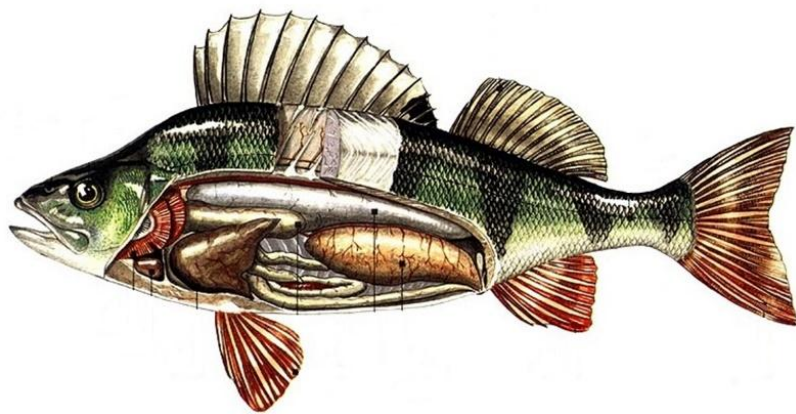


**М.Ю. Євтушенко, С.В. Дудник,
Н.Я. Рудик-Леуська, М.І. Хижняк**

ФІЗІОЛОГІЯ ТА БІОХІМІЯ ГІДРОБІОНТІВ

Частина 1



**Підручник
для студентів вищих навчальних закладів**

Київ 2022

УДК 597.2:599.1

ББК 28.903:472

Є 27

Рецензенти:

Потрохов О.С. – доктор біологічних наук, завідувач відділу біології відтворення риби Інституту гідробіології НАН України, м. Київ;

Бузевич І.Ю. – доктор біологічних наук, завідувач відділу біоресурсів водосховищ Інституту рибного господарства НААН України, м. Київ;

Вовк Н.І. – доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри аквакультури факультету тваринництва та водних біоресурсів НУБіП України, м. Київ;

Рекомендовано Вченою радою Національного університету біоресурсів і природокористування України, протокол № 4 від 24.11.2021 р.

Євтушенко М.Ю.

Фізіологія та біохімія гідробіонтів. Частина 1: підручник / М.Ю.Євтушенко, С.В.Дудник, Н.Я. Рудик-Леуська, М.І. Хижняк – Київ: ФОП Ямчинський О.В., 2022. – 254 с.

ISBN

Підручник написано відповідно до навчальної програми курсу «Фізіологія та біохімія гідробіонтів» для студентів вищих навчальних закладів. У ньому викладено інформацію щодо особливостей діяльності різних функціональних систем організму риби (опорно-рухової, нервової, ендокринної, серцево-судинної, осморегуляторної, дихання, живлення і травлення, сенсорної, розмноження), а також розглянуто процеси обміну речовин та енергії у риби.

Підручник призначений для студентів ОС «Бакалавр» спеціальності 207 «Водні біоресурси та аквакультура».

УДК 597.2:599.1

ББК 28.903:472

ISBN

© Євтушенко М.Ю., Дудник С.В., Рудик-Леуська Н.Я., Хижняк М.І., 2022

© НУБіП України, 2022

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	6
МОДУЛЬ 1. ЗБУДЛИВІСТЬ ТА НЕРВОВА РЕГУЛЯЦІЯ ФУНКЦІЙ РИБ	8
ТЕМА 1. ФІЗІОЛОГІЯ М'ЯЗІВ ТА РУХУ РИБ	8
1.1. Механічний рух риб	8
1.2. Мускулатура риб.....	8
1.3. Міомери і міосепти	9
1.4. Світла і темна мускулатура риб	10
ТЕМА 2. ФІЗІОЛОГІЯ НЕРВОВИХ ВОЛОКОН	15
2.1. Нервова система риб	15
2.2. Потенціал спокою	19
2.3. Потенціал дії	22
2.4. Передача збудження від нерву до робочого органу	26
2.5. Механізм передавання збудження з нерву на скелетний м'яз	30
2.6. Будова і функції вегетативної нервової системи	31
ТЕМА 3. ФІЗІОЛОГІЯ ЦЕНТРАЛЬНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ	35
3.1. Центральна нервова система риб	35
3.2. Принципи рефлексорної теорії	43
3.3. Елементи поведінки риб	45
ТЕМА 4. ФІЗІОЛОГІЯ ОРГАНІВ ЧУТТЯ І РЕЦЕПЦІЇ РИБ (СЕНСОРНА СИСТЕМА РИБ	51
4.1. Сенсорна система риб	51
4.2. Органи нюху і нюхова рецепція	52
4.3. Органи смаку і смакова рецепція	55
4.4. Тактильні рецептори риб	59
4.5. Електричні імпульси риб.....	61
4.6. Бокова лінія як орган чуття риб	68
4.7. Слуховий аналізатор риб	75
4.8. Органи зору риб	78
МОДУЛЬ 2. ВНУТРІШНЄ СЕРЕДОВИЩЕ ОРГАНІЗМУ РИБ ТА ЙОГО РЕГУЛЯЦІЯ	88
ТЕМА 5. ФІЗІОЛОГІЯ КРОВІ РИБ	88
5.1. Еритроцити	88
5.2. Лейкоцити	94

5.3. Плазма крові	98
5.4. Механізми зсідання крові	100
5.5. Буферні системи крові	101
5.6. Імунітет	103
5.7. Кровотворення у риб	105
5.8. Лімфатична система риб	106
ТЕМА 6. ФІЗІОЛОГІЯ СЕРЦЕВО-СУДИННОЇ СИСТЕМИ РИБ	108
6.1. Кровообіг у риб	108
6.2. Кровоносна система і серце	110
ТЕМА 7. ФІЗІОЛОГІЯ СИСТЕМИ ОСМОРЕГУЛЯЦІЇ ТА	
ВИДІЛЕННЯ	120
7.1. Видільна система риб	120
7.2. Осморегуляція у риб	124
7.3. Роль травного тракту в осморегуляції риб	127
МОДУЛЬ 3. ПРИКЛАДНА ФІЗІОЛОГІЯ.....	129
ТЕМА 8. СИСТЕМА ДИХАННЯ І ГАЗООБМІН У РИБ	129
8.1. Дихання риб	129
8.2. Шкіряне дихання риб	135
8.3. Повітряне дихання риб	137
8.4. Додаткові органи дихання риб	138
8.5. Газообмін в організмі риб	140
8.6. Газообмін плавального міхура.....	147
ТЕМА 9. . ФІЗІОЛОГІЯ ЖИВЛЕННЯ І ТРАВЛЕННЯ РИБ	151
9.1. Типи живлення риб	151
9.2. Захоплення і поїдання їжі	152
9.3. Інтенсивність живлення риб.....	154
9.4. Будова травної системи риб	164
9.5. Шлунок і його аналоги	167
9.6. Кишківник риб.....	173
9.7. Травні ферменти і залози	179
9.8. Адаптація травних ферментів у риб.....	182
9.9. Перетворення білків у шлунково-кишковому тракті риб	183
9.10. Обмін ліпідів	185
9.11. Значення жовчі в процесах травлення у риб	187
9.12. Засвоєння їжі	189
ТЕМА 10. ОБМІН РЕЧОВИН ТА ЕНЕРГІЇ У РИБ	194
10.1. Обмін речовин у риб	194
10.2. Методи вивчення обміну речовин і енергії у риб	199

10.3. Енергетичні еквіваленти поживних речовин у риб .	202
10.4. Дихальний коефіцієнт	204
10.5 Чинники, які впливають на інтенсивність енергетичних витрат.....	205
10.6. Баланс речовин при живленні риб	212
10.7 Показники ефективності живлення риб.....	215
10.8. Депонування речовин в організмі риб	217
10.9. Голодування риб	219
ТЕМА 11. ФІЗІОЛОГІЯ РОЗМНОЖЕННЯ РИБ	223
11.1. Розмноження риб	223
11.2. Стать у риб	227
11.3. Овогенез і сперматогенез	230
11.4. Запліднення	234
ТЕМА 12. ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ І РОЗВИТОК РИБ	237
12.1. Ембріональний період розвитку риб	237
12.2. Ювенільний період розвитку риб	239
12.3. Період статевозрілого стану	239
12.4. Екологічні групи риб	240
ТЕМА 13. ЕНДОКРИННА СИСТЕМА РИБ	243
13.1. Гормони риб та їх біологічна дія	243
13.2. Залози внутрішньої секреції риб	246
13.3. Практичне використання статевих гормонів	248
ПЕРЕЛІК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ	251

ПЕРЕДМОВА

Риби, які населяють водойми різного типу (моря, океани, водосховища, озера, ріки тощо) характеризуються певними особливостями не лише морфологічної чи анатомічної будови тіла, але й фізіологічних процесів, які відбуваються у їх організмі. Використання морських, солонуватоводних і прісноводних риб в рибному господарстві вимагає глибоких теоретичних знань, які розкривають суть перебігу всіх фізіологічних процесів, що відбуваються в організмі різних видів риб як у нормі, так і за умов впливу на них природних чи антропогенних чинників. Адже показники фізіологічного статусу риб у нормі є тією відправною точкою, на якій базується їх акліматизація або інтродукція у водні екосистеми з дещо відмінними екологічними умовами для даного виду. Особливої уваги заслуговують питання щодо використання потенції виду з метою підвищення інтенсивності росту, продукційних характеристик, виживаності тощо. Досить важливими є знання фізіології та біохімії гідробіонтів з метою використання показників їх фізіологічного статусу в процесі зимівлі та за впливу на організм абіотичних чинників, які виходять за межі оптимальних значень для даного виду риб.

Особливо великого значення набувають знання з фізіології живлення і травлення риб, що вкрай необхідно для оптимізації цих процесів у природних умовах та розроблення норм годівлі і створення кормових сумішей, збалансованих для різновікових груп риб за годівлі їх штучними кормами. Ці питання тісним чином пов'язані з вивченням особливостей обміну речовин в організмі різних видів риб.

Не менш важливого значення при вивченні фізіології риб набувають питання природного розмноження риб та застосування методів гормональної стимуляції в технологічних процесах штучного відтворення риб з метою прискорення процесів їх статевого дозрівання.

Отже, в процесі вивчення нормативної дисципліни «Фізіологія та біохімія гідробіонтів» студент або майбутній рибник повинен:

знати всі фізіологічні процеси, які відбуваються в організмі представників різних видів риб, особливості їх живлення, травлення, обміну речовин, розмноження, відтворення, механізми регуляції усіх

цих процесів, а також механізми адаптації організму до зміни екологічних умов навколишнього середовища тощо;

уміти на основі нормованих фізіологічних показників оцінити фізіологічний статус риб як у нормі в різні сезони року, так і за умов, що виходять за межі оптимальних значень для даного виду.

При вивченні дисципліни «Фізіологія та біохімія гідробіонтів» студенти опановують знання, які є важливим інструментом не лише для свідомого і кваліфікованого підходу до вивчення інших споріднених дисциплін, що формують фахову підготовку бакалаврів, а й для застосування отриманих знань в реалізації технологічних процесів природного і штучного відтворення та вирощування промислово цінних та інших видів риб.

Матеріали, що ввійшли до підручника підготовлені д.б.н., професором, чл-кор. НАН України Євтушенком М.Ю., к.б.н., (тема 1, 2, 3, 5, 12) доцентом Дудник С.В. (тема 1, 3, 7, 9, 11, 13), к.б.н., доцентом Н.Я. Рудик-Леуською Н.Я. (тема 4, 6, 9, 10, 12) к.с-г.н., доцентом М.І. Хижняк (тема 4, 7, 8, 10, 13).

МОДУЛЬ 1

ЗБУДЛИВІСТЬ ТА НЕРВОВА РЕГУЛЯЦІЯ ФУНКЦІЙ РИБ

ТЕМА 1. ФІЗІОЛОГІЯ М'ЯЗІВ ТА РУХУ РИБ

- 1.1. Механічний рух риб
 - 1.2. Мускулатура риб
 - 1.3. Міомери і міосепти
 - 1.4. Світла і темна мускулатура риб
-

1.1. Механічний рух риб

Механічний рух займає важливе місце у життєвих процесах риб. Завдяки процесам руху риба переміщується у воді – плаває, прокачує воду через залозистий апарат зябр, серце проштовхує кров по судинах, кишківник проштовхує їжу. Досить важливими є форми механічного руху, зокрема, змінюється просвіт кровоносних судин і зіниця очей, скорочуються і розтягуються стінки жовчного міхура, стискаються і розслаблюються кільцеві сфінктери шлунку і кишківника. За овуляції скорочуються клітини фолікулів яєчників риб, у результаті чого зрілі овоцити надходять в порожнину тіла. Здатність до самостійного руху мають деякі клітини організму риб. Так, за допомогою джгутиків переміщуються у воді сперматозоїди, а деякі клітини крові здатні до амебоїдних рухів.

1.2. Мускулатура риб

Мускулатура – це спеціалізована скоротлива тканина, яка розподіляється на два основних типи: гладку мимовільну і поперечно-посмуговану.

Гладка мимовільна мускулатура працює незалежно від вольових актів, хоча теж інервована і підпорядковується дії нервових та гормональних стимулів. Гладка мускулатура здатна до спонтанних ритмічних скорочень навіть поза організмом (наприклад, періодичний рух шлунку і кишечника риб за кімнатної температури займає декілька хвилин). Характеристика діяльності плавального, сечового, жовчного міхурів риби не має принципових відмінностей від роботи гладкої мускулатури кишечника. Для роботи цих органів не вимагається миттєвої реакції і потужної дії. Скорочення гладкої мускулатури стимулюється багатьма нервовими і електричними імпульсами. Гладка мускулатура є в шлунку, в стінках кишечника, міхурів, а також в селезінці, райдужці ока, в стінках кровоносних судин і зябрах.

Поперечно–посмугована мускулатура приводить у дію рушії, завдяки чому відбувається плавання риб. Діяльність її, в значній мірі, визначається вольовими актами, хоча при плаванні велику роль відіграє автоматизм.

1.3. Міомери і міосепти

Тулубно-хвостова мускулатура риб складається з окремих сегментів (міомерів), число яких дорівнює числу хребців. У риб витягнутої форми число міомерів становить біля 100 і більше (вугор), у риб звичайної форми (короп, окунь, оселедець, лосось, камбала) – приблизно 50, у коротких риб (бички, ставрида) біля 25 міомерів.

У риб розрізняють червону і білу, або світлу мускулатуру. Сегментарна будова характерна як для білої, так і для червоної мускулатури. Незважаючи на сегментарну будову, червона мускулатура виступає як єдине ціле. Всі її м'язові волокна спрямовані

вздовж осі тіла. Скорочення цих волокон викликає латеральні вигини тіла. Біла мускулатура може бути розділена на спинну – вище середньої лінії тіла і бокову – нижче середньої лінії тіла.

Сполучнотканинні елементи, що відділяють спинні м'язи від бокових і один міомер від іншого, називаються **міосептами**.

1.4. Світла і темна мускулатура риб

Світла і темна мускулатура риб неоднакові. Зазвичай, за спокійного плавання риб число скорочень темної мускулатури дорівнює числу плавальних рухів.

Скорочення волокон білої мускулатури носять нерегулярний характер. Вони підтримують постійну ритмічну роботу темних м'язів енергійними потужними рухами, які здійснюють з певним інтервалом.

Кількість темних м'язів у риб неоднакова. Особливо багато їх у постійно плаваючих пелагічних риб – тунців, макрелей, ставрид, оселедців. Частка темної мускулатури може досягати 20% всієї маси м'язових волокон. Дуже мало темних м'язових волокон у риб, що ведуть малорухливий спосіб життя (скорпени) тощо.

Брунатний і червонуватий колір темних м'язів обумовлений підвищеним вмістом у них гемінових пігментів – **міоглобіну, цитохромів**.

У темних м'язах міститься багато жирних речовин і ліполітичних ферментів. **Основне «паливо» темних м'язів – жирні кислоти і продукти їх розпаду:** кетонів тіла (ацетон, оксимасляна кислота). Ці м'язи рясно забезпечені кровоносними судинами, що приносять кисень і відводять метаболіти. **У темних м'язах анаеробні процеси навіть за досить інтенсивної роботи компенсуються аеробними.**

Темні м'язи є повільними. Вони інервуються нервовими волокнами малого діаметру, кінцеві контакти яких розташовані по декілька на кожне м'язове волокно, що дозволяє більш точно регулювати силу і швидкість скорочення темної мускулатури.

Світлі м'язи забезпечуються кровоносними судинами значно менше. **Основне їх «паливо» – вуглеводи.**

Потужні анаеробні процеси, які відбуваються у м'язах при їх скороченні, не встигають компенсуватися аеробними. Ці м'язи містять біля 1% глікогену, який витрачається при інтенсивній роботі, що супроводжується накопиченням у них молочної кислоти.

Світлі м'язи звать фазичними, або швидкими. Їх потужність і швидкість скорочення вдвічі більше, ніж у темних м'язів. Для світлих м'язів багатьох видів риб характерна інервація кожного волокна одним нервовим закінченням, а для більшості костистих риб характерна множинна інервація кожного волокна, як і для волокон темної мускулатури.

Загальна будова та розташування органів і тканин хрящових і кісткових риб представлені на рис. 1.1 і 1.2.

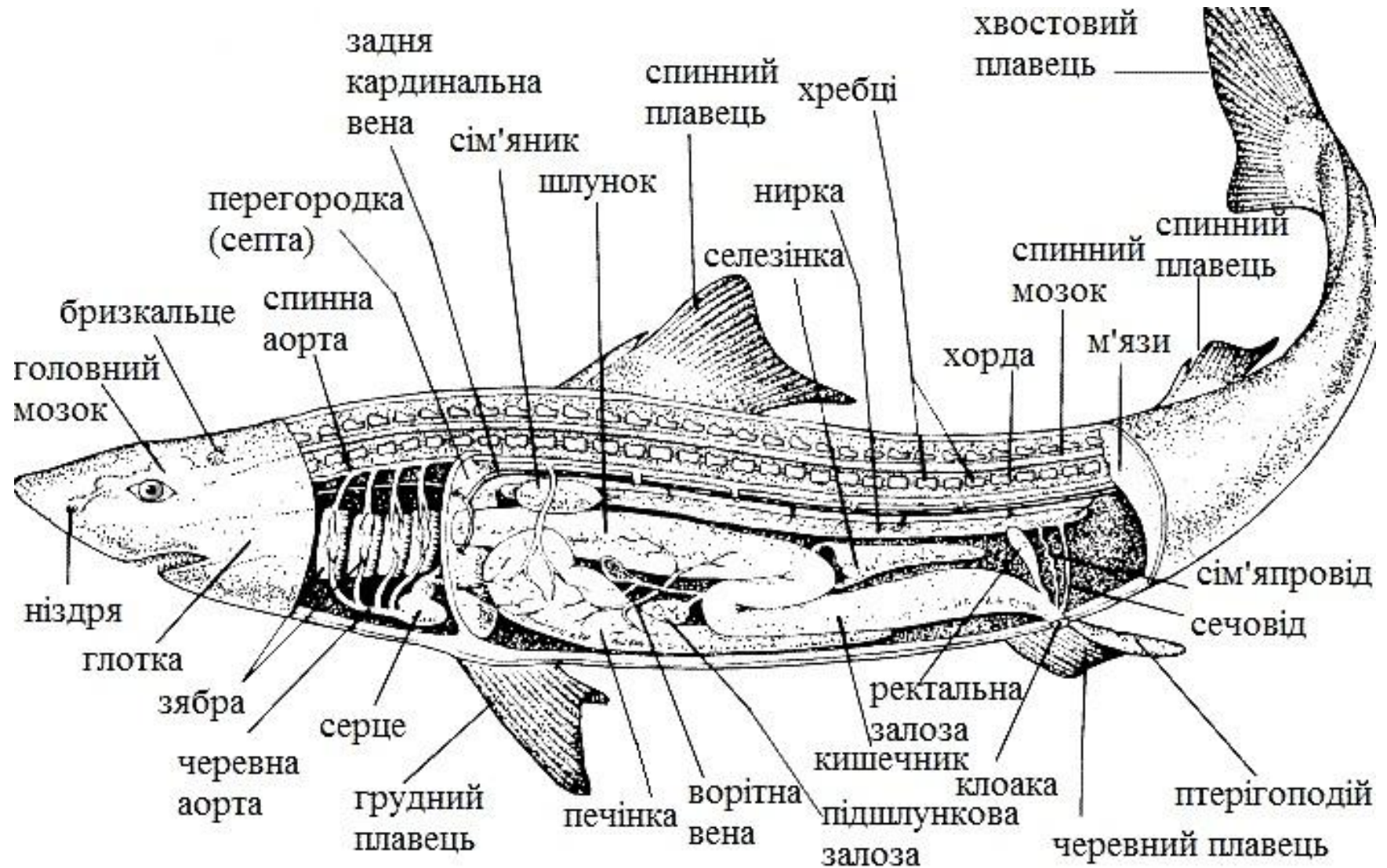


Рис. 1.1. Будова хрящової риби

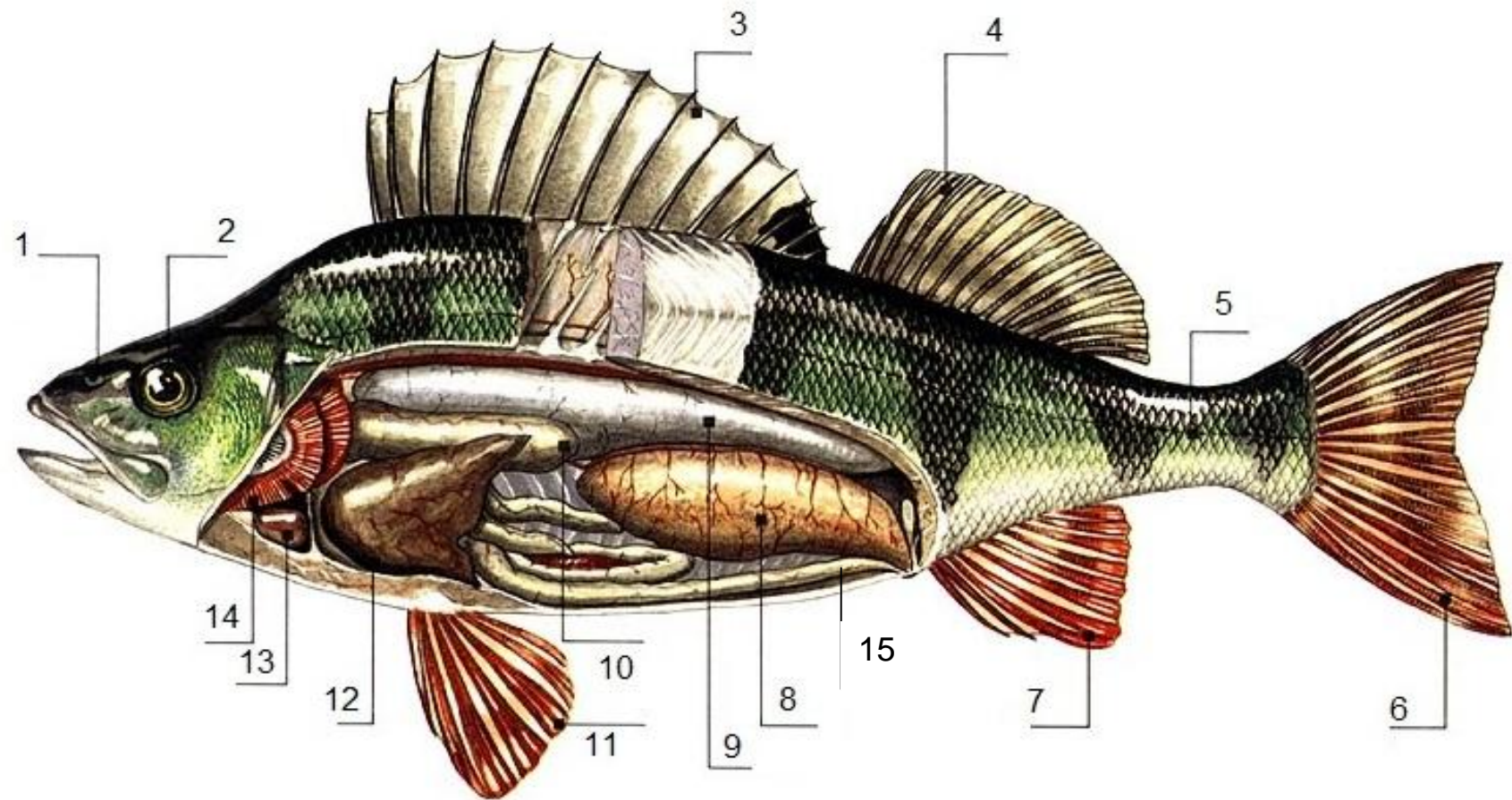


Рис. 1.2. Будова кісткової риби

1 – назальний орган;
 2 – око;
 3 – колючий спинний плавець;
 4 – м'який спинний плавець;
 5 – бічна лінія;

6 – хвостовий плавець;
 7 – анальний плавець;
 8 – яєчник;
 9 – плавальний міхур;
 10 – шлунок;

11 – черевний плавець;
 12 – печінка;
 13 – серце;
 14 – зябра;
 15 – кишківник

Запитання для самоперевірки

1. У яких органах і тканинах риб знаходиться гладка мускулатура?
2. Яку функцію виконує гладка мускулатура риб?
3. Де у риб знаходиться поперечно-посмугована мускулатура?
4. Дайте визначення міосепт.
5. Яка функція білої мускулатури риб?
6. Яка функція червоної мускулатури риб?
7. Що є основним «паливом» для темних м'язів риб?
8. Що є основним «паливом» для світлих м'язів риб?
9. Які енергетичні (аеробні чи анаеробні) процеси відбуваються у темних м'язах риб?
10. Які енергетичні (аеробні чи анаеробні) процеси відбуваються у світлих м'язах риб?
11. Які ферменти містяться у темних м'язах риб?

ТЕМА 2. ФІЗИОЛОГІЯ НЕРВОВИХ ВОЛОКОН

- 2.1. Нервова система риб
 - 2.2. Потенціал спокою
 - 2.3. Потенціал дії
 - 2.4. Передача збудження від нерва до робочого органа
 - 2.5. Механізм передавання збудження з нерва на скелетний м'яз
 - 2.6. Будова і функції вегетативної нервової системи
-

2.1. Нервова система риб

Функції регуляції в організмі риб забезпечують дві системи – нервова і гуморальна. Нервова система відіграє основну роль за рахунок наявності значної кількості різних рецепторів, розташованих на поверхні тіла риб (**екстероцептори**), у внутрішніх органах (**інтерорецептори**) та у м'язах (**пропріорецептори**). Шляхом нейросекреції нервова система забезпечує регуляцію діяльності ендокринної системи, змінюючи рівень виділення гормонів. У цілому ж **нервова система** об'єднує та погоджує діяльність усіх систем організму, в результаті чого він здатний правильно реагувати на зміни зовнішнього і внутрішнього середовища.

Нервова система складається із центральної і периферичної. У центральній нервовій системі (головний і спинний мозок) відбувається переробка інформації, яка надходить від різних рецепторів, і приймаються доцільні рішення, а периферична нервова система передає інформацію і точно адресовані команди.

Нерв являє собою пучок нервових волокон – проводящих відростків нервових клітин, покритих загальною сполучнотканинною оболонкою.

Нервова тканина складається з морфологічних і функціональних одиниць, які називаються нервовими клітинами, або **нейронами** (рис. 2.1).

В нейроні розрізняють тіло нервової клітини, більш або менш округле, багате на зернисту протоплазму, в якому є кругле велике ядро з ядрцем, а також знаходяться різні включення. Тіла нервових клітин з ядрами і іншим клітинним вмістом знаходяться в ЦНС і периферійних гангліях.

Від тіла клітини відходять паростки. Один з них тягнеться на значну відстань від тіла клітини без розгалужень. Це **аксон**, або **нейрит**. Інші ж уже поблизу клітини дуже розгалуджуються і закінчуються порівняно близько від неї. Це **дендрити**.

Нервова система риб, порівняно з вищими хребетними тваринами, знаходиться на більш низькому рівні розвитку. Однак мікроскопічно нервова тканина риб не має суттєвих відмінностей з такою у вищих тварин.

Внутрішня частина аксона, так званий осьовий циліндр, містить аксоплазму і нейрофібрили. Останні беруть участь у рості нейрону, транспорті речовин вздовж аксону.

Нейрити нервових клітин на деякій відстані від тіла нейрона дістають оболонку, яка містить в собі велику кількість ліпоїду – мієліну. Зовні мієлінова оболонка вкрита неврилемою або шванівською оболонкою. Одні нервові клітини мають аксони з м'якушевою (мієліною) оболонкою, інші не мають м'якушевої оболонки (безм'якушеві) (рис.2.2).

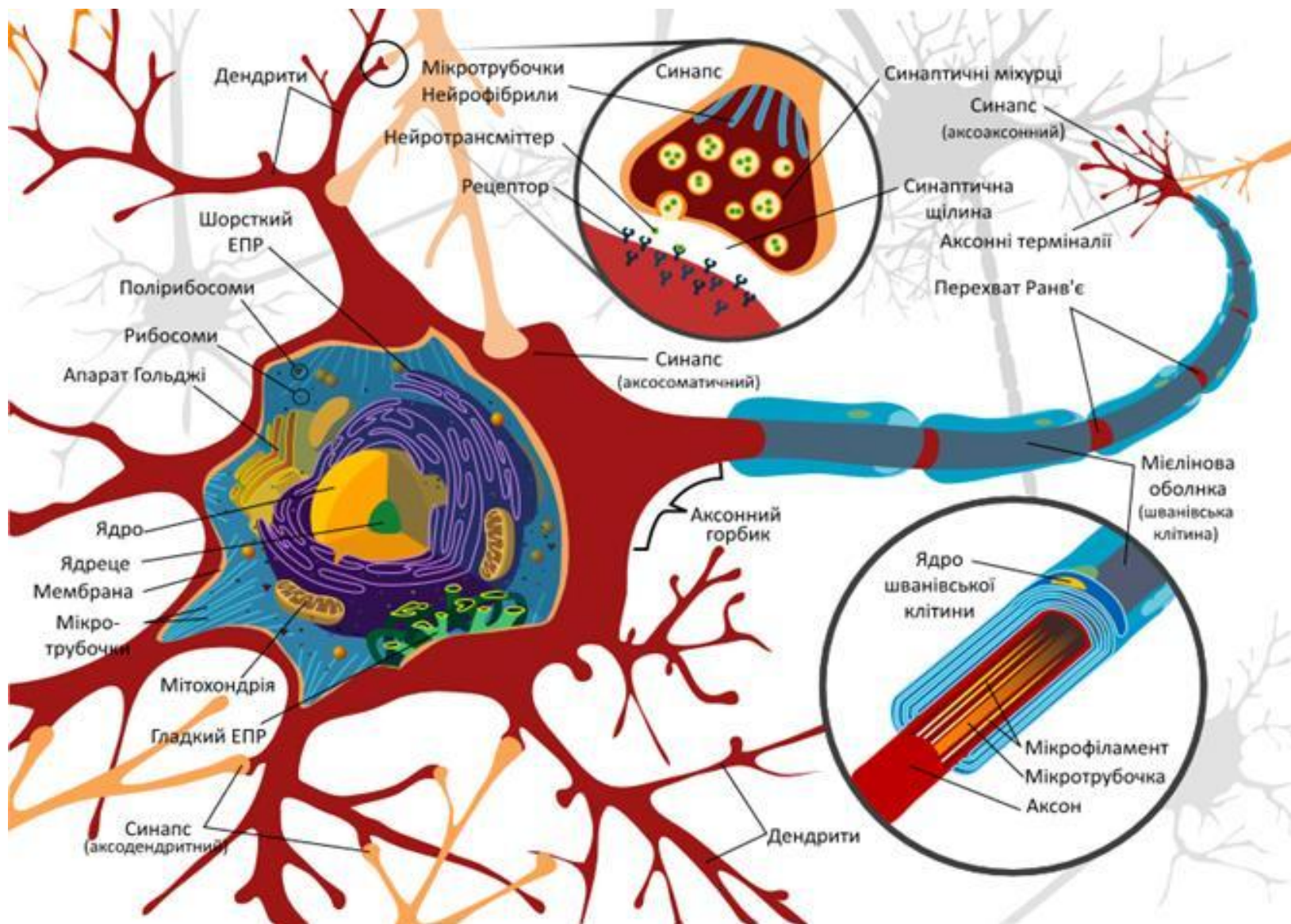


Рис. 2.1. Будова нейрону риби

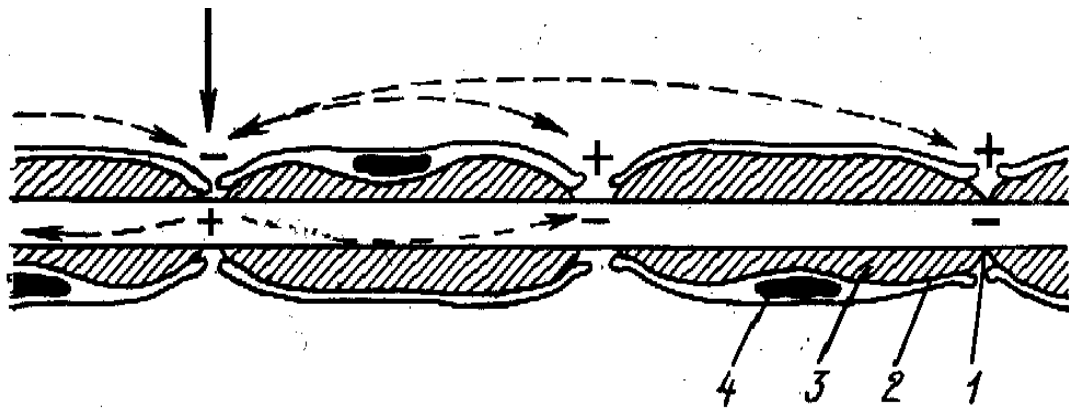


Рис. 2.2. Сальтаторне поширення збудження в м'якушевому нервовому волокні від перетяжки до перетяжки
 1 – перетяжка Ранв'є; 2 – шванівська оболонка; 3 – мієлін;
 4 – ядро шванівської клітини

М'якушева оболонка не тягнеться суцільно по всьому аксону, а місцями переривається так званими перетяжками Ранв'є, які йдуть приблизно через 1 – 1,5 мм одна від одної. Перетяжка Ранв'є являє собою лише переривання мієлінової оболонки, а шванівська оболонка проходить через перетяжку без проміжків. Головну роль у нервовій передачі грає поверхнева мембрана осьового циліндру.

