту группу входят и рыбы). Вместе с тем, клетка не является единственной формой организации живой материи. Помимо клеток в природе существуют вирусы, состоящие из макромолекулы белка и нуклеиновых кислот, патогенные рибонуклеиновые кислоты, но эти образования не способны к самостоятельной жизнедеятельности и существуют только как паразиты в клетке хозяина.

Наряду с клетками в многоклеточном организме выявлены и другие формы организации живой материи: симпласт, синцитии, межклеточное вещество и другие образования, которые имеют неклеточное строение.

Симпласты, или соклетия, состоят из цитоплазмы и многих ядер (волокна скелетной мышечной ткани рыб и других животных). Синцитии состоят из клеток, соединенных цитоплазматическими мостиками, но в них никогда не происходит слияния цитоплазмы соседних клеток, а контакт между их отростками осуществляется при помощи клеточных мембран (плазмолемм).

Межклеточное вещество бывает аморфным, сложного химического состава или в виде различных волокон (коллагеновые, эластические, ретикулярные), которые образуют соединительную ткань.

В многоклеточном организме рыб насчитывается более 100 разновидностей клеток, которые различаются между собой формой, размерами, функцией и другими особенностями.

Современной наукой установлено и принято считать, что структура живой материи разнообразна и ступенчата: клетка, организм, вид, биоценоз и биосфера в целом. Необходимо помнить также положение И.М.Сеченова: «организм без внешней среды существовать не может». Организм как целое формируется во взаимодействии со средой. Самое существенное свойство живого – обмен веществ, т.е. способность самообновления и самовоспроизведения организма как целого.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб : учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: ОСНОВЫ ЭМБРИОЛОГИИ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Эмбриология. История развития эмбриологии.
2. Периоды онтогенеза у рыб.
3. Особенности оплодотворения рыб.

1. *Эмбриология* – наука, изучающая зародышевое развитие животного и человека. В задачу эмбриологии входит изучение и подробное описание предзародышевого и эмбрионального этапов. История этой науки тесно связана с накоплением опыта и знаний по акушерству еще в древней Индии, Китае, Египте. Ученые древней Греции Демокрит, Плутарх, Гиппократ, Аристотель ввели сравнительный метод в эмбриологии. Научную эру в эмбриологии открыли Леонардо Да Винчи (рост плода человека) и Гарвей (1651 г.), опубликовав книгу «Зарождение животных».

В ходе развития эмбриологии возникли следующие направления, объясняющие развитие организма:

1) теория неозигенеза (1759, Вольф, русский ученый), согласно которой все части взрослого организма возникают из более простых частей (зачатков), на которые воздействует внешняя среда;

2) теория неопреформизма. Ее основоположник А. Вейсман, немецкий ученый, считал, что яйцеклетка после оплодотворения делится на части с разными наследственными свойствами. Эти свойства определяют детерминанты – “наследственное вещество”. Он отрицал влияние внешней среды. И тот, и другой были не правы.

В настоящее время считается, что развитие подчинено наследственным факторам, но не исключается воздействие внешней среды.

У многоклеточных организмов началу онтогенеза предшествует этап проэмбрионального развития, т. е. предзародышевого. В течение этого этапа происходит образование половых клеток, процесс оплодотворения и образование зиготы (зародыша). Половые клетки (гаметы) – (греч. gametes – муж.) различаются соответственно полу: яйцеклетки и спермии. Каждая из этих клеток имеет особую форму, размер и отличается структурой и характером развития. Половые клетки образуются на самых ранних стадиях развития зародыша (во 2–3 й периоды) из желточной энтодермы. Возникающие в теле зародыша половые клетки мигрируют к месту закладки половых желез и совместно с поддерживающими клетками образуют гонады (яичники и семенники).

Какое же значение эмбриология имеет в рыбоводстве? При искусственном разведении рыб знания по эмбриологии, физиологии оплодотворения и развитию эмбриона необходимы, так как без них практические результаты не будут достигнуты.

2. Индивидуальное развитие организма (онтогенез – греч. on – сущее, genesis – происхождение) находится в тесной взаимосвязи с филогенезом, т. е. историей развития организмов.

Онтогенез – процесс индивидуального развития с момента появления зиготы и до смерти организма. Осуществляется по генетическому плану. Онтогенез повторяет филогенез.

Филогенез – ряд онтогенезов, изменения в эволюции особей закрепляются в потомстве. Поэтому всякий зародыш является как бы свидетелем прошлого (в течение миллионов лет), через которое прошло развитие вида. Изменения в онтогенезе, закрепленные в потомстве, влияют на ход (направление) филогенеза.

Онтогенез делится на три этапа: предзародышевый, эмбриональный и постэмбриональный. В первый этап возникают клетки и происходит процесс оплодотворения, во второй – совершается развитие зародыша, а в третий – возникновение взрослого организма. Переход ко взрослому организму может осуществляться прямым и непрямым путем. В связи с этим различают три типа онтогенеза: личиночный, неличиночный и внутриутробный.

Личиночный, или не прямой, тип развития (черви, насекомые, моллюски, амфибии, костистые и двоякодышащие рыбы) отличаются наличием личиночных стадий. Длительность этого периода обусловлена типом яйцеклеток. При малом содержании питательного материала – желтка – он короткий, а при большом – более продолжительный.

Неличиночный (яйцекладущие млекопитающие, птицы, рептилии, живородящие рыбы) характеризуется отсутствием личиночной стадии. Яйцеклетки этих животных крупные, богатые желтком. Развитие продолжается после вылупления, но закладка органов взрослого животного в основном происходит в эмбриональный период. Для питания, дыхания и выделения у зародышей этого типа развития образуются провизорные внезародышевые органы (желточный мешок, амнион, аллантоис).

Внутриутробный, или прямой, тип развития характерен для высших млекопитающих (в т.ч. и сельскохозяйственных животных) и человека. У них развитие зародыша совершается в матке с образованием специальных внезародышевых органов и важнейшего из них – плаценты.

Индивидуальное развитие рыб (онтогенез) включает в себя качественную (дифференцировка) и количественную (рост) стороны. Дифференцировка – возникновение в процессе развития организма морфологических, биохимических и функциональных различий между клетками, тканями и органами рыб. Различные органы, клетки, ткани в результате дифференцировки специализируются на выполнении определенных функций. В онтогенезе рыб специализация клеток возникает на стадии нескольких бластомеров, т. е. она генетически запрограммирована. В процессе дифференциации (дифференцировки) органеллы, клетки, ткани, органы приобретают специфические черты строения и присущие им функции.

Рост – увеличение массы и размеров тела и его частей. Темп роста, относительная скорость роста (за определенный промежуток времени) у рыб разных видов и даже у одной особи на разных стадиях онтогенеза неодинаков. Для рыб характерен неограниченный рост, т. е. рыбы растут в течение всей жизни. Это их основное отличие от млекопитающих, которые

достигают определенных размеров и прекращают рост. Продолжительность жизни – различная, а размеры от 1,5 см (бычки на Филиппинских островах) до 15 метров (полярная акула). Щука имеет длину до 1,5 м, ее масса – 35 кг, срок жизни – до 35 лет. Белуга может достигать массы 1,5 т, возраст – 100 лет.

В онтогенезе рыб можно выделить ряд крупных периодов:

1) эмбриональный – от момента оплодотворения яйца до перехода молоди на внешнее питание. Этот период подразделяется на два подпериода: а) подпериод икринки, или собственно эмбриона, когда развитие происходит в оболочке; в) подпериод свободного эмбриона (предличинки), когда развитие идет вне оболочки;

2) личиночный период – начинается с момента перехода на внешнее питание. Появляются специфические личиночные органы, которые затем пропадают;

3) мальковый период – внешний облик близок ко взрослому, исчезают личиночные органы. Появляются органы, характерные для взрослых особей. Половые органы не развиты;

4) период полувзрослого (неполовозрелого) организма – начинают быстро развиваться половые органы, но организм не способен к размножению;

5) период половозрелого организма – организм способен к миграции, размножению, идет линейный и весовой рост;

6) период старости – половая функция затухает, рост замедляется. В каждом периоде онтогенеза организм рыбы характеризуется специфическими приспособлениями к среде, т. е. определенными физиологическими особенностями строения, дыхания, питания, роста.

3. Оплодотворение – взаимное слияние мужских и женских половых клеток и образование одноклеточного организма – зиготы, которое сопровождается удвоением числа хромосом (диплоидный).

Процессу оплодотворения предшествует осеменение, при котором происходит сближение спермиев с яйцеклеткой, а затем они вступают в контакт.

Как же происходит оплодотворение у рыб? Созревшее яйцо имеет собственную и студенистую оболочки. Сквозь эти оболочки проходит канал, через который (микропиле) сперматозоид проникает в яйцеклетку при оплодотворении. У костистых рыб одно микропиле, у осетровых – несколько: у севрюги – до 17, белуги – 33, а у черноморско-азовского осетра – до 52. Поэтому и различают моноспермное и полиспермное осеменение. При овуляции ооцит, окруженный собственной и студенистой оболочкой, выпадает в полость яичника (ястыка) или тела. Здесь овулировавшие яйца находятся в полостной (овариальной) жидкости, сохраняя длительное время способность к оплодотворению. В воде или вне полостной жидкости они эту способность теряют быстро. У акул, которым свойственно внутреннее оплодотворение, оплодотворенное яйцо, продвигаясь по половым путям, образует плотную рогоподобную капсулу, которая защищает зародыш во внешней среде. Яйца акул развиваются до двух лет.

У одной и той же самки ооциты неодинаковы по величине (икринки): самые крупные превосходят самые мелкие в 1,5 – 2 раза. Это связано с тем, что ооциты, лежащие вблизи кровеносных сосудов, лучше снабжаются кровью и питательными веществами. Процесс созревания половых клеток у разных рыб происходит по одной схеме (как и у сельскохозяйственных животных), что позволяет составлять шкалу зрелости половых органов (гонад). Так, для яичников карповых и окуневых предложена шестибальная шкала, а для семенников С. Кулаевым – восьмибальная.

У большинства костистых рыб осеменение наружное, а у хрящевых – внутреннее. Развитие зародыша у них происходит в заднем отделе. Из костистых рыб живорождение свойственно гамбузии, многим аквариумным рыбкам и морскому окуню.

Итак, созревшие яйца рыб (икринки) вытекают из полового отверстия, попадают в воду, где и происходит встреча и сближение со сперматозоидами данного вида. Сперматозоиды через семяпроводы выходят из семенника, а затем по протоку – во внешнюю среду. Сперматозоид по микропиле проникает в яйцо. При внедрении спермиев в яйцо проникает их головка, шейка и средняя часть хвоста (ядро, митохондрия, цитоплазма и комплекс Гольджи).

После осеменения наступает оплодотворение, при котором ядро одного спермия (мужской пронуклеус) сливается с ядром яйцеклетки (женский пронуклеус). В результате слияния мужского и женского пронуклеусов образуется ядро *зиготы* (синкарион).

В основу классификации яйцеклеток положены два принципа:

а) количество желтка, б) расположение желтка в цитоплазме.

По количеству желтка яйцеклетки подразделяются на три группы:

1) *олиголецитальные* (греч. – oligos – малый, lecytos – желток) или маложелтковые (млекопитающие, ланцетник, плоские черви);

2) *мезолецитальные* (mesos – средний) со средним количеством желтка (земноводные, некоторые рыбы – акулы, сумчатые млекопитающие);

3) *полилецитальные* (poly – много) с большим количеством желтка (рыбы, пресмыкающиеся, яйцекладущие – утконос, птицы).

По расположению желтка в цитоплазме яйцеклетки также подразделяются на три группы:

а) *изолецитальные* (isos – одинаковый) – небольшое количество белка равномерно (одинаково) распределено в цитоплазме (у ланцетника, плацентарных млекопитающих);

б) *телолецитальные* (telos – край, конец) – желток неравномерно распределен в цитоплазме. В области анимального полюса мало или почти совсем нет желтка; большая часть его на вегетативном полюсе (земноводные, сумчатые млекопитающие);

в) *центролецитальные* яйцеклетки. Они имеют большое количество равномерно распределенного в центре цитоплазмы желтка, но вокруг ядра его мало. Эти яйцеклетки характерны для членистоногих.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб: учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Предмет гистологии.
2. Понятие о гистогенезе.
3. Эпителиальные, опорно-трофические, мышечные и нервная ткани.

1. Гистология (греч. *hystos* – ткань) – наука о тканях. *Гистология* - это наука, изучающая закономерности развития, строения и функции тканей, а также межтканевые взаимодействия, в историческом и индивидуальном развитии человека и многоклеточных организмов. Объект гистологии - ткани - представляют собой филогенетически сложившиеся, топографически и функционально связанные клеточные системы и их производные, из которых образованы органы.

Как учебная дисциплина гистология включает несколько разделов: 1) цитологию - учение о клетке; 2) эмбриологию - науку о развитии зародыша, закономерностях закладки и образования тканей и органов; 3) общую гистологию - учение о развитии, структуре и функциях тканей; 4) частную гистологию, изучающую микроскопическое строение органов и систем органов.

Эта наука имеет длительную историю.

История гистологии как отдельной ветви биологии тесно связана с созданием микроскопа и его совершенствованием. М.Мальпиги (1628–1694) называют «отцом микроскопической анатомии», а следовательно гистологии.

А.Заварзин и Н.Хлопин считаются родоначальниками современного учения о тканях. Заварзин сформулировал теорию эволюции тканей, которую углубил Н. Хлопин (1946). Н. Хлопин выделил 6 типов тканей: 1) эпидермальная, 2) энтодермальная, 3) целодермальная, 4) соединительная, 5) нервная, 6) мышечная.

2. Понятие о гистогенезе – совокупность закономерно протекающих процессов, обеспечивающих возникновение, существование и восстановление тканей животных организмов с их специфическими в разных органах свойствами. Изучение гистогенеза разных тканей и его закономерностей - одна из важнейших задач гистологии. Термином «гистогенез» принято обозначать развитие тканей в онтогенезе. Однако закономерности гистогенеза не могут рассматриваться в отрыве от эволюционного развития тканей (филогистогенеза). В основе гистогенеза лежит начинающаяся с самых ранних стадий эмбриогенеза клеточная Дифференцировка – развитие морфо-функциональных различий между специализирующимися клетками. В результате тканевой дифференцировки эмбриональных зачатков возникает всё многообразие тканей разных органов тела. В послезародышевом периоде процессы гистогенеза подразделяют на 3 основных типа: 1. в тканях, клетки которых не размножаются (например, нервная ткань); 2. в тканях, размножение клеток которых связано главным образом с ростом органа (например, паренхима пищеварительных желёз,

почек); 3. в тканях, характеризующихся постоянным обновлением клеток (например, кроветворная ткань, многие покровные эпителии).

3. В гистологии обычно различают у человека и высших животных четыре основных ткани: эпителиальную, мышечную, соединительную (включая кровь) и нервную. В одних тканях клетки имеют примерно одинаковую форму и размеры и так плотно прилегают одна к другой, что между ними не остается или почти не остается межклеточного пространства; такие ткани покрывают наружную поверхность тела и выстилают его внутренние полости. В других тканях (костной, хрящевой) клетки расположены не так плотно и окружены межклеточным веществом, которое они продуцируют. От клеток нервной ткани (нейронов), образующих головной и спинной мозг, отходят длинные отростки, заканчивающиеся очень далеко от тела клетки, например в местах контакта с мышечными клетками. Таким образом, каждую ткань можно отличить от других по характеру расположения клеток.

Многие органы состоят из тканей нескольких типов, которые можно распознать по характерному микроскопическому строению.

Эпителиальные ткани (эпителии) – представляют разнородную по происхождению, строению и функциональному значению группу тканей, которые образуют покров, одевающий (покрывающий) организм снаружи и выстилающей все его полости и полые органы изнутри. По функциональным особенностям различают поверхностную (в основном кожа и ее производные) и железистую – эпителиальные ткани. Первая несет «пограничную» функцию, а вторая – «секреторную».

По морфологическим признакам (количество слоев и форма клеток) эпителий может быть однослойным, многослойным и псевдомногослойным.

По форме клеток различают следующие виды однослойного эпителия: плоский, кубический, призматический, и однослойный многоядерный мерцательный.

Однослойный мезотелий (*Мезотелий [от греч. mesos - срединный+(эпи)телии]* - слой плоских клеток, развивающийся из мезодермы, покрывающий серозные оболочки - брюшину, перикард, плевру.) развивается из мезодермы, выстилает поверхность сальника, брюшины, плевры, перикарда, т.е. серозные оболочки органов. Функция мезотелия – разграничительная, защитная, выделительная и всасывающая.

Эндотелий – форма поверхностного эпителия, который выстилает кровеносные и лимфатические сосуды

Опорно-трофические (соединительные) ткани. Ткани этой группы чрезвычайно многочисленны и разнообразны. В отличие от эпителия состоят из межклеточного вещества и клеток. К этим видам тканей относятся: кровь, лимфа, ретикулярная, рыхлая и плотная соединительная ткани, хрящевая и костная ткани. Они выполняют опорную, трофическую и защитную функции. Общим свойством всех видов соединительной ткани является четко выраженная способность к регенерации и большая пластичность. Все ткани этой группы объединяются общностью происхождения – все они возникают из зародышевой ткани (мезенхимы) и генетически близки друг к другу.

Мезенхима – самая ранняя эмбриональная соединительная ткань, точнее тканевая система зародыша. Мезенхима образуется главным образом из мезодермы и она является родоначальницей всех видов тканей опорнотрофической группы.

Кровь. Велись долгие споры, куда отнести ее, к какому виду ткани, и пришли к выводу, что кровь – жидкая ткань. Она, как и все ткани опорнотрофической группы у зародыша, образуется из мезенхимы, а у взрослых – из ретикулярной ткани кроветворных органов. У рыб кровь циркулирует по системе замкнутых кровеносных сосудов и выполняет функции: транспортную, трофическую, дыхательную, регуляторную, защитную, выделительную и т.д. Кровь состоит из клеток (форменных элементов): эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов и плазмы.

Лимфа – своеобразный вид соединительной ткани. Она состоит из лимфоплазмы и форменных элементов (лимфоцитов). Образуется лимфа из плазмы крови после выхода последней через капилляры в межтканевое пространство (тканевая жидкость). После прохождения по замкнутым лимфатическим сосудам и через лимфатические узлы тканевая (межтканевая) жидкость становится лимфой.

Кровь, лимфа и тканевая жидкость составляют внутреннюю среду организма рыб и поддерживают нормальную его жизнедеятельность.

Хрящевая ткань происходит из мезенхимы, выполняет опорную (механическую) функцию и участвует в углеводном обмене. Она состоит из клеток – хондроцитов и межклеточного вещества.

Костная ткань развивается из мезенхимы, выполняет опорную функцию и участвует в минеральном обмене. Из нее образуются кости скелета и состоит она из клеток (остеобластов, остецитов и остеокластов) и межклеточного вещества.

Мышечная ткань. В организме рыб различают три вида основной мышечной ткани: *гладкую, поперечно-полосатую и сердечную*.

Все виды мышечной ткани обладают общей функцией – сократимостью благодаря наличию в них сократительных структур – миофибрилл.

Гладкая мышечная ткань развивается из мезенхимы и входит в состав стенки трубкообразных внутренних органов и сосудов. Она состоит из гладкомышечных волокон – миоцитов.

К поперечно-полосатой мышечной ткани относят всю скелетную мускулатура, мышцы гортани, глотки и других органов

Структурные ее единицы – мышечное волокно. Оболочка мышечного волокна имеет внутренний и наружный слой.

Нервная ткань – высокоспециализированная ткань организма, осуществляющая контакт с внешней средой и отвечающая определенными реакциями на ее воздействия. В целом организме все жизненные процессы регулируются нервной тканью, объединенной в систему. Нервная система состоит из комплекса компонентов – нейроглии и клеток (нейроны).

Нейроны (нервные клетки) имеют тело, отростки и нервные окончания. Нейрон – основная структурная единица нервной ткани, состоит из тела клетки (перикариона) и отростков. Тело клетки содержит округлое ядро с 1 –

2 ядрышками, общие органеллы (митохондрии, лизосомы, комплекс Гольджи) и базофильное, или тигроидное, вещество, состоящее в основном из РНК и гликогена. В нервной клетке содержатся специальные органеллы – нейрофибриллы.

В зависимости от количества отростков, отходящих от тела нервной клетки, различают униполярные (один отросток), биполярные (два) и мультиполярные (3 – 20 отростков) нейроны. По функции отростки подразделяются на дендриты и нейриты (аксоны). Дендриты проводят возбуждение с периферии к телу нервной клетки (центростремительные отростки клетки), а по нейриту (аксону) импульсы возбуждения передаются на периферию к клеткам и органам-эффекторам (центробежные нервные волокна). Количество дендритов может быть разным в зависимости от формы клетки, а аксон – один.

В составе нервной системы (в основном в гипоталамусе) обнаружены специализированные клетки – секреторные нейроны, вырабатывающие гормоны (вазопрессин, окситоцин) и регулирующие функцию гипофиза.

Различают эффекторные и рецепторные нервные окончания. *Эффекторные* (двигательные, секреторные) нервные окончания передают нервные импульсы от тела клетки нервной системы (центра) к рабочему органу (мышца, железа). *Рецепторные* (чувствительные) нервные окончания передают импульсы возбуждения, вызванные раздражением внутренней и внешней среды, с периферии в центр (мозг), тело клетки.

Рецепторы (чувствительные нервные окончания) встречаются в двух формах. Свободные (эпидермис, волос, на волокнах гладкой и поперечно-полосатой сердечной мышечной ткани, органы боковой линии рыб) образованы окончаниями нервных волокон, которые теряют все оболочки при вхождении в иннервируемую ткань. Вторая группа рецепторов – связанные с дополнительными образованиями (осязательными клетками – экстерорецепторами, проприорецепторами). Вся деятельность животных, в том числе рыб, основана на рефлексах. *Рефлекс* – ответная реакция организма на воздействие внутренней и внешней среды с обязательным участием центральной нервной системы. Материальной основой рефлекса является рефлекторная дуга, т. е. путь, по которому осуществляется рефлекс.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб: учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: МОРФОЛОГИЯ ОРГАНОВ И СИСТЕМ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Общие принципы строения организма рыб.
2. Общая характеристика хордовых.
3. Органы аналогичные, гомологичные, гомодинамичные.

1. Организм каждого многоклеточного животного, в том числе и рыб, состоит из тканей, органов, которые взаимосвязаны как в онтогенезе, так и в филогенезе.

Организм – живая, целостная, существующая самостоятельно система, которая сложилась исторически, имеющая свое особое строение, обусловленное наследственными свойствами, взаимодействием его частей и влиянием среды.

Орган – часть организма определенной формы, занимающая определенное положение в организме, выполняющая определенную функцию и состоящая из взаимосвязанных тканей.

Если органы имеют общее происхождение, строение, выполняют одинаковую функцию (например, артерии и вены), то они составляют *систему органов* (сосудистая система, нервная система, пищеварительная система и т.д.).

Органы, обеспечивающие определенный физиологический процесс (например, движение, дыхание), но имеющие разное происхождение и строение, объединяются в *аппарат* (например, двигательный аппарат рыб).

В зависимости от морфофункциональных особенностей все системы органов и аппараты подразделяются на три группы:

1) *соматическая* (скелет, мускулатура) – объединяемая в аппарат движения и органы кожного покрова. Они образуют стенки тела (сомы);

2) *висцеральная* – пищеварительный, дыхательный и мочеполовой аппараты. Все вместе они составляют внутреннюю часть, внутренние органы (внутренности – лат. *Viscera*). Они расположены во внутренней полости тела, образованной органами соматической группы;

3) *интегрирующая* – эндокринная, сердечно-сосудистая и нервная системы с органами чувств.

2. Позвоночные принадлежат к типу хордовых. По строению и функции нервной системы тип хордовых занимает высшее место в мире животных и является наиболее молодым в геологической летописи Земли. Все позвоночные объединяются в высший подтип типа хордовых – подтип позвоночных (*Vertebrata*), или черепных. Бесчерепные (*Acrania*) и оболочники (*Tunicata*) выделяются в самостоятельные подтипы низших хордовых. Они являются древнейшими и наиболее примитивными представителями хордовых.

Место хордовых в системе мира животных определяется перечисленными ниже семью признаками.

1. *Двусторонне-симметричное строение (Bilateralia)* с разделением тела на голову, туловище и хвост. Это свидетельствует о том, что по типу своей

организации представители типа хордовых активно подвижные животные, двигающиеся передним концом вперед. Поэтому у них на переднем конце тела обособляется головной отдел, где развиваются органы чувств, которые позволяют животным довольно быстро ориентироваться при помощи приспособительных поведенческих реакций в окружающей среде. Происходит прогрессивная дифференциация переднего отдела ЦНС в процессе эволюции – *цефализация* – обособление головного мозга. При цефализации у первичных водных позвоночных на переднем конце тела образуются ротовое отверстие и жаберные щели (отверстия), которые выполняют вегетативные функции – питание и дыхание. Хвостовой же отдел обособился как часть тела, выполняющая двигательную функцию при плавании.

2. *Вторичноротость*. По этому признаку позвоночных животных объединяют вместе с полухордовыми (морские донные бесчлениковые), погонофорами и иглокожими (морской еж, звезда) в раздел вторичноротых. Другие типы двусторонне-симметричных животных (черви, членистоногие) составляют группу первичноротых животных, так как их ротовое отверстие соответствует первичному рту – бластопору. Моллюски занимают особое положение.

3. *Наличие вторичной полости тела – целома*, т. е. полости, где помещаются органы питания, дыхания, кровообращения, выделения, размножения. Существование целома объединяет всех хордовых с высшими беспозвоночными, имеющими вторичную полость тела, в группу целомных животных.

4. *Метамерность* – расчленение тела на ряд повторяющихся друг друга по продольной оси тела сегментов. Наиболее постоянное метамерное строение тела позвоночных выражено в скелете и нервной системе, а у низших классов водных позвоночных также в мускулатуре и кровеносной системе.

5. *Наличие первичного осевого скелета* – спинной хорды (*chorda dorsalis*), которая замещается хрящевым и костным позвоночником.

6. *Наличие трубчатой нервной системы с нервным каналом* – невроцелем внутри, который располагается над хордой на дорсальной стороне тела.

7. *Существование жаберных щелей*, которые пронизывают с обеих сторон ротоглоточную полость. У низших водных позвоночных, в том числе рыб, во взрослом состоянии, у высших наземных классов – в эмбриональном состоянии. У низших водных хордовых в жаберной области развиваются органы дыхания в виде жабр.

Таким образом, эти признаки свидетельствуют о том, что все хордовые животные являются особой ветвью двусторонне-симметричных животных, обладающих целомом и сегментацией тела.

3. В настоящее время среди зоологов и палеонтологов считается, что термин рыбы (учитывая многообразие рыб в предшествующие геологические эпохи) является таким же сборным понятием, как четвероногие (тетраподы) для наземных позвоночных. Рыбы столь разнообразны по своей организации, что они должны быть подразделены на ряд самостоятельных классов,

равноценных классам наземных позвоночных (земноводным, пресмыкающимся, птицам и млекопитающим).

Учитывая ископаемых рыб, группу рыб (Pisces) разделяют на четыре класса: 1) панцирные рыбы; 2) хрящевые рыбы; 3) акантоды; 4) костные рыбы. Эта классификация с точки зрения эволюционного развития рыб является более обоснованной и правильной.

Существует еще одно важное разграничение позвоночных в эволюционном пути на группы. Рыбы и земноводные, как правило, связанные по биологии размножения с водной средой, откладывающие икру и имеющие наружное оплодотворение, объединяются в группу анамний (Anamnia), т.е. не имеющих амниона.

Пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие, которые размножаются на суше или путем отложения оплодотворенных яиц в скорлуповых оболочках, или же как млекопитающие, имеющие внутриутробное развитие, объединяются в группу амниот (Amniota), т.е. имеющих амнион и другие зародышевые органы (так называемые зародышевые оболочки, т. е. плаценту).

Таким образом, учитывая современные и ископаемые формы, можно считать, что рыбы появились в геологическую эпоху, именуемую силуром, примерно 90 млн. лет назад, но ископаемые остатки найдены только в эпоху верхнего силура, т. е. приблизительно 40 – 50 млн. лет назад. К классу костных рыб и особенно подклассу и надотряду костистых рыб относится 95% современных рыб.

При сравнении друг с другом животных (рыб), произошедших в прошлом от общего родоначального предка, черты сходства подтверждают их родство, а черты различия свидетельствуют о приспособлении к различным условиям существования (различный образ жизни, способ питания, дыхания и т.д.).

Органы разных животных, имеющие общий план строения, развивающиеся из сходных зачатков, служат свидетельством родства животных. Они могут выполнять как одну и ту же функцию, так и различные. Например, парные конечности наземных позвоночных у одних служат для передвижения по суше, у других – для полета в воздухе, у третьих являются органами плавания в воде – ластами. Такое морфологическое сходство органов с одинаковой или различной функцией получило название *гомологии*; следовательно, наличие гомологичных органов является одним из доказательств родства между группами животных.

Аналог (аналогичный орган) – орган, выполняющий одну и ту же функцию у разных групп животных (например, селезенка). При жизни в сходных условиях существования могут вырабатываться сходные приспособления у животных, далеко отстоящих друг от друга по своему происхождению. Такое соответствие органов, выполняющих одинаковую функцию в сходных условиях существования, т. е. функциональное сходство, возникающее в органах разного происхождения, получило название *аналогии*, а органы называются аналогичными. Аналогичные органы являются свидетельством

эволюционного развития в сходных условиях вследствие выполнения этими органами сходных функций.

