

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации

**Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Саратовский государственный аграрный университет
имени Н. И. Вавилова»**

ФИЗИОЛОГИЯ РЫБ

**Методические указания к лабораторно - практическим
занятиям**

Направление подготовки
35.03.08. Водные биоресурсы и аквакультура

Профиль подготовки
Аквакультура

Саратов 2016

УДК 619:612 (075.8)
ББК 45.2я73
В19

Рецензенты:

Профессор кафедры «Земельного и экологического права», доктор медицинских наук,
профессор ФГБОУ ВПО «Саратовская государственная юридическая академия»
Н.И. Махонько

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

Методические указания к лабораторным занятиям для студентов направление
подготовки 35.03.08. «Водные биоресурсы и аквакультура», профиль подготовки
«Аквакультура» / Сост.: В.Ю. Васильев, Пудовкин Н.А. ФГБОУ ВО Саратовский
ГАУ. – Саратов, 2016. – 88с.

Методические указания по дисциплине «Физиология рыб» составлен в
соответствие с рабочей программой дисциплины и предназначен для студентов
направления подготовки 35.03.08. «Водные биоресурсы и аквакультура», профиль
подготовки «Аквакультура».

Методические указания содержат теоретический и практический материал по
основным вопросам физиологии рыб, дает основы функционирования и
жизнедеятельности организма рыб, его взаимодействия с окружающей средой.

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

УДК591 636:612
ББК 45.2

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

Введение

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

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

Методические указания по дисциплине «Водные биоресурсы и аквакультура» предназначен для студентов по направлению подготовки 35.03.08. «Водные биоресурсы и аквакультура».

Общие правила по охране труда и безопасности При выполнении лабораторных работ

Все студенты должны приходить на занятия в халатах. До начала лабораторных занятий каждый студент должен ознакомиться с правилами техники безопасности и расписаться в Журнале по технике безопасности.

Учебная группа разбивается преподавателем на 2 – 3 студента за каждым рабочим столом и назначается дежурный на каждое занятие по графику. В лаборатории запрещается курить и зажигать спички.

При работе с источниками постоянного тока (аккумулятор и др.) нужно быть осторожным, не разливать серную кислоту, не допускать короткого замыкания, не оставлять катушку включенной на длительное время.

При работе с пипеткой, спиртовкой, режущими инструментами нужно быть внимательным. Следить, чтобы растворы кислот и щелочей при насасывании не попадали в рот, не размахивать ножницами и скальпелем. При кипячении растворов на спиртовке не поворачивать пробирку в лицо себе и соседям.

При использовании спирта, эфира и других жидкостей не пробовать их на язык, осторожнее подносить к носу.

После окончания занятий привести свое рабочее место в порядок, и после работы с животными (лягушка, собака, кошка, кролик и др.) тщательно мыть руки с мылом.

При обнаружении какой-либо неисправности оборудования, следует немедленно доложить об этом дежурному по группе и преподавателю.

В случаях, не предусмотренных настоящими правилами, студент обязан обеспечить безопасность работы, как для себя, так и для окружающих.

Запрещается выполнять работы, не предусмотренные заданием и методическими указаниями или изменять установленный порядок выполнения лабораторных работ.

Распределение рабочего времени

Введение и постановка задачи	– 10 мин.
Опрос студентов или объяснение преподавателя	– 15 мин.
Практическое выполнение заданий студентами	– 55 мин.
Подведение итогов занятий и проверка протоколов	– 10 мин.

Раздел 1. Нейрогуморальная регуляция. Физиологических функций

Тема 1. Принципы нервной регуляции физиологических функций

Теоретический материал.

В основе деятельности центральной нервной системы лежит - рефлекс. **Рефлекс**—это реакция организма на раздражение рецепторов различными изменениями внутренней или внешней среды при участии центральной нервной системы, в которой происходит разложение попадающих на рецепторы раздражений, а затем их объединение и синтез. Существует несколько квалификаций рефлексов. И. П. Павлов разделил все рефлексy - по их происхождению на две большие группы: рефлексy врожденные, **безусловные**, которые передаются животному по наследству и которые сохраняются у него в течение всей жизни; рефлексy **условные** (индивидуальные), которые приобретаются в течение жизни каждой особи, и если их не подкреплять, они угасают.

Безусловные рефлексy делят на различные группы по ряду признаков. По биологическому признаку выделяют пищевые, оборонительные, половые, ориентировочные, позотонические и локомоторные. Пищевые рефлексy связаны с поиском, приемом, и переработкой пищи; оборонительные — различного рода защитные реакции; половые характеризуются специфическим половым поведением; ориентировочные способствуют ориентировке в пространстве. Позотонические рефлексy связаны с принятием характерной позы, локомоторные — с двигательными реакциями.

В зависимости от расположения раздражаемого рецептора выделяют экстерорецептивные рефлексy, возникающие при раздражении наружной поверхности тела (кожи, слизистых), интерорецептивные, возникающие при раздражении рецепторов внутренних органов, и проприорецептивные — при раздражении рецепторов скелетных мышц, суставов, связок. Иногда разделяют рефлексy по тому органу, который участвует в ответной реакции. Если это будет мышца, то рефлексy называются моторными, двигательными, если железа, — секреторными, если сосуд, — сосудодвигательными.

Анатомический путь, по которому осуществляется рефлекс, называется рефлексорной дугой (рис. 1).

Рефлексорная дуга представляет собой совокупность различных образований нервной системы, участвующих в выполнении рефлексорных реакций. В состав рефлексорной дуги входят следующие образования.

1. **Рецепторы** — воспринимающие элементы, в которых энергия внешнего или внутреннего раздражения превращается в нервные импульсы. Рецептор кодирует информацию в частоте и ритме нервных импульсов и передает по центростремительному нерву в нервный центр.

2. **Афферентные** (чувствительные, сенсорные, центростремительные) нервные волокна — отростки биполярных клеток спинальных ганглиев, по которым возбуждающие нервные импульсы идут в центральную нервную систему (рефлексорный центр).

3. **Нервный центр** — совокупность нервных клеток, расположенных в центральной нервной системе, где перерабатывается информация, поступающая в организм от рецепторов, и синтезируется ответная реакция для исполнительного органа.

4. **Эфферентные** (центробежные, двигательные, секреторные) нервные волокна. По ним нервные импульсы передаются в органы – исполнители (эффекторы) к мышечным, пигментным или секреторирующим клеткам.

5. **Эффлектор** или рабочий орган – им может быть мышца, железа или другие структурные образования.

Таким образом, рефлекс осуществляется по пути, именуемому рефлексорной дугой (см. рис.1), и заканчивается определенным действием (мышца сокращается, железа усиливает секрецию и пр.). Этот механизм именуется как **прямая связь**.

Нервный центр, получая импульсы от рабочего органа, вносит коррективы в его деятельность, то есть между нервным центром и эффектором в период его функционирования, идет непрерывный поток импульсов, который обеспечивает наиболее целесообразное приспособление данного органа к выполнению изменяющейся

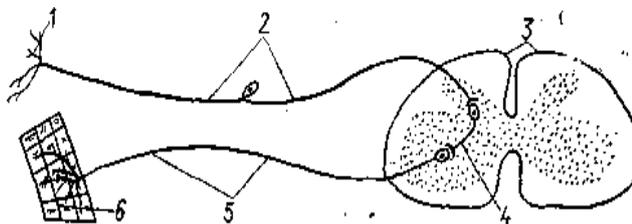


Рис. 1. Рефлекторная дуга

интенсивности его функции. Этот принцип получил название **рефлекторного кольца** или **обратной связи**. Введение этого понятия в значительной степени уточняет принцип саморегуляции физиологических функций, дает ему убедительную аргументацию и экспериментальную основу.

1.1.Рефлексы спинного мозга и анализ рефлекторной дуги

Цель работы: путем выключения отдельных частей рефлекторной дуги выяснить их функциональное значение, убедиться в необходимости целостности рефлекторной дуги для осуществления рефлекса.

Объект исследования, материалы, оборудование: лягушка, препаровальный набор, штатив с зажимом, салфетки марлевые, волосяная кисточка, кусочки фильтровальной бумаги, стакан с водой, стаканчики с 0,5; 2,0 и 3,0% растворами соляной кислоты, кювета, чашка Петри, эфир для наркоза.

Ход опыта.

Опыт проводится на спинальной лягушке (лишенной головного мозга). Для этого у наркотизированной лягушки, верхнюю челюсть с черепной коробкой отсекают ножницами на уровне ушных капсул. Укрепить подготовленный препарат (лягушку) за нижнюю челюсть в зажиме штатива. Опыт начинать через 5—6 минут после удаления головного мозга — времени исчезновения шоковых явлений и восстановления рефлекторных реакций. Затем, поэтапно выключая отдельные элементы рефлекторной дуги, выяснить их значение в осуществлении рефлекторных реакций.

Этапы опыта: а) выяснение наличия ответной реакции на различного рода раздражители;

б) наблюдение исчезновения рефлексов при выключении различных элементов рефлекторной дуги (рецептора, центростремительного и центробежного нервов, центра).

Наличие рефлексов у социальной лягушки устанавливают путем поочередного с интервалом 2—3 минуты раздражения рецепторов кожи задних лапок механическим или химическим воздействием (сдавливание кожи пинцетом, раздражение сухой волосяной кисточкой, прикладывание фильтровальной бумаги, смоченной 0,5—3,0%-ным раствором соляной кислоты). Во всех случаях раздражение будет сопровождаться ответной двигательной реакцией сгибания или разгибания лапки, попыткой сбросить фильтровальную бумагу, наложенную на заднюю поверхность бедра (рефлекс обтирания).

Отсутствие рефлекса при выключении различных элементов рефлекторной дуги устанавливают, последовательно отключая: рецептор, центростремительные и центробежные нервы, нервный центр.

Рецептор выключается удалением участка кожи, на который затем наносится

раздражение. Кожу лучше удалить с одной из задних конечностей или в области брюшка между передними конечностями. На обнаженный участок наносится бумага, смоченная 1-% раствором соляной кислоты. При этом ответной реакции не наблюдается, так как выключено одно звено рефлекторной дуги (рецептор), нарушена ее целостность.

Выключение центростремительного и центробежного нервов достигается перевязкой или анестезией (новокаином) седалищного нерва. В обоих случаях необходимо отпрепарировать нерв и взять его на лигатуру. Нерв отпрепаровывают на той конечности, с которой не удалена кожа (сохранены рецепторы). Для этой цели на дорзальной поверхности бедра разрезают кожу, раздвигают тупым способом мышцы, отпрепарируют нерв и берут его на лигатуру. Нарушить проводимость центростремительных и центробежных нервов (они идут в составе седалищного нерва) можно затягиванием лигатуры, которая нарушает проводимость осевого цилиндра нервных волокон, или наложением на нерв, приподнятый за лигатуру, кусочка ваты, смоченного раствором новокаина. В первом случае рефлекторная реакция исчезает сразу, во втором — вначале парализуются чувствительные волокна, а через несколько минут и двигательные. Это можно легко проверить, меняя место нанесения раздражителя: при потере чувствительности рефлекс исчезает при наложении бумаги выше места воздействия новокаина, но сохраняется при наложении ее ниже указанного участка; при выключении функции двигательных волокон — рефлекса не возникает при нанесении раздражителя на любой участок кожи.

Для выключения нервных (двигательных) центров разрушают спинной мозг введением в спинномозговой канал тонкого проволочного зонда. При этом становятся невозможными двигательные реакции при воздействии любым раздражителем на любой части тела.

Практическое задание.

1. Работы выполняются группами студентов.
2. Результаты опытов фиксируются в рабочую тетрадь каждым студентом.

Тема 2. Гуморальная регуляция физиологических функций

Теоретический материал.

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

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

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

Эндокринная (гормональная) регуляция, хотя и является одним из видов

гуморальной регуляции, по современным представлениям филогенетически является самой молодой, развившейся на базе уже оформившейся нервной системы (И. А. Зокин, 1975; С. И. Гальперин, 1977; И. А. Држевецкая, 1977). Эндокринная регуляция осуществляется гормонами, которые вырабатываются специализированными железами — железами внутренней секреции. Гормоны способны стимулировать или тормозить функцию определенных органов или течение процессов. Они могут изменять интенсивность обмена веществ (метаболическое действие), скорость течения формообразовательных процессов (формообразовательное действие), усилить или ослабить работу органа или системы органов (корректирующее действие).

Гормоны могут оказывать влияние на основные жизненно-важные функции следующим путем: а) изменением активности ферментов, б) изменением уровня образования ферментов, в) изменением проницаемости клеточных мембран.

Общим свойством всех видов гуморальной регуляции является то, что они регулируют процессы, медленно протекающие, и действие на организм внешних факторов улавливают не непосредственно, а через изменение внутренней среды.

Гуморальная регуляция у высших животных тесно связана с нервной, составляя вместе единую нейрогуморальную систему, которая и обеспечивает гармоничное развитие и функционирование организма как единого целого и взаимосвязь его с окружающей средой.

2.2. Определение гормональной функции надпочечников

Хромаффиновые железы — аналоги мозгового слоя надпочечников — секретируют в кровь *катехоламины*. К ним относятся два гормона — *норадреналин* и *адреналин*. Есть сообщения о том, что соотношение этих гормонов в крови рыб иное, чем у наземных животных. По крайней мере, у карпа преобладающей формой является норадреналин.

Физиологические эффекты катехоламинов на рыбах аналогичны таковым наземных животных, т. е. они дублируют симпатические влияния. В стресс-реакциях на стадии тревоги у рыб в крови повышается уровень адреналина и возникают классические изменения физиологических показателей.

Цель работы: при выяснении влияния адреналина на функции различных органов организма можно выполнить несколько заданий.

а) влияние адреналина на зрачок глаза

Объект исследования, материалы, оборудование: лягушки, физ. раствор, часовые стекла, раствор адреналина 1 : 1000, препаровальный набор.

Ход опыта.

Опыт проводится на лягушках. Перед опытом производится осмотр глаза и устанавливается примерный размер зрачков.

У одной из лягушек после декапитации удаляют оба глазных яблока и помещают каждый из них в отдельное часовое стекло, заполненное физиологическим раствором поваренной соли (0,85%),

Лягушке в один глаз закапывают по 2—3 капли раствора адреналина указанной концентрации. Через 10—15 мин. просматривают у животных оба глаза и сравнивают диаметр зрачков. Введение адреналина, вызвав сокращение радиальной мускулатуры, расширяет зрачок.

Наблюдение за изменением зрачка в энуклеированных зрачках лягушки проводят следующим образом: в начале оба часовых стекла помещают к источнику света и наблюдают за сужением зрачков под влиянием сокращения круговой мускулатуры радужной оболочки, а затем в одно часовое стекло добавляют несколько капель раствора адреналина (3—5 капель) и отмечают изменение просвета зрачка глаза (он увеличивается). Наиболее заметные изменения в просвете зрачка будут отмечаться через 50—60 минут.

Практическое задание.

1. В тетради зафиксировать каждый этап работы.
2. Сделать выводы.

б) Влияние адреналина на пигментные клетки кожи лягушки

Объект исследования, материалы, оборудование: лягушки, стеклянные банки, раствор адреналина 1: 1000, микроскопы, дощечки с отверстиями, булавки.

Ход опыта.

Опыт проводится на лягушках, помещенных в стеклянные банки или стаканы. Лягушек разделяют на две группы, одна из которых служит контролем, другая — опытная (желательно чтобы все лягушки имели темную окраску кожи). Опытной группе лягушек подкожно вводят по 1 —1,5 мл раствора адреналина. Лягушек обеих групп ставят к источнику света (к окну) и ведут наблюдение за изменением окраски кожи. У лягушек, которым вводили адреналин, через некоторое время (20—30 мин.) отмечается заметное посветление кожного покрова по сравнению с контрольными животными. Для сравнения просматривают под микроскопом изменение размеров меланофоров в плавательной перепонке у лягушек обеих групп. С этой целью перепонки осторожно натягивают над отверстием в дощечке. У посветлевших лягушек меланофоры будут иметь вид черных точек,

Практическое задание.

1. Отметить изменение цвета кожного покрова лягушки.
2. Сделать выводы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Раздел 2. Физиология системы крови

Тема 3. Физиология крови

Теоретический материал.

Кровь вместе с межтканевой жидкостью составляет внутреннюю среду организма.

Кровь – жидкая, циркулирующая по сосудам ткань, являющаяся неоднородной (по составу) гетерогенной (неоднородной по происхождению) системой. Она состоит из плазмы и форменных элементов (эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов), находящихся во взвешенном состоянии. Она выполняет транспортную функцию – доставляет к тканям необходимые питательные вещества и кислород и выводит продукты обмена. За счет крови создается оптимальный физико-химическая среда, необходимая для жизнедеятельности тканей, а так же поддерживается постоянство температуры тела.

Кроме того, кровь выполняет защитную и коррелятивную функции, изменяет объем органов, участвует в поглощении ультрафиолетовой части солнечного спектра, за счет чего повышается ее химическая активность.

Наблюдения за изменением морфологического состава крови помогают контролировать физиологическое состояние организма рыбы, что крайне важно при проведении различных ихтиологических, ихтиопатологических и других исследований и рыбоводных мероприятий. Поэтому студент должен освоить основные методики, применяемы для исследования крови, выполнить ряд работ самостоятельно.

3.1. Получение крови у рыб. Изготовление мазков крови

Цель работы:

1. научиться получать кровь у рыб;
2. научиться готовить мазки крови.

Объект исследования, материалы, оборудование: рыба, препаровальный набор, спиртовые тампоны, иглы для взятия крови, штатив с пробирками, антикоагулянт, шприцы типа "Рекорд" с иглами (см. рис.2), для безмеланжерного взятия крови используют серологические пробирки, заранее заполненные соответствующими растворами и закрытые резиновыми пробками (см. рис.3), набор инструментов и реактивов, микроскоп, предметные стекла.

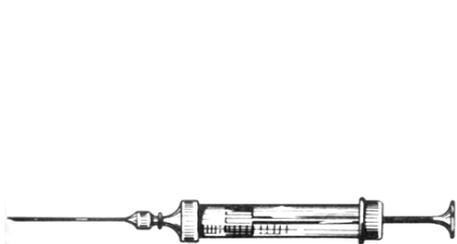


Рис. 2. Шприц типа «Рекорд»

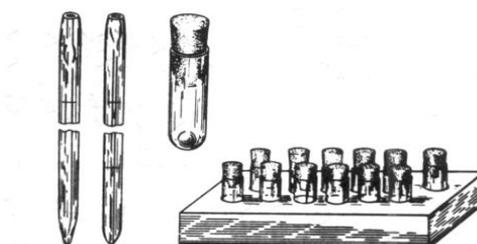


Рис. 3. Пробирки для взятия крови рыб

для получения крови

(по Ивановой Н.Т.,1983)

Ход работы.

Обработка предметных стекол. Микроскопические исследования форменных элементов крови рыб, как и других позвоночных и человека, проводят на окрашенных препаратах с применением иммерсионного объектива. Не бывшие в употреблении новые стекла рекомендуется заливать не менее чем на 1 сутки насыщенным раствором двуххромовокислого калия в технической серной кислоте (хромовая смесь).

По истечении срока указанный раствор сливают в другой сосуд, а стекла тщательно отмывают от хромовой смеси в течение 2 ч и более сильной струей водопроводной воды.

Затем стекла тщательно просушивают чистой хлопчатобумажной салфеткой и, переложив бумажными прослойками, упаковывают небольшими пачками по 5— 10 шт. в каждой.

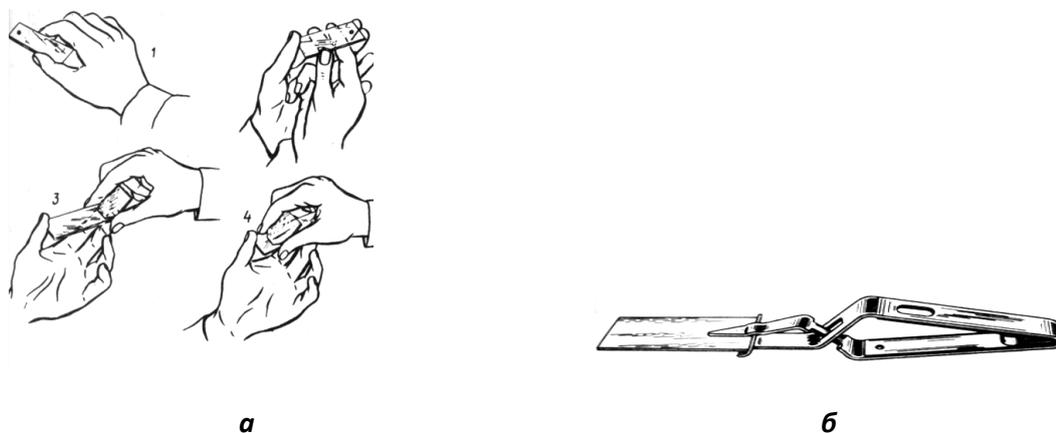


Рис. 4. Приготовление мазков крови:

Чтобы избежать загрязнения стекол при самой обработке, их следует брать только пинцетом, а при протирке и других операциях держать только за ребра, не касаясь их рабочих поверхностей (рис.4).

При повторном использовании обработку предметных стекол начинают с освобождения их от иммерсионного и другого масла, применявшегося при работе с иммерсией. Указанные масла легко снимают с помощью эфира, ксилола, толуола, бензина. Дальнейшая обработка ничем не отличается от уже описанной ранее. За неимением хромовой смеси стекла кипятят в мыльном растворе. Затем с помощью щетки для рук их отмывают, тщательно прополаскивают сильной струей водопроводной воды и протирают насухо чистым полотенцем или простой чистой тряпочкой. Для полного обезжиривания предметные стекла заливают смесью спирта с эфиром 1:1 на 2-3 суток, можно и дольше — вплоть до употребления. Предметные стекла, предназначенные для фазовоконтрастных исследований, необходимо простерилизовать при высокой температуре в термостате или простом духовом шкафу с температурой не ниже 70°C. Герметизируют предметные стекла путем заклейки их в бумажные пакеты по 5-10 шт. в каждый.

Взятие крови. Существует несколько методов взятия крови у рыб. Так, ее получают непосредственно из сердца с помощью шприца (Кудрявцев и др., 1969). При этом инъекционную иглу, наклоненную в сторону головы, рекомендуется вводить по средней линии тела между грудными плавниками (рис.5).

Из хвостовой артерии кровь берут иглой Франка. У сеголетков кровь получают из подкожной артерии также инъекционной иглой или пастеровской пипеткой. Прокол производится в точке пересечения средней горизонтальной и вертикальной линии, идущей

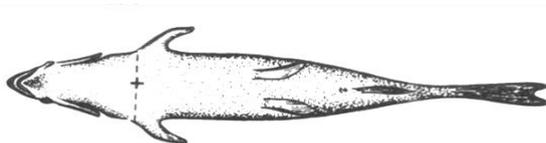


Рис. 5. Место введения иглы при взятии
крови из сердца рыб

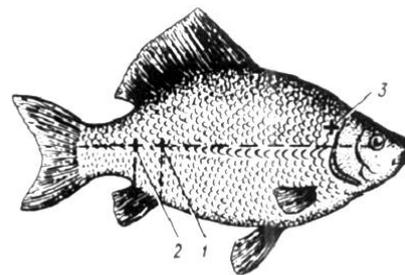


Рис. 6. Место прокола для получения
крови и кроветворной ткани:

(по Кудрявцеву и др. 1969)

1– у сеголетков; 2– у рыб старшего

от передней части анального плавника (рис. 6). Рыбам старших возрастных групп иглу или пастеровскую пипетку вводят в точке пересечения средней продольной линии и линии, идущей перпендикулярно ей от задней границы анального плавника.

Из жаберной и хвостовой артерии кровь забирают пастеровской пипеткой, которую рекомендуется вводить позади анального отверстия до соприкосновения с позвоночником. Наклоненную вперед под углом 45° пастеровскую пипетку вращают до поступления в нее крови. Во всех случаях полученную кровь переносят на часовое стекло, из которого ее берут микропипеткой для дальнейших анализов. Кровь можно получить и путем отсечения хвостового стебля.

Изготовление мазков. Для изготовления тонкого мазка крови на край предметного стекла наносят небольшую каплю крови, перед которой ставится под углом 45° другое более узкое отшлифованное стекло, которое отодвигают назад до соединения с каплей крови так, чтобы она растеклась между краем шлифованного и поверхностью предметного стекла. Затем медленным движением производят мазок. Чтобы он был равномерным, большой и указательный пальцы, скользя по краям предметного стекла, должны слегка опираться на них. При таком положении рука достигает достаточной устойчивости и мазок получается равномерным. Считают, что при правильном изготовлении препарата мазок должен заканчиваться, не достигая 1,5-2,0 см до края стекла.

Фиксация препаратов. Подписанные мазки крови и отпечатки органов, исследованных на кроветворную функцию, ставят в специальные штативы для просушки, после чего производят фиксацию и окраску препаратов. В качестве фиксаторов используют жидкости типа Май-Грюнвальд, Лейшман и др. Через 3-5 мин препараты освобождают от фиксатора и споласкивают дистиллированной водой. После этой операции производят докраску азурэозином по Романовскому - Гимза.

Окраска препаратов. Окраску, как и фиксацию препаратов, следует производить сразу после изготовления и просушки мазка.

Готовый краситель азурэозин, по Романовскому, предварительно разбавляют дистиллированной водой из расчета одна капля красителя на 1 мл дистиллированной воды. Время окраски 20-30 мин. После окраски препараты хорошо прополаскивают сначала дистиллированной, а затем простой водой и снова ставят в штативы для просушки. Рабочий раствор красителя готовят непосредственно перед употреблением.

Практическое задание.

1. Описать особенности взятия крови у различных видов рыб и этапы приготовления мазков.

3.2. Подсчет количества эритроцитов в крови рыб

Цель работы: освоить методику и произвести подсчет эритроцитов у разных видов рыб.