Мієлінова оболонка утворена мієліном – речовиною ліпоїдної природи, яка перешкоджає проходженню іонів через мембрану нервової тканини, а отже має великий опір для проходження по нервовому волокну електричного струму. Тому у даному випадку мієлінова оболонка виконує **функцію електричного ізолятора**. Завдяки цьому виникнення збудження у м'якушевих волокнах відбувається лише в перетяжках Ранв'є.

Крім цього, мієлінова оболонка приймає участь в утворенні фізіологічно активних речовин типу ацетилхоліну, виконуючи тим самим **трофічну функцію**.

Припускають, що **шванівська** оболонка приймає участь в **регуляції обміну речовин і у рості осьового циліндру** нервової клітини.

Слід зазначити, що м'якушеві волокна входять до складу соматичної нервової системи, тобто чутливих і рухливих нервів, які інервують органи чуття і скелетну мускулатуру. Вони є також і у вегетативній нервовій системі.

Безм'якушеві нервові волокна належать в основному до симпатичної нервової системи.

Швидкість проведення імпульсу по нервовому волокну залежить від його анатомічної будови. У мієлінових нервових волокнах швидкість проведення імпульсу вища у зв'язку з тим, що мієлінова оболонка є ізолятором і імпульси начеб-то перестрибують від однієї перетяжки Ранв'є на іншу. Швидкість поширення імпульсу мієліновим нервовим волокном становить майже 160 м/с в рухових і 50 м/с у чутливих нервах.

Швидкість поширення збудження у безмієлінових нервах майже у 100 разів менша, ніж у мієлінових. Чим більший діаметр волокон, тим більша швидкість проведення імпульсу.

Виникає питання: звідки ж береться цей нервовий імпульс, як він утворюється у нервовій клітині?. Щоб зрозуміти цей процес, необхідно звернутись до процесів, які відбуваються у нервовій клітині в стані спокою і за її збудження.

2.2. Потенціал спокою

Застосування мікроелектродної техніки дозволило виявити у стані спокою нервової клітини різницю потенціалів біля 60 – 90 мВ між

її зовнішньою поверхнею і протоплазмою. При цьому встановлено, що поверхня клітини заряджена електропозитивно по відношенню до протоплазми. Цю різницю потенціалів прийнято називати **потенціалом спокою, або мембранним потенціалом.**

Природа потенціалу спокою пояснюється мембранно-іонною теорією, згідно якої біоелектричні потенціали обумовлені неоднаковою концентрацією іонів K^+ , Na^+ , Cl^- всередині і поза клітиною і різною проникливістю для них поверхневої мембрани.

Протоплазма нервових і м'язових клітин містить у 30 – 50 разів більше іонів калію, у 8 – 10 разів менше іонів натрію, в 50, за сучасними даними в 11 – 25 разів менше іонів хлору, ніж позаклітинна рідина.

Перешкодою для швидкого вирівнювання цієї різниці концентрацій є дуже тонка (біля 100 Å) плазматична мембрана, яка покриває живі клітини. У клітинній мембрані є дуже тонкі каналці – «пори» діаметром у декілька ангстрем. Через ці каналці проникають молекули води та інших речовин, а також іони, які мають відповідний розміру пор діаметр.

Проникливість мембран для різних катіонів також неоднакова і вона закономірно змінюється за різних функціональних станів тканини.

У стані фізіологічного спокою мембрана нервових волокон приблизно в 20 – 100 разів більш прониклива для іонів калію, ніж для іонів натрію, оскільки в мембрані є спеціальні **калієві канали**, які пропускають лише гідратований калій. За збудження починає переважати натрієва проникливість мембран порівняно з калієвою.

У стані фізіологічного спокою відбувається дифузія позитивно заряджених іонів калію із протоплазми у зовнішню рідину, які

затримуються на зовнішній поверхні клітинної мембрани, створюючи їй позитивний заряд. Великі аніони, переважно великі білкові молекули, не можуть пройти з клітини крізь мембрану і накопичуються біля її внутрішньої поверхні, створюючи негативний потенціал. Так виникає мембранний потенціал спокою (МПС). Цей потенціал протидіє подальшому виходу K^+ за електрохімічним градієнтом.

Поряд з іонами K^+ у виникненні потенціалу спокою беруть участь і іони Na^+ , які дифундують у протоплазму із позаклітинної рідини, де їх концентрація достатньо велика. Проте ця дифузія досить невисока, що викликано низькою проникливістю натрію через клітинну мембрану у стані спокою. Між тим, дифундуючи через мембрану всередину протоплазми, іони натрію переносять сюди свої позитивні заряди, що дещо зменшує величину потенціалу спокою, який створюється дифузією із клітини іонів калію. Саме цим пояснюється той факт, що потенціал спокою більшості нервових клітин і волокон має величину не 90 мВ, як слід було б очікувати, якби цей потенціал створювався лише іонами K^+ , а 60 – 70 мВ.

Таким чином, величина потенціалу спокою нервових клітин і волокон визначається співвідношенням числа позитивно заряджених іонів K^+ , які дифундують за одиницю часу із клітини назовні, і позитивно заряджених іонів Na^+ , які дифундують через мембрану у зворотньому напрямку. Чим вище це співвідношення, тим більша величина потенціалу спокою і навпаки.

Проникнення всередину клітини не лише іонів натрію, а й хлору та кальцію і вихід з неї іонів калію може мати негативні наслідки, оскільки система не може бути врівноважена за допомогою звичайної дифузії і простого відновлення заряду на клітинній мембрані. Якщо немає інших процесів, то клітина буде досить швидко накопичувати

Na^+ і втрачати K^+ , що призведе до зменшення їх трансмембранного градієнту, а відповідно до зниження мембранного потенціалу спокою і загибелі клітини. Проте цього реально не відбувається, оскільки існує протидія натрій-калієвого насосу.

Оскільки Na^+ сам не може вийти з клітини, а K^+ – надійти в клітину проти своїх електрохімічних градієнтів, вони повинні переміщуватися крізь мембрану активно з витратами певної кількості енергії. Такий механізм дістав назву **натрій-калієвого** насосу. Він працює, споживаючи енергію АТФ, і його основним компонентом є фермент мембранна натрій-калій АТФ-аза. Для роботи цього насоса обов'язково мають бути зовні іони K^+ , а всередині клітини іони Na^+ .

Енергія розщеплення однієї молекули АТФ забезпечує виведення з клітини трьох іонів Na^+ і введення всередину клітини двох іонів калію. Це означає, що натрій – калієвий насос є **електрогенним**, тобто він створює на клітинній мембрані додаткову різницю потенціалів ($E_{\text{нас}}$), яка додається до рівня мембранного потенціалу спокою.

Отже, у створенні мембранного потенціалу спокою натрій – калієвий насос виконує дві функції:

- 1) підтримує трансмембранний градієнт концентрації Na^+ і K^+ ;
- 2) генерує певну різницю потенціалів, яка додається до потенціалу, що створюється дифузією K^+ за концентраційним градієнтом.

2.3. Потенціал дії

Основною властивістю живих систем є здатність відповідати на вплив навколишнього середовища активною реакцією. Особливо

яскраво ця властивість проявляється в реакціях нервової, м'язової і залозистої тканини, які називаються **збудливими, тобто здатними відповідати збудженням на вплив подразників.**

Подразнення зумовлює в клітині складний комплекс мікроструктурних перебудов, а також зміну речовин, концентрації і швидкості руху іонів та їх розподілу на клітинних мембранах.

Якщо у разі локального подразнення процес відбувається лише в місці його нанесення і не поширюється тканиною, то у разі збудження процес, який виникає в одному місці, поширюється всією мембраною клітини, а іноді переходить і на сусідні клітини, тканини і органи. Як вже зазначалось, **збудливими** в організмі риб є **нервова, м'язова і залозиста тканини**. Процеси, що відбуваються в них у разі збудження, майже не відрізняються, але мають певні розходження в деталях.

Початковою реакцією клітини на подразнення є зміна проникливості клітинної мембрани в місці подразнення. Проте не кожне подразнення може викликати збудження клітини. Важливим є те, щоб сила подразнення досягла певного **критичного** значення, тобто **порогової сили**.

Отже, якщо ділянку нервового або м'язового волокна піддати дії достатньо сильного подразнення (наприклад, розряд електричного струму), то в ній виникає **збудження**, одним з найбільших проявів якого є швидке коливання мембранного потенціалу, яке називається потенціалом дії (ПД). ПД, що виникає у місці подразнення, поширюється вздовж нервового або м'язового волокна, не змінюючи своєї амплітуди. Наявність порогу подразнення і незалежність амплітуди ПД від сили подразнення підпорядковується закону «все або нічого».

Встановлено, що амплітуда ПД на 30 – 50 мВ перевищує величину потенціалу спокою. Причина цього явища полягає у тому, що при збудженні мембрани відбувається не просто зникнення потенціалу спокою, а виникає різниця потенціалів оберненого знака, в результаті чого зовнішня поверхня мембрани стає зарядженою електронегативно відносно її внутрішньої сторони.

Як вже наголошувалось вище, в стані спокою проникливість мембрани для K^+ перевищує її проникливість для Na^+ . В результаті цього потік позитивно заряджених іонів K^+ із протоплазми у зовнішній розчин перевищує протилежно спрямований потік іонів Na^+ із зовнішнього середовища всередину клітин. Тому зовнішній бік мембрани в спокої має позитивний заряд відносно внутрішнього.

За дії на клітину збудника в 400 – 500 разів зростає проникливість мембрани для іонів Na^+ за рахунок видалення з пор іонів Ca^{2+} . Тому лавиноподібний потік позитивно заряджених іонів Na^+ із зовнішнього середовища починає надходити в середину клітини за концентраційним градієнтом із швидкістю, що в 10 – 15 разів перевищує надходження іонів K^+ назовні. У зв'язку із значним відтоком Na^+ всередину, ззовні починають переважати іони хлору, що призводить до інверсії (перезарядження) мембрани – на внутрішній поверхні накопичуються позитивно заряджені іони, а зовнішня поверхня стає електронегативно зарядженою відносно внутрішньої, тобто виникає **деполяризація** клітинної мембрани. Вказаний зсув реєструється у вигляді висхідної гілки кривої потенціалу дії.

Підвищення проникливості мембрани для іонів Na^+ продовжується протягом дуже короткого часу, після чого в клітині відбуваються відновлювальні процеси, які проявляються у тому, що проникливість мембрани для іонів Na^+ знову знижується, а для іонів K^+

зростає. Процес, який веде до зниження натрієвої проникливості мембрани, називають **інактивацією**, у результаті чого потік позитивно заряджених іонів Na^+ всередину протоплазми різко послаблюється. Одночасне зростання калієвої проникливості викликає посилення потоку позитивно заряджених іонів K^+ із протоплазми в зовнішній розчин. Зовнішня поверхня знову стає зарядженою позитивно, внутрішня – негативно. Ця фаза відновлення поляризації мембрани називається **реполяризацією** і реєструється у вигляді нисхідної гілки кривої потенціалу дії.

Отже, при збудженні нервового волокна відбувається **деполяризація**, тобто зменшення, або інверсія поляризації мембрани.

Проведення збудження – це поширення хвилі деполяризації по плазматичній мембрані. Нервове збудження поширюється через нервові імпульси (спайки), які характеризуються швидконаростаючим і спадаючим збудженням, що поширюється по нейрону і супроводжується зміною фізико-хімічних властивостей і електричного потенціалу збудженої ділянки. Цей процес є самопоширюючимся від джерела збудження і відбувається без затухання. Пошкодження нервового волокна порушує проведення імпульсу.

Збудження, яке передається по якому-небудь нервовому волокну, не передається на сусідні нервові волокна цього ж нервового стовбура.

Збудження по нервовому стовбуру може одночасно передаватися у двох напрямках – доцентровому і центробіжному.

Збудження нервового волокна може поширюватись в обидва боки з однаковою швидкістю від ділянки, що подразнюється.

Слід зазначити, що нерв зберігає свої функції лише за умов зберігання його анатомічної і фізіологічної цілісності. Нерв практично невтомний. Якщо у нервовому волокні імпульс збудження поширюється в обидва боки від місця збудження, то у нервовій системі збудження здійснюється тільки в одному напрямі – від рецепторів чутливих клітин до рухливих. Причиною цього є своєрідна будова контактів між нервовими клітинами та між нервовими і м'язовими чи залозистими клітинами.

2.4. Передача збудження від нерва до робочого органа

У відповідь на дію будь-якого подразника всередині чи зовні тіла нейрони продукують електричні нервові імпульси. Здатність нейрона реагувати на подразник називається збудливістю. Для збудження нейрона подразник повинен перетворити заряд усередині клітини з негативного та позитивний, тобто повинна відбутись деполяризація мембрани скелетних, нервових або залозистих клітин.

Цей процес здійснюється за допомогою синаптичної передачі.

Закінчення аксона втрачають мієлінову оболонку і утворюють своєрідне потовщення – так звані синаптичні бляшки, або **синапси**. Саме вони забезпечують перехід збудження від нервового волокна на нервові, м'язові або залозисті клітини.

Всі синапси поділяють на **центральні і периферичні** ((рис. 2.3 – 2.4). **Периферичний синапс** – це ділянка контакту між аксоном і клітинами робочого органу).

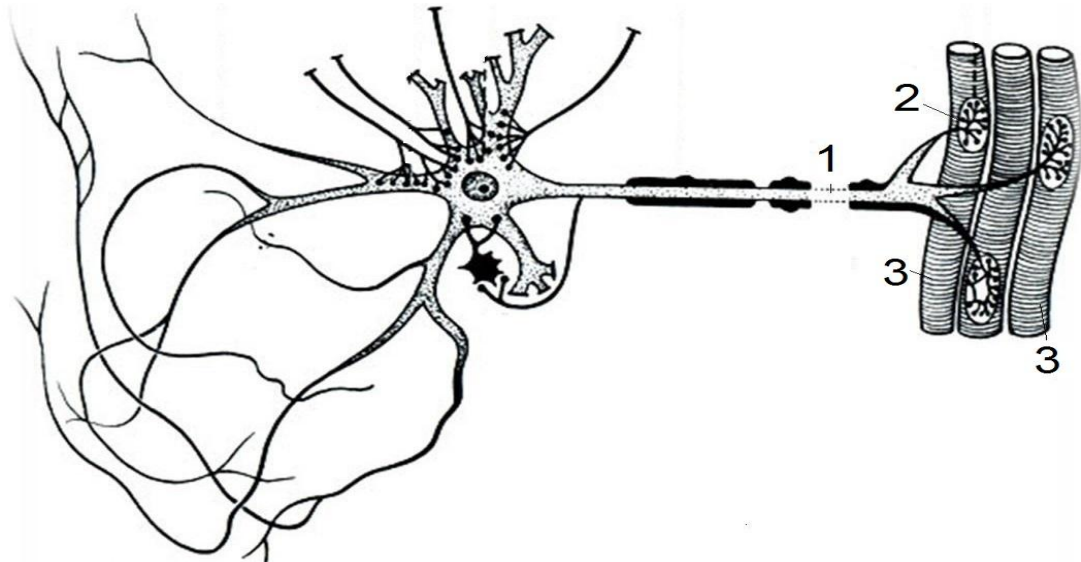


Рис. 2.3. **Схема периферичного синапсу**
1 – аксон; 2 – синапс; 3 – працюючий орган (скелетний м'яз)

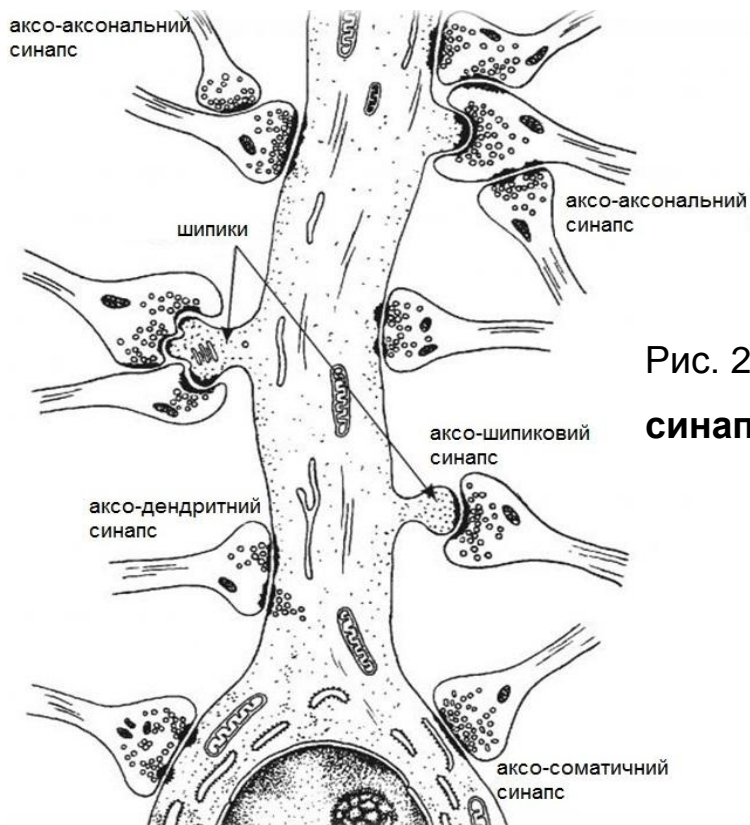


Рис. 2.4. **Схема центрального синапсу**

Синапс складається із трьох основних елементів – пресинаптичної мембрани, постсинаптичної мембрани і синаптичної щілини, яка заповнена міжклітинною рідиною (рис. 2.5).

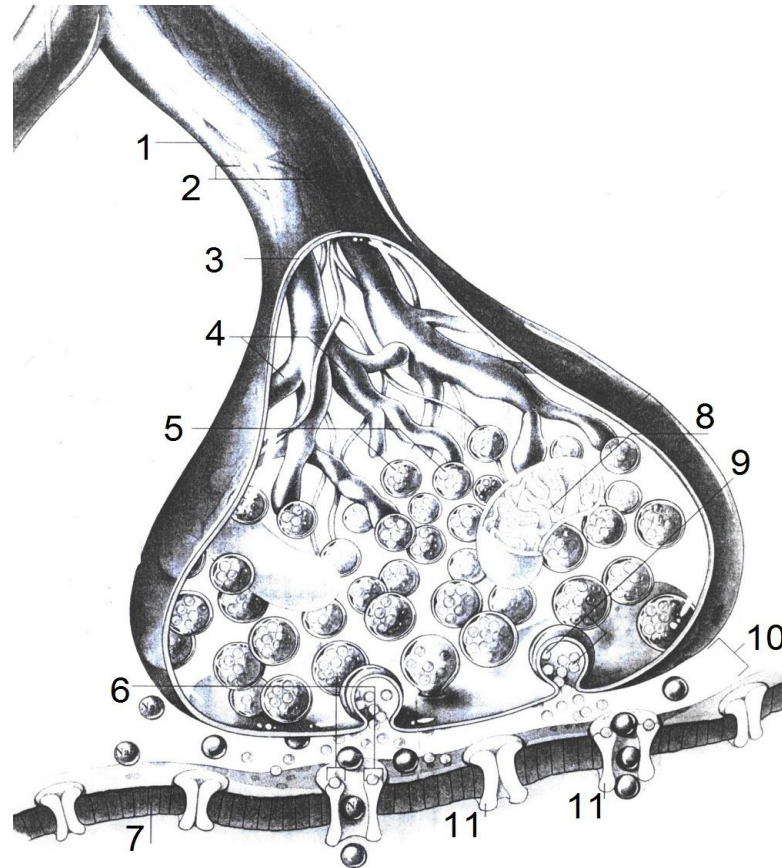


Рис. 2.5. Будова синапса

1 – кінцеве волокно аксона; 2 – нейрофіламенти; 3 – клітинна мембрана; 4 – мікроканальці; 5 – синаптичні міхурці; 6 – місця розташування рецепторів; 7 – мембрана клітини-мішені; 8 – мітохондрії; 9 – медіатори; 10 – синаптична щілина; 11 – іонні канали в мембрані

Синапси можуть бути **збуджуючими** або **гальмівними** залежно від того чи активують вони, чи пригнічують діяльність органу.

Проведення збудження через синапс є складним процесом.

Периферичні синапси передають імпульс збудження за допомогою медіаторів.

Медіатором, за допомогою якого передається збудження в нервово-м'язових скелетних і міжнейронних синапсах, виступає **ацетилхолін (АХ)**.

Він бере участь не лише у передачі збудження, але й впливає на процеси обміну речовин та зумовлює підвищення їх лабільності, необхідної для більш швидкої передачі наступних імпульсів збудження. Ацетилхолін **секретується нервовими закінченнями** і знаходиться у їхніх міхурцях. В стані спокою відбувається виділення незначної кількості АХ у синаптичну щілину, що призводить до виникнення мініатюрних потенціалів. При збудженні міхурці тріскаються, з них вивільнюється медіатор і виходить у синаптичну щілину, діючи на постсинаптичну мембрану. Постсинаптичною мембраною може бути: **скелетний м'яз, нервова або залозиста клітина**.

Вивільнені кванти ацетилхоліну викликають деполяризацію мембран, що проявляється у виникненні потенціалу дії. При подразненні скелетного м'яза відбувається його скорочення, при подразненні нервової тканини відбувається проведення нервового імпульсу, при подразненні залозистої тканини – виділення секрету (гормонів).

Закінчення постгангліонарних симпатичних нервових волокон виділяють в основному норадреналін і, в незначній кількості, адреналін.

Центральними **збуджуючими** медіаторами у риб є **глутамінова і аспарагінова амінокислоти**.

Гальмівними медіаторами центральної нервової системи є **гама-аміномасляна кислота і гліцин**.

2.5. Механізм передавання збудження з нерва на скелетний м'яз

Медіатором, який здійснює передачу збудження з рухового нерва на скелетний м'яз, як вже зазначалося вище, є ацетилхолін. Висока чутливість постсинаптичної мембрани до цього медіатора обумовлена тим, що в ній знаходиться особливий білок – **холінорецептор**, який має певну спорідненість з молекулами медіатора. Виділяючись з нервового закінчення у відповідь на імпульс, **ацетилхолін взаємодіє з холінорецептором**, що приводить до зміни його структури. У результаті цього проникливість постсинаптичної мембрани для іонів Na^+ і K^+ значно зростає. Підвищення іонної проникливості постсинаптичної мембрани обумовлює її **деполяризацію**, яка проявляється у вигляді електронегативного постсинаптичного потенціалу. Останній подразнює сусідні ділянки мембрани м'язового волокна подібно електричному струму. Тому, як тільки постсинаптичний потенціал досягає критичної величини, у постсинаптичних ділянках мембрани виникає потенціал дії, який поширюється вздовж м'язового волокна.

В області синапсів локалізований фермент холінестераза, який руйнує відпрацьовані залишки АХ з утворенням холіну і оцтової кислоти, і готує постсинаптичні мембрани до дії нових порцій ацетилхоліну. Руйнація АХ відбувається протягом рефрактерної фази синаптичної передачі. Кожна порція ацетилхоліну, що виділився, діє приблизно протягом 0,001 секунди, встигаючи викликати тільки один імпульс.

Для хімічних синапсів характерне **одностороннє проведення** збудження. Потенціал дії, що виникає у м'язовій, нервовій або

залозистих клітинах, не може пройти через синаптичну щілину у зворотньому напрямку і збудити нервові закінчення.

У гальмівних синапсах спостерігається явище **гіперполяризації** мембрани – збільшення потенціалу між внутрішньою і зовнішньою поверхнями мембран. При дії гальмівного медіатора іони калію починають у великій кількості виходити на поверхню, а іони хлору проникати всередину. Це збільшує електропозитивний заряд мембрани, хвиля збудження не може пройти через цю ділянку і тоді розвивається процес гальмування. Медіатором гальмування у клітинах спинного мозку є гліцин, а у клітинах головного мозку – γ -АМК.

Під час гальмування чи блокування електричних імпульсів канали, чутливі до іонів хлору або калію, можуть відкриватись швидше, ніж канали, чутливі до іонів натрію. Позитивно заряджені іони калію виходять з клітини-мішені, або ж негативно заряджені іони хлору проникають в мембрану клітини. В обох випадках електричний заряд на внутрішній поверхні мембрани клітини-мішені залишається негативним, нейрон не збуджується і нервовий імпульс гальмується. Тобто у цьому випадку деполяризації клітинної мембрани не відбувається.

2.6. Будова і функції вегетативної нервової системи

У нервовій системі риб розрізняють центральну нервову систему, яка включає головний і спинний мозок, і периферичну, яка складається із нервів та гангліїв (скупчення нервових волокон).

За функціональними ознаками периферична нервова система ділиться на **соматичну** і **вегетативну**. Вона регулює мимовільні функції протилежно до довільної соматичної іннервації.

Соматичні нерви виходять із спинного мозку посементно і розподіляються у відповідних метамерах тіла.

Розподіл **волокон вегетативної нервової системи** не відповідає метамерній будові тіла.

Соматичні нерви іннервують лише **скелетну мускулатуру**.

Вегетативна нервова система іннервує **всі органи**, у тому числі і скелетну мускулатуру, тобто вегетативна нервова система забезпечує універсальну іннервацію.

Волокна соматичної нервової системи доходять до периферії, не перериваючись.

Волокна вегетативної нервової системи перериваються у нервових вузлах так, що нервові шляхи вегетативної нервової системи складаються з двох нейронів. Клітинне тіло першого нейрону лежить в ЦНС, його аксон, прегангліонарне волокно, закінчується у нервовому вузлі – ганглії, де лежить клітинне тіло другого нейрона. Аксон другого нейрона утворює постгангліонарне нервове волокно, яке закінчується у стінці органа, що іннервується.

Вегетативну нервову систему ділять на **симпатичну** і **парасимпатичну**. Центри парасимпатичної нервової системи знаходяться у середньому і довгастому мозку. Центри симпатичної нервової системи зв'язані із спинним мозком.

Вплив вегетативної нервової системи на органи проявляється у **пусковій, коригуючій і адаптаційно-трофічній** діях. За пускової дії працюють органи, які функціонують періодично, наприклад, деякі залози. За коригуючої дії посилюється або послаблюється діяльність

органів, що працюють постійно, наприклад зябра, серце тощо. Адаптаційно-трофічна дія полягає в тому, що під впливом імпульсів симпатичної нервової системи змінюється інтенсивність або темп роботи органу, який вже діє і пущений в хід через функціональний нерв, або працює автоматично. Під впливом симпатичного нерва змінюються основні функціональні властивості працюючого органа, такі як збудливість, швидкість проведення збудження. В основі цих змін лежать зрушення в обміні речовин. Симпатична нервова система охоплює всі внутрішні органи, скелетну мускулатуру, рецептори і всю ЦНС.

Парасимпатична нервова система має більш обмежене поширення і більш локалізована в своїй регуляції. Її функції полягають у захисті органів, у відновленні енергетичних запасів клітин.

Так, наприклад, симпатична нервова система прискорює ритм і посилює скорочення серця, а парасимпатична, навпаки, знижує ритм серцевих скорочень. Взагалі їх діяльність спрямована на погодження діяльності внутрішніх органів із станом всього організму.

Запитання для самоперевірки

1. Які системи забезпечують регуляцію усіх функцій в організмі риб?
2. З яких відділів складається нервова система?
3. Яка функція центральної нервової системи та які відділи мозку відносяться до неї?
4. Яку функцію виконує периферична нервова система?
5. Що є функціональною одиницею нервової тканини?
6. Як називаються нервові клітини, які тягнуться на велику відстань без розгалужень?
7. Що таке дендрити?
8. Чим відрізняються м'якушеві нервові волокна від безм'якушевих?
9. Яка функція мієлінової оболонки нерва?

10. Як виникає збудження у м'якушевих нервових волокнах?
11. Що таке потенціал спокою?
12. Що таке потенціал дії?
13. Які процеси відбуваються при збудженні нервового волокна?
14. У якому напрямку передається збудження по нервовому волокну нервового стовбура?
15. Що таке синапси та яка їх будова?
16. Які бувають синапси?
17. Що таке медіатори?
18. Якими бувають медіатори? Назвіть збуджуючі медіатори. Назвіть гальмівні медіатори.
19. Що таке проведення збудження?
20. Які процеси відбуваються при подразненні скелетного м'яза, нервової клітини або залозистої епітеліальної тканини?
21. Які процеси спостерігаються у гальмівних синапсах?
22. Назвіть функції симпатичної та парасимпатичної нервової системи.

ТЕМА 3. ФІЗІОЛОГІЯ ЦЕНТРАЛЬНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ РИБ

- 3.1. Центральна нервова система риб
 - 3.2. Принципи рефлексорної теорії
 - 3.3. Елементи поведінки риб
-

3.1. Центральна нервова система риб

Основна маса нервових клітин риб зосереджена у головному і спинному мозку, які формують центральну нервову систему (рис. 3.1). Аксони виходять з головного і спинного мозку і формують нерви, які відносяться до периферичної нервової системи.



Рис. 3.1. Схема центральної нервової системи риб

Головний мозок риб дуже малий, при чому чим **крупніша риба, тим відносна маса мозку менша** (рис.3.2).

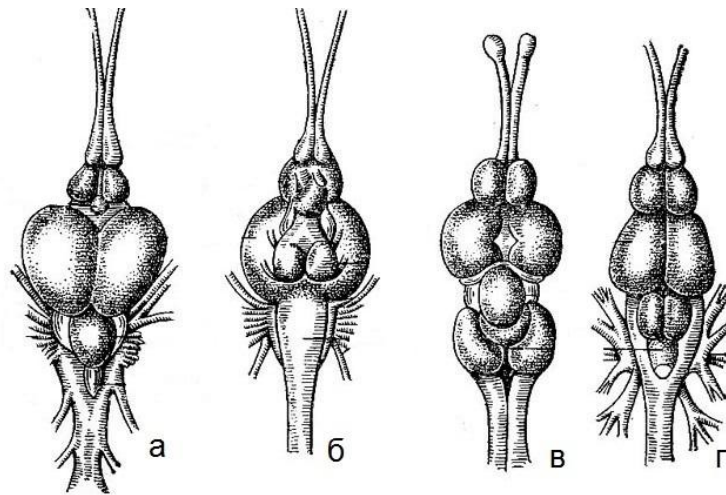


Рис. 3.2. Головний мозок костистих риб:
 а – щуки (вид зверху); б – щуки (вид знизу); в – коропа; г – окуня

Головний мозок риб складається із п'яти основних відділів: переднього, проміжного, середнього, мозочка і довгастого мозку (рис.3.3).

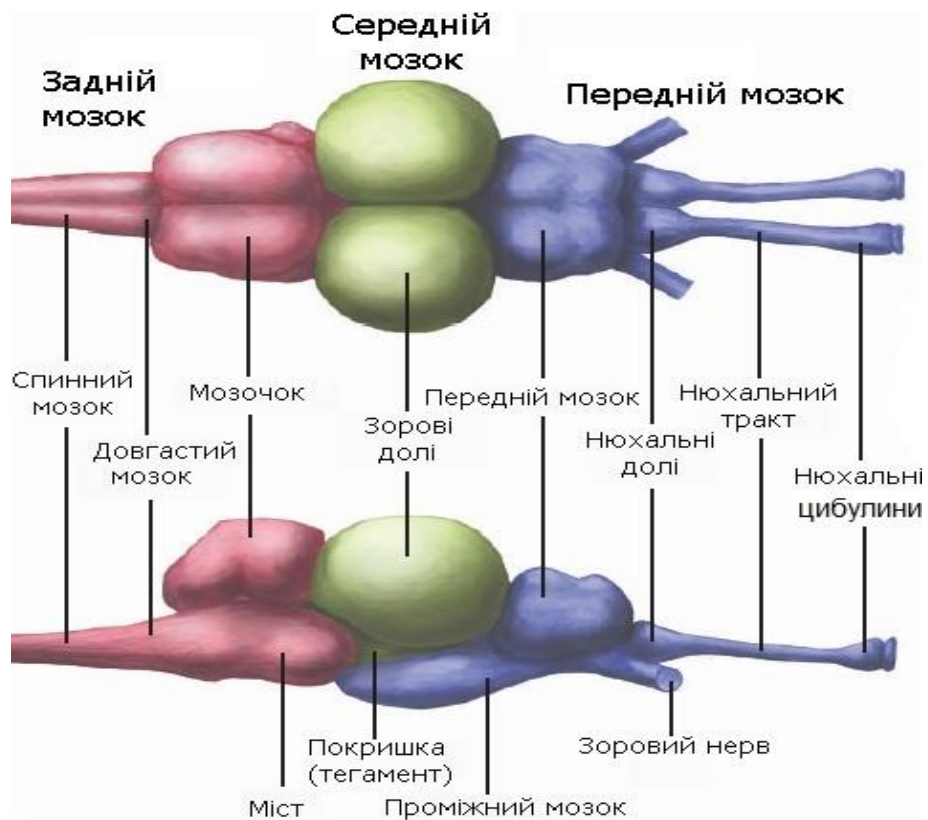


Рис. 3.3. Будова головного мозку риб (загальна схема),
 вигляд зверху і збоку

Залежно від способу життя риб ступінь розвитку того чи іншого відділу мозку має певні особливості. Так, у пелагічних і хижих риб добре розвинені зорові частини середнього мозку і мозочок, а у риб, які здійснюють придонний спосіб життя, – передній і довгастий мозок.

Довгастий мозок є продовженням спинного мозку. В своїй передній частині він переходить у задній відділ середнього мозку. У зв'язку з таким положенням довгастий мозок відіграє **роль провідника нервових імпульсів** між спинним мозком і різними відділами головного мозку. Нервові імпульси проводяться як у нисхідному, тобто до спинного мозку, так і у висхідному, напрямих – до середнього, проміжного і переднього мозку, а також до мозочка.