Если сравниваются друг с другом сходные органы у одной и той же особи, например, грудные и брюшные плавники рыб, или различные сегменты тела метамерного животного, то такие сериально гомологичные органы одного и того же животного носят название органов *гомодинамичных*. Сопоставление друг с другом гомологичных органов родственных групп дает возможность судить о направлениях их эволюционного развития.

В одних случаях при возникновении новых видов происходит расхождение признаков от одной точки в двух направлениях, или *дивергенция*, когда на фоне сходных признаков строения, унаследованных от общего предка, возникают приобретенные различия; в других случаях вновь приобретенные приспособления возникают одновременно у целого ряда новых видов и они расходятся в различных направлениях, по радиусам от одного родоначального центра. Такое направление названо В.О. Ковалевским *иррадиацией* (распространение от центра), а точнее – *адаптивной радиацией*.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб: учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: СОМАТИЧЕСКИЕ И ВИСЦЕРАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Учение о внутренностях (спланхнология). Понятие о полостях тела рыб.
2. Строение трубкообразных и паренхиматозных органов.
3. Учение о внутренностях (спланхнология). Понятие о полостях тела рыб.

1. Функции обмена веществ организма рыб с внешней средой (средой обитания) выполняют ряд органов, которые лежат внутри тела в естественной полости – *целоме*. По своему расположению внутри тела эти органы получили название внутренних органов, внутренностей (лат. *Viscera* – висцеральные органы; греч. *Splanchna* – внутренности). Тонкой перегородкой (диафрагмой) тело рыб (*coelom*) в области грудных плавников разделяется на две неравные части: меньшую переднюю (грудная) – окологрудную сумку, где помещается сердце (у млекопитающих – грудная полость), и заднюю – брюшную полость, в которой лежат все внутренние органы (у млекопитающих – брюшная и тазовая полости).

Поперечная перегородка (диафрагма) состоит из двух листков, которые разделяются у стенок тела. Передний листок выстилает стенки перикардиальной, задний – брюшной полости. Непосредственно по боковым частям перегородки проходят венозные сосуды, несущие кровь в сердце.

Листок, выстилающий стенки брюшной полости, имеет вид тонкой блестящей пленки и называется париетальным (пристеночным) листком (брюшина). Он хорошо заметен, если рассматривать внутреннюю сторону вырезанной стенки тела. На дорсальной стороне брюшной полости тела листок переходит на внутренние органы, которые он одевает и с его помощью органы подвешены к стенке тела. Здесь он получил название висцерального листка (брыжейки).

2. Все внутренние органы по своему функциональному назначению объединяются в системы. Различают следующие системы: 1) система органов пищеварения; 2) мочеполовая система; 3) кровеносная система; 4) нервная система; 5) эндокринная система; 6) система органов чувств. К висцеральным органам также относится система органов дыхания (хотя и расположена она в переднем отделе). Несмотря на специфические особенности в строении и функции каждой из систем, они имеют много общего:

- 1) все они представляют собой трубки, сообщающиеся с внешней средой;
- 2) стенки всех трубкообразных органов, всех систем имеют принципиально сходное строение, в толще их стенок имеются железы;
- 3) каждая система имеет хотя бы один (парный) паренхиматозный орган;
- 4) в каждом внутреннем органе проходят кровеносные и лимфатические сосуды;
- 5) иннервация внутренних органов осуществляется вегетативной нервной системой.

3. Все внутренние органы по характеру строения разделяются на два типа: трубкообразные и паренхиматозные.

Трубнообразные (полые) органы предназначены для прохождения определенных продуктов (пища, моча, половые секреты, секреты желез). Стенки их состоят из трех оболочек: слизистой (чаще всего эпителиальной), мышечной (гладкие мышечные волокна) и серозной (соединительной).

Паренхиматозные (компактные) органы состоят из стромы и паренхимы – ткань органа (обычно железистый эпителий), который выполняет определенную, свойственную данному органу, функцию. В состав паренхимы входит и система пронизывающих орган ходов в виде протоков, каналов, канальцев и собирательных трубочек. Паренхиматозные органы покрыты серозной оболочкой, которая плотно срастается с капсулой органа.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб: учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Краткие сведения о развитии органов дыхания в филогенезе и онтогенезе. Понятие о жабрах. Строение жабр.
2. Механизм внешнего дыхания рыб.
3. Особенности дыхания молоди рыб.
4. Дополнительные органы дыхания.

1. Система органов дыхания осуществляет газообмен между организмом и внешней средой, т.е. в организм поступает кислород, а из организма выделяются газовые продукты окисления, главным образом, углекислый газ. Кроме этого аппарат дыхания участвует в других реакциях организма, так как в носовой полости расположен орган обоняния рыб, а также в регуляции осмотического давления жидкостей организма.

Как и органы газообмена, в процессе эволюции дыхание всё более усложнялось и совершенствовалось. Наиболее простое дыхание – диффузное, всей поверхностью тела. Оно осуществляется без участия кровеносной системы (присуще губкам, кишечнополостным, т. е. примитивным многоклеточным организмам). С возникновением кровеносной системы появляются две разновидности дыхания: кожное и кишечное. Кожное дыхание свойственно многим беспозвоночным с тонким эктодермальным покровом: планариям, личинкам насекомых и др. Сохранено у земноводных (до 85%).

Кишечное дыхание осуществляется через эпителий кишечника. Этот тип дыхания сохранен в различной степени у рыб (вьюн – до 85%).

Но возможности диффузного дыхания не беспредельны, и они ограничиваются двумя факторами: интенсивностью жизнедеятельности организма и его размерами. Поэтому в процессе филогенеза выработались более совершенные, специализированные формы дыхания: жаберное и легочное. Жаберным дыханием обладают все костистые рыбы.

2. Органы дыхания костистых рыб так же, как и большинства водных позвоночных, приспособлены к обмену газами между кровью и водой и представлены *жабрами*. Костистые рыбы имеют четыре полные жаберные дуги (пятая редуцирована).

Жабры состоят из многочисленных тонкостенных жаберных *лепестков*. *Жаберные лепестки* – тонкие выросты, сидящие вдоль заднего края жаберной дуги. Они имеют тёмно-красный цвет у свежей рыбы (богаты кровеносными сосудами). Жаберные лепестки покрыты тонкими складками - лепесточками. В них и происходит газообмен. Число лепестков варьирует; на 1 мм жаберного лепестка их приходится: у щуки - 15, камбалы - 28, окуня - 36. В результате полезная дыхательная поверхность жабр очень велика. К основанию жаберных лепестков подходит приносящая жаберная артерия, ее капилляры пронизывают лепесточки; из них окисленная (артериальная) кровь по выносящей жаберной артерии попадает в корень аорты.

Дыхательная система костистых рыб характеризуется общим для костных рыб строением жаберного аппарата, приспособленного к оперкулярному

типу дыхания, так как акт дыхания совершается за счет движения жаберной крышки (operculum). Этими движениями вода, входящая в ротовую полость через рот, всасывается в околожаберную полость, проходит через жабры, а затем выталкивается из неё через общее оперкулярное отверстие наружу.

Каждая жабра состоит из двух частей: 1) верхней более короткой, она тянется назад почти горизонтально и 2) нижней, длинной, идет косо вперед и вниз.

Наружные поверхности жабры покрыты относительно крупными пластинками – жаберными тычинками, которые разделены друг от друга соединительно-тканными прослойками. Представляют собой костные и хрящевые образования на внутренней части жаберной дуги. Форма жаберных тычинок варьирует в сильной степени: от небольших бугорков до тонких, длинных, густо посаженных палочек.

3. Акт дыхания у костистых рыб совершается следующим образом. При отведении жаберной крышки в стороны тонкая складка, лежащая по заднему ее краю, плотно прилегает к стенке тела и не дает воде проходить в жаберную полость через наружную щель. В результате создавшегося в полости под жаберной крышкой отрицательного давления вода из ротоглоточной полости попадет в полость под жаберной крышкой, омывая жаберные лепестки каждой жабры.

Внешнее дыхание у рыб связано с оперкулярным типом (поднятие и закрытие жаберной крышки), поэтому развиваются особые мышцы, приводящие и отводящие жаберную крышку.

В акте дыхания участвуют следующие мышцы:

- 1) подниматель жаберной крышки (Muscular levator operculi);
- 2) мускул, отодвигающий жаберную крышку (Muscular dilatator operculi);
- 3) мускул, приводящий жаберную крышку (Muscular adductor operculi);
- 4) приводящий мускул нижней челюсти (Muscular adductor mandibulae);
- 5) подниматель небной дуги – увеличивает объем ротовой полости;
- 6) приводящий мускул небной дуги – уменьшает объем ротовой полости, создает давление и вода выталкивается через жаберное отверстие («выдох»).

4. К дополнительным органам дыхания относятся: водное кожное дыхание, т.е. использование кислорода, растворенного в воде (всасывание через кожу), и воздушное дыхание – использование кислорода воздуха из плавательного пузыря, заглатывание воздуха (всасывание кислорода в кишечнике) или через специальные добавочные органы (выпячивание ротовой полости, образование наджаберного аппарата рыбы).

Дыхание через кожу тела – одна из характерных особенностей водных животных. И хотя у рыб чешуя затрудняет дыхание поверхностью тела, у многих видов роль так называемого кожного дыхания велика, особенно в неблагоприятных условиях. По интенсивности кожного дыхания пресноводных рыб делят на три группы:

1. Рыбы, приспособившиеся жить в условиях сильного дефицита кислорода. Это рыбы, населяющие хорошо прогреваемые, с повышенным содержанием органических веществ водоемы, в которых часто наблюдается недостаток кислорода. У этих рыб доля кожного дыхания в общем дыхании

достигает 17–22%, у отдельных особей –42–80%. Это карп, карась, сом, угорь, вьюн. При этом рыбы, у которых кожа имеет наибольшее значение в дыхании, лишены чешуи или она мелкая и не образует сплошного покрова. Например, у вьюна 63% кислорода поглощается кожей, 37% – жабрами; при выключении жабр через кожу потребляется до 85% кислорода, а остальная часть поступает через кишечник.

2. Рыбы, испытывающие меньший недостаток кислорода и попадающие в неблагоприятные условия реке. К ним относятся обитающие у дна, но в проточной воде, осетровые – стерлядь, осетр, севрюга. Интенсивность кожного дыхания у них составляет 9–12% от общего.

3. Рыбы, не попадающие в условия значительного дефицита кислорода, живущие в проточных или непроточных, но чистых, богатых кислородом водах. Интенсивность кожного дыхания не превышает 3,3–9% от общего. Это сиги, корюшка, окунь, ёрш.

Наибольшей выживаемостью во влажной среде отличаются карась (11 сут.), линь (7 сут.), сазан (2 сут.), в то же время лещ, краснопёрка, уклея могут жить без воды всего несколько часов (при низкой температуре).

Вьюн и угорь могут в течение нескольких дней жить вне воды при условии сохранения влажности кожи и жабр; это позволяет угрю переползть даже из одного водоема в другой.

У некоторых рыб, живущих в неблагоприятных условиях, выработались приспособления для дыхания кислородом воздуха. К ним прежде всего относится способ, специфичный для рыб, не свойственный другим позвоночным, – дыхание при помощи кишечника. В стенках кишечника образуются скопления капилляров. Воздух, заглатываемый ртом, проходит через кишечник, и в этих местах кровь поглощает кислород и выделяет двуокись углерода, при этом из воздуха поглощается до 50% кислорода. Такой вид дыхания свойствен вьюновым, некоторым сомовым и карповым рыбам; значение его у разных рыб неодинаково. Например, у вьюна в условиях большого недостатка кислорода именно этот способ дыхания становится почти равным жаберному.

Другим способом использования атмосферного воздуха служит образование специальных добавочных органов, например лабиринтового у лабиринтовых рыб, наджаберного у змееголова и др.

Лабиринтовые рыбы имеют лабиринт – расширенный карманообразный участок жаберной полости, складчатые стенки которого пронизаны густой сетью капилляров, в которых происходит газообмен. Таким способом рыбы дышат кислородом атмосферы и могут находиться вне воды в течение нескольких дней (тропический окунь-ползун *Anabas scandens* выходит из воды).

Двоякодышащие (лат. *Dipnoi*) - надотряд, древняя группа пресноводных рыб, обладающих как жаберным, так и лёгочным дыханием. В настоящее время двоякодышащие представлены только одним отрядом - рогозубообразные, распространённые в Африке, Австралии и Южной Америке. Современных двоякодышащих 6 видов: австралийский рогозуб, четыре вида африканских протоптеров и южноамериканский чешуйчатник.

В качестве органов лёгочного дыхания функционируют один либо два пузыря, открывающиеся на брюшной стороне пищевода. Это позволяет двоякодышащим существовать в обеднённых кислородом водоёмах. У рогозуба одно лёгкое, у остальных двоякодышащих - два.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб: учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Происхождение и изменение пищеварительной системы в филогенезе и онтогенезе.
2. Морфофункциональная характеристика ротовой полости, глотки, пищевода, желудка, кишечника.
3. Пищеварительные железы: печень и поджелудочная железа. Понятие о воздушном канале.
4. Гистологическое строение органов пищеварительной системы.

1. Пищеварительная система – одна из древнейших систем организма, так как она связана с осуществлением одного из свойств живого – обмена веществ. В процессе эволюции животного мира шло развитие и системы пищеварения.

У одноклеточных организмов пищеварение происходит в пищеварительных вакуолях (инфузория). У простейших многоклеточных животных (кишечнополостных, например гидра) пищеварение принципиально не отличается от пищеварения одноклеточных. Мешкообразная полость тела гидры, образованная клетками энтодермы, является одновременно и кишечной полостью, где происходит пищеварение. При этом пищевые вещества с током жидкости при движении щупалец попадают через первичный рот в кишечную полость, а при сокращении тела через рот выбрасываются наружу. Пищеварение в этом случае внутриклеточное.

У ресничных червей появляются кишка и глотка, способная впячиваться внутрь кишки и выворачиваться наружу, создавая этим двусторонний ток жидкости.

У круглых червей кишка приобретает вид трубки, идущей вдоль тела и оканчивающейся выходным отверстием. С появлением вторичной трубки (целом) у кольчатых червей вокруг кишечной трубки из элементов мезенхимы формируется собственная мышечная оболочка, кишка образует изгибы, петли и делится на переднюю, среднюю и заднюю кишки. Передний и задний отделы эктодермального происхождения, средний – энтодермального.

У кишечнодышащих наблюдается переход от внутриклеточного к внеклеточному пищеварению, что связано со специализацией клеток эпителия, выстилающего кишку. У них пищеварительная система также разделяется на переднюю, среднюю и заднюю кишки. В состав передней кишки входит рот, глотка с жаберными щелями и продолговатый желоб, покрытый мерцательным и железистым эпителием, клетки которого вырабатывают слизь. Слизь с приставшими к ней пищевыми частицами продвигается в среднюю кишку, в стенке которой имеются участки (печеночные кармашки), где выделяются пищеварительные ферменты. Большая часть заглоченной воды удаляется через жабры, а пища с током слизи попадает в среднюю кишку, где и происходит переваривание.

Переваренные продукты всасываются кишечной стенкой, а непереваренные удаляются через анальное отверстие.

Подобное строение пищеварительной системы наблюдается и у примитивных хордовых (ланцетник). Отличие заключается в том, что у ланцетника анальное отверстие снабжено кольцевой мышцей (сфинктером) и расположено оно не на конце тела, а около хвостового отдела. Хвост становится основным органом движения.

Дальнейшее усложнение пищеварительной системы шло за счет прогрессивного развития всех ее участков: утолщение и расширение участков – появление желудка; формирование пристеночных и застенных пищеварительных желез; совершенствование всасывательного аппарата – формирование ворсинок кишечного эпителия. Особенно большие преобразования наблюдаются в передней кишке, которая с формированием головы у рыб делится на головную и собственно переднюю. Головная кишка – ротовая полость с зубами и ротоглотка. Передняя и средняя кишки – желудок и кишечник. Задняя кишка у рыб не дифференцирована на отдельные кишки. В ней формируются каловые массы, и она получила название прямой кишки.

Пищеварительная трубка закладывается в период дифференцировки зародышевых листков. Энтодерма зародыша формирует первичную кишку, которая сообщается в своей средней части с желточным мешком.

На протяжении предличиночного и личиночного периодов продолжается анатомо-гистологическое формирование, рост и изменение расположения органов пищеварения. Эктодермальная выстилка кишечной трубки преобразуется в многослойный эпителий ротовой полости и конечного участка прямой кишки, а энтодермальная выстилка – в однослойный эпителий слизистой оболочки желудочно-кишечного тракта и желез. Мезенхима дает начало соединительной и гладкой мышечным тканям органов пищеварения и их сосудам. Висцеральный листок спланхнотомы мезодермы становится серозной оболочкой органов.

Основные отделы пищеварительной системы – ротовая полость (ротоглотка), желудок, кишечник, пищеварительные железы (застенные).

2. Строение пищеварительной системы костистых рыб разнообразно. Различия связаны с характером питания. Например, положение ротового отверстия – нижнее, верхнее или конечное указывает на добывание рыбами корма у дна, под поверхностью или в толще воды. У рыб, питающихся моллюсками, а также растительностью (карповые), глоточные зубы имеют своеобразную форму жерновов, которые приспособлены для измельчения пищи. Разнообразное строение имеет и пищеварительный тракт, который соответствует характеру пищи. У хищных рыб (щука, судак) желудок громадный, он приспособлен к вмещению крупной добычи. У карповых желудка совсем нет. Кишечник у мирных рыб более длинный и имеет много изгибов, соответственно велика и всасывающая поверхность. Увеличение всасывающей поверхности у окуня идет за счет образования слепых выростов – пилорических придатков. У хищных рыб кишечник более короткий.

Пищеварительная система начинается ротовым отверстием, которое ведет в ротовую полость. При оттягивании нижней челюсти виден язык. Язык рыб – образование, не гомологичное языку млекопитающих, так как он лишен мускулатуры и представляет собой покрытый слизистой оболочкой передний конец нижнего отдела скелета жаберного аппарата.

Ротовая полость без резких границ переходит в глотку, поэтому у рыб имеется одна *ротоглоточная полость*. Вся полость выстлана слизистым эпителием и довольно гладкая. У большинства рыб в ней имеются многочисленные *зубы*. Количество, размеры и форма их зависят от вида пищи. У щуки вся пасть (ротовая полость) покрыта зубами. Наиболее крупные находятся на нижней челюсти. Форма их выпуклая, конусовидная, вершинами они направлены назад, т. е. такие зубы могут выполнять только функцию удержания добычи. На небных костях сидят мелкие зубы в виде терки. Такие же – на языке.

У окуня зубы значительно мельче и отсутствуют на языке. У сазана (карпа) в ротовой полости нет зубов. У щуки имеются верхние глоточные, нижние глоточные и мелкие зубы дна глотки. Задняя часть глотки, сужаясь, переходит в пищевод. У окуня верхние глоточные зубы связаны с 2, 3, 4-й жаберными дугами, а нижние глоточные – с рудиментами 5-й жаберной дуги. У сазана (карпа) верхние глоточные зубы отсутствуют. Нижние глоточные зубы развиты очень хорошо – ряд белых бугорков с продольной исчерченностью. На крыше ротоглоточной полости, напротив глоточных зубов, располагается твердая роговая подушка – жерновок, о который и происходит измельчение пищи.

Следующий орган – *пищевод*. Глотка, сужаясь, переходит в пищевод.

Гистологически пищеварительная трубка рыб не отличается от таковой других позвоночных. Пищевод состоит из слизистого, подслизистого, мышечного и серозного слоев. Эпителиальный слой включает в себя клетки реснитчатого эпителия. Здесь же обнаруживаются вкусовые рецепторы, кубические и грушевидные клетки.

Задний отдел пищевода (эзогастер) у некоторых видов рыб имеет секреторные железы желудочного типа. Пищевод для большинства видов рыб – транзитный участок пищеварительной трубки. Однако у некоторых видов он выполняет добавочные функции: респираторную, депонирующую (накопительная), а также первичной переработки пищи.

У щуки внутренняя поверхность покрыта продольными складками, которые переходят в извилистые складки желудка. У окуня границей пищевода считается место около выхода из желудка кишечника. У сазана (карпа) пищевод очень короткий и лежит на уровне заднего края верхнего отдела перикардальной области. Мускульная оболочка пищевода образует ряд сфинктеров.

По типу пищеварения рыб подразделяют на две группы – *желудочные* (преимущественно хищные) и *безжелудочные*.

Желудок у щуки внешне не отличается от пищевода и является его непосредственным продолжением. Он сильно растягивается. На внутренней

поверхности – извилистые складки. У окуня желудок значительно меньше и имеет форму слепого выроста. У сазана (карпа) желудок отсутствует.

Кишечник у щуки, как и у всех хищников, короткий. Он начинается от заднего конца желудка и ограничен от него сфинктером. Небольшой участок кишечника сразу за желудком, куда впадает проток поджелудочной железы и желчный проток из желчного пузыря, получил название двенадцатиперстной кишки. Весь кишечник подвешен на брыжейках. Внутренняя поверхность кишечника имеет многочисленные ворсинки. У окуня кишечник более длинный и имеет петли. Открывается наружу самостоятельным анальным отверстием. У сазана (карпа) кишечник представлен средней кишкой – однородной (гистологически) трубкой. Условно кишечник карпа делится на начальный, средний и конечный отделы. Петли кишечника занимают почти всю заднюю треть тела, и кишечник заканчивается анальным отверстием.

Кишечник у примитивных рыб – простейшая трубка.

У костистых высокоорганизованных видов рыб площадь кишки увеличивается за счет ряда приспособлений:

- пилорических придатков у желудочных рыб (количество придатков колеблется от 1 до 1000, их слизистая не проявляет ферментативной активности);

- продольных петель кишки;

- складок слизистой оболочки.

Длина кишки у хищных и всеядных рыб примерно равна длине тела. У бентософагов и макрофитофагов длина кишки может превышать длину тела в 2–3 раза. Известно и 15-кратное превышение. При голодании рыб длина кишки уменьшается на 30–45 %.

Пилорические придатки – слепые выросты, которые сильно варьируются у разных видов рыб по числу и форме. Служат для увеличения всасывающей поверхности и выделения ферментов.

Прямая кишка – задний отдел кишечника. Она заканчивается анальным отверстием. Анальное отверстие расположено на вентральной стороне тела.

Таким образом, строение пищеварительного тракта у рыб считается более простым, чем у высших позвоночных. Однако внутри класса рыб имеется огромное разнообразие видовых особенностей, довольно сложных в морфологическом отношении. Из-за этого огромного разнообразия морфологии до сих пор невозможно признать, что строение и функции желудочно-кишечного тракта рыб изучены хорошо.

Г. Г. Вундш в 1937 г. представил классификацию рыб, в соответствии с которой все известные виды рыб имеют один из пяти типов пищеварительной системы:

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

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

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

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

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

Считается, что кроме своей основной функции пищеварительный тракт рыб участвует в процессе газообмена, осморегуляции, размножения, защитных реакциях и др.

3. Пищеварительные застенные железы рыб представлены органами (печенью и поджелудочной железой), которые лежат вне желудочно-кишечного тракта, но сообщаются протоками с полостью кишечника.

Печень у щуки однолопастная и занимает левую и отчасти вентральную часть переднего отдела брюшной полости. На дорзальной стороне печени в передней ее части справа от средней линии лежит желчный пузырь. Задний конец желчного пузыря, постепенно сужаясь, переходит в проток желчного пузыря. На некотором протяжении в него впадают выходящие прямо из вещества печени печеночные протоки. Каудальная часть протока, начиная от конца печени и до места его впадения в начальный отдел кишечника, лежит в веществе поджелудочной железы и плохо видна. Если оттянуть поджелудочную железу, можно увидеть конец желчного протока и место его впадения в кишечник. Особенно хорошо выделяется место впадения протока с внутренней стороны кишечника.

Поджелудочная железа располагается в брыжейке, которая соединяет кишечник с печенью, т. е. фактически лежит в петле между желудком и кишечником. По виду она напоминает жир, которым она покрыта. Протоки поджелудочной железы открываются в передний отдел кишечника и проходят по брыжейкам, которые соединяют железу с кишечником.

У окуня печень также однолопастная, занимает левую переднюю часть брюшной полости. Желчный пузырь – грушевидной формы, красноватого или буровато-янтарного цвета (цвет желчи). Желчный проток впадает в кишечник у основания переднего пилорического придатка.

Поджелудочная железа у окуня диффузно рассеяна по стенкам кишечника.

У карповых рыб печень имеет сложное строение. Она состоит из трех долей: левой, правой и средней, которые имеют дополнительные выросты и отростки. Кроме того, в ткань печени вкраплена ткань поджелудочной железы и образуется единый орган – гепатопанкреас.

У карпа левая доля печени отсутствует. Желчный пузырь крупный, зеленоватого цвета и лежит на средней линии тела между двумя лопастями печени. Каудальный конец пузыря заканчивается слепо, а краниальный продолжается в довольно широкий проток желчного пузыря, впадающий в пищеварительный тракт сразу за пищеводом, что является еще одним подтверждением отсутствия желудка у карповых рыб.

Плавательный пузырь рыб генетически связан с пищеварительной системой, так как представляет собой выпячивание верхней стенки переднего отдела пищеварительной трубки, но функционально он не имеет никакого отношения к пищеварению.

У щуки плавательный пузырь имеет вид длинного, полупрозрачного, наполненного газом мешка, который занимает всю дорзальную часть брюшной полости. У щуки, как и у остальных открытопузырных рыб, плавательный пузырь в течение всей жизни сохраняет связь с пищеводом через небольшой воздушный канал. Если оттянуть пищевод вниз, а переднюю часть плавательного пузыря – вверх, то этот проток хорошо заметен. Через этот проток у щуки, как и у остальных открытопузырных рыб, из плавательного пузыря удаляется избыток газов. Газы для наполнения пузыря выделяются из крови специальной железой, которая лежит внутри пузыря и занимает у щуки весь его передний конец.

У карпа воздушный канал начинается от задней половины плавательного пузыря и открывается в средний отдел пищевода. Перед впадением в пищевод канал несколько расширяется и стенки его утолщаются.

У окуня, который относится к закрытопузырным рыбам, взрослые формы не имеют протока, соединяющего пузырь с пищеводом.

4. Дно ротовой полости и глотки выстлано многослойным плоским эпителием с вкрапленными железистыми клетками, которые выделяют слизь. В ротовой полости рыб, как и других водных животных, слюнных желез нет.

Дно ротовой полости и глотки выстлано слизистой оболочкой с многослойным плоским эпителием. В подслизистом слое расположены железистые клетки, которые выделяют слизь. Слизь способствует проглатыванию пищи, а также защищает эпителий ротовой полости с вкрапленными вкусовыми почками (рецепторами). На поверхности эпителия вкусовая почка открывается отверстием – вкусовой порой, которая ведет в небольшое углубление – вкусовую ямку. Рецепторные вкусовые клетки составляют 10–15 % от общего количества дифференцированных клеток. Считается, что по аналогии с млекопитающими жизненный цикл вкусовых клеток составляет в среднем 10 сут. Затем они погибают и фагоцитируются, а их место занимают молодые клетки. В каждую вкусовую почку входит до 60 нервных окончаний чувствительных нервов, идущих к головному мозгу.

Гистологическое строение пищевода. Пищевод состоит из слизистой оболочки, подслизистой основы, мышечной и серозной оболочек. Слизистая оболочка покрыта многослойным плоским эпителием. В подслизистой основе залегают сложные трубчатые железы, которые вырабатывают слизистый секрет. Мышечная оболочка имеет два слоя поперечно-полосатой мускулатуры: внутренний (кольцевой) и наружный (продольный). Попеременное сокращение мышечных слоев приводит к перистальтическим движениям, что и продвигает пищу в желудок. Мускулатура пищевода способна и к антиперистальтическим движениям. Поэтому наблюдается (особенно у щуки) выбрасывание из желудка живца вместе с крючком.

Желудок состоит из трех оболочек: слизистой, мышечной, серозной. В зависимости от характера слизистой оболочки желудка делят на безжелезистые, или пищеводного типа, железистые, или кишечного типа, и смешанные, или пищеводно-кишечного типа.

У рыб (щука, окунь) желудок пищеводно-кишечного типа. В желудке различают следующие зоны: кардиальная, расположенная в месте входа пищевода, фундальная (дно желудка) и пилорическая – в месте выхода двенадцатиперстной кишки. В кардиальной зоне слизистая оболочка содержит клетки, вырабатывающие слизь, в фундальной зоне в слизистой оболочке находятся железистые клетки, вырабатывающие соляную кислоту и ферменты, расщепляющие белки. В слизистой оболочке пилорической части соляная кислота не вырабатывается. Во всех зонах желудка в слизистой оболочке имеются добавочные (слизистые) клетки, вырабатывающие слизь. По аналогии с млекопитающими среди клеток эпителия пилорических желез должны встречаться и эндокринные клетки. Подслизистая оболочка состоит из рыхлой соединительной ткани, где проходят кровеносные, лимфатические сосуды и нервы.