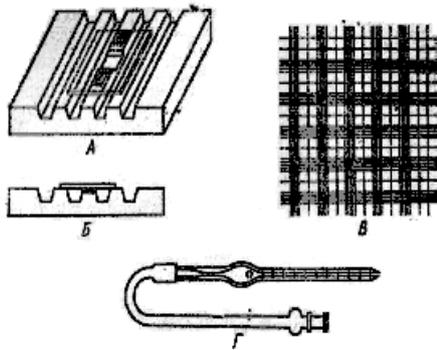


Рис. 7. Счетная камера Горяева:

A – вид сверху, *Б* – вид с боку, *В* – сетка камеры,

До подсчета эритроцитов знакомятся с устройством счетной камеры и ее сеткой. Камера исчисления Горяева состоит из толстого предметного стекла, поперечно поделенного каналами на три площадки. Центральная площадка в свою очередь поделена продольной бороздой на два отдела. На шлифованных поверхностях этих отделов выгравированы сетки. Постоянной величиной каждой из этих сеток является малый квадрат поверхности объемом $1/4000 \text{ мм}^2$. Счетная камера Горяева содержит 225 больших квадратов, 15 рядов по 15 квадратов. В большом, разграфленном крест накрест квадрате содержится по 16 малых квадратов.

Камеру помещают под микроскоп и в начале под малым, а затем под большим увеличением рассматривают сетку. Находят большие и малые квадраты. Покрывают камеру покровным стеклом, которое плотно притирают до появления колец Ньютона (рис. 8).

В смеситель набирают до метки 0,5 свежей или стабилизированной крови, следя за тем, чтобы в капилляр не попали пузырьки воздуха. Приставшую к кончику смесителя кровь обтирают ватой.

Опускают кончик смесителя в раствор хлористого натрия и набирают его до метки 101 (кровь разводится в 200 раз). Перемешивают тщательно кровь с раствором, встряхивая смеситель. Из капиллярной части смесителя выдувают 2-3 капли жидкости, а следующую каплю нанося на поверхность счетной камеры у края покровного стекла, капля должна подтечь под стекло и заполнить камеру.

Подсчет эритроцитов производится в пяти больших квадратах: в четырех квадратах, расположенных по углам, и в одном, расположенном в центре сетки. Иначе говоря, форменные элементы считают в 80 малых квадратах. Можно вести подсчет в пяти больших квадратах, расположенных и по диагонали. Считают все клетки, лежащие не только внутри самого квадрата, но и на его пограничных линиях, если большая часть клетки приходится на внутреннюю часть квадрата. Форменные элементы, пересеченные пополам, считают только на двух сторонах.

Среднее количество клеток определяют путем деления всех подсчитанных клеток на число квадратов, в которых подсчитывались форменные элементы крови. Полученная цифра соответствует среднему количеству клеток, содержащемуся в $1/4000 \text{ мм}^2$. Умножив полученный результат на 4000 и на степень разведения, получим среднее содержание

Объект исследования, материалы, оборудование: рыба, препаровальный набор, спиртовые тампоны, иглы для взятия крови, штатив с пробирками, антикоагулянт, шприцы типа "Рекорд" с иглами, для безмеланжерного взятия крови используют серологические пробирки, заранее заполненные соответствующими растворами и закрытые резиновыми пробками, набор инструментов и реактивов, микроскоп, предметные стекла.

Ход работы.

При подсчете общего количества форменных элементов чаще всего используют камеру Горяева (рис. 7).

форменных элементов крови в 1 мм^3 .

Для исчисления количества крови в одном кубическом миллиметре используют формулу:

$$X = (a \cdot 4000b) / v,$$

где X — количество эритроцитов в 1 мм^3 , a — сумма форменных элементов, подсчитанных в 5 больших квадратах; b — степень разведения крови; v — количество подсчитанных малых квадратов.

Пример. В пяти больших квадратах подсчитано 250 эритроцитов при разведении в 200 раз. Подставив в формулу соответствующие цифры, получим

$$X = (250 \cdot 4000 \cdot 200) / 80 = 2\,500\,000, \text{ или } 2,50 \cdot 10^6 \text{ мкл (СИ).}$$

Чтобы не производить сложных подсчетов, в медицине принято к числу эритроцитов, подсчитанных в 5 больших квадратах, приписывать справа четыре нуля. Для получения большей точности подсчет эритроцитов рекомендуется производить в двух каплях.

Практическое задание.

1. Зарисовать в тетради строение эритроцитарного смесителя.
2. В формулу подставить полученные в ходе исследования данные.

3.3. Подсчет количества лейкоцитов в крови рыб

Цель работы: освоить методику и произвести подсчет лейкоцитов у разных видов рыб.

Объект исследования, материалы, оборудование: рыба, препаративный набор, спиртовые тампоны, иглы для взятия крови, штатив с пробирками, антикоагулянт, шприцы типа "Рекорд" с иглами, для безмеланжерного взятия крови используют серологические пробирки, заранее заполненные соответствующими растворами и закрытые резиновыми пробками, набор инструментов и реактивов, микроскоп, предметные стекла.

Ход работы.

Подсчитать количество лейкоцитов можно с помощью камеры Горяева. Камеру помещают под микроскоп и под малым увеличением рассматривают сетку. Находят большие и малые квадраты. Покрывают камеру покровным стеклом, которое плотно притирают до появления колец Ньютона (рис. 8).

В специальный смеситель до метки 0,5 набирают свежеполученную кровь и разбавляют ее 2% раствором уксусной кислоты, подкрашенной генциан-виолетовым, набирая ее до метки 11. Уксусная кислота гемолизует эритроциты, тогда как ядра лейкоцитов при такой обработке отчетливо выделяются. Перемешивают тщательно кровь с раствором, встряхивая смеситель. Из капиллярной части смесителя выдувают 2-3 капли жидкости, а следующую каплю нанося на поверхность счетной камеры у края покровного стекла, капля должна подтечь под стекло и заполнить камеру.

Для установления количества лейкоцитов в 1 мм^3 в разных участках камеры исчисления Горяева подсчитывают три полных поперечных полосы квадратов ($15 \cdot 3 = 45$) и 5 квадратов из какой-нибудь четвертой полосы. Считают и по 25 больших квадратов в двух противоположных углах сетки. Полученное количество лейкоцитов в 50 больших квадратах, т. е. в 800 малых квадратах, подставляют в формулу:

$$X = (63 \cdot 4000 \cdot 20) / 800 = 6300, \text{ или } 6,30 \cdot 10^3 \text{ мкл (СИ).}$$

Не прибегая всякий раз к формуле и сложным расчетам, к полученной сумме лейкоцитов, подсчитанных в 800 малых квадратах, прибавляют справа два нуля.

Перед началом подсчета форменных элементов крови необходимо проверить счетную камеру. Она должна быть сухой и чистой. Покровные стекла должны быть тщательно вымыты и обезжирены. Жирные и грязные покровные стекла, как правило, хорошо протереть не удается. После соответствующей проверки и притирки покровного стекла до

появления ньютоновых колец камера для работы готова.

На рис. 8. представлена правильно и неправильно притертая камера.

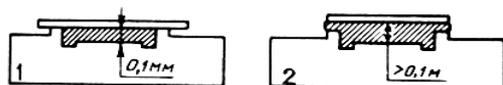


Рис. 8. Камера Горяева:

1 – правильно притертая; 2 – не правильно притертая

Перед заполнением камеры содержимое пробирки перемешивают, после чего стеклянной палочкой берут каплю разведенной крови и заполняют приготовленную камеру.

Для подсчета форменных элементов крови рыб пользуются

прижизненными красителями.

Для витальной окраски клеток крови рыб применяют два раствора, используемых при окраске форменных элементов крови птиц (Голодец, 1955; Кудрявцев и др., 1969).

Раствор А — нейтралрота 25 мг, поваренной соли 0,6 мл, дистиллированной воды 100 мл.

Раствор Б - кристалливиолета 12 мг, лимоннокислого натрия 3,8 мг, формалина 0,4 мл, дистиллированной воды 100 мл.

Для лучшей растворимости каждый последующий компонент добавляют после растворения предыдущего. Указанные растворы нестойки: раствор А сохраняется в течение одних суток; раствором Б можно пользоваться в течение нескольких дней.

Разбавление крови можно производить как в специальных меланжерах, так и пробирочным способом.

Пробирочный способ, как более точный, был рекомендован Н.М. Николаевым. При этом способе меланжеры заменяют микропипетками и серологическими пробирками, снабженными резиновыми пробками. Для забора крови используют микропипетки от гемометра Сали, градуированные на 20 мкл. Кроме того, нужны 2 химические микропипетки объемом 2 мл. Безмеланжерный способ взятия крови прост и удобен; не требует специального оборудования, экономит время и средства; особенно хорош при массовых анализах морфологии крови рыб.

Для разбавления крови в 200 раз заранее подготовленные серологические пробирки с бусинками заливают 2 мл раствора А, в этот же раствор выдувают кровь из пипетки гемометра (20 мкл). Тщательно перемешав содержимое пробирки, добавляют в нее 1,98 мл раствора Б.

Подсчет форменных элементов ведут по ранее предложенной формуле. Число эритроцитов и лейкоцитов подсчитывают отдельно. При известном навыке может быть осуществлен и более тонкий дифференцированный подсчет клеток белой крови.

Практическое задание.

1. Зарисовать в тетради строение лейкоцитарного смесителя.
2. В формулу подставить полученные в ходе исследования данные.

3.4.Определение лейкоцитарной формулы

Процентное соотношение различных форм лейкоцитов в крови называют **лейкоцитарной формулой** (лейкоформулой) или **лейкограммой**.

Цель работы: подготовить мазки крови, окрасить их и провести дифференциацию лейкоцитов. Определить лейкограмму.

Объект исследования, материалы, оборудование: рыба, препаративный набор, спиртовые тампоны, иглы для взятия крови, штатив с пробирками, антикоагулянт, шприцы типа "Рекорд" с иглами, для безмеланжерного взятия крови используют серологические пробирки, заранее заполненные соответствующими растворами и

закрытые резиновыми пробками, набор.

Ход работы.

При подсчете лейкоцитарной формулы дифференцировка форменных элементов производится на удачно окрашенной мазке под иммерсионным объективом. Окуляр при этом следует брать не самый большой: наибольшая четкость, как ранее упоминалось, достигается при окуляре X 7. Для иммерсионного объектива необходимо всегда иметь достаточно качественное иммерсионное масло. Лучшее для этой цели служит свежее кедровое масло. Для подсчета лейкоцитов пользуются счетчиком, который имеет одиннадцать клавиш (рис. 9); на трех из них имеются цифры, а на восьми буквы М, Ю, П, Э, соответствующих названию отдельных лейкоцитов (моноциты, юные, палочкоядерные, эозинофилы и т.д.). Над клавишами имеются смотровые окна. В последних при нажатии соответствующей клавиши появляются цифры, показывающие количество обнаруженных в мазке клеток. В крайнем окне, справа, автоматически откладываются цифры – общая сумма всех клеток.

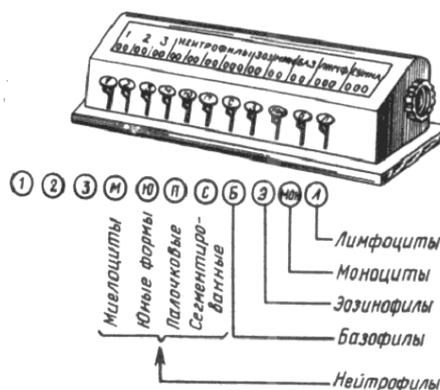


Рис. 9. Одиннадцатиклавишный счетчик для подсчета форменных элементов крови

На мазках крови подсчитывают подряд все встречающиеся в поле зрения (рис. 10.) форменные элементы крови и на специальном бланке отмечают в зависимости от их принадлежности к тем или иным группам. Затем вычисляют их процентное содержание. Так как форменные элементы крови из-за их различного удельного веса размещают на разных участках препарата, в середине мазка, например, будут преимущественно находиться лимфоциты, по краям нейтрофилы и т. д.

Всего в мазке считают двести клеток белой крови, после чего вычисляют процентное соотношение.

Подсчет форменных элементов крови в счетной камере. Недифференцированный подсчет форменных элементов как красной, так и белой крови у рыб производится

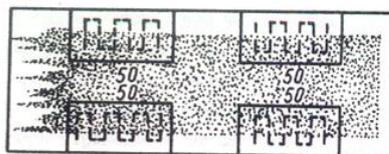


Рис. 10. Четырехпольный метод

одновременно. Для этой цели существуют счетные камеры различных типов, в том числе камера Горяева.

Принцип всех сеток одинаков. В основу их положен малый квадрат, который во всех сетках имеет одинаковую площадь $1/20 \cdot 1,20 = 400 \text{ мм}^2$. Высота счетной камеры равна $1/10 \text{ мм}$. Таким образом, каждому малому квадрату площадью $1/400 \text{ мм}^2$ при высоте $1/10 \text{ мм}$ соответствует столбик крови, равный $1/4000 \text{ мм}^3$.

Практическое задание.

1. В тетради зарисовать различные формы лейкоцитов.
2. Результаты определения лейкограммы оформить в виде таблицы.

3.5. Определение количества гемоглобина

Теоретический материал.

Кровью называется жидкая подвижная ткань, циркулирующая в кровеносных сосудах. Ее межклеточная жидкость – плазма – сообщается с другими межклеточными и межтканевыми жидкостями организма, но отделена от них стенками кровеносных сосудов. Морфологическая картина крови рыб имеет яркую классовую и видовую специфичность. Форменными элементами крови являются эритроциты, лейкоциты и тромбоциты.

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).

Вместе с тем наличие ядра ограничивает способность эритроцита связывать кислород и адсорбировать на своей поверхности различные вещества.

Зимовка рыб оказывает существенное влияние на характеристику красной крови. Общее количество гемоглобина за зиму может снизиться на 20 %. Однако при пересадке годовиков в нагульные пруды эритропоэз настолько активизируется, что показатели красной крови восстанавливаются до осеннего уровня за 10-15 дней нагула. В это время в крови рыб можно наблюдать повышенное содержание незрелых форм всех клеток.

Характеристика красной крови зависит от факторов внешней среды. Обеспеченность рыбы гемоглобином определяется температурой воды. Выращивание рыбы в условиях пониженного содержания кислорода сопровождается увеличением общего объема крови, плазмы, что повышает эффективность газообмена.

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

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

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

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

У некоторых арктических и антарктических видов рыб гемоглобина в крови нет вообще. В литературе есть сообщения о таком же явлении у карпа.

В определенных условиях с транспортированием газов справляется одна плазма. Однако в обычных условиях у подавляющего большинства рыб газообмен без гемоглобина практически исключен. Диффузия кислорода из воды в кровь протекает по градиенту концентрации. Градиент сохраняется, когда растворенный в плазме кислород связывается гемоглобином, то есть диффузия кислорода из воды идет до полного насыщения гемоглобина кислородом. Кислородная емкость крови колеблется от 65 мг/л у ската до 180 мг/л у лосося. Однако насыщение крови углекислотой (диоксидом углерода) может снизить кислородную емкость крови рыб в 2 раза.

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

Попадая в кровь в результате диффузии из клеток, углекислый газ вследствие его ограниченной растворимости создает повышенное парциальное давление в плазме и таким образом должен тормозить переход газа из клеток в кровяное русло. На самом деле

этого не происходит. В плазме под влиянием карбоангидразы эритроцитов осуществляется реакция



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

Образующийся бикарбонат с кровью поступает в жаберный эпителий, который также содержит карбоангидразу. 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.

Цель работы: определить содержание гемоглобина в крови рыб.

Объект исследования, материалы, оборудование: рыба, препаративный набор, спиртовые тампоны, иглы для взятия крови, штатив с пробирками, антикоагулянт, шприцы типа "Рекорд" с иглами, для безмеланжерного взятия крови используют серологические пробирки, заранее заполненные соответствующими растворами и закрытые резиновыми пробками.

Ход работы.

Для контроля за физиологическим состоянием рыбы определяют количество гемоглобина, чаще всего с помощью простого и удобного для работы в полевых условиях гемометра Сали ГС-2 (рис. 11). Он состоит из штатива и трех пробирок.

Центральная пустая Пробирка проградуирована, две боковые пробирки наполнены жидкостью. Перед началом работы центральную градуированную пустую пробирку заполняют до соответствующей метки децинормальным раствором соляной кислоты, после чего микропипеткой от гемометра Сали набирают до определенной отметки кровь и переносят в пробирку с раствором соляной кислоты. Затем, взяв пробирку в правую руку, указательным пальцем слегка ударяют по ней.

Спустя 5 мин полученную темно-коричневую жидкость разбавляют дистиллированной водой до цвета жидкости стандартных растворов и по шкале на этой пробирке определяют количество гемоглобина в грамм-процентах. Величина этого показателя для здоровых рыбцов, шемаи, осетровых и многих других рыб близка 16,67 г%, или 166,7 г/л (по системе СИ).

Практическое задание.

1. В тетради схематично зарисовать гемометр Сали.
2. Полученные данные записать в г % и в г/л.

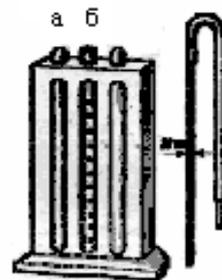


Рис. 11. Гемометр Сали

(а – запаянные пробирки со стандартным

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Раздел 3. ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Тема 4. Строение пищеварительной системы

Теоретический материал.

Пищеварительный тракт представляет собой как бы трубку, идущую вдоль тела рыбы, по которой движется пища, постепенно перевариваясь и отдавая питательные вещества организму. Сюда изливают свои соки пищеварительные железы.

Пищеварительная система рыб начинается рото-глоточной областью, которая переходит в короткий пищевод. Между кишечником и пищеводом у карпа имеется сфинктер — кольцевое мускульное утолщение. Пищевод без какой-либо особой границы переходит в желудок (или, у безжелудочных рыб, в кишечник). Желудок отделяется от кишечника сфинктером. Кишечник заканчивается анальным отверстием. Кроме пищеварительного тракта к пищеварительной системе имеют непосредственное отношение пищеварительные железы — поджелудочная, или панкреас, и печень.

Функции пищеварительной системы заключаются в следующем:

1. накопление проглоченной пищи для дальнейшего переваривания и усвоения (желудок или передний отдел кишечника);
2. переваривание пищи, т. е. превращение ее в раствор или тонкую взвесь питательных веществ для дальнейшего усвоения (желудок и кишечник);
3. усвоение переваренной пищи и формирование фекалий (кишечник).
4. экскреция неусвоенных остатков пищи (задний отдел кишечника).

Желудок и его аналоги. Накопление съеденной пищи происходит в желудке, который весьма эластичен и растяжим. Желудок может быть продольного типа с входом и выходом

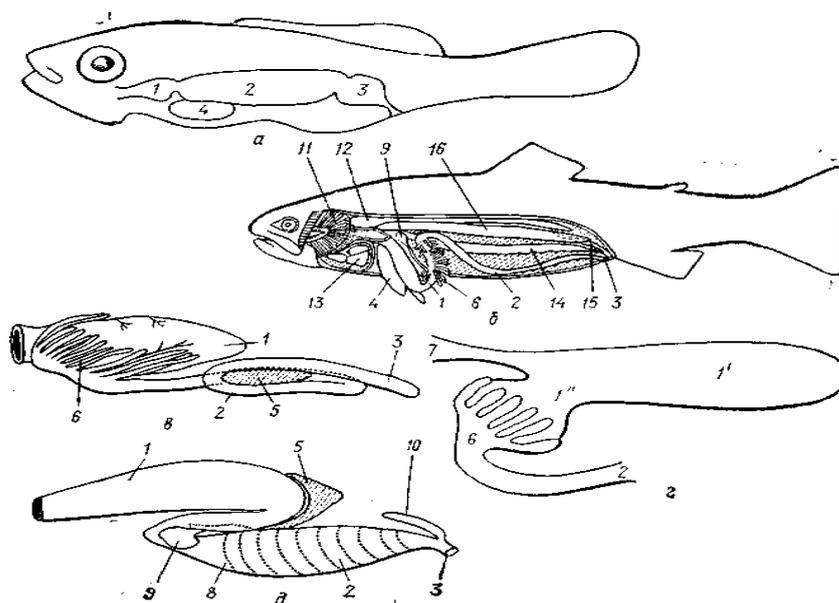


Рис.12. Пищеварительная система рыб, имеющих желудок:

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

на противоположных сторонах (щука) или U-образного типа с входом и выходом, направленными вперед (окунь).

Передняя часть желудка часто называется кардиальной, а задняя — пилорической, или привратниковой. При наполнении желудка происходит его растяжение в дистальном направлении. У рыб семейства карповых (каarp, карась, плотва и т. д.), морских собачек и некоторых других желудок отсутствует. У таких рыб роль накопителя играет передний отдел кишечника, который может растягиваться, хотя и не так сильно, как желудок. У некоторых рыб, питающихся растительностью и детритом, желудок мускулистый и похожий на зоб (кефаль, аю). В нем происходит механическая обработка съеденной пищи — ее перетирание.

Сокращения желудка носят периодический характер и происходят несколько раз в течение часа. При температуре 20—25°C в желудке рыбы за один час перерабатывается 6—9 г естественной животной пищи на 1 кг живой массы, при 10°C перерабатывается приблизительно в 10 раз меньше пищи.

Снаружи желудок одет серозной оболочкой, а изнутри — слизистой, между которыми расположен мышечный слой. Слизистая желудка выстлана однослойным цилиндрическим эпителием и снабжена многоклеточными трубчатыми железами, секретирующими обильный желудочный сок, под действием которого происходит превращение пищи в жидкую кашу — химус.

Пища растягивает стенки пищеварительной системы. Это воспринимается механорецепторами и вызывает раздражение пищевого центра в продолговатом мозге. Живые ткани проглоченных организмов выделяют ряд веществ, в частности гистамин, вызывающий возбуждение секреторной и двигательной активности желудка. Управление деятельностью желудка осуществляется как нервными стимулами, так и гормональными воздействиями. Перерезка блуждающего нерва ведет к расстройству деятельности желудка. Следует подчеркнуть, что деятельность ниже лежащих отделов пищеварительного тракта рыбы — кишечника, желчного пузыря, поджелудочной железы — находится под контролем гормонов.

Пища поступает в желудки рыб в самых различных формах. Чтобы превратить такой материал в вещество, поддающееся транспортировке по кишечнику и доступное действию, множества растворенных в пищеварительном соке и фиксированных на поверхности кишечника ферментов, его необходимо лишить структуры, разжижить, переварить. Это достигается действием ферментов, разрушающих покровные, осевые и соединительные структуры — кожу, кутикулу, связки, миосепты, крупные мышечные массы. Главную роль в желудке играют кислые протеазы, т. е. ферменты, расщепляющие белки в кислой среде, прежде всего пепсин. Большую роль в желудочном пищеварении играет соляная кислота, действующая как разжижающий, растворяющий и денатурирующий агент. Исключительно высока концентрация соляной кислоты в желудочном соке акул, проглатывающих большие компактные массы животной пищи. Ее концентрация достигает у них 1,5%.

Роль соляной кислоты многообразна.

1. способствует декальцинированию чешуи, костей, панцирей, ракушек.
2. в кислой среде погибают многие гнилостные и болезнетворные микроорганизмы.
3. в желудках морских растительноядных рыб, таких, как сиганус, соляная кислота способствует разбуханию и ослизнению оболочек растительных клеток.

Кроме протеолитических ферментов в желудке рыб обнаружены липолитические и амилитические ферменты. Не обнаружено в желудочном соке рыб ферментов, разрушающих оболочки растительных клеток, поэтому усвоение пищи растительноядными рыбами зависит от измельчения ее глоточными зубами или от ее ослизнения под действием соляной кислоты. Не исключено, что небольшое количество растительной клетчатки в пищеварительном тракте рыб распадается под действием бактериальной флоры.

В желудках многих рыб, например угря, радужной форели, судака, ставриды, желтохвоста, обнаружена хитиназа — фермент, расщепляющий хитин — полисахарид

покровных тканей беспозвоночных. Однако активность этого фермента не достаточна для полного усвоения экзоскелета насекомых, ракообразных, оболочек яиц, артемии и др. В желудке рыб обнаружена высокая активность лизоцима — фермента, разрушающего полисахаридные оболочки многих микроорганизмов.

Кишечник. Степень развития кишечника зависит от состава пищи, которой питается рыба. У таких хищных рыб, как судак, щука, окунь кишечник очень короткий — меньше одной длины тела. У всеядных, например, у карпа, он длиннее и достигает у взрослых особей трех длин тела. Еще длиннее кишечник у растительноядных рыб амурского комплекса.

У всех этих рыб, не имеющих желудка, пищеварительный тракт доходит до заднего конца брюшной полости, а затем в виде сложенной вдвое трубки укладывается за счет удлинения и утончения. Кишечник карповых рыб однообразен по всей длине, кроме переднего растяжимого отдела, выполняющего функции желудка.