У довгастому мозку розташовані ядра шести пар черепно-мозкових нервів. Черепно-мозкові нерви іннервують різні м'язи і рецепторні органи голови.

В області **довгастого** мозку розташовуються життєво важливі центри. Цей відділ мозку здійснює **регуляцію дихання**. Дихальний центр представлений групою нейронів, які визначають частоту і ритм дихальних рухів. Тут розташовується також центр, який регулює роботу **серця і судин**. Наступним важливим центром довгастого мозку є центр, що регулює **функцію хроматофорів**. При подразненні цього центру електричним струмом відбувається посвітління всього тіла риби. У довгастому мозку розташовані і центри, що регулюють **роботу шлунково-кишкового тракту** та центри, що керують рухом плавців.

Особливе значення у складі довгастого мозку має група гангліозних клітин у вигляді своєрідної нервової сітки, яка зветься **ретикулярною формацією**. Вона починається у спинному мозку, далі зустрічається у довгастому, середньому і проміжному мозку.

Ретикулярна формація довгастого, середнього і проміжного мозку являє собою єдине у функціональному відношенні утворення, яке відіграє важливу роль в **регуляції багатьох функцій**.

Мозочок розташований у задній частині головного мозку, частково прикриває зверху довгастий мозок. Розрізняють середню частину – тіло мозочка – і два бокових відділи – вушка мозочка.

При повному видаленні мозочка спостерігається падіння тонуусу і порушення координації рухів риб – вони плавають по колу то в один, то в інший бік.

Мозочок також виконує координаційні функції, бере участь у регуляції процесів плавання і підтримання рівноваги тіла.

Видалення мозочка у риб, які ведуть активний спосіб життя (окуні, щуки та ін.) викликає значне порушення координації рухів, сенсорні порушення, повне зникнення тактильної чутливості, слабку реакцію на больові подразнення.

Мозочок у риб зв'язаний через аферентні і еферентні шляхи з тектумом, гіпоталамусом, довгастим і спинним мозком і може **служити вищим органом інтеграції нервової діяльності**. Це вказує на моторні і трофічні функції мозочка.

Середній мозок риб представлений двома відділами: «зоровим дахом» (тектумом), розташованим дорзально, і тегментумом, розташованим вентрально. Зоровий дах середнього мозку здутий у вигляді парних утворень – зорових долей. Ступінь розвитку зорових долей визначається ступінню розвитку органів зору. У сліпих і глибоководних риб вони розвинені слабо. В **середньому мозку** розташовується **вищий зоровий центр риб**. Тут же знаходиться **центр зорового хапаючого рефлексу**. Цей рефлекс полягає у тому, що рух очей, голови, всього тулуба риб, які регулюються із області

середнього мозку, спрямовані на те, щоб максимально сприяти фіксації об'єкта в області найбільшої гостроти зору риб – центральної ямки сітківки. В області **теgmentуму** розташовуються ядра нервів, які іннервують м'язи, що **змінюють ширину зіниці**.

Тектум тісно пов'язаний з мозочком, гіпоталамусом і через них – з переднім мозком. Тектум у риб є однією з найважливіших **систем інтеграції, він координує функції соматосенсорної, нюховної і зорової систем**. Тектум у риб, очевидно, є основним органом замикання тимчасових зв'язків.

Середній мозок риб є провідним центром регуляції руху.

Він також відіграє важливу роль у **регуляції забарвлення риб**.

Проміжний мозок складається із трьох утворень: епіталамусу – самої верхньої надгорбової області, таламусу – середньої частини, яка містить зорові горби, і гіпоталамусу – підгорбової області. Цей відділ мозку у риб частково прикритий дахом середнього мозку.

Епіталамус складається із епіфізу або пінеального органу і габенулярних ядер. **Епіфіз** – рудимент тім'яного ока. Він функціонує в основному як **ендокринна залоза**. Зорові горби розташовані в центральній частині проміжного мозку. Ядра зорових горбів є місцем диференціювання сприйняття різних видів чутливості. Сюди надходять аферентні сигнали від різних органів чуття риб, тут же відбувається аналіз і синтез аферентної сигналізації. Таким чином, **зорові бугри є органом інтеграції і регуляції чутливості організму**, а також вони беруть участь у здійсненні рухових реакцій. При руйнації проміжного мозку в акул відбувалось зникнення спонтанних рухів, а також спостерігалось порушення координації рухів.

Гіпоталамус виступає головним центром, куди надходить інформація з **переднього мозку**. Сюди поступають аферентні

імпульси від смакових закінчень і від акустико-латеральної системи. Еферентні волокна від гіпоталамусу йдуть до переднього мозку, до дорсального таламусу, тектуму, мозочка, нейрогіпофізу.

Передній мозок є центром нюхової рецепції. Він регулює зграйну поведінку риб. В його основі лежать смугасті тіла, до яких спереду примикають нюхові цибулини.

Передній мозок риб складається із двох частин. У його передній стінці розвивається парне утворення – нюхові долі. Оскільки передній мозок у риб являє собою мозкову частину нюхового апарату, деякі дослідники звать його нюховим мозком. Після видалення переднього мозку у риб зберігаються умовні рефлекси на світло, звук, магнітне поле, подразнення плавального міхура, подразнення бічної лінії, смакові подразники. Таким чином, дуги умовних рефлексів на ці подразники замикаються на інших рівнях головного мозку.

Поряд з нюховими передній мозок риб виконує і деякі інші функції. Видалення його приводить до зниження рухливої активності у риб. Вони починають плавати поза стадом, порушується формування умовних рефлексів, які спостерігаються в умовах стада. При видаленні переднього мозку риби втрачають ініціативу.

Передній мозок відіграє важливу роль і у статевій поведінці риб. Видалення обох його долей приводить до повної втрати статевої поведінки риб, зокрема, після видалення переднього мозку у риб втрачається захисно-оборонна реакція, здатність турбуватись про потомство, здібність до стайного плавання, зникають деякі умовні рефлекси, тобто спостерігається зміна складних форм умовнорефлекторної діяльності і загальноповедінкових безумовних реакцій. Ці факти дозволяють припустити, що передній мозок має загальний стимулюючий (тонізуючий) вплив на інші відділи мозку.

Спинний мозок займає хребетний канал від голови до хвоста риб (див. рис. 8). У передній частині тіла він переходить у довгастий мозок. Спинний мозок складається із центрального спинномозкового каналу, вздовж якого розташовуються нервові клітини переважно мультиполярного типу (з великою кількістю відростків). Він покритий трьома мозковими оболонками: м'якою, або судинною (внутрішньою), павутинною (середньою) і твердою (зовнішньою). Простір між м'якою і павутинною оболонками (підпавутинний простір) і спинномозковий канал заповнені спинномозковою рідиною. Внутрішня будова спинного мозку риб наведена на рис. 3.4.

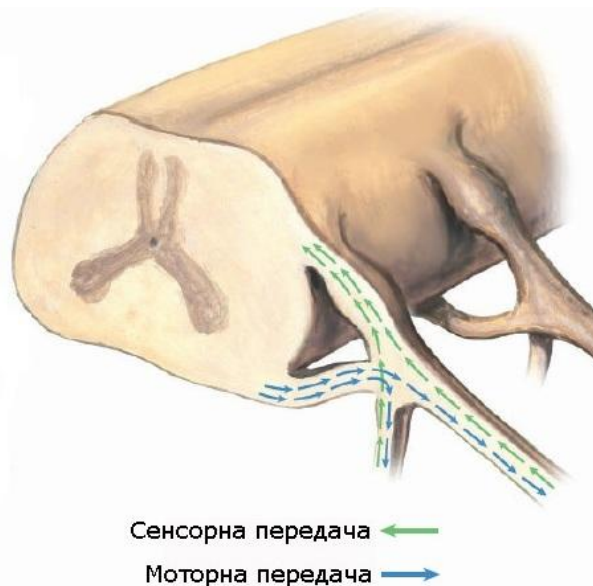


Рис. 3.4. **Внутрішня будова спинного мозку риб**

Спинний мозок риб функціонально розділяється на сегменти відповідно числу хребців, від яких відходять спинномозкові нерви. Вони виходять із вентральних (черевних) і дорзальних (спинних) корінців спинного мозку. Спинномозкові нерви виходять посегментно з правого і лівого боків тіла. Спинномозковий нерв потім розпадається на три гілки – **спинну, черевну і внутрішню**, які іннервують відповідні м'язи і кровоносні судини та внутрішні органи. До складу внутрішньої

(вісцеральної) гілки входять волокна **вегетативної нервової системи**.

Спинний мозок виконує **рефлекторну і провідникову** функції. **Рефлекторна** функція полягає у здійсненні спинним мозком простих рефлексів. **Спинний мозок** інервує всю скелетну **мускулатуру**, за виключенням **м'язів голови**, інервація яких здійснюється **черепно-мозковими нервами**.

Спинний мозок бере участь у здійсненні різних рухових реакцій тулуба і плавців.

Провідникова функція спинного мозку полягає у **проведенні збудження** як у **висхідному** напрямку – до головного мозку, так і у **нисхідному** – від головного мозку через спинний мозок по спинномозкових нервах до м'язів і різних органів. У спинний мозок надходять імпульси від різних рецепторів – пропріорецепторів м'язів, суглобів, зв'язок, інтеро- і екстерорецепторів. Ця інформація (аферентні імпульси) по бічних чутливих стовпах передається у довгастий мозок і мозочок.

При відділенні спинного мозку від довгастого настає явище шоку – тварина нездатна рухатись. Шок можна пояснити тим, що при порушенні зв'язку припиняється потік імпульсів від головного мозку, який регулює роботу спинного мозку, до його центрів, розташованих нижче перерізки.

У риб на відміну від інших тварин спинний мозок регенерує і його діяльність відновлюється. Після високої перерізки спинного мозку карась нездатний плавати. Через два місяці плавальні рухи у нього відновлюються.

3.2. Принципи рефлекторної теорії

У цілому, як центральна, так і периферична нервова системи, забезпечують координацію роботи всіх систем організму і пристосування його до мінливих умов навколишнього середовища – процеси адаптації. Якщо у першому випадку основною діяльністю ЦНС є безумовний рефлекс, то процеси адаптації забезпечуються переважно за рахунок умовних рефлексів.

Рефлекс – це реакція організму на подразнення рецепторів різними змінами внутрішнього і зовнішнього середовища за участю ЦНС, в якій відбувається розклад подразників, що надходять на рецептори, а потім їх об'єднання і синтез.

Існує декілька кваліфікацій рефлексів. І.П.Павлов розділив всі рефлекси за походженням на дві великі групи:

- рефлекси вроджені, безумовні, які передаються тварині за спадкоємництвом, і зберігаються у неї протягом всього життя. Такі рефлекси характерні для кожного виду тварин, тому їх ще називають видовими рефlekсами;
- рефлекси умовні, які набуваються протягом життя, і якщо їх не підкріплювати, вони згасають. У кожного індивідууму виробляються свої умовні рефлекси, тому їх ще називають індивідуальними рефlekсами.

За біологічними ознаками виділяють харчові, оборонні, статеві, орієнтовні, позотонічні і локомоторні рефлекси. Харчові рефлекси пов'язані з пошуком, прийомом і переробкою їжі; оборонні – різного роду захисні реакції; статеві – характеризуються специфічною статевою поведінкою; орієнтовні – сприяють орієнтації у просторі. До

орієнтовних рефлексів можна віднести рефлекс «що таке» (за І.П. Павловим) – настрожування, повернення голови у бік джерела світла або звуку, які з'явилися зненацька, перерозподіл тону мускулатури тулубу і кінцівок, підготовка до втечі або нападу. Позотонічні рефлекси пов'язані з прийняттям твариною характерної для неї пози, локомоторні – з рухомими реакціями.

В залежності від розташування подразнюючого рецептора виділяють екстерорецептивні рефлекси, які виникають при подразненні зовнішньої поверхні тіла (шкіри, слизових оболонок), інтерорецептивні, що виникають при подразненні рецепторів внутрішніх органів, і пропріорецептивні – при подразненні рецепторів скелетних м'язів, суглобів.

Інколи розділяють рефлекси за тим органом, який бере участь у реакції-відповіді. Якщо це буде м'яз, то рефлекси зветься **моторними, рухомими**, якщо залоза – **секреторними**, якщо судина – **судиннорухомими**.

Як безумовний, так і умовний рефлекс може бути здійснений за наявності рефлексорної дуги.

Рефлексорна дуга являє собою сукупність різних утворень нервової системи, що беруть участь у виконанні рефлексорних реакцій (рис. 3.5).

До складу рефлексорної дуги входять наступні утворення:

- 1) *рецептори* – нервові закінчення, в яких енергія зовнішнього подразнення перетворюється на нервові імпульси;
- 2) *аферентні (чутливі) нервові волокна* – відростки біполярних клітин спінальних гангліїв, якими збуджуючі нервові імпульси йдуть у ЦНС;

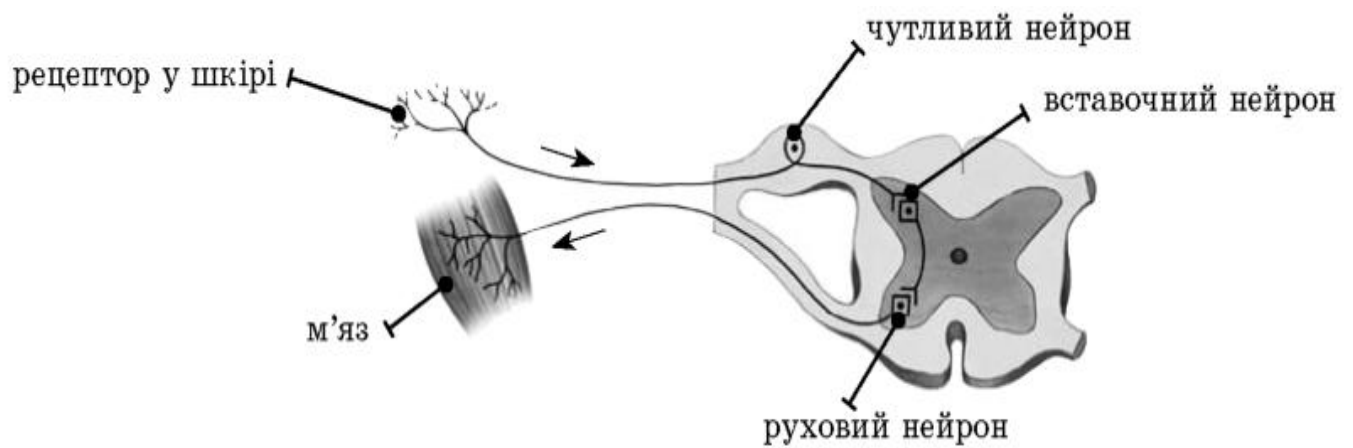


Рис. 3.5. Рефлекторна дуга у риб

- 3) *нервовий центр* – ділянка ЦНС, де еферентні імпульси піддаються обробці, сумації, трансформації, посиленню або гальмуванню а також переключенню на відповідний еферентний нейрон;
- 4) *еферентні (центробіжні) нервові волокна*, якими нервові імпульси передаються в органи – виконавці (м'язові, пігментні або секретуючі клітини).

3.3. Елементи поведінки риб

Поведінка риб формується в ході онтогенезу, поступово ускладнюючись і набуваючи більшої різноманітності.

Найбільш простою руховою реакцією є **кінез**, тобто збільшення рухової активності у відповідь на несприятливий або подразнюючий вплив. Кінези спостерігаються вже на пізніх стадіях ембріонального розвитку. Рух ембріону в середині яйцевої оболонки прискорюється у відповідь на зниження вмісту кисню, що сприяє покращенню газообміну, а також більш швидкому розриву оболонки і викльову.

Викликати різкі рухи ембріону у ікринці можна дією подразнюючих речовин, наприклад, оцту, спирту. Кінез сприяє переміщенню личинок із місць з несприятливими умовами мешкання в кращі умови, де рухливість личинок зменшується. Кінез не має певної спрямованості, але приводить до переміщення в кращі місця. Характер кінезу носить так звану панічну оборонну реакцію таких дрібних зграйних риб, як верхівки, атерини, піщанки. Їх швидкий безладний рух заважає нападаючому хижаку зосередити погоню і напад за окремою жертвою.

Більш складною формою поведінки риб є **таксис**, тобто спрямоване переміщення. Таксис може бути негативним (уникнення) і позитивним (приваблення). Личинки лососей мають негативний фототаксис – вдень вони ховаються у гравії, що рятує їх від хижаків. Позитивний фототаксис личинок коропових риб допомагає їм уникати задухи поблизу дна. Відношення до умов середовища і напямом таксисів можуть змінюватися з віком, у результаті метаморфозу, в ході сезону і за інших причин.

У формуванні різних компонентів поведінкових реакцій мають значення як генетичні чинники, так і впливи зовнішнього середовища. Таким чином, не можна протиставляти вроджені і індивідуально придбані форми поведінки. Має значення лише відносна роль вродженого і придбаного у формуванні даного акту поведінки. Вроджене і придбане у поведінці значно переплітаються. Навчатися риби починають ще до викльову.

Кора головного мозку, яка відіграє значну роль у виробленні умовних рефлексів у вищих тварин, у риб відсутня. Однак вони здатні виробляти умовні рефлекси. Умовні рефлекси у риб мають деякі особливості, пов'язані з відсутністю кори головного мозку. Формування умовних рефлексів у риб відбувається досить важко.

Вони відрізняються нестійкістю, складністю вироблення диференційовок. У риб відсутня високорозвинена диференційна здатність реагувати на дію різноманітних чинників зовнішнього середовища. Вони розрізняють обмежену кількість подразників, які характеризують основні, але прості властивості середовища існування.

У міног, ганоїдних і поперечноротих риб умовні рефлекси відрізняються нестійкістю протягом одного досліду, вони швидко слабнуть і згасають на інший день. У костистих риб умовні рефлекси виробляються швидше, регулярно проявляються як протягом досліду, так і у наступні дні.

Велике практичне значення може мати вироблення оборонних умовних рефлексів на хижака у молоді, яка випускається рибоводними заводами у природні водойми. Молодь, яка вирощена на заводі, стає легкою здобиччю хижаків, оскільки не має ні індивідуального, ні видового досвіду контактів з ворогами.

В умовах рибоводних підприємств риби швидко звикають до певного часу годівлі, виду їжі, способу її роздачі. Вони **демонструють досить точне почуття часу і часову пам'ять**. Це не що інше, як вироблення умовних рефлексів.

Використовуючи умовні рефлекси, досліджують різні сторони біології риб: спектральну чутливість ока, здатність розрізняти силуети, силу і частотні характеристики звуку, пороги смакової чутливості, роль різних відділів нервової системи, дію наркотиків і токсикантів.

У природному середовищі поведінка риб залежить від способу життя. Зграйні риби мають здатність до погоджених маневрів. Поява хижака або кормових організмів біля одного краю зграї примушує відповідним чином реагувати всю зграю, включаючи особин, які не

могли бачити подразник. У даному випадку вони демонструють наслідування поведінкових реакцій. Однією із різновидностей наслідування є рух за лідером – особиною, в поведінці якої не відчувається елементів коливань. Часто лідером виступають особини, які мають індивідуальний досвід в даній ситуації. Наприклад, коропи легше навчаються брати корм на льоту, якщо до них підсаджена форель. Дикі коропи в акваріумі швидше починають брати їжу, якщо вони посаджені до «вчених».

Зграйні пелагічні риби, як правило, еквіпотенціальні, тобто рівнозначні. Донні риби частіше бувають осідлими, охороняють територію, яка забезпечує їх живлення, притулок, нерестовище.

При груповому мешканні риб може виникати **«соціальна ієрархічна організація»** з домінуючими і підлеглими рибами. Наприклад, в акваріумі з самцями мозамбікських тиліпій головним є найбільш темний за забарвленням самець, наступний в ієрархії – світліший самець, а підлеглі самці за забарвленням не відрізняються від самиць і в нересті не беруть участі. У деяких видів морських окунів підлеглі самці можуть перетворюватись в самиць, домінуючі самиці можуть маскулінізуватися – перетворюватись у самців під дією власної гормональної системи.

Статева поведінка риб може досягати значної складності, включаючи елементи «демонстрації краси», «залицання», «суперництва».

Ряд риб будують «гнізда» – риють ґрунт, очищують камені і травинки, споруджують пінисті шапки, навіть склеюють своєю слиною справжні споруди із водоростей (рис. 3.6).

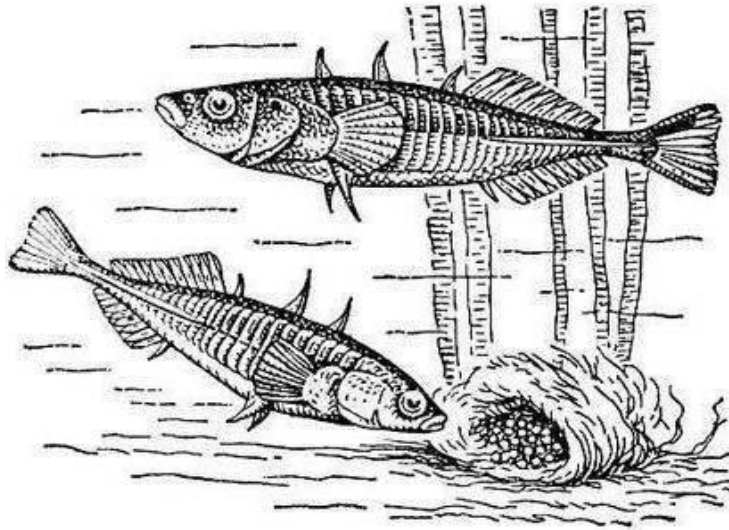


Рис. 3.6. Турбота про потомство у риб

Складна нерестова і родинна поведінка характерні для риб з невисокою індивідуальною плодючістю. Деякі риби турбуються про ікру, личинок і навіть мальків – піднімають тих, що впали, носять їх у роті. Молодь деяких видів пасеться поблизу батьків, ховається у них в ротовій і зябровій порожнинах. Мальки деяких риб живуть під парусом або між щупальцями жалячих медуз.

Пластичність поведінки риб велика. Вони можуть існувати в умовах, які мають мало спільного з їх природним середовищем існування.

Запитання для самоперевірки

1. Вкажіть складові частини центральної нервової системи риб.
2. Які функції виконує головний мозок риб?
3. Вкажіть складові частини головного мозку риб.
4. Які функції виконує довгастий мозок риб?
5. Які життєво важливі центри риб знаходяться у довгастому мозку?
6. Яка будова та функції середнього мозку риб?
7. Які функції проміжного мозку риб?
8. Яка функція мозочка риб?
9. Яка функція переднього мозку риб?

10. Охарактеризуйте будову і функції спинного мозку риб.
11. У чому полягають принципи рефлексорної теорії?
12. Вкажіть, які рухові реакції риб називають кінезами.
13. Охарактеризуйте особливості кінезів у риб.
14. Вкажіть, які рухові реакції риб називаються таксисами.
15. Охарактеризуйте особливості таксисів у риб.
16. Чим відрізняються кінези і таксиси риб?
17. Охарактеризуйте складні форми поведінки риб.
18. Які безумовні рефлекси здатні формувати риби? Які їх особливості у порівнянні з наземними тваринами?
19. Які умовні рефлекси здатні формувати риби? Які їх особливості?
20. Охарактеризуйте складні форми поведінки риб.
21. Які відділи нервової системи відповідають за складні форми поведінки у риб?
22. Вкажіть переваги використання безумовних і умовних рефлексів риб у практиці рибництва.

ТЕМА 4. ФІЗИОЛОГІЯ ОРГАНІВ ЧУТТЯ І РЕЦЕПЦІЇ РИБ (СЕНСОРНА СИСТЕМА РИБ)

- 4.1. Сенсорна система риб**
 - 4.2. Органи нюху і нюхова рецепція**
 - 4.3. Органи смаку і смакова рецепція**
 - 4.4. Тактильні рецептори риб**
 - 4.5. Електричні імпульси риб**
 - 4.6. Бокова лінія як орган чуття риб**
 - 4.7. Слуховий аналізатор риб**
 - 4.8. Органи зору риб**
-

4.1. Сенсорна система риб

Загальною властивістю усіх живих організмів є їхня здатність реагувати на зовнішні подразники. Зв'язок організму з навколишнім середовищем здійснюється за допомогою органів чуття, або сенсорної системи, яка сприймає подразнення і передає їх у центральну нервову систему. Риби реагують на розчинені у воді речовини, хімічний склад води, наявність токсичних речовин, механічні впливи, температуру води, світло, звук, електричний струм, зміни положення тіла тощо.

Сенсорна система риб – це складний комплекс нервових утворень, що сприймає та аналізує подразники визначеної природи, які діють на організм. Вона складається з трьох відділів – рецепторного, доцентрових шляхів і коркового, де здійснюється процес сприйняття та обробки сигналу і формування реакції-відповіді на дію подразника.

До сенсорної системи риб входять органи хімічної рецепції, що включають органи нюху, смаку, загального хімічного відчуття,

необхідні для одержання інформації про розчинені у воді речовини і смак їжі, сейсмоденситивні органи, термо- та електрорецептори, органи слуху, зору тощо.

4.2. Органи нюху і нюхова рецепція

Відомо, що вода – добрий розчинник, а тому риби повинні мати гарно розвинені **органи нюху і смаку**. Під час відшукування корму ці органи мають більш важливе значення, ніж органи зору. Встановлено, що багато речовин приваблюють риб своїм запахом чи смаком. У той же час їх лякає, наприклад, витяжка із шкіри деяких хижих риб, або поранених чи мертвих.

Органи нюху відіграють велику роль у період нерестових міграцій риб. За їх допомогою прохідні риби знаходять шляхи у ті річки, де вони народилися. Лососеві, наприклад, «запам'ятовують» запах річки або струмка (запах дому – homing), де вони виклюнулись із ікринки, і після нагулу в морі повертаються для розмноження у рідну водойму.

За токсичного забруднення водойм нюхова і смакова рецепція дозволяє виявляти отрути та відходити у чисті зони.

Хемокомунікація риб здійснюється за допомогою сприймаючих хімічні подразники рецепторів, розташованих у парному органі нюху, який знаходиться на дорсальній поверхні їх голови.

Орган нюху більшості риб представлений парою ніздрів, у круглоротих ніздрия непарна – вона неповною складкою ділиться на два відділи: передній вхідний і задній вихідний, хоча у деяких видів (терпуги, бельдюги, колюшки та ін.) з кожного боку є по одному отвору. Сам орган нюху риб являє собою нюховий мішок, вистелений

слизовою оболонкою, яка утворює фігурні складки – розетки різної форми і величини (рис. 4.1).

Вода, яка надходить до нюхової порожнини, омиває нюхові складки, які складають нюхову розетку. Поверхня цих складок покрита нюховим епітелієм, товщина якого у різних видів риб неоднакова і коливається в межах від 20 до 130 мкм. До складу нюхового епітелію входять рецепторні, опорні, слизові та базальні клітини (Dartsch et al., 2003). Виявлено три різних типи рецепторних клітин – війчасті, мікровілярні і криптальні (Leiske et al., 2003). Крім того, в нюховому епітелії є також хлоридні клітини, які, можливо, беруть участь у підтриманні іонного складу слизу над рецепторною мембраною (Ружинская и др., 2001).

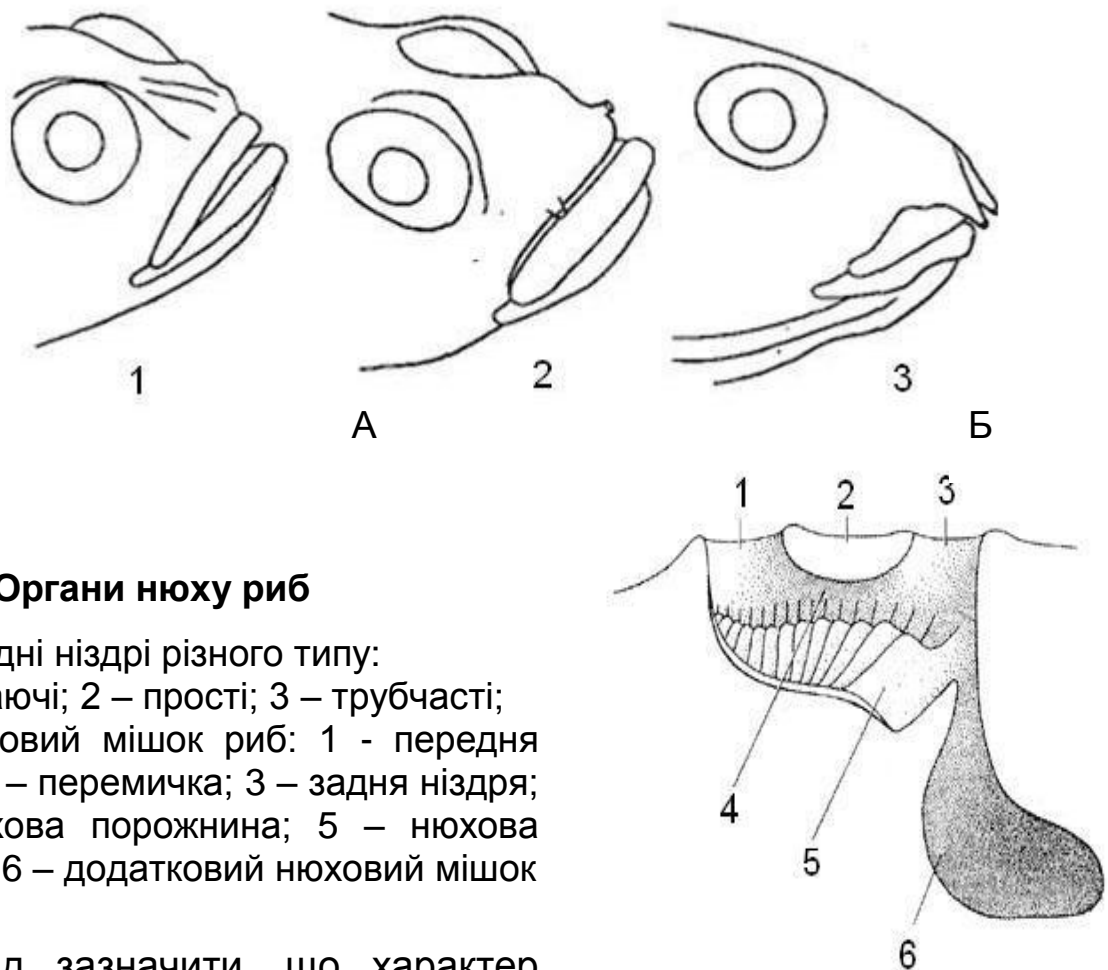


Рис.4.1. Органи нюху риб

А – передні ніздрі різного типу:
 1 – звисяючі; 2 – прості; 3 – трубчасті;
 Б – нюховий мішок риб: 1 - передня ніздря; 2 – перемичка; 3 – задня ніздря;
 4 – нюхова порожнина; 5 – нюхова складка; 6 – додатковий нюховий мішок

Слід зазначити, що характер

розподілу рецепторних клітин по боковій поверхні нюхових складок і кількість рецепторних клітин у різних видів риб неоднакова. У риб старших вікових груп їх значно більше, ніж у молодших.

Ступінь розвитку органів нюху дозволяє розділити риб на **мікро- і макросматиків**. У мікросматиків органи нюху розвинені слабо, а їжу вони добувають в основному за допомогою органів зору (денні хижаки). У макросматиків (акули, прохідні лососеві, нічні хижаки – миньок, річковий вугор та ін.) органи нюху є провідними серед інших органів відчуття. Ці риби дуже чутливі до запахів. Нюхові мішки у них великі, а нюхові розетки з багаточисельними складками. У мирних стайних риб нюх і зір розвинені однаково.

До органів нюху підходять не тільки нюхові нерви, які відходять від переднього мозку, але й волокна трійчастого нерва, як у вищих хребетних тварин.

За допомогою органів нюху риби здатні знаходити їжу, здійснювати контакти між особинами одного виду, розрізняти стать, стан (стрес, смерть), розпізнавати види риб, водних безхребетних і водяні рослини, орієнтуватися у період міграцій.

Наприклад, акули можуть розпізнавати запах крові на відстані 2 км, блискавично збираючись біля жертви. Річковий вугор, реагує на запах фенілетилового спирту у мізерній концентрації на рівні $3 \cdot 10^{-20}$ мг/л (у такому випадку кількість цієї речовини в його нюхових мішках становить всього 2 – 3 молекули).

Риби досить чутливо реагують на сигнали небезпеки, так звані сполуки переляку, які виділяються із їх шкіри при пораненні. Реакція переляку у різних риб неоднакова: одні зариваються у мул, інші затаюються, треті випливають із води тощо.

4.3. Органи смаку і смакова рецепція

Нюхова рецепція риб здійснюється за схемою, наведеною на рис.4.2.

Органи хімічної ненюхової рецепції сприймають смакові відчуття і загальні хімічні подразники, тобто інформацію щодо солоності, активної реакції водного середовища (рН), вмісту у воді вуглекислоти тощо. Вони представлені **смаковими цибулинами** (рис.4.3), які формуються закінченнями лицевого (V11) (на шкірі і вусиках), язиково-глоткового (1X) і блукаючого (X) в ротовій порожнині та на зябрах нервів; клубковидними і кушовидними клітинами, які належать блукаючому (X) і трійчастому (V) нервам, а також веретеноподібним клітинам, які є закінченнями спинномозкових нервів; вільними нервовими закінченнями трійчастого (V), блукаючого (X) і спинномозкових нервів.

Смакова система риб складається з двох підсистем: **екстра- і інтраоральної**. Смакові цибулини розташовані у ротоглотковій порожнині на губах, вусиках, бокових поверхнях тіла, спинних і хвостових плавцях, а також на зябрових дугах риб.

Вони мають яйцеподібну або грушоподібну форму. Їхній розмір варіює у межах 30 – 80 мкм у висоту і 20 – 50 мкм у ширину.

Щільність розташування смакових цибулин у різних видів риб відрізняється і залежить від розташування рецептивних полів і розміру особин (Hara, 1971; Sorensen, Caprio, 1998). Вони знаходяться у товщі багат шарового епітелію.