Мышечная оболочка образована гладкой мышечной тканью. Состоит из трех слоев: внутреннего (косого), среднего (кольцевого) и наружного (продольного). Поэтому желудок может сокращаться в различных плоскостях. Серозная оболочка состоит из рыхлой соединительной ткани и однослойного плоского эпителия (мезотелия). Необходимо подчеркнуть, что в желудке хищных рыб (щука, судак, окунь) переваривается основная часть пищи.

Кишечник. Стенка его образована слизистой оболочкой, подслизистой основой, мышечной и серозной оболочками. Слизистая оболочка состоит из трех слоев: эпителия, собственной пластинки и мышечной пластинки. Эпителий, выстилающий просвет кишечника, – однослойный, призматический, клетки его высокие и узкие. В состав его входит несколько разновидностей клеток. Наиболее распространенными являются каемчатые (всасывающие) и бокаловидные, которые вырабатывают слизь. Каемка этих клеток образована огромным количеством цитоплазматических отростков – микроворсинок (несколько сотен на одной клетке). Каемчатые клетки плотно прилегают друг к другу и замыкаются плотными контактами, изолируя внутреннюю среду организма от полости кишечника. Микроворсинки в совокупности с надмембранным комплексом клетки (гликокаликсом) формируют исчерченную щеточную кайму. Она почти в 30 раз увеличивает всасывающую поверхность клетки. В ней находится огромное количество ферментов, которые участвуют в расщеплении и транспорте всасываемых веществ. Такое пищеварение получило название пристеночного, в отличие от полостного, которое протекает внутри полости кишечника.

Бокаловидные клетки имеют типичное строение (железистый эпителий). Они выделяют в просвет кишечника слизь, которая увлажняет внутреннюю поверхность кишечника и этим способствует продвижению пищевых масс.

В слизистой оболочке рыб среди призматических клеток эпителия встречаются неравномерно распределенные по всему пласту слизистой оболочки эндокринные (аргентаффинные) клетки. Они бывают различной формы в зависимости от вида инкрета (т. е. продуцируют вещества, всасываемые непосредственно в кровь): холецистокинин, энтерогастрин, серотонин, различные биологически активные пептиды, которые регулируют

не только деятельность пищеварительной системы, но и насыщение, а также поведенческие реакции рыб (эндорфины).

Общеклшечные эпителиальные клетки (эпителиоциты, энтероциты, каемчатые клетки) вырабатывают кишечные ферменты. В верхнем слое слизистой оболочки преобладают каемчатые и бокаловидные клетки. Глубже расположены бескаемчатые недифференцированные клетки, среди которых встречаются митотически делящиеся клетки. Эти клетки являются камбиальными для клеток эпителия слизистой, так как жизненный цикл кишечного эпителия не превышает 2–3 дней. Протоки железистых клеток открываются самостоятельно в просвет кишечника.

Подслизистая оболочка образована рыхлой волокнистой соединительной тканью. У карпа она состоит из коллагеновых пластинок, образующих трехмерную сеть, в петлях которой находятся дуоденальные клетки (подслизистые двенадцатиперстной кишки), выделяющие кишечный сок. В подслизистой основе проходят крупные кровеносные сосуды и развито подслизистое нервное сплетение.

Мышечная оболочка состоит из двух слоев: внутреннего (кольцевого) и продольного, а между ними лежит тонкий межмышечный слой рыхлой соединительной ткани.

Серозная оболочка кишечника состоит из рыхлой соединительной ткани и мезотелия, переходит в брыжейки и связки кишки.

Печень, являясь пищеварительной железой, вырабатывает желчь, которая эмульгирует жиры, омыляет жирные кислоты, усиливает действие липолитических ферментов поджелудочной железы, а также оказывает дезинфицирующее и противовоспалительное действие в кишечнике. Печень имеет дольчатое строение. Состоит из паренхимы эпителиального происхождения и соединительнотканной стромы, снаружи покрыта серозной оболочкой. Паренхима печени разделяется прослойками междольковой соединительной ткани на печеночные дольки, которые у рыб заметны слабее, чем у млекопитающих. В центре дольки имеется просвет – центральная вена дольки. От нее радиальными тяжами отходят печеночные балки (печеночные пластинки) в виде тяжелой печеночных клеток. А между ними находятся печеночные (синусоидные) капилляры. В междольковой соединительной ткани проходят желчный выводной проток, артерии и вены. Печеночные пластинки (балки) построены из печеночных клеток. Эти пластинки тесно перевиваются с синусоидными капиллярами. Среди клеток эндотелия капилляров имеются звездчатые (купферовские) клетки, которые способны превращаться в макрофаги и выполнять защитную функцию (фагоцитоз). Ядра эндотелия синусоидных капилляров вытянутые, местами выступают в просвет капилляра.

Междольковые желчные протоки вместе с разветвлениями воротной вены и печеночной артерии образуют между печеночными дольками триады. В гепатоцитах (печеночных клетках) сильно развита цитоплазматическая сеть, имеются рибосомы, митохондрии и много лизосом.

Желчь, синтезируемая в гепатоцитах из продуктов распада эритроцитов и продуктов расщепления жира, из клеток попадает в желчные капилляры, а

из них – в желчные каналы, которые объединяются, образуя желчные протоки.

В паренхиме печени у карпа включены *дольки поджелудочной железы*. Клетки, образующие концевые отделы экзокринной части поджелудочной железы, – высокие, конусовидные. Они выделяют в просвет между клетками ферменты, участвующие в пищеварении (гидролазы, липаза, пептидаза, трипсин, хемотрипсин и др.).

Эндокринная часть поджелудочной железы (островки Лангерганса) представлена небольшими скоплениями мелких светлых клеток, а между ними проходят многочисленные капилляры. Эти клетки вырабатывают гормоны – инсулин и глюкагон, влияющие на углеводный обмен, и гормон липокаин, который регулирует жировой обмен. Все эти гормоны выделяются непосредственно в кровь. У окуня поджелудочная железа диффузно рассеяна по стенкам кишечника.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб : учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: МОЧЕПОЛОВАЯ СИСТЕМА РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Краткие сведения о развитии системы органов выделения
2. Строение почек, мочеточников и мочевого пузыря
3. Половые железы: семенники и яичники. Строение гонад

1. В процессе филогенетического развития органы выделительной системы имели различное строение у животных, усложняясь по мере их эволюции.

У наиболее примитивно организованных многоклеточных животных (гидра) функция выделения осуществляется всей поверхностью тела. Никаких специальных органов выделения в многоклеточном организме гидры нет. Но уже у большинства представителей бесполостных (плоские черви) и первичнополостных беспозвоночных животных появляются органы выделения – система первичных выделительных трубочек (канальцев) – *протонефридии*. Протонефридии проходят внутри длинных клеток, и один конец их открывается на поверхности тела, а другой заканчивается особыми отростчатыми клетками, в которые из окружающих тканей всасываются продукты обмена. С помощью жгутиков, которые опущены в полость канальца (протонефридии), продукты обмена продвигаются и выводятся наружу.

У личинок кольчатых червей, у которых появляется целом – вторичная полость тела, протонефридии соединяются с целомом и омываются тканевой жидкостью. Они начинают выполнять функцию избирательного всасывания и выделения продуктов обмена. Отростчатые клетки редуцируются, а замкнутый конец канальца прорывается отверстием во вторичную полость тела. Образуется мерцательная воронка, а сами канальцы утолщаются, изгибаются, удлиняются, продолжаясь из одного сегмента целома в другой (целом сегментирован). Эти видоизмененные канальцы получили название *нефридий*. Они располагаются по двум сторонам тела и соединяются друг с другом своими конечными участками. В дальнейшем с каждой стороны тела формируется продольный проток – примитивный мочеточник, в который открываются по пути его хода все сегментарные нефридии. У ланцетника, круглоротых, личинок рыб в полости тела по соседству с нефридиями появляется густая сеть капилляров в виде клубочков. В передней части тела у животных появляется *головная почка* (пронефрос – предпочка).

Дальнейший ход изменений в системе органов выделения рыб связан с постепенным сдвигом ее элементов в каудальном направлении с одновременным усложнением структур и оформлением в компактный орган. Появляется туловищная почка – *мезонефрос*. У миксин мезонефрос содержит 30–35 пар мальпигиевых телец (сосудистых клубочков). Появляются боуменовы капсулы, которые короткими шейками соединяются с мочеточниками. Скорость клубочковой фильтрации у миксин небольшая – 4–10 мл/кг в сутки. У взрослых миног появляются уже проксимальные

сегменты, клетки которых имеют щеточную кайму, и извитой сегмент, клетки которого не имеют щеточной каймы.

Усложнение в строении почечного канальца выражается в его удлинении, большей извитости, а главное – более тесной связи с кровеносной системой. В стенке канальца появляется слепое выпячивание, в которое вдается сосудистый капиллярный клубочек, – появляется почечное (мальпигиево) тельце. К нему постепенно переходит фильтрационная функция, а в канальце осуществляется реабсорбция (обратное всасывание).

Таким образом, для туловищной почки (мезонефрос) характерна редукция воронки, переход фильтрационной функции к почечному тельцу, а резорбционной – к эпителию почечного канальца. Орган теряет метамерность, приобретает черты компактного органа – нефрогенного тяжа с обилием кровеносных сосудов. *Промежуточная почка* (туловищная почка, мезонефрос) у рыб функционирует всю жизнь.

2. Почки (лат. *ren*) костистых рыб являются настоящими туловищными (промежуточными) почками. Головная почка, как правило, функционирует только у личинок, а потом в ней развивается лимфоидная ткань. У рыб в онтогенезе нефрогенная ткань дифференцируется в область сегментных ножек мезодермы всех сомитов последовательно. Головная почка закладывается на ранних стадиях развития. Позднее в процессе дифференцировки сегментных ножек и нефрогенной ткани образуется туловищная почка с почечными тельцами, развитыми капсулами и сосудистыми клубочками.

У взрослой рыбы головная почка является лимфоидным органом. Это тело темно-красного цвета, которое лежит вне полости тела под париетальным листком брюшины. Ее задний конец виден, если у карпа оттянуть назад переднюю стенку плавательного пузыря. Передняя часть уходит под плечевой пояс и спускается почти до уровня верхнего края грудного плавника, располагаясь дорзальнее перикардальной полости. У взрослой рыбы это орган кроветворения, лимфоидный орган, за исключением бычка, атерины, бельдюги, кефали, у которых почка выполняет выделительную функцию.

У щуки почки лежат на дорзальной поверхности (стенке) полости тела, под плавательным пузырем, отделены от нее брюшиной, так что *почки находятся вне брюшной полости*.

Чтобы лучше рассмотреть почки, необходимо осторожно отделить плавательный пузырь от стенки тела почти по всей его длине, кроме самого переднего отдела.

Перерезав брыжейку, соединяющую пузырь со стенкой тела, и повернув рыбу на спину, оттягивают на себя пузырь вместе с внутренностями и рассматривают почки (темно-красные), которые тянутся в виде двух лент по бокам от позвоночника. Почки начинаются непосредственно за жабрами и идут вдоль всей брюшной полости, заходя задним концом даже за брюшную полость, в переднюю часть хвостового отдела. В задней части правая и левая почки сливаются, образуя хвостовую, в средней части они лежат отдельно, так что между ними виден позвоночник и проходящая по его средней линии

спинная аорта. Передние также слитые и несколько расширенные концы образуют головную почку. Особенно хорошо головная почка видна у окуня. У карпа картина почек иная.

Мочеточники у щуки видны отчетливо на уровне заднего конца плавательного пузыря. Они выходят из вещества почек, сливаются вместе и далее тянутся вниз вдоль задней стенки брюшной полости в виде непарного протока, который впадает в мочевой пузырь.

Мочевой пузырь – вырост передней стенки непарной части мочеточника. Он лежит непосредственно под задним концом плавательного пузыря между половыми протоками.

Наружное мочевое отверстие открывается на дне небольшого углубления вместе с половым отверстием, непосредственно перед основанием анального плавника.

У карпа (сазана) туловищная почка имеет наиболее развитую среднюю часть. Она спускается до вентральной стенки плавательного пузыря. Лежит вне полости тела, прикрытая париетальным листком брюшины, но необходима осторожность при вскрытии, так как почка может удаляться вместе со стенкой тела. Оттянув плавательный пузырь, можно видеть, что почки тянутся назад в виде узкой непарной ленты, идущей сначала под позвоночником, а затем по задней стенке полости тела. Вперед от средних долей тянутся сильно редуцированные передние отделы почек.

На переднем и заднем участках почек хорошо видно, что они расположены вне полости тела. Оттянув почки вниз, можно видеть, что в них с их дорзальной стороны входят многочисленные сегментарные кровеносные сосуды.

Поскольку у карпа (сазана) функционирующими являются средние части почек, то мочеточники начинаются от них и имеют вид двух прозрачных беловатых трубочек. В начальных отделах мочеточников хорошо видны составляющие их отдельные канальцы. Далее мочеточники тянутся по обеим сторонам заднего отдела почек и сливаются друг с другом в месте его окончания. Образующийся после слияния общий проток расширяется в небольшой мочевой пузырь, который открывается наружу позади полового отверстия.

Структурной и функциональной единицей почек рыб является *нефрон*. Нефрон у рыб по сравнению с млекопитающими построен менее сложно. Начальный конец извитого почечного канальца расширяется, образуя так называемую боуменову капсулу. Стенка капсулы состоит из двух листков. Наружный листок капсулы хорошо виден под микроскопом, ядра клеток вытянуты. Внутренний листок капсулы тесно срастается с клубочком капилляров, растающим в капсулу, поэтому трудно различим. На препаратах боуменовы капсулы выделяются более темной окраской. Через стенку клубочка капилляров происходит фильтрация плазмы крови и образование первичной мочи. Плазма крови фильтруется через эндотелий капилляров клубочка, базальную мембрану и внутренний листок капсулы, накапливаясь в пространстве, образованном между листками капсулы.

Следующий за капсулой отдел нефрона рыб представлен канальцами *конволюты (оплетения)*. Эти канальцы, сильно извиваясь, оплетают мальпигиево тельце (боуменову капсулу с расположенным в ней клубочком капилляров). Эпителиальные клетки, образующие стенку канальцев конволюты, кубические, ядра их округлые, цитоплазма клеток мутная с темно-розовым оттенком. Это является свидетельством того, что в этом отделе нефрона происходит реабсорбция, т. е. обратное всасывание многих веществ (глюкозы, витаминов, воды, аминокислот, низкомолекулярных белков, жиров и др.). На апикальном конце клеток хорошо выражена щетковидная каемка, которая увеличивает площадь всасывания. Железистые клетки стенок канальцев секретируют креатин, Mg, SO₄, PO₄. Канальцы конволюты переходят в сравнительно короткий вставочный отдел. Это более короткие тонкие трубки, выстланные низкопризматическим эпителием с овальными ядрами. Цитоплазма их светлая, щетковидной каемки на апикальном конце клеток нет.

Вставочные отделы впадают в *собирательные трубки*. Диаметр просвета у них шире, эпителий призматический, цитоплазма клеток прозрачная, ядра овальные.

За собирательными трубками идут выводящие, с наиболее широким диаметром просвета. Они впадают в мочеточник, просвет которого выстлан многорядным эпителием.

У различных систематических и экологических групп костистых рыб можно обнаружить все градации развития почек: от высшего совершенства (почти как у млекопитающих) до крайней вторичной дегенерации отдельных элементов.

В почках очень много нефронов – от нескольких сотен тысяч у некоторых рыб до 8 млн. шт. у крупного рогатого скота.

Почки состоят из коркового (наружного слоя) вещества, в нем находится до 80 % нефронов, где образуется моча, и мозгового (внутреннего слоя) вещества, где имеется примерно 20 % нефронов.

Нефроны, находящиеся в наружном слое, называются *корковыми*, а нефроны, находящиеся во внутреннем слое, – *юкстамедуллярными*. Структура и функции их отличаются от структуры и функций корковых нефронов. Они вырабатывают вещества, регулирующие почечный кровоток и мочеобразование.

Здесь также вырабатываются гормон *ренин*, который стимулирует выработку в организме сосудосуживающих веществ (ангиотензинов), и гормональные вещества, стимулирующие образование в надпочечниках гормона *альдостерона*.

3. Одним из основных, фундаментальных свойств живого является воспроизведение себе подобных. Одноклеточные организмы размножаются путем деления, которое время от времени сменяется прообразом полового размножения – *конъюгацией* или копуляцией.

В процессе эволюции у многоклеточных организмов появляется половое размножение, или сингамия, т. е. размножение с помощью

специализированных мужских и женских половых клеток. Этот вид размножения закреплялся и совершенствовался в процессе эволюции.

В организме из всех элементов половой системы раньше других появляются половые клетки – гаметы. У низших растений гаметы внешне не отличаются друг от друга. Такие организмы получили название *изогамных*. Рыбы относятся к *анизогамным* организмам, т. е. таким, у которых мужские и женские гаметы отличаются друг от друга морфофизиологическими признаками. Если в организме развиваются и мужские, и женские гаметы, то такие организмы называются *гермафродитами*. Более современная форма размножения – *гонохоризм*, когда мужские и женские гаметы развиваются в разных организмах. К их числу относятся и рыбы.

Дальнейшее совершенствование половой системы в процессе филогенеза заключается в образовании *гонад* – специальных органов, в которых развиваются гаметы. У кольчатых червей, медуз, низших хордовых гонады имеют вид замкнутых мешочков и не имеют путей для выведения половых продуктов. В момент выхода зрелых гамет они прорываются в нефридиальные каналы. У ланцетника гонады расположены метамерно в стенке тела в области жаберных щелей рядом с нефридиями. Зрелые половые продукты выпадают в околожаберную полость через прорыв ее стенки. Дальнейшее развитие половой системы привело к появлению трубкообразных органов, по которым продвигаются созревшие половые продукты. Сохраняется связь мочевыделительной и половой систем. В качестве половых путей выступают выводные протоки почки – *мюллеровы* у самок и *вольфовы* у самцов.

Такую систему, состоящую из половых клеток, половых желез (семенников и яичников) и половых путей имеют рыбы. Оплодотворение может быть внутренним (акуловые) или внешним (костистые рыбы), развитие зародыша наружное. У настоящих костистых рыб вольфовы каналы служат мочеточниками, мюллеровы каналы у большинства видов редуцируются, половые продукты выводятся наружу через самостоятельные половые протоки, которые открываются в мочеполовые или половые отверстия.

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

У самцов каналы семенника соединяются с семяпроводом, не связанным с почкой. Семяпровод открывается наружу мочеполовым или половым отверстием. Таким образом, *половая система рыб включает следующие образования:*

1) половые железы, гонады – семенники у самцов и яичники, или ястыки, у самок, в которых развиваются половые клетки и вырабатываются половые гормоны;

2) половые пути – семяпроводы у самцов и яйцеводы у самок, по которым половые продукты выводятся во внешнюю среду.

Половые железы у самцов и самок щуки парные, они располагаются по бокам и несколько книзу от плавательного пузыря, к которому прикреплены брыжейкой.

Семенники имеют вид нешироких лент молочно-белого или чуть желтоватого цвета. На всем протяжении по брыжейке к семенникам подходят кровеносные сосуды. Семенники покрыты капсулой, а сверху – серозной оболочкой. От капсулы семенника внутрь органа вырастают соединительнотканые тяжи, разделяющие семенник на ряд *камер* (семенных канальцев) и сходящиеся к выводному протоку. По расположению канальцев семенники костистых рыб разделяют на две группы: *циприноидные*, или ацинозные (у карповых, сельдевых, сомовых, щуковых, осетровых и др.), и *перкоидные*, или радиальные (у окуневых, колюшковых и др.).

В семенниках циприноидного типа семенные канальцы извиляются в различных плоскостях, без определенной системы. Поэтому на гистопрепаратах видны камеры, ампулы. Выводной проток находится в верхней части семенника. Края семенника округлые.

В семенниках перкоидного типа семенные канальцы тянутся от стенок семенника радиально. Они прямые, выводной проток расположен в центре семенника. По стенкам канальцев (камер, ампул) лежат крупные клетки – первичные сперматогонии, а также трофические клетки (клетки Сертоли), к которым прикрепляются сперматозоиды в стадии формирования. Среди соединительнотканых клеток разбросаны клетки Лейдига, вырабатывающие мужской половой гормон *тестостерон*.

Яичники щуки парные. Они занимают почти то же положение, что и семенники. Через тонкие стенки яичника четко просвечиваются темно-желтые икринки, которые и образуют цвет всей железы. Задние концы яичника, сужаясь, переходят в яйцеводы.

Яйцеводы – самостоятельные образования, они не связаны по происхождению с мюллеровыми протоками.

Половая система карпа такая же, но половые железы короче. У окуня имеются отличия. У самок половая железа непарная и образует общий икринной мешок с полостью внутри, куда и выделяются икринки при нересте, а затем уже по яйцеводу – наружу.

У рыб яичник образован складками брюшины, внутри которых и происходит созревание яйцеклеток. Созревание яйцевых клеток у рыб идет сложнее, чем у млекопитающих. Клетки находятся на разных стадиях развития. Самые мелкие – *овогонии* – не участвуют в данном нересте.

При внешнем осмотре рыбы и ее внутренних органов в раннем периоде развития определить пол, как правило, не представляется возможным, особи классифицируются как *ювенильные*.

Ранние стадии развития гонад довольно сложные и многообразные. Первичные половые клетки имеют способность развиваться как по мужскому, так и по женскому типу. Соотношение женских и мужских половых гормонов в организме рыбы обуславливает путь развития

первичных половых клеток. Особенно велика в этом роль гормонов гипофиза.

Есть рыбы, которые в раннем возрасте являются самками, а затем функционируют как самцы. Бывает и наоборот.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб: учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.- метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Филогенез и онтогенез кровеносной системы. Понятие о круге кровообращения.
2. Строение сердца рыб
3. Артериальная система
4. Венозная система
5. Органы кроветворения и факторы иммунитета рыб

1. Обмен веществ у простейших многоклеточных обеспечивается за счет диффузии. Затем с усложнением организации формируются специальные каналы (сосуды), по которым движется в одном направлении гемолимфа. Движение гемолимфы осуществляется благодаря движениям всего тела. Позднее начинают развиваться пульсирующие участки сосудов с мышечной оболочкой (сердца) и появляется замкнутая система сосудов.

Простая замкнутая кровеносная система, характерная для кольчатых червей, состоит из двух продольных сосудов – дорзального и вентрального, соединенных друг с другом на концах тела.

С развитием жаберного дыхания в головном конце тела происходит усложнение сосудистой системы. В основании приносящих жаберных сосудов развиваются пульсирующие мышечные участки – жаберные сердца.

Затем в связи с усложнением организации первичноводных рыб жаберные сердца сменяются одним более крупным сердцем, расположенным в основании головы позади жаберного аппарата. В онтогенезе сердечно-сосудистая система развивается из мезенхимы. Клетки мезенхимы на ранних стадиях развития обособляются в виде кроветворных островков, из которых в дальнейшем дифференцируются клеточные элементы крови (эритроциты, лейкоциты, тромбоциты).

Другие клетки мезенхимы образуют вокруг кровяных островков скопления – стенки, затем из них закладываются сосуды, в первую очередь сосуды желточного мешка.

Главным отличием кровеносной системы рыб от других позвоночных является наличие одного круга кровообращения и двухкамерного сердца, наполненного венозной кровью.

Кровообращение у рыб происходит по системе замкнутых полых органов. Эта система включает сердце, ряд артериальных кровеносных сосудов (луковица аорты, брюшная аорта, приносящие жаберные артерии, капиллярная сеть жабр, в которой течет венозная кровь, выносящие жаберные артерии, корни спинной аорты, сонная артерия, подглоточные артерии, чрево-брыжеечная артерия, нижняя брыжеечная артерия, хвостовая артерия и капиллярная артериальная сеть в органах и тканях), а также ряд венозных сосудов (капиллярная венозная сеть, передняя кардинальная и нижняя яремная вены, задние кардинальные вены, кювьеровы протоки, печеночная вена), венозный синус, предсердие, желудочек, из которого кровь выталкивается в луковицу аорты.

Таким образом, у рыб один круг кровообращения с двумя капиллярными системами. У животных и человека два круга кровообращения – большой и малый.

2. Сердце у рыб небольшое, составляющее примерно 1 % массы тела. Из этого правила, конечно, есть исключения. Например, у летучих рыб масса сердца достигает 2,5 % массы тела. У птиц этот показатель составляет примерно 16 %.

Сердце костистых рыб двухкамерное, но состоит из четырех отделов: венозного синуса, предсердия, желудочка и луковицы аорты. Имеющийся у осетровых рыб четвертый отдел – артериальный конус – у костистых рыб заменен луковицей аорты; сокращаются только предсердие и желудочек. Как и у большинства водных позвоночных, имеющих только один круг кровообращения, через сердце проходит чисто венозная кровь. Венозная кровь по венам собирается в кювьеровы протоки, а из них – в венозный синус, затем из него попадает в предсердие, а оттуда – в желудочек. Сокращением мышц желудочка кровь проталкивается в брюшную аорту.

Сердце лежит в вентральной части жаберной области позади края нижней челюсти (у челюстной и подъязычной дуг). При вскрытии можно видеть, что наиболее вентрально (со стороны брюшной полости) относительно всех других отделов сердца располагается желудочек (*ventriculus*), стенки его довольно толстые, розового цвета.

Предсердие (*atrium*) лежит дорзальнее от желудочка, т. е. под ним (для препарирования), и частично охватывает желудочек с боков. Стенки предсердия тонкие. Темно-красный цвет предсердия обусловлен цветом просвечивающейся крови. Дорзальнее и несколько сзади лежит место соединения предсердия с венозным синусом. Венозный синус (*sinus venosus*) лежит каудальнее от предсердия, примерно на его уровне. Он тонкостенный и имеет вид треугольной полости, лежащей поперек тела. У карпа венозный синус короче, чем у щуки. Сверху в него впадают кювьеровы протоки, имеющие вид тонкостенных трубок. В дорзальную часть протока впадает крупная *задняя кардинальная вена*. Если оттянуть вверх плечевой пояс, то будет видна и несущая кровь от головы *передняя кардинальная вена*, также впадающая в верхнюю часть кювьерова протока.

При разрезе можно заметить отверстия на правой и левой стороне венозного синуса. Это отверстия кювьеровых протоков. С полостью предсердия венозный синус сообщается широким отверстием.

На дорзальной и вентральной сторонах синусо-артериального отверстия расположены полулунные (синоатриальные) клапаны. Действие этих клапанов препятствует обратному току крови из предсердия в венозный синус при сокращении предсердия.

В месте соединения предсердия и желудочка имеется атриовентрикулярное отверстие, которое соединяет эти два отдела сердца. В просвете этого отверстия находятся два атриовентрикулярных клапана. Они имеют вид карманов, открытая сторона которых направлена в сторону желудочка. Клапаны прирастают к передней и задней стенкам желудочка. При поступлении крови из предсердия в желудочек клапаны прижимаются к

стенкам желудочка и не препятствуют току крови. При сокращении желудочка клапаны под давлением крови расправляются, их медиальные стенки плотно соединяются друг с другом и препятствуют попаданию крови в предсердие. Полость желудочка невелика, и по ширине она немного превосходит просвет брюшной аорты.

Краниальным концом полость желудочка соединяется с полостью начального отдела брюшной аорты – луковицей аорты. На границе желудочка и брюшной аорты расположены два полулунных клапана. Они полулунной формы и наружными краями прикреплены к правой и левой стенкам полости желудочка и частично к стенке аорты. Свободные края, соприкасаясь друг с другом, свешиваются в просвет полости желудочка. При прохождении крови из желудочка клапаны прижимаются к стенкам, образуя просвет. При обратном токе крови клапаны расправляются и препятствуют попаданию крови из луковицы аорты в желудочек.

Сердце имеет три оболочки: эндокард (тончайшая оболочка, которая выстилает полости сердца), миокард (мышечный слой) и эпикард (наружная оболочка сердца). Эпикард соединяется одним листком с миокардом, а другим (перикард) отделен от миокарда полостью, которая заполнена серозной жидкостью.

Перикард, или сердечная сумка, – прочная соединительная ткань, предохраняющая сердце от чрезмерного растяжения. Особенно большую роль играет перикард при мышечной нагрузке.

3. Артериальная система костных рыб состоит из целого ряда кровеносных сосудов, которые доставляют кровь от сердца ко всем частям тела. Эти сосуды носят название *артерий*, хотя не во всех из них течет артериальная кровь. Отходящий непосредственно от сердца крупный сосуд – *брюшная аорта* – несет венозную кровь, которая, пройдя по приносящим жаберным артериям к жабрам и там обогатившись кислородом (став артериальной кровью) в капиллярной жаберной сети, по выносящим *жаберным артериям* собирается в два параллельных сосуда – *корни спинной аорты*, которые сливаются в идущую вдоль всего тела *спинную аорту*.