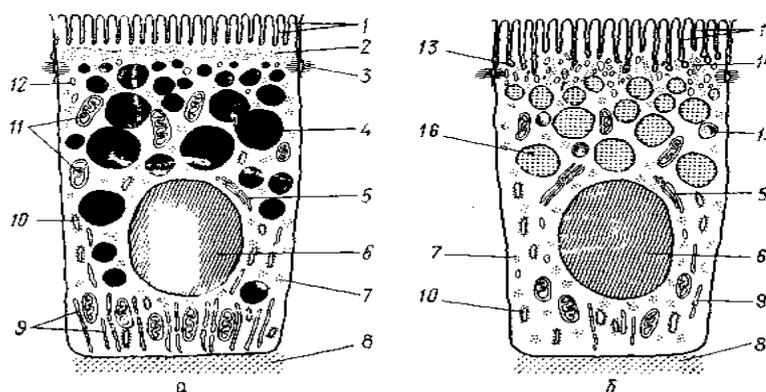


Рис.13. Строение энтероцитов карася

(а – из средней части кишечника; б – из задней части кишечника; 1 – микроворсинки щеточной каймы; 2 – поверхностная ретикулярная субстанция; 3 – десмосомы; 4 – капли усвоенного жира; 5 – гладкий ретикулум; 6 – ядро; 7 – рибосомы; 8 – базальная мембрана; 9 – базальный пластинчатый аппарат; 10 – шероховатый ретикулум; 11 – митохондрии; 12 – гладкий ретикулум; 13 – инвагинация мембраны и захват питательных веществ; 14 – микросомы; 15 – лизосомы; 16 – пиноцитические

У акул, химер и осетровых кишечник короткий, но сложноустроенный. Он представляет собой трубу с толстыми стенками, внутри которой расположена складка в виде спирали — это так называемый «спиральный клапан», увеличивающий поверхность кишечника. Спиральная складка имеется у некоторых лососевых, сигов и вальков. Число витков может достигать 40. Часть кишечника, расположенную сразу же за желудком, называют двенадцатиперстной кишкой. У безжелудочных летучих рыб кишечник короткий. В задней его части имеется складка, замедляющая дефекацию.

В кишечной стенке можно различить три слоя: слизистую оболочку, мышечный слой и серозную оболочку. Подслизистая у рыб, в частности у карповых и лососевых, нередко отсутствует. Слизистая выстилка кишечника представлена специализированными эпителиальными клетками — энтероцитами (рис. 13) и слизистыми бокаловидными клетками. Одноклеточные слизевые железы кишечника продуцируют слизь, состоящую из муцина, и, возможно, некоторое количество пищеварительных ферментов.

Одной из функций эпителиальных клеток кишечника, является выработка кишечных ферментов. Характерной чертой энтероцитов является ворсистой поверхность, обращенная в просвет кишечника. Ворсинки очень многочисленны (до 3000 на каждой клетке) и расположены очень плотно. Они формируют пористость поверхности кишечника и в несколько десятков раз увеличивают поверхность клетки. Поверхность самих ворсинок также имеет покрытие, состоящее из многочисленных, извитых нитей, на

которых имеются молекулы ферментов, участвующих в кишечном пристеночном пищеварении.

Ферментативные процессы в кишечнике, ведущие к расщеплению сложных химических соединений до более простых, легкоусваиваемых (пищеварение), происходят под действием кишечных соков и ферментов. Кишечный сок пропитывает пищу, находящуюся в пищеварительном тракте, и обеспечивает контакт частиц пищи растворенными в кишечном соке ферментами. Этот процесс называется полостным пищеварением. Он ведет к образованию растворимых веществ, способных к диффузии в слизистое покрытие кишечного эпителия. Молекулы питательных веществ, расщепляясь под действием ферментов, диффундируют к поверхности энтероцитов, а затем подвергаются активному вовлечению в их цитоплазму или проникают в эпителий пассивно, в силу диффузии.

4.1. Пищеварение в кишечнике. Роль желчи в процессе пищеварения

Цель работы: изучить основные свойства желчи – влияние на эмульгирование и фильтрацию жиров на поверхностное натяжение воды. Провести реакции на желчные кислоты желчные пигменты.

Объект исследования, материалы, оборудование: пробирки, стеклянные воронки, пипетки, бумажные фильтры, желчь свежая, растительное масло, серная кислота (конц.), серный цвет, азотная кислота (конц.), дистиллированная вода, 10%-й раствор сахара.

1. Влияние желчи на эмульгирование жира

Ход работы.

В одну пробирку наливают 3 мл. воды, в другую – 3 мл разведенной (1:10) желчи. В обе пробирки добавляют 1мл растительного масла, в течение 1-2 минут пробирку энергично встряхивают. После встряхивания в пробирке с водой масло полностью всплывает, а слой воды остаётся прозрачным. В пробирке с разведенной желчью часть масла всплывает, а часть образует эмульсию, вследствие чего слой воды становится мутным.

2. Влияние желчи на фильтрацию жира.

Ход работы.

В воронки вкладывают бумажные фильтры и смачивают один из них водой, а другой - желчью. Вставляют воронки в пробирки, находящиеся в штативе. Вливают в обе пробирки 1-1,5 мл растительного масла. Через 45 минут проверяют скорость фильтрации жира через оба фильтра. Через фильтр, смоченный водой, жир почти не проходит, а через фильтр, смоченный желчью, он фильтруется хорошо.

3. Влияние желчи на поверхностное натяжение.

Ход работы.

В одну пробирку наливают 3 мл воды, в другую 3 мл разведенной (1:10) желчи. В обе пробирки добавляют небольшое количество серного цвета и энергично встряхивают. Вода имеет большое поверхностное натяжение, поэтому серный цвет (мельчайший порошок) водой не смачивается, и плавает на поверхности.

Желчь понижает поверхностное натяжение воды, поэтому в пробирке с разведенной желчью серный цвет смачивается водой и оседает на дно.

4. Реакция на желчные кислоты.

Ход работы.

В пробирку наливают 1мл желчи и 3 мл воды. Добавляют 5 капель раствора сахара и осторожно прибавляют по каплям крепкую серную кислоту (1 – 1,5 мл). Сначала выпадает

буро-желтый осадок желчных кислот, вытесненных серной кислотой из их солей. В избытке серной кислоты осадок растворяется, и жидкость приобретает вишнёвый цвет. Реакция обусловлена наличием в холевой кислоте группы пиррола.

Практическое задание.

1. Результаты проведенных работ занести в тетрадь.

4.2. Определение упитанности и жирности рыб

Цель работы: научиться определять упитанность и жирность рыб, для оценки уровня питания.

Объект исследования, материалы, оборудование: рыба, весы с разновесами, линейка.

Ход работы.

а) Для определения степени упитанности рыб [9,16] широко пользуются коэффициентом Фультона, вычисляемым по формуле

$$Q = \frac{w \cdot 100}{L^3},$$

где Q - коэффициент упитанности; W - вес рыбы, г; L - длина рыбы от начала рыла до конца чешуйного покрова (по ad), см.

При определении коэффициента упитанности берется общий вес рыбы (вместе со всеми внутренностями). Такой способ далеко не всегда отображает истинные показатели упитанности. Различная степень развития половых продуктов и наполнения кишечника мешают нахождению правильного коэффициента упитанности.

Более показательные результаты дает коэффициент упитанности по Кларк, вычисляемый по весу рыбы без внутренностей. Рекомендуется пользоваться обоими способами.

б) Жирность [9] рыб точно определить можно только путем химического анализа, и ихтиологи для характеристики этого показателя получают обычно готовые данные от соответствующих специалистов.

При работах на местах пользуются упрощенными методами определения степени жирности по пятибалльной шкале.

Балл 0. Жира на кишечнике нет.

Балл 1. Тонкая шнуровидная полоска жира расположена между вторым и третьим отделами кишечника.

Балл 2. Неширокая полоска довольно плотного жира между вторым и третьим отделами кишечника.

Балл 3. Широкая полоска жира в середине между вторым и третьим отделами кишечника.

Балл 4. Кишечник почти целиком покрыт жиром за исключением маленьких просветов, где видна кишка.

Балл 5. Весь кишечник залит толстым слоем жира. Нет никаких просветов.

Практическое задание.

1. Определить упитанность и жирность рыбы.
2. Результаты занести в тетрадь.

4.3. Изучение питания рыб

Цель работы: научиться отбирать пробы и исследовать содержимое желудочно-кишечного тракта.

Объект исследования, материалы, оборудование: рыба, орудия лова, емкости для проб, этикетки, формалин, ножницы, скальпель, марлевые салфетки, шпатель, суровая

нить, фильтровальная бумага, набор пинцетов, весы с разновесами, бинокляр, микроскоп.

Ход работы.

Методика исследования питания рыб состоит из четырех элементов [9]: сбора материалов, обработки содержимого желудочно-кишечных трактов рыб, цифровой обработки полученных материалов, литературной и графической обработки цифрового материала, а также трактовки различных наблюдений, сделанных во время исследований.

Существует два метода сбора и обработки материала по питанию: метод индивидуального сбора и обработки желудочно-кишечных трактов, когда рыба анализируется отдельно и метод группового сбора и обработки, когда кишечники собираются от группы рыб и содержимое их обрабатывается как нечто единое. Материал по питанию рыб должен собираться активными орудиями лова: тралом, закидным неводом и т. п. Материал из активных орудий лова дает полное представление о том, как питалась рыба в момент вылова. Объясняющие орудия лова (сети, ловушки и пр.), в которых пойманная рыба остается долго в воде, мало пригодны для сбора материала по питанию. За время пребывания рыбы в таких орудиях лова пища частично или полностью переваривается или отрывается.

Сбор материалов по питанию желателен проводить во все сезоны года и в различных районах водоема.

Следует иметь в виду, что большую ценность представляют систематические круглогодичные материалы из нескольких или даже одного места, чем разрозненный материал из многих мест.

Проба на питание состоит из 10-100 экз. в зависимости от целей исследования.

Рыбу длиной до 20 см фиксируют целиком. У рыб длиной более 20 см фиксируют только желудочно-кишечные тракты. Их надо брать по возможности немедленно после притонения или по выемки из пассивных орудий лова.

Перед извлечением желудочно-кишечного тракта проводят биологический анализ рыбы.

Извлечение желудочно-кишечного тракта производится следующим образом. Рыбу вскрывают ножницами или скальпелем по брюшной стороне от анального отверстия до головы. Желудочно-кишечный тракт вырезают от пищевода до анального отверстия и помещают с соответствующей этикеткой в марлевую салфетку. В случае недостатка марли тракт перевязывают у переднего и заднего конца суровой ниткой так, чтобы пища не выпала; соответствующая этикетка в данном случае свертывается трубкой и подвязывается к кишечному тракту.

При сборе материала следует обращать очень серьезное внимание на этикировку проб. Этикетка должна быть написана четко на пергаменте тушью или черным карандашом.

Материал (целые личинки и мальки и мелкие виды рыб, кишечные тракты взрослых особей) фиксируются 4-процентным формалином (1 часть 40-процентного формалина на 9 частей воды) в стеклянной или металлической посуде.

Раствор формалина перед фиксацией нейтрализуют толченым мелом или содой (1 чайная ложка на 1 литр раствора).

Основной задачей при исследовании содержимого желудочно-кишечных трактов является определение состава пищевого комка и значения отдельных пищевых компонентов. Вся обработка ведется количественным методом – путем подсчета и взвешивания содержимого трактов. Этот метод дает возможность количественно выразить питание для разных видов рыб, разных возрастов, разных полов, в разное время года, для разных географических мест и т. д..

Прежде чем приступить к обработке кишечных трактов, необходимо заранее приготовить особые бланки-карточки или особый журнал вскрытий по питанию рыб, куда из общего экспедиционного журнала переносятся данные по каждой станции, а из ихтиологического материала (журнала промеров) – данные по каждой рыбе.

Прежде всего, отмоченный в воде желудочно-кишечный тракт перед вскрытием очищают от обрывков внутренностей и ожирков. Затем его растягивают, определяют на глаз и отмечают в соответствующей графе карточки данной рыбы степень наполнения пищей отдельных разделов пищеварительного тракта (пищевод, желудок и кишечник у желудочных рыб или передняя, средняя и задняя части тракта у безжелудочных) по пятибалльной шкале Лебедева:

0 - пусто, 1 - единично, 2 – малое наполнение, 3 – среднее наполнение, 4 – много, полный желудок или отдел кишечника, 5 – масса, растянутый кишечник.

По степени наполнения отделов пищеварительного тракта можно приблизительно установить время кормежки рыбы, например: пищевод – 1, желудок – 0, кишечник – 0 – рыба только что начала питаться; пищевод – 3, желудок – 4, кишечник – 2 – рыба уже довольно долго кормится на данной кормовой площади. Наполнение желудочно-кишечного тракта записывается в соответствующей графе трехзначным числом, например – 321, что означает наполнение пищевода – 3, желудка – 2, кишечника – 1.

После определения количества пищи в баллах желудочно-кишечный тракт разрезают на три указанных выше отдела и из каждого отдела извлекают при помощи шпателя или скальпеля содержимое на тарелку, чашку Петри или часовое стекло. Затем пищевой комок обсушивают фильтровальной бумагой до тех пор, пока на ней не перестанут оставаться сколько-нибудь заметные следы влаги и взвешивают на торсионных, аптекарских или технических весах.

У желудочных рыб взвешивают отдельно содержимое желудка и кишечника, у безжелудочных рационально производить раздельно взвешивание и дальнейшую обработку пищевого комка переднего, среднего и заднего отделов кишечника.

Полученные величины, так называемые фактические веса пищевого кома, заносят в соответствующую графу карточки или журнала.

После взвешивания содержимое каждого отдела пищеварительного тракта просматривается под биноклем, а если нужно, и под микроскопом для определения видового состава, численности и веса компонентов. При наличии небольших количеств пищевого кома обрабатывают весь ком, т. е. определяют, просчитывают и провешивают все компоненты. При наличии большого количества содержимого обычно просматривают навеску в 0,1 часть кома, и полученные в результате обработки этой навески цифры количества и веса переводят на вес кома каждого отдела желудочно-кишечного тракта. Остальная часть кома просматривается качественно, и просчитываются лишь крупные кормовые объекты, которые могут не попасть в навеску.

По окончании работ приступают к вычислению индексов наполнения, которые выражают отношение веса отдельных компонентов и общего веса кома к весу рыбы в продецимилле (0/000), т. е. индексы представляются не абсолютными отношениями веса пищи и веса рыбы, а это отношение увеличивается в 10000 раз.

Частные и общие индексы вычисляются для отдельных рыб и заносятся на индивидуальную карточку или в журнал в соответствующую графу, затем вычисляются индексы для групп рыб: в среднем для пробы, для района, для сезона, для какой-либо возрастной группы и т. д. и в среднем для всего водоема.

Для получения средних индексов по пробе индивидуальные индексы рыб из одной пробы суммируются и делятся на общее число рыб в пробе независимо от того, имелась ли или отсутствовала пища у какой-либо из составляющих пробу рыбы. Для получения средних индексов по району, сезону и т. д. или в среднем по водоему суммируются средние индексы по пробам и делятся на число группируемых проб. На основании частных и общих индексов вычисляется процентный состав пищи данного вида рыб для какого-либо района, сезона, возрастной группы и т. д.

Помимо частных индексов и значения компонентов по индексам или, что принципиально тоже, по весу, в работе следует приводить частоту встречаемости, число экземпляров пищевых организмов в среднем на одну рыбу, максимальные индексы,

максимальные веса пищевых компонентов и всей пищи, максимальное число экземпляров пищевых организмов, а также минимальный, максимальный и преобладающий размеры потребляемых рыбой организмов.

Практическое задание.

1. Установить уровень питания рыб.
2. Изучить кормовые объекты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Тема 5. Рост и развитие рыб

Теоретический материал.

Познание закономерностей роста рыб, а в естественных водоемах возрастного состава стада дает представление о степени использования рыбой пищевой базы, позволяет определить время и размеры наиболее целесообразного вылова. Иначе говоря, оно дает основание для составления прогнозов о составе стада и масштабе промысла, а в прудовом рыбоводстве является основой для племенной работы, для установления наиболее выгодных с хозяйственной точки зрения сроков выращивания рыбы.

5.1. Измерения рыб

Потребность в быстром и легком определении рыб чрезвычайно велика среди многих. Это, прежде всего, научные работники, студенты, школьники и практические работники рыбной промышленности [9,16].

Цель работы: научиться измерять рыбу

Объект исследования, материалы, оборудование: рыба, штангенциркуль, весы с разновесами.

Ход работы.

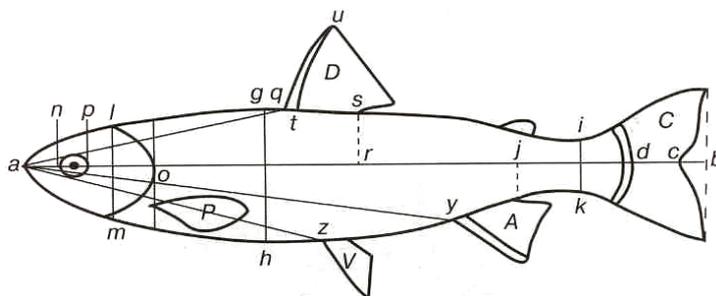


Рис.14. Снятие промеров у рыб [9,16]

Исследуемых рыб подвергают промерам штангенциркулем (рис. 14). Линейные величины выражают в целых миллиметрах; малые, например, диаметр глаза – с точностью до 0,5 мм. Трудности морфологической систематики рыб в том, что признаки подвержены возрастной и половой изменчивости. Поэтому при описании видов и разновидностей рыб приводят кратные или процентные отношения частей тела. Так поступал еще знаменитый Паллас в своей «Зоогеографии»(1811). Первые схемы промеров рыб – русский ихтиолог К. Ф. Кесслер (1864)

В специальные карточки заносятся следующие сведения:

Место нахождения. Назвать водоем, из которого взята рыба. Для незначительных водоемов желательно указать бассейн, к которому этот водоем относится.

Время нахождения. Ф. И. О. Собирателя и измерителя. Местное название. Местные названия бывают настолько поучительны, что в них заключаются существенные сведения по биологическим особенностям.

Научное (латинское) название.

Определение пола обязательно при исследовании всех рыб. Самец обозначается знаком ♂, самка - ♀. Если рыба молодая и пол определить невооруженным глазом нельзя, пишется juv (сокращенное juvenales, т. е. молодая).

Для взрослой рыбы определяется балльной системой состояние (степень зрелости) половых продуктов. Указывается вес гонад.

Вес рыбы.

Возраст.

Боковая (латеральная) линия (l. l. – *linea lateralis*) – число прободенных чешуй (точнее число трубочек или канальчиков) в боковой части тела. Формула боковой линии имеет примерно такой вид: l. l. 43 8/4 45. Целые левое и правое числа обозначают наименьшее и наибольшее число чешуй, свойственное данной группе. Цифра над чертой указывает на число чешуй над боковой линией, т. е. от боковой линии до верхней части бока (у многих – до переднего края основания спинного плавника), а цифра внизу – чешуй под боковой линией до самой нижней точки чешуйного покрова на боку (до основания переднего луча брюшного плавника). Когда чешуя очень мелкая, можно ограничиваться определением числа чешуй в 1/10 длины тела, отложив эту величину по боку тела впереди спинного плавника, повыше боковой линии.

Число лучей в спинном плавнике. Надо определять главным образом число мягких или ветвистых лучей, так как число жестких неветвистых или простых лучей подвержено слабому колебанию. Принято просчитывать лучи в первую очередь Спинной или дорсальный плавник принято обозначать буквой D (сокращенное *dorsalis*). Неветвистые (нерасчлененные) лучи обозначаются римскими, а ветвистые (расчлененные) – арабскими цифрами. Пример: D III 9 означает, что в спинном плавнике три луча простых и девять ветвистых. Если рыба имеет несколько спинных плавников, то между цифрами, относящимися к плавникам, ставится запятая. У наваги (*Eleginus*) 3 спинных плавника, формула лучей: I D 13, II D 18-20, III D 18-19.

Число жаберных тычинок (*spinae branchiales* сокращенно – *sp. br.*) просчитывается обычно на первой дужке. Помимо количества тычинок, надо указывать длину наибольшей тычинки и всей жаберной дужки. У лососей и сигов нужно указывать также характер жаберных тычинок – заостренные, тупые, булавовидные, цилиндрические, плоские.

Иногда нужно просчитывать число жаберных лучей (*radii branchiostegi*), поддерживающих жаберную крышку.

Число позвонков (*vertebrae*) считают без уростиля, принимая его за часть последнего позвонка, или с уростилом. Препарирование позвоночника не сложно: срезать мускулы с боков, со спины и брюшка, затем позвоночник с неотделенной головой и оставшимися кусками мяса вскипятить, после чего кости позвоночника очистить от мяса жесткой зубной щеткой.

Считать пилорические придатки (*p. c.*) трудно. Рекомендуется до просчета выдерживать пищеварительные органы рыбы в спирте (70%); если же они были законсервированы в формалине, то до просчета их следует выдержать в холодной воде (до 24 ч). Самый просчет удобно вести путем отрывания пинцетом каждого отростка.

Такие признаки, определяемые путем просчета, называются признаками **меристическими**, или счетными, а признаки, определяемые при помощи промеров, называются **пластическими** или измерительными.

Ось тела – прямая линия, которая начинается от вершины рта и заканчивается у корней средних лучей хвостового плавника.

ав – вся длина тела – расстояние от вершины рыла до вертикали конца наиболее длинной лопасти хвостового плавника при горизонтальном положении рыбы (до заднего края хвостового плавника)

ас – длина тела по Смитту (шведский ихтиолог в 1886 разработал схему измерений рыб семейства лососевых) – расстояние от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника. Принята при измерении лососевых, корюшек и сельдевых.

ад – длина тела без С (без хвостового плавника) – расстояние от вершины рыла до конца чешуйного покрова.

од – длина туловища – расстояние от заднего края жаберной крышки до конца чешуйного покрова.

(Промысловая длина тела – расстояние от середины глаза рыбы до заднего края анального плавника.)

ao – длина головы – измеряется от вершины рыла до заднего конца жаберной крышки без перепонки.

an – длина рыла или предглазничной отдел – расстояние от вершины рыла до переднего края глаза. (Рыло – часть головы впереди глаза). Вершина рыла – самая передняя точка головы при плотно закрытом рте.

nr – диаметр глаза – обычно берется продольный диаметр. Измеряется собственно диаметр роговицы; веки, если они есть, в расчет не принимаются.

ro – заглазничной отдел головы – расстояние от заднего края глаза до заднего края жаберной крышки (без перепонки).

lm – высота головы – обычно измеряется высота головы у затылка. (Затылок – место над прикреплением позвоночника к черепу или над задним краем верхнезатылочной кости.)

gh – максимальная высота тела – измеряется в том месте, где тело наиболее высокое.

ik – минимальная высота тела – в наиболее низком месте тела, обычно находится близ основания хвостового плавника.

aq – антедорсальное расстояние – расстояние от вершины рыла до начала основания спинного плавника.

rd – постдорсальное расстояние – от вертикали заднего края основания спинного плавника по средней линии тела до конца чешуйного покрова или конца последнего позвонка.

az – антевентральное расстояние – до начала основания брюшного плавника.

au – антеанальное расстояние – расстояние от вершины рыла до начала основания анального плавника.

jd – длина хвостового стебля – измеряется от вертикали конца анального плавника до конца чешуйного покрова по средней линии тела или до основания лучей С.

qs – длина основания D

tu – наибольшая высота D - высота наибольшего луча этого плавника.

Длина основания и высота А – условия те же, что для D.

Длина P и длина V - от передней линии их прикрепления до вершины наиболее длинного луча.

P-V - расстояние между P и V – расстояние между основаниями грудного и брюшного плавников, передняя часть брюха.

V-A - расстояние между V и A – расстояние между брюшным и анальным плавниками, задняя часть брюха.

Ширина лба или межглазничное пространство – расстояние между глазами сверху, т.е. ширина черепа между глазами.

(Наибольший обхват тела измеряется сантиметровой лентой в месте наибольшей толщины тела, не беря в расчет плавников.

Наибольшая толщина тела – наибольшее расстояние между боками. Но следует помнить, что обхват и толщина тела сильно меняются.)

5.2. Определение возраста рыб

Возраст большинства рыб наиболее удобно и просто определять по чешуе и отолитам [9,16].

Цель работы: научиться определять возраст рыб по чешуе.

Объект исследования, материалы, оборудование: рыба, штативная лупа (увеличение 8-20 раз), бинокляр, фильмоскоп, нашатырный спирт.

Ход работы.

Возраст рыб можно определить по количеству концентрических колец на чешуе.

А. Левенгук (1684) первым обратил внимание на соответствие числа колец на чешуе количеству прожитых рыбой лет. Методика подсчета колец довольно проста. Для

определения возраста обычно используется чешуя с участка у основания первого спинного плавника.

Грязную чешую размачивают в слабом растворе нашатырного спирта и протирают мягкой тряпкой. (Мелкую чешую перед просмотром целесообразно смазать глицерином.)

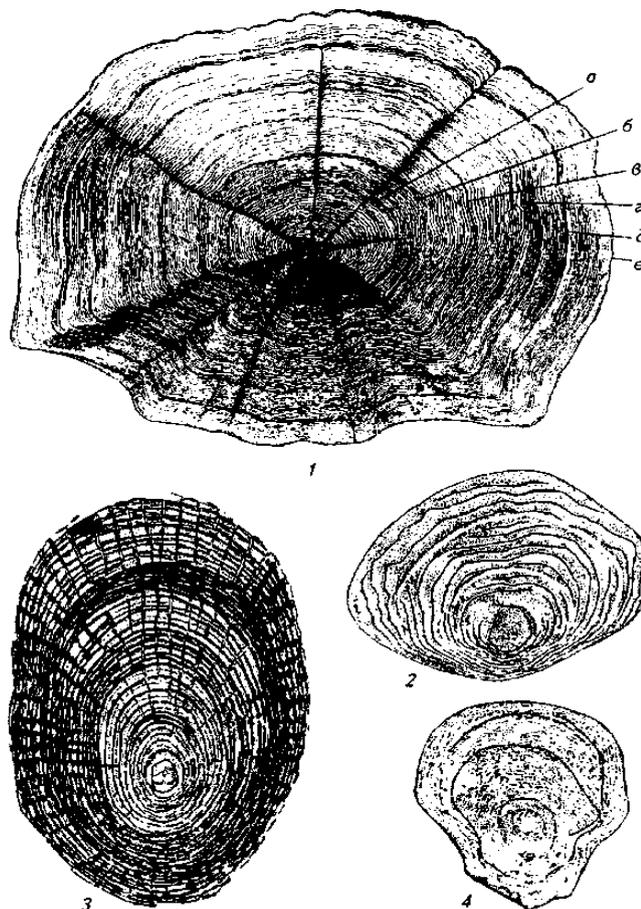


Рис.15. Годичные кольца на чешуе рыб:

1- вобла; 2—пресноводная колюшка; 3 — треска; 4 — лосось;

После этого отбирают 2-3 хороших по форме и видимости чешуи, которые закладывают между двумя предметными кольцами, скрепляемыми по концам резиновыми кольцами, изоляционной лентой и т. д. На одном конце препарата внутри наклеивают полоску бумаги, на которой указывают символы для идентификации препарата (вид, дату, номер). Препараты для определения возраста рекомендуется хранить в течение ряда лет.