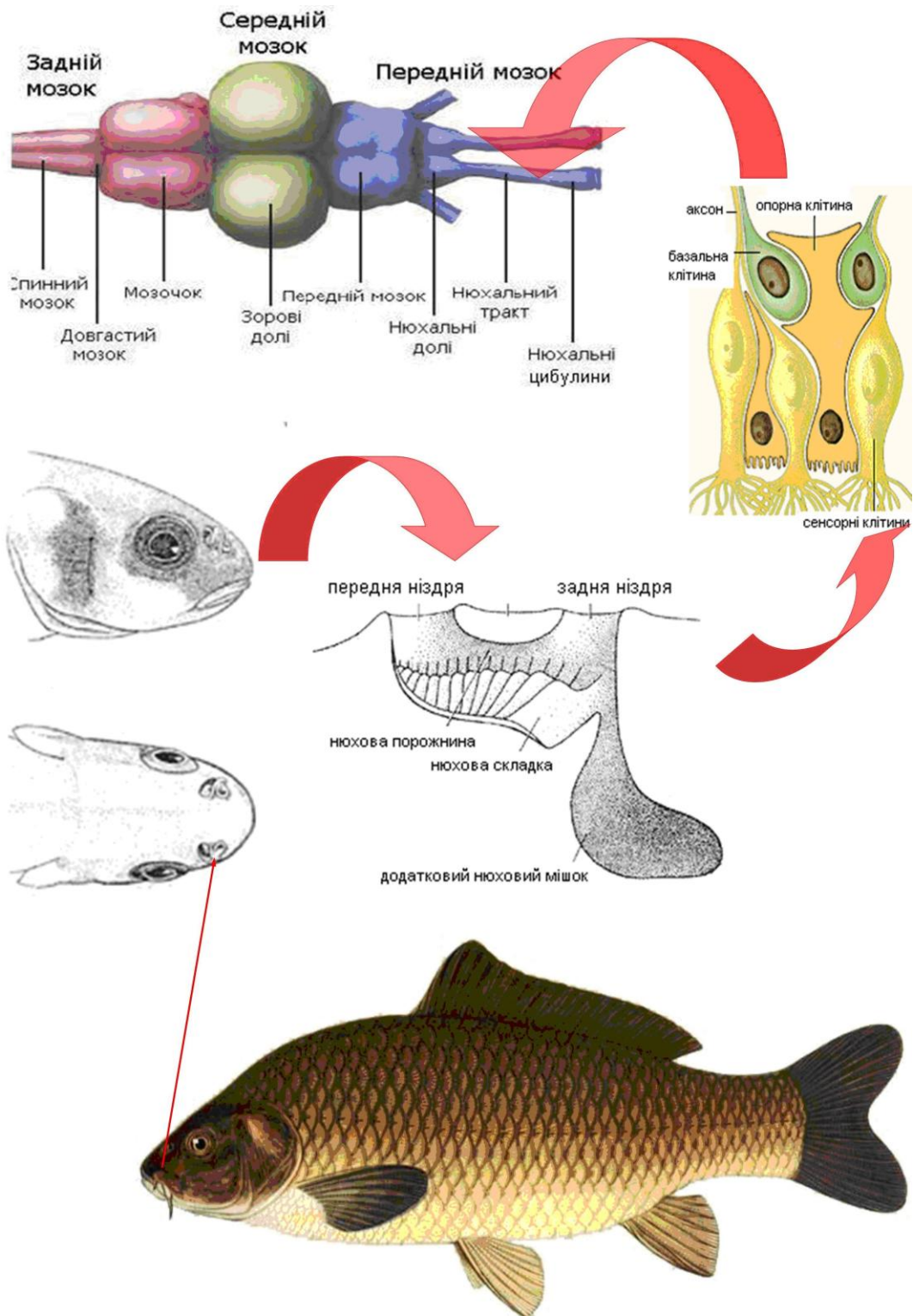


Рис. 4.2. Нюхова рецепція риb

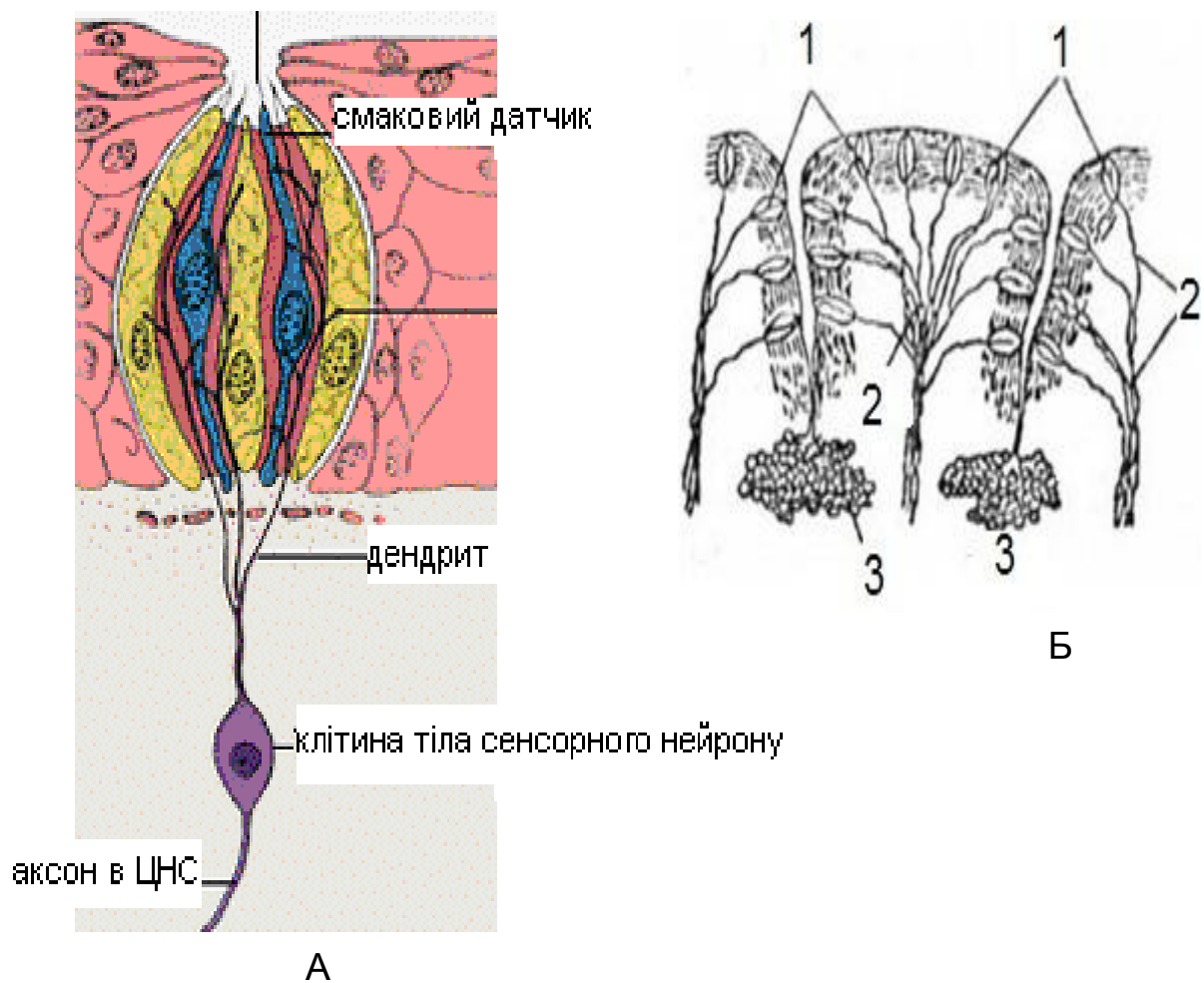


Рис. 4.3. Смакова цибулина риби

А – загальний вигляд і зв'язок з ЦНС; Б – внутрішня будова: 1 – смакові цибулини; 2 – нервові волокна; 3 – слизові залози

Кожна смакова цибулина включає декілька типів рецепторних клітин, у тому числі серотонінергічні клітини (Finger; 1997), які являють собою спеціалізовані епітеліальні клітини, що утворюють синапси зі смаковими нервовими волокнами.

За допомогою органів смаку риба спроможна уловлювати зміни концентрації солоності води до 0,3‰, вуглекислоти до 0,8 мг/л, кислотності до 0,05 одиниць рН. **Центр хімічної нюхової рецепції риби розташований у довгастих мозку** (рис. 4.4).

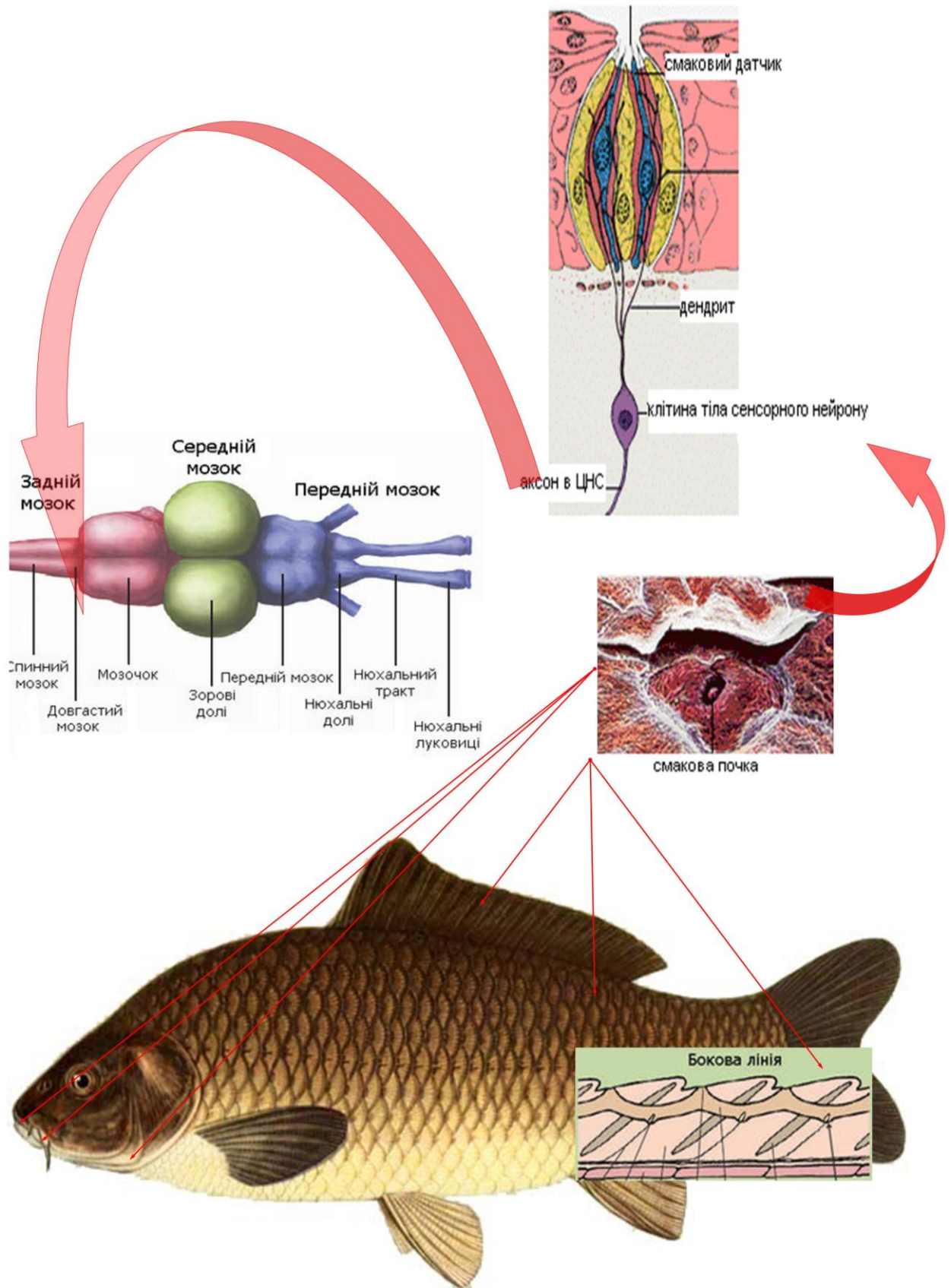


Рис. 4.4. Смакова рецепція у риби

Риби здатні сприймати різні відтінки смаку – **солодке, гірке, солоне, кисле**. Чутливість їх до деяких розчинів у багато разів перевищує здатність людини сприймати відтінки смаку (до кухонної солі в 205 разів, хініну – в 24 рази, фруктози – в 2,6 раза).

Сигнали смакових рецепторів передаються до мозку риб через декілька різних нервів: шкіряні рецептори передають подразнення через лицевий нерв, сигнали рецепторів, розташованих у роті та на зябрах, передаються через язико-глотковий та блукаючий нерви.

4.4. Тактильні рецептори риб

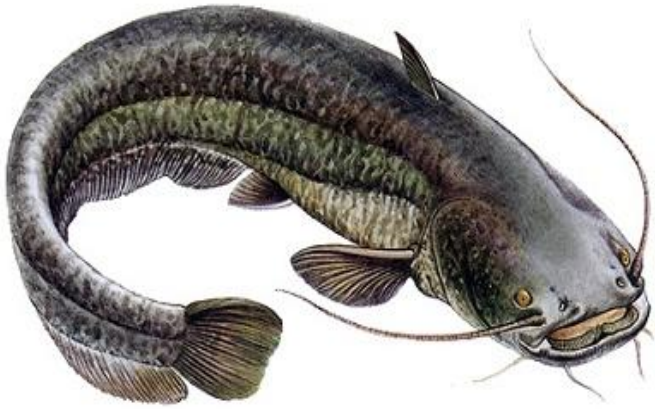
Певну інформацію про навколишнє середовище риби дістають за допомогою **органів дотику** (тактильних рецепторів шкіри). Вони розташовуються у них переважно на голові, навколо губ, а в багатьох видів – на вусиках і плавцях (рис. 4.5 а). Наприклад, барабуля, мерланг, миньок, сом, в'юн та інші досліджують дно водойм за допомогою вусиків.

риби за допомогою дотику спроможні пеленгувати джерело коливань, якщо величина зсуву частинок води досягає кількох міліметрів.

Орієнтація риб у товщі води за вертикаллю здійснюється за зміною гідростатичного тиску, що забезпечується **барорецепцією**

Деякі види печерних риб (рис. 4.5 б), позбавлені очей, цілком нормально орієнтуються і переміщуються у просторі, покладаючись тільки на органи дотику.

Органом сприйняття змін тиску у багатьох видів риб є плавальний міхур, який здатен змінювати свій об'єм під час зміни тиску. Дотик, як контактний орган сприйняття, найбільш розвинений у придонних видів і мешканців каламутних вод, а також у тих риб, які активні вночі.



а)



б)

Рис. 4.5. Органи дотику у риб

На близьких відстанях, що вимірюються сантиметрами, глибини перебування риб (рис. 4.6). Барочутливість риб досягає 0,4 – 2 см водного стовпа за швидкості зміни 10 см / с.

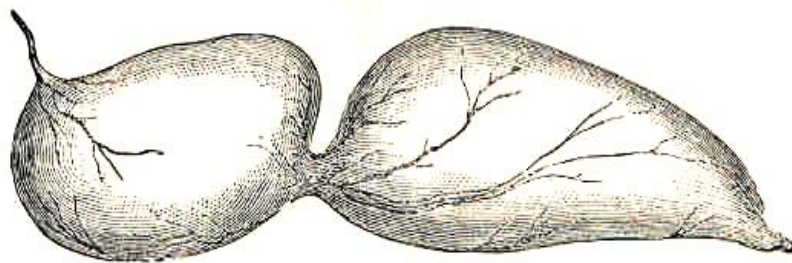


Рис. 4.6. Плавальний міхур риб

Риби мають добре розвинену систему **терморецепторів** і реагують навіть на незначні зміни температури води. Найбільш чутливі до змін температури водного середовища морські риби. Термочутливі органи у них розташовані по всьому тілі. Маючи високу термочутливість, риба за найменшими змінами температури може розрізнити теплі і холодні течії не тільки у прибережжі, а й у гирлах

річок, відкритому океані. Для кожного виду риб існує температура, якій вони віддають перевагу – **термо-преферендум**.

4.5. Електричні імпульси риб

Одним із важливих каналів комунікації різних видів риб є **електричний**. Практично всі риби здатні генерувати і сприймати електричні імпульси. За силою і характером вироблених електричних імпульсів риб умовно поділяють на три групи:

- 1) **сильноелектричні** (створюють навколо себе сильні електричні поля, близько десятків вольт на сантиметр);
- 2) **слабоелектричні** (генерують пульсуючі поля невисокої потужності);
- 3) **неелектричні**.

Сильноелектричними є електричний сом, електричний вугор, електричний скат (рис. 4.7); слабоелектричними – мормири (*Mormyridae*, рис. 4.8), гімнарх (*Gymnarchidae*), гімнот (*Gymnotidae*) та ін.; неелектричними – більшість інших риб.



Рис. 4.7. Електричний скат

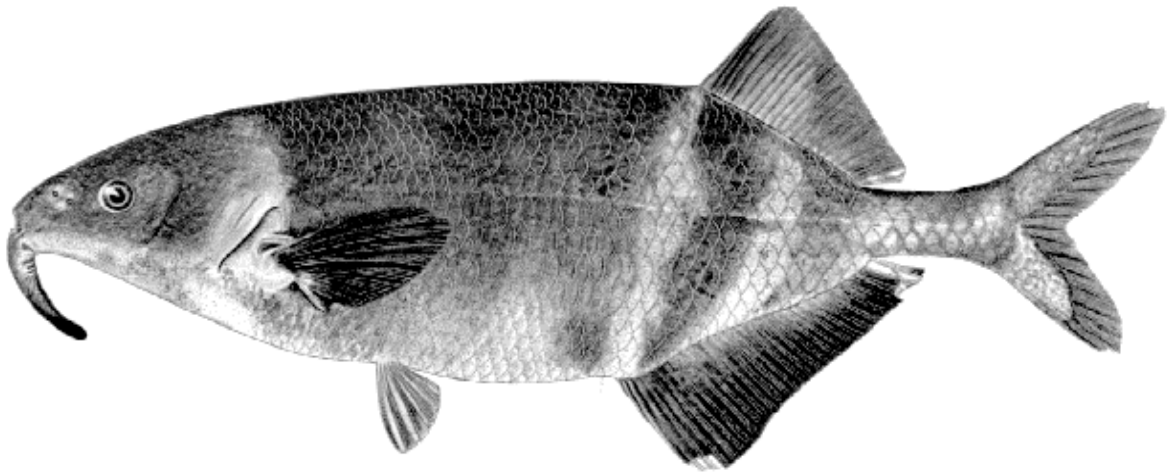


Рис. 4.8. Риби-слони (*Mormyridae*)

Представники двох перших груп риб мають спеціалізовані **електричні органи**. Вони являють собою парні утворення, які симетрично розташовані з обох боків тіла і складаються з елементарних електрогенераторів – електричних пластинок, зібраних у декілька стовпчиків, які укладені один на один (рис. 4.9).

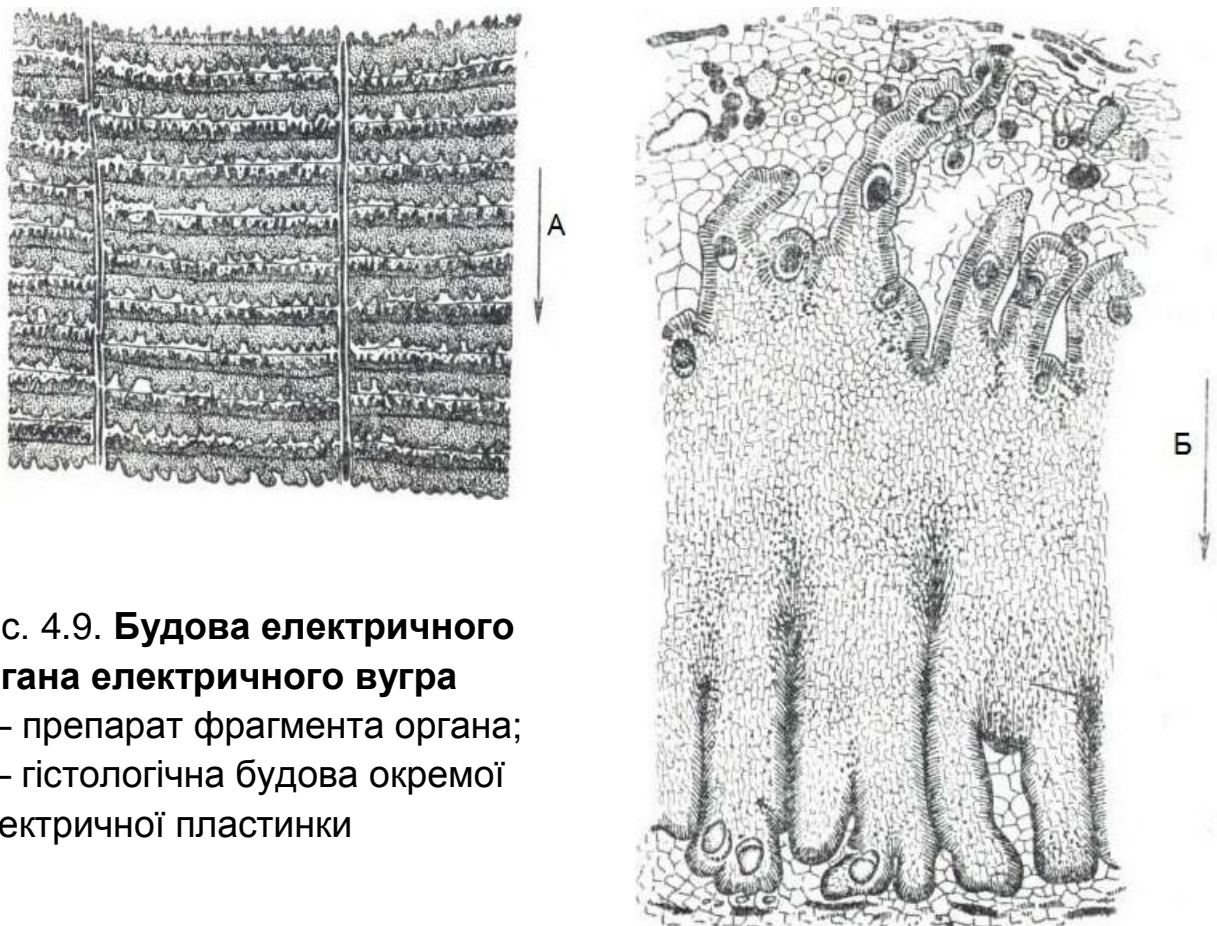


Рис. 4.9. **Будова електричного органа електричного вугра**
А – препарат фрагмента органа;
Б – гістологічна будова окремої електричної пластинки

Оскільки у пластинок полярність різних сторін неоднакова, то зв'язок їх у стовпчиках є типом послідовного електричного сполучення, що значно збільшує загальний потенціал розряду. Ряди стовпчиків також з'єднані між собою, але вже за типом паралельного електричного сполучення. Завдяки цьому збільшується сумарна сила струму розряду (Лаздин, Протасов, 1977).

У більшості електричних риб основними елементами електричних органів є змінені і значно сплющені м'язові волокна, у деяких вугрів – нервові клітини, у електричного сома – залозисті клітини. Ці видозмінені клітини і називаються електричними пластинками.

Електричні пластинки мають досить великі розміри. Їх стовпчики багаті на судини і нерви. Загалом такий стовпчик схожий на відомий електричний прилад – вольтовий стовп. Риби, які мають такий орган, можуть вивільняти зібраний запас електричної енергії, викликаючи сильний удар. Характер і напруга імпульсів, які генеруються електричними пластинками, обумовлені їх конструкцією і комбінацією мембран.

Один бік електричної пластинки, до якої підходять нервові закінчення, називається мембраною, нервовою, або лицевою стороною пластинки. Вона управляє розподілом іонів натрію, калію і хлору. До другої сторони пластинки підходять кровоносні судини. В момент збудження лицева, або нервова сторона пластинки стає електронегативною, а протилежна – електропозитивною (рис. 4.10).

Неелектричні риби спеціальних електричних органів не мають, і створювані ними слабкі електричні імпульси (100 – 200 мкВ) утворюються у результаті нервово-м'язової діяльності.

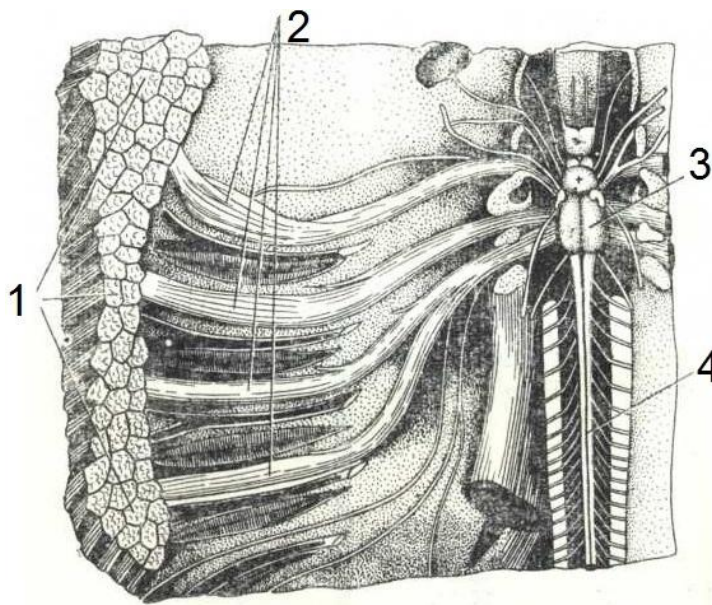


Рис. 4.10. Іннервація електричного органу *Gymnnotus pado occidentalis*

- 1 – електричний орган,
- 2 – нервові стовбури,
- 3 – головний мозок,
- 4 – спинний мозок.

Відчуття **електричного поля** притаманне багатьом видам риб, не тільки тим, які можуть самі генерувати електричні розряди. Електричні сигнали вловлюються за допомогою спеціальних **ямкових органів** на поверхні тіла. Ямкові органи заповнені гелеподібною речовиною, яка проводить електричний струм та вміщує у собі **електрорецепторні клітини**, які утворюють синапси з нейронами.

Сприйняття рибами біоелектричних полів відбувається по-різному.

У електричних риб, за виключенням електричного сома і звідаря, є спеціальні **електрорецептори**, що відносяться до органів дотику бокової лінії. Вони за своєю будовою мають схожість з чутливими клітинами системи бокової лінії, однак на вершині у них немає волоска.

У неелектричних риб (крім хрящових, деяких осетрових, сомових) електрорецептори не виявлені. Між тим ці риби також мають гарну здатність сприймати електричний струм, що діє безпосередньо на їх м'язову або нервову системи, чи на інші рецептори.

Про те, що риби здатні створювати електричні розряди, знали ще у стародавніх Греції і Римі. Про електричних скатів писав у своїй

«Історії тварин» грецький філософ Арістотель. У Римській імперії для патриціїв в спеціальних акваріумах тримали скатів-торпедо і користувались їх розрядами для лікування ревматизму. У похмурому середньовіччі, коли всюди бачили відьом, такі «ліки» вже не застосовували.

Електричні органи у всіх риб побудовані приблизно за однією і тією ж схемою: «електричні батарейки» у тілі риб з'єнані паралельно. Стовпчики батарей складаються з великої кількості послідовно з'єднаних елементів, роль яких відіграють спеціалізовані електрогенераторні клітини. Електричний струм у них виникає у результаті **хімічних процесів**, що відбуваються під **впливом нервових імпульсів**, які надходять **до клітин з мозку**. Потужний електричний розряд риб виникає у результаті складання потенціалів окремих електрогенераторних клітин.

Електричні органи існують у риб-«електриків» на всіх стадіях розвитку, але функції їх різняться: у одних є тільки приймачі; в інших – батареї, що виробляють слабкі струми для відлякування ворогів; треті використовують електричні розряди для полювання – оглушають або вбивають здобич.

Найбільш просто побудовані електричні органи у чорноморського ската – морського kota (*Dasyatis pastinaca*). Морські коти не можуть виробляти електричний струм, а сприймають біоструми, що виникають при рухові інших риб. Своїм «приймачем» морський кіт користується для полювання, виявляючи навіть замаскованих камбалу і барабулю за слабкими електричними розрядами, що утворюється в їхніх тілах при диханні.

Струм напругою 60 – 70 вольт виробляють батареї електричних скатів-торпедо (*Torpedo narke*). Ці живородні риби найчастіше

зустрічаються біля східних берегів Північної Америки, в Індійському океані і Середземному морі. Такі скати застосовують свою електричну зброю, головним чином, для оборони, але можуть за її допомогою і виявляти здобич, а також знаходити своїх родичів. Для людини струм електричного ската відчутний. У тих районах моря, де торпедо багато, наприклад, біля берегів Португалії, рибалки вибирають неводи в гумових рукавицях і чоботах.

У річці Ніл, а також в озерах і річках Західної Африки, живе електричний сом (*Malapterurus electricus*). Це велика риба – до одного метра завдовжки. Його «батареї», розташовані по всій поверхні тіла, безпосередньо під шкірою, і займають біля 1/4 маси тіла. Сом успішно використовує електричні органи для полювання: електричні розряди паралізують жаб і дрібну рибу, які стають легкою здобиччю господаря «електростанції».

Найпотужнішим джерелом струму озброєний електричний вугор (*Electrophorus electricus*). Він не родич європейського вугра і належить до коропоподібних. Живе у прісноводних водоймах Південної та Центральної Америки. Його довжина сягає трьох метрів, а електричні органи, що займають більше 2/3 довжини тіла, здатні давати струм напругою до 500 вольт. Такої напруги цілком достатньо, щоб вбити велику рибу і оглушити людину. На полювання електричні вугрі виходять уночі. Вугор підбирається до здобичі і запускає свою «електростанцію». Все живе, що опинилося в зоні дії електричного розряду, миттєво гине, і вугор поїдає найбільшу здобич. Електричні вугри завдають великої шкоди рибному господарству, хоча їх м'ясо користується попитом у місцевого населення. Розповідають, що раніше їх добували дотепним способом: перед початком полювання у водойму, багату вуграми, заганяли стадо корів або коней, на яких

струм такої сили не діє. Вугри, обороняючись від «загарбників» водойми, обстрілювали їх електричними «залпами» і швидко розряджали свої «батареї». Тоді рибалки заходили у воду і били «обеззброєних» вугрів списами.

Деякі види риб – звіздари (*Uranoscopus scaber*) або морські корівки теж мають електричні органи, розташовані на голові. Коли звіздар лежить на дні, очі і рот у нього звернені догори. Як тільки біля рота з'являється потенційна здобич, електричні органи «астролога» приймають сигнал і посилають у бік неї розряд. Приголомшена здобич падає прямо в рот. У «коров'ячому» раціоні креветки, краби, рачки, мальки донних риб, кільчасті черви, піщанки. Улюблена їхня «страва» – бички.

Цікаво, що струм, який генерується рибами, не діє на собі подібних. Вчені проводили такий дослід: в акваріум з маленькими електричними сомиками пустили крупного лина. Незабаром він виявлявся мертвим, а всі сомики були неушкодженими.

Певні види риб найінтенсивніше генерують електричні розряди у період розмноження. Це явище спостерігається у чорноморських горбиків, губанів, морських півнів.

У момент збудження навіть так звані неелектричні риби (морський миньок, річковий вугор, горбиль, хамса, атерина та ін.) здатні генерувати слабкі електричні розряди. Це спостерігається, наприклад, під час їх різкого руху. Пічкур звичайний – мешканець багатьох наших річок – за певних умов, наприклад, під час переляку, може генерувати слабкі електричні розряди, тривалість яких складає понад 980 мс. Щука генерує розряди, тривалість яких у два рази більша. Проте серед наших риб є й такі, що мають спеціальні органи

для генерації електричних розрядів. До них належать скат, морська лисиця.

4.6. Бокова лінія як орган чуття риб

Сейсмосенсорна система риб включає органи чуття бокової лінії. Спостерігаючи за рибами в акваріумі, доводилось бачити, що вони не натикаються на підводні предмети. Складається враження, що їм допомагають органи зору – очі. Проте вони не натикаються і на скляні прозорі стінки акваріума. Уважно придивившись, можна помітити, що риба пропливає близько біля стінок акваріума, але її тіло не торкається їх. Вона плаває на деякій відстані від скла. А відбувається так тому, що один з органів чуття риб сприймає коливання та хвилі, які відбиваються від перешкод, коли риба пропливає повз них. З його допомогою сприймаються також коливання, що виникають від водяних хвиль, течій та руху твердих тіл під водою. Сприймаючи локальні рухи води, риба може розрізняти розміри предметів, які в ній рухаються. У спеціально проведених експериментах більшість осліплених риб намагалися схопити предмет, якщо він був меншим за них, або уникнути зустрічі з предметом, якщо він був більшим від них.

Так само риби орієнтуються у каламутній воді під час повеней або злив, а також за низького рівня освітлення: менші за них предмети вони намагаються схопити, а від великих предметів тікають. Бокова лінія допомагає їм орієнтуватися у навколишньому середовищі.

Бокова лінія риб є поліфункціональним механорецептором, який сприймає потоки води, вібрації і перепади тиску. У деяких риб вона може сприймати також електричні струми.

Бокова лінія риб являє собою систему каналців чи борозенок, які тягнуться вздовж їхнього тіла від голови до хвоста і за допомогою численних, невеликих, проколюючих луску отворів сполучаються з навколишнім середовищем. У більшості риб отвори бокової лінії відкриваються на лусках. Ці луски відрізняються від інших формою. Канали бокової лінії і голови заповнені слизом, у їх порожнину виходять капуди чутливих цибулин.

Будова і розташування органів чуття системи бокової лінії специфічні для кожного виду риб і у деяких видів є систематичною ознакою. У круглоротих вона лежить на поверхні тіла, в акул – у відкритому жолобку, у решти риб – у замкненому каналі. У деяких риб бокова лінія відсутня. Наприклад, в оселедців замість бокової лінії є густа сітка каналів на голові. У гольяна, вівсянки, гірчака бокова лінія неповна, тобто вздовж тіла не всі луски мають отвори; у судака – вона розгалужується на лопатях хвостового плавця на декілька гілок.