Основные сосуды артериальной системы рыб следующие:

1) *приносящие жаберные артерии* – разветвляются в жабрах на капиллярную сеть, по ним течет венозная кровь. В результате слияния выносящих жаберных артерий (у нижних концов жабр) образуется средняя поджаберная артерия. Она разветвляется на подключичную (питает пояс передних плавников) артерию и коронарную, или венечную, артерию, которая питает кровью сердце;

2) *чрево-брыжеечная артерия* – отходит от вентральной стороны спинной аорты и тянется вдоль брыжейки, отдавая многочисленные мелкие артерии к печени, стенкам желудка и кишечника. От чрево-брыжеечной артерии отходит артерия, которая питает кровью плавательный пузырь и газовую железу, половые железы;

3) *нижняя брыжеечная артерия* – отходит в задней части от спинной аорты и снабжает кровью заднюю часть плавательного пузыря и конец кишечника;

4) *спинная аорта* – идет вдоль позвоночника, непосредственно прилегая к нему. На уровне межпозвоночных пространств она узкая, на уровне тел позвонков расширяется не только в боковые стороны, но и входя в специальные углубления на вентральной стороне позвонков, так что вся она имеет четкообразный вид. От дорзально-боковых частей аорты отходят сегментарные сосуды, одни из них идут к мускулатуре, а другие – к почкам. Спинную аорту можно проследить до половины брюшной полости, а дальше она прикрыта почками.

Спинная аорта в хвостовом отделе идет внутри гемального канала и носит название *хвостовой артерии*. Ее можно видеть на поперечном разрезе, если отрезать заднюю часть хвостового отдела. Она лежит под телом позвонка над тонкостенным сосудом – хвостовой веной.

4. Сосуды, которые несут венозную кровь от задних частей тела, описаны ниже.

Хвостовая вена проходит в хвостовом отделе гемального канала, под хвостовой артерией.

Выйдя из гемального канала, хвостовая вена идет по дорзальной стороне почек и на слиянии мочеточников делится на две *воротные вены почек*, которые собирают кровь из почек, селезенки, желудка. Они впадают в *задние кардинальные вены*, проходят по вентральной стороне почек, с правой и левой стороны.

Правая задняя кардинальная вена. На своем пути принимает многочисленные вены от почек и постепенно утолщается. Кровь, поступающая в правую заднюю кардинальную вену, частично проходит через воротную систему почек. Но часть крови поступает прямо из хвостовой и воротной вены почек через имеющиеся анастомозы.

Левая задняя кардинальная вена проходит по вентральной стороне левой почки. Кровь, поступающая в нее из левой воротной вены почек, целиком проходит через воротную систему. Каждая из кардинальных вен проходит через вещество почки, выходит из его передней боковой части и сразу же на выходе сливается с передней кардинальной веной, образуя *кювьеровы протоки*.

Передние кардинальные, или верхние яремные, вены – парные сосуды, несущие венозную кровь от верхних частей головы. Начало яремных вен – в области глазниц. Затем вены сливаются, и общая вена идет вдоль основания черепа, сливается с *голоидной веной* (на внутренней поверхности жаберной крышки). Далее передняя кардинальная вена идет параллельно корню спинной аорты и, пройдя вдоль переднего края почки, сливается с задней полой веной.

Кювьеровы протоки – парные сосуды, которые лежат на уровне заднего конца сердца. Они образуются в результате слияния кардинальных вен соответствующих сторон. Протоки вливаются в венозный синус.

Нижняя яремная вена несет кровь от нижних частей головы и тянется параллельно брюшной аорте. На уровне переднего конца окологердечной сумки она делится на два сосуда, которые впадают в кювьеров проток.

В кювьеров проток также впадает *воротная вена печени*, которая собирает кровь от внутренних органов, и *печеночная вена*, собирающая кровь от печени.

5. Иммунитет – одно из защитных свойств организма. У рыб иммунологическая защита осуществляется путем воздействия клеточных и гуморальных факторов на чужеродные агенты. Эту роль выполняют клетки ретикулоэндотелиальной системы (РЭС) или ретикулолимфоидной ткани (РЛТ).

Основная масса РЛТ у рыб расположена вдоль туловищных позвонков в области про-, мезо- и метанефроса и включает:

1) *фиксированные (неподвижные) клетки* (в основном ретикулярные) кроветворных органов: жаберный аппарат, почка, селезенка, тимус, стенка кишечника, панкреатическая железа (поджелудочная), эндотелий кровеносных сосудов и сердца, капилляров печени, гистиоциты и адвентициальные клетки различных органов;

2) *подвижные клетки*: лейкоциты (90 % – это малые лимфоциты), клетки плазматического и лимфоидного рядов.

Около 70 % туловищного и хвостового отделов почек состоят из клеток ретикулолимфоидной ткани. Поэтому почки – один из основных органов, где происходит гемопоэз и синтез антител. В почках рыб функционально активных иммунокомпетентных клеток концентрируется значительно больше, чем в других тканях. Эти клетки делятся по своему функциональному значению на следующие:

- *клетки, воспринимающие и разрушающие антиген* (малые лимфоциты, клетки, дающие начало макрофагам, ретикулярным клеткам, нейтрофилам и эозинофилам);

- *антителосинтезирующие* (клетки плазматического ряда, лимфобласты и пролимфобласты);

- *клетки иммунологической памяти* (малые лимфоциты).

К реакциям иммунитета, которые обеспечивают постоянство внутренней среды организма, относятся: фагоцитоз, синтез антител, отторжение трансплантата и различного рода паразитов, реакция гиперчувствительности и т. д.

Система иммунитета у рыб включает помимо клеточных и *гуморальные факторы*: неспецифические (пропердин, лизоцим, интерферон) и специфические (антитела). Сыворотка крови рыб содержит следующие виды антител: преципитины, агглютинины, лизины, трансферрины, вируснейтрализующий фактор, которые также выполняют защитные функции.

Иммунитет связан с разными морфологическими структурами и зависит от воздействия на них различных экологических факторов (сезон, температура, освещенность, наличие в воде токсичных веществ, радиация и т. д.).

Органы кроветворения: эндотелий сердца, эндотелий кишечника, почки, печень, тимус, селезенка, лимфоидные органы, жаберный аппарат, эндотелий сосудов.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб : учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: НЕРВНАЯ СИСТЕМА РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Особенности строения нервной системы рыб.
2. Строение периферической нервной системы
3. Головной мозг
4. Спинной мозг

1. Нервная система современных хрящевых рыб как хищников имеет усложненное строение по сравнению с древними костными рыбами. В туловищной области спинномозговые нервы образуют сложные сплетения, иннервирующие парные плавники. Головной мозг имеет прогрессивно организованный передний мозг с обособлением двураздельного желудочка. Промежуточный мозг ясно расчленен на отделы. Средний мозг становится центром зрения, продолговатый мозг служит центром статоакустики и органов боковой линии, а также всего висцерального аппарата (челюстного и жаберного). Мозжечок регулирует моторику всего тела.

Нервная система всех современных костистых рыб имеет типичное строение для первичноводных позвоночных, каковыми являются все подклассы костных рыб. Однако каждый подкласс отличается ярко выраженными особенностями.

Все же костные рыбы отличаются слабым развитием переднего отдела головного мозга, перепончатая крыша этого отдела не имеет нервных клеток.

В дне промежуточного мозга обособляется особый отдел – сосудистый мешочек, свойственный только рыбам.

Средний мозг сложно дифференцирован, он расчленен на зрительный и слуховой отделы, а также имеет сложную сетевидную формацию, которая координирует всю нервную деятельность. Продолговатый мозг также сложно дифференцирован в связи с большой ролью в жизни рыб органов статоакустики и кожных органов чувств. Мозжечок достигает крупных размеров. От головного отдела отходят 10 пар головных нервов.

Единство организма и среды осуществляется при помощи центральной нервной системы. Основной структурной единицей нервной системы является нейрон. Нейрон – нервная клетка с отростками: длинным (аксоном) и короткими (дендритами).

Деятельность нервной системы – рефлекторная. Рефлекс – ответная реакция организма на раздражение с участием центральной нервной системы.

По топографическим признакам нервную систему делят на центральный и периферический отделы.

Центральный отдел, или центральная нервная система (ЦНС), включает головной и спинной мозг. К периферическому отделу, или периферической нервной системе, относят все нервные волокна, т. е. все периферические проводящие пути, которые состоят из чувствительных (афферентных) и двигательных (эфферентных) нервных волокон.

2. Периферическая нервная система по функциональному признаку делится на соматическую (анимальную) и вегетативную (автономную). Соматические нервные волокна выходят из спинного мозга постепенно и распределяются в соответствующих метамерах тела. Распределение волокон вегетативной нервной системы не соответствует метамерному строению тела. Соматические нервы иннервируют только скелетную мускулатуру. Вегетативная нервная система иннервирует все органы, в том числе и скелетную мускулатуру. Волокна соматической нервной системы доходят до периферии, не прерываясь, а волокна вегетативной нервной системы обязательно прерываются в нервных ганглиях (узлах, сплетениях). Следовательно, *нервные пути вегетативной нервной системы состоят из двух нейронов*: клеточное тело первого нейрона лежит в центральной нервной системе (спинной или головной мозг), его аксон (преганглионарное нервное волокно) оканчивается в нервном узле – ганглии, где лежит клеточное тело второго нейрона. Аксон второго нейрона (постганглионарное нервное волокно) оканчивается в стенке иннервируемого органа.

Эфферентные пути вегетативной и соматической нервной системы разные. Из спинного мозга все эфферентные импульсы выходят по вентральному корешку каждого позвонка. У рыб этот корешок делится на три веточки: по двум веточкам импульсы идут к мышцам, а по третьей – к внутренним органам. Аfferентные пути вегетативной и соматической нервной системы общие.

Вегетативную нервную систему делят на две части: симпатическую и парасимпатическую.

Медиатором (передатчиком возбуждения) в синапсах парасимпатической нервной системы является ацетилхолин, симпатической – адреналин.

Центры парасимпатической нервной системы располагаются в среднем и продолговатом мозге. Наличие нервных центров в крестцовом отделе спинного мозга у рыб не доказано. В парасимпатической нервной системе преганглионарные нервные волокна – длинные и идут в соответствующие парасимпатические ганглии. Обычно эти ганглии расположены в стенке иннервируемого органа. Постганглионарные нервные волокна – короткие. Интервал времени между возникновением нервного импульса и реакцией эффектора очень короткий (сотые и тысячные доли секунды).

Центры симпатической нервной системы связаны со спинным мозгом. На выходе из спинного мозга преганглионарные волокна симпатической нервной системы прерываются в ганглиях пограничного симпатического ствола. Эти ганглии расположены по двум сторонам позвоночника и в ганглиях полости тела. Преганглионарные нервные волокна симпатической нервной системы короткие, постганглионарные – длинные. Интервал времени между возникновением импульсов в волокнах вегетативной системы и реакцией эффектора составляет несколько секунд. Нервные волокна вегетативной нервной системы обладают низкой возбудимостью и малой

скоростью проведения возбуждения. Основой парасимпатической системы является *блуждающий нерв*.

По сравнению с нервной системой высших позвоночных нервная система рыб характеризуется рядом примитивных черт.

У рыб ЦНС имеет вид нервной трубки, которая тянется вдоль позвоночника. Часть ее, лежащая над позвоночником, защищена верхними дугами позвонков и образует спинной мозг, а передняя часть, защищенная черепом, расширяется и образует головной мозг. На поперечном разрезе мозга хорошо различимы серое и белое вещество. Серое вещество – это тела нервных клеток (нейронов), а белое вещество – это отростки нервных клеток (дендриты и аксоны). Общая масса мозга рыб по сравнению с птицами и млекопитающими в процентах от массы тела в 3–8 раз меньше и составляет от 0,02 до 0,94 % массы тела. Например, у щуки на 1 г массы мозга приходится примерно 1500 г массы тела, а у акулы – 37000 г.

3. Головной мозг рыб подразделяется на следующие отделы: передний мозг, промежуточный мозг, средний мозг, мозжечок, продолговатый мозг, который без резкой границы переходит в спинной мозг.

Передний мозг имеет вид двух полушарий, к которым прилегают обонятельные луковицы, где происходит первичный анализ раздражителей обонятельных почек (распознавание запахов). Нервные клетки располагаются главным образом в основании, полости желудочков и обонятельных долях. В переднем мозге осуществляется анализ и синтез всей информации, поступающей от органов обоняния. Здесь же расположены нервные центры, которые ответственны за процессы икрометания, охраны икры (родительские инстинкты), инстинкт стаи, агрессии и др.

Промежуточный мозг состоит из трех образований:

- 1) эпителиамуса – самой верхней надбугровой области;
- 2) таламуса – средней части, в которой находятся зрительные бугры;
- 3) гипоталамуса – подбугровой области, где расположены многочисленные ядра, т. е. скопления нервных клеток, продуцирующих нейrogормоны (окситоцин, вазопрессин, серотонин).

Эпителиамус (epithalamus) состоит из эпифиза, или пинеального органа, и габенулярных ядер. *Эпифиз* – рудимент третьего глаза, он функционирует в основном как эндокринная железа. К эпителиамусу относится также уздечка (габенула), которая располагается между передним мозгом и крышей среднего мозга. Она представлена двумя габенулярными ядрами, соединенными между собой особой связкой, к которым подходят волокна от эпифиза и обонятельные волокна переднего мозга. Таким образом, эти ядра имеют отношение к световосприятию и обонянию. Эфферентные волокна идут к среднему мозгу и к нижерасположенным центрам. Зрительные бугры расположены в центральной части промежуточного мозга и своими внутренними боковыми стенками ограничивают третий желудочек. В таламусе различают дорзальную и вентральную области. В дорзальном таламусе у акул имеется ряд ядер: наружное коленчатое тело, переднее, внутреннее и медиальное ядра.

Гипоталамус (hypothalamus) является главным центром, куда поступает информация из переднего мозга. Сюда поступают афферентные импульсы от вкусовых окончаний и от акустической системы. Эфферентные волокна от гипоталамуса идут к переднему мозгу, к дорзальному таламусу, тектуму, мозжечку, нейрогипофизу.

Средний мозг (mesencephalon) представлен зрительными долями. Зрительные доли являются зрительными центрами. В них оканчиваются волокна зрительного нерва. Тектум (лат. *tectum* – крыша) – это парные образования, отделенные друг от друга глубокой продольной бороздой. Дно полости среднего мозга называется *покрышкой*. В нем имеется сложная система ядер и проводящих путей, носящих название *сетевидной формации*, которая является центром координации нервной деятельности рыб. Ниже располагаются мощные продольные пучки волокон, связывающих продолговатый мозг с промежуточным, они называются *ножками мозга*.

В дне полости среднего мозга выделяются два бобовидных возвышения, которые получили название *полулунных тел*. Они служат центрами органов чувств боковой линии. Средний мозг играет важную роль в регуляции окраски рыб. При удалении глаз рыба темнеет, а при разрушении тектума тело светлеет.

Мозжечок (cerebellum) расположен в задней части головного мозга, частично прикрывает сверху продолговатый мозг. Он расположен непосредственно за зрительными долями и у щуки имеет округлую, а у окуня и карпа – почти шарообразную форму. Выступающая вверх часть называется *телом мозжечка*, а боковые части – *ушками мозжечка*. Передний конец мозжечка вдается в третий желудочек, образуя заслонку мозжечка. Мозжечок лучше развит у рыб с большей подвижностью (тунцы, скумбрия, тресковые).

Мозжечок связан афферентными и эфферентными путями с тектумом, гипоталамусом, таламусом, продолговатым и спинным мозгом и может служить высшим органом интеграции нервной деятельности рыб.

В ушки мозжечка поступают волокна от ядер VIII и X пар нервов. Мозжечок у рыб является местом замыкания условных рефлексов, поступающих с внутренних органов и боковой линии. Считается, что у рыб мозжечок выполняет моторные и трофические функции, так как при его разрушении нарушается координация движений и наступает смерть через 3–4 нед.

Продолговатый мозг (myelencephalon) передним отделом заходит под мозжечок, а сзади без видимых границ переходит в спинной мозг. У щуки по бокам задней трети продолговатого мозга, непосредственно к нему прилегая, лежат два полупрозрачных пузырька – части статоакустического органа, которые содержат отолиты. У карпа и окуня передний отдел продолговатого мозга хорошо виден. При удалении крышки этого отдела видна большая *ромбовидная ямка*, которая служит полостью четвертого желудочка. У щуки ромбовидная ямка расширена на переднем конце, а сзади переходит в узкую медиальную щель. У окуня она продолговатая.

В утолщенных краях ямки – *вагальных долях* – залегают ядра X пары черепно-мозговых нервов. У карпа вагальные доли развиты очень сильно, а

между ними со дна четвертого желудочка поднимается медиальный бугор. Впереди от вагальных долей по бокам от медиального бугра видны утолщения – *слуховые доли*, которые включают в себя ядра акустического нерва. Вагальные доли у карпа продолжаются и назад на спинной мозг. Они называются в этом месте задними долями. Продолговатый мозг выполняет ряд функций, являясь проводником импульсов от спинного мозга к различным отделам головного мозга и наоборот.

Нервные импульсы проводятся как в нисходящем, т. е. к спинному мозгу, так и в восходящем направлениях – к среднему, промежуточному и переднему мозгу, а также к мозжечку.

В продолговатом мозге расположены ядра шести пар черепно-мозговых нервов (V–X). Из этих ядер, т. е. скоплений нервных клеток, берут начало соответствующие черепно-мозговые нервы, выходящие попарно с двух сторон мозга. Эти пары нервов приведены ниже.

V – тройничный нерв. Начинается на боковой поверхности продолговатого мозга и делится на три ветви:

1) глазничный нерв, который иннервирует переднюю часть головы;

2) верхнечелюстной нерв. У карпа проходит под глазом вдоль верхней челюсти и иннервирует кожу передней части головы и небо; у щуки он входит в переднюю стенку глазницы, прободает ее и выходит на поверхность, иннервируя кожу верхней части головы;

3) нижнечелюстной нерв. У щуки тянется вниз, вдоль заднего края глазницы и подходит к заднему краю нижней челюсти, иннервирует кожу, выстилку ротовой полости и частично мышцы, связанные с нижней челюстью. У окуня основная часть нерва идет под мускулом, приводящим нижнюю челюсть. У карпа в связи с небольшими размерами ротового отверстия ветвь проходит по нижней части глазницы вместе с верхнечелюстным нервом.

VI – отводящий нерв. Берет начало от дна продолговатого мозга, вблизи средней линии и иннервирует наружную (заднюю) косую мышцу глаза.

VII – лицевой нерв. Имеет много ветвей, отходящих от продолговатого мозга позади тройничного нерва и нередко с ним связан. Образует сложный ганглий, от которого отходят две ветви: нерв органов боковой линии головы и нерв, иннервирующий слизистую оболочку неба, подвижную область, вкусовые сосочки полости рта и мышцы жаберной крышки.

VIII – слуховой или чувствительный нерв. Иннервирует внутреннее ухо и лабиринтовый аппарат. Его ядра располагаются между ядрами блуждающего нерва и основанием мозжечка.

IX – языкоглоточный нерв. Отходит от боковой стенки продолговатого мозга и иннервирует слизистую оболочку неба и мышцы первой жаберной дуги.

X – блуждающий нерв. Отходит от боковой стенки продолговатого мозга многочисленными веточками, которые образуют две ветви: боковой нерв, иннервирующий органы боковой линии, и нерв жаберной крышки, иннервирующий жаберный аппарат и некоторые внутренние органы (пищевод, желудок, сердце, кишечник, печень). От нерва жаберной крышки

отходят жаберные ветви. У карпа в связи с обработкой пищи в ротоглоточной полости каждая из жаберных ветвей блуждающего нерва очень мощная и над верхними концами жабр образует утолщение, от которого отходит целый пучок нервов. У карпа хорошо выражена ветвь, идущая к пятой жаберной дуге, которая несет глоточные зубы. У акул имеется XI пара – конечный нерв, ядра которого расположены на передней или нижней стороне обонятельных долей. Нервы проходят по дорзолатеральной поверхности обонятельных трактов к обонятельным мешкам.

В области продолговатого мозга располагаются жизненно важные центры: дыхания, сердечной деятельности, пищеварительного аппарата, центр, регулирующий работу хроматофоров, т. е. приспособления окраски тела к окружающей среде.

У рыб, имеющих электрические органы, сильно разрастаются двигательные области продолговатого мозга и образуются крупные электрические доли, которые являются центром синхронизации разрядов отдельных электрических пластинок. Они иннервируются различными мотонейронами спинного мозга. В результате этой синхронизации разряд всех пластинок происходит одновременно, и это приводит к увеличению его напряжения.

У рыб, ведущих малоподвижный образ жизни, большое значение имеет вкусовой анализатор, поэтому у них развиваются в продолговатом мозге специальные вкусовые доли. В продолговатом мозге также расположены центры, управляющие движением плавников.

Особое значение в составе продолговатого мозга имеет группа ганглиозных клеток в виде своеобразной нервной сети, которая получила название *ретикулярной формации*. Она начинается в спинном мозге, далее встречается в продолговатом и среднем мозге. У рыб ретикулярная формация связана с афферентными волокнами слухового нерва (VIII) и нервов боковой линии (X), а также волокнами, отходящими от среднего мозга и мозжечка. Ретикулярная формация в функциональном отношении – единое образование. В ее составе имеются гигантские *маутнеровские* клетки, иннервирующие плавательные движения рыб. У некоторых рыб, которые отличаются высокой плавательной активностью, развивается так называемая олива продолговатого мозга и ее добавочное ядро, которые координируют деятельность туловищной и хвостовой мускулатуры и осуществление сложных координированных движений.

Кроме вышеупомянутых пар головных нервов, у рыб имеются еще приведенные ниже головные нервы.

I – *обонятельный нерв*. У костных рыб наблюдаются два варианта. У карпа обонятельная луковица непосредственно прилегает к обонятельной капсуле и от нее идет обонятельный нервный тяж, соединяющий ее с передним мозгом, он является обонятельным трактом, как у акул.

У щуки и окуня обонятельная луковица непосредственно прилегает к переднему мозгу. Нервные волокна, идущие от обонятельной капсулы, являются отростками рецепторных клеток и образуют обонятельный нерв.

II – *зрительный нерв* – отходит от зрительного перекрестка на дне промежуточного мозга и имеет вид белого толстого тяжа, который ведет в глазное яблоко.

III – *глазодвигательный нерв* – берет начало от среднего мозга и иннервирует три прямые глазные мышцы и одну косую (нижнюю).

IV – *блоковый нерв* – начинается на крыше среднего мозга, на границе с мозжечком. У окуня и карпа он тянется самостоятельно от верхней стенки глазницы, а у щуки – вместе с глазничной ветвью V нерва (тройничного). Иннервирует верхнюю косую мышцу глаза.

4. Спинной мозг рыб занимает позвоночный канал от головы до хвоста. В передней части тела он переходит в продолговатый мозг. Спинной мозг состоит из спинномозгового канала, вдоль которого располагаются нервные клетки мультиполярного типа, т. е. с большим количеством отростков. Спинной мозг покрыт тремя оболочками: мягкой, или сосудистой (внутренней), паутинной (средней) и твердой (наружной). Пространство между мягкой и паутинной оболочками и спинномозговой канал заполнены спинномозговой жидкостью. На поперечном разрезе вещество мозга имеет округло-треугольную форму. Серое вещество образует дорзальные и вентральные рога и расположено внутри; на периферии находится белое вещество, включающее дорзальные, вентральные и латеральные столбы. Серое вещество образовано телами нейронов, а белое – отростками нервных клеток.

Дорзальные столбы состоят из чувствительных нервных волокон, по которым импульсы возбуждения идут к головному мозгу. Вентральные столбы содержат двигательные волокна; идущие по ним импульсы от головного мозга передаются на органы эффектора. Латеральные (боковые) столбы содержат и центробежные, и центростремительные волокна, по которым импульсы возбуждения идут и на периферию от головного мозга, и к центру, т. е. в головной мозг с периферии.

Спинной мозг функционально подразделяется на сегменты соответственно числу позвонков, от которых отходят спинномозговые нервы. Они выходят из вентральных (брюшных) и дорзальных (спинных) корешков спинного мозга.

Дорзальные корешки начинаются от биполярных нервных клеток, расположенных в спинномозговых ганглиях. По этим корешкам возбуждение идет в спинной мозг.

Вентральные корешки начинаются от моторных клеток, расположенных в вентральных рогах спинного мозга. По этим корешкам возбуждение из центральной нервной системы распространяется на периферию. У рыб вентральные и дорзальные корешки соединяются после выхода из спинного мозга и образуют смешанные спинномозговые нервы, посегментно выходящие с правой и левой стороны. Спинномозговой нерв затем распадается на три ветви – спинную, брюшную и внутреннюю, которые регулируют соответствующие мышцы, кровеносные сосуды и внутренние органы. В состав внутренней ветви входят волокна вегетативной нервной системы.

Спинной мозг выполняет рефлекторную и проводниковую функции. Рефлекторная функция заключается в осуществлении спинным мозгом ряда простых рефлексов: двигательные реакции туловища и плавников.

В спинном мозге заложены нервные центры управления хроматофорами, сосудодвигательные центры внутренних органов.

Проводниковая функция спинного мозга заключается в проведении нервных импульсов в головной мозг и из головного мозга на периферию. Афферентная импульсация по боковым чувствительным столбам передается в продолговатый мозг и мозжечок.

Среди эфферентных элементов в спинном мозге рыб имеются гигантские аксоны маунтеровских клеток – двух крупных нейронов, лежащих в продолговатом мозге. Эти аксоны образуют ретикуло-спинальный тракт до самого конца спинного мозга. Маунтеровские клетки играют роль в запуске стартового броска рыбы при звуковом пугающем раздражении, вызывая резкое движение хвостового плавника. Эти рефлексы отсутствуют или плохо развиты у донных рыб.

У рыб, в отличие от высших животных (млекопитающих), спинной мозг при перерезке регенерирует и восстанавливает свою деятельность.

Проведены опыты по высокой перерезке спинного мозга у карася. Сразу после перерезки карась не способен плавать, но через два месяца плавательные движения у него восстанавливаются. При гистологическом исследовании обнаруживается регенерация нервных путей. Но для осуществления локомоторного ритма у спинальных (с перерезанным спинным мозгом) рыб нужна афферентная импульсация, т. е. возбуждение, идущее от мышц туловища в центры спинного мозга.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб: учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Химическая природа и механизм действия гормонов
2. Расположение в организме и функция отдельных желез

1. Эндокринная система (от греч. *endo* – внутри и *krino* – выделяю) образована органами, которые вырабатывают и выделяют в кровь гормоны, осуществляющие гуморальную регуляцию функций организма.

Химическая природа гормонов различна: это и стероиды, и пептиды, и производные аминокислот, и производные жирных кислот.

При этом все они обладают рядом общих черт:

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

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

Все стероидные гормоны гидрофобны; их транспортирование по кровеносному руслу осуществляют специальные переносчики. Однако внутрь клетки ввиду своей липофильности они проникают легко.

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. В результате индуцированной стероидным гормоном транскрипции и трансляции в клетке-мишени в течение нескольких часов образуется 3–5 новых белков.

Белковые гормоны, например соматотропный гормон (СТГ), тиреотропный гормон (ТТГ), фолликулостимулирующий гормон (ФСГ), лютеинизирующий гормон (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 *мессенджерами*, под влиянием комплекса из гормона и белка-рецептора мембраны клетки-мишени. Роль мессенджеров выполняют в основном три агента – циклический аденозинмонофосфат (цАМФ), ионизированный кальций и диацилглицерин.

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

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.

2. Эндокринные органы (железы внутренней секреции) расположены в различных местах организма рыб и морфологически между собой не связаны. Однако тесная функциональная связь, соподчинение и взаимная зависимость друг от друга позволили объединить их в единую систему.

К железам внутренней секреции рыб относятся:

- нейросекреторные отделы промежуточного мозга: гипоталамус, гипофиз, эпифиз;

- щитовидная железа;

- ультимобранхиальные железы;

- хромаффиновые железы;

- интерреналовые железы;

- урофиз, или урогипофиз (нейрофиз);

- островковая ткань поджелудочной железы;

- яичники;

- семенники.

Большинство желез внутренней секреции являются компактными органами, которые состоят из соединительнотканной стромы и железистой паренхимы. Паренхима образована эпителиальной или нервной тканью, клетки паренхимы формируют тяжи, скопления, фолликулы, тесно прилегающие к многочисленным капиллярам. Выводных протоков у клеток нет, поэтому секреты (гормоны) выделяются непосредственно в кровь. В связи с этим масса крови, проходящая по сосудам железы, в несколько раз превосходит массу железистой паренхимы.

В зависимости от того, из какой ткани происходят железы внутренней секреции, они делятся на следующие виды:

- эпителиальные (щитовидная, ультимобранхиальные железы, передняя и средняя доли гипофиза, интерреналовые, островки поджелудочной железы, тимус);

- нервные (хромаффиновые железы);

- нейроглиальные (задняя доля гипофиза, эпифиз).

В функциональном отношении в эндокринной системе различают железы первого и второго порядка, т. е. центральные и периферические звенья.

Железой внутренней секреции первого порядка является гипофиз, который, в свою очередь, находится под регулирующим влиянием эпифиза и гипоталамуса. Роль гипоталамуса в эндокринной системе определяется тем, что он регулирует функцию гипофиза. Нейросекреторные клетки объединены в ядра, в которых вырабатываются нейросекреты,

стимулирующие (либерины) или замедляющие (статины) выработку гормонов гипофиза.