Определение возраста рекомендуется начинать с самых мелких экземпляров рыб и постепенно переходить к более крупным. Это дает возможность изучить строение чешуи и уточнить характер истинных годовых колец, научиться отличать их от дополнительных или ложных колец, так как часто между годовыми кольцами просматриваются добавочные кольца, происхождение которых связывают с нерестом (лососи, сельди) или изменением интенсивности питания (карповые рыбы). Добавочные кольца выражены не по всей длине, а лишь с какой-то одной стороны чешуи.

Следует признать, что не все виды рыб имеют чешую с ясно различимыми годовыми кольцами (рис. 15). Поэтому для уточнения результата подсчета количества годовых колец используют годовые кольца костей. Для этой цели подходят различные кости: у окуней — жаберная крышка, у осетровых — лучи грудных плавников, у судака и сома — лучи спинного или анального плавника.

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

Трактовка полученных результатов может быть затруднительной или неоднозначной. Поэтому для рыб, обитающих в водоемах средних и высоких широт, приняты определенная терминология и специальные обозначения для характеристики возраста рыб по годовым кольцам.

Если возрастные материалы собирают зимой или весной, то возраст рыб обозначают по числу годовых колец цифрами 1, 2, 3..., добавляя к ним слово «годовики». Если летом и осенью, то к цифрам 1, 2, 3..., обозначающим число полных годовых колец, добавляют знак + или слово «летки». Знаком + обозначают прирост последнего сезона.

Определив возраст рыб, составляют таблицы, характеризующие их линейный и весовой рост.

При составлении таблиц нужно обязательно указывать количество исследованных экземпляров, чтобы можно было судить о надежности полученных данных.

Практическое задание.

1. Определить возраст разных видов рыб по чешуе.
2. Результаты записать в тетради.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Тема 6. Место рыб в системе животных

Теоретический материал.

Рыбы (и круглоротые) в системе животных занимают самое низкое место среди позвоночных. Они относятся к типу Chordata (благодаря наличию хорды – эластичного тяжа, являющегося у них начальным осевым скелетом, у большинства рыб заменяющегося позвоночником), подтипу позвоночных или черепных Vertebrata или Craniata, надклассу рыбы Pisces. В этом надклассе среди современных рыб выделяются два класса – хрящевые рыбы Chondrichthyes и костные рыбы Osteichthyes. К подтипу позвоночных относится и класс круглоротых Cyclostomata – миноги и миксины; менее совершенные, чем настоящие рыбы, они не имеют еще челюстей и парных плавников и называются рыбообразными. Положение основных групп рыб в системе животных показано на рис.16.

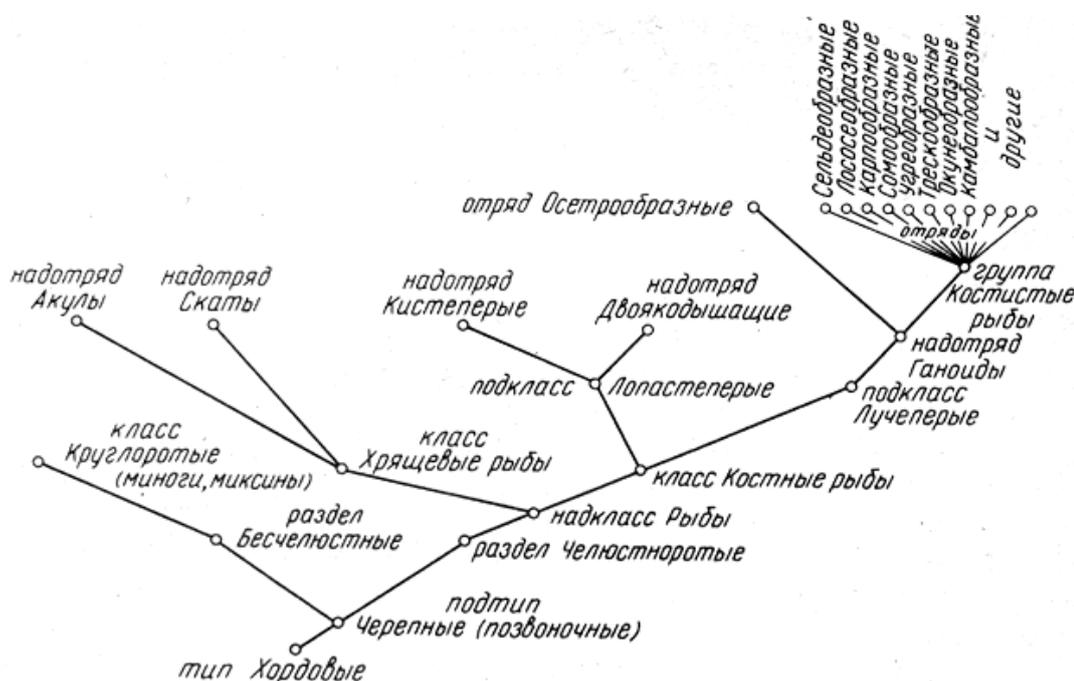


Рис.16 Положение основных групп рыб в системе животных

(по Наумову, Карташеву, 1979, с сокращениями)

Рыбы – древняя группа, насчитывающая сотни миллионов лет. Наиболее ранние ископаемые останки позвоночных принадлежат круглоротым и панцирным рыбам, найденным в Европе и Америке в силурийских отложениях (палеозойская эра). Примитивные рыбообразные животные по строению были близки к круглоротым, они появились и обитали в пресных водах.

Позднее возникли акулы и скаты. Их появление относят к концу палеозойской эры и к началу мезозойской эры, но затем эта группа стала угасать.

К палеозойской эре приурочивают исследователи и появление относительно сложноорганизованных рыб, характеризующихся более или менее окостеневшим скелетом. В среднем девоне древние лучеперые и двоякодышащие рыбы уже многочисленны в пресных водах, а в мезозойской эре начинается переход лучеперых в моря.

Костистые рыбы Teleostei, обнаруженные в мезозойской Эрн (триасовый и меловой периоды), обитали как в пресных, так и в морских водоемах.

В настоящее время насчитывается более 20 тыс. видов рыб, живущих в морских и пресных водах.

Биологические группы рыб. В соответствии с зоной обитания в водоемах различных типов выделены следующие биологические группы рыб:

морские рыбы – живут только в соленой воде морей и океанов (тунец, скумбрия, анчоус и др., всего около 11,6 тыс. видов);

пресноводные рыбы – обитают только в пресных водах (карась, щука и др.), всего около 8,3 тыс. видов;

солонатоводные рыбы – живут в солонатовой воде опресненных участков морей, предустьевых пространств (бычки, речная камбала и др.);

проходные рыбы – в определенные периоды жизни меняют морскую среду на пресноводную или, наоборот; при этом морские заходят на нерест в реки, до их верховьев, а пресноводные выходят из рек нереститься в море (осетр, белуга лососевые рода *Oscohyunchus* и др., всего около 130 видов);

полупроходные рыбы – это обитатели опресненных пространств морей, поднимающиеся на нерест невысоко в реки (сазан, лещ, вобла, сом, судак).

По приуроченности к характерным экологическим зонам водоема – пелагиали (толща воды), бентали (придонная зона), литорали (прибрежная зона) – различают рыб пелагических, бентических, литоральных.

В пределах этих больших групп выделены более узкие экологические группы в связи с особенностями питания, размножения и т.д.

Практическое задание.

1. Перечислите биологические группы рыб и их представителей.

2. Как разделяют рыб по приуроченности к характерным экологическим зонам водоема?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Тема 7. Характеристика основных эндокринных структур

Гипофиз справедливо считается главной железой внутренней секреции, поскольку прямо или опосредованно все железы зависят от него. В отличие от гипофиза высших

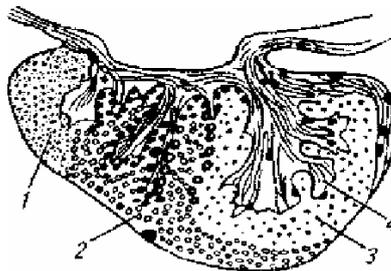


Рис 17. Гипофиз костистых рыб (по А.А. Иванову, 2004):

животных гипофиз рыб имеет упрощенное строение: он не имеет четко разграниченных передней, задней и средней долей (рис. 2). Передняя доля гипофиза (аденогипофиз) и промежуточная доля у рыб могут занимать большую часть железы.

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

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

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

Тиреотропный гормон (ТТГ) активизирует функцию щитовидной железы.

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

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

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

Окситоцин (ихтиотоцин) — гормон нейрогипофиза. Строго говоря, он вырабатывается гипоталамусом, а в нейрогипофизе просто накапливается. Этот гормон у рыб влияет на избирательную проницаемость клеток мембраны почек и жабр. Поэтому можно говорить о его причастности к осморегуляции.

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

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

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

костистых рыб нет.

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

Из тиреоидных образований рыб выделены три гормона — Т₂, Т₃ и Т₄. Функция тиреоидных гормонов у рыб до конца неясна. Исследователи отмечают гиперфункцию тиреоидных фолликулов у рыб при сезонных, пищевых миграциях и при нересте.

Эвригалинные рыбы при попадании в соленую воду также отвечают повышением функциональной активности щитовидной железы, что наводит на мысль о причастности тиреоидных гормонов к осморегуляции. Есть свидетельства того, что пероральное назначение тиреоидных гормонов вызывает усиление роста молоди рыб.

Интерреналовые тельца (функциональный аналог корковой части надпочечников) невооруженным глазом увидеть невозможно, так как они представляют собой микроскопические вкрапления в ткань головной почки. Кортикостероиды рыб аналогичны и по химическому составу, и по физиологическим эффектам гормонам корковой части надпочечников высших позвоночных. *Кортизол* обеспечивает адаптацию организма рыб в стрессовых ситуациях. Он поддерживает на постоянном уровне концентрацию глюкозы в крови, подавляет жиросотложение. Этот стероид у рыб причастен и к процессу осморегуляции в пресной воде, так как активно удерживает натрий в почечных канальцах.

Кортикостерон тоже участвует в осморегуляции. Поскольку он выражение подавляет гломерулярную фильтрацию воды, то можно с уверенностью говорить об его особой роли в процессе поддержания водно-солевого гомеостаза у рыб в соленой воде.

Роль *минералокортикоидов* у рыб изучена крайне плохо. Известно, что главный минералокортикоид млекопитающих — *альдостерон* — на рыбах неэффективен.

Хромаффиновые железы — аналоги мозгового слоя надпочечников — секретируют в кровь *катехоламины*. К ним относятся два гормона — *норадреналин* и *адреналин*. Есть сообщения о том, что соотношение этих гормонов в крови рыб иное, чем у наземных животных. По крайней мере, у карпа преобладающей формой является норадреналин.

Физиологические эффекты катехоламинов на рыбах аналогичны таковым наземных животных, т. е. они, дублируют симпатические влияния. В стресс-реакциях на стадии тревоги у рыб в крови повышается уровень адреналина, и возникают классические изменения физиологических показателей.

Ренин-ангиотензиновая система у рыб является еще одной эндокринной системой в составе почек. Гормон этой структуры — *ренин* — довольно хорошо изучен. Его основная роль — повышение кровяного давления в почках. Ренин является видоспецифичным гормоном. Выделенный из почек рыб, он у млекопитающих не вызывает прессорных реакций. Ренин образуется и в тельцах Станниуса — еще одном почечном образовании рыб.

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

Ультимобранхиальная железа или подпищеводная 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 желез которых он был выделен. Объяснить это странное явление, наверное, можно следующим. У рыб кальциемию контролирует несколько систем. Роль кальцитонина, возможно, сводится только к контролю за экскрецией кальция через жабры при содержании рыб в соленой воде. В пресной воде его жаберно-экскреторная функция блокируется.

Поджелудочная железа — железа смешанного типа. Она представляет собой

компактный орган только у хрящевых рыб. У костистых рыб она объединена с печенью. Этот орган располагается вдоль кишки и достигает разной степени развития, составляя от 1,5 % живой массы у карпа до 10 % живой массы у трески.

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

В мышечном энергетическом обмене у рыб основную роль источников энергии выполняют липиды. И, тем не менее, во многих случаях *инсулин* понижает уровень глюкозы в крови рыб, а его антагонист *глюкагон* соответственно вызывает противоположную реакцию.

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

Урофиз — нейросекреторная зона концевой отдела спинного мозга — был обнаружен при изучении гистоструктуры спинного мозга еще в середине XIX века. Однако эта железа остается загадкой для физиологов и по сей день.

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

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

Эстрогены 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 скормливанию 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 (клетки Лейдига) 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).

Практическое задание.

1. Дать общую характеристику гипофиза рыб и его основных гормонов.
2. Охарактеризовать систему тиреоидных фолликулов у рыб.
3. Что такое интерреналовые тела; какова их физиологическая роль?
4. Что представляют собой хромаффиновые клетки? Описать их секреты.
5. Описать функции телец Станниуса.
6. Что такое урофиз? Каковы его топография и физиологическое значение?
7. Указать физиологическую роль ультимобранхиальной железы рыб.
8. Какова эндокринная роль поджелудочной железы рыб?
9. Охарактеризовать гонады рыб и физиологическое значение основных половых стероидов. Каково практическое использование половых гормонов в рыбоводстве?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Тема 8. Органы чувств

8.1. Орган зрения

Теоретический материал.

Главным органом зрения рыб является глаз, хотя и имеются некоторые другие светочувствительные структуры, имеющие различную степень развития у разных видов рыб.

В ряду сенсорных органов рыб органам зрения принадлежит особая роль. Свет ввиду своей высокой скорости и прямолинейности распространения обеспечивает животное уникальной информацией. Органы зрения информируют животное одновременно о месте расположения, контурах, величине, подвижности или неподвижности объекта, направлении движения и его удаленности от животного.

В зависимости от расположения глаз различают рыб с монокулярным зрением – поля зрения двух глаз не перекрещиваются – и рыб с бинокулярным зрением – поля зрения двух глаз перекрещиваются. У большинства рыб глаза двигаются согласованно.

У камбалы (рис.18), морских игл и некоторых других рыб глаза могут двигаться независимо друг от друга.

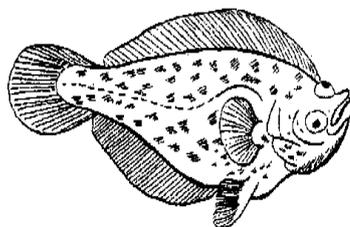


Рис. 18. Расположение глаз у камбалы
(по А.А. Иванову, 2004)

Строение глаза рыб в общих чертах напоминает строение глаза у других позвоночных (рис 19.), в то же время глаза рыбы имеют некоторые особенности, связанные с жизнью в воде. У рыб нет век, глаза их постоянно открыты. Лишь у некоторых акул имеется прозрачная мигательная перепонка.

В передней части глаза имеется радужная оболочка. В ее центре расположено отверстие – зрачок, через который свет проникает внутрь глаза. Зрачок может расширяться и сужаться благодаря работе особых мышц.

Светочувствительные клетки представлены палочками, оценивающими степень освещенности, и колбочками, осуществляющими цветовосприятие.

Цветовое зрение. Для рыб характерно цветовое зрение. Однако цвета рыбы воспринимают не в таких красках, как человек. Водная среда может быть сильно пигментирована за счет планктонных организмов или неорганических веществ. Таким образом, вода выступает в качестве светового фильтра. Кроме того, водная поверхность производит поляризацию света, что также приводит к искажению цветовой гаммы. Наконец, особенности морфологии зрительного анализатора рыб предполагают особое восприятие цветов.

В формировании цветовой палитры участвуют и структуры головного мозга, например зрительные бугры среднего мозга,

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

Активность таких видов рыб, как уклея, верховка, плотва, вобла, связана с освещенностью водоема. При изменении освещенности от 1 до 500 лк пищевая активность

рыб не меняется. Критическим уровнем освещенности является 0,1лк, при котором рыбы прекращают активный поиск зоопланктона и поедают рачков только при непосредственном контакте с ними.

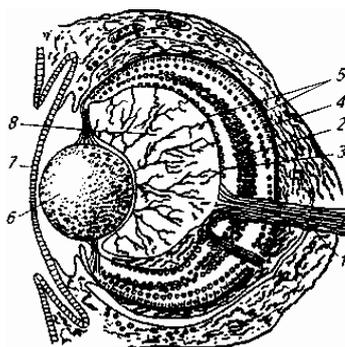


Рис. 19. Схема строения глаза рыбы:

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

анализатор. Но среди хищных рыб есть и придонные виды, а также виды с пиком активности в ночное время. Понятно, что у этих хищников зрение развито хуже, второстепенно или вообще не имеет значения, по крайней мере, при поиске пищи.

Рыбы хорошо различают цвета оранжево-красной части спектра, гораздо хуже с восприятием сине-фиолетовой части видимого спектра.

Характер световосприятия зависит от глубины обитания рыбы.

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

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

Аккомодация – способность четкого видения предметов, находящихся на разных расстояниях от глаз. Аккомодация выражена лучше у хищных рыб, чем у мирных.

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

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

Для донных рыб (бентософагов) свет и зрение имеют меньшее значение. Глаза у них мелкие, ретина чаще всего однослойная, средний мозг менее развит. Пищевая активность рыб наблюдается и при хорошей освещенности, и при полной темноте.

Многие хищные рыбы открытых вод при поиске и захвате добычи также полагаются исключительно на зрение, в связи, с чем их пищевая активность проявляется только днем. У таких хищников, как окунь, судак, хорошо развит зрительный



Рис. 20. Поле зрения рыб (по А.А. Иванову, 2004)

Предметы в воде и предметы над водой воспринимаются рыбой неодинаково из-за разной преломляющей способности воды и воздушной среды.

Предметы у поверхности воды рыба воспринимает крупнее (рис. 20), чем они есть на самом деле, а дальние объекты — как мелкие. Такая информация, несмотря на ее необъективность, не лишена смысла, так как объекты у поверхности воды представляют большую опасность для рыбы, чем удаленные объекты. В поле зрения рыбы попадают предметы, даже расположенные у горизонта (дерево). Однако они воспринимаются рыбами в сильно искаженном виде. Зрительное поле рыбы настолько специфично, что в оптике широкоугольные объективы, создающие по периферии искажение, получили название «рыбий глаз».

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

Практическое задание.

1. Запишите основные особенности зрительного восприятия рыб.
2. Зарисуйте в тетрадь «Поле зрения рыб».
3. Назовите отличия зрительного восприятия у рыб и у млекопитающих.
4. Укажите значение колбочек и палочек.

8.2. Хеморецепция

Теоретический материал.

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

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

Органы рыб, обеспечивающие восприятие и анализ химической информации условно делят на органы обоняния, вкуса, общей химической рецепции.

Обоняние рыб. Биологическое значение запахов в жизни рыб трудно

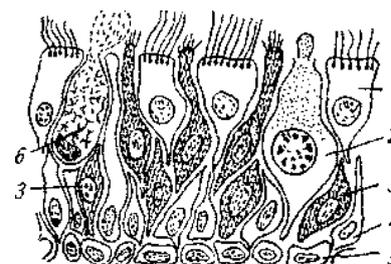


Рис. 21. Микроструктура обонятельного эпителия:

(1, 3 — рецепторные клетки; 2 — большая слизистая клетка; 4 и 5 — опорные клетки; 6 — малая слизистая клетка)

(по А.А. Иванову, 2004)

переоценить. Химические раздражители воздействуют на рецепторы длительное время, т.е. не исчезают, как свет или звук. Пахучий след может сохраняться достаточно долго. Это важно при поиске пищи, обнаружении сородичей, а также уклонении от встречи с врагами. У рыб хорошая память на запахи. Количество пахучих веществ (для рыб) велико, и они не поддаются классификации. В экспериментах рыбы успешно определяют возраст, стадию половой зрелости, иерархическое положение своего партнера, полагаясь исключительно на органы обоняния. Мигрирующие рыбы безошибочно определяют по химическому составу воду водоема, в котором они появились на свет.

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

Обонятельный эпителий, выстилающий ольфакторные мешки рыб, имеет сложную микроструктуру (рис. 21), отдаленно напоминающую микроструктуру сетчатки глаза.

Снаружи обонятельный эпителий покрыт двумя слоями слизи, под которыми находятся клетки эпителия. Основными рецепторными элементами принято считать биполярные нейроны трех типов: палочковидной, колбовидной и нитевидной форм.

Рецепторы расположены вдоль поверхности обонятельного эпителия неравномерно. Например, у костистых рыб на 1 мм² обонятельного эпителия приходится 46—85 тыс. рецепторных клеток. Каждая рецепторная клетка плотно окружена опорными клетками, которые концентрируются в два слоя — у поверхности эпителия и на базальной мембране. Опорные клетки верхнего слоя имеют множественные реснички, движение которых обеспечивает направленный ток воды вдоль слизистой оболочки. Опорные клетки состоят из многочисленных гранул разного химического происхождения, что свидетельствует об их активном участии в метаболизме обонятельного эпителия.

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

Нижнюю треть обонятельного эпителия формируют базальные клетки. Ниже базальных клеток находится базальная мембрана. Выйдя за ее пределы, аксоны рецепторов объединяются в пучки и, в конечном счете, формируют обонятельный нерв.

Таким образом, ольфакторные мешки соединяются с обонятельными луковицами при помощи обонятельного нерва.

Ольфакторная афферентация в обонятельных луковицах подвергается первичной обработке. В луковицах аксоны рецепторных клеток образуют синапсы с дендритами вторичных обонятельных нейронов. Аксоны последних формируют обонятельные тракты, нисходящие в составе латерального и медиального пучков в передний мозг.

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

Лосось чувствует сок креветки в разбавлении 1: 1000000. Угорь «ощущает» фенолэтиловый спирт в концентрации 0,5 • 10⁻¹⁸ мг/л. Карась и данио проявляли защитную реакцию на кумарин в концентрациях 10⁻¹⁵ М. Сомы «унюхивают» бутиловый спирт в концентрации 10⁻¹⁵ М.

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

Вкусовая рецепция. Вкусовая рецепция рыб обеспечивается системой специальных хеморецепторов, организованных в специфические структуры, называемые вкусовыми почками. Эти структуры в различном количестве имеются у всех видов рыб. Они располагаются в слизистой оболочке ротовой полости, глотки, на жабрах и наружной поверхности тела (рис.22).

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

Причем наружных вкусовых почек больше всего у костистых рыб. Например, у карповых и сомовых рыб их количество приближается к миллиону. У карповых рыб выделяют так называемый «нёбный орган» — значительное скопление вкусовых почек в ротовой полости.

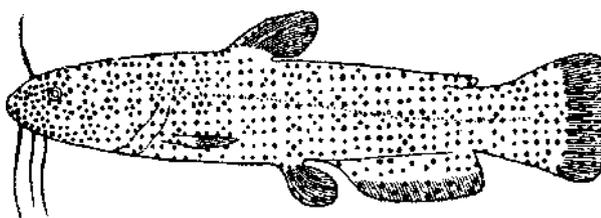


Рис. 22. Поверхностная топография вкусовых почек у силурид (по А.А. Иванову, 2004)

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

Со стороны базальной мембраны к хемочувствительным клеткам вкусовой почки подходят волокна 7, 9 и 10-й пар черепно-мозговых нервов, оканчивающиеся в первичных вкусовых центрах продолговатого мозга.

Механизм вкусовой рецепции хорошо изучен. Рыбы различают четыре основных вида вкуса — сладкий, горький, кислый и соленый. Однако, скорее всего вкусовые ощущения у рыб богаче, чем у многих высших животных, и не ограничиваются четырьмя видами.

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

Реакции рыб на органические и неорганические кислоты в воде определяются экологией вида. Следует иметь в виду, что у одной и той же рыбы вкусовая чувствительность определяется и физиологическим состоянием. Так, у голодной акулы она резко повышается, а у мигрирующих лососей уменьшается по мере приближения к нерестилищу вплоть до абсолютной анорексии. У карпа вкусовая чувствительность носит сезонный характер и зависит от температуры воды.

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

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

Химические агенты, раздражающие рецепторный аппарат общего химического чувства, другие. Это не сладкие, горькие, соленые, кислые продукты, а рН (чувствительность рыб 0,05—0,07 ед.), общая соленость воды (чувствительность 0,3—0,03% обычной для водоема солености), катионный состав воды. Химические агенты опасности рыбами рецептируются органами общей химической чувствительности (ихтеоптерин, молекулярный хлор, ионы цинка и меди и др.).

Импульсы от рецепторов общей химической чувствительности поступают в общий с вкусовым чувством центр продолговатого мозга.

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

Очевидно, что эволюционно общая химическая рецепция является более древним механизмом контроля за окружающей средой. По мере развития животного мира химическая рецепция подверглась дифференцировке на обонятельную и вкусовую. С выходом животных на сушу, общая химическая рецепция была утрачена. У водных животных она все-таки присутствует в той или иной степени, так как «жизнь в химическом растворе», каким является любой водоем, требует постоянного контроля изменений химического состава среды. Поэтому деление хеморецепции у рыб на обонятельную, вкусовую и общую химическую отражает объективные морфофункциональные реалии водного образа жизни.

Практическое задание.

1. Запишите в тетради основные виды хеморецепции рыб.
2. В чем заключается биологическая роль хеморецепции у рыб?
3. Каковы принципиальные различия обонятельной, вкусовой и обобщенной химической сенсорики?

8.3. Слух

Теоретический материал.

В настоящее время установлено, что рыбы слышат и сами издаются звуки. Звук представляет собой цепочку регулярно повторяющихся волн сжатия газообразной, жидкой или твердой среды, т. е. в водной среде звуковые сигналы так же естественны, как и на суше.