Основною структурною одиницею бокової лінії риб виступає одиночний епідермальний орган – **нейромаст**, який являє собою комплекс чутливих клітин з нервовими волокнами на кінці (рис. 4.11). Нейромаст у багатьох риб утворює студенистий виступ – **капулу**, куди виходять волоски чутливих клітин (рис. 4.11, 4.12 а). Капули легко коливаються під дією токів води.

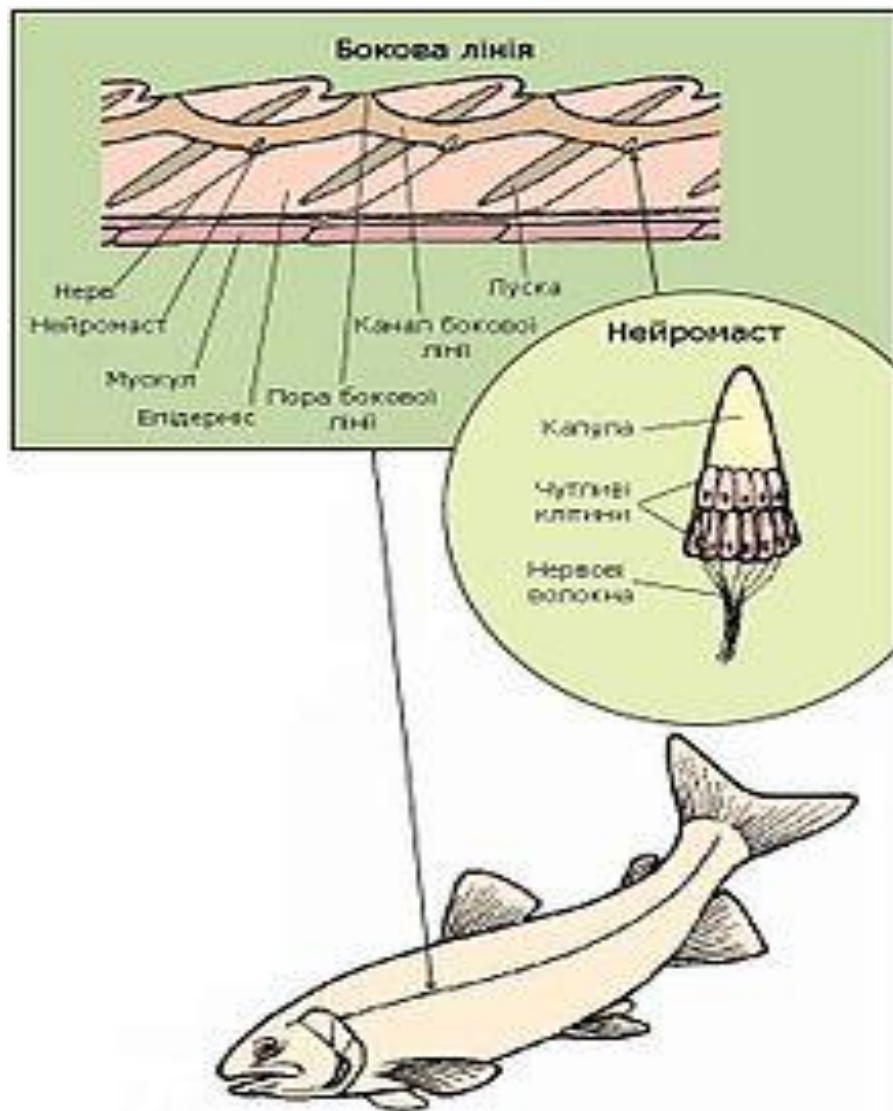


Рис. 4.11. Сенсорна система бокової лінії риби

Нейромасти можуть знаходитися на поверхні тіла риби, в ямках, відкритих боріздках, шкіряних каналах. До органів дотику системи бокової лінії відносяться також ампулярні органи, які ще називаються **ампулами Лоренціні**. Вони є тільки у пластинчастозябрових риби і виконують функції електрорецепторів.

Ампулярні органи мають вигляд трубочок, заповнених гелеподібною речовиною, і закінчуються на поверхні тіла невеликими отворами. У середині тіла трубочки є розширення (ампула), де знаходяться чутливі клітини з волосками на вершині. До кожної

ампули підходять нервові закінчення (рис. 4.12 б). Подібну будову мають і горбочкові органи (рис.4.12 в).

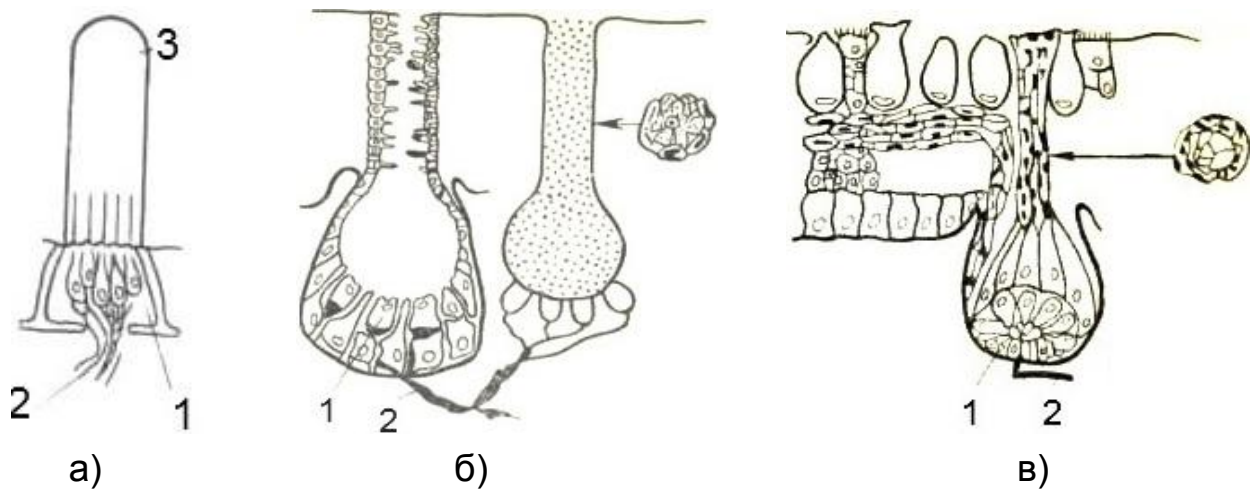


Рис.4.12. Нейромасты боковой линии рыб

а – звичайний орган (капула); б – ампулярні органи; в – горбочкові органи;
 1 – рецепторні клітини; 2 – нерв; 3 – капула

У круглоротих і деяких рыб органи дотику системи бокової лінії побудовані досить примітивно. У міног – це дрібні світлі горбочки на шкірі, особливо багаточисельні на голові, а на тулубі розташовані у декілька рядів. У кожному горбочку є жолобок, на дні якого і знаходяться чутливі клітини.

У більшості костистих рыб нейромасты розташовані у замкнених каналах, які тягнуться вздовж тулуба, утворюючи бокову лінію, і заходять на голову, створюючи досить складну систему. Крім того, нейромасты зустрічаються і відкрито на поверхні тіла рыб (у гольяна).

Рецепторні клітини бокової лінії належать до одного типу з рецепторними клітинами, які забезпечують слух і стан рівноваги рыб (Flock, 1971; Иванов, 2003). Окрема волоскова клітина, зазвичай, інервується кількома нервовими волокнами, які утворюють на її базальній частині закінчення двох типів – гранульовані (аферентні) і

негранульовані (еферентні). Органи бокової лінії іннервуються передніми і задніми нервами. Вони дозволяють риbam орієнтуватися у навколишньому середовищі, уловлювати токи води і сприймати звуки низьких частот.

З діяльністю бокової лінії пов'язують так звану **інфразвукову локацію риб**. Інфразвукові коливання виникають під час плавання риби за допомогою рухів хвоста та плавців. Відбившись від перепон, ці коливання повертаються до риби і сприймаються її боковою лінією як тиск. Завдяки цьому риба може визначити напрям джерела збудження подібно до того, як за допомогою радіолокатора визначають місце невидимого літака. Інфразвукова локація у риб діє лише в межах 1 м. Вона властива майже всім прісноводним риbam.

Отже, можна впевнено стверджувати, що органи бокової лінії риб виконують чітко виражену механорецепторну функцію. Адекватним стимулом для цієї системи є зсув водного середовища, що виникає за рахунок різного роду коливань, вібрацій і дії низькочастотних звуків.

До органів чуття системи бокової лінії риб підходять гілки слухового нерва, що свідчить про генетичний зв'язок цієї системи з перетинчастим лабіринтом.

З боковою лінією риб пов'язують також їхні слухові можливості та здатність підтримувати рівновагу. Крім бокової лінії слуховий апарат і органи рівноваги риб включають лабіринт, апарат Вебера і плавальний міхур (у міхурових риб) (рис. 4.13).

Багатьма дослідженнями встановлено, що нижня межа сприйняття звуків у риб становить 16 – 25 Гц (один герц дорівнює одному коливанню за секунду), тобто низькі тони вони чують так, як і людина.

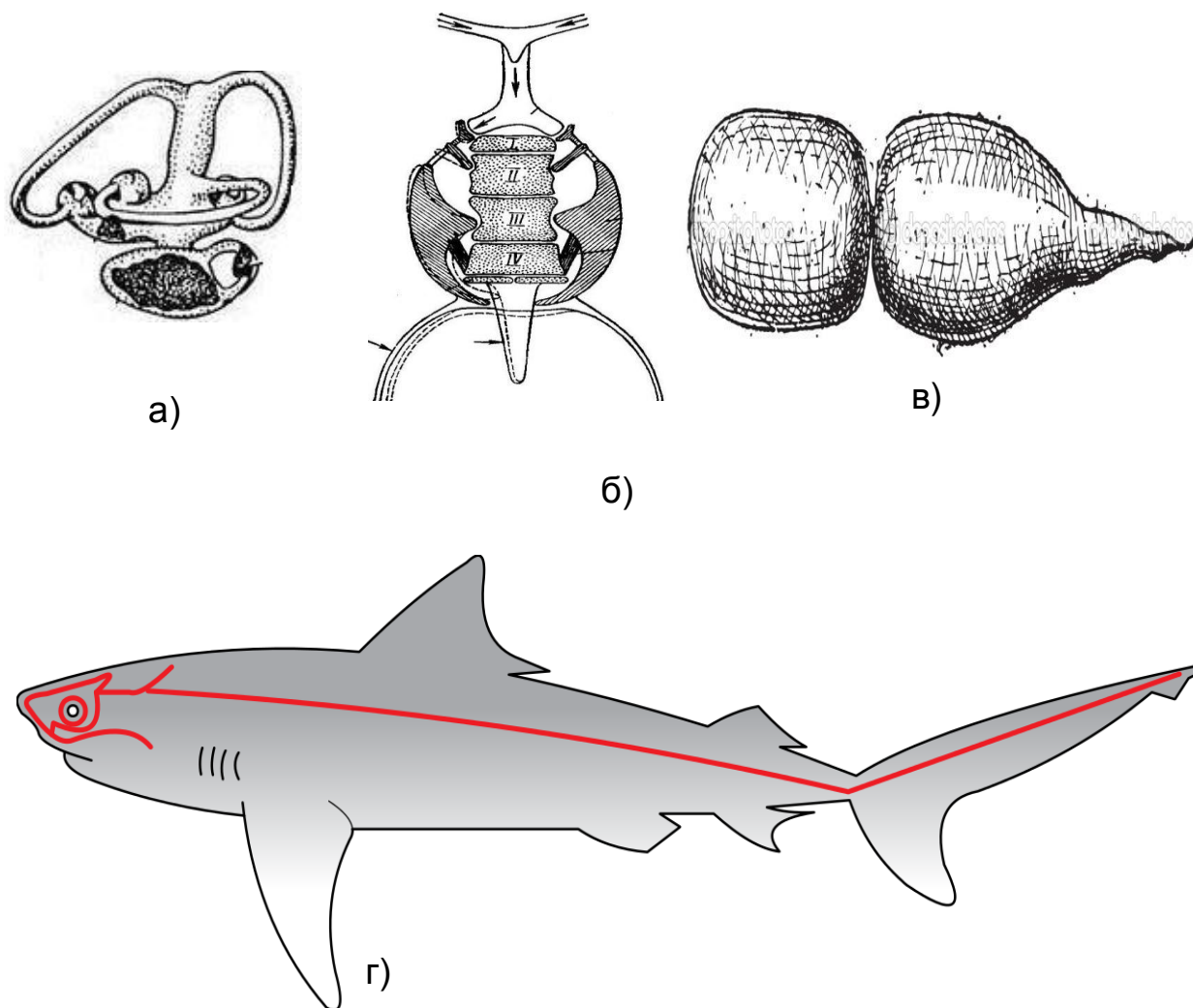


Рис. 4.13. Представництво слухової системи та органів рівноваги риб
 а) лабіринт; б) апарат Вебера; в) плавальний міхур; г) система бокової лінії

Верхня межа звукової чутливості риб становить близько 6 – 7 кГц, тоді як людина добре сприймає коливання до 10 кГц.

Діапазон сприйняття звуків у різних видів риб неоднаковий. Так, голяк чує звуки від 16 до 6000 Гц, вугор – від 36 до 650 Гц, в'язь – до 5524 Гц, карась – до 3480 Гц. Вважають, що слух у риб з'являється у шестимісячному віці; до того часу вони глухі. У круглоротих і риб орган слуху і рівноваги представлений лише внутрішнім вухом, або перетинчастим лабіринтом, розташованим у слухових капсулах задньої частини черепа (рис. 4.14). Ні зовнішнього, ні середнього вуха, ні барабанної перетинки у них немає.

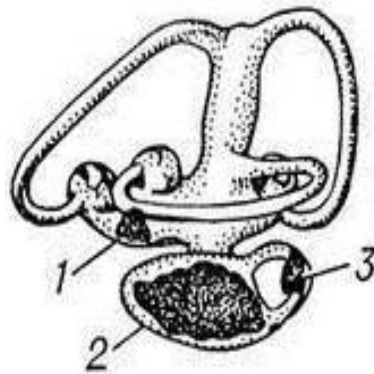


Рис. 4.14. Будова внутрішнього вуха риб

1 – утрікулус, 2 – саккулус, 3 – лагена

Перетинчастий лабіринт складається із двох мішечків: верхнього овального (sacculus) і нижнього круглого (utricleus). У хрящових риб лабіринт ще не повністю розділений на овальний і круглий мішечки. У багатьох видів риб від круглого мішечка відходить виріст – лагена (lagena), що являє собою зачаток завитка. Від овального мішечка у взаємно перпендикулярних площинах відходять три напівколових канали, як правило, їх 2 – 4, у міног їх два, у міксин один.

На одному кінці напівколових каналів є розширення – ампула, яка сполучається з порожниною лабіринту, заповненою ендолімфою. Від лабіринта відходить ендолімфатична протока, яка у костистих риб закінчується сліпо, а у хрящових сполучається із зовнішнім середовищем.

Чутливими елементами внутрішнього вуха є волоскові клітини, які являють собою закінчення слухового нерва і закінчуються у вигляді плями в ампулах напівколових каналів, мішечках і лагені.

Напівколові канали і отоліти, або слухові камінці (по три з кожного боку: один, найбільший отоліт розташований у круглому мішечку, другий – у овальному, третій – у лагені), мають важливе значення для забезпечення рівноваги риб.

4.7. Слуховий аналізатор риб

Органи рівноваги і слуху мають важливе значення для комунікації риб та їх адаптації до умов середовища існування. За допомогою слуху вони визначають наближення ворога чи місце знаходження жертви, збираються у табуни, відшукують особин іншої статті, що дуже важливо у період їхнього розмноження.

Лабіринт у риб і виконує основну функцію органів слуху та рівноваги. Верхня частина його, представлена напівколовими каналами з отолітами, забезпечує підтримання рівноваги тіла риб, а нижня, представлена овальним мішечком і лагеною, – сприйняття звуків. Тому верхню частину лабіринту звичайно виділяють як вестибулярний апарат, протиставляючи його органу слуху.

Риби здатні сприймати звуки в діапазоні 100 – 150 Гц і вище. Опанування рибою більш низьких тонів пов'язують з функціонуванням шкіряних тактильних рецепторів.

Найкраще сприймають звукові коливання риби, що мають Веберів апарат, який являє собою 4 пари рухливо з'єднаних між собою кісточок, що забезпечують зв'язок центральних структур з периферією (рис. 25 б) і риби, у яких внутрішнє вухо зв'язане з плавальним міхуром, що має властивості резонатора (Lowenstein, 1971).

Апарат Вебера сприймає, трансформує в механічні зсуви і передає внутрішньому вуху зміни ємності плавального міхура.

У найпростішій формі (у окуневих і оселедцевих) зв'язок між плавальним міхуром і внутрішнім вухом (лабіринтом) відбувається

через прилягання відростків того й іншого у місці черепа, де його стінка залишається перетинчастою.

Рецепція звуку може здійснюватися в декількох відділах внутрішнього вуха риб: саккулі, утрикулі і лагені (див.рис. 4.14). Шляхи збудження цих структур можуть бути різними, однак у всіх випадках безпосереднім рецептором механічних коливань є вторинночутливі волоскові клітини. У найпростішому випадку звук може викликати збудження рецептора за рахунок різної інерційності утворень волоскової клітини і вершини її волосків. Такий сигнал призводить до зсуву волосків, що викликає появу внутрішньоклітинного рецепторного потенціалу.

Сприйняття звуків у риб крім внутрішнього вуха, здійснюється за допомогою органів дотику системи бокової лінії, які мають однакову будову і походження, іннервуються гілками слухового нерва і відносяться до єдиної акустиколатеральної системи, центр якої знаходиться у довгастому мозку. Бокова лінія розширює діапазон звукових коливань, що сприймаються рибами. Зокрема, низькочастотні коливання (частотою від **5 до 20 Гц**), які є результатом землетрусів, поверхневих хвиль, течій, вибухів, шумів промислових суден, сприймаються органами дотику системи бокової лінії.

Риби здатні генерувати звуки для звукової комунікації. Характер звуків, які генерують риби дуже різноманітний. Часто вони нагадують удари барабана, каркання, хрюкання, свист, гарчання. Джерелом звуку у багатьох риб є плавальний міхур, який має особливу мускулатуру. Це властиво, зокрема, чорноморським губаням (зеленушкам) та горбилям. У сомів такими органами є промені грудних плавців у поєднанні з кістками плечового поясу. Крім того,

багато, так званих, механічних звуків, риби видають під час руху, живлення, перекопування ґрунту. Проте найцікавішими серед них є ті, що генеруються за допомогою звукових органів риб. Найпоширенішими серед звуків є сигнали погрози. Вони нагадують різкі удари чи гарчання. Якщо, наприклад, до гнізда судака наближається якась риба, то одночасно з розкриттям зябрових кришок він видає низький ударний звук. Подібна поведінка властива й бичкам, які захищають гнізда з відкладеною ікрою. Морські півні під час небезпеки кудкудакають, а ватажок групи коропів інформує свій табун про небезпеку серією тріскучих звуків. Особливо інтенсивна звукова активність риб спостерігається під час нересту. У цей час, як у прісних водоймах, так і в морях, відбуваються справжні рибні концерти. Отже, риби небезмовні. Вони, як і інші водні тварини, наповнюють своє середовище безліччю звуків. Між іншим, деякі риби, подаючи звукові сигнали, одночасно генерують і електричні розряди. Для цього вони використовують м'язові системи звукового та рухового апаратів.

Забезпечення рівноваги тіла риб здійснюється за допомогою отолітів (камінців, що складаються з карбонату кальцію), розташованих в трьох камерах напівколових каналів та рухом ендолімфи в одному з напівколових каналів.

Відхилення положення тіла риб від нормального викликає тиск отолітів та ендолімфи на відростки чутливих волосоподібних клітин, які в свою чергу передають сигнали до нейронів. До зміщення отолітів і руху ендолімфи призводять вібрації з навколишнього середовища. Волосовидні рецепторні клітини перетворюють рух отолітів і ендолімфи на сигнали, що сприймаються мозком риби як звук. Отоліт у третій камері – утрикулі (utricle), забезпечує орієнтацію риби в

просторі. Коли цей порівняно важкий отоліт зміщується, оточуючі його чутливі волосовидні клітини генерують сигнали, що інтерпретуються як індикатор зміни положення тіла.

Сенсорні волоскові клітини в напівколових каналах дозволяють риbam відчувати швидкість власного руху. Замість отолітів у цих каналах міститься ендолімфа, яка має желеподібну консистенцію. Коли ендолімфа зміщується у цих напівколових каналах завдяки зміні прискорення риби в процесі руху, вона тисне на волосоподібні клітини, які генерують і передають нервові імпульси у аналізаторний центр. Три напівколових канали органу рівноваги риб розташовані під такими кутами, щоб відчувати вертикальне, бокове та осьове зміщення їх тіла у просторі.

4.8. Органи зору риб

Одним із провідних органів чуття, за допомогою яких риби орієнтуються у навколишньому середовищі, добувають їжу, розпізнають особин свого виду і ворогів, є **зір** (рис. 4.15).



Зовнішній вигляд ока

Рис. 4.15. Орган зору риб

На відміну від вищих хребетних тварин та у зв'язку із життям у водному середовищі, де відсутнє яскраве освітлення, у будові очей риб є певні особливості і у різних видів вони пов'язані з неоднаковими умовами їх існування. Зокрема, у більшості видів риб саме око значно сплющене у напрямку головної зорової осі (рис. 4.16), а зіниця у багатьох прісноводних риб під дією світла не звужується, у той час як у деяких видів (вугор, камбала, звіздар, більшість хрящових) вона може звужуватися і розширюватися. Кришталік у риб шаровидний, а рогівка плоска.

Очі більшості риб не мають вій, лише у деяких акул є мигальна перетинка, а у кефалей і деяких оселедців розвиваються жирові вії.

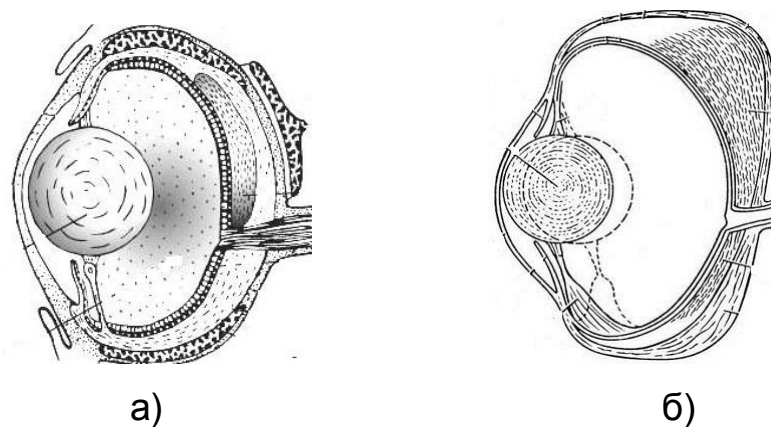


Рис. 4.16. Загальний вигляд ока риб

а – акули; б – щуки

У більшості риб очі розташовані з боків голови, і зір у них монокулярний, тобто кожне око бачить самотійно. Як правило, вони чітко розрізняють предмети і їхню форму у межах 1 – 1,5 м. У прозорій воді риби можуть бачити на відстань до 15 м. Основний недолік монокулярного зору – неточна оцінка відстані переміщення.

У багатьох риб шароподібний кришталик висунутий вперед і виступає із отвору зіниці, що робить око перископічним і дозволяє сприймати не лише прямі, але й косі промені та значно збільшує поле зору (рис. 4.17).

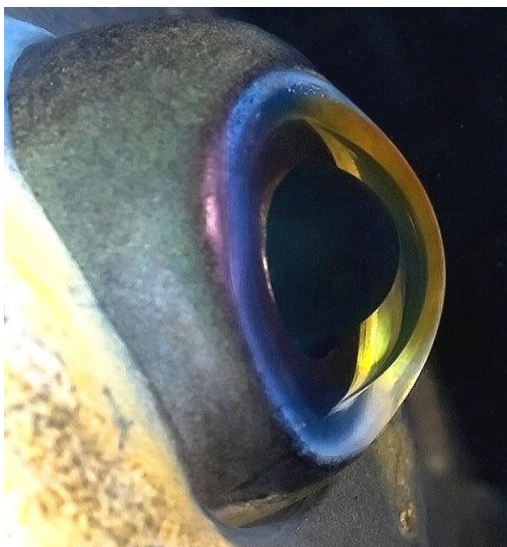


Рис. 4.17. Перископічне око риб

Не повертаючи тіла, риби можуть бачити предмети кожним оком по вертикалі у зоні близько 150° (людина – 134°), по горизонталі – $160 - 170^\circ$ (людина – 154°). Проте найчіткіше вони розрізняють ті надводні предмети, що знаходяться безпосередньо над ними, під кутом близько 97° .

Добре бачити надводні й прибережні об'єкти риbam допомагає те, що світловий промінь, відбившись від сітківки ока риби і переходячи з води у повітря, заломлюється, внаслідок чого край водойми не закриває від риби предметів, які знаходяться недалеко від берега (рис. 4.18).

Риби здатні бачити предмети у повітряному середовищі і не виставляючи очей із води. У цьому випадку вони бачать надводні об'єкти наче через кругле вікно, діаметр якого збільшується при зануренні і зменшується при підйомі.

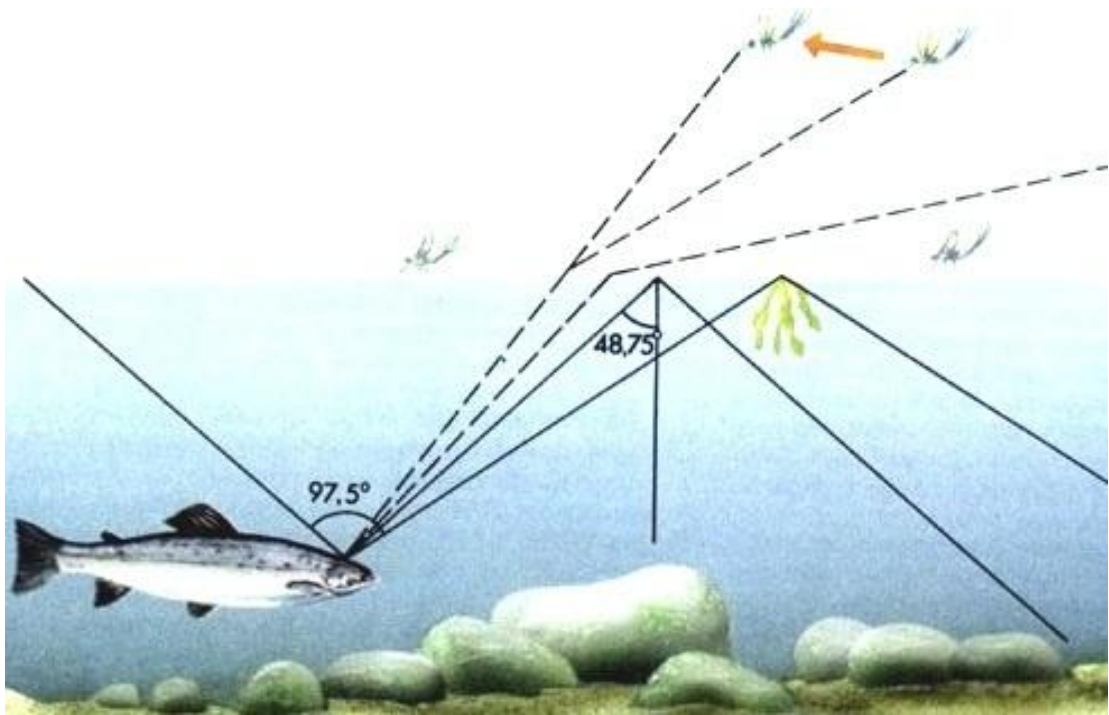


Рис. 4.18. Кути зору риб

Монокулярний зір кожного ока перекривається, і утворюється бінокулярний, який у риб зовсім невеликий – лише $15 - 30^\circ$ (рис. 4.19).

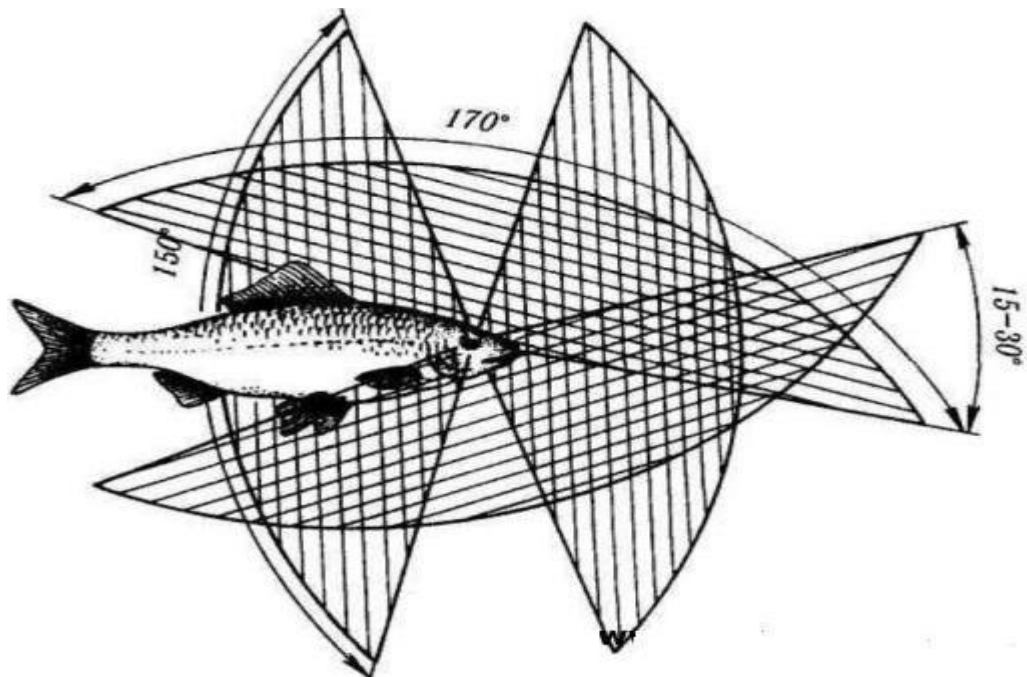


Рис. 4.19. Орієнтація риб у просторі за допомогою зору

Світло через рогівку та кришталик риб потрапляє на сітківку, де палички (клітини, що відповідають за чорно-білий зір) та колбочки (клітини, що відповідають за кольовий зір) обробляють візуальну інформацію і передають сигнали на нейрони.

Головна принципова відмінність риб'ячого ока полягає у тому, що для фокусування на предметі риби не змінюють кривизну кришталіка, а наближають або віддаляють його від рогівки, тобто акомодация у них здійснюється не шляхом зміни кривизни кришталіка, а його рухом. При цьому кількість світла, яке потрапляє на сітківку, контролюється райдужною оболонкою. В очах багатьох риб є особливий шар (дзеркальце, або *tapetum*), який повторно віддзеркалює світло, що проходить через сітківку, на зорові клітини (Иванов, 2003).

Внутрішня будова ока риб дуже схожа з очами інших хребетних (рис. 4.20). У деякій мірі сплющене спереди очне яблуко складається із трьох оболонок: зовнішньої (склери), середньої (судинної) і внутрішньої (сітківки, або ретини).

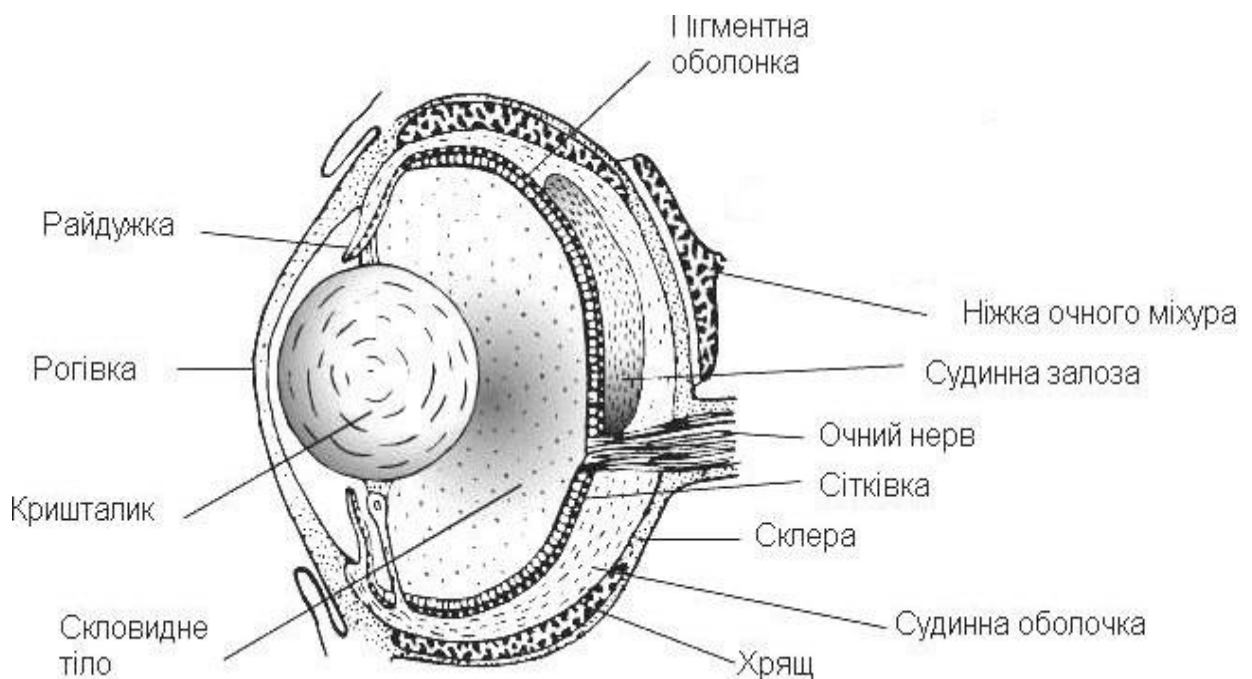


Рис. 4.20. Внутрішня будова ока риб

Склера, що захищає око від механічних пошкоджень і надає йому форму, в передній частині утворює прозору рогівку. За допомогою судинної оболонки здійснюється кровозабезпечення ока. У тому місці, де в око входить зоровий нерв, розташовується характерна для риб судинна залоза. В передній частині ока судинна оболонка переходить в райдужну, що має отвір – зіницю, в яку видається кришталік. Кришталік у верхній частині підтримується зв'язкою, а в нижній частині він за допомогою особливого м'яза, що зветься колоколом Геллера, прикріплюється до серповидного відростка, який є у більшості костистих риб. Колокол Геллера то підтягує кришталік до сітківки, то віддаляє його від неї. Серповидний відросток являє собою особливу складку на дні очного яблука і, очевидно слугує для кровозабезпечення сітківки. Речовина кришталіка має таку ж густину, як і вода, в результаті чого світло, проходячи через шаровидний кришталік, не заломлюється, і на сітківці виходить чітке зображення.