Из нейросекреторных ядер, характерных для промежуточного мозга (гипоталамуса) костистых рыб, – преоптического и латерального – у осетровых имеется только преоптическое; в этом отношении осетровые стоят ближе к двоякодышащим рыбам и амфибиям. Клетки преоптического ядра в виде двух симметрично расположенных групп находятся вдоль боковых стенок желудочка. Размер клеток – 50–100 мкм. Секреторные включения представлены гомори-положительными гранулами, которые в большом количестве рассеяны по цитоплазме. Гранулы выводятся непосредственно в полость III желудочка либо проводятся по отросткам клеток в сторону гипофиза. Окончания проводящих секрет нервных волокон (тела Герринга) обнаруживаются в трубчатых тяжах нейрогипофиза, часть проводящих нейросекрет волокон оканчивается вблизи синусоидных капилляров, которые являются частью общей сосудистой системы оболочки мозга и гипофиза. Клетки гипоталамуса секретируют антидиуретический гормон, снижающий выделение мочи и окситоцин (ихтиотоцин), регулирующий водно-солевой обмен. Нейросекрет латерального ядра гипоталамуса регулирует *гонадотропную* функцию гипофиза.

Гипофиз рыб на основании морфологических и гистологических исследований делят на два отдела: нейрогипофиз (развивается как выпячивание дна III желудочка мозга) и аденогипофиз (имеет эктодермальное происхождение). У костистых рыб аденогипофиз представлен тремя долями: передней, средней и задней. В передней доле вырабатываются следующие основные гормоны: соматотропин (гормон роста) – регулирует органогенез, регенерацию органов и тканей; тиреотропный гормон – вырабатывается базофильными клетками, регулирует функцию щитовидной железы; адренокортикотропный гормон (АКТГ) – вырабатывается базофильными клетками, регулирует синтез и секрецию кортикостероидных гормонов, стимулируя функцию интерреналовой железы, является участником гуморальной фазы реакции адаптации при воздействии на организм стресс-факторов; гонадотропные гормоны – регулируют функции половых желез, ход процесса гаметогенеза и икрометания.

В средней доле гипофиза образуется *интермедин* (меланоцитостимулирующий гормон, МСГ), который способствует экспансии (распространению) меланина в пигментных клетках кожи, вызывая потемнение тела рыбы.

Нейрогипофиз рыб состоит из ножки, отходящей от вентральной части гипофиза, и дистального расширения – нейрогипофизарной доли. Нейрогипофиз не является истинной железой нейросекретции, так как в нем не секретируются, а лишь накапливаются гормоны *вазопрессин* и *окситоцин*, которые вырабатываются нейросекреторными клетками ядер гипоталамуса. Вазопрессин (антидиуретический гормон) удерживает воду в организме, сужает кровеносные сосуды, а окситоцин является сосудорасширяющим агентом. Окситоцин, продукт секреции гипофиза («вещество объятий»),

стимулирует чувствительность во время акта любви и вызывает ощущение релаксации, удовлетворения и привязанности.

Урофиз, или нейрофиз. Кроме гипоталамо-гипофизарной нейро-секреторной системы в каудальном отделе спинного мозга костистых рыб имеется каудальная нейросекреторная система. У хрящевых она отсутствует.

На уровне пяти последних позвонков располагаются нейросекреторные клетки; отростки этих клеток составляют тракт, оканчивающийся в выросте вентральной части спинномозгового канала, называемом *урофизом* или *нейрофизом*, где происходит накопление и выведение нейросекрета.

Нервные клетки, располагающиеся в каудальной части спинного мозга костистых рыб, по морфологии значительно отличаются от обычных моторных нейронов. Размеры их находятся в пределах 70–100 мкм. Наиболее крупные клетки располагаются в проксимальной части системы. Эта часть системы характеризуется значительной васкуляризацией, кровеносные сосуды очень часто находятся в весьма тесном контакте с телом клетки. Преобладают мультиполярные нейроны, ядра клеток отличаются резко выраженной полиморфией.

Электронно-микроскопическое изучение каудальной нейросекреторной системы костистых рыб показало наличие в цитоплазме и отростках клеток крупных элементарных гранул, которые формируются в комплексе Гольджи. Нервные отростки образуют вздутия, содержащие нейросекрет.

В урофизе нейросекреторные клетки впервые открыл Дальгрэн, и они названы его именем. Эти клетки вырабатывают гормон, подобный окситоцину. Установлено, что урофиз вырабатывает и секретирует в кровь несколько близких по химическому строению веществ. Их называют уротензинами. У карпа эта железа вырабатывает также ацетилхолин. Считается, что уротензины участвуют в осморегуляции пресноводных рыб, а также вызывают сокращение мочевого пузыря, изменяют артериальное давление крови.

Эпифиз, или пинеальный орган, состоит из заполненных коллоидом клеток – пинеоцитов, пронизанных множеством кровеносных сосудов и нервных отростков. Эпифиз у миног представляет собой рудиментарный теменной глаз, в котором имеются фоторецепторные клетки, сетчатка и линза. У некоторых костистых рыб эпифиз реагирует на свет и участвует в регуляции окраски. Функции эпифиза: осуществление циркадных (суточных) ритмов деятельности организма, сезонная перестройка обмена веществ, процессы синхронизации светодинамики и созревания гонад, регуляция процессов роста и функции пигментных клеток. Механизм влияния на эти процессы связан с выработкой клетками таких гормонов, как серотонин, мелатонин и адреногломерулотропин.

Щитовидная железа. Щитовидная железа филогенетически развивается из эндостилия первичнохордовых животных. У круглоротых фолликулы разбросаны в соединительной ткани вдоль жаберных артерий и брюшной аорты, не образуя компактного органа. У хрящевых рыб щитовидная железа представлена компактным органом, лежащим между ветвями нижней челюсти впереди брюшной аорты. У костистых рыб фолликулы железы

разбросаны в соединительной ткани в области глотки, брюшной аорты, жаберных артерий, в кишечнике, селезенке, головной почке (у карпа) и других органах. Паренхима железы состоит из многочисленных фолликулов, полость которых выстлана кубическим эпителием. При повышении функциональной активности железы эпителий становится цилиндрическим. Щитовидная железа выделяет гормоны тироксин и трийодтиронин, которые усиливают двигательную активность рыб, изменяют их образ жизни (осморегуляция), особенно миграционное и нерестовое поведение проходных рыб.

Гормоны щитовидной железы влияют на другие эндокринные железы (надпочечники, половые железы и др.).

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.

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

Из тиреоидных образований рыб выделены три гормона – Т₂, Т₃ и Т₄. Из них в крови обнаруживается тетраiodтиронин (Т₄). Функция тиреоидных гормонов у рыб до конца неясна. Тироксин не дает у рыб такого однозначного эффекта по отношению к основному обмену, как у наземных животных. Метаморфоз, органогенез и регенерация тканей у рыб зависят от тиреоидных гормонов лишь частично. Исследователи отмечают гиперфункцию тиреоидных фолликулов у рыб при сезонных, пищевых миграциях и при нересте.

Эвригалинные рыбы при попадании в соленую воду также отвечают повышением функциональной активности щитовидной железы,

Функция щитовидной железы регулируется внешними факторами (соленость воды, температура, освещение) и внутренними (тиреотропный гормон гипофиза).

Ультимобранхиальные железы у костистых рыб находятся в септе между брюшной полостью и венозным синусом под пищеводом. Эти железы продуцируют гормон *кальцитонин*, который понижает содержание кальция в крови.

Ультимобранхиальная железа – структура, обнаруженная на мембране между сердцем и печенью, имеет вид белесой полоски. Клетки, ее образующие, секретируют в кровь гормон кальцитонин. Этот гормон вызывает сильнейший гипокальциемический эффект у человека и, что совершенно неожиданно, не влияет на уровень кальция в крови у лососей, из железы которых он был выделен. Объяснить это странное явление, наверное, можно следующим. У рыб кальциемии контролирует несколько систем. Роль кальцитонина, возможно, сводится только к контролю за экскрецией кальция

через жабры при содержании рыб в соленой воде. В пресной воде его жаберно-экскреторная функция блокируется.

Островковая ткань поджелудочной железы (островки Лангерганса). У круглоротых эти клетки расположены в виде скоплений в начале передней кишки (краниальное скопление) и в области желчного протока (каудальное скопление). У осетровых поджелудочная железа представляет собой компактный орган, в котором в виде островков расположены эндокринные клетки. У костистых рыб островки Лангерганса разбросаны по всей поджелудочной железе, а также в области желчного пузыря, селезенки, тонкой кишки и пилорических отростков, у карпа – в гепатопанкреасе. Островки Лангерганса – светлые образования размером 50–500 мкм, состоящие из разных типов клеток (альфа-, бета- и дельта-клеток).

Альфа-клетки расположены по периферии островка, содержат гранулы. Продуцируют гормон глюкагон, который является антагонистом инсулина. Его повышение служит сигналом для организма о необходимости повысить в крови уровень глюкозы.

Бета-клетки (их большинство) – более крупные, заполняют центр островка, вырабатывают гормон инсулин. Инсулин оказывает гипогликемический эффект путем облегчения поступления глюкозы внутрь клеток, стимуляции синтеза гликогена и угнетения неоглюкогенеза.

Дельта-клетки – немногочисленные, темные, содержат гормоны гастрин, соматостатин, липокаин, предохраняющий организм от гиперлипидемии и жирового перерождения печени.

Хромафффиновые железы. Ткань их происходит от клеток симпатической нервной системы. Хромафффиновые клетки у круглоротых расположены по сегментно вблизи аорты, кардинальных вен, сегментарных сосудов и в сердечной мышце. У хрящевых они располагаются метамерно, в виде парных тел в каждом сегменте, с двух сторон позвоночника вдоль аорты. У костистых рыб хромафффиновая ткань расположена в области задних кардинальных вен. Хромафффиновые клетки секретируют два гормона: адреналин и норадреналин (катехоламины). Функция этих клеток регулируется симпатической нервной системой. Физиологические эффекты катехоламинов в организме рыб аналогичны таковым в организме наземных животных, т. е. они дублируют симпатические влияния. В стресс-реакциях на стадии тревоги у рыб в крови повышается уровень адреналина и возникают классические изменения физиологических показателей.

Интерреналовые железы. У хрящевых они расположены между почками. У костистых рыб интерреналовые клетки расположены в головной почке вокруг кардинальных вен – передняя интерреналовая железа. В задней части почек также имеется одно или несколько парных телец – задняя интерреналовая железа (тельца Станниуса). Клетки интерреналовых желез синтезируют более 50 специфических стероидных соединений (кортикостероидов), большинство из которых являются промежуточными продуктами биосинтеза гормонов: глюкокортикоидов (гидрокортизон, кортизон, кортикостерон и 11-дезоксикортикостерон) и

минералокортикоидов (альдостерон). Функция интерреналовых желез регулируется адренокортикотропным гормоном гипофиза.

Гонады как железы смешанной секреции имеют хорошо развитый эндосекреторный аппарат, который вырабатывает половые стероиды. В ястыках вырабатываются в больших количествах эстрогены, которые регулируют у самок овогенез, влияют на развитие вторичных половых признаков при половом созревании, формируют половое поведение самок.

Определяющая роль эстрогенов в половом детерминизме ювенальных гермафродитов доказана в экспериментах по скармливанию эстрона и эстрадиола молоди тилапии и лососевых рыб. Причем эстрадиол оказывал более сильный по сравнению с эстроном эффект. При его использовании и на тилапии, и на лососях выход самок составлял 100 %. Роль прогестерона у самок рыб пока изучена плохо.

Активность эндокринной системы яичников характеризуется цикличностью. Большую часть года она находится в состоянии относительного покоя. С приближением нерестового периода под влиянием гонадотропных гормонов гипофиза происходит ее активизация.

Семенники рыб вырабатывают мужские половые гормоны, наибольшее значение из которых имеет тестостерон. Андрогены стимулируют сперматогенез, формируют вторичные половые признаки, определяют половое поведение самцов при нересте. Тестостерон и другие мужские половые гормоны обладают ярко выраженным анаболическим эффектом и при добавлении в корм уже в количестве 1–10 мг/кг вызывают ускоренный рост многих видов рыб (карась, форель, тилапия, кижуч).

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

При скармливании личинкам рыб корма, содержащего 50 мг/кг метилтестостерона, происходит превращение самок в самцов, а при скармливании корма, содержащего эстрогены в дозе 20–60 мг/кг корма, происходит инверсия самцов в самок через 3–10 нед.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб: учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: ОРГАНЫ ЧУВСТВ РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Сейсмочувствительная система (органы чувств боковой линии).
2. Орган обоняния
3. Орган слуха, или статоакустический орган
4. Органы вкуса
5. Органы зрения
6. Органы электрорецепции

1. Эта система у большинства костных рыб представлена системой каналов, которые идут внутри стенок тела и посылают ответвления к поверхности. Концы таких ответвлений могут открываться на поверхность или, наоборот, могут быть затянуты тонкой кожной перепонкой. На дне каналов отдельными группами располагаются чувствующие (сенсорные) клетки. Эти клетки воспринимают колебания водной среды. Сейсмочувствительная система способна воспринимать колебания, которые возникают при плавании самой рыбы, а также колебания струй воды, возникающие при движении других животных.

Точно так же эта система воспринимает те колебания, которые производятся самими животными, а затем отражаются от соседних твердых тел. Это позволяет рыбам обходить встречающиеся на пути препятствия и вообще ориентироваться в водной среде, не пользуясь зрением. Например, ослепленная щука безошибочно схватывает проплывающую мимо нее рыбу.

Большая часть каналов концентрируется на голове, где они у большинства костных рыб занимают строго определенное положение. Кроме того, обычно один длинный канал тянется вдоль всего тела рыбы по его боковой поверхности, откуда и произошло название всей системы – органы чувств боковой линии.

У всех костных рыб расположение каналов органов боковой линии на голове очень сходно. Однако не у всех видов они прослеживаются четко, так как могут проходить в толще покровных костей, и судить о их местоположении тогда можно только по отверстиям, которыми они открываются наружу.

У щуки каналы открываются рядом отверстий, поэтому ход каналов можно вполне хорошо проследить по этим отверстиям. Они довольно крупные и сразу бросаются в глаза. Сами каналы проходят недалеко от наружных отверстий, но идут под кожей или даже в костях.

Надглазничный канал. Его ход отмечен пятью отверстиями, лежащими на верхней стороне головы. Они начинаются за глазом и огибают его; одно из них располагается чуть медиальнее ноздри, и еще одно – впереди на рыле. Канал продолжается дальше – впереди от переднего отверстия – и хорошо заметен, так как имеет вид неглубокого желобка на верхней стороне рыла. Каналы правой и левой стороны соединяются у своих передних концов перемычками. Сенсорные клетки надглазничного канала иннервируются

веточками поверхностной глазничной ветви VII черепно-мозгового нерва (лицевого).

Подглазничный канал. Прослеживается по ряду (7) отверстий, огибающих глаз снизу и продолжающихся вперед по боковой поверхности рыла. Переднее отверстие канала лежит под задним отверстием ноздри. Иннервируется канал веточками, отходящими от щечной ветви VII нерва. Задние концы надглазничного и подглазничного каналов сливаются вместе в один *заглазничный канал*, который тянется вдоль верхнего края жаберной крышки. Ход этого канала у щуки проследить трудно, так как отчетливо видны только три отверстия у верхнего конца жаберной щели. Канал иннервируется латеральными ветвями VII лицевого нерва и блуждающим нервом.

Надвисочный канал находится на уровне затылочных костей; на верхней стороне головы имеются короткие затылочные каналы, тянущиеся в поперечном направлении. Каналы имеют вид двух небольших, немного изогнутых желобков.

Гномандибулярный, или крышечно-челюстной, канал тянется вдоль заднего края предкрышки и по нижней поверхности нижней челюсти. Верхним концом канал сливается с заглазничным каналом. Иннервируется ветвями VII лицевого нерва.

Надглазничная комиссура соединяет на уровне глаз надглазничные каналы обеих сторон. У щуки эти каналы снаружи видны плохо. У окуня каналы сейсмодатчиков, которые расположены на голове, практически незаметны, так как сами каналы лежат внутри кости или в особых костных трубочках, а их ответвления к поверхности обычно не открыты, как у щуки, а затянуты тонкой кожной перепонкой. Проследить ход каналов полностью удастся только после наполнения их какой-либо окрашенной жидкостью, например черной тушью. Инъекцию лучше всего проводить через ответвление надглазничного канала, которое открывается отверстием в кости на верхней стороне головы на уровне переднего края глаза. Для того чтобы его обнаружить, надо счистить кожу в этой области. Вторым отверстием для инъекции может служить отверстие, которым открывается нижнечелюстная ветвь крышечно-челюстного канала на вентральной стороне нижней челюсти, недалеко от ее переднего конца.

Частично расположение каналов можно проследить и не прибегая к помощи инъекции. В этом случае целесообразно вводить в канал темноокрашенную леску.

Если снять кожу с верхнего угла головы за глазом, обнаруживается в толщине кости заглазничный канал, который сливается с каналом, идущим по боковой поверхности тела.

Боковая линия. Сейсмодатчики в туловищной области представлены одним каналом, который проходит по боковой поверхности тела. Наружу канал открывается отдельными канальцами, проходящими через чешуйки. Чешуйки, прободенные канальцами, довольно хорошо отличаются от общего чешуйчатого покрова, их ряд образует характерную боковую линию.

Боковая линия начинается непосредственно позади верхней части жаберной крышки, тянется вдоль стенки тела, делая изгиб вниз, и в районе хвостового стебля идет строго по средней линии его боковой поверхности. Если рассмотреть чешуйку боковой линии, то у щуки можно заметить глубокую вырезку по наружному краю, через которую проходит канал к поверхности тела. У окуня канал проходит через особую трубочку, лежащую вдоль средней линии чешуи.

2. Представлен парными мешками, которые лежат на верхней поверхности головы впереди глаз. Наружу каждый из мешков открывается двумя отверстиями ноздрей. Чтобы изучить внутреннее строение органа обоняния, надо срезать верхнюю стенку, на которой располагаются ноздри, тогда открывается полость обонятельного мешка. Дно носовой полости выстлано складками, на которых у окуня, как и у большинства рыб, располагаются обонятельные клетки. У щуки обонятельные клетки, наоборот, лежат небольшими группами на дне обонятельной полости, между складками. Складки у щуки и у окуня располагаются по радиусам от центра мешка. От органа обоняния отходят нервные веточки, которые в нижней части мешка объединяются в обонятельный нерв.

3. Орган слуха, или статоакустический орган, устроен сложно. По строению он соответствует внутреннему уху млекопитающих. Если отпрепарировать мозг, вычленив орган слуха, то можно рассмотреть ряд его отделов.

Орган слуха состоит из двух частей: овального мешочка (*utricleus*), в котором находятся полукружные каналы, и расположенного под ним круглого мешочка (*sacculus*). От овального мешочка отходят три полукружных канала (*canalis semicircularis*), которые лежат во взаимно перпендикулярных плоскостях: два из них вертикальные, один горизонтальный. Каждый из каналов несет на одном конце расширенную ампулу; причем ампулы переднего вертикального и горизонтального каналов лежат на их передних концах, задний вертикальный канал имеет расширение на заднем конце. Безампульные концы вертикальных каналов сливаются вместе. К этому общему каналу с латеральной стороны подходит и горизонтальный канал. При 6–10-кратном увеличении в каждой ампуле можно различить похожие по форме на катушку от ниток места окончаний ветвей слухового нерва, которые получили название слуховых гребней. Под ампулами горизонтального и вертикальных каналов находится расширение, в котором лежит один из трех отолитов. На дне расширения лежат скопления чувствующих клеток, называемые слуховыми пятнами. Под овальным мешочком лежит вторая часть перепончатого лабиринта – круглый мешочек со слепым мешкообразным выростом – улиткой (*lagena*). Почти весь круглый мешочек занят самым крупным из трех отолитов (*sagetta*). Третий отолит (*asteriscus*) расположен у щуки в каудальной части круглого мешочка. У окуня и других костистых он лежит в улитке. С медиальной стороны к круглому мешочку подходят веточки слухового нерва. Все части перепончатого лабиринта заполнены эндолимфой. Снаружи между стенкой лабиринта и стенкой полости, в которой он лежит, находится перилимфа. У

карповых рыб имеется *веберов аппарат* – орган, который передает изменения давления внешней среды в полость внутреннего уха. Его образуют плавательный пузырь, скелетные элементы первых позвонков и вырост перилимфатической полости внутреннего уха.

Функция этого аппарата заключается в передаче воспринимаемых плавательным пузырем звуковых колебаний и изменений наружного давления. Передний отдел плавательного пузыря (веберовская воздушная камера) воспринимает изменения воздушного давления. При увеличении давления происходит сжатие стенок плавательного пузыря, и это приводит к изменению положения заднего отростка одной из косточек веберова аппарата (*tripus* – трехногая) и передается через серию косточек на непарный перилимфатический синус, а затем и на эндолимфу, которая и вызывает раздражение чувствующих окончаний круглого мешочка.

4. Органы вкуса представлены чувствительными почками микроскопической величины, рассеянными не только в ротовой полости, но и по всему телу костистых рыб. Особенно они развиты у донных форм и располагаются на внешней поверхности головы, брюхе и усиках. Чувствительные почки расположены в чувствительных ямках, дно которых выстлано длинными опорными клетками, а между ними лежат чувствительные клетки.

5. Органы зрения представлены парными глазами, которые располагаются на боковых поверхностях головы так, что рыба смотрит каждым глазом отдельно. Зрение у рыб играет большую роль при добывании пищи, особенно у хищных рыб (судак, щука, окунь). У донных рыб (ночных хищников), например сома, налима, глаза маленькие. Глаз имеет шарообразную форму. Глаза – периферическая часть зрительного анализатора рыбы. Строение глаза и механизм восприятия света такие же, как и у других позвоночных животных. Промежуточной частью зрительного анализатора является зрительный нерв, а центральная часть анализатора находится в среднем и промежуточном мозге.

Расположены глаза в глазнице. Глазничный отдел нейрокраниума образован громадными глазничными впадинами. Они сильно сближены друг с другом, и между ними проходит только тонкая соединительнотканная перегородка. Кости, которые образуют этот отдел, называются клиновидными или сфеноидами. Их три: боковые клиновидные и основная клиновидная кости. В межглазничной перегородке только у карпа имеется еще и глазоклиновидная кость.

Глазное яблоко состоит из трех оболочек (наружной, средней и внутренней) и светопреломляющих сред. Наружная оболочка состоит из двух частей: роговицы и склеры. Роговица – тонкая прозрачная оболочка, находится в передней части глазного яблока и состоит из соединительной ткани, покрытой с двух сторон эпителием. Кровеносные сосуды в норме в роговице отсутствуют. Склера – белочная оболочка, она плотная, непрозрачная, состоит из плотной соединительной ткани, образует боковые и заднюю части наружной оболочки. Выполняет опорную функцию. Средняя,

или сосудистая, оболочка состоит из собственно сосудистой оболочки, ресничного тела и радужной оболочки.

Собственно сосудистая оболочка расположена в задней части глазного яблока. В ней проходят многочисленные кровеносные сосуды, пигментные клетки, образования соединительной ткани. Ресничное тело – утолщенная передняя часть сосудистой оболочки, которая лежит под передним участком склеры. Ресничное тело покрыто эпителием, клетки которого вырабатывают жидкость, заполняющую камеры глаза. Передняя часть ресничного тела переходит в радужную оболочку. В центре радужной оболочки имеется зрачок, через который свет попадает на хрусталик, а затем и на сетчатую оболочку.

Сетчатая оболочка (сетчатка) глазного яблока состоит из зрительной (задней) и слепой (передней) частей. Слепая часть сетчатки подстилает радужную оболочку и ресничное тело. Зрительная часть сетчатой оболочки состоит из эпителиальных и нервных клеток, расположенных в несколько слоев (10). Самый наружный слой – слой пигментного эпителия. Его роль – защита светочувствительных нервных клеток от излишнего воздействия света (за счет пигмента меланина, черного цвета).

Под слоем пигментных клеток залегают светочувствительные (нейросенсорные) палочковидные и колбочковидные зрительные клетки. Нервные волокна, аксоны всех нервных клеток, объединяясь, образуют зрительный нерв, который выходит из сетчатки в области слепого пятна. Строение зрительных клеток (палочковидных – палочки и колбочковидных – колбочки) одинаково. Они состоят из дисков, в которых находится зрительный пигмент: в палочках – родопсин, а в колбочках – йодопсин.

Светопреломляющие среды и аппарат аккомодации глаза служат для собирания пучка лучей света на сетчатке и приспособления глаза к рассмотрению разноудаленных предметов с одинаковой четкостью. К ним относятся: роговица, внутриглазная жидкость, хрусталик, стекловидное тело.

Внутриглазная жидкость заполняет переднюю и заднюю камеры глаза. Передняя камера расположена между роговицей и радужной оболочкой, задняя – между радужной оболочкой и хрусталиком. Между ними имеется сообщение через зрачок.

Хрусталик – прозрачное плотное тело, образованное эпителиальными клетками. Способен растягиваться и округляться (состоит из хрусталиковых эпителиальных волокон), т. е. способен к аккомодации света (фокусированию). С возрастом эта способность ослабевает. Стекловидное тело – прозрачное желеобразное вещество, которое заполняет стекловидную камеру. Кроме светопреломления оно выполняет трофическую функцию и поддерживает внутриглазное давление.

6. Электрорецепторы у рыб являются эпидермальными органами (*невромасты, ампулы Лоренцини*). У разных видов рыб рецепторы, воспринимающие электрические и магнитные поля, располагаются в коже на всей поверхности тела. Морфологически эти рецепторы сходны с рецепторами боковой линии и представляют собой ямки, заполненные слизистой массой, хорошо проводящей электрические сигналы. На дне ямок

размещаются электро-рецепторы. Иногда они у некоторых видов рыб входят в состав сенсорной системы боковой линии.

В течение личиночного периода появляются почти все первичные невромасты. К началу малькового периода развития возрастает число вторичных чувствительных ямок, особенно на нижней поверхности рострума, за счет разделения первичных ямок перегородками.

У хрящевых рыб электрическими рецепторами служат ампулы Лоренцини, расположенные по всему телу.

Электрорецепторы делятся на два класса – *тонические* и *фазовые*. Тонические рецепторы воспринимают низкочастотные раздражения и встречаются у неэлектрических рыб. Такими рецепторами являются и ампулы Лоренцини у акуловых (поперечноротых).

Фазовые рецепторы встречаются только у электрических рыб. Они воспринимают более высокие частоты и возбуждаются разрядами как самого их обладателя, так и других рыб. Электролокационная система рыб позволяет им с высокой точностью распознавать в темноте различные предметы и успешно охотиться. Она также используется при внутри- и межвидовом общении рыб.

Чувствительность электрорецепторов рыб очень высокая – до 1 мкВ/см^2 .

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб: учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ФУНКЦИЙ ОРГАНИЗМА РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Понятие физиологии. Предмет и методы исследований.
2. Основные свойства живой ткани
3. Физиологическая регуляция.

1. *Физиология* (от греч. *physis* – природа и *logos* – учение) – это медико-биологическая 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, т. е. 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 использовать их в хозяйственных целях. Существование физиологии рыб как отдельной науки обусловлено своеобразием условий обитания и большим хозяйственным значением рыб.

При объяснении многих физиологических процессов используют различные физико-химические методы. Поэтому успехи в морфологии, генетике, физике, биохимии оказывают большое влияние на развитие физиологии.

В физиологии принято выделять следующие собственные методы исследования: наблюдение и эксперимент.

При наблюдении за рыбами в определенных условиях можно описать ту или иную функцию любого органа или работу целого организма, но нельзя ответить на вопрос, почему возникает данная функция или почему она изменилась.

Метод эксперимента может быть *острым* и *хроническим*:

1) *острый* – осуществляется в условиях вивисекции (резать по живому) и позволяет изучить какую-то функцию за короткий промежуток времени. Недостатки: некоторые факторы (поврежденная или больная рыба) могут извратить нормальную функцию организма;

2) *хронический* – позволяет в течение длительного времени изучать функции организма в условиях нормального взаимодействия его с окружающей средой. Хронический эксперимент применяется в виде

целенаправленных хирургических операций (наложение фистул, пересадка разных органов, вживление электродов и др.).

Функции органов могут быть изучены не только в целостном организме, но и вне его, при искусственной их изоляции. Объектом исследования могут быть мышечные, нервные и другие клетки. По изменению активности клетки судят о ее функции.

В последние десятилетия широкое применение в физиологических исследованиях нашли *инструментальные методы* (электрокардиография, электроэнцефалография, регистрация активности нервной системы путем вживления макро- и микроэлементов и др.).

2. 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.

3. *Физиологическая регуляция* – это активное управление функциями организма и его поведением для поддержания оптимального уровня жизнедеятельности, постоянства внутренней среды и обменных процессов с целью приспособления организма к меняющимся условиям среды.

Механизмы физиологической регуляции:

1. нервный
2. гуморальный.

Гуморальная физиологическая регуляция для передачи информации использует жидкие среды организма (кровь, лимфу (Лимфа (от лат. *lympha* - чистая вода, влага) - разновидность соединительной ткани; Представляет собой прозрачную вязкую бесцветную жидкость, в которой нет эритроцитов, но много лимфоцитов; Функция лимфы - возвращение белков, воды, солей, токсинов и метаболитов из тканей в кровь) и т.д.) Сигналы передаются посредством химических веществ: гормонов, медиаторов (биологически активные вещества, секретируемые нервными окончаниями и обуславливающие передачу нервных импульсов в синапсах. В качестве медиаторов могут выступать самые различные вещества. Всего насчитывается около 30 видов медиаторов, однако лишь семь из них (ацетилхолин, норадреналин, дофамин, серотонин, гамма-аминомасляную кислоту, глицин и глутаминовую кислоту) принято относить к «классическим» медиаторам.), биологически активных веществ (БАВ), электролитов и т.д.