Спектр звуковых частот, воспринимаемый большинством рыб, лежит в диапазоне 50—3000 Гц. Способность к восприятию рыбами ультразвуковых волн (свыше 20 000 Гц) до настоящего времени убедительно не доказана.

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

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

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

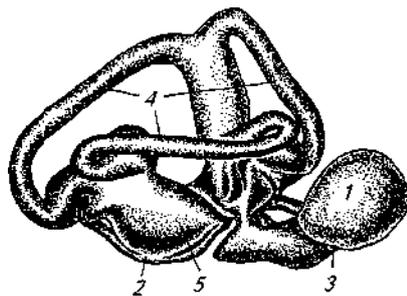


Рис. 23. Лабиринт рыбы:

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

(по А.А. Иванову, 2004)

И в лабиринте, и в боковой линии чувствительными клетками выступают так называемые волосатые клетки. Смещение волоска чувствительной клетки, как в лабиринте, так и в боковой линии приводит к одинаковому результату — возникновению нервного импульса, поступающего в один и тот

же акустико-латеральный центр продолговатого мозга. Однако эти органы воспринимают и другие сигналы (гравитационное поле, электромагнитные и гидродинамические поля, а также механические и химические раздражители).

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

Лабиринт. Парное образование — лабиринт (рис. 23), или внутреннее ухо рыб, выполняет функцию органа равновесия и слуха. Слуховые рецепторы в большом количестве присутствуют в двух нижних камерах лабиринта.

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

Веберов аппарат. Он представлен тремя парами подвижно соединенных косточек. Кости Веберова аппарата являются результатом эволюционной трансформации первых туловищных позвонков. При помощи Веберова аппарата лабиринт контактирует с плавательным пузырем у всех пузырных рыб. Другими словами, Веберов аппарат обеспечивает связь центральных структур сенсорной системы с воспринимающей звук периферией.

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

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



Рис. 24. Канал боковой линии

Боковая линия. Она является очень древним сенсорным образованием (рис. 24), которое и у эволюционно молодых групп рыб выполняет одновременно несколько функций.

Расположение боковой линии на теле рыб часто является видоспецифичным признаком. Есть виды рыб, у которых более чем одна боковая линия. Например, терпуг имеет по четыре боковых линии с каждой стороны, отсюда происходит его второе название — «восьмилинейный хир».

У большинства костистых рыб боковая линия тянется вдоль туловища (не прерываясь или прерываясь в отдельных местах), достигает головы, образуя сложную систему каналов.

Каналы боковой линии расположены или внутри кожи или открыто на ее поверхности.

Система боковой линии реагирует на волны сжатия водной среды, обтекающие потоки, химические раздражители и электромагнитные поля при помощи невромастов — структур, объединяющих несколько волосковых клеток

Канальные невромасты (рис. 25, 26) тянутся от головы до хвоста по бокам тела, как правило, в один ряд (у рыб семейства Hexagramidae шесть рядов и более). Термин «боковая линия» в обиходе относится именно к канальным невромастам. Однако у рыб описаны и невромасты, отделенные от канальной части и имеющие вид самостоятельных органов.

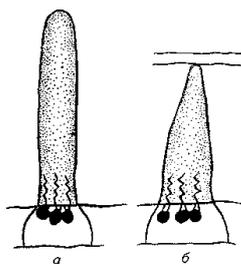


Рис. 25. Строение невромаста рыбы

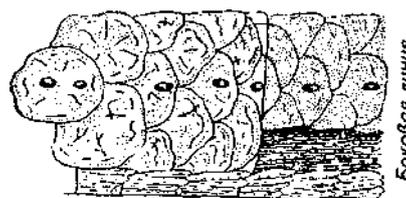


Рис. 26. Отверстия каналов

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

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

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

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

Практическое задание.

1. Запишите основные особенности слухового восприятия рыб.
2. Зарисуйте строение невромаста.
3. Каковы особенности распространения звука в водной среде?
4. Каков спектр воспринимаемых рыбой частот?
5. Описать строение и функции лабиринта рыб.
6. В чем специфичность механизма звуковой рецепции у пузырных рыб?

8.4. Электромагнитная рецепция

Теоретический материал.

Электромагнитные поля широко распространены в природе. Земля имеет собственное магнитное поле. Ионосфера Земли насыщена электрическими токами, постоянно подпитываемыми из космоса. Электрические и магнитные явления связаны между собой. Магнитное поле Земли, величина и направление которого меняются во времени, способствует возникновению электрических полей (закон Фарадея). Единство этих двух физических явлений отразилось и на механизме восприятия рыбами электрических и магнитных полей.

Электрорецепция. Функционирование всех органов рыб и особенно органов, состоящих из возбудимых тканей, сопровождается образованием электрических и магнитных полей. Водная среда, в которой обитают рыбы, обладает высокой электропроводностью. Поэтому вполне закономерно, что электромагнитные поля играют важную роль в жизни рыб. Электрический потенциал воды может выполнять функцию своеобразных маяков при миграциях рыб.

Существуют виды, у которых в процессе эволюции сформировались высокоспециализированные электрические органы, обеспечивающие электромагнитную рецепцию или генерирующие электрические импульсы различной величины. Их довольно много (около 300 морских и пресноводных видов). Различают 3 группы рыб по силе

электрорецепции.

В первую группу входят сильноэлектрические виды с хорошо развитыми специализированными электрическими органами (создают импульсы 100—400 В), во вторую — слабоэлектрические виды, имеющие биологические электрогенераторы (создают импульсы до 1 В). Неэлектрические виды без специализированных электрических органов (большая часть ихтиофауны) создают поля с напряжением от нескольких микровольт до сотен милливольт.

У электрических угрей электрогенерирующие органы очень крупные, тянущиеся по бокам тела. Электрический орган электрического сома имеет вид длинного тяжа, расположенного практически вдоль всего тела между кожей и мышцами по обеим сторонам.

У слабоэлектрических видов рыб мормирид электрические органы расположены на хвосте.

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

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

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

Источниками магнитных полей в водоеме являются магнитное поле Земли, изменение активности Солнца, а также перемещения масс воды и движения самих рыб.

Тот факт, что магнитное поле Земли существовало задолго до возникновения жизни на ней, свидетельствует о том, что процесс эволюции животного мира на протяжении всей своей истории находился под влиянием этого фактора внешней среды. В настоящее время влияние магнитного поля на физиологию животных не вызывает сомнений, так как магниторецепция обнаружена во многих систематических группах живых организмов, начиная с бактерий и кончая млекопитающими.

В последнее время изменения активности Солнца очень тщательно отслеживаются физиками. Для этих изменений характерна определенная цикличность, которая определяет цикличность изменений многих параметров среды обитания живых существ на нашей планете. Так, пищевая активность рыб часто связана со вспышками на Солнце, что хорошо известно рыбакам.

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

Известно немало примеров миграций рыб, которые нельзя объяснить лишь использованием ими в пути зрительной и химической рецепции. Так, угорь европейский совершает сложный путь из Саргассова моря в Европу, не сбившись с которого, опираясь только на зрительную и химическую рецепцию, невозможно. Биология угря во многом остается неясной. Так, хотя и считается, что европейский речной угорь нерестится в Саргассовом море, однако до сих пор в местах нереста не было выловлено ни одной половозрелой особи. Интересно, что личинки речного угря на разной стадии развития обнаруживаются в районах со строго определенным напряжением магнитного поля Земли. Концепция трехлетнего пассивного дрейфа личинок угря в течении Гольфстрим к берегам Европы выглядит малоубедительной.

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

Причем многие пелагические рыбы обладают уникальной генетически

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

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

Магнитным материалом решетчато-обонятельной кости является магнетит — кристаллы с магнитными свойствами, заполняющие решетку кости. Химический состав магнетита рыб идентичен составу магнетитных структур насекомых, пресмыкающихся и птиц и представлен оксидами железа, марганца и кальция.

Ферромагнитная гипотеза магниторецепции позволяет объяснить реактивность рыб на магнитные поля и использование рыбами магнитных полей для навигации. Однако до сих пор не описана анатомическая структура, в которой происходит трансформация магнитного поля в потенциал действия, т.е. в нервный импульс. Поворот кристалла магнетита раздражает чувствительное окончание дендрита нейрона. В результате образовавшийся потенциал действия возбуждает нейрон.

В магнитной решетке решетчатой кости ориентация и величина магнитного напряжения отдельных кристаллов магнетита генетически детерминированы. Однако экологические условия, в которых растет молодь, могут внести поправку в структуру решетки и напряженность кристаллов.

Перед миграцией магнитное напряжение отдельных кристаллов магнетита и суммарное магнитное поле всей решетки настраиваются относительно магнитных линий Земли на пути предстоящей миграции.

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

У сильноэлектрических видов рыб рецепция магнитного поля осуществляется боковой линией рыб и производными от нее структурами.

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

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

Практическое задание.

1. Запишите в тетрадь основы электромагнитной рецепции. Обратите внимание на примеры, выделенные мелким шрифтом.
2. Каковы физиологическая роль и природа электромагнитных полей у рыб?

3. Чем различаются сильноэлектрические, слабоэлектрические и неэлектрические виды рыб?
4. Описать магнитные свойства тканей рыб. Каковы локализация и химический состав магнетитных кристаллов?

8.5. Терморцепция

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

Температурный диапазон природных водоемов очень широк, причем в большинстве водоемов присутствует ихтиофауна. Так, рыба семейства харацинидовых *Cyprinodon macularis* обитает в горячих источниках Калифорнии, выбирая участки водоема с температурой 52 °С, в то время как антарктическая сайка активна при отрицательной температуре воды (минус 2 °С). Известно, что обычный карась в нашей полосе вмерзает в лед, а после размораживания оживает, т. е. ихтиофауна приспособилась к самым разнообразным температурным условиям. Тем не менее, ихтиологам известны случаи массовой гибели рыб, которые не смогли приспособиться к изменениям температуры среды обитания. Причем гибель возможна как при понижении, так и при повышении температуры воды. В литературе описан случай массовой гибели рыбы *Lopholtilus chamaeleonticeps* у берегов Новой Англии в 1882 г. в результате понижения температуры прибрежных вод. Этот вид рыб стал вновь появляться у берегов Новой Англии лишь спустя 70 лет.

Естественно, что все виды рыб имеют зону температурного комфорта и предпочтительные температуры.

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

Рост рыб также ограничен температурой среды. Температурный интервал определяется всего 5—7 °С. За пределами этого «ростового» коридора рыба проявляет пищевую активность при отсутствии роста.

С температурой среды связана и функция размножения рыб (табл.1).

1. Температура воды, при которой происходит нерест
(по А.А. Иванову, 2003)

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

Таким образом, пойкилотермия предопределяет необходимость хорошо развитой терморцепции.

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

Практическое задание.

1. Запишите в тетради показатели температуры воды оптимальной для нереста различных видов рыб.
2. Что представляет собой пойкилотермия? Ее недостатки и преимущества.
3. Какова зона температурного комфорта у разных видов рыб?
4. Каковы термочувствительность рыб и механизм термической рецепции?
5. Описать связь между изменением температуры среды и активностью рыб (пищевая, половая, миграционная).

8.6. Механо - и барорецепция

Теоретический материал.

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

Механорецепция. Механическое воздействие на клетку сводится к ее деформации за счет давления или растяжения. Так как раздражимость — свойство всех клеток животного организма, то и механорецепция обеспечивается всеми клетками. Конечно же, рецепторные образования поверхностных тканей имеют более высокую чувствительность к воздействию механических раздражителей. Это, прежде всего, относится к органам боковой линии и ее производным.

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

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

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

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

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

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

У вертикально мигрирующих рыб главным гидростатирующим органом выступает плавательный пузырь.

Рыбы с плавательным пузырем встречаются в Мировом океане на глубинах до 7 тыс. м. На больших глубинах наличие плавательного пузыря, заполненного газовой смесью, становится бесполезным, так как на глубине более 7 тыс. м давление таково, что газы

переходят в жидкое состояние.

Объем плавательного пузыря составляет от 5% (морские рыбы) до 7% (пресноводные рыбы) объема всего тела.

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

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

Рыбы, имеющие плавательный пузырь, делятся на открытопузырных и закрытопузырных.

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

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

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

Перед глубоким погружением многие открытопузырные рыбы предварительно поднимаются к поверхности и заглатывают воздух, переполняя пузырь на 20—30 %.

Другие виды рыб (сельди, лососи) при испуге, наоборот, выпускают воздух через рот, изменяя собственную плавучесть на отрицательную и тем, облегчая погружение. Этим же компенсируется выталкивающая сила, т.е. создаются более благоприятные условия для движения на большой скорости (бегство от хищника).

Наиболее вероятным рецептором давления является сам плавательный пузырь, стенки которого обладают высокой эластичностью и растяжимостью и имеют разветвленную нервную сеть.

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

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

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

Практическое задание.

1. Ознакомьтесь с механо - и барорецепцией рыб.
2. Какова физиологическая роль механических раздражителей и давления воды на тело рыбы?
3. Описать рецепторный аппарат механосенсорики.
4. Что представляет собой механизм адаптации рыб к изменениям давления (при вертикальных миграциях рыб)?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Тема 9. Физиология крови, кровообращения и дыхания

9.1. Дыхательные функции крови

Теоретический материал.

Окружающая рыбу вода является донатором кислорода, акцептором является живая ткань, а кровь — переносчиком. У некоторых рыб, например антарктических белокровок, живущих в области постоянно низких температур и высокого содержания кислорода, кровь не содержит эритроцитов и гемоглобина. Поэтому кислородная емкость их крови приблизительно такая же, как у солоноватой воды. Экспериментальные данные показывают, что если рыбе заменить всю кровь физиологическим раствором, насыщенным кислородом, то она продолжает существовать. Связанный с гемоглобином кислород начинает обогащать плазму и передаваться тканям. Когда его содержание в плазме уменьшается, усиливается обмен веществ, повышается температура и мышечная активность.

Наличие эритроцитов и гемоглобина увеличивает кислородную емкость крови во много раз. Ниже приведены данные содержания растворенного кислорода в воде, плазме и крови некоторых видов рыб, мг/л: вода 6—10, плазма 6—10, кровь — ската — 65, карпа — 150, сомика — 175, лосося — 180, скумбрии — 200.

1 г гемоглобина связывает 1,9 мг кислорода. Весь гемоглобин содержится в эритроцитах, число которых также варьирует у разных видов от 0 до 4 млн. на 1 мм³ крови. Оснащенность рыб гемоглобином колеблется в зависимости от экологической приуроченности видов и особенностей систематических групп:

Содержание в крови красных кровяных клеток — эритроцитов — может характеризоваться долей объема крови, занимаемого кровяными клетками, так как эритроциты составляют 99,9% всех клеток крови. Эта характеристика крови получила название гематокрит. Гематокрит определяется путем отделения клеток крови от плазмы при помощи центрифугирования в градуированных трубочках. В крови карпа содержится 20—40% эритроцитов (гематокрит 20—40). У активных пловцов, таких, как сельдь, скумбрия, ставрида, гематокрит еще выше — до 60. Содержание гемоглобина в крови рыб колеблется в широких пределах — от 1,5 до 15 мг в 100 мл. Количество гемоглобина может меняться в ходе онтогенеза. Например, у стекловидных личинок угря гемоглобина нет совсем, а у взрослых особей его много.

Концентрация гемоглобина тесно связана с растворенным в воде кислородом. Важной характеристикой гемоглобина является концентрация, при которой гемоглобин «заряжен» на 50% (P₅₀). При такой концентрации потребление кислорода рыбой из воды невозможно и рыбы обычно погибают. Из этого правила есть несколько исключений — караси, ротан, некоторые азовские бычки, но особые свойства этих рыб определенно связаны не с характеристикой их гемоглобина, а с какими-то другими механизмами устойчивости к недостатку кислорода.

Рыбы, способные жить при низких концентрациях кислорода в воде, имеют гемоглобин, «заряжающийся» при более низких показателях насыщения воды кислородом (карп), чем гемоглобин рыб, существующих в более азрированных водах (форель, осетр).

Насыщенность гемоглобина кислородом меняется у одной и той же особи в зависимости от условий обитания, а в частности от температуры. При низких температурах кровь оксигенируется гораздо легче, чем при высоких температурах. Важную роль в отдаче кислорода гемоглобином тканям играет так называемый эффект Рута — зависимость зарядки гемоглобина от содержания углекислоты в крови. При высоком парциальном давлении углекислоты гемоглобин хуже связывает кислород и очень легко его отдает. Вместе со свойством гемоглобина разряжаться в условиях пониженного насыщения воды кислородом эффект Рута позволяет гемоглобину осуществлять его функцию переносчика кислорода. В глубине тела ткани потребляют

кислород из плазмы и межтканевой жидкости и выделяют эквивалентное количество углекислоты. В этих условиях сродство гемоглобина с кислородом уменьшается, и он отдает больше половины связанного кислорода. В жабрах углекислота диффундирует во внешнюю среду, парциальное давление кислорода возрастает, что способствует полной зарядке гемоглобина кислородом.

Эритроциты и содержащийся в них гемоглобин играют важную роль в переносе углекислоты. В эритроцитах содержится фермент карбоангидраза, превращающий углекислый газ в угольную кислоту и бикарбонатный ион. Эта реакция увеличивает емкость крови по углекислоте и позволяет в то же время сохранять рН плазмы в физиологических пределах. В жабрах карбоангидраза ускоряет обратное превращение карбонатов в легко диффундирующий углекислый газ. Некоторое количество карбоната связывается самой белковой молекулой гемоглобина.

Растворимость углекислоты даже в дистиллированной воде выше, чем растворимость кислорода. Еще выше емкость воды по углекислоте при наличии солей, создающих буферность. Содержание углекислоты в плазме крови рыб ниже, чем в плазме животных, дышащих воздухом, благодаря большей вентиляции крови в проточных жабрах, чем в непроточных легких.

Еще одним важным свойством гемоглобина является так называемый эффект Бора — уменьшение насыщенности гемоглобина кислородом при подкислении среды. Этот эффект имеет отношение к разрядке гемоглобина в глубоких тканях во время интенсивной мышечной работы, когда выделение больших количеств молочной кислоты подкисляет плазму крови. Эффект Бора, несомненно, играет известную роль в газовой железе, наполняющей газами плавательный, пузырь рыб.

Практическое задание.

1. Каковы особенности гемоглобина рыб?
2. У каких видов рыб в крови нет эритроцитов и гемоглобина?
3. Какое количество кислорода может связать 1г гемоглобина?
4. Перечислите основные функции гемоглобина в крови рыб.

9.2. Особенности кровообращения рыб. Строение сердца

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

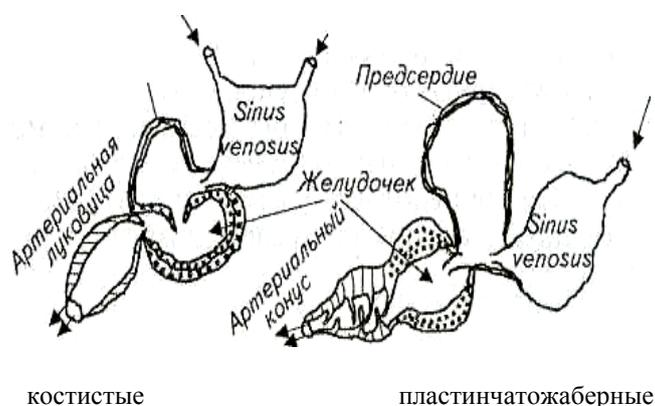


Рис. 27. Схема строения сердца рыб

Строение сердца рыб проще, чем высших позвоночных. Производительность сердца у рыб как нагнетательного насоса значительно ниже, чем у наземных животных. Тем не менее, оно справляется со своими задачами. Водная среда создает благоприятные условия для работы сердца. Если у наземных животных значительная часть работы сердца затрачивается на преодоление сил гравитации, вертикальные перемещения крови, то у рыб

плотная водная среда существенно снижает гравитационные влияния. Вытянутое в горизонтальном направлении тело, небольшой объем крови, наличие только одного круга кровообращения дополнительно облегчают функции сердца у рыб.

Сердце у рыб небольшое, составляющее примерно 0,1% массы тела. Из этого правила, конечно, есть исключения. Например, у летучих рыб масса сердца достигает 2,5 % массы тела.

Для всех рыб характерно двухкамерное сердце. Вместе с тем существуют видовые различия в строении этого органа. В обобщенном виде можно представить две схемы строения сердца в классе рыб. И в первом, и во втором случае выделяют 4 полости: венозный синус, предсердие, желудочек и образование, отдаленно напоминающее дугу аорты у теплокровных, — артериальную луковичку у костистых и артериальный конус у пластинчатожаберных (рис. 27).

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

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

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

В желудочке сердца рыб обнаружены различия в структуре миокарда. Диаметр мышечных волокон у рыб меньше, чем у теплокровных, и составляет 6—7 мкм, что вдвое меньше по сравнению, например, с миокардом собаки. Такой миокард называют губчатым.

Миокард снабжается венозной кровью. В классическом понимании у рыб нет коронарного кровообращения.

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

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

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

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

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

Практическое задание.

1. Рассказать о строении сердца костистых и хрящевых рыб.
2. Какова масса сердца рыб?
3. Описать особенности васкуляризации сердечной мышцы рыб.

9.3. Электрические свойства сердца

Строение миоцитов сердечной мышцы рыб сходно с таковым высших позвоночных. Поэтому и электрические 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 синатриальном 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.

Электрокардиограмма рыб напоминает электрокардиограмму человека (рис. 28) в отведениях *V3* и *V4*. Однако техника наложений отведений для рыбы не разработана так подробно, как для наземных позвоночных животных.

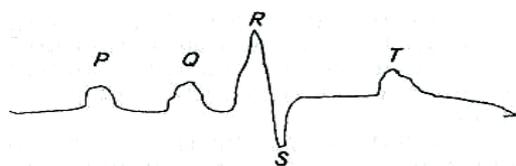


Рис. 28. Электрокардиограмма рыб

У форели и угря на электрокардиограмме хорошо видны зубцы *P*, *Q*, *R*, *S* и *T*. Только зубец *S* выглядит гипертрофированным, а зубец *Q* неожиданно имеет положительную направленность. У пластинчатожаберных в дополнение к пяти классическим зубцам на электрокардиограмме выявлены зубцы *Vd* между зубцами *S* и *T*, а также зубец *Bz* между зубцами *Ta P*. На электрокардиограмме угря зубцу *P* предшествует зубец *V*. Этиология

зубцов такова:

зубец *P* соответствует возбуждению ушкового канала и сокращению венозного синуса и предсердия;

комплекс *QRS* характеризует возбуждение атриовентрикулярного узла и систолу желудочка; зубец *T* возникает в ответ на реполяризацию клеточных мембран сердечного желудочка.

Практическое задание.

1. Описать электрические свойства сердца рыб.
2. Расшифровать электрокардиограмму.

9.4. Работа сердца

Сердце рыб работает ритмично. Частота сердечных сокращений у рыб зависит от многих факторов (вида, возраста, температуры воды и пр.). Так, частота сердечных сокращений у карпа при температуре 20°C составляет: личинки – 120 ударов в минуту, молодь массой 0,02г – 80, сеголетки массой 25 г – 40, двухлетки массой 500г – 30.

В опытах *in vitro* (изолированное перфузированное сердце) частота сердечных сокращений у радужной форели и электрического ската составила 20–40 ударов в минуту.

Из множества факторов наиболее выраженное влияние на частоту сердечных сокращений оказывает температура среды обитания. Методом телеметрии на морском окуне и камбале была выявлена следующая зависимость (табл. 2).

2. Зависимость частоты сердечных сокращений от температуры воды (по А.А. Иванову, 2003)

Температура, °С	ЧСС, ударов в минуту
8	24
9	26
10	29
11,5	31
12	43

Установлена видовая чувствительность рыб к перепадам температуры. Так, у камбалы при повышении температуры воды с 8 до 12°С частота сердечных сокращений возрастает в 2 раза (с 24 до 50 ударов в минуту), у окуня — только с 30 до 36 ударов в минуту.

Регуляция сердечных сокращений осуществляется при помощи центральной нервной системы, а также внутрисердечных механизмов. Как и у теплокровных, у рыб в опытах *in vivo* при повышении температуры притекающей к сердцу крови наблюдалась тахикардия. Понижение температуры притекающей к сердцу крови вызывало брадикардию.

Хронотропным действием (изменение силы сокращений) обладают и многие гуморальные факторы. Положительный хронотропный эффект получали при введении атропина, адреналина. Отрицательную хронотропию вызывали ацетилхолин, эфедрин, кокаин.

Интересно, что один и тот же гуморальный агент при различной температуре окружающей среды может оказывать прямо противоположное воздействие на сердце рыб. Так, на изолированном сердце форели при низких температурах (6 °С) эпинефрин вызывает положительный хронотропный эффект, а на фоне повышенных температур (15 °С)— отрицательный хронотропный эффект.

Сердечный выброс крови у рыб оценивается в 15—30 мл/кг в минуту. Линейная скорость крови в брюшной аорте составляет 8—20 см/с.

In vitro на форели установлена зависимость сердечного выброса от давления перфузирующей жидкости и содержания в ней кислорода.

В таких растворах изолированное сердце рыб сохраняет физиологические свойства и функционирует очень долго. При выполнении простых манипуляций с сердцем допускается использование изотонического раствора хлорида натрия. Однако не стоит при этом рассчитывать на продолжительную работу сердечной мышцы.

Практическое задание.

1. Охарактеризовать работу сердца рыб.
2. От чего зависит частота сердечных сокращений?
3. Что такое сердечный выброс и линейная скорость крови?