Внутрішня оболонка ока, або сітківка, має складну будову. Вона складається із чотирьох основних шарів: пігментного, світлочутливого (палички і колбочки) і двох шарів нервових клітин, від яких починаються волокна зорового нерва.

Структура сітківки риб варіює залежно від місця їхнього мешкання: у глибоководних видів очі пристосовані для сприйняття світла переважно червоної частини спектру (завдяки максимальній для видимого світла довжині хвилі воно найменше віддзеркалюється товщею води), а риби, що живуть на мілководді, сприймають широкий світловий спектр.

Кількість світлочутливих елементів (фоторецепторів), які являють собою клітини циліндричної форми, у різних таксономічних груп риб неоднакова. Розрізняють поодинокі і подвійні палички і

колбочки. Палички функціонують у сутінках і вночі і нечутливі до кольору, а за допомогою колбочок риби сприймають кольори.

У пластинчастозябрових риб виявлені в основному палички, хоча у деяких видів знайдені і колбочки, але їхня кількість відносно невелика. У більшості осетрових видів фоторецептори представлені паличками і поодинокими колбочками, але у деяких видів, зокрема, у севрюги (*Acipenser stellatus*) у сітківці можуть бути лише колбочки. У сітківці кісткових риб знаходяться як палички, так і колбочки. Характерною особливістю сітківки кісткових риб є подвійні колбочки, які відсутні лише у представників звичайних сомів (*Siluridae*) і американських сомів (*Ictaluridae*) (Протасов, 1968; Munz, 1971; Говардовский, 1983).

Оскільки палички сприймають світло низької інтенсивності, а колбочки функціонують за яскравого світла і можуть сприймати кольори, у риб, які живляться у сутінках, переважають невеликі за розмірами палички. У риб, які живляться у денний період, світлочутливі елементи представлені малочисленими крупними паличками (Бабуріна, 1955; Gruber, 1975). Встановлено, що у минька, який живиться переважно у нічний період, на одиниці площі світлочутливого шару сітківки розташовано 260 малих колбочок, а у щуки, яка живиться у денний період – 18 великих колбочок. У глибоководних риб колбочки взагалі відсутні (Munz, 1971; Gruber, 1975; Gerking, 1997).

Важливу роль у процесах світлосприйняття колбочками і паличками відіграють пігменти сітківки (родопсин, порфіропсин, йодопсин та ціанопсин), які характеризуються різними максимумами спектру поглинання (Говардовский, 1983). При цьому у різних видів риб ці характеристики пігментів можуть дещо відрізнятися (Lythgoe,

1972). У морських видів риб паличкові зорові пігменти, зазвичай, містять родопсини, а у річкових – порфіропсини, причому для прохідних риб характерна зміна хромофору (Lytgoe, 1972, Говардовский, 1983).

В залежності від наявності тих чи інших світлочутливих клітин риб розділяють на **сутінкових** і **світлолюбивих** (денних). У денних риб в пігментному шарі багато меланіну, палочки малочисельні, колбочки великі. У сутінкових риб в пігментному шарі меланіну мало і в сітківці містяться тільки палички.

Більшість риб (крім сутінкових і частини хрящових) сприймають кольори, деякі з них можуть рефлексивно змінювати колір тіла. Наявність кольорового зору встановлена для деяких видів пластинчастозябрових, зокрема, для ската. Кольоровий зір мають також представники родини осетрових (*Acipenseridae*) – осетр, бестер, однак у севрюги його не виявлено. Високо розвинений кольоровий зір у кісткових риб. Так, зокрема, у коропа (*Cyprinus carpio*) виявлені колбочки, які містять порфіропсини.

З віком риб морфологічні характеристики очей суттєво змінюються. Так, у сітківці ока дорослої особини волзького оселедця (*Alosa kesseleri*) кількість паличок в десятки разів перевищує кількість колбочок порівняно з сітківкою личинок риби (Бабурина, 1955). При збільшенні довжини тіла європейського хека (*Merluccius merluccius*) від 4 до 38 см, діаметр його ока збільшується у 8 разів, що може бути свідченням збільшення поверхні сітківки (Boozano, Calatan, 2002).

Добові та сезонні зміни освітлення води впливають на ритм живлення й активність риби і мають тісний зв'язок з органами зору. Звідси зрозуміла дія штучного світла в нічний час: у тих риби, які живляться організмами у товщі води, та в денних хижаків у цих

умовах спостерігається підвищена активність, а нічних хижаків таке світло лякає і активність їх зменшується.

Нервова регуляція всієї сенсорної системи риб представлена на рисунку 4.21.

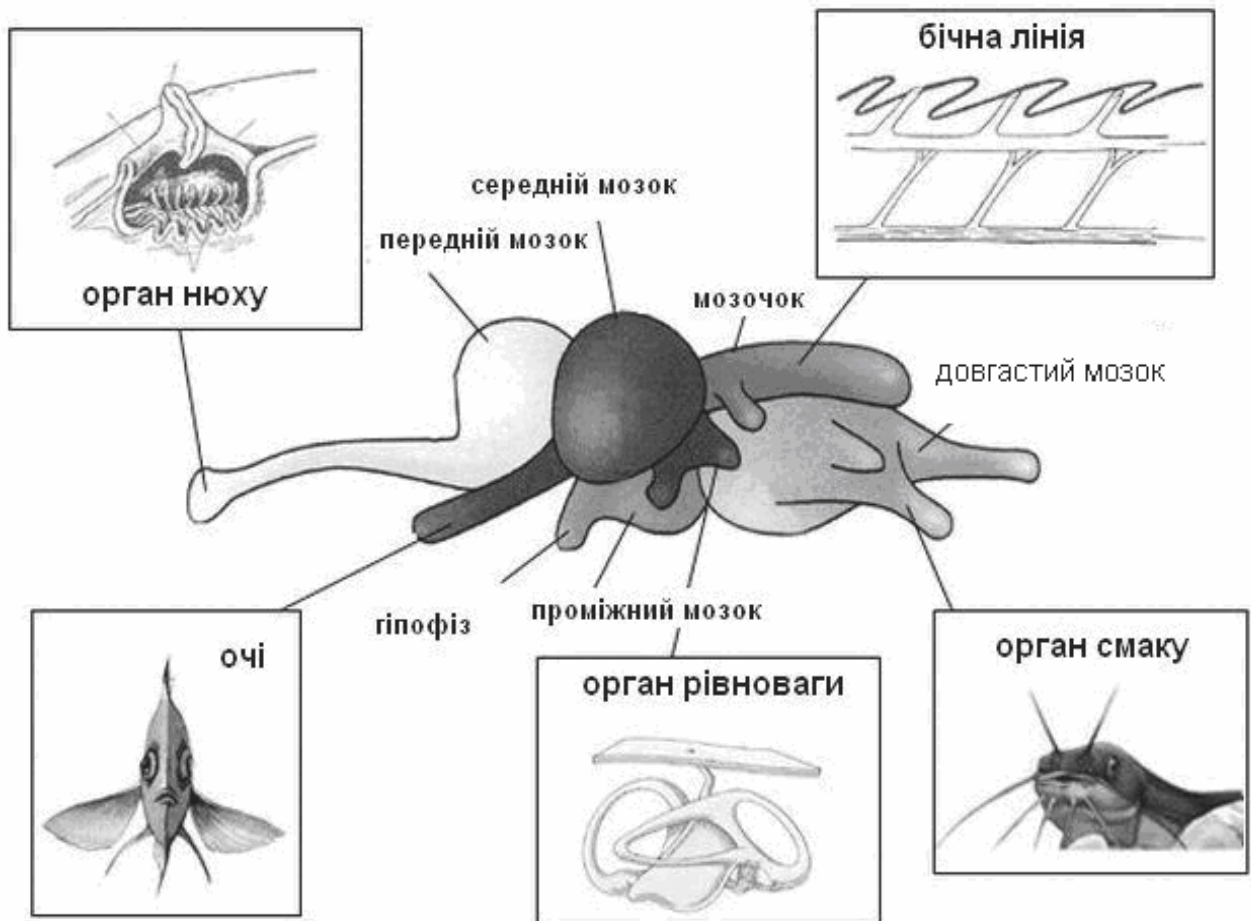


Рис. 4.21. Нервова регуляція сенсорної системи риб

Запитання для самоперевірки

1. Дайте визначення сенсорної системи риб та розкрийте її значення для їхньої комунікації і адаптації до середовища існування.
2. Що собою являють органи хімічної рецепції риб?
3. Які Ви знаєте складові хімічної рецепції риб?
4. Охарактеризуйте будову і функції органу нюху риб?
5. Вкажіть, на які групи поділяють риб за ступенем розвитку органів нюху.
6. Наведіть схему нюхової рецепції риб.

7. Розкрийте значення органів нюху риб для забезпечення їхньої життєдіяльності.
8. Вкажіть, що являють собою органи хімічної ненюхової рецепції риб?
9. Охарактеризуйте чутливість риб до сприйняття смаку.
10. Охарактеризуйте екстра- та інтраоральну смакову рецепцію риб.
11. Опишіть будову і функції смакових цибулин риб.
12. Вкажіть, де розташований центр смакової рецепції риб.
13. Що являють собою органи дотику риб? Де вони розташовані?
14. Охарактеризуйте роль органів дотику риб для їхньої орієнтації у просторі.
15. Опишіть барорецепцію риб.
16. Вкажіть, які функції виконують і яке значення мають терморецептори риб.
17. Опишіть будову і функції електричних органів риб та особливості сприйняття рибами електричних сигналів.
18. Розкрийте поліфункціональний характер сейсмодослідної системи риб.
19. Вкажіть складові, опишіть будову і функціонування органів слуху і рівноваги у риб.
20. Особливості будови і функціонування органів зору риб.

МОДУЛЬ 2

ВНУТРІШНЄ СЕРЕДОВИЩЕ ОРГАНІЗМУ РИБ ТА ЙОГО РЕГУЛЯЦІЯ

ТЕМА 5. ФІЗІОЛОГІЯ КРОВІ РИБ

- 5.1. Еритроцити
 - 5.2. Лейкоцити
 - 5.3. Плазма крові
 - 5.4. Механізми зсідання крові
 - 5.5. Буферні системи крові
 - 5.6. Імунітет
 - 5.7. Кровотворення у риб
 - 5.8. Лімфатична система риб
-

5.1. Еритроцити

Кров'ю називається рідка рухома тканина, яка циркулює у кровоносних судинах. Її клітини не з'єднані одна з одною. Її міжклітинна рідина – плазма, яка сполучається з іншими міжклітинними і міжтканинними рідинами організму, але відділена від них стінками кровоносних судин. Плазма крові складає лише частину рідин організму.

Серед клітин крові риб розрізняють три основних типи – еритроцити, лейкоцити і тромбоцити.

Переважає більшість клітин крові – це червоні кров'яні тільця, або еритроцити (рис. 5.1). У більшості видів риб кількість еритроцитів в тисячі разів перевищує загальну кількість інших клітинних елементів крові.

Для визначення загального об'єму кров'яних клітин кров піддають центрифугуванню. Об'єм клітин, що осіли (гематокрит),

відрізняється у різних видів риб. Вміст клітинних елементів у крові деяких видів риб, наведено у таблиці 5.1.

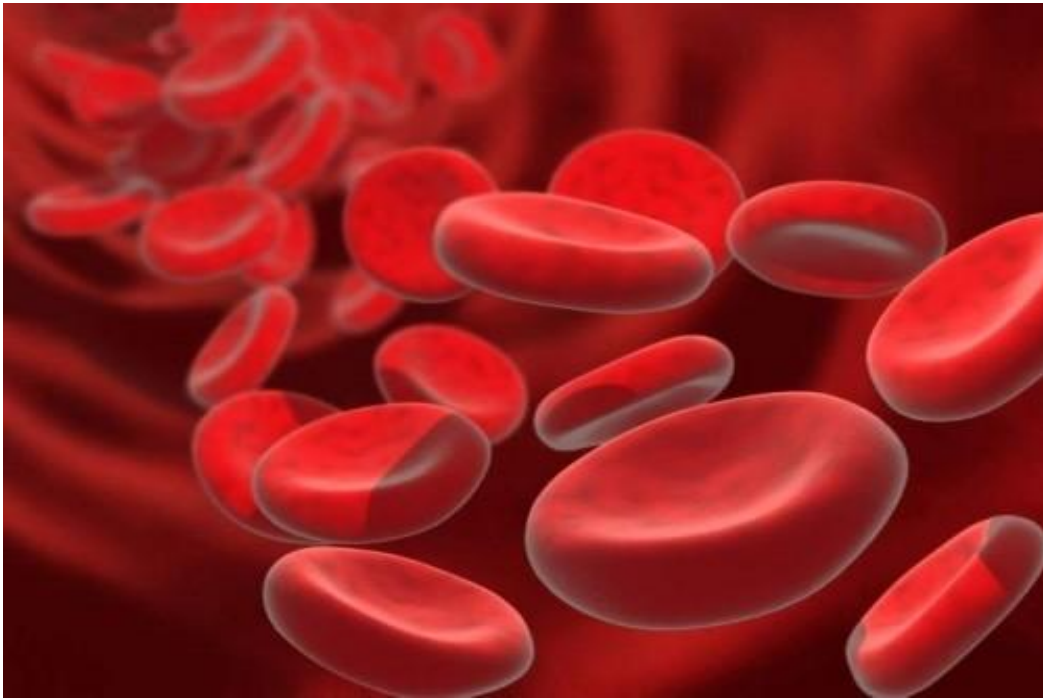


Рис. 5.1. Еритроцити крові риб

Основна функція еритроцитів – дихальна. Вона здійснюється за допомогою гемоглобіну – специфічного білка, який здатен зв'язувати кисень і вуглекислий газ. Кількість еритроцитів у крові різних видів риб коливається у досить широких межах. У коропа їх від 0,9 до 1,8 млн. / мм³, у товстолоба – від 1,1 до 2,0, у форелі – від 1,2 до 1,8, у щуки – 1 – 2 млн. / мм³ (табл. 5.1).

Залежно від пори року забезпеченість організму риб гемоглобіном змінюється (табл.5.2).

Значні коливання кількості еритроцитів і концентрації гемоглобіну в крові риб залежать від їх систематичного положення, віку, статі, рухливості, стану організму, екології виду, сезону року, фізико-хімічних чинників середовища тощо.

Вміст еритроцитів у крові деяких видів риб

Назва риби	Маса риби, г	Маса крові, %	Гематокрит, %	Кількість еритроцитів, млн. / мм ³
Хрящові риби				
Катран	3000 – 5000	5,2 – 4,4	12,9 – 21,4	0,160 – 0,220
Скат-хвостокол		0,91	17,0 – 40,0	0,240 – 0,320
Кісткові риби				
Осетроподібні				
Білуга	2700	3,4 – 5,0	22,0 – 28,0	0,6 - 0,9
Осетр російський	3050	4,0 – 5,0	19,0 – 28,0	0,4 – 0,7
Веслоніс	1000			0,2 – 0,5
Костисті риби				
Карась сріблястий	17,5 – 500	2,4 – 3,5		0,89 – 1,02
Короп		2,5 – 4,4	20,0 – 40,0	1,44 – 1,80
Амур білий	326	2,7 – 4,8	32,0 – 34,0	1,80 – 2,04
Товстолоб білий	146	2,4 – 5,6	42,0	2,10 – 2,22
Товстолоб строкатий			28,0 – 37,0	1,14 – 2,09
Буфало великоротий			36,0	1,19
Сом канальний			32,1	1,12 – 1,34
Форель райдужна	200		36,0 – 46,0	1,92
Піленгас				2,06 – 2,54

* за Дехтярьовим, Євтушенко, Шерманом, 2008

**Зміна вмісту еритроцитів та гемоглобіну у крові цьоголіток коропа
протягом року**

Місяць	Гематокрит	Еритроцити	Гемоглобін	Вміст гемоглобіну в еритроцитах, пг
Червень	41	-	-	-
Липень	37	1,51	76,9	52,2
Серпень	38	1,28	81,7	64,4
Вересень	37	1,44	86,0	59,8
Жовтень	38	1,68	89,6	54,3
Грудень	33	1,70	92,9	56,2
Січень	37	1,50	83,0	58,6
Лютий	35	1,62	95,0	59,8
Березень	38	1,71	89,3	52,7
Квітень	40	1,37	84,5	63,6
Травень	35	1,19	75,2	65,0
Червень	42	1,32	78,0	62,3
Липень	43	1,35	82,1	61,5
Серпень	42	1,50	95,0	64,0
Жовтень	39	1,52	89,4	60,1
Листопад	31	1,02	70,9	65,4
Січень	34	1,02	80,9	59,3

*за Головіною і Тромбицьким, 1989

Існує група антарктичних риб, у крові яких еритроцитів дуже мало або навіть зовсім немає.

У період ембріонального і личинкового розвитку риб еритроцитів у їх крові дуже мало. Немає еритроцитів у крові личинок вугрів і деяких оселедцевих. У коропів є два піки вмісту еритроцитів: перший пов'язаний з інтенсивним ростом; другий – з настанням статевої зрілості.

У багатьох видів риб кількість еритроцитів у самців вище, ніж у самиць. Це пов'язано з підвищеним рівнем обміну речовин у самців.

У період статевої активності і нересту кількість еритроцитів зменшується, а потім знову збільшується.

Кількість еритроцитів у крові риб змінюється залежно від часу доби, сезону року. Як правило еритроцитів більше у вранішні часи, коли риба живиться, і менше в денний час. У період зимівлі кількість еритроцитів зменшується (в зв'язку з голодуванням), але є окремі відомості про зимове зростання числа еритроцитів.

При пониженому вмісті кисню у воді кількість еритроцитів збільшується за рахунок виходу їх із «депо». Збільшення солоності води і різні її забруднення ведуть до зростання кількості еритроцитів. Так, наприклад, у карася під впливом забруднення води міддю і аміаком відмічалось збільшення кількості еритроцитів з 1 до 2 млн. / мм³. При слабкій концентрації у воді токсичних речовин кількість еритроцитів у крові риб не змінюється. При високій і середній концентраціях токсичних речовин відбувається виснаження риби і вміст еритроцитів та гемоглобіну спочатку збільшується, а потім падає. Така реакція крові на різні забруднюючі речовини пояснюється тим, що спочатку розвивається адаптація організму до дії токсиканта,

а потім захисні сили його виснажуються і риба гине. При ураженні риб паразитами кількість еритроцитів зменшується.

Еритроцити риб містять ядра, які мають овальну форму. Розташовується ядро в центрі клітини (рис.5.2). Цитоплазма зрілих еритроцитів гомогенна.

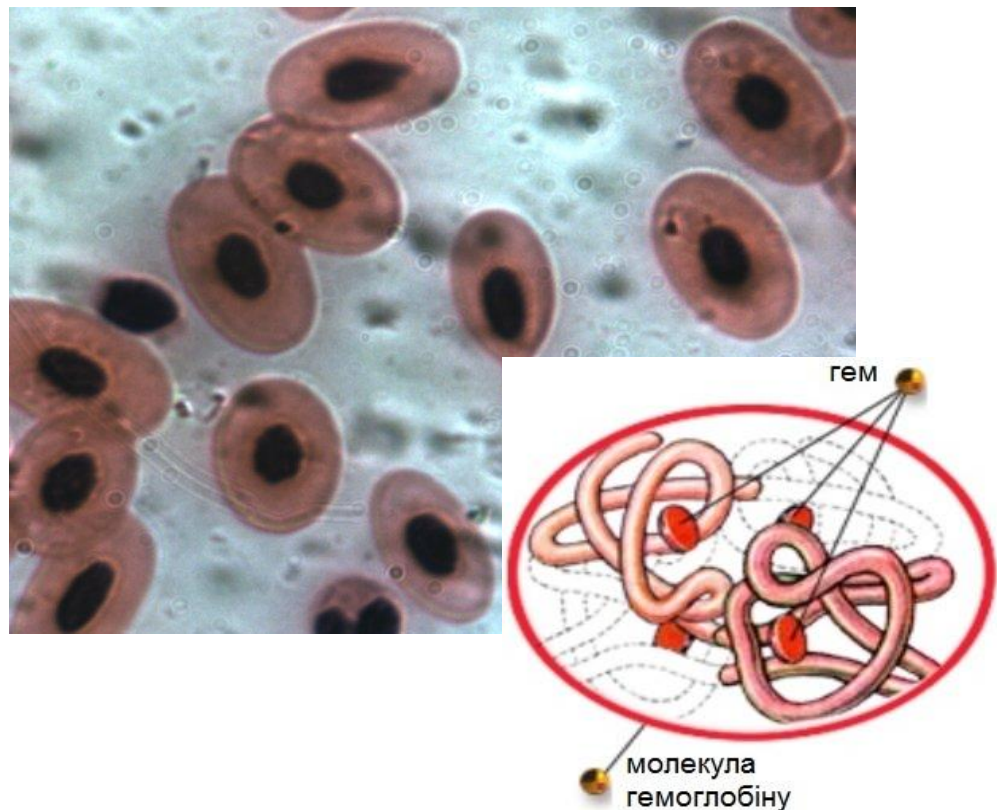


Рис. 5.2. Еритроцити риб під мікроскопом

Завдяки наявності ядер еритроцити риб мають більш високий рівень власного обміну, ніж еритроцити ссавців, час їхнього життя у нормі досить тривалий – може перевищувати рік. Розміри еритроцитів риб в основному більші, ніж у вищих хребетних тварин. У хрящових риб еритроцити крупніші, ніж у костистих.

Якщо кров знаходиться у стані спокою, еритроцити осідають на дно. Швидкість осідання еритроцитів (ШОЕ) має діагностичне значення. В нормі у риб ШОЕ складає 2 – 10 мм / год., у самців вона

дещо нижче, ніж у самиць. Підвищення ШОЕ вказує на наявність запального процесу в організмі. Швидкість осідання еритроцитів залежить від того, як швидко вони аглютинують один з одним, від відмінностей у величині електричних зарядів еритроцитів і білків плазми крові, від відмінностей питомих мас еритроцитів і плазми. Вважається, що низький рівень гематокриту свідчить про незадовільний стан риби.

Після центрифугування або відстоювання крові вона розшаровується: верхній її шар – прозора міжклітинна рідина – плазма; нижня частина – осад, який складається в основному з еритроцитів. Лейкоцити і тромбоцити лежать на поверхні осаду у вигляді тонкої білої плівки (рис.5.3).

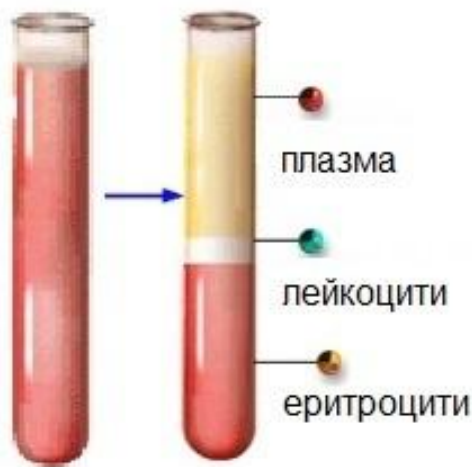


Рис. 5.3. Розшарування крові риб після центрифугування або відстоювання

5.2. Лейкоцити

Труднощі у вивченні крові риб викликає та обставина, що у різних риб у зв'язку з пристосуванням до умов середовища існування значно виражені відмінності в морфології клітин крові, а також той

факт, що у периферичній крові риб, на відміну від вищих хребетних тварин, міститься багато молодих клітинних форм.

Лейкоцити – білі кров'яні тільця, основна функція яких фагоцитарна (рис. 5.4). Кількість лейкоцитів у риб коливається від десятків до сотень тисяч в 1 мкл. Кількість їх у риб залежить від віку, статі, стадії статевої зрілості, вгодованості, наявності захворювань, сезону року, температури середовища. Кількість лейкоцитів може різко змінюватись в межах одного виду, навіть у однієї особини в різні періоди життя.



Рис. 5.4. Лейкоцити крові

Кількість лейкоцитів у коропа коливається у межах 20–60 тис., у товстолоба – 60–98 тис., у форелі – біля 34 тис., у щуки – 28–100 тис./мм³.

Лейкоцити розрізняються за величиною, формою і будовою ядер, за кількістю цитоплазми і наявністю зернистості в ній, за здатністю забарвлюватись кислими і основними барвниками.

Сучасним науковим поглядам найбільш відповідає класифікація лейкоцитів, в основі якої лежить офарбованість ядер і цитоплазми з урахуванням цитогенезу клітин. Згідно цієї класифікації виділяють агранулоцити, і гранулоцити.

Агранулоцити представлені лімфоцитами і моноцитами.

До **гранулоцитів** відносяться нейтрофіли, еозинофіли, псевдо-еозинофіли, базофіли і псевдобазофіли.

Переважаючими клітинами білої крові риб є лімфоцити. Вони складають до 95% усіх лейкоцитів. Лімфоцити – це клітини невеликих розмірів, які при забарвленні азуреозином мають крупні темно-фіолетового кольору ядра і невеликий обідок світло-блакитної цитоплазми, яка виступає у вигляді псевдоподій.

Найбільш крупними клітинами є моноцити (12 – 20 мкм). Вони мають великі овальні, бобовидні ядра і димчасту блакитнувату цитоплазму, в якій знаходяться вакуолі. Їм властива азурофільна зернистість.

Гранулоцити риб за морфологією і якісним складом мають суттєві відмінності. Найбільш часто серед зернистих клітин зустрічаються нейтрофіли, в цитоплазмі яких містяться дрібні, майже безколірні зерна. Еозинофіли представлені клітинами з густим овальним або круглим ядром, їх цитоплазма заповнена крупними, щільно лежачими гранулами слабо-рожевого кольору. У псевдоеозинофілів у цитоплазмі видно дрібні голчасті і округлі гранули малинового кольору. Базофіли – гранулярні лейкоцити із сегментованим ядром і гранулами медіаторів.

Морфологічний склад крові у різних видів риб відрізняється. На рис. 5.5 наведено картину морфологічного складу крові у осетрових риб.



Рис. 5.5. **Склад крові осетрових риб** (Иванова, 1983)

1– гемоцитобласт; 2 – мієлобласти; 3 – еритробласти; 4 – базофільні нормобласти; 5 – політохромотофільні нормобласти; 6 – еритроцити; 7 – тромбоцити; 8 – промієлоцит; 9 – нейтрофільні мієлоцити; 10 – нейтрофільні метамієлоцити; 11 – палочкоядерцевий нейтрофіл; 12 – сегментоядерні нейтрофіли; 13 – еозинофільний мієлоцит; 14 – еозинофільний метамієлоцит; 15 – палочкоядерцеві еозинофіли; 16 – сегментоядерний еозинофіл; 17 – монобласт; 18 – моноцит; 19 – лімфобласт; 20 – лімфоцити.

Зміни лейкоцитарної формули риб відбуваються за різних змін внутрішнього і зовнішнього середовища. Так, у судака, ляща і куринського лосося в період нересту кількість лімфоцитів знижується і зростає кількість моноцитів і поліморфоядерцевих клітин. У самиць севрюг у післянерестовий період, при переході риб на посилене живлення, відмічається підвищена кількість еозинофілів. При посиленні живлення, підвищенні температури, рухливої активності, подразнення електричним струмом, токсинами рослинного, тваринного (паразити) і промислового походження у риб спостерігається збільшення кількості гранулоцитів.

Функції лейкоцитів риб вивчені недостатньо, але безапелючно вони відіграють досить важливу захисну функцію. Крім того, вони, очевидно, беруть участь у процесах детоксикації шкідливих речовин.

Тромбоцити – це клітини, які беруть участь у згортанні крові. У риб вони відрізняються великою непостійністю форм, розмірів і кількості. Тромбоцити можуть роташуватись поодинокі і у вигляді скупчень. Форма цих клітин може бути округлою і веретеноподібною.

5.3. Плазма крові

Плазма крові риб має досить складний хімічний склад. Вона виконує в організмі трофічну і захисну функції, а також відіграє значну роль у пластичному і енергетичному обміні.

Головними **білками плазми крові** є фібриноген, альбуміни і глобуліни. **Фібриноген** бере участь у згортанні крові. При видаленні його з плазми у вигляді нерозчинного **фібрину** залишається сироватка крові. Основні білки сироватки крові – **альбуміни і глобуліни** – відіграють важливу роль у підтриманні колоїдно-

осмотичного тиску крові, який регулює вміст води в плазмі. Вони надають плазмі в'язкості, яка має значення для збереження артеріального тиску. Білки крові можуть слугувати джерелом амінокислот для синтезу білків інших тканин, особливо в період голодування і дозрівання статевих продуктів у риб. За їх допомогою переносяться до тканин такі речовини, як ліпіди, деякі гормони, катіони і аніони. Фракція глобулінів багата антитілами, які обумовлюють імунітет. Гемоглобін еритроцитів і білки плазми слугують буферними речовинами, які підтримують кислотно-лужну рівновагу. Співвідношення альбумінів (водорозчинних білків) і глобулінів у риб нижче, ніж у ссавців: у коропа 0,16 – 0,3; у вугра 0,3; у акул 0,4; у форелі 0,6 – 0,9.

Загальний вміст білка в плазмі крові риб коливається в широких межах (0,5 – 10,4%). Нормою концентрації білка у плазмі крові при вирощуванні коропа і форелі є показники, близькі до 3%. При голодуванні, наприклад, у період зимівлі, а також при захворюваннях риб, вміст білка знижується. Показники нижче 2,5% вважаються несприятливими. Дуже високий вміст білка в плазмі крові спостерігається при підготовці до нересту. У плідників лососей в період нерестового ходу вміст білка в плазмі крові може перевищувати 10%. У цей період відбувається посилений транспорт речовин у гонади. За період нересту відбувається виснаження організму і рівень білка падає нижче 3%.

У крові риб міститься багато ферментів – фосфатази, дегідрогенази, трансамінази, що вказує на перебіг у плазмі крові багатьох реакцій обміну вуглеводів, жирів, азотистих речовин.

5.4. Механізми зсідання крові

Зсідання крові є біологічно важливою захисною функцією білків крові. Механізм зсідання крові пояснює ферментативна теорія А.Шмідта. В основі зсідання крові лежать три взаємопов'язані фази: утворення тромбопластину; утворення тромбіну; утворення фібрину.

Тромбопластин (тромбокіназа) має ферментативну дію. При руйнуванні тромбоцитів утворюється плазмовий тромбопластин, а при руйнуванні тканин – тканинний тромбопластин. У риб він міститься також у шкіряному слизі. Він діє на *протромбін* (білок, що міститься в плазмі крові), який переходить в активну форму – *тромбін*. Ця реакція йде в присутності солей кальцію.

Тромбін діє на фібриноген, який переходить з розчинної форми в нерозчинну – фібрин.

Фібрин випадає у вигляді згустку тонких ниток, де заплутані форменні елементи і небагато плазми крові, утворюється тромб. Цей тромб закупорює судину. Через декілька годин після поранення згусток сплющується, нитки фібрину скорочуються і зближують краї рани (рис. 5.6). У риб кров зсідається дуже швидко, особливо в літній період – протягом декількох секунд. Швидкість зсідання крові у риб має важливе діагностичне значення.

Крім системи зсідання у крові міститься система ферментів, яка перешкоджає зсіданню крові. Протизсідаюча система включає гепарин і гепариноподібні речовини, які синтезуються печінкою, а також фібринолізин і його активатори. Гепарин і гепариноподібні речовини є антикоагулянтами. Вони перешкоджають дії тромбіну на

фібриноген, завдяки чому гальмують утворення фібрину. Фібринолізин сприяє розпаду частини фібриногену плазми і фібрину в

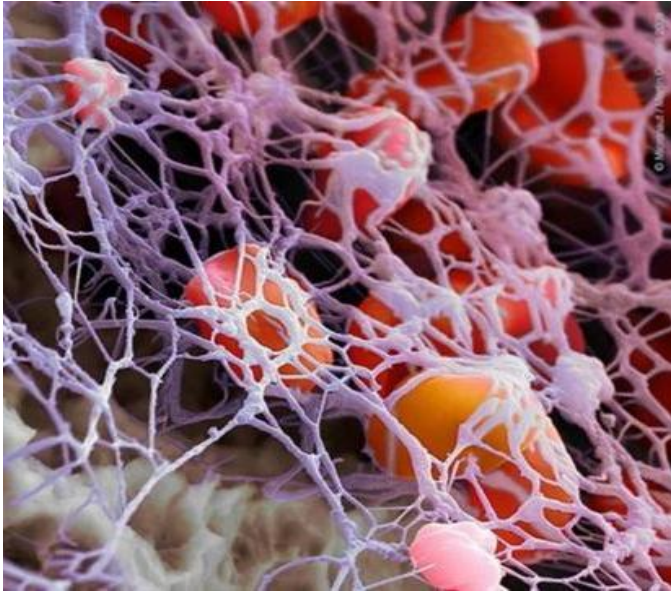


Рис. 5.6. Еритроцити у фібринових сітках

згустках крові. Протизсідуюча і зсідуюча система знаходяться у певній динамічній рівновазі.