Особенности гуморальной регуляции:

1. не имеет точного адресата – с током биологических жидкостей вещества могут доставляться к любым клеткам организма;
2. скорость доставки информации небольшая – определяется скоростью тока биологических жидкостей – 0,5-5 м/с;
3. продолжительность действия.

Нервная физиологическая регуляция для переработки и передачи информации использует центральную и периферическую нервную систему. Сигналы передаются с помощью нервных импульсов (волна возбуждения, которая распространяется по нервному волокну и служит для передачи информации от периферических рецепторных (чувствительных) окончаний к нервным центрам, внутри центр. нервной системы и от неё к исполнительным аппаратам - мышцам и железам.).

Особенности нервной регуляции:

1. имеет точного адресата – сигналы доставляются к строго определенным органам и тканям;
2. большая скорость доставки информации – скорость передачи нервного импульса – до 120 м/с;
3. кратковременность действия.

Для нормальной регуляции функций организма необходимо взаимодействие нервной и гуморальной систем.

Организм находится в неразрывном единстве с внешней средой благодаря активности нервной системы, деятельность которой осуществляется на основе рефлексов.

Рефлекс – это строго предопределенная реакция организма на внешнее или внутреннее раздражение, осуществляемая при обязательном участии ЦНС. Рефлекс является функциональной единицей нервной деятельности.

Виды рефлексов по характеру ответной реакции (по биологическому признаку) делятся на *пищевые, половые, оборонительные, двигательные* и т.д.

По уровню замыкания рефлекторной дуги рефлексы подразделяются на:

спинальные – замыкаются на уровне спинного мозга;

бульбарные – замыкаются на уровне продолговатого мозга;

мезенцефальные – замыкаются на уровне среднего мозга;

диэнцефальные – замыкаются на уровне промежуточного мозга;

подкорковые – замыкаются на уровне подкорковых структур;

корковые – замыкаются на уровне коры головного мозга.

В зависимости от характера ответной реакции рефлексы могут быть:

соматическими – ответная реакция двигательная;

вегетативными – ответная реакция затрагивает внутренние органы, сосуды и т.п.

По И.П. Павлову различают рефлексы безусловные и условные.

Для возникновения рефлекса необходимо 2 обязательных условия:

достаточно сильный раздражитель, превышающий порог возбудимости и рефлекторная дуга.

Рефлекторная дуга – это путь, по которому проходит нервный импульс при возникновении рефлекса.

Компоненты рефлекторной дуги:

- рецептор
- афферентный путь
- рефлекторный нервный центр
- эфферентный путь
- рабочий орган (эффектор)
- обратная связь

Рецептор – это структура, воспринимающая информацию. Рецепторы воспринимают энергию раздражителя и трансформируют ее в энергию нервного импульса.

Существуют несколько классификаций рецепторов:

По положению в организме:

Экстерорецепторы (экстероцепторы) - расположены на поверхности или вблизи поверхности тела и воспринимают внешние стимулы (сигналы из окружающей среды)

Интерорецепторы (интероцепторы) - расположены во внутренних органах и воспринимают внутренние стимулы (например, информацию о состоянии внутренней среды организма)

Проприорецепторы (проприоцепторы) - рецепторы опорно-двигательного аппарата, позволяющие определить, например, напряжение и степень растяжения мышц и сухожилий. Являются разновидностью интерорецепторов

По способности воспринимать разные стимулы

Мономодальные - реагирующие только на один тип раздражителей (например, фоторецепторы - на свет)

Полимодалные - реагирующие на несколько типов раздражителей (например, многие болевые рецепторы, а также некоторые рецепторы беспозвоночных, реагирующие одновременно на механические и химические стимулы)

По адекватному раздражителю:

Хеморецепторы - воспринимают воздействие растворенных или летучих химических веществ

Осморецепторы - воспринимают изменения осмотической концентрации жидкости (как правило, внутренней среды)

Механорецепторы - воспринимают механические стимулы (прикосновение, давление, растяжение, колебания воды или воздуха и т. п.)

Фоторецепторы - воспринимают видимый и ультрафиолетовый свет

Терморецепторы - воспринимают понижение (холодовые) или повышение (тепловые) стимулы

Болевые рецепторы, стимуляция которых приводит к возникновению боли. Такого физического стимула, как боль, не существует, поэтому выделение их в отдельную группу по природе раздражителя в некоторой степени условно. В действительности, они представляют собой высокопороговые сенсоры различных (химических, термических или механических) повреждающих факторов.

Электрорецепторы - воспринимают изменения электрического поля

Магнитные рецепторы - воспринимают изменения магнитного поля

Афферентный путь – дендриты (отростки) чувствительных нейронов. Передает возбуждение от рецепторов в рефлекторный нервный центр.

Рефлекторный нервный центр – совокупность нейронов, расположенных на различных уровнях ЦНС и отвечающих за выполнение сложной рефлекторной функции.

Эфферентный путь представляет собой аксоны нейронов, передающие информацию от рефлекторного нервного центра к рабочему органу.

Эффектор – исполнительный орган, который в ответ на раздражение изменяет свою деятельность. Органами-эффекторами являются мышца или железа.

Обратная связь – это поток импульсов от рецепторов рабочего органа в ЦНС. Он несет информацию об эффективности ответной реакции. За счет обратной связи рефлекторная дуга замыкается в кольцо.

Для нормального функционирования организма необходимо постоянство состава его внутренней среды. Понятие о внутренней среде организма было введено в XIX веке французским физиологом Клодом Бернаром. Под внутренней средой организма понимают совокупность жидкостей (кровь, лимфа, тканевая жидкость), принимающих участие в процессах обмена веществ и поддержания гомеостаза организма.

Гомеостаз – это относительное постоянство состава и свойств внутренней среды и устойчивость основных физиологических функций. Гомеостаз характеризуется рядом биологических констант. Биологические константы – это устойчивые количественные показатели, которые характеризуют нормальную жизнедеятельность организма (рН крови,

содержание сахара в крови, величина осмотического, артериального давления, температура тела и т.д.).

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб : учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: КРОВЬ И КРОВООБРАЩЕНИЕ РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Физико-химические свойства крови и состав плазмы
2. Клетки крови
3. Кроветворение
4. Особенности работы сердца рыб

1. Кровь вместе с лимфой (прозрачная вязкая бесцветная жидкость, в которой нет эритроцитов, но много лимфоцитов; представляет собой разновидность соединительной ткани) и межклеточной жидкостью составляет внутреннюю среду организма, т. е. среду, в которой функционируют клетки, ткани и органы. Кровь рыб имеет ярко-красный цвет, маслянистую на ощупь консистенцию, солоноватый вкус, специфический запах рыбьего жира.

Общее количество крови у рыб составляет от 1,1 до 7,3 % от массы тела. При этом разное количество крови распределяется по разным органам. Например, у радужной форели в белых мышцах содержится около 15,8 % от всей крови в теле рыб, в красных мышцах – 6,0, сердце – 2,0, жабрах – 7,6, пищеварительном тракте – 2,4, в сосудах и почках – 60,0%.

Время свертывания крови у рыб – непостоянный показатель, составляющий от 20 до 840 с в зависимости от вида и возраста рыб, а также внешних факторов. Кровь рыб, лишенная возможности свертываться, называется *стабилизированной*. Стабилизаторы крови (лимоннокислый натрий, щавелевокислый натрий и гепарин) устраняют ионы кальция и препятствуют образованию тромбина.

Осмотическое давление крови костистых пресноводных составляет от 6–7 до 11,8 атм у хрящевых морских рыб.

Температура замерзания составляет от $-0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ у пресноводных и проходных рыб в пресной воде, $-0,7$ у проходных рыб в море до $-1,9\text{...}-2,37$ у морских акул; рН крови рыб колеблется от 7,52 (например, у стерляди и вьюна) до 7,7 (у ерша и плотвы).

Плотность крови у рыб в среднем составляет порядка $1,035\text{ г/см}^3$.

Объем крови рыб составляет в среднем порядка 1,1–7,3 % от массы тела. Так, например, у карпа этот показатель составляет 2,0–4,7 %, у щуки – порядка 2,0 %, у кеты – 1,6, в то время как у млекопитающих – порядка 6,8 %.

Плазма крови (от греч. *πλάσμα* – нечто сформированное, образованное) макроскопически представляет собой однородную, несколько мутную (иногда почти прозрачную) желтоватую жидкость, собирающуюся в верхней части сосуда с кровью после осаждения форменных элементов. Гистологически плазма является межклеточным веществом жидкой ткани крови. Процентное содержание плазмы в крови составляет 52–61 %.

Плазма крови состоит из воды, в которой растворены вещества – белки (7–8 % от массы плазмы) и другие органические и минеральные соединения. Основными белками плазмы являются альбумины (55–65 %), α 1-глобулины

(2–4 %), α 2-глобулины (6–12 %), β -глобулины (8–12 %), γ -глобулины (2–4 %) и фибриноген (0,2–0,4 %). В плазме крови растворены также питательные вещества (в частности, глюкоза и липиды), гормоны, витамины, ферменты и промежуточные и конечные продукты обмена веществ, а также неорганические вещества.

В среднем 1 л плазмы крови содержит 900–950 г воды, 65–85 г белка и 20 г низкомолекулярных соединений. Плотность плазмы составляет от 1,022 до 1,029, рН 7,34–7,43. Плазму крови можно хранить несколько месяцев при температуре $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ и до года при $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Под термином «общий белок сыворотки крови» или «общий белок крови» понимается большое количество белков, присутствующих в сыворотке крови и различающихся между собой по структуре, физико-химическим свойствам, функциям. Все белки сыворотки крови делят на альбумины и глобулины. В плазме крови помимо альбуминов и глобулинов содержится также фибриноген, поэтому содержание общего белка в плазме крови несколько выше, чем в сыворотке.

Кровь рыб, лишенная белка фибриногена, носит название «сыворотка крови».

В благоприятные периоды жизни содержание плазменных белков в крови рыб выше, чем после голодания, зимовки, нереста, а также болезней.

2. Картина крови рыб имеет яркую классовую и видовую специфичность.

Эритроциты (красные кровяные тельца) – форменные элементы крови, содержащие гемоглобин. 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. Эритроциты составляют основную массу форменных элементов крови.

Основная функция эритроцитов – транспортировка кислорода и углекислого газа. Помимо участия в тканевом дыхании эритроциты выполняют питательную и защитную функции – доставляют питательные вещества к клеткам организма, а также связывают токсины и переносят на своей поверхности антитела. Кроме этого эритроциты обеспечивают поддержание кислотно-основного равновесия в крови.

Содержащиеся в эритроцитах ферменты катализируют жизненно важные биохимические процессы. Эритроциты принимают участие в процессе свертывания крови.

Старые эритроциты разрушаются в селезенке. На смену умершим приходят молодые формы эритроцитов – *ретикулоциты*. В норме их содержится в крови 0,2–1,2 % от общего числа эритроцитов.

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. Норма содержания эритроцитов в крови пресноводных рыб – 1,1–1,8 млн. шт/мм³. 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 %.

Повышение количества эритроцитов (эритроцитоз) до 3 млн. шт/мм³ и более говорит о развитии эритремии (одной из форм лейкоза). Количество эритроцитов в крови может возрастать в ответ на пребывание рыб в разреженной по кислороду атмосфере (компенсаторный эритроцитоз). Но компенсаторный эритроцитоз бывает не только у здоровых рыб. Организм может компенсаторно увеличивать образование эритроцитов в крови при тяжелых заболеваниях легких с дыхательной недостаточностью, при патологиях сердца и сосудов, протекающих с сердечной недостаточностью.

Уменьшение содержания эритроцитов в крови свидетельствует о развитии у рыб анемии.

Но количество гемоглобина в эритроците может быть разным, т. е. количество эритроцитов и уровень гемоглобина могут снижаться непропорционально. Поэтому при проведении клинического анализа крови определяется среднее содержание гемоглобина в эритроците (цветовой показатель), что дает возможность врачу правильно поставить диагноз той или иной формы анемии.

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

Лейкоциты (от др.-греч. λευκός – белый и κύτος – вместилище, тело) – белые кровяные клетки; неоднородная группа различных по внешнему виду и функциям клеток крови человека или животных, выделенная по признакам наличия ядра и отсутствия самостоятельной окраски.

Главная сфера действия лейкоцитов – защита. Они играют главную роль в специфической и неспецифической защите организма от внешних и внутренних патогенных агентов, а также в реализации типичных патологических процессов.

Все виды лейкоцитов способны к активному движению и могут переходить через стенку капилляров и проникать в ткани, где они поглощают и переваривают чужеродные частицы. Этот процесс называется фагоцитозом, а клетки, его осуществляющие, – *фагоцитами*.

Если чужеродных тел проникло в организм очень много, то фагоциты, поглощая их, сильно увеличиваются в размерах и в конце концов разрушаются. При этом освобождаются вещества, вызывающие местную воспалительную реакцию, которая сопровождается отеком, повышением температуры и покраснением пораженного участка. Вещества, вызывающие реакцию воспаления, привлекают новые лейкоциты к месту внедрения чужеродных тел. Уничтожая чужеродные тела и поврежденные клетки, лейкоциты гибнут в больших количествах. Гной, который образуется в тканях при воспалении, – это скопление погибших лейкоцитов.

По морфологическим признакам лейкоциты традиционно делят на две группы:

- *зернистые лейкоциты*, или *гранулоциты*, – клетки, имеющие крупные сегментированные ядра и обнаруживающие специфическую зернистость цитоплазмы; в зависимости от способности воспринимать красители они

подразделяются на *нейтрофильные, эозинофильные и базофильные*;

- *незернистые лейкоциты, или агранулоциты*, – клетки, не имеющие специфической зернистости и содержащие простое несегментированное ядро, к ним относятся *лимфоциты и моноциты*.

Соотношение разных видов белых клеток, выраженное в процентах, называется *лейкоцитарной формулой*. Например, для 300-граммового леща из прудовых условий она будет следующей: лимфоцитов – 68,5 %, моноцитов – 12,5, базофилов – 0,6, эозинофилов – отсутствие, нейтрофилов – 18,3 %. Лейкоцитарная формула зависит от времени года и состояния рыб (болезни, стресс, голод, нерест и т. д.). Исследование количества и соотношения лейкоцитов является важным этапом в диагностике заболеваний.

Лейкоциты крови рыб представлены в большем количестве, чем таковые у млекопитающих. Для рыб характерен лимфоцитарный профиль, т. е. наибольшее количество (в процентном соотношении) среди белых клеток составляют именно лимфоциты.

Норма по содержанию лейкоцитов в крови пресноводных рыб составляет от 9–14 тыс. шт/мм³ у молоди карпа в прудовых условиях до 150 тыс. шт/мм³ у взрослого окуня из естественного водоема. Однако даже у одного вида возможны колебания показателя, связанные со средой обитания и состоянием организма рыб. Средний показатель для леща находится в пределах 45–120 тыс. шт/мм³, плотвы – 40–100, угря – 90–100, судака – 35–95, осетра – 16–47 тыс. шт/мм³.

Остается открытым вопрос о происхождении *тромбоцитов* у рыб. Ткань, производящая тромбоциты, у рыб не описана. Однако обращает на себя внимание тот факт, что в отпечатках от срезов селезенки практически всегда обнаруживается большое количество овальных клеток, сильно напоминающих овальные формы тромбоцитов. Следовательно, есть основания полагать, что тромбоциты рыб образуются в селезенке. Количественная характеристика этой группы клеток не отличается от таковой у других классов животных. Подобно тромбоцитам других классов животных, у рыб они осуществляют *процесс свертывания крови*.

3. Постоянное присутствие в крови незрелых форм эритроцитов и белых клеток свидетельствует о том, что гемопоэз у рыб протекает очень интенсивно.

Гемопоэз (лат. *haemopoiesis* – кроветворение) – это процесс образования, развития и созревания клеток крови (лейкоцитов, эритроцитов, тромбоцитов) у позвоночных. У рыб отсутствуют костный мозг и лимфатические узлы, поэтому в отличие от высших позвоночных функцию гемопоэза у них выполняют другие органы. К ним относятся почки, сердце, жабры, селезенка, образования лимфоидной ткани. Таким образом, гемопоэз происходит как в органах, в состав которых входит ретикулярный синцитий (жаберный аппарат, почки, лимфоидный орган), так и в эндотелии сосудов жаберного аппарата, сердца, селезенки и в некоторых случаях – слизистой кишечника. У костных рыб основным органом кроветворения являются передние части почек, гемопоэз идет также и в лимфоидных органах, и в селезенке. Особенностью рыб является наличие в крови как зрелых, так и молодых эритроцитов.

4. Сердце рыб работает ритмично. Частота сокращений сердца рыб составляет порядка 20 ударов в минуту и находится в сильной зависимости от температуры окружающей среды (например, зимой у карповых рыб частота сокращений уменьшается до 1–2 ударов в минуту). Строение миоцитов сердечной мышцы рыб сходно с таковым высших позвоночных. Поэтому и электрофизиологические свойства сердца похожи.

Миоциты сердца рыбы, способные к генерации потенциала, локализованы в определенных участках сердца, которые совокупно объединены в проводящую систему сердца. Как и у высших позвоночных, у рыб инициирование сердечной систолы происходит в синоатриальном узле.

В отличие от других позвоночных у рыб роль *пейсмейкеров* выполняют все структуры проводящей системы, которая у костистых включает в себя центр ушкового канала, узел в атриовентрикулярной перегородке, от которого к типичным кардиоцитам желудочка тянутся клетки Пуркинье.

Скорость проведения возбуждения по проводящей системе сердца у рыб ниже, чем у млекопитающих, причем в разных участках сердца она неодинакова. Максимальная скорость распространения потенциала зарегистрирована в структурах желудочка.

Сердечная мышца, в отличие от скелетной мускулатуры, в ответ на пороговые раздражители отвечает сокращением максимальной силы, и сила сердечных сокращений не зависит от величины раздражителя. На основании этого сформулирован закон «все или ничего». Но этот феномен проявляется в определенных условиях – зависит от температуры, растяжения, утомления.

Под *автоматией сердца* понимают способность сердца переходить в состояние возбуждения без видимых внешних причин, которая связана с наличием в сердце возбудимой системы. Если будет нарушена проводимость пучков Гиса, то наступает блокада сердца.

Сердечный выброс крови у рыб оценивается в 15–30 мл/кг/мин. Линейная скорость крови в брюшной аорте составляет 8–20 см/с. Увеличение частоты и силы сердечных сокращений наблюдается при раздражении симпатических нервов и при введении адреналина. При этом расширяются коронарные сосуды – артериолы. Регуляция деятельности сердца осуществляется нервной системой и гуморальными факторами. Поэтому говорят о нейрогуморальной регуляции сердечной деятельности. Нервный центр, регулирующий деятельность сердца, находится в продолговатом мозгу.

Кровяное давление зависит от: 1) периферического сопротивления в артериолах и капиллярах; 2) нагнетающей силы сердца; 3) объема крови.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб : учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ И ГАЗООБМЕНА РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Кожное дыхание

2.

1. Этот тип дыхания развит в разной мере у всех животных, но у некоторых видов рыб кожное дыхание 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, сом). У взрослого угря кожное дыхание становится основным и достигает 60 % общего объема газообмена.

Изучение онтогенетического развития рыб свидетельствует о том, что кожное дыхание первично по отношению к жаберному. Эмбрионы и личинки рыб осуществляют газообмен с окружающей средой через покровные ткани. Интенсивность кожного дыхания усиливается с повышением температуры воды, так как повышение температуры усиливает обмен веществ и снижает растворимость кислорода в воде.

В целом интенсивность кожного газообмена определяется морфологией кожи. У угря кожа гипертрофирована (от др.-греч. ὑπερ- – сверх и τροφή – еда, пища). У других видов, например, у акул, доля кожного дыхания незначительна, но и кожа у них имеет грубое строение со слаборазвитой системой кровоснабжения. Механизм кожного дыхания у животных изучен явно недостаточно. Важную роль в этом процессе играет кожная слизь, в составе которой обнаруживается и гемоглобин, и фермент карбоангидраза.

2. В экстремальных условиях (гипоксия) кишечное дыхание используется многими видами рыб. Однако есть рыбы, у которых желудочно-кишечный тракт претерпел морфологические изменения с целью эффективного газообмена. При этом, как правило, длина кишки увеличивается. У таких рыб (сомик, пескарь) воздух заглатывается и перистальтическими движениями кишечника направляется в специализированный отдел. В этой части желудочно-кишечного тракта стенка кишки приспособлена к газообмену, во-первых, за счет гипертрофированной капиллярной васкуляризации и, во-вторых, за счет наличия респираторного цилиндрического эпителия. Заглоченный пузырек атмосферного воздуха в кишке находится под определенным давлением, что повышает коэффициент диффузии кислорода в кровь. В этом месте кишка обеспечивается венозной кровью, поэтому возникают хорошая разница парциального давления кислорода и углекислого газа и однонаправленность их диффузии. Кишечное дыхание широко распространено у американских сомов. Среди них есть виды с приспособленным для газообмена желудком.

Плавательный пузырь не только обеспечивает рыбе нейтральную плавучесть, но и играет определенную роль в газообмене. Он бывает

открытым (лососевые) и закрытым (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. Эндотелий газовой железы способен выделять молочную кислоту и тем самым локально изменять рН крови. Это, в свою очередь, заставляет гемоглобин отдавать кислород прямо в плазму крови. Получается, что кровь, оттекающая от плавательного пузыря, перенасыщена кислородом. Однако противоточный механизм кровотока в газовой железе приводит к тому, что этот кислород плазмы диффундирует в полость пузыря. Таким образом пузырь создает запас кислорода, который используется организмом рыбы в неблагоприятных условиях.

Другие приспособления для газообмена представлены лабиринтом (гурами, лялиус, петушок), наджаберным органом (рисовый угорь), ротовым аппаратом (окунь-ползун), глоточными полостями (*Ophiocephalus* sp.). Принцип газообмена в этих органах такой же, как в кишке или в плавательном пузыре.

3. Принципиальных различий в транспортировании газов кровью у рыб нет. Как и у легочных животных, у рыб транспортные функции крови реализуются за счет высокого сродства гемоглобина к кислороду, сравнительно высокой растворимости газов в плазме крови, химической трансформации углекислого газа в карбонаты и бикарбонаты.

Основным транспортировщиком кислорода в крови у рыб выступает *гемоглобин*. Гемоглобин рыб функционально делится на два типа – *чувствительный к кислоте* и *нечувствительный к кислоте*. Чувствительный к кислоте гемоглобин при понижении рН крови утрачивает способность связывать кислород. Нечувствительный к кислоте гемоглобин не реагирует на величину рН, причем для рыб его наличие имеет жизненно важное значение, так как их мышечная активность сопровождается большими выбросами в кровь молочной кислоты (естественный результат гликолиза в условиях постоянной гипоксии).

У некоторых арктических и антарктических видов рыб гемоглобина в крови нет вообще. Кислородная емкость крови колеблется от 65 мг/л у ската до 180 мг/л у лосося. Однако насыщение крови углекислотой (диоксидом углерода) может снизить кислородную емкость крови рыб в два раза.

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

Попадая в кровь в результате диффузии из клеток, углекислый газ вследствие его ограниченной растворимости создает повышенное парциальное давление в плазме и таким образом должен тормозить переход

газа из клеток в кровяное русло. На самом деле этого не происходит. В плазме под влиянием карбоангидразы эритроцитов осуществляется реакция



За счет этого парциальное давление углекислого газа у клеточной мембраны со стороны плазмы крови постоянно снижается, и диффузия углекислого газа в кровь протекает равномерно.

Образующийся бикарбонат с кровью поступает в жаберный эпителий, который также содержит карбоангидразу. Поэтому в жабрах происходит преобразование бикарбонатов в углекислый газ и воду. Далее по градиенту концентрации CO_2 из крови диффундирует в омывающую жабры воду.

Протекающая через жаберные лепестки вода контактирует с жаберным эпителием не более 1 с, поэтому градиент концентрации углекислого газа не изменяется, и он с постоянной скоростью покидает кровеносное русло. Примерно по такой же схеме происходит удаление углекислого газа и в других органах дыхания. Кроме того, значительные количества углекислого газа, образующегося в результате обмена веществ, выделяются из организма в виде карбонатов с мочой, в составе панкреатического сока, желчи и через кожу.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб: учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: ФИЗИОЛОГИЯ ПИТАНИЯ И ПИЩЕВАРЕНИЯ РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Механизм пищеварения
2. Всасывание продуктов пищеварения
3. Моторная функция пищеварительного тракта

1. По механизму действия ферментов на субстрат, локализации энзимов (то же, что и фермент) в пищеварительной трубке, отношению пищеварения к клеточным мембранам и транспортным системам различают три типа пищеварения:

1) внеклеточное, или полостное, дистантное (впервые описано ученым Л. Спалланзани в 1783 г.);

2) внутриклеточное (подробно изучено И. И. Мечниковым);

3) мембранное (открыто А. М. Уголевым в 1958 г.).

Внеклеточное 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. Подразделяется на два типа:

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

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

Внутриклеточное пищеварение лимитировано низкой проницаемостью мембран энтероцитов. Согласно исследованиям ученых, у рыб на ранних стадиях онтогенеза, например в личиночной стадии развития, внутриклеточное пищеварение является основным способом ассимиляции питательных веществ.

Мембранное (контактное) пищеварение. 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.

Мукополисахаридные нити соединены между собой кальциевыми мостиками, которые, периодически разрушаясь, способствуют проникновению крупных молекул в глубь гликокалекса.

В зоне гликокалекса выявлена высокая протеолитическая, липолитическая и гликолитическая активность, причем ферменты мембраны имеют строгую ориентацию – активным центром в полость. Часть ферментов, фиксированных на мембране, имеют особую ножку и как бы удалены от нее.

Преимущества мембранного (контактного) пищеварения следующие:

- гликокалекс защищает мембрану от воздействия химуса;
- ферменты мембран всегда ориентированы активным центром к субстрату;
- микроворсинки препятствуют проникновению в энтероциты микробов и чужеродных белков;
- 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.

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. Так, например, в 1 г содержимого кишечника линя и белого амура содержится $1,29 \times 10^{12}$ клеток, причем в естественной пище микробов больше, чем в комбикормах.

Роль микрофлоры в процессах пищеварения рыб возрастает по мере развития онтогенеза. На примере карпа, белого амура, линя и карася установлена родовая принадлежность микробов кишки: *Pseudomonas*, *Micrococcus*, *Bacillus*, *Bacterium*, *Pseudobacterium*, *Azotobacter*, *Sarcina*.

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

Микрофлора рыб способна к фиксации молекулярного азота. При интенсивном питании толстолобика установлена самая высокая нитрогеназная активность по всей длине кишки – 3,648 мг белка в час. Азотфиксация видоспецифична. Она изменяется по возрастающей: щука → карп, лещ, плотва → растительные.

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

2. Системы транспортирования продуктов пищеварения сходны у всех животных. Известно два типа транспортирования: макромолекулярный и микромолекулярный.

Макромолекулярный тип обеспечивает перенос крупных молекул и надмолекулярных агрегаций через слой эпителиоцитов по межклеточным

каналам. Главными механизмами макромолекулярного переноса служат фагоцитоз и пиноцитоз.

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

Пиноцитоз – это захват (обтекание) клеткой капелек жидкости с последующим их гидролизом. Экспериментально доказано, что у рыб все энтероциты способны к инвагинации и захвату жидкого содержимого. Благодаря пиноцитирующей способности энтероциты рыб захватывают нативные или частично переваренные белковые молекулы. Помимо белков энтероциты рыб пиноцитируют и мельчайшие капельки жира. При помощи маркеров доказано пиноцитирование большого количества эмульсии, образующейся из жиров рациона рыбы и желчи, в состав которой входят липиды, липоиды, фосфолипиды, стеринны и эфиры, а также продукты их неполного расщепления, например ди- и моноглицериды.

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, электрохимического градиента и пор в мембране, оно протекает без затрат энергии. Скорость пассивного переноса обратно пропорциональна размеру молекул переносимого вещества. Чем мельче молекула, тем быстрее она проникает через клеточную мембрану. Таким способом транспортируются вода и минеральные вещества.

Облегченная диффузия осуществляется по градиенту электрохимического потенциала под контролем ферментативных систем. Прохождение диффундируемого вещества через клеточную мембрану облегчается другим веществом или молекулой. В качестве примера облегченной диффузии можно привести транспортирование глюкозы из крови в клетку. Процесс протекает против градиента концентрации. Транспортирование глюкозы облегчается транспортными белками клеточной мембраны.

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

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

3. 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 в 2–3 мин. Однако частота сокращений зависит от степени наполнения желудка.

Максимальный суточный рацион меняется по мере роста рыб и может составить от 80 % от массы тела у 10-миллиграммовой личинки карпа, 30 % у граммовой сеголетки, до 5 % у килограммовой двухлетки карпа при питании естественной пищей.

Скорость эвакуации химуса (жидкое или полужидкое содержимое желудка или кишечника, состоящее из частично переваренной пищи, желудочного и кишечного соков, секретов желез, желчи, слущенных эпителиальных клеток и микроорганизмов) из желудка зависит от состава пищи. Чем пища калорийнее, тем она дольше остается в желудке рыб. На этот процесс влияет и температура окружающей среды.