9.5. Движение крови и кровяное давление

Кровь движется по сосудам вследствие разницы ее давления в начале круга кровообращения и в его конце. При измерении кровяного давления без анестезии в вентральном положении (вызывает брадикардию) у лосося в брюшной аорте оно составило 82/50 мм рт. ст., а в дорзальной 44/37 мм рт. ст. Исследование анестезированных рыб нескольких видов показало, что анестезия существенно снижает систолическое давление — до 30—70 мм рт. ст. Пульсовое давление при этом по видам рыб колебалось от 10 до 30 мм рт. ст. Гипоксия приводила к повышению пульсового давления до 40 мм рт. ст.

В конце круга кровообращения давление крови на стенки сосудов (в кювьеровых протоках) не превышало 10 мм рт. ст.

Наибольшее сопротивление току крови оказывает жаберная система с ее длинными и сильно разветвленными капиллярами. У карпа и форели разница систолического давления в брюшной и дорзальной аортах, т. е. при входе и на выходе из жаберного аппарата, составляет 40—50 %. При гипоксии жабры оказывают еще большее сопротивление току крови.

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

Венозный возврат и сердечный выброс оптимизируются мобилизацией депонированной крови. Экспериментально доказано, что у форели мышечная нагрузка приводит к уменьшению объема селезенки и печени.

Практическое задание.

1. Дать характеристику круга кровообращения у рыб.
2. Каковы причины движения крови по сосудам?
3. Назовите функцию кармашковых клапанов.

9.6. Жабры эффективный орган газообмена в водной среде

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

Более пристальное изучение показывает, что жабры хорошо приспособлены к газообмену в водной среде. Кислород переходит в капиллярное русло жабр по градиенту парциального давления, который у рыб составляет 40—100 мм рт. ст. Такова же причина перехода кислорода из крови в межклеточную жидкость в тканях.

Здесь градиент парциального давления кислорода оценивается в 1—15 мм рт. ст., градиент концентрации углекислого газа — в 3—15 мм рт. ст.

Газообмен в других органах, например через кожу, осуществляется по тем же физическим законам, однако интенсивность диффузии в них гораздо ниже. Жаберная поверхность в 10—60 раз превышает площадь тела рыбы. К тому же жабры, высокоспециализированные на газообмене органы, даже при одинаковой с другими органами площади будут иметь большие преимущества.

Самое совершенное строение жаберного аппарата характерно для костистых рыб. Основой жаберного аппарата являются 4 пары жаберных дуг. На жаберных дугах располагаются хорошо васкуляризированные жаберные лепестки, образующие дыхательную поверхность (рис. 29).

По стороне жаберной дуги, обращенной в ротовую полость, располагаются более мелкие структуры — жаберные тычинки, которые в большей мере отвечают за механическую очистку воды по мере ее поступления из ротовой полости к жаберным лепесткам.

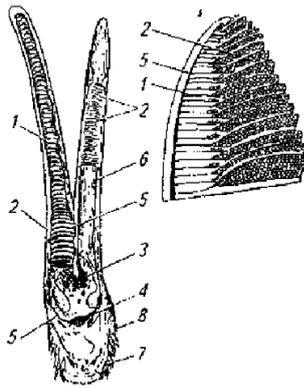


Рис. 29. Строение жабр костистых рыб

(по А.А. Иванову, 2003):

Поперечно жаберным лепесткам располагаются микроскопические жаберные лепесточки, которые и являются структурными элементами жабр как органов дыхания. Покрывающий лепесточки эпителий имеет клетки трех типов: респираторные, слизистые и опорные. Площадь дыхательного эпителия зависит от биологических особенностей рыбы — образа жизни, интенсивности основного обмена, потребности в кислороде. Так, у тунца при массе 100 г площадь жаберной поверхности составляет 20—30 см²/г, у кефали — 10 см²/г, у форели — 2 см²/г, у плотвы — 1 см²/г.

Жаберный газообмен может быть эффективным только при постоянном токе воды через жаберный аппарат. Вода орошает жаберные лепестки постоянно, и этому способствует ротовой аппарат. Вода устремляется из ротовой полости к жабрам. Такой механизм есть у большинства видов рыб. Однако известно, что крупные и активные виды, например тунец, рта не закрывают, и дыхательные движения жаберных крышек у них отсутствуют. Такой тип вентиляции жабр называют «таранным»; он возможен только при больших скоростях перемещения в воде.

Для прохождения воды через жабры и движения крови по сосудам жаберного аппарата характерен противоточный механизм, обеспечивающий очень высокую эффективность газообмена. Пройдя через жабры, вода теряет до 90 % растворенного в ней кислорода.

Жаберные лепестки и лепесточки расположены очень тесно, но благодаря малой скорости движения через них воды они не создают большого сопротивления току воды. Согласно расчетам, несмотря на большой объем работы по перемещению воды через жаберный аппарат (не менее 1 м³ воды на 1 кг живой массы в сутки), энергетические затраты рыбы при этом невелики.

Нагнетание воды обеспечивают два насоса — ротовой и жаберный. У разных видов рыб возможно превалирование одного из них. Например, у быстроходных кефали и ставриды действует в основном ротовой насос, а у медлительных придонных рыб (камбалы или сома) — жаберный насос.

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

Таким образом, жаберное дыхание следует рассматривать как очень эффективный механизм газообмена в водной среде с точки зрения эффективности извлечения кислорода, а также энергозатрат на этот процесс. В том случае, когда жаберный механизм не справляется с задачей адекватного газообмена, включаются другие (вспомогательные) механизмы.

Практическое задание.

1. Охарактеризовать строение жаберного аппарата рыб.
2. Каковы факторы, влияющие на частоту дыхательных движений рыб?
3. В чем заключается работа ротового и жаберного насосов?

9.7. Кожное дыхание и кишечное дыхание

Кожное дыхание развито в разной мере у всех животных, но у некоторых видов рыб оно может быть основным механизмом газообмена.

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

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

В целом интенсивность кожного газообмена определяется морфологией кожи. У угря кожа имеет гипертрофированные по сравнению с другими видами васкуляризацию и иннервацию.

У других видов, например у акул, доля кожного дыхания незначительна, но и кожа у них имеет грубое строение со слабо развитой системой кровоснабжения.

Площадь кровеносных сосудов кожи у разных видов костистых рыб составляет от 0.5 до 1,5 см²/г живой массы. Соотношение площади кожных капилляров и капилляров жабр варьирует в широких пределах — от 3:1 у вьюна до 10:1 у карпа.

Толщина эпидермиса, колеблющаяся от 31—38 мкм у камбалы до 263 мкм у угря и 338 мкм у вьюна, определяется количеством и размером мукозных клеток. Однако есть рыбы с очень интенсивным газообменом на фоне ординарной макро- и микроstructures кожи.

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

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 возникает 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 pH крови. Это, в свою очередь, заставляет гемоглобин отдавать кислород прямо в плазму крови. Получается, что кровь, оттекающая от плавательного пузыря, перенасыщена кислородом. Однако противоточный механизм кровотока в газовой железе приводит к тому, что этот кислород плазмы диффундирует в

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

Другие приспособления для газообмена представлены лабиринтом (гурами, лялиус, петушок), наджаберным органом (рисовый угорь), легкими (двоякодышащие), ротовым аппаратом (окунь ползун), глоточными полостями (*Ophiocephalus* sp.). Принцип газообмена в этих органах такой же, как в кишке или в плавательном пузыре. Морфологическая основа газообмена в них — это видоизмененная система капиллярного кровообращения плюс утончение слизистых оболочек.

Морфологически и функционально с органами дыхания связаны псевдобранхии — особые образования жаберного аппарата. Их роль до конца не изучена. То, что к этим структурам притекает кровь от жабр, насыщенная кислородом, свидетельствует о том, что они не участвуют в обмене кислорода. Однако наличие большого количества карбоангидразы на мембранах псевдобранхии допускает участие этих структур в регуляции обмена углекислого газа в пределах жаберного аппарата.

Функционально с псевдобранхиями связана так называемая сосудистая железа, расположенная на задней стенке глазного яблока и окружающая зрительный нерв. Сосудистая железа имеет сеть капилляров, напоминающую таковую в газовой железе плавательного пузыря. Есть точка зрения, что сосудистая железа обеспечивает снабжение сильно насыщенной кислородом кровью сетчатки глаза при максимально низком поступлении в нее углекислого газа. Вероятно, что фоторецепция требовательна к рН растворов, в которых она осуществляется. Поэтому систему псевдобранхии — сосудистая железа можно рассматривать как дополнительный буферный фильтр сетчатки глаза. Если принять во внимание, что наличие этой системы не связано с таксономическим положением рыб, а скорее связано со средой обитания (эти органы имеются чаще у морских видов, обитающих в воде с высокой прозрачностью, и зрение у которых является важнейшим каналом связи с внешней средой), то данное предположение выглядит убедительным.

Практическое задание.

1. Определить, что представляет собой кожное и кишечное дыхание рыб
2. Какова роль плавательного пузыря в процессе газообмена?
3. Что представляет собой газовая железа пузыря?
4. Что такое псевдобранхии и сосудистая железа рыб?
5. Как осуществляется перенос кислорода кровью?

9.8. Влияние изменений окружающей среды на дыхательную систему рыб

Полное отсутствие какой-либо активности у рыбы невозможно, но во многих случаях активность возрастает по сравнению с обычной. Повышенная активность означает повышенную потребность в кислороде, что вызывает ответную реакцию и дыхательной, и кровеносной систем для доставки повышенных количеств кислорода. У нерки при 15° С потребление кислорода может увеличиться в 10 раз по сравнению с устойчивым минимумом (Brett, 1964).

Механизмов, с помощью которых рыба справляется с повышенными потребностями в кислороде, несколько. Объем перекачиваемой сердцем крови и скорость вентиляции жабр увеличиваются. При активном поступательном плавании некоторые рыбы, например лососи, прекращают прокачивание и используют напорную вентиляцию, частично приоткрывая рот. Напорная вентиляция также требует затрат энергии, как и прокачивание, поскольку открытый рот увеличивает сопротивление и усилия, затрачиваемые на плавание по сравнению с плаванием с закрытым ртом. Однако некоторые рыбы (включая тунцов и менхэден), которые постоянно находятся в движении, также обычно используют напорную вентиляцию, а это заставляет предполагать, что напорная вентиляция имеет биоэнергетическое преимущество перед прокачиванием.

У рыб обнаружены весьма тонкие приспособления к активности. Фактор переноса, который определяется как отношение потребления кислорода рыбой к градиенту кислорода между водой и кровью в жабрах, во время плавания может возрасти в 5 раз. Механизм их приспособлений может включать увеличение площади поверхности жабр, уменьшение расстояния диффузии между водой и кровью, изменение скоростей химических реакций между кислородом и диоксидом углерода.

Практическое задание.

1. Назовите механизмы, с помощью которых рыба справляется с повышенными потребностями в кислороде.

2. Что такое напорная вентиляция?

9.9. Гидростатическая функция плавательного пузыря

Особым аспектом газообмена у рыб является гидростатическая функция плавательного пузыря. Этот орган выравнивает удельные массы тела рыбы и окружающей воды. Удельная масса пресной воды близка к 1, океанической воды — 1,02. Удельная масса тканей рыб обычно близка к 105 т.е. больше, чем у воды, и рыба без плавательного пузыря тонет в воде. Пузырь отсутствует у акул «некоторых постоянно движущихся пелагических рыб, например черноморской скумбрии, а также у ряда донных рыб. Акула повышает свою плавучесть за счет большого количества жировых веществ (удельная масса жира 0,9) в печени. Однако пелагические акулы и скумбрия, прекратив движение, сразу тонут. Высокая удельная масса тканей рыб объясняется наличием тяжелых веществ: белки—1,2, холестерин—1,2, сахара — 1,6, $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ — 3,1, NaCl —2,2, KCl — 2,0. Газовое содержимое пузыря имеет плавучесть порядка 1 г/см³.

Плавательный пузырь является производным кишечника. У круглоротых и сельхозных плавательного пузыря нет. Отсутствует он и у глубоководных рыб, а также у некоторых донных рыб.

Рыб, имеющих плавательный пузырь, делят на открытопузырных и закрытопузырных (рис. 30). У открытопузырных (осетровые, карповые, лососевые) плавательный пузырь сообщается с пищеводом воздушным протоком. У закрытопузырных (колюшка, морской конек, кефаль, окунь, треска) сообщение с кишечником отсутствует, на личиночной стадии у них имеется воздушный проток, позднее, после заполнения атмосферным воздухом, он зарастает.

Часть поверхности плавательного пузыря имеет более высокую проницаемость для газов. Обычно это задняя часть пузыря. Пузырь нередко разделен на две части. Передняя часть в этом случае секреторная, задняя реабсорбционная.

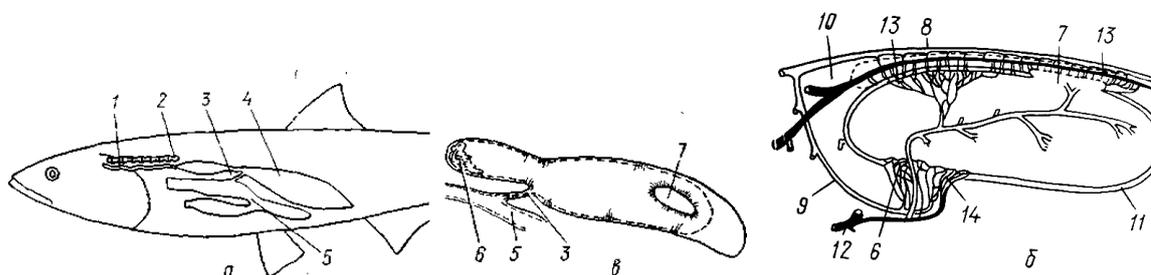


Рис. 30. Строение и кровоснабжение плавательного пузыря:

а, б — у открытопузырных рыб; в — у закрытопузырных; 1 — связь с внутренним ухом; 2 — позвоночник; 3 — связь с желудком; 4 — пузырь; 5 — желудок; 6 — «красная» (газовая) железа; 7 — овал; 8 — спинная аорта; 9 — полостная артерия; 10 — хвостовая вена; 11 — брюшина; 12 — печеночная (воротная) вена; 13 — реабсорбционный капиллярный слой; 14 — чудесная сеть (по А.А. Иванову, 2003)

Давление газа в пузыре изменяется в зависимости от глубины погружения рыбы. На поверхности — атмосферное давление; на глубине 1 м — 0,1 атм. (избыточное); 10 м—1 атм.; 100 м—10 атм.; 200 м — 20 атм. Поэтому на глубине газовая железа должна продуцировать пересыщение крови газами. В чудесной сети — сосудистом сплетении пузыря, на основе противотока и, эффекта Рута происходит пересыщение плазмы газами. Гемоглобин под действием молочной кислоты отдает много кислорода, кроме того, высокие концентрации лактата высаливают из крови в полость пузыря кислород, азот и углекислый газ.

Процесс наполнения пузыря газами и его опорожнение регулируются вегетативной нервной системой. Раздражение парасимпатического (блуждающего) нерва вызывает наполнение пузыря, а раздражение симпатического нерва — его опорожнение. При увеличении удельного веса рыбы (при прикреплении груза к телу рыбы или при пункции плавательного пузыря) происходит поступление газов в пузырь; при уменьшении удельного веса (в результате подвешивания к рыбе поплавок) происходит резорбция газов.

У закрытопузырных рыб в первые дни жизни имеется незакрытый воздушный ход, через который личинки избирают воздух на 2—8-й день после вылупления. Если им не дать набрать воздух, то через некоторое время рыбы падают на дно, так как они не могут плавать и погибают.

Наполнение пузыря газами у взрослых закрытопузырных рыб происходит при посредстве газовой железы, а у открытопузырных — путем заглатывания воздуха (радужная форель, дунайский лосось) или путем заглатывания атмосферного воздуха и работы газовой железы (гольян, линь, карп, щука). Открытопузырные рыбы могут наполнять и опорожнять пузырь довольно быстро. У закрытопузырных это происходит медленно. Если поместить рыбу в условия повышенного давления (на глубину), то пузырь ее будет сдавлен, и она утратит способность плавать. Это обнаруживается по ее двигательной активности, направленной на всплытие. Сравнение давления приведет к нормализации поведения.

Используя этот способ, можно доказать, что кефаль, колюшка, треска, окунь и другие закрытопузырные рыбы способны «накачать» пузырь газами до 1 атм. за 20—30 ч. Газовая железа у зеленушки и гуппи не способна к такой работе. Даже близкие в систематическом отношении рыбы имеют различную мощность газовой железы. Радужная форель и другие лососи не способны секретировать газ. Если их лишить связи с «водным зеркалом», то происходит расстройство их нормального дыхательного поведения. Они утомляются и ложатся на дно. Озерный налим, глубоководные сиги в отличие от форели способны регулировать давление в пузыре.

Если закрытопузырную рыбу поднять с большой глубины, то давление на пузырь уменьшается и он раздувается. При критических перепадах давления, например при подъеме рыбы, на поверхность с глубины несколько десятков метров, пузырь, раздуваясь, разрывает внутренности, выталкивает их через рот. Уменьшение давления в пузыре при помощи овала требует определенного времени. Кефаль может уменьшить давление в пузыре на;1 атм. за 3 ч, колюшка—за 4 ч, окунь — за 7—9 ч. Треска и гуппи за 7—9 ч могут понизить давление на 0,7 атм. В результате таких секреторно-резорбтивных способностей колюшка может в течение суток перемещаться в пределах глубин, отличающихся давлением в 1,6 раза, кефаль — в 3 раза, окунь — в 1,4 раза. Следует помнить, что кратность изменения давления разная на различных глубинах. Двукратное изменение давления имеет место между горизонтами 10—30— 70—150 м.

Практическое задание.

1. Зарисуйте строение плавательного пузыря.
2. В чем функция газовой железы?
3. Как осуществляется регуляция работы плавательного пузыря?

9.10. Растворенные газы и газопузырьковая болезнь

Перенасыщение воды газами может привести к вредным последствиям. При перенасыщении газы не сразу выделяются из воды, а только через некоторое время. За это время рыба, живущая в воде, также становится перенасыщенной газами. Выделение пузырьков происходит в тканях рыбы. Пузырьки рвут кожу и плавники, выдавливают глаза, закупоривают кровеносные сосуды.

Перенасыщение воды кислородом редко вызывает пузырьковую болезнь, так как кислород потребляется тканями. Для возникновения пузырьков кислорода в теле рыб необходимо не менее чем 200%-ное пересыщение воды кислородом. Более того, даже при 350%-ном пересыщении воды кислородом образование пузырьков в теле рыбы наблюдается редко. Число таких случаев увеличивается при 450—500%-ном пересыщении воды кислородом, но и в этом случае смертность наблюдается редко. Пересыщение воды кислородом наблюдается в водоемах при сильном освещении и мощном развитии зеленых водорослей.

Серьезные последствия наблюдаются при пересыщении воды газообразным азотом. В этом случае поражение личинок лососевых наблюдается уже при 103—104%-ном пересыщении воды азотом.

При 105—104 %-ном пересыщении поражаются сеголетки и годовики, при 118%-ном и выше наблюдаются поражения взрослых особей.

Есть данные, свидетельствующие о возникновении газопузырьковой болезни форели при концентрациях в воде углекислого газа 138 мг/л.

Пересыщение воды газами возникает при нагревании насыщенной воздухом холодной воды, при подсосах в насосных системах, при заглублении водовоздушных струй водопадов и водосливов плотин. В рыбоводных хозяйствах с этим явлением борются, используя различные способы увеличения контакта воды с воздухом: аэрация, разбрызгивание, обработка ультразвуком, пропускание воды через колонки с волокнистым наполнением.

Практическое задание.

1. Определить, что такое пузырьковая болезнь.
2. Какие меры профилактики газопузырьковой болезни вы знаете

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Тема 10. Физиология пищеварения

10.1. Захват и поедание пищи. Интенсивность питания

Теоретический материал.

Процесс питания состоит из захвата пищи, ее заглатывания, переваривания и усвоения. Кроме того, в пищеварительном тракте происходит формирование фекалий и выведение их из организма во внешнюю среду.

Захватывание пищи у большинства рыб происходит благодаря засасыванию ее в ротовую полость. Объем ротовой полости при этом увеличивается в несколько раз, например, у речного окуня в 6 раз, а у рыбы-клоуна — в 12—14 раз. Акт засасывания происходит очень быстро — у окуня за 410 мс (тысячные доли секунды), у рыбы-клоуна за 4—10 мс. Таким способом питаются как хищники (щука, окунь, судак, жерех), так и мирные рыбы, захватывающие мелких беспозвоночных и неживой корм (каarp, карась, плотва). Одним из способов захвата пищи является фильтрация. Рыба с широко открытым ртом плывет сквозь скопление пищевых частиц или организмов, которые оседают на густых и длинных жаберных тычинках, играющих роль сети. Особые движения ротовой полости сгоняют пищевые частицы в глотку (китовая акула, хамса, некоторые ставриды, толстолобики).

Некоторые рыбы, такие, как лобан, белый амур, карп, способны отрывать питательные частицы, схватив их губами. Имеются рыбы с довольно мощными челюстями, например коралловые рыбы-попугаи, которые способны откусывать побеги кораллов. Многие рыбы способны откусывать куски от добычи, например некоторые акулы и обладающие острыми зубами, харациновые рыбы — пираньи. Жевать пищу, т. е. измельчать ее до проглатывания, способны карповые рыбы, у которых имеются глоточные зубы. В акте жевания участвуют как жевательные мышцы, так и мышцы грудного пояса. Карп способен перемалывать глоточными губами даже совершенно сухое жесткое зерно. Карп способен не только разжевать зерно, но и выплюнуть шелуху. Зубы и жерновки не только измельчают пищу, но и отжимают лишнюю влагу. Особое значение глоточный аппарат имеет в питании растительноядных рыб, питающихся жесткой растительностью. Водоросли и трава перетираются в волокнистую массу, которая становится более доступной пищеварительным ферментам.

Практическое задание.

1. Перечислите этапы питания рыб.
2. Какие существуют способы захвата пищи?
3. Какие рыбы имеют зубы?

10.2. Интенсивность питания рыб

Интенсивность питания рыбы определяется наличием пищи и ее аппетитом.

Во время раннего, личиночного периода жизни суточный рацион рыб бывает самым большим. По мере роста максимальная величина суточного рациона постепенно уменьшается. Огромное количество пищи поедают растительноядные рыбы, так как их пища обладает низкой питательностью и содержит много неусвояемых веществ, прежде всего растительной клетчатки.

Количество поедаемой пищи изменяется у рыб в зависимости от вида пищи, а также от температуры.

Максимальный рацион хищных рыб в среднем за длительный промежуток времени несколько больше, чем у мирных животновядных рыб, но питание хищников носит нерегулярный характер. Аппетит рыб в некоторых температурных границах увеличивается. Карп потребляет значительное количество корма, начиная с температуры

около 8 °С, форель с 2°С. Рыбы умеренного климата, не говоря уже о рыбах полярных водоемов, проявляют некоторую пищевую активность в течение всей зимы.

При очень высокой температуре аппетит рыб начинает уменьшаться. Для карпа такая температура выше 35 °С, для форели около 25 °С. Аппетит рыб понижается также при низком содержании кислорода и других неблагоприятных показателях окружающей среды. Большинство видов прекращает питаться также в период нереста и ухода за потомством.

Питание личинок имеет особенности, связанные с недоразвитием пищеварительного тракта. При питании у личинки весь пищеварительный тракт, вплоть до прямой кишки, наполняется пищей. Процесс питания личинок рыб, имеющих желудок и не имеющих его, весьма сходен. Разовая вместимость пищеварительного тракта личинок не превышает 10% массы их тела.

Практическое задание.

1. Как изменяется интенсивность питания с возрастом?
2. Опишите процесс питания личинок.
3. Перечислите особенности питания хищных рыб.

10.3. Время пребывания пищи в пищеварительном тракте

Различают время прохождения пищи по пищеварительному тракту — от момента принятия пищи до появления первых фекалий и время пребывания пищи в кишечнике — до полного освобождения кишечника от остатков съеденной порции корма.

Непереваренные остатки одной порции пищи, принятой в течение короткого промежутка времени, выводятся из кишечника довольно долго. Это значит, что не весь корм находится в пищеварительном тракте одинаковое время. Пропускная способность кишечника несравнимо меньше чем пропускная способность глотательного аппарата. Чем больше проглочено пищи, тем больше времени проходит между выходом первых фекалий и выходом последних порций.

По мере роста рыб длительность пребывания корма в кишечнике, как правило, увеличивается. Время прохождения пищи по кишечнику укорачивается при повышении температуры.

При повышении температуры на 10°С время переваривания пищи сокращается более чем вдвое. Эта зависимость характерна для большинства физиологических процессов в диапазоне обычных для данного вида рыб температур. Следует отметить, что скорость пребывания корма в пищеварительном тракте у растительноядных рыб (белого и пестрого толстолобиков) меньше, чем у животнойядных карповых рыб (сомика и карпа). Растительноядные рыбы приспособлены пропускать сквозь кишечник огромное количество пищи, из которой они получают только легкоусвояемые вещества. Однако фито-детритофаги, обитающие в водоемах Индии (катля, мригалья, рохита), задерживают пищу при высокой температуре в своем очень длинном кишечнике до 50 ч, что связано с низкой питательностью корма, который они потребляют.

Скорость пребывания корма в кишечнике в значительной мере зависит от состава пищи и состояния здоровья рыбы. Плохо перевариваемые вещества, например хлопчатая вата и полиэтилен, могут закупоривать кишечник рыбы. Корм, содержащий 50% крахмала, вызывает у форели расстройство пищеварения, сопровождающееся катастрофическим падением усвояемости корма и сокращением времени пребывания пищи в пищеварительном тракте.

Практическое задание.

1. От чего зависит время пребывания пищи в пищеварительном тракте рыб?
2. Какие вещества перевариваются плохо, могут закупоривать кишечник и не должны попадать в водоемы?