5.5. Буферні системи крові

Активна реакція крові риб обумовлена концентрацією у ній водневих (H^+) і гідроксильних (OH^-) іонів. Кров риб у нормі має слаболужну реакцію (7,5 – 7,6) . Зміни рН крові значно менші, ніж зміни рН у зовнішньому середовищі. Стійкість активної реакції крові пояснюється буферними властивостями еритроцитів і плазми. Буферні властивості характерні для розчинів, що містять слабку, тобто малодисоціюючу кислоту і її сіль, утворену сильною основою.

У крові риб міститься декілька **буферних систем**.

Бікарбонатна буферна система становить 7 – 9% буферної здатності крові. Кислоти, що утворюються в результаті обмінних

процесів, нейтралізуються катіонами бікарбонатів. При цьому утворюється вугільна кислота, яка розпадається на воду і вуглекислий газ, останній виділяється через зябра. Якщо в кров надходять луги, то вуглекислий газ зв'язується в бікарбонат. Таким чином не відбувається різких коливань рН.

Фосфатна буферна система має менше значення.

Білкова буферна система зв'язує більш ніж 3/4 вуглекислоти. Білки, які є амфолітами, можуть виступати як катіони, або як аніони, або як недисоційовані молекули. Оскільки в крові є певне і досить постійне співвідношення між кислими і лужними еквівалентами, говорять про кислотно-лужну рівновагу крові.

У крові мешканців полярних водойм містяться специфічні глікопротеїди, які відіграють роль антифризів – речовин, що перешкоджають замерзанню крові. Морська вода в результаті високої солоності замерзає не при 0°C, а при більш низьких температурах – біля мінус 2,3°C. Кров морських костистих риб, яка має температуру замерзання 0,7 – 0,9°C, повинна за такої температури перетворитись в лід. Однак у зимовий період в крові нототенійових, тріскових та інших холодноводних риб утворюються антифризи, які дозволяють їм існувати в таких незвичайних умовах при негативній температурі тіла.

Хімічний склад крові, її морфологічний склад в певний момент життєдіяльності організму відображає його фізіологічний статус, тому гематологічні показники крові є важливими клінічно-діагностичними індикаторами.

5.6. Імунітет

Імунітетом називається стійкість організму до дії хвороботворних мікробів і вірусів. Імунітет здійснюється шляхом **фагоцитозу** (клітинного поглинання) і **лізису** (руйнування чужорідних елементів), а також завдяки **гуморальній діяльності** – синтезу особливих білків – імуноглобулінів, які сприяють нейтралізації хвороботворних початків.

Розрізняються вроджений і придбаний імунітет. Фактори вродженого імунітету не мають видової специфічності і присутні в крові і тканинах постійно. Придбані фактори імунітету утворюються в організмі у відповідь на проникнення до нього чужорідних білків і речовин полісахаридної природи.

У крові організму риб є речовини, які обумовлюють захист від чужорідних клітин без попередньої сенсибілізації. Це фактори вродженого імунітету – **лізоцим, пропердин і комплемент**. Кількість цих речовин у крові риб визначається їх **титром** – максимальним розбавленням крові, за якого їх пагубна дія на бактерії ще спостерігається.

Лізоцим – це фермент, який діє на покривні структури клітин. Крім крові, він локалізується у певних органах риб. Його активність пов'язують з загальною активністю хітинази. Лізоцим крові, очевидно, руйнує вже фагоцитовані частинки. Кількість цього фермента у крові риб непостійна.

Пропердин – особливий білок γ -глобулінової фракції відіграє важливу роль у стійкості організму по відношенню до ряду захворювань.

Комплементом – додатковим компонентом фагоцитозу – є система білків, яка обумовлює такі реакції, як лізис, хемотаксис фагоцитів, аглютинація бактеріальних клітин, фагоцитоз. Комплемент необхідний для лізису грампозитивних бактерій і **еритроцитів**. Він руйнує ділянки клітинних мембран.

Фагоцитоз здійснюється як білими кров'яними клітинами – перш за все моноцитами, так і клітинами ретикулоендотеліальної системи в нирках, селезінці, тимусі, печінці, лейдиговому органі, стінках кишківника риб.

Лейкоцити вільно плавають у крові, але можуть виходити з кров'яного русла в міжклітинне середовище тканин. Нейтрофіли до своєї загибелі поглинають 5 – 25 бактерій, моноцити – до 100 бактерій.

При зустрічі лейкоцитів з чужерідними клітинами вони починають перетворюватись в функціонально активні фагоцити – макрофаги, наприклад, моноцити. Клітини, до яких прилипли бактерії, збільшуються в декілька десятків разів, в основному, за рахунок росту протоплазми. Частина фагоцитів розмножується в передній частині нирок, селезінці, печінці, утворюючи скупчення клітин, які пам'ятають ознаки інфекції і виробляють проти них антитіла – специфічні високомолекулярні хімічні сполуки.

Фагоцитуючі клітини ретикулоендотеліальної системи можуть бути як нерухомими, фіксованими, так і рухливими, які активно рухаються до місця зараження.

Чужерідні частинки, які не мають деякого біохімічного «пароля», активно захоплюються фагоцитами, що вип'ячують до них щупальці

(псевдоподії), або прилипають до їх поверхні, а потім втягуються всередину фагоцитів.

Бактерії також можуть бути більш або менш стійкими до дії фагоцитів. Одні гинуть і розчиняються, інші продовжують розмножуватись всередині фагоцитів, утворюючи особливо стійкі форми.

Вироблений імунітет дуже специфічний завдяки синтезу спеціальних антитіл, які викликають аглютинацію (склеювання) і лізис (розчинення) тільки клітин певного виду. Антигени як правило мають білкову природу. Фагоцити, які містять у собі бактерії, накопичуються в імунокомпетентних і кровотворних органах. Там вони синтезують антитіла, які поширюються по організму потоками крові.

5.7. Кровотворення у риб

Форменні елементи крові постійно руйнуються, і на зміну їм у кровотворній тканині виникають інші клітини.

У зв'язку з відсутністю у риб кісткового мозку, лімфовузлів, процеси кровотворення у них здійснюються у багатьох інших органах, де добре розвинена ретикулярна тканина.

Основним органом **гемопоезу** у кісткових риб у дорослому стані є головна і середня частина нирок, селезінка і тимус. Тимус, або вилочкова залоза знаходиться біля зябрової ділянки. У ранньому онтогенезі нижчих риб процеси кровотворення виявляються в печінці, залозистому апараті зябр, слизовій оболонці кишківника, під епікардом, а інколи в стінках судин. Але найбільш активно кровотворення відбувається у лімфоїдних органах, які представлені у

риб ретикулярною тканиною, розташованою у вигляді парного утворення під дахом черепа у хрящових риб. У костистих риб також відмічена наявність таких органів, які прилягають до потиличної частини черепа і заповнюють заглиблення між хребцями, але дахом черепа ці утворення не захищені. Важливим органом кровотворення і місцем розпаду еритроцитів є селезінка. У коропа селезінка збільшується в зимовий період, коли під дією зниженої температури води кровотік уповільнюється і кров накопичується в селезінці, нирках і клітинах печінки. За зниження концентрації кисню у воді, коливання температури, під дією токсичних речовин, у процесі транспортування риби, здійснення лікувально-профілактичних заходів та за дії інших стрес-чинників відбувається суттєве зменшення крові в селезінці і, як наслідок, її морфологічних показників. Це супроводжується підвищенням кров'яного тиску і частоти серцевих скорочень з одночасним зростанням рівня цукру і зниженням вмісту глікогену в печінці (Альбрехт, 1969).

5.8. Лімфатична система риб.

Тканинна рідина постійно поповнюється за рахунок фільтрації рідкої частини крові крізь стінки капілярів. Частина цієї рідини знову потрапляє в русло кровоносної системи через стінки капілярів у результаті зниження тиску в венулах. Однак значна частина цієї рідини відводиться в русло кровоносної системи по особливій системі судин – лімфатичних судинах. Лімфа безбарвна, оскільки в ній немає еритроцитів. Сольовий склад майже однаковий зі складом плазми. На відміну від плазми в лімфі значно менше білка, оскільки пори капілярів погано пропускають високомолекулярні сполуки. Лімфа

вливається в кров в області передніх кардинальних вен, куди підходять грудні лімфатичні протоки, головний лімфатичний стовбур голови і бокові стовбури, які тягнуться вздовж бокової лінії. У деяких риб виявлені особливі пульсуючі утворення – лімфатичні серця. Лімфатична система має не тільки дренажну, але й транспортну функцію. Частина речовин, засвоєних в кишківнику, минаючи ворітну систему печінки, транспортується лімфою безпосередньо до місць депонування, наприклад до жировиків брижейки.

Запитання для самоперевірки

1. Охарактеризуйте кров як тканину організму риб.
2. Функції крові в організмі риб.
3. На які складові частини поділяють кров?
4. Опишіть метод визначення загального об'єму кров'яних клітин.
5. Назвіть формені елементи крові риб.
6. Охарактеризуйте будову та функції формених елементів крові риб.
7. Опишіть вплив чинників водного середовища на гематологічні характеристики риб.
8. Вкажіть діагностичне значення показників крові риб (гематокриту, швидкості осідання еритроцитів, вмісту білків сироватки крові тощо).
9. Назвіть головні білки сироватки крові та вкажіть їх основні функції.
10. У чому полягає механізм зсідання крові згідно ферментативної теорії А.Шмідта?
11. Буферні системи крові та їх значення в організмі риб.
12. Основні фактори імунітету риб.
13. Які органи беруть участь у процесах кровотворення у риб?
14. Поняття про лімфатичну систему риб.

ТЕМА 6. ФІЗІОЛОГІЯ СЕРЦЕВО-СУДИННОЇ СИСТЕМИ РИБ

6.1. Кровообіг у риб

6.2. Кровоносна система і серце

6.1. Кровообіг у риб

Кров у тілі риб рухається по судинах. Стінки судин добре проникні для води і низькомолекулярних сполук, таких, як глюкоза, аміак, амінокислоти, кисень, вуглекислота, і мало проникні для макромолекул, наприклад, для білків.

Об'єм крові риб можна визначити шляхом введення у кров'яне русло відомої кількості барвника «синій Еванса», а потім, визначити його концентрацію у пробі крові. Цей барвник зв'язується з білками крові. Загальна кількість міжклітинної рідини визначається шляхом введення в організм риб поліфруктози – інуліну, для якого є непроникними клітинні стінки. Інулін, а також сахароза рівномірно розподіляються у міжклітинній рідині і плазмі. Кількість крові у різних риб неоднакова: у костистих риб вона коливається від 0,9 до 3,7%, у активних пелагічних риб – від 1,4 до 2,4%, у малорухливих донних риб – від 0,9 до 1,9% від маси тіла.

Кров в організмі риб виконує наступні функції: поживну (трофічну) – в процесі руху крові відбувається перенесення поживних речовин від органів травлення до тканин; дихальну – з кров'ю переносяться гази – кисень до тканин і вуглекислота до органів

дихання; видільну – кров виносить з тканин і переносить до органів виділення кінцеві продукти обміну речовин; регуляторну – за допомогою крові від залоз внутрішньої секреції до органів і тканин доставляються гормони та інші біологічно активні речовини; захисну – в крові містяться різні протимікробні і антитоксичні речовини (лізоцим, пропердин, комплемент, інтерферон). У відповідь на надходження в організм шкідливих речовин у крові риб утворюються антитіла. Фагоцитарну активність мають лейкоцити крові, які поглинають і руйнують мікроорганізми і чужорідні тіла.

Розподіл крові по органах і тканинах не відповідає їх відносній масі. Мало крові в білій мускулатурі, кишківнику, багато її в зябрах, серці, темній мускулатурі.

Вся існуюча в організмі риб кров ділиться на дві частини: циркулюючу кров, яка протікає по судинах і виконує різні функції, та депонуючу кров, виключену з кровообігу. Депонуюча кров знаходиться в капілярах печінки і селезінки. Вона надходить в загальний кровообіг при м'язевій роботі, підвищенні температури тіла, при стресових ситуаціях, крововтратах, дефіциті кисню у воді.

Кров тече по судинах завдяки різниці тисків в початковій і кінцевій частинах кровоносної системи риб. Кров'яний тиск – це сила, з якою кров тисне на внутрішню поверхню судин. Безперервність кровотоку обумовлена тиском пружних стінок судин на кров. Артеріальний тиск змінюється відповідно систолі і діастолі серця. Слідом за систолою шлуночка артеріальний тиск буде найбільшим – це максимальний, або систолічний тиск. У період діастолі кров'яний тиск буде найменшим – це діастолічний або мінімальний тиск. Різниця між величинами систолічного і діастолічного тиску називається **пульсовим тиском**.

Кровообіг характеризується не тільки тиском крові, але й швидкістю кровотоку, від якої залежить час колообігу крові, тобто час, протягом якого кров виходить із серця, проходить через зябра, судини тіла і знову повертається до серця. Загальний час колообігу крові у риб становить біля 2 хв. (у людини 26 сек.). Через зябра у вугра кров проходить за 6 – 7 сек. (у людини по малому колу – за 2 – 3 сек).

6.2. Кровоносна система і серце

Центральним органом кровообігу у риб є **серце**. Судини, які йдуть до серця, називаються **венами**, а судини, які йдуть від серця – **артеріями**. Найбільш крупна артерія називається **аортою**. У риб є черевна аорта, що несе кров від серця до зябер, і спинна аорта, яка несе кров від зябер до інших органів тіла.

Серце риби являє собою перистальтичний насос, який складається із декількох камер. Він всмоктує венозну кров і нагнітає її в артеріальну систему. Переходом між серцем і артеріальною системою є **артеріальний конус** у хрящових або **артеріальна цибулина** у костистих риб. Переходом між венозною системою і серцем є **венозний синус**. Артеріальний конус, або цибулина аорти, переходить в **артеріальний стовбур**, який є початковою частиною **черевної аорти**. Потім кров іде в зябра по парних приносних зяберних артеріях. В зябрах вони розпадаються на більш дрібні судини і потім на капіляри, які, збираючись, утворюють виносні зяброві артерії. У костистих риб в кожній зябровій дузі є одна приносна і одна виносна зяброва артерія, у хрящових і дводишних – одна приносна і дві виносних. Виносні зяброві артерії, зливаючись,

утворюють два корінці аорти. Останні, з'єднуючись спереду і ззаду, формують головне коло, від якого спереду відходять артерії, що живлять голову, – **сонні артерії**, а ззаду – **спинна аорта**. М'яз серця живить власна судина, яка є відгалудженням виносних судин (рис. 6.1).

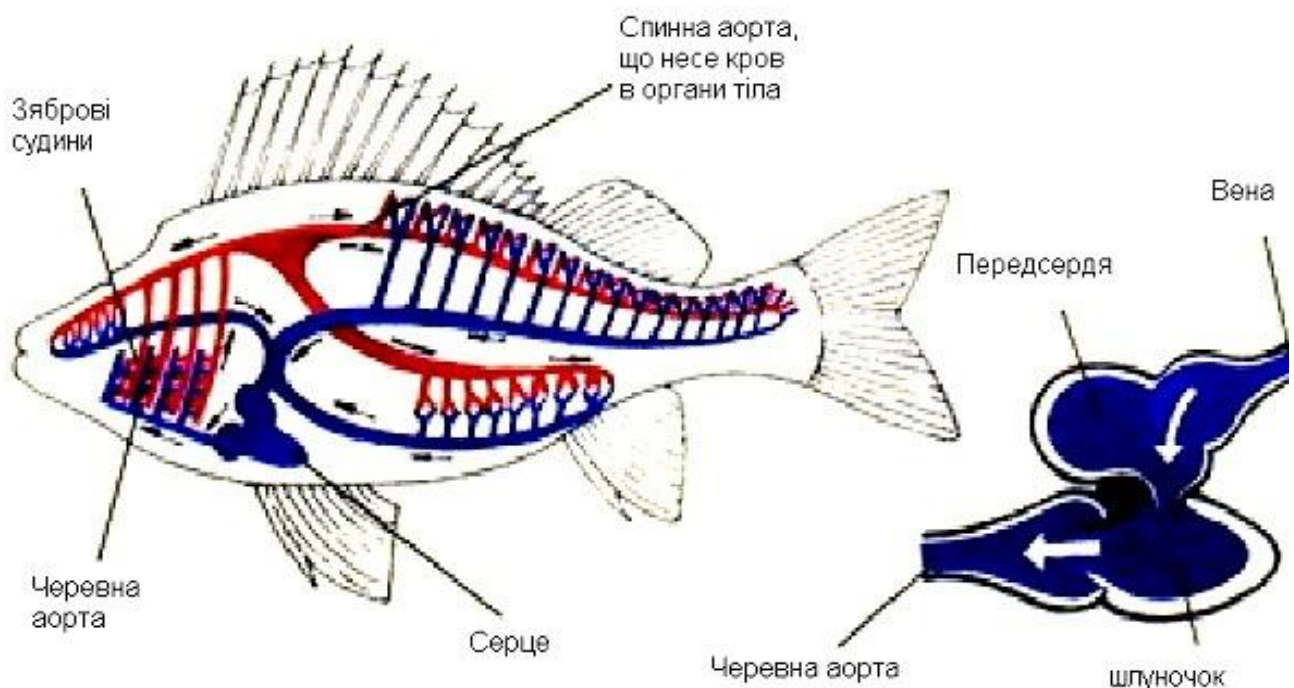


Рис. 6.1. Кровоносна система риб

Спинна аорта проходить під хребтом і дає гілочки до різних органів і до мускулатури тулуба та плавців: підключичну, що живить грудні плавці, брижеєчну – до шлунку і кишківника, печінки, нирок, статевих органів, повздожню – до черевних плавців. У хвостовій частині спинна аорта переходить у **хвостову артерію**. У подальшому артерії розгалуджуються до капілярів, які, проходячи через відповідні органи, збираються у вени.

Венозна кров з хвостового відділу збирається у **хвостову вену**, яка проходить в каналі хребта під хвостовою артерією. На рівні заднього краю нирок хвостова вена розгалужується на дві **ворітних вени нирок**, які утворюють сітку капілярів, що оточують ниркові каналці. Венозні судини, які виходять з нирок, називаються **задніми кардинальними венами**. На шляху до серця ці судини приймають вени від гонад, м'язів та інших органів. На рівні заднього відділу серця парні задні кардинальні вени з'єднуються з передніми кардинальними венами, які збирають кров з голови та з області передніх грудних плавців, утворюючи при цьому дві **кюв'єрові протоки**, якими кров надходить до венозного синуса, який сполучається з передсердям.

Кров від шлунково-кишкового тракту, плавального міхура і селезінки збирається у **ворітну вену печінки**, розгалуження якої у печінці утворюють ворітну систему. Кров, яка збирається з печінки в печінкову вену, впадає вправо у **венозний синус**.

Отже, у риб існує дві ворітних системи: нирок і печінки.

Черевні вени збирають кров від черевної стінки.

Кров риб проходить через дві системи капілярів: зяброву, в якій відбувається аерація крові і очищення її від метаболітів, і систему капілярів, що забезпечує кров'ю органи, де вона здійснює свої живильні, дихальні, регуляторні та інші функції. Обмін речовин у клітинах та тканинах риб здійснюється за допомогою складних біохімічних процесів.

Таким чином, кровоносна система риб постачає кисень та поживні речовини в усі куточки тіла та забирає з клітин продукти метаболізму і виводить їх назовні через сечостатеву систему.

Риби мають одне коло кровообігу (рис. 6.2).

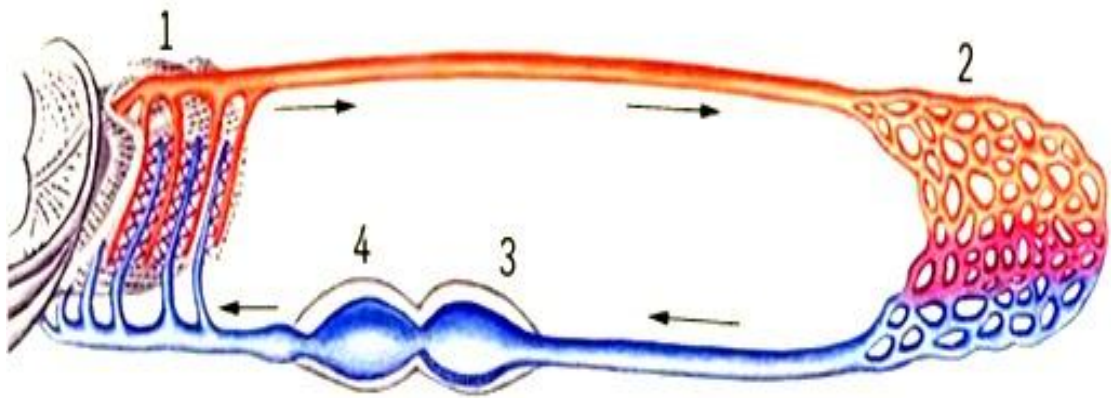


Рис. 6.2. Коло кровообігу у риб

Насичена киснем кров йде по виносних зябрових артеріях в спинну аорту, звідти кров потрапляє до органів черевної порожнини і м'язів (1). Спинна аорта переходить у хвостову артерію де кров насичує хвостове стебло (2). Звідти вона по дрібних судинах, вже позбавлена кисню, прямує у ворітну систему печінки та нирок де очищується від метаболітів (2). Далі кров по кардинальних венах йде до протоки Кюв'є, яка впадає у венозну пазуху серця (3). Венозна кров із шлуночка прямує по приносних зябрових артеріях до зябер де збагачується киснем (4).

Серце у риб має відносно невеликі розміри. Воно, як правило, менше 1% маси тіла: у коропа в середньому 0,11%, у пеламіди і тунців 0,3%. Однак є виключення – у летючої риби серце складає до 2,5% маси тіла, у акул – 0,6 – 2,2%.

Серце риб складається з чотирьох відділів: венозного синуса або пазухи, де збирається венозна кров; передсердя; шлуночка і цибулини аорти у кісткових або артеріального конуса у хрящових, дводишних і осетрових риб (рис. 6.3). Артеріальний конус акул є похідним шлуночка, стінка якого забезпечена поперечно-

посмугованою мускулатурою, тому він здатен до самостійних скорочень.

Стінка серця складається з трьох шарів: внутрішнього – ендокарда, середнього – міокарда і зовнішнього – епікарда.

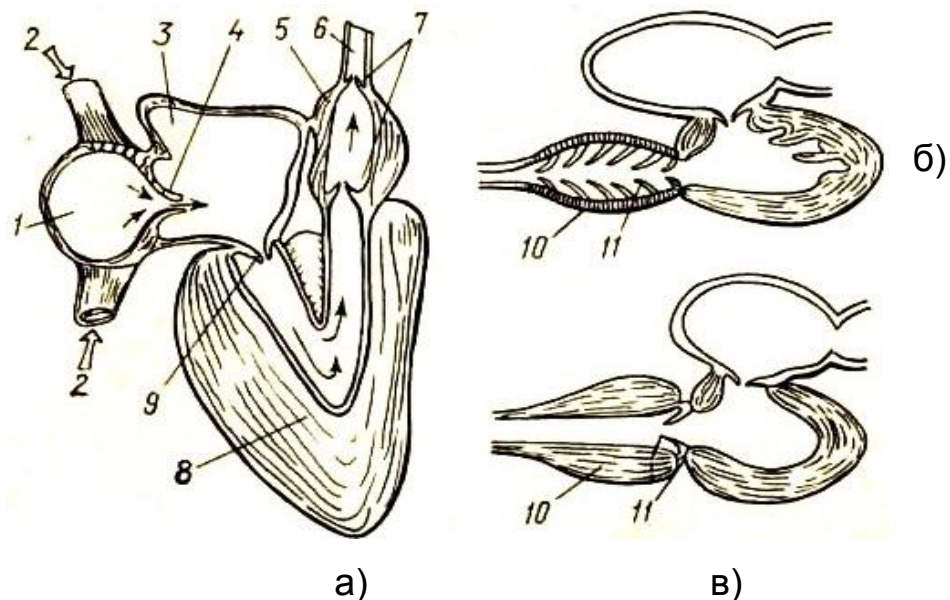


Рис. 6.3. Серце риб (Аминева, Яржомбек, 1984)

а – тріска; б – акула; в – форель;

1 – венозний синус; 2 – впадіння кюв'єрових проток; 3 – передсердя; 4 – синусний канал; 5 – артеріальний конус; 6 – аорта; 7 – півмісяцеві клапани; 8 – шлуночок; 9 – атріовентрикулярний клапан; 10 – цибулина аорти; 11 – клапани цибулини аорти.

Між відділами серця риб є клапани. У костистих риб між шлуночком і цибулиною – два півмісяцевих клапани. Вони спрямовують потік крові в один бік і запобігають її руху в інший. Між передсердям і шлуночком – атріовентрикулярний клапан. Між венозним синусом і передсердям також є клапан.

Серцевому м'язу притаманна збудливість, скоротливість, провідність і автоматизм. Збудливість серцевого м'яза значно нижче, ніж скелетної мускулатури. М'язи серця мають велику абсолютну

рефрактерну фазу, тобто період незбудливості після подразнення великий.

Автоматизм серця виражається в здатності до ритмічних скорочень при витягуванні із організму. Це відбувається завдяки наявності спеціальних центрів автоматизму, представлених нервовими клітинами, розташованими в самому серці. Ці центри також називають **водіями ритму** або **пейсмекерами**. За розташуванням центрів автоматизму можна виділити три групи риб. У вугрів є синусний, у вушковому каналі і атріовентрикулярний центри автоматизму. У хрящових риб автоматичні центри розташовані у венозному синусі, на атріовентрикулярній перегородці, додатковий центр – в артеріальному конусі. У всіх костистих риб автоматичні центри розташовані у вушковому каналі і в атріовентрикулярній перегородці. Вушковий канал – це мостик тканини, що проходить від венозного синуса по стінці передсердя до шлуночка.

Ритмічна робота серця забезпечує періодичне вигання крові в артеріальну систему. Скорочення (систола) і розслаблення (діастола) серця складають серцевий цикл. Серцевий цикл починається з систоли передсердя, у період якої кров переходить із передсердя в шлуночок. Потім настає діастола передсердя і систола шлуночка, яка складається з декількох фаз. Коли кров переходить із передсердя в шлуночок, тиск у шлуночку підвищується, що призводить до закриття атріовентрикулярних клапанів. Напівмісяцеві клапани при цьому закриті ще тому, що тиск у шлуночку все ще нижче, ніж в аорті. Шлуночок в цей час являє собою закриту камеру. М'яз шлуночка скорочується, тонус його зростає, а довжина м'яза не змінюється, оскільки кров практично нестислива. Таке скорочення, при якому зростає тонус м'яза, а довжина його не змінюється, називається

ізометричним. Ця фаза називається фазою ізометричного скорочення. У подальшому зростає тиск у порожнині шлуночка, він стає вищим, ніж у цибулині аорти (або артеріальному конусі), при цьому відкриваються напівмісяцеві клапани, кров лине в цибулину аорти і далі в аорту. Потім відбувається скорочення артеріального конусу, послідовне відкриття його клапанів і перехід крові в аорту.

У костистих риб цибулина аорти не скорочується і кров тече в результаті різниці тиску крові в цибулині аорти і аорті. Серцевий цикл закінчується фазою повільного наповнення шлуночка.

Частота серцебиття у риб може дорівнювати числу дихальних рухів. У стані спокою вона залежить від температури навколишнього середовища. При дуже високій температурі води серце починає битися неритмічно, а потім взагалі зупиняється, при низькій температурі також спостерігається аритмія серцебиття.

Незважаючи на відносно малі розміри, серце риб виконує величезну роботу з просування крові через дві, а місцями і через три капілярних сітки. У цьому серцю допомагає низка допоміжних механізмів. На зміну тиску в порожнині перикарду впливає рух дихальної мускулатури. Просуванню крові по венах в напрямку до серця сприяє скорочення м'язів тулуба.

У риб загальна кількість крові менша, ніж у ссавців, тому витрачається менше зусиль для її просування. Крім того, риби знаходяться у горизонтальному положенні, тому кров не повинна підніматись на велику висоту.

Роботу серця характеризують **частота серцебиття і ударний об'єм** – кількість крові, яка викидається за систолу. Інколи визначають хвилинний об'єм серця – кількість крові, яка викидається серцем за

хвилину. Для того, щоб визначити хвилинний об'єм серця, необхідно ударний об'єм помножити на частоту серцебиття.

Частоту серцебиття можна підрахувати при розтині черевної стінки, але при цьому риба травмується, і можуть бути отримані невірні результати. Кращим методом є електрокардіографія, за допомогою якої можна не тільки дізнатись частоту серцебиття, а й отримати уявлення про роботу серця вцілому.

Як правило, у дорослих особин риб частота серцевих скорочень коливається у межах 20 – 45 ударів за хвилину. У малорухливих риб вона нижче, ніж у більш активних особин. У молодих вікових груп риб цей показник у декілька разів більший.

За підвищення температури води на 10°C частота серцевих скорочень у риб зростає приблизно в 2 – 3 рази, а за зниження – навпаки, зменшується. У зимовий період у корошових риб частота серцевих скорочень падає до 1 – 2-х ударів за хвилину, що призводить до суттєво різкого уповільнення швидкості кровотоку. За несприятливих екологічних умов зниження швидкості кровотоку спричиняє гіпоксію тканин, яка, зазвичай, викликає у риб рефлексорну брадикардію, збільшення величини ударного об'єму і посилення гліколітичних процесів.

Зниження концентрації кисню у воді до 2,5 мг/л і нижче супроводжується раптовим зменшенням частоти серцевих скорочень у риб.

Діяльність кровоносної системи має нервову і гормональну регуляцію, кожна з яких може характеризуватися різним ступенем розвитку.

Встановлено, що серце риб має тільки парасимпатичну інервацію (блукаючий нерв). Існує припущення, що блукаючий нерв в

залежності від сили подразнення може викликати як гальмуючу, так і збудливу дію на серце. Слабке подразнення вагусу збуджує, а сильне гальмує діяльність серця.

Важливу роль у регуляції серцевої діяльності риб відіграє рефлексогенна зона зябр. Зябра – це орган, який в першу чергу і постійно отримує кров від серця. До центральної нервової системи риб інформація про діяльність серця надходить не від рецепторів самого серця, як це відбувається у вищих хребетних тварин, а від барорецепторів зябрових судин, які регулярно надсилають у мозок інформацію про систолу серця.

Таким чином, у риб найбільше значення отримує барорефлекторний механізм регуляції роботи серця. Це закономірно, оскільки у риб є одне коло кровообігу з двома послідовно розташованими капілярними сітками. При слабкому подразненні активується відносно невелика кількість барорецепторів. Слабкий тиск у судинах сигналізує про недостатнє надходження крові в черевну аорту. Пристосувальною відповіддю на це є прискорення серцевої діяльності і перекидання крові із венозної частини в артеріальну. Високий тиск крові у судинах, тобто переповнення нею зябрових судин, викликає гальмування роботи серця і тимчасове припинення надходження до них крові. Підвищення тиску в зябрових судинах впливає на рух зябрових кришок (дихання). При цьому можуть відбуватись прискорення і сповільнення, зростання і зменшення амплітуди дихальних рухів.

Крім нервової регуляції роботи серця є ще гормональна регуляція. Різні речовини, що надходять в кров, а потім з кров'ю в серце, можуть неоднаково впливати на його роботу. Адреналін – гормон, який виробляється мозковою речовиною наднирників, діє на

серце збуджуюче – він посилює і прискорює серцеві скорочення. При посиленій м'язовій роботі і за стресових станів кількість адреналіну, який виділяється наднирниками, зростає і різко посилюється робота серця. Тварина у такому стані здатна здійснити непосильну для неї у нормальному стані роботу.

Посилюють і прискорюють скорочення серця також іони кальцію, а іони калію уповільнюють і послаблюють їх.

Запитання для самоперевірки

1. Об'єм крові у риб.
2. Функції крові у риб.
3. Розподіл крові у тканинах і органах риб.
4. На які частини ділиться кров риб?
5. За яких умов депонує кров надходить у кров'яне русло?
6. Завдяки чому відбувається кровообіг у риб?
7. Що таке пульсовий тиск крові?
8. Швидкість кровотоку у риб.
9. Будова кровоносної системи риб.
10. Скільки кіл кровообігу мають риби?
11. Будова серця риб.
12. Частота серцебиття і ударний об'єм крові риб.
13. Значення ворітних систем печінки і нирок риб.
14. Основні властивості серцевого м'яза риб.
15. У чому полягає автоматизм роботи серця риб?
16. Серцевий цикл роботи серця риб.
17. Як впливають високі і низькі температури води на роботу серця риб?
18. Які показники характеризують роботу серця риб?
19. У чому полягає нервова і гормональна регуляція діяльності серцево-судинної системи риб?
20. Значення барорефлекторного механізму регуляції роботи серця риб.
21. У чому полягає механізм регуляції роботи серцево-судинної системи риб?

ТЕМА 7. ФІЗІОЛОГІЯ СИСТЕМИ ОСМОРЕГУЛЯЦІЇ ТА ВИДІЛЕННЯ

7.1. Видільна система риб

7.2. Осморегуляція у риб

7.3. Роль травного тракту в осморегуляції риб

7.1. Видільна система риб

Принципова відмінність риб від наземних тварин полягає у наявності постійного контакту їх внутрішнього середовища із зовнішнім водним середовищем. Це робить особливо значимими у житті риб явища дифузії розчинених у воді речовин і самої води через тканинні бар'єри. З одного боку, це полегшує риbam виведення із організму азотистих метаболітів, з іншого – примушує організм риб постійно підтримувати осмотичний і сольовий гомеостаз. У жодного виду риб хімічний склад крові не відповідає складу розчинених речовин у оточуючій їх воді. Тому майже завжди існує градієнт дифузії, у крайньому випадку для деяких речовин. Крім того, риби мають велику, легкопроникну для різних хімічних сполук зяброву поверхню, і неорганічні солі, хоч і повільніше, ніж вода або кисень, можуть проходити через зябровий епітелій. Шкіра риб, як правило, важко проникна для води і солей. Шкіра вугрів, наприклад, пропускає лише 15 мл води на 1 кг маси тіла за годину. Значно більш поникна шкіра міноги - через неї 1 см³ води проходить протягом 91 доби. У вугра цей процес повинен тривати упродовж п'яти років.