Перистальтика кишечника рыб специфична. Исследователи выделяют три типа сокращений кишки: перистальтические, маятникообразные и сегментирующие. Частота перистальтики кишечника составляет 5–30 циклов в минуту. Она обеспечивает продвижение химуса со скоростью 1–2 см/с. Сокращения кольцевых мышц распространяются медленно. При этом оральный участок не расслабляется, что служит поводом для некоторых авторов называть эту перистальтику тонико-перистальтической.

У безжелудочных рыб перистальтика постоянная, у желудочных она периодически возникает на поступающий из желудка химус.

Время пребывания пищи в пищеварительном тракте рыб зависит от их возраста, характера питания рыб, а также от температуры воды.

У личинок при благоприятных условиях выращивания опорожнение кишечника происходит через 1–3 ч. У молоди форели длиной 25 мм этот процесс уже занимает 45–50 ч, а при массе тела 150 г – 150–200 ч.

При повышении температуры воды на 10 °С время переваривания пищи сокращается вдвое. Кроме того, этот процесс видоспецифичен. Так, при температуре 20 °С опорожнение кишечника у карпа занимает 30 ч, пестрого толстолобика – 13 ч, белого толстолобика – 9 ч.

Степень наполнения желудочно-кишечного тракта также влияет на скорость продвижения химуса.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб : учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: ФИЗИОЛОГИЯ ИСКУССТВЕННОГО ПИТАНИЯ РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Питательная ценность кормов. Переваримость и энергетическая ценность кормов.
2. Энергетическая ценность кормов
3. Использование углеводов в питании рыб.
4. Использование протеинов в питании рыб
5. Использование жиров в питании рыб.

1. Питательная ценность корма зависит от способности рыбы переваривать корм и усваивать продукты переваривания. Переваримость корма, в свою очередь, зависит от физико-химических свойств корма и возможностей пищеварительного аппарата рыб. Для рыб характерно большое разнообразие анатомо-физиологических особенностей органов пищеварения. Поэтому прежде чем включать тот или иной корм в рацион рыбы, следует знать, сможет ли пищеварительная система рыбы переварить его и абсорбировать (поглотить) продукты переваривания.

Несмотря на то, что известно много литературных данных о ферментативных системах пищеварительного тракта рыб, информация о переваримости отдельных нутриентов крайне ограничена.

Физическое состояние отдельных ингредиентов рациона нередко определяет и степень переваримости корма в целом. Так, чрезмерное нагревание в процессе приготовления комбикорма вызывает ускоренное прохождение пищевого кома через желудочно-кишечный тракт и, несмотря на нормальную секреторную функцию, питательные вещества корма остаются в нативном состоянии, т. е. не используются организмом.

Так, переваримость свежих белковых кормов (мышечная ткань рыбы, фарш из внутренностей рыбы) составляла не менее 90 %, сухих кормов (рыбная и соевая мука) – 70–80 %.

2. Энергетическую ценность кормов принято оценивать количеством теплоты, которое выделяется во внешнюю среду при полном сгорании 1 г вещества в калориметре. За единицу принята 1 ккал, т. е. количество теплоты, необходимое для повышения температуры 1 кг воды на 1 °С. Различают два типа энергии в кормах: тепловую и свободную. Тепловая используется для поддержания температуры тела, свободная – для метаболизма.

Известны два способа определения энергетической ценности корма: *полная калориметрия* и *расчетный метод*.

Энергетическая ценность основных нутриентов, необходимых организму человека или животного для обеспечения нормальной жизнедеятельности (ккал/г): протеин – 5,65, углеводы – 4,15, жиры – 9,4.

3. Привлекательность углеводистых кормов для нужд рыбоводства определяется прежде всего их широким распространением и, следовательно,

низкой стоимостью. Однако следует иметь в виду очень существенные видовые различия в степени утилизации углеводов рыбой.

Введение в рацион лососевых более 12 % углеводов приводит к избыточному отложению гликогена в печени, что, в свою очередь, является причиной большого отхода при выращивании этих рыб. Например, при включении в рацион форели сахарозы уровень глюкозы в крови рыб повышался на 110 %. Инъекция инсулина снижала уровень сахара в крови рыб.

Специалисты считают, что углеводистые корма в форелеводстве следует применять осторожно. В естественных условиях форель потребляет углеводы в очень ограниченных количествах, поэтому она эволюционно плохо приспособлена к их утилизации.

Карп наиболее приспособлен к утилизации углеводов. В зависимости от вида углеводов и возраста рыбы переваримость углеводов у карпа может достигать 92 %. При этом физиологических нарушений диабетического типа у карпа не обнаружено.

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

Установлено, что мальтоза не годится для этих целей, так как при включении в рацион даже незначительных количеств этого углевода (менее 6 %) у рыб развивается патогенез: увеличение печени, чрезмерное отложение в ней гликогена.

Реакция рыб на введение в рацион углеводов зависит от ряда факторов: возраста рыбы, видовой принадлежности и температуры, при которой рыба выращивается. Так, добавка углеводов в рацион сеголеток карпа не способствовала отложению жира. У рыб более старшего возраста кормовой эффект углеводов получали, но только при температуре воды выше 20 °С. Молодь, предварительно подготовленная к процедуре пересадки путем усиления рациона углеводами, не испытывает столь глубокого потрясения в связи с переходом на новый тип питания и потому имеет больше шансов на выживание. Целесообразна подкормка молоди углеводистым рационом и перед транспортированием, которое сопровождается в обычных условиях отходом рыбы по той же причине.

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

4. Потребность рыбы в пластическом материале может быть удовлетворена животными и растительными белками. Практика рыбоводства

свидетельствует о том, что даже типичные хищники (лосось, форель) довольно сносно переносят включение в рацион растительных белков как единственного источника азота. Потребность рыбы в белке меняется в процессе жизненного цикла. Молодь и растущие особи более требовательны к белковому питанию по сравнению с половозрелыми и тем более старыми особями.

Факторы внешней среды способны изменить потребность рыбы в белке, который является неэффективным источником энергии. Однако в определенных обстоятельствах белок катаболизируется (процесс метаболического распада, разложения на более простые вещества или окисления какого-либо вещества, обычно протекающий с высвобождением энергии в виде тепла и в виде АТФ) именно с целью извлечения энергии: при недостатке в рационе углеводов и жиров, когда рацион перенасыщен белком, а также при низком качестве белка.

Биологическая ценность белка определяется содержанием в нем незаменимых аминокислот. Измерение биологической ценности белка в рыбоводстве – очень большая проблема. Незаменимость той или иной аминокислоты следует констатировать с большой осторожностью, так как абсолютная незаменимость недоказуема на рыбах по техническим причинам.

Перечень незаменимых аминокислот приблизителен даже в отношении таких рыб, как лосось и форель. С натяжкой можно признать, что для лососевых рыб незаменимыми являются те же 10 аминокислот, что и для теплокровных животных (аргинин, лизин, лейцин, изолейцин, валин, треонин, метионин, триптофан, фенилаланин, гистидин).

При использовании растительных белков могут возникнуть проблемы дисбаланса аминокислот. Растительные белки содержат в 5–8 раз меньше метионина и в 2–3 раза меньше лизина, чем белки тела рыбы. Поэтому выращивание молоди карпа и лососевых на рационах с растительными белками дает плохие результаты, если рацион не обогащен белками животного происхождения.

Оптимизацию аминокислотного состава рациона рыб, выращиваемых в искусственных условиях, следует приближать к аминокислотному составу традиционных кормов рыб в их естественном окружении. Как правило, аминокислотный состав тела с возрастом практически не меняется.

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

С возрастом рыб доля протеина, расходуемого на энергетические потребности их организма, возрастает. Поэтому целесообразность замены части протеина на более дешевые источники энергии очевидна. Это должно быть учтено при составлении рационов и производстве комбикормов для разновозрастных групп рыб.

5. Жиры являются обычными компонентами естественных кормов всех видов рыб. Поэтому включение жиров в кормовые смеси для рыб оправданно и не требует экспериментальных обоснований.

Пищевая ценность жиров определяется прежде всего их энергетической емкостью и жирнокислотным составом. В то же время незаменимость жиров в питании рыб требует доказательств. Во всяком случае не удастся вызвать серьезную патологию у рыб при кормлении их кормами без жиров. Однако очевидно, что подобные опыты не являются абсолютно корректными. В любых условиях рыба получает липиды за счет потребления микроорганизмов, всегда присутствующих в воде, а также детрита и собственных фекалий, богатых бактериями, инфузориями и коловратками. Однако не вызывает сомнений целесообразность добавок в рацион рыбы полиненасыщенных жирных кислот. Карп положительно реагирует на введение в рацион линолевой и линоленовой кислот в количестве 2 % общей массы жиров рациона. Для угря оптимум определен в 0,5 % ненасыщенных кислот.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб: учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: ФИЗИОЛОГИЯ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Значение обмена веществ и энергии.
2. Обмен белков
3. Обмен жиров
4. Обмен углеводов
5. Минеральный обмен
6. Общие закономерности обмена энергии

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

1) поступление веществ в организм (обеспечивает пищеварительная система);

2) использование веществ клетками организма;

3) выделение продуктов распада в окружающую среду посредством систем дыхания и выделения.

Питание – это совокупность питательных веществ и способов их поступления в организм. Питательные вещества – это продукты гидролиза жиров, белков и углеводов (мономеры – пластический и энергетический материал; вода, минеральные соли и витамины – только пластические материалы).

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, 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 рыб наблюдается преобладание процессов анаболизма над процессами диссимиляции, за счет которых она растет в течение всей жизни. В старости, при истощениях, голодании, при стрессовых состояниях диссимиляция выше анаболизма. Анаболизм и диссимиляция в целом обеспечивают самообновление клеточных структур организма в ходе взаимосвязанных биохимических превращений.

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

Роль белков в организме:

1. С синтезом белка в клетках связаны:

- процессы роста и самообновления структурных компонентов организма;
- процессы регенерации и восполнения специфических клеточных белков;
- продукция ферментов, гормонов, иммуноглобулинов, гемоглобина, рецепторных белков.

2. В плазме крови белки обеспечивают онкотическое давление и тем самым влияют на обмен воды между кровью и тканями.

3. Участвуют в важнейших защитных реакциях организма.

4. Входят в состав буферных систем плазмы.

5. Являются переносчиками гормонов, минеральных веществ, липидов, холестерина.

6. Поддерживают суспензионные свойства и вязкость крови, необходимые для обеспечения оптимальных параметров гемодинамики.

7. Могут использоваться в качестве источника энергии, особенно во время стрессовых ситуаций.

Биологическая ценность различных белков определяется соотношением содержащихся в них аминокислот. Основными структурными компонентами белков являются 20 аминокислот, из которых 10 считаются *незаменимыми* (перечень см. выше), т. е. не синтезируются в организме и поступают с пищей. Животные белки, которые содержат все вышеперечисленные 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.

Азотистый баланс оценивается по результатам сравнения количества азота, принятого с пищей и выведенного из организма, и позволяет судить о характере белкового обмена. Во взрослом организме здоровой рыбы эти параметры обычно равны между собой, т. е. имеет место азотистое равновесие. Преобладание количества выведенного из организма азота – *отрицательный баланс* – может наблюдаться при недостатке в пище полноценных белков, при голодании, 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.

Регуляция обмена белков осуществляется нервными, нейро-гуморальными и гуморальными механизмами. В ядрах гипоталамуса анализируется состояние внутренней среды организма. Управляющие сигналы посредством вегетативных путей и связей с гипофизом приспособливают метаболические реакции к потребностям организма. Гормональная регуляция белкового обмена чаще приводит к увеличению его анаболической направленности, но может способствовать и катаболическим эффектам.

3. 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, простагландинов, витамина D₄, в формировании биологических мембран, обеспечении их прочности и биофизических свойств.

2. Являются источником энергии.

3. 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. Являются источником образования эндогенной воды и депо энергии и воды.

5. Жировая ткань обеспечивает самкам рыб резерв энергии, необходимый для вынашивания икры.

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. Жировой обмен находится под влиянием нервной системы и осуществляется 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.

4. Углеводы поступают в организм в основном в виде полисахаридов растительного (крахмал) и животного (гликоген) происхождения. Конечными продуктами их гидролиза в пищеварительном тракте являются: глюкоза (80 % этих продуктов), а 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 и 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 патологических состояния углеводного обмена: гипергликемия и гипогликемия.

Гипергликемия. Раздражение таламуса, дна четвертого желудочка мозга и коры больших полушарий ведет к гипергликемии. Гипергликемия неопасна 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 раз и более 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 глюкоресепторы 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. Биоэлементы участвуют:

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

Наиболее важное значение для организма рыбы имеют натрий, калий, хлор, кальций, микроэлементы. *Натрий* и *калий* определяют величину осмотического давления, рН, 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 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 эфиры 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, цианокобаламин), в регуляции процессов фоторецепции и размножения (ретинол), обмена кальция и фосфора (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 кислорода в организме или так называемые свободные радикалы, содержащие на внешней орбите один непарный электрон содержащие на внешней орбите один непарный электрон.

6. Жизнедеятельность организма обеспечивается множеством активных процессов, протекающих с использованием химической энергии. Эту энергию клетки получают из белков, жиров и углеводов пищи путем перехода ее 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, 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, общий и пластический.

Основной обмен обеспечивает гомеостазис организма в стандартных условиях и процессы ресинтеза его 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 обменов и энергетических затрат организма, обеспечивающих его жизнедеятельность в условиях терморегуляторной, эмоциональной, пищевой и рабочей нагрузок. Общий обмен превышает основной за счет функций скелетных мышц.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб: учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.

3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: ФИЗИОЛОГИЯ ОСМОРЕГУЛЯЦИИ И ВЫДЕЛЕНИЯ РЫБ

1. Гомеостаз и его регуляция. Вода – среда обитания рыб.
2. Особенности осморегуляции у морских и пресноводных видов рыб.
3. Почки как орган осморегуляции.
4. Осморегуляторная и выделительная функция жабр и желудочно – кишечного тракта рыб.

1. Вода является средой, в которой зародилась органическая жизнь на Земле. Клеточная протоплазма первичных организмов по своим физико-химическим свойствам практически не отличалась от окружающей среды. С развитием эволюции усложнялось строение клеточной мембраны, что придавало цитозольной части клетки все большую независимость от внешней среды. У многоклеточных животных появились специализированные ткани – кожа, слизистые оболочки, которые сделали независимость внутренних процессов еще более совершенной. Однако полной победы над водной зависимостью нет ни у одного животного организма с планеты Земля, так как все внутренние процессы животных протекают в водных растворах и все животные организмы нуждаются в обновлении растворителя.

Вода выполняет важнейшую структурную роль в организме рыбы. Молекула H_2O с асимметрией в расположении атомов имеет вид биполярной конструкции. При контакте молекулы воды с липидной мембраной образуются бимолекулярные липидные мембраны. Вода образует гидратные оболочки и с белками. Интересно, что чем больше жизненный цикл животных привязан к водной среде, тем выше концентрация воды в тканях этих животных.

Содержание воды в теле животных, %

Животные	Содержание воды, %	Животные	Содержание воды, %
Рыбы (каarp)		Птицы (куры)	
Сеголетки	89-75	Цыплята в возрасте 1-3дня	80-75
взрослые	70-65	Бройлеры товарные	70-65
Земноводные <i>Rana sh.</i>		Взрослые куры	65-60
головастики	90-80	Млекопитающие (среднее)	
Молодь массой 1-10г	76-70	новорожденные	80-70
Взрослые массой 150-200г	70-65	взрослые	60-50

Для представителей класса рыб вода является и основным (по количеству) компонентом клетки и остается внешней средой обитания.

Эволюционный прогресс связан с выходом животных из воды на сушу. Филогенетическую связь наземных животных с водной средой подчеркивает эмбриональное развитие птиц и млекопитающих.

Эмбриогенез даже высших млекопитающих вызывает прямые ассоциации с жизнью в воде. На земле животные получили новую: экологическую нишу, а эволюция в целом получила полигон для экспериментов по созданию новых видов. В этом свете ихтиофауна, остающаяся в водной среде, представляет

эволюционные задворки. Рыбы обречены на вымирание по мере остывания Солнца и Земли, в то время как наземные обитатели получили шанс продлить свое присутствие на планете или за ее пределами.

Жизнь в водной среде накладывает отпечаток на морфологию и физиологию животных. Сопоставление физико-химических свойств водной и воздушной сред позволяет говорить и о преимуществах, и о недостатках водного образа жизни.

Вода – более плотная среда, чем воздух. Поэтому движение в т воде более проблематично, чем в воздухе. Вместе с тем с плотностью воды связана нейтральная плавучесть водных животных и их способность легко менять положение тела в трехмерном пространстве. Гравитационное влияние на физическое тело в воде уменьшается, от чего в воде облегчается перемещение.

Вода, обладающая высокой теплоемкостью, нивелирует суточные и сезонные температурные перепады. Количественная характеристика энергетики водородных связей меняется в зависимости от температуры. Так, при 0 °С вода утрачивает примерно 15 % водородных связей, а при 40 °С - уже 50 %. Эта особенность воды крайне важна для рыб. Образование и разрушение водородных связей сопровождаются выделением или поглощением тепловой энергии. Следовательно, при суточных и сезонных колебаниях температуры воздуха вода обеспечивает некоторую стабильность внешней и, что еще более существенно, внутренней среде организма рыб. Поэтому явление пойкилотермии обеспечивает в воде довольно равномерную физиологическую активность в течение года, тогда как наземная пойкилотермия сопровождается такими явлениями, как зимняя спячка, ночное оцепенение.

На заре формирования животного мира на Земле пойкилотермия была естественным и единственно оправданным явлением: температура воды первичного океана была благоприятна для биохимических процессов, а огромная масса океана гарантировала относительное температурное постоянство. В изменяющихся в историческом смысле условиях жизни на Земле больше шансов выжить у видов, защищенных от температурных перепадов. Поэтому гомойотермия рассматривается биологами как крупнейший ароморфоз, т. е. как важнейшее эволюционное приобретение.

Довольно велики различия в свойствах воды и воздуха в плане обеспечения животных кислородом. Здесь следует признать несомненное преимущество воздуха как дыхательной среды. Растворимость кислорода в воде невелика - максимум 15 мг/л при нормальных атмосферных условиях. В таком же объеме воздуха содержится в 20 раз больше кислорода. Надо отметить и то, что извлечь животным кислород из воды значительно труднее. Чтобы в организм рыбы поступило необходимое количество кислорода, ей приходится прокачивать через органы дыхания большую массу воды. Кроме того, дыхание у рыб осложняется и тем, что жабры как орган помимо дыхания выполняют и другие функции, например осморегуляцию, кроветворение, регуляцию кровообращения.

Однако благодаря противоточному характеру движения воды и крови через жабры эффективность извлечения кислорода из воды очень высока. Интересно отметить, что жабры являются очень хорошим теплообменником, который обеспечивает терморегуляцию. Жабры обеспечивают равенство температуры окружающей воды и внутренней среды организма рыб. В животном мире гомойотермия появляется лишь после утраты животными в процессе эволюции жаберного аппарата.

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

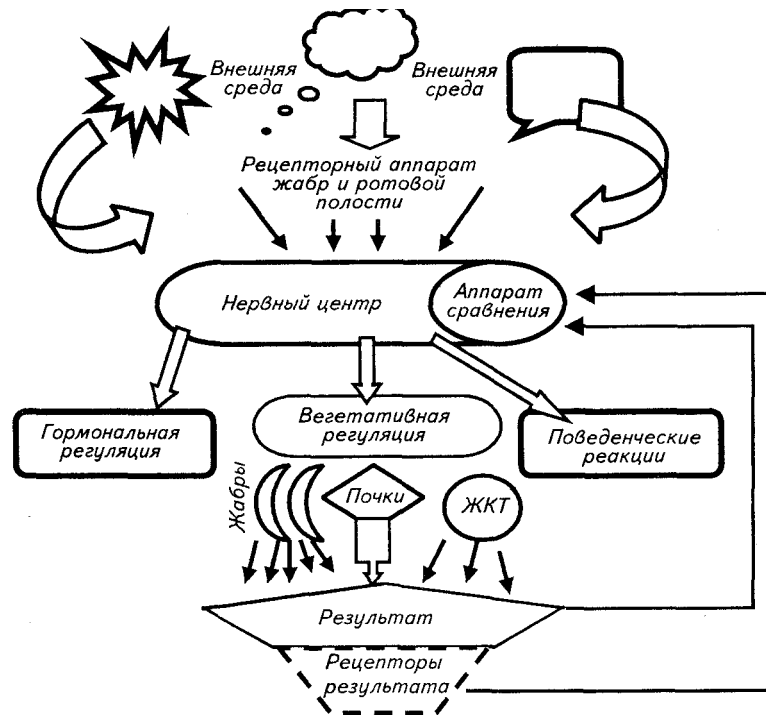
2. Все виды животных имеют механизм осморегуляции. Осмотическое давление клетки – это основа мембранного потенциала, определяющего важнейшие свойства тканей – раздражимость и возбудимость. Осмотическое давление можно рассматривать как первый признак настоящей животной клетки, зародившейся в первичном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

У рыб можно выделить два основных механизма осморегуляции.

Первый (примитивный) механизм осморегуляции характерен для акул. Плазма, лимфа и другие жидкости организма этих рыб по электролитному составу мало отличаются от морской воды, соленость которой равнозначна 1 % NaCl. На первый взгляд в таких условиях отпадает необходимость тратить энергию на осморегуляцию. Однако специфика азотистого обмена такова, что в крови акул накапливается большое количество (5 %) мочевины и триметиламиноксида, 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, т. е. обладает гомеостазом, как и у всех других животных. Другими словами, у акулы есть механизм поддержания электролитного состава. Эволюция снабдила акул для поддержания гомеостаза специальным органом – ректальной железой, которая выводит в клоаку избыток солей.

Второй тип осморегуляции присущ костистым рыбам. Этот механизм более эффективен, однако и более сложен. Костистые обитают как в пресной, так и в соленой воде, поэтому и внутри этой группы есть некоторые различия в механизме осморегуляции. У пресноводных костистых рыб осмоляльность крови выше, чем окружающей их воды: соответственно 6 и 0,3 атм.



В соленой воде картина обратная: осмотическое давление крови составляет 9 атм, а морской воды – 24 атм. Следовательно, и в первом, и во втором случае требуются затраты энергии для поддержания осмотического давления внутренней среды организма рыб.

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

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

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

Солевой гомеостаз регулируется нейрогуморальным путем. Осморорецепторы 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 сомато-тропин, 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 сопро вождающая ее одышка неизбежно приводят к поступлению в кровь избыточных количеств воды через жаберы. Экспериментальная гипоксия мальков лосося приводит к увеличению живой массы на 15 % за счет обводнения.

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

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

В классе рыб отмечается большое разнообразие 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.

У более совершенных видов рыб почки устроены сложнее. Они представляют собой два тяжа паренхимы, расположенные вдоль тела параллельно спинной аорте. Проксимальная часть почек не имеет отношения к осморегуляции и отвечает за кроветворение, иммунитет, а также выполняет эндокринную функцию. Средняя и дистальная части почек обеспечивают осморегуляцию и выделение.

Структурным элементом почки является нефрон, который у рыб имеет аналогичное с другими позвоночными строение и состоит из сосудистого клубочка и капсулы с отходящим от нее мочесобирательным канальцем .

Базальная мембрана капсулы соприкасается с сосудистым клубочком. Из-за разницы осмотического давления вода, одно- и двухвалентные ионы легко диффундируют из капилляра в полость капсулы.

Образующаяся в капсуле жидкость и есть *первичная моча*. Ее состав близок к составу плазмы крови и не содержит лишь липиды и белки. В канальцах

происходит обратное всасывание одновалентных ионов, аминокислот, мочевины и триметиламина. Здесь же реабсорбируется 70–80 % воды. В свою очередь, эпителиальные клетки мочесобирательного канальца секретируют двухвалентные ионы и креатинин.

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

Ионный состав мочи радужной форели

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

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

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

4. Вода поступает в пищеварительный тракт и морских, и пресноводных рыб. Однако этот процесс физиологически более важен для морских видов. Кроме того, и у тех и у других желудочно-кишечный тракт причастен к осморегуляции. Показано, что ЖКТ избирательно всасывает воду и блокирует абсорбцию солей в соленой воде в зависимости от физиологических потребностей рыбы.

У большинства рыб основным местом всасывания воды является последняя треть кишки (у угря – пищевод). У желудочных морских рыб заглоченная вода, минуя желудок, сразу поступает в кишечник. При этом морская вода не влияет на pH желудочного сока (pH желудочного содержимого рыб 1,0–4,0; pH морской воды 8,5).

Доказано наличие постэпителиального потенциала у рыб. У пресноводных он имеет отрицательное значение и соответственно облегчает абсорбцию одновалентных катионов. У морских видов рыб потенциал эпителия кишечника имеет положительное значение, препятствует абсорбции катионов и стимулирует всасывание воды. Постэпителиальный потенциал

эвригалинных рыб меняется в зависимости от солености окружающей рыбу воды.

Большая жаберная поверхность и противоточный механизм движения воды и крови через жаберный аппарат обеспечивают рыбам высокоэффективную осморегуляцию. В эксперименте на угре через жабры удалялась треть всего натрия. В пресной воде за сутки жабры извлекали около 100 г хлоридов при их следовом содержании в воде.

Алорибные клетки жаберного аппарата известны с 30-х годов. Это сложная лабиринтовая система, включающая эндокринные клетки, проксимального отдела почек. Эта часть дыхательного аппарата рыб обладает избирательной способностью по отношению к одновалентным ионам и некоторым метаболитам.

Жабры – основной орган выделения продуктов катаболизма белка. Так, разница в концентрации аммиака в притекающей и оттекающей от жабр крови составляет 50 %. Содержание мочевины при этом остается неизменным у костистых рыб. У пластинчатожаберных и многих хрящевых рыб конечным метаболитом белкового обмена выступают мочевины и триметиламин, которые выделяются через почки.

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

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

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб: учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

Тема: ФИЗИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Особенности воспроизводства рыб
2. Дифференциация и регуляция.
3. Особенности овогенеза и сперматогенеза.
4. Спермиация и овуляция (нерест).
5. Оплодотворение и влияние факторов внешней среды на развитие эмбрионов в икринке.
6. Внутриутробное развитие.

1. 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 (непоср.возле дна) 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. Правда, у рыб понятие «возраст полового созревания» достаточно расплывчато и не так привязано к календарному возрасту, как у высших позвоночных.

Межвидовые различия сроков полового созревания у рыб огромны: от 1 мес у гамбузии до 30 лет у некоторых видов осетровых рыб. У рыб сроки полового созревания помимо календарного возраста определяет ряд факторов внешней среды (температура воды, химический состав воды, интенсивность питания, плотность посадки в искусственные водоемы). Время полового созревания коррелирует с живой массой рыб.

Сроки полового созревания различаются у рыб разных популяций одного вида. Например, у леща половая зрелость наступает в популяции Ладожского озера в 8–9 лет, в популяции леща Средней Волги – в 6–7 лет, в Северном Каспии – в 4–6 лет. Азово-черноморская популяция леща начинает нереститься уже в 3–4 года.

То же можно сказать и о других видах рыб. Например, у волжского и азовского осетров половая зрелость наступает в 9–10 лет. У курина осетра половая зрелость самок наступает лишь в 30-летнем возрасте.

2. Половая дифференциация у рыб – явление уникальное. Рыбы обладают очень пластичной системой репродукции, которая позволила им занять практически все существующие на Земле водоемы. В соответствии с биологической необходимостью рыбы могут изменять половую принадлежность отдельных особей. У рыб нет единообразной хромосомной

системы полового детерминизма (учение о первоначальной определяемости всех происходящих в мире процессов), как, например, у человека (XX-, XY-хромосомы, т. е. системы половых гетерохромосом).

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.

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

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

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

У самца колюшки перед нерестом брюшко окрашивается в алый цвет. Самцы многих морских бычков перед нерестом становятся абсолютно черными.

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

Появление брачного наряда у рыб определяется гормональными перестройками в этот период жизни. Значение его специалисты трактуют по-разному. Брачная окраска в нерестовый период может выполнять защитную роль. У лососевых брачный наряд маскирует рыб, делает их менее заметными на галечном грунте в прозрачной воде. В других случаях нерестовая окраска имеет сигнальное значение (горбуша, кета).

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

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

Важным половым признаком может служить половое поведение рыб перед нерестом. Это может быть преследование самцом самки (каarp, щука и др.) или более сложное поведение – устройство гнезда (лабиринтовые), охрана территории. После нереста у многих видов рыб наблюдаются элементы

родительского поведения: вентиляция икры, инкубация икры в ротовой полости, охрана молоди (тиляпия).

Управление половым детерминизмом при искусственном разведении рыб имеет большое практическое значение. Особенно полезным этот прием может быть при разведении ценных рыб – осетровых, лососевых. Здесь желательно иметь большое поголовье самок и ограниченное количество самцов, однако половые признаки у этих видов проявляются довольно поздно, когда уже затрачено много средств и времени.

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

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

Таким образом, гормональная регуляция пола у рыб при помощи синтетических или природных стероидов может претендовать на самостоятельный технологический прием в рыбоводстве.