10.4. Адаптация пищеварительных ферментов к условиям обитания рыб

В соответствии с различиями в спектре питания ферментные системы разных рыб имеют существенные различия. Например, амилалитическая активность кишечника карпа более чем в 10 раз выше, чем у щуки. Биологическая целесообразность этих различий понятна — в рационе хищника полисахариды играют третьестепенное значение, составляя не более 2—5% по сравнению с карпом и другими рыбами, не гнушающимися растительного корма, где крахмала может содержаться до 70% количества всех усвояемых веществ.

Наших пресноводных рыб можно расположить по возрастанию амилалитической активности в следующей последовательности: щука, налим, окунь, лещ, плотва, язь, карась, карп. Различна у рыб и активность других ферментов. Например, хищные рыбы с желудком имеют кислые протеазы и высокую коллагеназную активность. Активность кишечных щелочных протеаз у всеядных и хищных рыб различается менее существенно. Всеядные и растительноядные рыбы нуждаются в белке не меньше, чем хищные.

Более того, организм приспособляется полнее извлекать из пищи дефицитные вещества и игнорировать вещества, находящиеся в избытке.

На корм, в котором содержится слишком много крахмала, форель реагирует понижением секреции амилаз в просвет кишечника, понижением интенсивности усвоения крахмала и даже изгнанием пищевых масс посредством выделения воды в просвет кишечника и ускорения перистальтики. При уменьшении количества крахмала в пище плотвы амилазная активность кишечника у нее увеличивается. При кормлении карпа кормом, содержащим ингредиенты, богатые крахмалом, повышается амилалитическая активность панкреатической ткани, но этого не наблюдается в слизистой и химусе, что, возможно, связано с понижением секреции.

Адаптация к температуре среды обитания прослеживается как на видовом, так и на индивидуальном уровне. Пищеварительная активность некоторых полярных рыб, таких, как нототения, весьма высока, что позволяет этим рыбам при температурах, близких к 0°C, расти довольно высокими темпами. Ферментативная активность при понижении температуры повышается. Адаптация происходит как путем усиления синтеза ферментов, так и путем повышения их удельной активности. Процесс адаптации, однако, имеет свои ограничения. Известно, что молодь камчатского лосося-нерки зимой в озере при температуре 4°C не прекращает питания зоопланктоном, но усвоение пищи идет очень плохо. Поэтому, несмотря на высокие индексы наполнения желудка, молодь за зиму, заметно истощается. В то же время в океане при столь же низких температурах лососи интенсивно усваивают пищу и быстро растут. В этом выражается еще недостаточно изученный процесс адаптации к новым условиям обитания.

Обычно процесс ферментативной адаптации у рыб длится 10 — 15 сут.

Практическое задание.

1. Назовите видовые особенности адаптации пищеварительных ферментов к среде обитания.
2. Как влияет добавление крахмалистых веществ в пищу на активность амилалитических ферментов у разных промысловых рыб?

10.5. Усвоение пищи

Естественная животная пища переваривается и усваивается рыбами вполне удовлетворительно. Г. Г. Винберг предложил считать, что естественная пища усваивается рыбами на 80%. При отсутствии крайнего переедания белки, жиры и углеводы съеденной пищи (рыб, насекомых, ракообразных, червей и моллюсков) усваиваются, как правило, даже лучше. Их усвояемость часто превышает 90%. Усваиваются даже белки чешуи и костей рыб. Значительно менее доступны пищеварительным ферментам водоросли, жесткая растительность, детрит, бактериальная масса. Только часть бактериальных клеток теряет целостность, и их содержимое становится доступным ферментам. Часть водорослей после пребывания в кишечнике молодых растительноядных рыб остается жизнеспособной.

Много проблем возникает в связи с усвоением сухих комбинированных кормов. Белки и жиры сухих кормов усваиваются хорошо, если агрегатное состояние корма позволяет пищеварительным сокам проникать в пищевые частицы. При изготовлении кормов сухие ингредиенты подвергаются помолу, а затем влажному или сухому прессованию. Спрессованные после помола частицы разъединяются в пищеварительном тракте довольно легко, но проникновение соков в частицы зависит от их свойств и тонины помола. Более тонкий помол способствует увеличению поверхности контакта частиц с молекулами ферментов. Сырьем для приготовления кормов для рыб служат различные отходы пищевого производства, подвергнутые сушке для большей сохранности. Это — жмыхи и шроты, зерновые отходы, мука из рыбных отходов и отходов бойни. Некоторые вещества спекаются при тепловой обработке в плотную, плохо набухающую массу. Так бывает с кровяной мукой, дрожжевой и бактериальной массой.

Тепловая обработка в ряде случаев изменяет доступность отдельных ценных элементов питания, например аминокислоты лизина. При сушке естественного сырья, являющегося сложной смесью различных веществ, к свободной аминогруппе лизина, входящего в белок, могут присоединяться молекулы сахаров и некоторых других веществ. Это затрудняет гидролитическое освобождение лизина. Усвоение лизина может уменьшиться вдвое. Такое явление сильно ухудшает питательность корма, так как в растительных ингредиентах кормов лизин и без того является дефицитным элементом.

Доступность крахмала действию пищеварительных ферментов также зависит от его обработки. Усвоение крахмала существенно улучшается после растворения, варки, желатинизации (обработка в автоклаве при 120°C).

Усвояемость рыбами пищевых жиров, как правило, хорошая. При ферментной обработке (мацерации) пищевых организмов в желудке или переднем отделе кишечника жировые вещества подвергаются действию липаз. При приготовлении сухих кормов обычно используют жидкие жиры и масла, которые смешивают с сухими ингредиентами корма. Они бывают сильно диспергированы. Хуже доступны липазам твердые жиры, содержащие соединения пальмитиновой и стеариновой жирных кислот.

Даже подвергнутая ферментной обработке пища является только объектом усвоения. Усвоить вещество, сделать его своим, это, значит, ввести его в состав клеток и внутренней среды организма. Существует несколько путей усвоения веществ в пищеварительном тракте: фагоцитоз; пиноцитоз; активное всасывание низкомолекулярных веществ; пассивное всасывание веществ по градиенту концентрации.

Фагоцитоз — захват клетками кишечного эпителия оформленных нерастворенных частиц, возможно, имеет некоторое значение в усвоении рыбами питательных веществ. Фагоцитарная способность приписывается поверхности энтероцитов между ворсинками щеточной каймы. Поэтому фагоцитируемые частицы должны быть очень мелкими, по-видимому, не более микрона.

Пиноцитоз — захват энтероцитами капелек жидкости — играет заметную роль в усвоении. У рыб не обнаружено в кишечнике специфических пиноцитирующих участков,

которые имеются у высших животных. По-видимому, все энтероциты способны к захвату жидкого содержимого кишечника. Вместе с жидкостью, естественно, захватываются все растворенные и эмульгированные вещества. В энтероцитах обнаружены неразрушенные до конца молекулы белков, меченные флуоресцентным красителем. Пиноцитируются мельчайшие капельки жировых веществ. Значительная часть жира усваивается путем пиноцитоза в виде эмульсии. При пиноцитозе все растворимые вещества — соли, сахара, аминокислоты, витамины — должны усваиваться в том отношении, в каком они находятся в химусе.

Скорость всасывания, как и скорость других видов усвоения, может быть охарактеризована временем, которое требуется для усвоения в кишечнике половины вещества. Чем короче это время, тем лучше усвоение вещества.

В табл. 3. приведены данные, показывающие, что растворенная глюкоза усваивается (всасывается) приблизительно втрое быстрее, чем раствор крахмала, для усвоения которого требуется еще гидролиз. Взвесь набухшего, но нерастворенного крахмала усваивается еще медленнее. Приблизительно так же быстро, как глюкоза, всасываются растворенные аминокислоты. Несколько медленнее усваиваются минеральные соли. Еще медленнее, но со скоростью, вполне достаточной для полного усвоения, подвергаются резорбции некоторые нерастворимые соединения железа. Довольно медленно усваиваются жировые вещества. Полученные исследователями данные указывают, что растворимые соли фосфора усваиваются гораздо лучше, чем его нерастворимые соединения, например фосфат кальция, апатит кости.

Таблица 3. Скорость усвоения некоторых веществ в кишечнике годовиков карпа при температуре 20° С (по Аминеву В. А. с соавт., 1984)

Вещество	Форма	Время усвоения половины вещества, ч
Глюкоза	Раствор 5 — 30%-ный	1,1
Аминокислоты	Насыщенный раствор	0,9—1,6
Медь (сульфат)	Раствор в 3%-ном желатине	2,3
Марганец (хлорид)	то же	2,2
Цинк (сульфат)	»	2,0
Кобальт (хлорид)	»	2,1
Желатин	5%-ный водный раствор	2,4
Крахмал	30%-ный водный раствор	3,2
Крахмал	30% -ная водная взвесь	4,6
Фосфат калия	Водный раствор	4,1
Железо (гидроокись)	Взвесь в 3%-ном желатине	4,0
Железо (глицерофосфат)	то же	4,0
Жир яичного желтка	Цельный желток	6,0
Рибофлавин	Раствор в 3%-ном желатине	6,0
Витамин А	Эмульсия масляного концентрата в агаре	12,0

В кишечнике усваиваются не только питательные, но и вредные для организма вещества, содержащиеся в пище, — соли свинца, ртути, кадмия, ядохимикаты, используемые в сельском хозяйстве, ядовитые и дурнопахнущие вещества, кормовых ингредиентов. При выращивании товарной рыбы следует иметь в виду, что все эти вещества могут аккумулялироваться в рыбе.

Пищевые вещества, находящиеся в кишечнике в растворенном или тонкодиспергированном состоянии, усваиваются с достаточной скоростью.

Однако иногда при питании естественными или искусственными кормами усвояемость химических соединений может быть неполной из-за агрегатного состояния вещества в корме или из-за большой нагрузки на кишечник. Усвоение одного и того же корма ухудшается по мере увеличения интенсивности питания (табл. 4).

Усвояемость питательных веществ корма имеет обычно удовлетворительные показатели при низкой или средней интенсивности питания.

Таблица 4. Усвоение растительного корма толстолобиком
в зависимости от наполнения кишечника
(по Аминева В. А. с соавт., 1984)

Наполнение кишечника, % массы тела	Усвоение сухого вещества, %	Усвоение органических веществ, %
2,5	50	55
4,5	20	40
9	20	35
13	2-3	5-6

При избыточном питании наступает ухудшение усвоения. Существенное ухудшение усвоения сухого корма, при кормлении радужной форели при 10 °С, наблюдается у 50-граммовой форели по достижении суточного рациона 1,5% массы тела, а для 4-граммовой форели — по достижении 2,5%. При невысокой интенсивности питания могут хорошо усваиваться даже обычно плохо усваиваемые вещества. При низких рационах плохо усваиваемые вещества долго находятся в кишечнике и усваиваются более полно.

По данным М. А. Щербины, белок большинства ингредиентов искусственных кормов усваивается карпом при обычных величинах рационов на 70—90%, крахмал — на 16 — 83%. Средняя усвояемость крахмала комбикормов примерно 50%. Усвоение питательных веществ зерен, проглоченных карпом целиком, очень невысоко — всего 15—30%. Зерна проса пшеницы и других злаков выходят из кишечника карпа целыми, хотя и несколько размягченными и набухшими. Однако карп редко сглатывает зерна целиком, обычно он их хорошо перетирает глоточными зубами.

В конечных участках кишечника рыбы завершаются процессы расщепления и всасывания питательных веществ. Здесь происходит всасывание воды, и пищевой химус превращается в экскременты, представляющие собой остатки не переваренной пищи, бактериальную массу и эндогенные вещества. Обезвоживание, фекалий у рыб происходит в меньшей степени, чем у теплокровных животных. Влажность экскрементов обычно не менее 90%. Экскременты обволакиваются большим количеством слизи и удаляются из организма в виде нитей или комочков в результате перистальтических движений кишечника.

Практическое задание.

1. Как зависит степень усвоения корма от качества пищи?
2. Назовите пути усвоения пищи.
3. Как влияет тепловая обработка на усвоение пищи?
4. Как усваиваются минеральные вещества?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных : учебник / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. - М. : КолосС, 2007. - 280 с.
2. Зоотехническая физиология : учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк, Б. В. Шумилов. - М. : КолосС, 2008. - 360 с.

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

Тема 11. Особенности эмбрионального развития у разных родов рыб

Теоретический материал.

Жизненный цикл рыбы складывается из различных периодов.

1. **Эмбриональный период** — развитие от момента оплодотворения до начала перехода на внешнее питание. Эмбрион питается за счет желтка — запаса пищи, полученного от материнского организма. Этот период подразделяют на 2 подпериода: подпериод икринки, или собственно эмбриона, т. е. развитие происходит в оболочке; подпериод свободного эмбриона (предличинки), т. е. развитие идет вне оболочки.

2. **Личиночный период** начинается с момента перехода на внешнее питание. Внешний вид и внутреннее строение еще не приняли облика взрослого организма.

3. **Мальковый период**. Внешний вид близок к облику взрослого организма. Половые органы недоразвиты: вторичнополовые признаки обычно отсутствуют.

4. **Период полувзрослого (неполовозрелого) организма** — начинается быстрое развитие половых желез и вторичнополовых признаков, но организм еще не способен к размножению.

5. **Период взрослого (половозрелого) организма** — состояние, при котором в определенное время года организм способен воспроизводить себе подобных; вторичнополовые признаки, если они свойственны данному виду, имеются.

6. **Период старости** — половая функция затухает; рост в длину прекращается или замедляется.

В пределах периода или подпериода выделяются этапы. На каждом этапе организм имеет свою видовую специфику, обладая и общими для всех рыб чертами. Каждый этап развития характеризуется своей системой связей со средой, т. е. определенными особенностями строения, дыхания, питания, роста.

11.1. Эмбриональное развитие карпа

Карп откладывает икру на растительность в стоячей или слабопроточной воде при температуре обычно 17 °С и выше. Его развитие в раннем периоде онтогенеза проходит в этих условиях и приспособлено к ним.

Икра обычно желтого цвета, но встречаются икринки с зеленоватым оттенком, бесцветные и др. Средний диаметр икры 1,5-1,8 мм с небольшим перивителлиновым пространством (относительные размеры 1,25-1,4 мм), она полиплазматическая. По количеству цитоплазмы занимает одно из первых мест среди икры рыб семейства карповые. Диаметр желточного мешка в среднем 1,2 мм. Оболочка икры клейкая. Продолжительность развития икры карпа до выхода из оболочек эмбрионов зависит, прежде всего, от температурных условий (табл. 5). Однако для развития икры и выклева необходимо, как установлено, определенное количество тепла. Для карпа это 60—80 градусо-ч.

Таблица 5. Продолжительность развития икры карпа в зависимости от температуры (по данным Ф. М. Суховерхова и А. П. Сиверцева)

Температура воды, °С	22	20	19	17	Ниже 16
Продолжительность инкубации, дни	2,5-3	3,5-4	4,5-5	7-7,5	8 Более

После оплодотворения начинается оводнение икринки, в процессе которого между желтком и оболочкой образуется перивителлиновое пространство, заполненное жидкостью. Эта жидкость обеспечивает обмен веществ у зародыша и защищает его от воздействия внешней среды. Внешняя оболочка икринки многих рыб выделяет клейкое вещество, благодаря которому икринки прилипают к субстрату. После набухания оболочка становится прочнее.

Внешним признаком развития икринки является скопление плазмы на анимальном полюсе и образование бластодиска. Развитие идет по следующей схеме: дробление бластодиска (с образованием сначала крупноклеточной, затем мелкоклеточной морулы); появление бластулы, внутри которой имеется первичная полость тела — бластоцель; в результате продолжающегося размножения клеток — наступление гастрюляции, в процессе которой клетки анимального полюса надвигаются на желток, образуются два зародышевых листка (экто- и энтодерма), полость гастрюлы представляет собой первичную полость кишечника. Далее зародышевые листки дифференцируются на зачатки тканей и органов (рис. 31).

Эмбриональный период развития не заканчивается выходом зародыша из оболочка, а продолжается в течение некоторого времени после выклева, пока предличинка, обладая еще рядом эмбриональных особенностей строения органов дыхания, кровообращения и пищеварения, проходит заключительные этапы эмбрионального развития.

В течение развития у зародыша чередуются периоды усиленного роста тканей и их дифференцировки. При этом меняется характер обмена веществ. Наиболее интенсивен обмен во время формирования органов и тканей. В этот период повышается чувствительность зародыша к внешним воздействиям (колебания температуры, содержание кислорода и др.), что необходимо учитывать при работе с икрой. Поэтому инкубацию икры каждого вида рыб нужно проводить при определенных условиях внешней среды.

Эмбриональный период развития карпа состоит из семи этапов (по Лужину, 1976).

После выхода эмбриона из оболочка существенные изменения происходят и в обмене веществ. Если гликоген является основным источником энергии зародыша, то главным в эндогенном питании предличинки является жир. Его запасы в два раза выше (2-2,5 %), чем гликогена (0,7-1,2 %). Меняются и другие показатели обмена. Содержание белка увеличивается до 11-13 %, сухих веществ - до 19-20 %, фосфора - до 300-360 мг%. Эмбрионы питаются только за счет желточного мешка и малоподвижны. Как правило, они висят, прикрепившись к растениям, на которые была отложена икра. Для этой цели у вылупившихся из оболочка эмбрионов карпа имеются специальные органы, которые представлены парными железами, расположенными ниже и впереди глаз. Эмбрионы изредка отрываются и снова прикрепляются. Подобное состояние эмбрионов не только спасает их от врагов, но и способствует лучшему дыханию. На свет они реагируют положительно.

Таким образом, клейкая оболочка икринок, наличие органов прикрепления эмбрионов, способность висеть, прикрепившись к растениям после вылупления, отсутствие светобоязни характеризуют карпа как фитофильную рыбу, приспособленную развиваться в стоячих или медленно текущих водоемах с заросшим и заиленным дном.

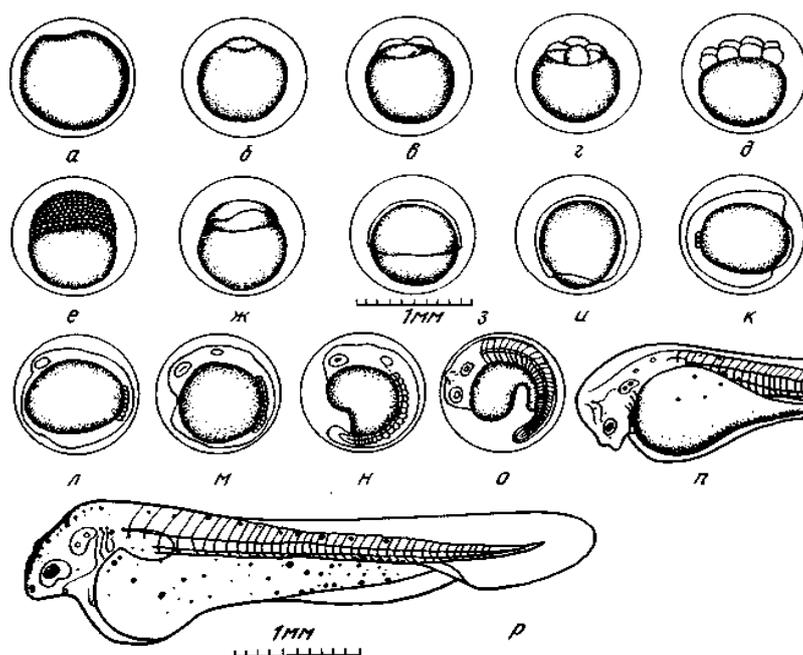


Рис. 31. Эмбриональный период развития икры карпа [8,10,11]:

(а — неоплодотворенная икра; б — набухшая икра с образовавшимся зародышевым диском (бластодиском); в — стадия 2 бластомеров; г — стадия 4 бластомеров; д — стадия 8 бластомеров; е — стадия крупноклеточной морулы; ж — стадия бластулы; з — бластодерма охватывает половину желтка; и — стадия замыкания желточной пробки и появления зародышевого валика; к — стадия образования первых сомитов в туловище; л — стадия образования глазных пузырей; м — стадия формирования слуховых плакод; н — стадия формирования хрусталика, желточный мешок приобретает грушевидную

Необходимо обратить внимание на очень важное обстоятельство, которое надо учитывать в рыбохозяйственной практике и особенно в современном рыбоводстве при широком использовании заводского способа получения личинок карпа.

Икра рыб в процессе эмбрионального развития проходит ряд критических периодов, когда наблюдается повышенная чувствительность эмбрионов к различным абиотическим факторам среды (температуре, газовому составу воды, солености, механическому воздействию и др.). Это связано с тем, что в критические периоды происходят значительные изменения в перестройке обмена веществ развивающегося зародыша.

Критическими периодами в развитии икры карпа, как у большинства нерестящихся весной рыб, являются следующие стадии: начало дробления до морулы мелких клеток, гастрюляция, стадия перед выклевом и в период выхода зародыша из оболочки. Именно на этих стадиях эмбриогенеза, особенно в начале дробления, вступления икры в стадию ранней гастрюлы и замыкания желточной пробки, перед вылуплением и в момент выхода эмбриона из оболочки, наблюдается повышенная гибель зародышей. После прохождения критического периода гибель эмбрионов наблюдается не сразу, а спустя некоторое время, чаще перед наступлением следующей стадии развития.

В момент критических периодов необходимо особенно стремиться к созданию оптимальных условий для развития икры: поддерживать в инкубационных аппаратах постоянный и повышенный расход воды, не допускать резких (более 2 °С) температурных перепадов, оберегать икру от различных механических воздействий и т. д.

Практическое задание.

1. Опишите периоды жизненного цикла карпа.
2. В чем особенность эмбрионального развития карпа?

11.2. Эмбриональное развитие растительноядных рыб

В биологии размножения и развития белого амура (рис. 32), белого (рис. 33) и пестрого толстолобиков много общего, поэтому в табл. 6 дается описание характера развития растительноядных рыб в ранний период жизни на примере белого амура, а различия представлены в табл. 7.

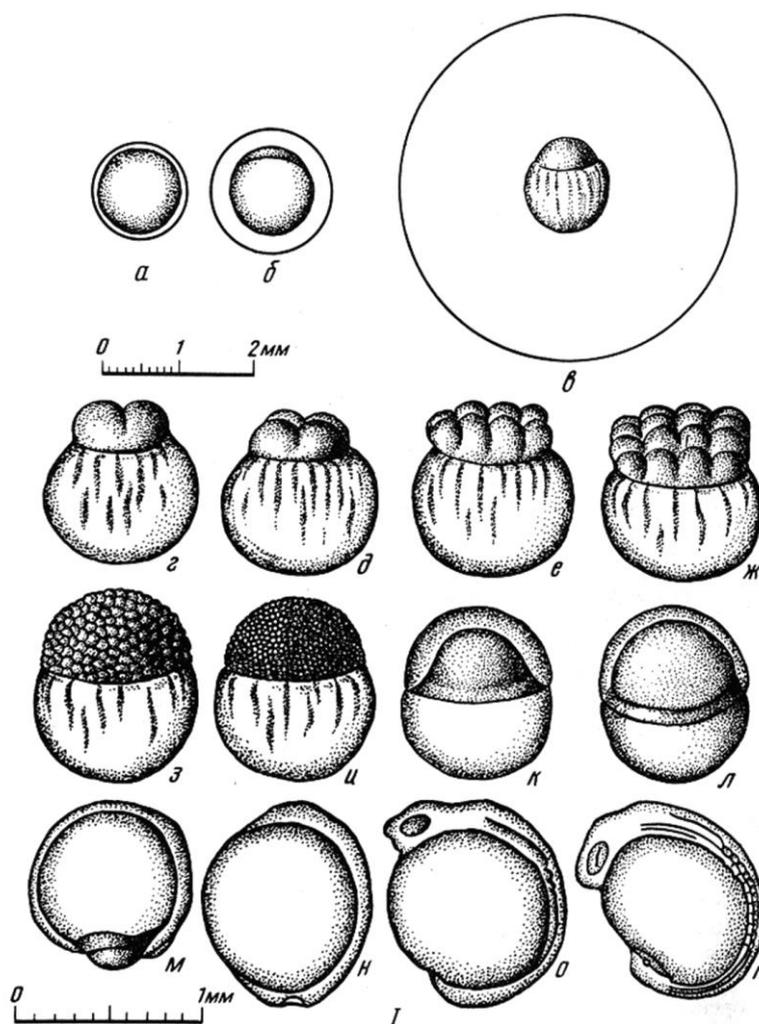


Рис. 32. Эмбриональное развитие растительноядных рыб [8,10,11]

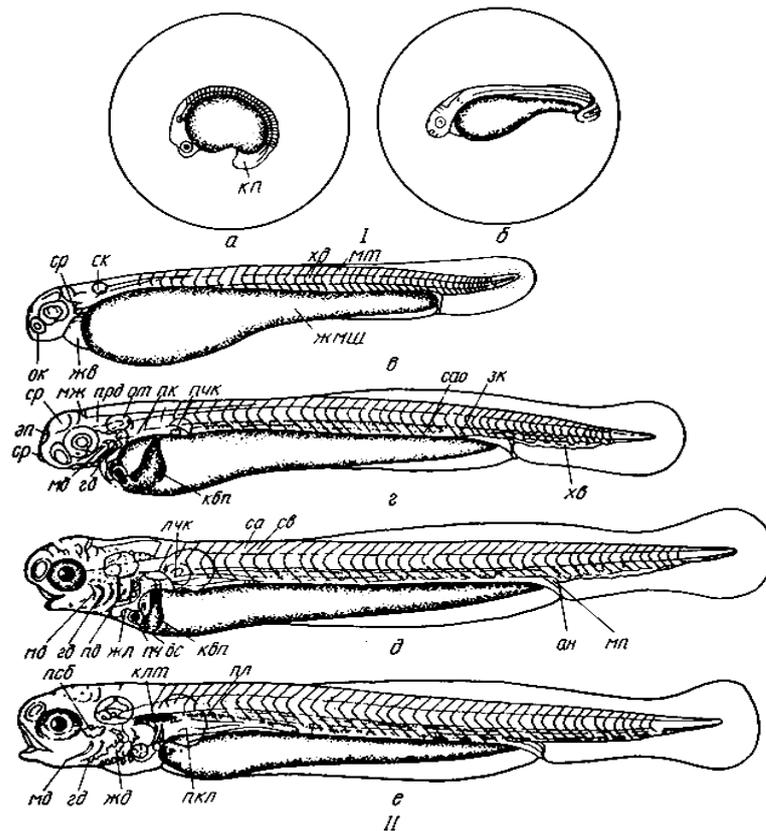


Рис.33. Эмбриональный период развития икры белого амура [8,10,11]
(обозначения в тексте):

I — начало; II — завершение; ан — анальное отверстие; же — железы вылупления; жмш — желточный мешок; клт - зачаток грудного пояса; кп - купферов пузырек; мж - мозжечок; мт - миотом; мп - мочевого пузырь; ок - обонятельная капсула; от - отолит; пл — плавательный пузырь; прд - продолговатый мозг; псб - псевдобранхия; пч - печень; пчк - зачаток предпочки; ск – слуховая капсула; ср - средний мозг; хд - хорда; эп - эпифиз; кровеносная – система: вс - венозный синус; гд - гиоидная дуга аорты; жд - жаберная дуга аорты; жл – желудочек; зк — задняя кардинальная вена; квп - кювьеров проток ; мд - мандибулярная дуга аорты; пк - передняя кардинальная вена; подклучичная артерия; са - сегментальная артерия; сао — спинная аорта; св — сегментальная вена; хв — хвостовая вена; цифровые обозначения в тексте.