3. К моменту полового созревания рыб масса их гонад (семенников и ястыков) возрастает в результате деления половых клеток (сперматозоидов и икринок). До определенного момента гонады самцов и самок не различаются по массе. Однако в последний период перед нерестом происходит активное накопление питательных веществ в ястыках и поэтому разница в массе ястыков и семенников перед нерестом становится весьма существенной

У некоторых рыб с внутренним оплодотворением бывает асинхронное созревание самок и самцов. В этом случае совокупление приводит к тому, что сперма хранится в половых путях самки до времени овуляции, когда и происходит оплодотворение икринок.

Чаще масса икры превосходит массу спермы при одинаковой живой массе самцов и самок.

В тропическом поясе у многократно нерестующих рыб масса выметанной икры может превысить массу тела самой самки.

Не все половые клетки достигают полного развития и резорбируются. Компоненты этих клеток служат питательным материалом для дальнейшего развития других зигот.

Половые клетки появляются на ранних этапах развития у эмбрионов в генитальных складках, которые тянутся вдоль полости тела. У молоди лососей (горбуша, кета, нерка, сима, кижуч и атлантический лосось) первичные половые клетки обнаруживаются на стадии формирования первично-почечных протоков. У зародыша атлантического лосося

первичные половые клетки были выявлены в возрасте 26 сут. У мальков рыб уже можно найти половые железы в виде волосовидных тяжей.

Овогонии – будущие икринки – образуются в результате деления зачатковых клеток зародышевого эпителия, это округлые, очень мелкие, не видимые простым глазом клетки. После овогониальных делений овогония превращается в овоцит.

Половые клетки богаты белками, жирами и биологически активными веществами, такими, как витамины, гормоны.

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 или анальное отверстие.

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

Овуляция – явление, представляющее собой выход яйцеклетки из яичника в брюшную полость и эякуляция выделение половых продуктов из мочеиспускательного канала при половом сношении или заменяющих его формах половой активности, находятся под гормональным контролем. Овуляция протекает сразу во всем ястыке и захватывает все зрелые овоциты, созревание которых происходит циклично.

Сперматогенез – процесс более равномерный, чем овогенез. Поэтому самцы участвуют в нересте более продолжительное время.

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

Плодовитость рыб

Вид рыб	Плодовитость за сезон, икринок	Возраст половой зрелости, лет	Периодичность икрометания, годы
Белуга	2,4 млн	16-20	5
Севрюга	200 тыс	9-11	3
Карп	800 тыс	4-5	1
Окунь	300 000	2-3	1
Бычок-кругляк	800	1	1

Плодовитость рыб, проявляющих в той или иной форме заботу о потомстве, значительно ниже. В ряде случаев (крупные акулы) их плодовитость составляет всего 1 икринку (яйцо) в год.

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

Отмечена зависимость плодовитости и от гидрохимического режима водоема. Так, летние заморы, загрязненность водоема органическими веществами и хозяйственно-бытовыми стоками снижают плодовитость рыб.

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

Спермии, полученные непосредственно из гонад, не имеют активности. Они приобретают подвижность при смешении с секретами придаточных желез, причем она возрастает при попадании спермиев в воду.

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

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

Рыб делят на моно- и полициклических.

Моноциклические рыбы участвуют в процессе размножения один раз в жизни. К ним относятся речной угорь, речная минога, байкальская голомянка и многие виды лососевых рыб.

подавляющее большинство рыб относится к полициклическим видам, т.е. размножающимся несколько раз на протяжении жизни.

У круглоротых специальных половых протоков нет. Из разрывающейся половой железы половые продукты выпадают в полость тела, из нее – через половые поры – в мочеполовой синус, а затем через мочеполовое отверстие выводятся наружу.

У хрящевых рыб половая система связана с выделительной. У самок большинства видов яйца выводятся из яичников по мюллеровым каналам, выполняющим роль яйцеводов и открывающимся в клоаку; вольфов канал является мочеточником. У самцов вольфов канал служит семяпроводом и через мочеполовой сосочек также открывается в клоаку.

4. 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).

Спермии рыб не обладают таксисом, т.е. способностью искать икринки. При контакте с водной средой активность спермиев повышается. Однако оплодотворение у рыб в воде имеет вероятностный характер.

Сперматозоид проникает в икринку через микропиле. Через другие многочисленные поры икринки диффундирует вода, которая вызывает сильное набухание кортикальных оболочек. В результате гидратации образуется перивителлиновое пространство, защищающее зародыш от повреждающих воздействий внешней среды.

Дальнейший онтогенез рыб имеет несколько вариантов развития. Так, у речного угря, камбалы, луны-рыбы и некоторых других видов развитие происходит с метаморфозом (глубокое преобразование строения организма (или отдельных его органов происходящее в ходе индивидуального развития), 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. Огромное влияние на продолжительность инкубации икры оказывает температура воды.

Развитие икры требует времени и определенного количества теплоты. При повышении температуры инкубационной среды развитие икры происходит быстрее. Однако очевидно и другое. Для каждого вида рыб существует собственный температурный коридор.

6. Внутритрубное 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* (например сферамия), 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. *Vinocerphalidae*) плодоношение происходит без внутреннего оплодотворения. Эти сомы откладывают икру на дно. После осеменения икры самцом самка ложится на икру брюхом, которое к тому времени приобретает ячеистую структуру. Оплодотворенные икринки засасываются в ячейки брюшка самки, где срастаются с ее кожей. По псевдоплаценте эмбрионы получают кровь матери, насыщенную кислородом и питательными веществами.

Продолжительность плодоношения у разных видов акул она составляет 22 мес.

В зависимости от видовой принадлежности акуленок имеет длину тела 20 см и более. У новорожденного хорошо развиты опорно-двигательный аппарат, пищеварительная система и сенсорные органы. Все это позволяет ему самостоятельно питаться и быстро наращивать живую массу. Некоторое время после рождения акуленок находится под присмотром матери.

Благодаря такой эффективной заботе о потомстве молодь акул имеет высокий коэффициент выживаемости, а вид - биологически обоснованную низкую плодовитость (овулирует от 2 до 100 яйцеклеток). Биологическая целесообразность такой стратегии воспроизводства доказывается тем, что хрящевые рыбы сохраняют за собой свою экологическую нишу с девонского периода палеозойской эры, т. е. более 300 млн лет!

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб : учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Общие положения по нервной системе рыб
2. Нервная система хрящевых рыб
3. Нервная система костистых рыб

1. Нервная система животного возникла в процессе его эволюции как инструмент, специализированный на объединении огромного количества структур многоклеточного организма в единое целое. Важнейшая задача нервной системы заключается в поддержании постоянной связи животного со средой обитания и поддержании гомеостаза организма, адекватного изменениям, происходящим во внешней среде. С позиции этологии можно рассматривать нервную систему как аппарат хранения опыта (исторического и личного) и инструмент научения под влиянием стимулов из внешнего мира. Реактивность организма к факторам среды существовала и в донервный период. Так, у простейших, например амёбы или инфузории туфельки, существует реактивность по отношению к изменениям среды (температуры, химического состава, освещенности). Однако их реакция на стимул чаще всего избыточно велика. Из-за отсутствия специализированных органов рецепции простейшие вынуждены реагировать на стимул всем организмом, т. е. с позиции многоклеточного животного неадекватно, с чрезмерными затратами энергии и (что не менее важно) времени. Появление нервной системы в процессе эволюционного развития позволило животным оптимизировать свои отношения со средой обитания, сделать реакции организма более экономными и биологически более эффективными. Появление "многоклеточности" неизбежно привело к формированию нервной системы. Для слаженной работы многоклеточного организма химической регуляции недостаточно: она медлительна, требует больших затрат энергии и жестких стабильных условий (рН, температура, содержание кислорода). У многоклеточных животных регуляцию физиологических функций осуществляет сложная система нейрогуморальных механизмов. Нервная регуляция - собственное эволюционное приобретение многоклеточных, обусловившее быстрое эволюционно-адаптивное развитие многоклеточных животных.

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. И. П. Павлов создал учение о нервизме, в соответствии с которым каждая клетка организма независимо от того, в составе соматического или висцерального органа она находится, является подконтрольной нервной системе.

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

предметом напряженного изучения человеком. Это подтверждают наблюдения за гидростатическими реакциями рыб, а также специальные опыты с применением электрофизиологических методов и методик с выработкой условных рефлексов на изменение гидростатического давления в искусственных водоемах. Сопоставление размеров головного мозга и всего тела животных показало, что у рыб головной мозг менее развит, чем у наземных позвоночных. В ряду рыбы - амфибии - рептилии различия невелики. Однако при сравнении головного мозга рыб с головным мозгом птиц и особенно млекопитающих выявляется огромная разница. Головной мозг рыб отличается не только размерами, но и уровнем организации. Он состоит из заднего, среднего и переднего отделов. Степень их развития различна и порой зависит не от эволюционного положения рыбы, а от ее экологической ниши. Например, мозжечок более развит у акулы, чем у карася. Существует зависимость развития той или иной части головного мозга у костистых рыб от занимаемой ими экологической ниши и этологической характеристики. Так, передний мозг наиболее развит у угря, продолговатый - у сазана и язя. Средний мозг занимает больший удельный вес у активных рыб с острым зрением. У сома более развит мозжечок.

Фактическое отсутствие больших полушарий и слабое морфологическое обособление промежуточного мозга у рыб означает перераспределение функций между отделами головного и спинного мозга. Так, высшую интеграционную функцию у рыб выполняют средний, промежуточный мозг, мозжечок и продолговатый мозг. Интегратором сложных локомоторных реакций у рыб является спинной мозг. Необходимо подчеркнуть, что спинной мозг рыб вообще проявляет большую степень автономности и имеет причастность к регуляции практически всех без исключения функций организма (локомоторных, висцеральных, метаболических). Единственное, что ускользает от его контроля, это сенсорная афферентация, афферентный синтез и механизм принятия решений на его основе. Глубокому и всестороннему пониманию той или иной физиологической функции помогает анализ филогенетического развития обеспечивающей эту функцию системы органов. С этой позиции большой интерес представляет изучение морфофункциональных особенностей нервной системы у первичных хордовых, например у ланцетника.

2. У хрящевых рыб (акулы, скаты, химеры) есть три группы хорошо развитых сенсорных органов: химической рецепции, фоторецепции и органы акустико-латеральной системы. Соответственно происходит дифференциация головного мозга на три хорошо различимых отдела: передний (обонятельная луковица и обонятельная доля), средний (зрительные бугры) и задний (продолговатый мозг, мозжечок - отделы, собирающие афферентацию с органов акустико-латеральной системы). Степень развития того или иного отдела головного мозга отражает экологическую роль соответствующего сенсорного комплекса (рис). Определяющее значение в дифференциации головного мозга и всей центральной нервной системы имеют экологические факторы, что будет показано на примере костистых рыб. Здесь же отметим, что степень

цефализации нервной системы у всех водных пойкилотермных животных (круглоротые, хрящевые рыбы, костистые рыбы, земноводные) примерно одинакова. Велика автономность спинного мозга у этих животных.

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

3. У костистых рыб известно огромное количество особенностей (как правило, морфологического характера), которые ассоциируются как с видовой принадлежностью рыбы, так и с ее экологической нишей. Общими признаками для всех костистых рыб (как двоякодышащих *Dipnoi*, так и высших *Teleostomi*) являются одинаково хорошо развитая периферическая часть нервной системы, структурированный по функциям спинной мозг, сегментарный характер иннервации как опорно-двигательного аппарата, так и висцеро-вегетативных функций. Наиболее заметные различия между отдельными видами (или экологическими группами) рыб *Osteichyes* проявляются на уровне головного мозга. Возникновение сложного сенсорного аппарата и морфофункциональное усложнение опорно-двигательного аппарата предопределили дальнейшую цефализацию нервной системы костистых рыб. Несмотря на разницу в дифференциации головного мозга в группе костистых рыб, для них характерны общие филогенетические приобретения: расширение связей между головным и туловищным отделом центральной нервной системы. Прежде всего это нисходящие пути, связывающие аппараты центральной регуляции движений со спинным мозгом: вестибулоспинальный тракт, церебеллоспинальный тракт и бульбоспинальный тракт.

Клетки, лежащие в основании среднего мозга, выполняют функцию, аналогичную функциям красного ядра среднего мозга наземных позвоночных. Эти клетки (*nucleus reticularis mesencephali*) играют большую роль в регуляции координации движений рыб через распределение тонуса антагонистической мускулатуры. Данное явление характерно только для костистых рыб. У более примитивных рыб, например акул, спинной мозг имеет большую функциональную самостоятельность. Расчленение головного и спинного мозга у хрящевых рыб не нарушает ритмическую активность спинного мозга при условии, что рыба находится во взвешенном положении. Если хрящевую спинальную рыбу положить на грунт, то она утрачивает ритмическую активность.

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

Головной мозг занимает в среднем около 0,15 % массы тела костистых рыб. Однако межвидовые различия довольно велики: от 0,6 % у карася до 0,03 % у угря. Большое соотношение массы глаз и массы головного мозга приходится на хищных рыб (щука, форель, жерех, голавль). Соотношение масса глаз: масса мозга у костистых рыб в 4 раза больше по сравнению с

хрящевыми рыбами. Это согласуется с этологическими наблюдениями, которые свидетельствуют о том, что зрительный анализатор у костистых рыб более развит и играет большую роль в формировании мотиваций поведения.

Продолговатый мозг. Продолговатый мозг занимает большую часть заднего мозга. Он расположен на границе спинного и головного мозга. Поэтому прежде всего на него ложится проводниковая функция. В его состав входят как нисходящие, так и восходящие пути, соединяющие спинной мозг с разными отделами головного мозга. Исключительно важная роль принадлежит ядрам боковой линии и вестибулярного аппарата. Поэтому продолговатый мозг рассматривают как коллектор акустико-латеральной афферентации.

В продолговатом мозге находятся центры регуляции вегетативных функций - дыхания, пищеварения, кровообращения. При одностороннем разрушении продолговатого мозга наблюдается одностороннее прекращение дыхательных движений жаберных крышек. В экспериментальных условиях за счет искусственной электрической стимуляции исследователи получают усиление или угнетение сердечной деятельности и дыхания. Электрическая активность дыхательного центра продолговатого мозга изменяется в зависимости от газового состава воды, протекающей через жаберный аппарат. При недостатке кислорода частота электрической ритмической активности дыхательного повышается. На этом фоне увеличение концентрации Углекислоты (диоксида углерода) в воде (и соответственно в крови) тормозит дыхательный центр. Повышение концентрации углекислоты (диоксида углерода) при нормальной обеспеченности кислородом не влияет на дыхательный ритм рыб.

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

Средний мозг. Появление у рыб хорошо развитого зрительного анализатора привело к формированию в головном мозге оптических путей, концентрирующих афферентный поток в среднем мозге. У более организованных животных оптические пути ветвятся и расходятся в область таламуса (зрительные бугры) и коры больших полушарий (затылочная область), оставляя за средним мозгом менее значимые функции, связанные с ориентацией глаза, адаптацией к изменению уровня освещенности. У рыб все, что связано с функцией зрения, ассоциируется со зрительными долями среднего мозга. В среднем мозге рыб еще нет красного ядра, но тем не менее этот участок головного мозга имеет прямое отношение к поддержанию мышечного тонуса, о чем свидетельствуют опыты с перерезкой головного мозга выше и ниже среднего мозга. Одностороннее разрушение среднего мозга вызывает нарушения реципрокной иннервации мышц туловища. В среднем мозге замыкаются связи безусловной хватательной реакции со зрительной и акустико-латеральной афферентацией. Они определяют технику броска и захвата жертвы хищником. В этой реакции задействованы

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

Мозжечок не только обеспечивает центральную регуляцию локомоторных реакций, но и наравне со средним мозгом берет на себя функцию интеграции деятельности нервных структур, выше отмечались его связи со средним мозгом. Удаление мозжечка может иметь неодинаковые последствия разных видов рыб. Так, у подвижных рыб (окунь, судак, щука) удаление мозжечка приводит к очень сильным изменениям. Помимо нарушения координации движений, тонуса мышц у этих рыб исчезают тактильная чувствительность, болевые ощущения, нарушаются зрение и слух. У донных малоподвижных рыб последствия удаления менее заметны. Интересно, что у рыб, лишенных мозжечка или отдельных его частей (тела, заслонки), нарушается условно-рефлекторная деятельность. В этом случае условные рефлексы на световые и звуковые стимулы вырабатываются при значительно большем числе сочетаний. К тому же сохраняются такие рефлексы в течение очень короткого времени. Установлено, что при удалении тела мозжечка исчезают ранее выработанные рефлексы. Таким образом, мозжечок следует рассматривать как орган, в котором происходит замыкание условных рефлексов с центрами зрительных органов и органов акустико-латеральной системы.

Промежуточный мозг. Этот мозг у рыб еще не дифференцировался в самостоятельную структуру в том виде, в каком он присутствует у высших позвоночных. Филогенетическое формирование промежуточного мозга тесно связано со средним и передним мозгом. Развитый промежуточный мозг состоит из трех основных частей: дорзальной (эпиталамус, эпифиз), средней (таламус, или зрительные бугры) и вентральной (подбугорье, или гипоталамус). Наиболее древней частью промежуточного мозга является дорзальный таламус - эпифиз. Он имеется у всех позвоночных, включая бесчерепных. Его изначальная функция сводилась к светорецепции. У костистых рыб роль эпифиза усложняется. Он превращается в орган чувствительной дифференциации. Электрическая активность эпифиза изменяется под влиянием зрительной, химической и электромагнитной стимуляции. К эпиталамусу можно отнести и еще одно древнее образование головного мозга - габенулярный узел. Он представлен парой ганглиев, связанных между собой комиссурой. Габенулярный узел имеет нервные связи как с передним мозгом, так и с эпифизом. Функционально он рассматривается как одно из центральных звеньев афферентного синтеза химической и зрительной информации. Эволюционное развитие габенулярного узла тесно связано с выделением из состава среднего мозга его базальной части - таламуса. У большинства рыб он морфологически все еще зависит от среднего мозга.

Таламус рыб осуществляет анализ и синтез афферентной информации, ее интеграцию, а также регулирует чувствительность организма.

Экспериментально доказана чувствительность гипоталамуса к изменениям осмотического давления крови, рН, газового состава крови. Известна его реактивность к электромагнитным полям. Сосудистый мешок гипоталамуса выстлан мерцательным эпителием, ворсинки которого чувствительны к продольным перемещениям рыбы. К гипоталамусу подходит терминальный нерв, функциональное предназначение которого неясно. Он берет своё начало в обонятельном эпителии носовых мешков и проходит параллельно обонятельному нерву.

Гипофиз является нейросекреторным органом. Следует подчеркнуть, что это единственная железа внутренней секреции у рыб. Все остальные железы таковыми можно считать с большим допущением. Морфологически они не составляют систему железистых органов, так как представляют собой классический пример паракриновой секреции. Таким образом, с одной стороны, гипоталамус можно рассматривать как коллектор афферентной информации, с другой - как центр интеграции ряда функций. Он связан афферентными и эфферентными путями с таламусом, средним мозгом, мозжечком и продолговатым мозгом.

В ядрах гипоталамуса обнаруживаются нейросекреторные клетки. Особенно высока секреторная активность трех ядер гипоталамуса: супраоптического, паравентрикулярного и ядра терминального нерва. Нейросекреты гипоталамуса (серотонин, эндорфины и др.) играют важную роль в процессе интеграции деятельности разных отделов нервной системы, формировании поведенческих мотиваций и запуске сложных инстинктов. Промежуточный мозг у рыб играет существенную роль в афферентном синтезе зрительной информации. Промежуточный мозг имеет отношение к образованию условных рефлексов. Его повреждение отражается на скорости выработки рефлексов и проявлении ранее выработанных рефлексов.

Передний мозг. У костистых рыб эта часть головного мозга представлена двумя группами структур. Это прежде всего обонятельный мозг, в состав которого входят мантия (плащ) и гиппокамп (первичная мантия). Однако довольно большая часть среднего мозга рыб (пограничный участок между передним и промежуточным мозгом) не имеет отношения к ольфакторной рецепции. Передний мозг рыб является регулятором рефлекторных ответов за счет способности понижать порог чувствительности к разнообразным стимулам внешней среды. Передний мозг создает предпосылки для развития процесса облегчения в ассоциативных отделах центральной нервной системы рыб.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб : учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.

ЛЕКЦИЯ: ФИЗИОЛОГИЯ ОРГАНОВ ЧУВСТВ И РЕЦЕПЦИИ РЫБ

ПЛАН ЛЕКЦИИ:

1. Принцип строения и расположение
2. Особенности органов чувств

Органы восприятия окружающей среды (органы чувств) рыб обладают рядом особенностей, отражающих их приспособленность к условиям жизни (рис.).

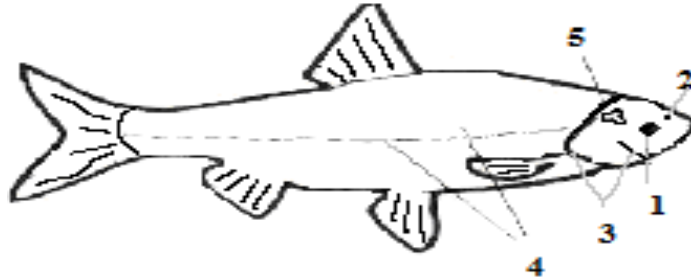


Рис. Расположение органов чувств у рыб: 1 – органы зрения; 2 – органы обоняния; 3 – органы вкуса; 4 – органы восприятия колебания воды и движения (боковая линия); 5 – органы слуха и равновесия

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, дистанционно.

Органы обоняния расположены в ноздрях, которые у рыб не сквозные, а похожи на крошечные двугорлые колбочки, находящиеся сверху по обеим сторонам рыла. На дне их лежат складки обонятельного эпителия, клетки которого воспринимают химические вещества, растворенные в воде. Острота обоняния у рыб чрезвычайно велика. Особенно тонко развито оно у ночных и хищных рыб (сом, налим). На этот орган чувств рассчитано применение при ловле пахнущих приманок (рис.).

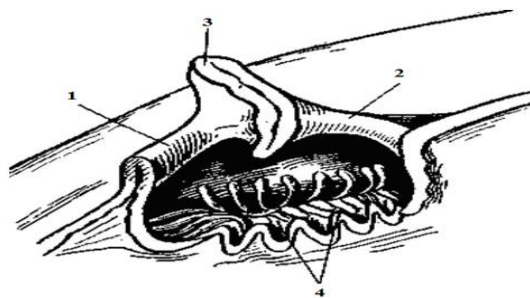


Рис. Орган обоняния костистой рыбы: 1 – передняя ноздря; 2 – задняя ноздря; 3 – валик, разделяющий ноздри; 4 – складка слизистой оболочки органа

Органы вкуса представляют собой скопления чувствующих клеток, так называемые вкусовые почки. Они многочисленны в ротовой полости, глотке, на усиках, подбородке, жаберных дугах, на голых участках головы и даже в

коже тела, особенно в местах, лишенных чешуи. Гольян, например, способен уловить вкус крошки, упавшей ему в аквариуме на хвост.

Очень тонко развито у рыб температурное чувство. Экспериментально установлено, что они могут различать колебания в количестве тепла, равные сотым долям градуса. Такая острая чувствительность не свойственна наземным животным. Изменения температуры воспринимаются специальными нервными клетками, расположенными в коже в точках тепла и холода.

Органы боковой линии имеются только у рыб, некоторых земноводных и их личинок. По бокам тела у большинства рыб (исключение составляют очень немногие, например сельди) от головы к хвосту, иногда слегка изгибаясь, тянутся пунктирные линии, представляющие собой ряд отверстий, ведущих в наполненный слизью канал, находящийся под кожей. Это и есть боковая линия (рис). В слизевом канале помещаются группы чувствующих клеток, воспринимающие низкочастотные (дозвуковые), главным образом негармонические, колебания среды: движение струй воды, ветровое волнение, колебания, порожденные упавшим в воду или движущимся в ней предметом.

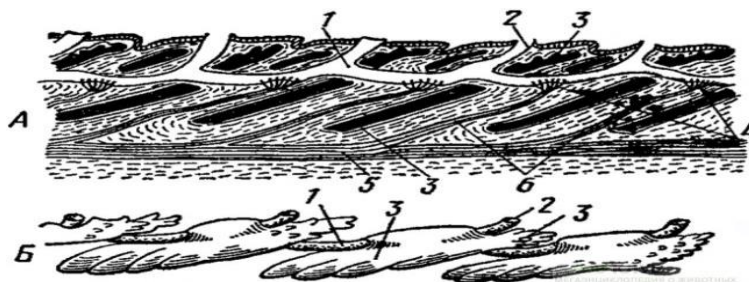


Рис. Боковая линия костистой рыбы: А – продольный разрез; Б – вид сбоку; 1 – канал; 2 – наружное отверстие канала; 3 – чешуя; 4 – рецепторы боковой линии; 5 – боковая ветвь блуждающего нерва; 6 – ответвления нерва, идущие к органу боковой линии

Органы слуха рыб также воспринимают колебания водной среды, но только более высокочастотные, гармонические или звуковые. Устроены они у рыб более просто, чем у других животных. Нет у рыб ни наружного, ни среднего уха: они обходятся без них в силу более высокой проницаемости воды для звука. Есть лишь перепончатый лабиринт, или внутреннее ухо, заключенное в костной стенке черепа (рис).

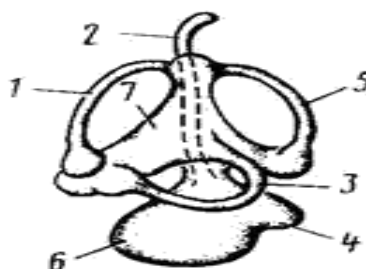


Рис. Орган слуха рыб: 1 – передний канал; 2 – эндолимфатический канал; 3 – горизонтальный канал; 4 – лагена; 5 – задний канал; 6 – саккулус; 7 – утрикулос

Глаза у рыб устроены, в общем, так же, как и у других животных, но есть и существенные отличия, вызванные особенностью видения в воде. Как известно, свет в воде распространяется плохо. Наибольшее расстояние, на котором рыбы могут видеть в прозрачной воде, – 10–12 м. Нормально же глаз установлен на обзор в пределах 1–2 м. Рыбы близоруки по природе.

Глаза у них всегда открыты, так как век нет. Хрусталик шарообразный. Это позволяет улавливать наибольшее количество световых лучей. Вследствие того что глаз выпуклый и возвышается над поверхностью головы, в него попадают не только прямые, но и косые лучи – спереди, сверху, снизу и с боков (рис).

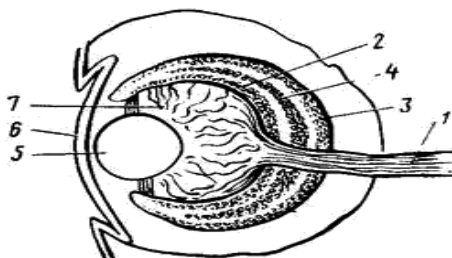


Рис. Строение глаза костистых рыб: 1 – оптический нерв; 2 – ганглиозные клетки; 3 – слой палочек и колбочек; 4 – сетчатка; 5 – хрусталик; 6 – роговица; 7 – стекловидное тело

Поле зрения у рыб велико: по горизонтали глаз охватывает угол в 160–170°, по вертикали – около 150°. Но каждый глаз при этом дает собственное изображение, т. е. зрение монокулярное (рис.).

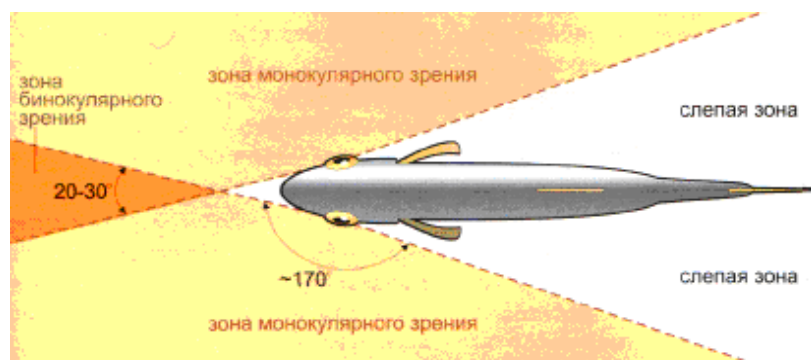


Рис. Поле зрения рыб

Из-под воды рыба может видеть только те предметы, от которых лучи падают в ее глаз под углом не более 48° к вертикали. Все, что находится под большим углом, скрыто от нее. Человек, сидящий на низком берегу или в лодке, должен быть невидимым для рыбы. Она может обнаружить его присутствие лишь по колебанию воды или производимому им шуму. Движение человека по берегу, она нередко не столько видит, сколько слышит.

Свойственно рыбе различать и цвета. Особенно хорошо распознают окраску предметов рыбы, ведущие дневной образ жизни.

Литература:

1. Усов, М.М. Морфология и физиология рыб : учебно-методическое пособие / М. М. Усов, П. Н. Котуранов, О. В. Усова. – Горки : БГСХА, 2024. – 143 с.
2. Усов, М. М. Морфология и физиология рыб. Лабораторный практикум: учеб.-метод. пособие / М. М. Усов. – Горки: БГСХА, 2017. – 114 с.
3. Котуранов, П. Н. Морфология рыб: учеб. пособие / П. Н. Котуранов. – Горки: БГСХА, 2004. – 112 с.