Таблица 6. Характеристика развития белого амура [8,10,11]

Этап	Стадия
1	2
I. Эмбриональный период	
1. Оводнение полости между яйцевой оболочкой и яйцеклеткой (появление перивителлинового пространства) и образование плазменного бугорка — бластодиска	<p>Стадия 1. Диаметр неоводненной икринки после оплодотворения 1,2—1,3 мм. Яйцевая оболочка плотно прилегает к поверхности яйца, она неклеякая и представлена первичной радиальной оболочкой. Икра прозрачная, бесцветная или слегка желтоватая (рис. 17, а)</p> <p>Стадия 2. Возраст 10 мин после оплодотворения. Отделение яйцевой оболочки от желтка и концентрация плазмы на анимальном полюсе в виде прозрачной серповидной зоны (рис. 17, б)</p> <p>Стадия 3. Возраст 40 мин. Образование резко очерченного бластодиска. В основном завершается оводнение перивителлинового пространства. Диаметр икринки 3,8—4 мм, а собственно яйца 1,2—1,3 мм. Такое огромное перивителлиновое пространство уменьшает массу икринки и обеспечивает ее плавучесть в потоках воды; в стоячей воде икринка опускается на дно (рис. 17, в)</p>
2. Дробление бластодиска до бластулы (рис. 17, г — к)	<p>Стадия 4. Возраст 1 ч. Образование двух бластомеров.</p> <p>Стадия 5. Возраст 1 ч 20 мин. Образование четырех бластомеров.</p> <p>Стадия 6. Возраст 1 ч 40 мин. Образование восьми бластомеров.</p> <p>Стадия 7. Возраст 2 ч. Образование шестнадцати бластомеров.</p> <p>Стадия 8. Возраст 2 ч 30 мин. Крупноклеточная морула (ранняя).</p> <p>Стадия 9. Возраст 4 ч 50 мин. Мелкоклеточная морула (поздняя).</p> <p>Завершение оводнения перивителлинового пространства. Диаметр оболочки 4,32—5,32 мм.</p> <p>Стадия 10. Возраст 6 ч. Бластула.</p>
3. Гастрюляция — образование зародышевых пластов (рис. 17, л — н)	<p>Стадия 11. Возраст 7 ч 10 мин. Обрастание бластодермой поверхности желтка. Стадия 12. Возраст 10 ч. Желточная пробка. Стадия 13. Возраст 12 ч. 10 мин. Замыкание желточной пробки. Зачаток тела приобретает вид утолщенного валика, расширенный головной отдел его начинается на анимальном полюсе и хвостовая часть его заканчивается на вегетативном полюсе</p>
4. Органогенез — дифференциация зародышевых пластов на зачатки основных органов	<p>Стадия 14. Возраст 15 ч. Образование глазных пузырей, закладка хорды, начало сегментации мезодермы. Закладка мозговых пузырей.</p> <p>Стадия 15. Возраст 18 ч. Появление глазных бокалов и щелевидного углубления в зачатках глаз, сегментация тела на миотомы. Хорда хорошо заметна</p>

	(рис.17, о, п)
5. Обособление хвостового отдела от желточного мешка, начало активного движения тела	Стадии 16—18. Возраст 29—32 ч. Выпрямление тела. Начало энергичных колебательных движений и вращательных поворотов. Появление на голове и в сердечной области желез вылупления (рис.17, II, а, б)
6. Вылупление зародыша из оболочки	Стадия 19. Возраст 34 ч. Выклев. Длина 5-5,2 мм. В туловище 29—31 сегмент, в хвосте — 12—14. Тело без пигмента, окаймлено недифференцированной плавниковой складкой. В глазах черное пигментное пятнышко. Малоподвижны. В природных условиях пассивно сносятся течением в толще воды (рис. 17, II, в)
7. Образование эмбриональной сосудистой системы, начало кровообращения	Стадия 20. Возраст — 51 ч. Длина - 6,5 мм. Органы дыхания: хвостовая вена и кювьеровы протоки, расположенные на передней части желточного мешка. Движение пассивное. Питаются собственным желтком (рис. 17, II, д)
8. Образование и начало функционирования подвижного жаберно-челюстного аппарата	Стадии 21-22. Возраст 76-96 ч. Длина 7,5 мм. Начало жаберного дыхания. Рот полуконечный, подвижный. Глаза полностью пигментированы. Предличинки становятся более подвижными. Питание желточное. Черные пигментные клетки — меланофоры — появляются на голове, над кишечником и в хвостовом отделе, на желточном мешке. Редукция эмбриональных органов дыхания. Закладка плавательного пузыря (см. рис.17, II, д-е)
II. Личиночный период	

Примечание. Развитие в эмбриональном периоде происходит при температуре 23—26 °С.

Таблица 7. **Различия в развитии белого амура, белого и пестрого толстолобиков** [8,10,11]

Морфологические и морфометрические признаки	Белый амур	Белый толстолобик	Пестрый толстолобик
Икра (набухшая)			
Средний диаметр, мм оболочки желточного мешка	4,38-5,22 1,21-1,36	3,80-4,50 1,10-1,20	4,82-5,63 1,42-1,50
Предличинки			
Количество миотомов в туловище в хвосте	29-31 12-14	27-26 14-17	24-26 14-17
Отношение длины туловища к длине хвоста	2,5	2	2
Наличие черного пигмента на желточном мешке	Пигмент только спереди	Пигмент спереди и на брюшной части	Пигмент спереди и на брюшной части слабо на брюшной части

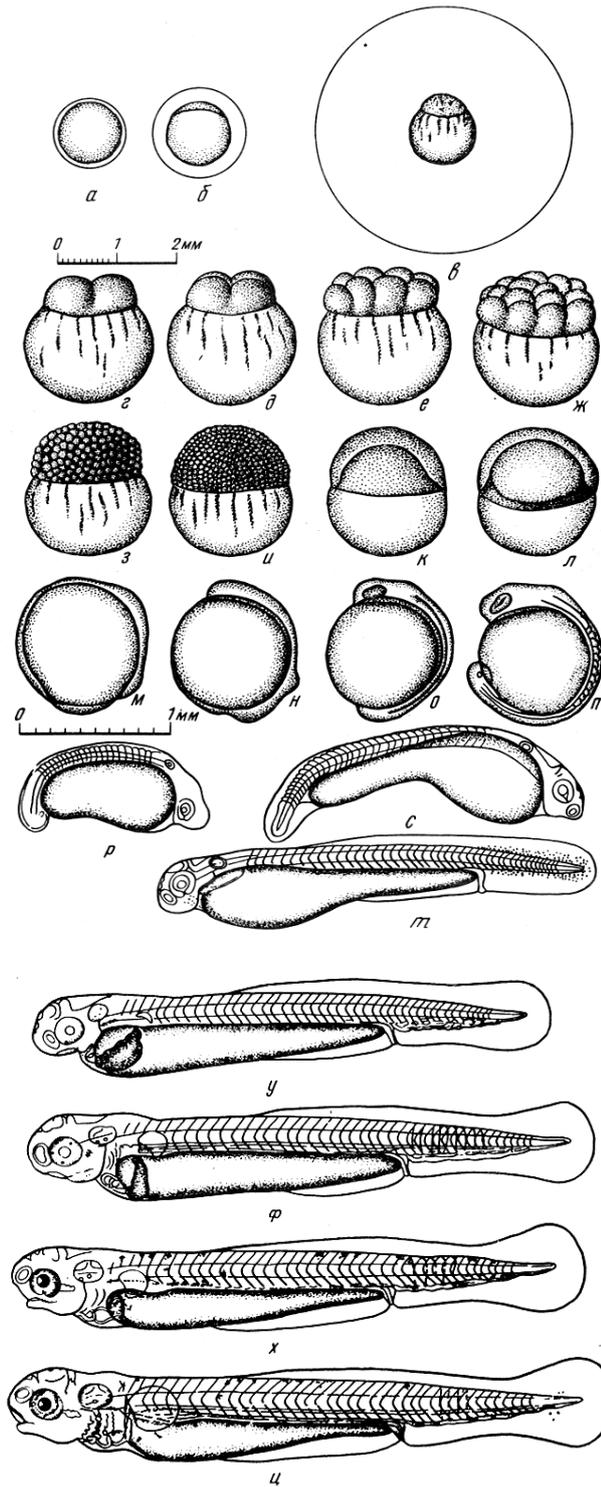


Рис. 34. Эмбриональный период развития белого толстолобика [8,10,11]

Эмбриональный период развития белого толстолобика [8,10,11]

I этап: оводнение околожелточной полости (рис. 34); а — стадия I (неоводненная икринка диаметром 1,2 мм); б — стадия II (начало оводнения околожелточной полости, возраст 10 мин); в — стадия III (окончательно оводненная икринка диаметром 4,5 мм, возраст 45 мин);

II этап: дробление бластодиска; г — стадия IV (2 бластомера, возраст 50 мин); д — стадия V (4 бластомера, возраст 1 ч 10 мин); е — стадия VI (8 бластомеров, возраст 1 ч 30 мин); ж — стадия VII (16 бластомеров, возраст 2 ч); з — стадия VIII (крупноклеточная морула, возраст 2 ч 30 мин); и - стадия IX (мелкоклеточная морула, возраст 4 ч 30 мин); тс — стадия X (бластула, возраст 6 ч);

III этап: гастрюляция; л — стадия XI (начало гастрюляции, возраст 7 ч 10 мин); м — стадия XII (желточная пробка, возраст 10 ч); н — стадия XIII (окончание гастрюляции, замыкание желточной пробки); возраст 12 ч 10 мин;

IV этап: органогенез; о - стадия XIV (образование глазных пузырей, начало сегментации мезодермы, возраст 15 ч); п — стадия XV (образование глазных бокалов, возраст 18 ч);

V этап: обособление хвостового отдела зародыша от желточного мешка; р — стадия XVI, XVII (начало обособления хвоста, возраст 21 ч; выпрямление и начало изгиба тела зародыша, длина тела 3,3 мм, возраст 23 ч); с — стадия XVIII (начало активного вращения зародыша, длина тела 4,9 мм, возраст 49 ч);

VI этап: вылупление эмбриона из оболочки; т — стадия XIX (только что вылупившийся эмбрион, возраст 1 сут 12ч, длина тела 5,2 мм);

VII этап: появление развитой эмбриональной сосудистой системы; у — стадия XX (эмбрион с развитой сосудистой системой, длина тела 6,2 мм, возраст 2 сут 15 ч);

VIII этап: появление подвижного жаберно-челюстного аппарата; ф — х стадия XXI (начало подвижного состояния жаберно-челюстного аппарата, длина тела 7 мм, возраст 3 сут 5ч); ц — стадия XXII (редукция эмбриональных органов дыхания, закладка плавательного пузыря; длина тела 7,2 мм; возраст 3 сут 15 ч).

Практическое задание.

1. Опишите периоды жизненного цикла растительноядных рыб.
2. Отличительные особенности развития растительноядных рыб.
3. В чем различия в развитии белого амура, пестрого и белого толстолобиков?

11.3. Эмбриональное развитие сиговых рыб (на примере омуля)

При изучении зародышевого развития сиговых используется оригинальная методика, когда микроскоп устанавливают в горизонтальное положение, а икринки помещают в вертикальную камеру, хорошо притирают покровное стекло и устанавливают в поле зрения микроскопа. Икринки в таком положении располагаются анимальным полюсом кверху, и эмбриональное развитие можно изучать на виде сбоку (рис. 35).

Для изучения берут развивающуюся икру. Если эмбрионы подвижны, то, чтобы они не двигались, на них воздействует 0,5 %-ным раствором спирта, добавляя его в камеру по каплям.

В эмбриональном развитии сиговых можно встретить аномалии, своевременное распознавание которых может дать рыбоводу возможность планировать конечный результат инкубационного процесса.

Таблица 8. Эмбриональный период развития омуля [8,10,11]

Этап	Возраст	Стадия развития
1	2	3
I– оводнение икринок,	5 мин	Оводнение икринки. Образование

образование бластодиска	4 ч	бластодиска. Перивителлиновое пространство занимает к концу набухания треть объема икринки (рис. 35, а — г)
II– дробление бластодиска от двух бластомеров до бластулы	8,12 24,48	Начало дробления — образование 2, 4, 8, 16 бластомеров. Стадия крупноклеточной морулы. Образование 32 бластомеров. Дальнейший подсчет количества бластомеров становится затруднительным. Средняя морула (рис. 35, д—к). Поздняя или мелкоклеточная морула. Длится 2-3 сут (рис. 35, л)
III–бластула	8 сут	В области скопления мелких бластомеров образуется полость бластоцеля (рис. 35, м)
IV– гастрюляция	11 сут	Начало гастрюляции. Бластодерма начинает перемещаться по поверхности желточного мешка в сторону вегетативного полюса (рис. 35, н), в наиболее утолщенной краевой части бластодиска образуется краевой узелок (рис. 35, о, п). Бластоцель заметно увеличивается, верхняя сторона его становится тоньше и выпячивается, образуя перибластический синус (рис. 35, р). Нарастающая краевая часть бластодиска окружена пояском краевой мезодермы, которая темноватой полоской охватывает прозрачную сферу желточного мешка
V– органогенез	15 сут 25-27 сут 35 сут	Начало сегментации мезодермы (рис. 35, с). Три четвертых желточного мешка покрыты бластодермой. Головной отдел эмбриона расширен, видна нервная бороздка (рис. 35, т) Желточная пробка. Нарастающая бластодерма постепенно покрывает уменьшающуюся свободную часть желточного мешка, именуемую желточной пробкой (рис. 35, у). В хвостовой части зародыша появляется купферов пузырек Образование глазных пузырей (рис. 35, ф). Полностью замыкается желточная пробка и зарастает бластопор. В теле эмбриона 16 миотомов. По бокам головы глазные пузыри

1	2	3
VI– обособление хвостового отдела от желточного мешка	40 сут	Образование хрусталика в глазах эмбриона (рис. 35, х), В головном отделе обособились передний, средний и продолговатый отделы мозга. Задняя часть хвоста начинает обособляться от желточного мешка
VII – появление системы кровообращения	<p>45 сут</p> <p>55 сут</p> <p>60-70 сут</p> <p>75 сут</p> <p>80-85 сут</p> <p>90 сут</p> <p>110 сут</p>	<p>Начало пульсации сердечной трубки (рис. 35, ц). Хвост значительно обособился от желточного мешка. Эмбрион медленно переваливается с боку на бок внутри оболочки. Под хордой закладывается кишечная трубка. Появляется слуховая капсула. В области 7—8 миотомов образовались зачатки грудных плавников</p> <p>Начало пигментации глаз (рис. 35, ш). В глазах появился черный пигмент — меланин. В теле эмбриона 60 сегментов. Пульсирующая сегментная трубка изогнута под прямым углом, передняя ее часть — зачаток желудочка, задняя — предсердия. В задней части кишечника образуется анальное отверстие</p> <p>Начало оформления форменных элементов крови (рис. 35, щ). Сердце пульсирует еще медленно. На желточном мешке, с правой стороны сердечной трубки, расположен кроветворный мешочек, наполненный эритроблантами. Глаза сильно пигментированы. На желточном мешке вдоль тела появились первые меланофоры</p> <p>Начало кровообращения (рис. 35, э). Пигментированные глаза хорошо просматриваются через оболочку икринки. Меланофоры покрывают туловищный и хвостовые отделы эмбриона. Печень полностью обособилась от кишечной трубки. Появились зачатки жаберных крышек. Грудные плавники увеличились (рис. 35, ю, я)</p> <p>Образование подкишечно-желточной системы кровообращения (рис. 35, Д). Меланофоры расположены вдоль спинной части туловища, кишечной трубки и задней половины желточного мешка, омываемой кровью. На нижней стороне головы появилось немного едва</p>

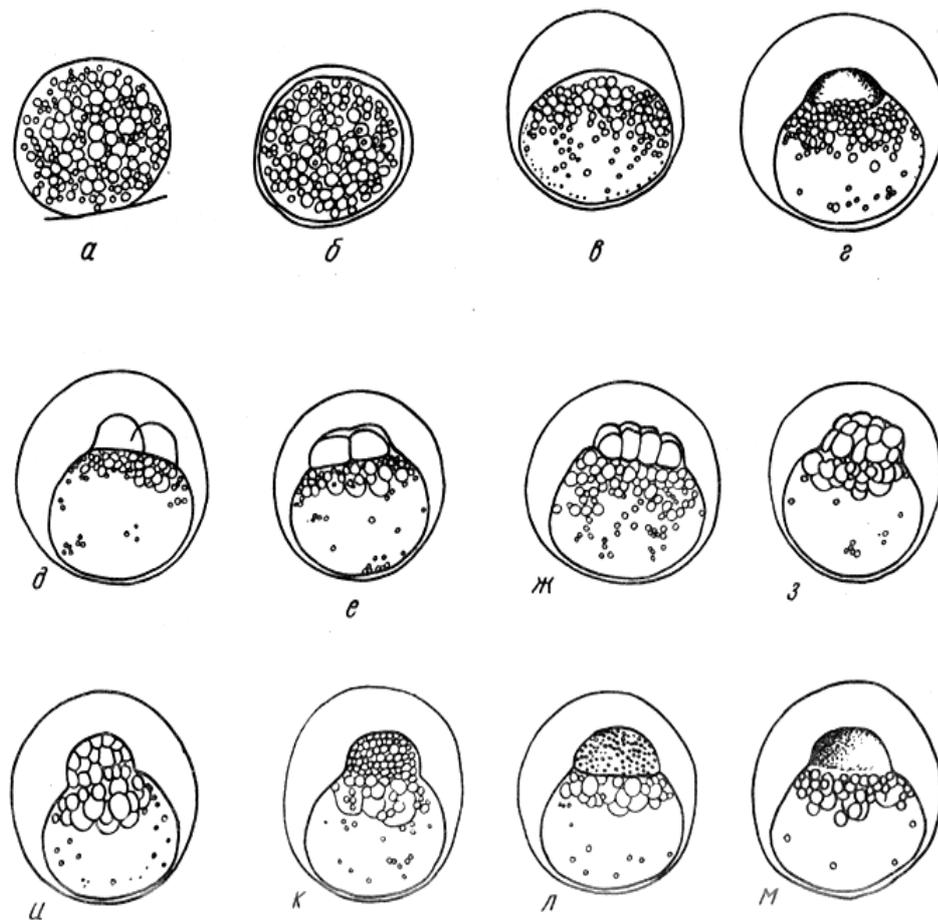


Рис. 35 Стадия эмбрионального развития сиговых рыб [8,10,11]

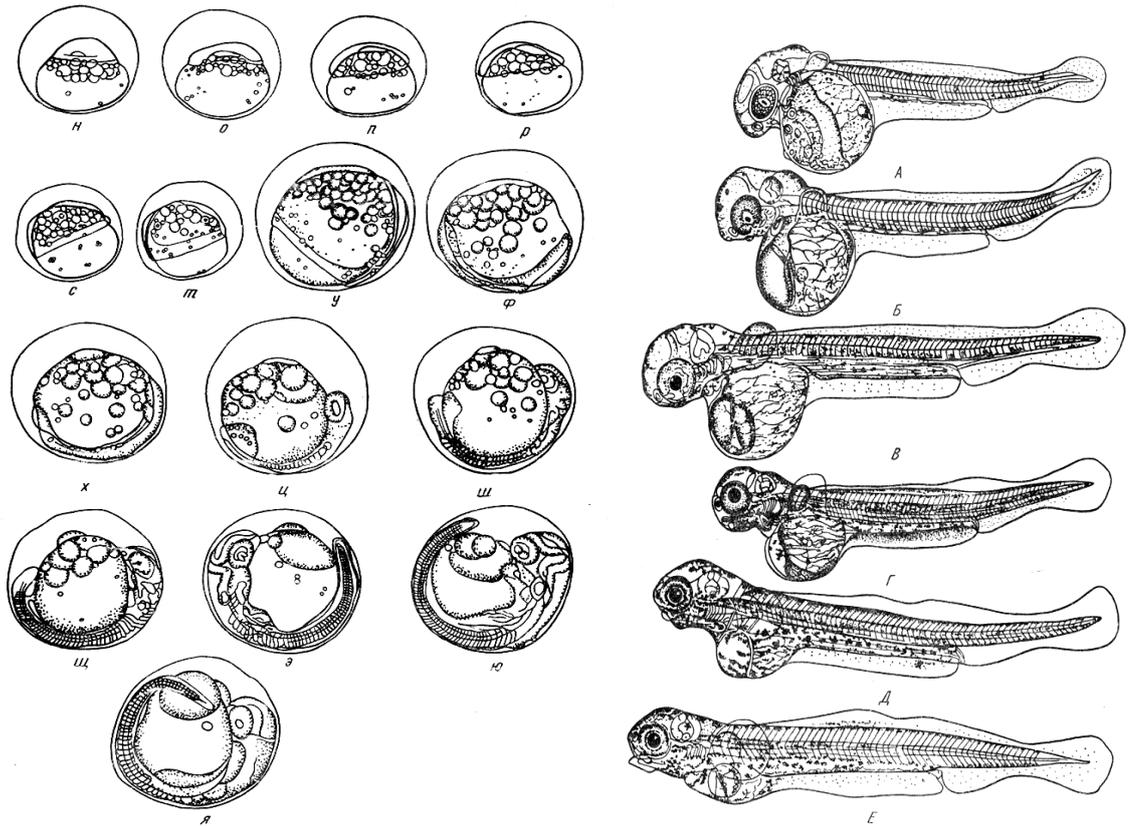


Рис. 35 Стадия эмбрионального развития сиговых рыб [8,10,11]

(обозначения в тексте – таблица 8)

Практическое задание.

1. Опишите периоды жизненного цикла рыбы.
2. Опишите эмбриональное развитие сиговых рыб на примере омуля.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1. НЕЙРОГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ	5
Тема 1. Принципы нервной регуляции физиологических функций	5
Работа 1. Рефлексы спинного мозга и анализ рефлекторной дуги	7
Тема 2. Гуморальная регуляция физиологических функций	8
Работа 2. Определение гормональной функции надпочечников	9
2. ФИЗИОЛОГИЯ СИСТЕМЫ КРОВИ	10
Тема 3. Физиология крови	10
Работа 1. Получение крови у рыб. Изготовление мазков крови	11
Работа 2. Подсчет количества эритроцитов в крови рыб.....	14
Работа 3. Подсчет количества лейкоцитов в крови рыб	15
Работа 4. Определение лейкоцитарной формулы.....	17
Работа 5. Определение количества гемоглобина.....	19
3. ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ	21
Тема 4. Строение пищеварительной системы	21
Работа 1. Пищеварение в кишечнике. Роль желчи в процессе пищеварения	25
Работа 2. Определение упитанности и жирности рыб	26
Работа 3. Изучение питания рыб	27
Тема 5. Рост и развитие рыб	31
Работа 1. Измерения рыб.....	31
Работа 2. Определение возраста рыб	34
Тема 6. Место рыб в системе животных	33
Тема 7. Характеристика основных эндокринных структур	37
Тема 8. Органы чувств	38
8.1. Орган зрения.....	42
8.2. Хеморецепция	42
8.3. Слух.....	45
8.4. Электромагнитная рецепция.....	49
8.5. Терморецепция.....	51
8.6. Механо- и барорецепция	54
Тема 9. Физиология крови, кровообращения и дыхания	55
9.1. Дыхательные функции крови	58
9.2. Особенности кровообращения рыб. Строение сердца.....	58
9.3. Электрические свойства сердца	60
9.4. Работа сердца	61
9.5. Движение крови и кровяное давление	62
9.6. Жабры эффективный орган газообмена в водной среде.....	64
9.7. Кожное дыхание и кишечное дыхание	64
9.8. Влияние изменений окружающей среды на дыхательную систему рыб	66
9.9. Гидростатическая функция плавательного пузыря	68
9.10. Растворенные газы и газопузырьковая болезнь.....	69
Тема 10. Физиология пищеварения	71
10.1. Захват и поедание пищи. Интенсивность питания	72
10.2. Интенсивность питания рыб.....	72
10.3. Время пребывания пищи в пищеварительном тракте	73
10.4. Адаптация пищеварительных ферментов к условиям обитания рыб.....	74
10.5. Усвоение пищи.....	74

Тема 11. Особенности эмбрионального развития у разных родов рыб	76
11.1. Эмбриональное развитие карпа	79
11.2. Эмбриональное развитие растительноядных рыб	80
11.3. Эмбриональное развитие сиговых рыб (на примере омуля)	84
Список рекомендуемой литературы	89