Основний потік води відбувається через зябра. Зменшення дихальної поверхні зябер і кровотоку через зябра – один із шляхів

осморегуляції. Якщо організм риби, намагаючись ліквідувати кисневу недостатність, збільшує дихальну поверхню і нарощує кровотік через зяброві пелюстки, осмотичний градієнт у зябрах також зростає, і це потребує посилення осморегуляторної роботи організму. Так, наприклад, якщо мальків лосося для зважування виймають із води більш ніж на 1 хв., то потім за декілька годин, у період яких вони у прісній воді оправляються від тимчасової задухи, їхня маса збільшується на 15% за рахунок води, яка проникає у їх тіло із навколишнього середовища. Обводнення тканин відбувається і у коропових видів риб у період перевезення їх у живорибних вагонах та автомобілях. Особливо потужне обводнення організму риб спостерігається при задухах.

Видалення надлишку води із організму риб відбувається через нирки.

Видільна система риб представлена на рис. 7.1.

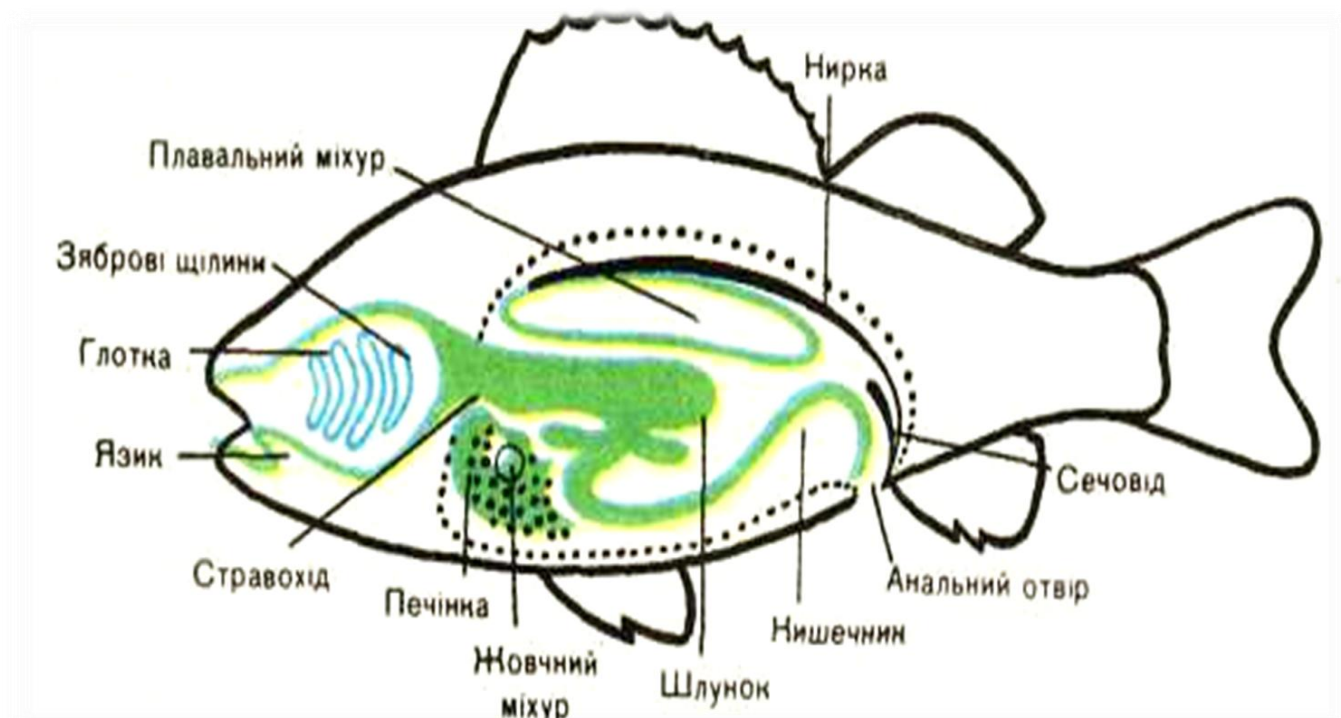


Рис. 7.1. Видільна система риб

Ниркам у процесах осморегуляції у риб належить основна роль. Робота нирок, як осморегуляторного органу, полягає у наступному. Плазма крові, або целомічна (порожнинна) рідина, нагнітається у ниркові каналці. Рідина, яка надходить до каналців, називається **первинною сечею** або, якщо вона відфільтровується із кровоносних судин, **ультрафільтратом**, оскільки їй приходится фільтруватися через пори дуже малого розміру. Із первинної сечі клітини епітелію каналців вилучають необхідні організму речовини, секретують в неї низку непотрібних речовин і формують сечу кінцевого складу, або **вторинну сечу**. Сеча збирається в парні сечотічники, які, зливаючись, утворюють уретру, що виводить сечу у зовнішнє середовище.

Мікроскопічна структура нирок риб зображена на рис. 7.2.

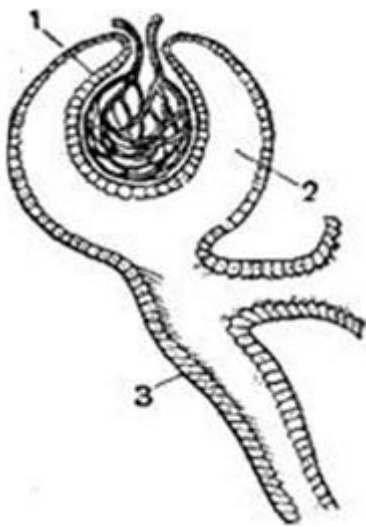


Рис. 7.2. Мікроскопічна структура нирок у риб:

- 1 – клубочок кровоносних судин;
- 2 – бауманова капсула; 3 – каналець

Важлива роль у процесах осморегуляції належить і зябрам.

У зябровому епітелії міног, акул і костистих риб є особливі клітини, досить багаті мітохондріями, тобто здатні до енергоємких процесів. У 1932 році Кейс і Вільмер припустили, що ці клітини можуть мати відношення до сорбції із навколишнього середовища і секреції в навколишнє середовище хлоридів. У подальшому ця точка зору була багаторазово підтверджена. Ці, так звані, **хлоридні клітини** мають

специфічну, ямчасту структуру поверхні з властивостями іонообмінника, їхня внутрішня структура складається із спеціальної «лабіринтової» субстанції.

Зміна напряму транспорту іонів у евригалінних риб відбувається під дією гормонів гіпофізу і урофізу.

У прісноводних риб і у евригалінних та прісноводних риб у прісній воді хлоридні клітини витягують натрій із прісної води, де він завжди міститься хоча б в слідових концентраціях. Через зябра риб протягом доби проходить біля 1 м³ води, де міститься до 100 г хлоридів.

У солоній воді хлоридні клітини виводять надлишковий натрій із організму.

Перебудова роботи клітин вимагає певного часу. Вугрі, які адаптовані до прісної води, починають посилено секретувати натрій через 1 – 2 години після поміщення їх у солону воду. При роботі на повну потужність хлоридні клітини вугра здатні вивести протягом години 1/3 натрію, що міститься в його організмі.

Через зябра екскретується велика кількість розчинених у воді продуктів знешкодження ксенобіотиків. Це пов'язано з тим, що вся кров постійно проходить через зяброві капіляри, які мають велику площу стикання з навколишнім середовищем.

Зябра виступають основним органом екскреції із організму аміаку, але не сечовини.

7.2. Осморегуляція у риб

Осмотичні процеси неоднаково відбуваються у прісноводних і морських риб (рис.7.3).

Прісноводні костисті риби знаходяться у середовищі, яке є гіпотонічним по відношенню до рідин їхнього організму. Природні процеси спрямовані на обводнення організму і його обезсолення. Робота органів осморегуляції цих риб спрямована на утримання в організмі солей і видалення із нього надлишку води. Важлива роль у цих процесах належить ниркам. Нирки прісноводних риб добре розвинені і виділяють багато сечі. Її кількість протягом доби складає приблизно 100 – 400 мл на 1 кг маси тіла. Разом з водою через нирки видаляється і деяка кількість електролітів, незважаючи на те, що у процесі проходження сечі через ниркові каналці значна частина їх реабсорбується, особливо іони Na^+ , Cl^- , K^+ , Ca^{2+} .

Через нирки виділяється і основна кількість двовалентних іонів, у результаті чого сеча стає гіпертонічною по відношенню до середовища і гіпотонічною по відношенню до крові. Слід зазначити, що осмомолярність сечі прісноводних риб порівняно з ультрафільтратом плазми падає в 14 разів, сечі виділяється майже стільки ж, скільки рідини надходить у нирки. Дуже схожа картина має місце у евригалінних костистих риб у прісній воді.

Зовсім інше завдання у осморегуляторної системи морських костистих риб. Їх тіло постійно обезводнюється у результаті дифузії води у зовнішнє середовище через зяброву поверхню. **Для компенсації втрат води їм доводиться пити морську воду.**

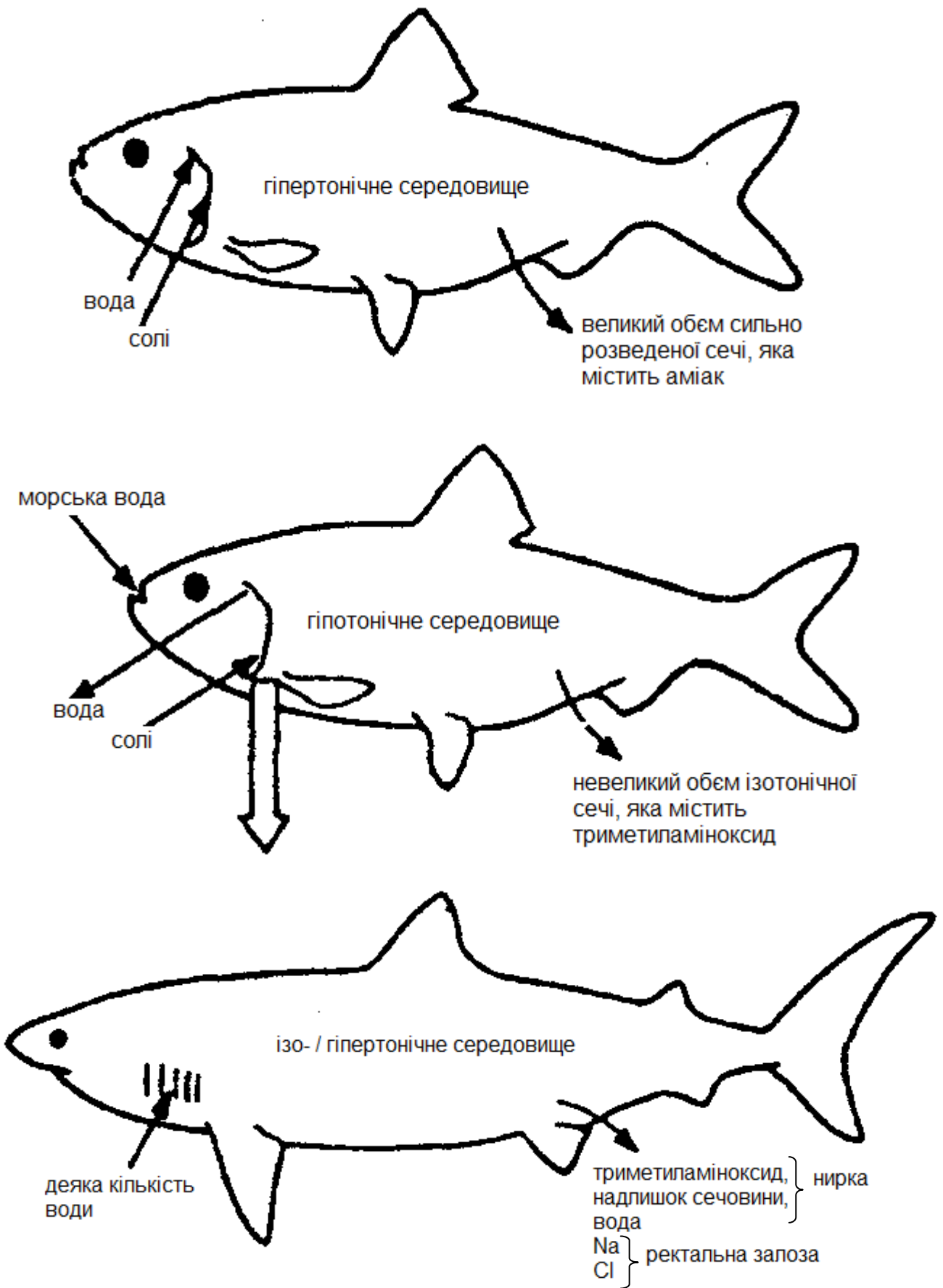


Рис. 7.3. Осморегуляція у риб

З випитою водою до організму риб надходить значний надлишок натрію, хлору, кальцію, калію, сульфатних іонів. Виникає проблема виведення із організму цих речовин. Нирки морських костистих риб виділяють в основному іони двовалентних катіонів (кальцію, магнію) і аніонів (сульфату, фосфату). Виведення води із організму не потребується, навпаки, необхідне її збереження. Тому в організмі морських костистих риб утворюється мало первинної сечі і ще менше вторинної. Костисті риби, які живуть у морі, постійно або періодично, виділяють у 10 разів менше сечі, ніж прісноводні костисті риби. Її виділяється всього 5 – 10 мл/кг тіла за добу. Сеча морських костистих риб являє собою в 2 – 3 рази менш концентрований розчин солей, ніж морська вода. Слід зазначити, що основні осмотики їх внутрішнього середовища – натрій і хлор – виводяться у зовнішнє середовище **хлоридсекретуючими клітинами зябер**.

Прохідні риби у процесі міграції з одного водного середовища до іншого змінюють спосіб осморегуляції: у морській воді вона здійснюється, як у морських риб, а у прісній – як у прісноводних. Тому їх нирки мають подібну будову як з прісноводними, так і з морськими рибами. Однак цей перехід повинен здійснюватись поступово, через певну стадію розвитку, яка у лососевих називається смолтифікацією.

Багато прісноводних риб переносять значне осолоніння води. У солонуватих водах Балтійського, Каспійського і Азовського морів водяться типово прісноводні риби, розмноження яких відбувається лише у прісній воді, – сазан, судак, лящ.

Для цілої категорії риб зміна середовища мешкання є нормою і навіть необхідністю. Це прохідні риби – осетрові, лососеві, вугрі та інші.

Багато морських риб здатні переносити значне опріснення.

При адаптації риб до змін осмотичного тиску середовища велике значення мають гормони. Одні з них вибірково змінюють кровотік в органах, інші змінюють проникливість клітинних мембран, треті змінюють напрям транспорту іонів у клітинах і тканинах. Обводненню, тобто затриманню води в організмі, сприяє гормон росту. Затримці в організмі натрію сприяє гіпофізарний гормон пролактин. На водно-сольовий обмін впливають гормони нейрогіпофізу (антидіуретичний гормон зменшує сечовиділення, гормони із класу вазотоцинів викликають звуження судин), гормони урофізу. Із-за різних осмотичних концентрацій між кров'ю і водою виникає гідростатичний тиск, головним чином, у зябрах і ротовій порожнині.

7. 3. Роль травного тракту в осморегуляції риб

Помітну роль у водно-сольовому балансі риб відіграє травний тракт. Особливо велике значення має кишківник для морських костистих риб і міног. Вони, як відомо, п'ють морську воду для компенсації осмотичних втрат вологи. Більшість морських риб вживає від 80 до 360 мл морської води на 1 кг маси тіла за добу. Споживання води деякими рибами перевищує їх власну масу (тиляпія, деякі види бленіід). При цьому 60 – 80% цієї води всмоктується у кишківнику. Разом з водою майже повністю із випитої морської води всмоктуються одновалентні іони (натрій, калій, хлор). У кишківнику у вільному стані залишаються іони магнію і сульфату, а також нерозчинні карбонати кальцію і магнію, які затримуються мукоїдною вистілкою кишкової стінки. Через травний тракт морських і прісноводних риб

екскретується значна кількість сполук кальцію, магнію і фосфору харчового і ендogenousного походження.

Засвоєння води у кишківнику морської риби відбувається швидше, ніж у прісноводних видів, незважаючи на те, що у морської риби це всмоктування відбувається проти осмотичного градієнту, створеного різницею концентрацій між проковтнутою морською водою і кров'ю. Це вказує на те, що кишкове всмоктування води у морських риб є активним процесом, який вимагає затрат енергії.

Прісноводні риби втрачають деяку кількість води у процесах травлення, оскільки хімус і екскременти, як правило, містять більше вологи, ніж їжа, особливо сухі гранульовані корми.

Запитання для самоперевірки

1. Значення осморегуляції для життєдіяльності риб.
2. Будова видільної системи риб.
3. Роль нирок у процесах осморегуляції риб.
4. Первинна і вторинна сеча риб.
5. Роль залозистого апарату зябер у процесах осморегуляції риб.
6. Значення і функції хлоридсекретуючих клітин зябер риб.
7. Особливості процесів осморегуляції у прісноводних костистих риб.
8. Осморегуляторна система морських костистих риб.
9. Значення травного тракту в процесах осморегуляції у риб.

МОДУЛЬ 3

ПРИКЛАДНА ФІЗІОЛОГІЯ

ТЕМА 8. СИСТЕМА ДИХАННЯ І ГАЗООБМІН У РИБ

- 8.1. Дихання риб**
 - 8.2. Шкіряне дихання риб**
 - 8.3. Повітряне дихання риб**
 - 8.4. Додаткові органи дихання риб**
 - 8.5. Газообмін в організмі риб**
 - 8.6. Газообмін плавального міхура риб**
-

8.1. Дихання риб

У риб існує водяне і повітряне дихання. Водяне дихання здійснюється за допомогою залозистого апарата зябер і шкіри, повітряне – за допомогою шкіри, плавального міхура, кишківника і надзябрових органів.

Основним органом дихання у риб є зябра, інші органи – додаткові.

Головною функцією залозистого апарату зябер риб є здійснення процесів газообміну, зокрема, поглинання розчиненого у воді кисню і виділення продуктів метаболізму, зокрема, діоксиду вуглецю. Поряд з цим залозистий апарат зябр також бере участь у водно-сольовому обміні, виділяючи аміак, сечовину, поглинаючи воду та іони солей, особливо іони натрію.

У представників кісткових риб зябра розташовані в бокових відділах зябрової порожнини, яка покрита з обох боків зябровими кришками. Залозистий апарат зябр складається з чотирьох повних

зябрових дуг і п'ятої рудиментарної зябрової дуги. Від зовнішнього, випуклого боку дуги відходять зяброві пелюстки, основу яких становлять хрящові зяброві промені. Своєю основою пелюстки прикріплюються до зябрової дуги, а вільні кінці їх розходяться під гострим кутом назовні і всередину. Поперек зябрової пелюстки розташовані тонкі респіраторні складки, які називаються вторинними пластинами, або пелюсточками. Саме вони забезпечують перенесення розчиненого кисню води до кровоносної системи риб. Кількість пелюсточків у різних видів риб неоднакова і коливається у межах від 15 до 36 на 1 мм, їх висота коливається у межах від 150 до 200, а товщина – від 10 до 15 мкм (рис. 8.1).

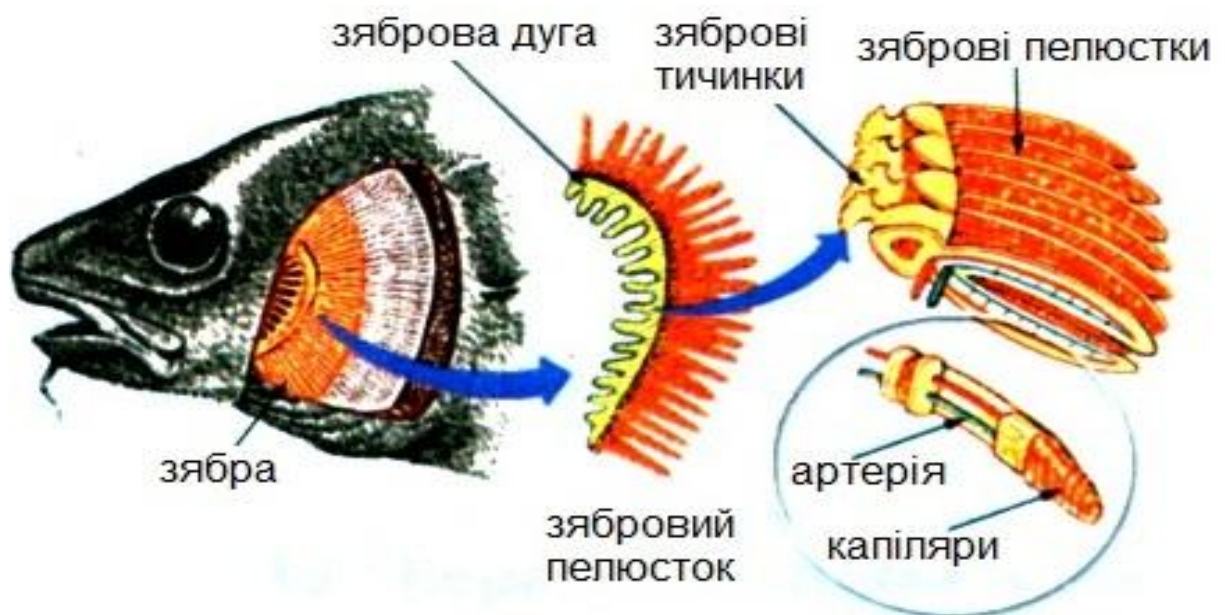


Рис. 8.1. Будова зябрового апарату риб

На боці дуги, зверненої у ротову порожнину, знаходяться зяброві тичинки. Вони не мають відношення до процесів дихання, а є фільтруючим апаратом. Зяброві тичинки затримують у ротовій порожнині риб зависі із води та кормові організми. У різних видів риб кількість зябрових тичинок неоднакова. Найбільш густі та високі

тичинки виявлені у планктофагів, рідкі і низькі – у хижаків, середнє положення між планктофагами і хижаками займають всеїдні риби (рис. 8.2).

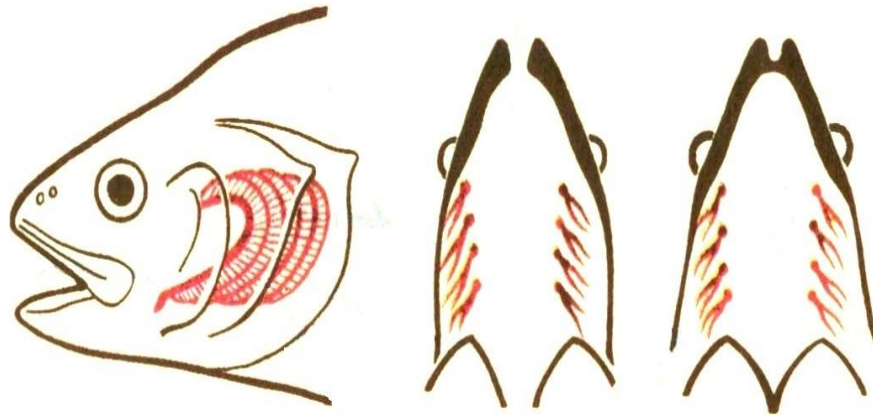


Рис. 8.2. Розташування зябрових тичинок та пелюсток

У залозистому апараті зябер спостерігається інтенсивний кровобіг, тому вони характеризуються яскраво-рожевим забарвленням.

Венозна кров надходить до залозистого апарату зябер по черевній аорті, від якої по кожній зябровій дузі відходять бронхіальні артерії. Від них розгалужуються приносні пелюсткові артерії, які йдуть по внутрішньому краю хрящових променів. Від приносних пелюсткових артерій відділяються гілочки, які роздвоюючись, йдуть по їх зовнішньому і внутрішньому краях, утворюючи густу сітку капілярів, діаметр яких приблизно дорівнює величині еритроцита. На протилежному кінці пелюстки крайові артеріоли зливаються в одну судину, яка впадає в спинну аорту.

Загальна площа дихальної поверхні зябер залежить від виду риб. Оснащеність риб зябровою поверхнею прийнято характеризувати площею зябрової поверхні, віднесеної до 1 г маси тіла. Наприклад, активні пелагічні риби мають більшу дихальну поверхню, порівняно з поверхнею легень людини, – десятки квадратних сантиметрів на кожний грам тіла. Оснащеність дихальною поверхнею малорухливих риб в десятки разів

менше і може досягати $1 - 2 \text{ см}^2 / \text{г}$. Крім того, оснащеність дихальною поверхнею зменшується по мірі росту риби, майже таким же чином, як знижується інтенсивність обміну речовин, тобто пропорційно масі тіла.

Між респіраторними складками зябер біля їх основи розташовані хлоридні клітини світлого кольору, функція яких полягає у процесах осморегуляції.

Газообмін між водою і венозною кров'ю здійснюється шляхом пасивної дифузії розчиненого у воді кисню і діоксиду вуглецю за градієнтом концентрації газів. Проте їх рух відбувається у протилежних напрямках.

Однією з найбільш важливих умов оптимального газообміну в організмі риб є постійна протічність води через залозистий апарат зябер, збереження цілісності його структури, регулювання площі і щільності дифузної поверхні та використання гемоглобіну для збільшення кисневої ємкості плазми крові. Досить важливою умовою водяного дихання риб є те, що кров в капілярах залозистого апарату зябр тече у напрямку протилежному току води, що забезпечує постійний контакт зябр з водним середовищем. Цей протитічний механізм забезпечує практично повне насичення киснем крові і максимальне його вилучення із води (у деяких видів риб до 80% розчиненого у воді кисню) (рис. 8.3).

Прокачування води через зяброву порожнину здійснюється за допомогою руху ротового апарата і зябрових кришок, які відповідають частоті дихання риб. У зв'язку з цим частоту дихання у риб визначають шляхом реєстрації кількості рухів зябрових кришок.

Ритм дихання і руху ротового апарата у значній мірі визначається концентрацією розчиненого у воді кисню, а також вмістом у ній діоксиду вуглецю, температурою води, її активною реакцією (pH) тощо.

Риба прокачує через зябра протягом доби не менше 1 м^3 води на 1 кг маси тіла.

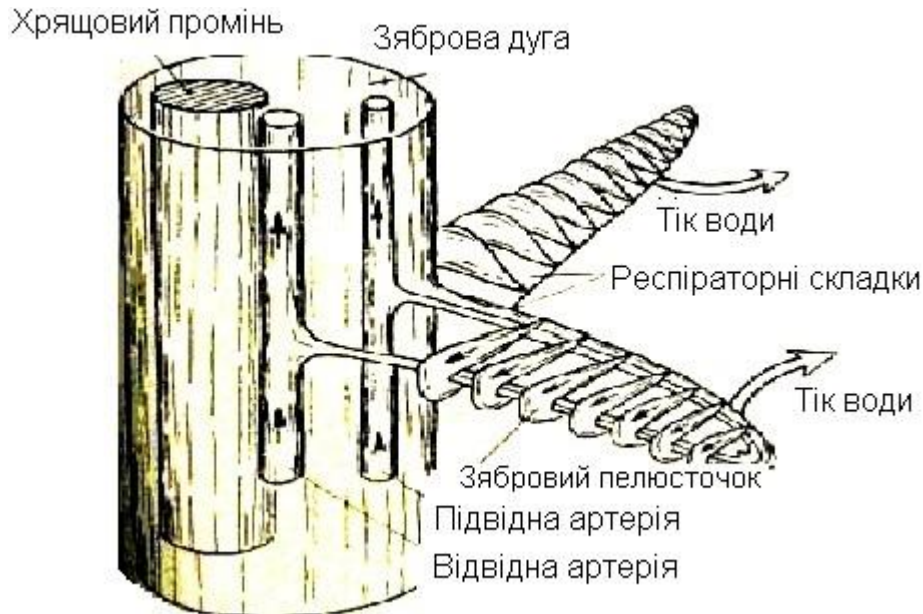


Рис. 8.3. Організація газообміну в залозистому апараті зябер риб
(зустрічні потоки газообміну в зябрах)

Кровотік у капілярах дихального епітелію спрямований назустріч потоку води, що протікає крізь зябра. Завдяки цьому кров, проходячи по капілярах, постійно контактує з водою, яка насичена киснем. Кисень дифундує в кров з води завдяки різниці концентрацій.

У нормальних умовах риба досить ефективно вилучає кисень із води.

Риби, які живуть в обмежених кисневих умовах, вилучають кисень із води більш ефективно, ніж риби, що проживають в оптимальних кисневих умовах. **Кисень вилучається із води тим ефективніше, чим довше контакт води із зябрами, чим нижче парціальний тиск кисню у венозній крові і чим вище спорідненість гемоглобіну з киснем.**

Чутливість риб до дефіциту кисню у воді, а відповідно і в крові вище, ніж до надлишку діоксиду вуглецю (гіперкапнія). Так, встановлено, що при 10°C і нормальному вмісту кисню (4,0 – 5,0 мг/л)

райдужна форель здійснює 60 – 70, короп – 30 – 40 дихальних рухів за хвилину, а за концентрації кисню 1,2 мг O₂/л частота їхнього дихання зростає у 2 – 3 рази. У зимовий період у коропа ритм дихання різко уповільнюється (до 3 – 4 дихальних рухів за хвилину).

Однією з реакцій риб на дію забруднюючих речовин є періодичне прикриття зябрових кришок і промивання залозистого апарату зябр зворотнім током води. Ця реакція носить назву відкашлювання, або кашель риб.

Крім дихальної функції, залозистий апарат зябер риб виконує функції виділення і осморегуляції. Риби, як водні тварини, відносяться до амоніотелічних організмів, у яких основним кінцевим продуктом азотистого обміну є аміак. Останній виділяється у воду через залозистий апарат зябер у вигляді іонів амонію. Залозистий апарат зябр є також проникливим для неорганічних іонів розчинених у воді солей і низькомолекулярних сполук, надходження до організму яких здійснюється шляхом дифузії або активно за допомогою спеціальних структур.

Важливу роль залозистий апарат зябр відіграє у процесах осморегуляції, особливо хлоридні клітини, функція яких полягає у активному переміщенні іонів натрію і хлору у напрямку, протилежному градієнту концентрації. У прісноводних кісткових риб хлоридні клітини переносять одновалентні іони з води у кров, що сприяє заміщенню іонів, втрачених організмом у результаті виведення їх з сечею. У морських кісткових риб хлоридні клітини здійснюють виведення надлишку солей з крові у воду.

За високих градієнтів концентрацій хімічних речовин у воді спостерігається порушення осморегуляторної функції організму риб в цілому і функцій залозистого апарату зябер, зокрема. Ці

спостереження мають важливе значення для пояснення механізмів дії багатьох токсичних речовин. Крім того, знання перебігу цих процесів використовується у боротьбі з хворобами риб. Існує інформація про те, що на цих даних базується гіперосмотичний спосіб введення вакцин та інших лікувальних препаратів в організм риб.

8.2. Шкіряне дихання риб

У всіх видів риб виявлено шкіряне дихання, проте ступінь участі шкіри у диханні в значній мірі залежить від виду риб, їхнього віку, умов існування та інших чинників. Найбільшу роль шкіра відіграє у диханні вугра і коропа. У риб, які населяють чисті проточні водойми, на шкіряне дихання припадає всього 3 – 10%. Частка шкіряного дихання у більшості дорослих риб у середньому коливається між 3,2 і 2,4%. Таким чином, роль шкіряного дихання у загальному балансі кисню у тілі риб невелика. Обмежена роль шкіри у газообміні риб впливає також з морфологічних співвідношень. Площа шкіри наближається до площі поверхні зябер лише у малорухливих донних видів, таких як вугор. Взагалі ж площа поверхні шкіри у 2 – 3 рази менше поверхні зябер, а у активних пелагічних видів, таких як тунці, макрелі, оселедці, дихальна поверхня зябер перевищує поверхню шкіри в 10 – 12 разів. Васкуляризація, тобто оснащеність кровоносними судинами шкіри, також у декілька разів менше, ніж зябер. Крім того, і це найбільш важливо, товщина тканинного бар'єру між водою і кров'ю в зябрах дуже мала (тунці – 0,1 – 1 мкм, камбали – 2 – 5 мкм, форелі – 5 – 6 мкм) і в десятки разів менше, ніж у шкіри. Дифузія кисню через шкіру ускладнюється наявністю густої луски і слизового шару.

Але риби, що часто стикаються з дефіцитом кисню, за рахунок шкіряного дихання можуть забезпечувати до 20 – 30% потреби кисню (короп, карась, сом), а окремі види (в'юн, вугор) – до 40 – 85%. Якщо шкіряне дихання важливе для риб, вони втрачають луску або вона дрібна і не утворює суцільного покриву.

Також вважають, що шкіра відіграє важливу роль у диханні антарктичних білокровок.

Важливе значення шкіряне дихання має і для ранніх стадій розвитку риб. Газообмін ембріонів риб здійснюється через всю поверхню їхнього тіла. Питома поверхня ембріону досить велика – більше 100 см²/г, що пов'язано з його малими розмірами і розпластаністю тканин на поверхні жовтка. На пізніх стадіях ембріогенезу жовтковий мішок значно васкуляризований і відіграє роль органу дихання.

Незважаючи на незначну роль шкіряного дихання, у деяких випадках воно може забезпечувати життєдіяльність риб поза водою, оскільки на повітрі зябра злипаються і їхня роль у диханні значно зменшується. Активізація шкіряного дихання дозволяє перевозити товарну рибу, таку, як короп, линь, карась, сом, щука без води. Якщо знизити рівень газообміну у риб, зменшуючи температуру повітря до 0 – 10 °С, і періодично зволожувати поверхню їхнього тіла, то риби можуть залишатися живими протягом декількох годин.

8.3. Повітряне дихання риб

Перебування риб у водоймах з постійно або періодично низьким вмістом кисню у воді виробило у багатьох видів здатність

використовувати для дихання кисень повітря. Більшість повітрянодихаючих риб населяють теплі краї, але і у водоймах помірної зони є декілька таких видів.

Механізм омивання зябер водою, збагаченою киснем повітря, у ході еволюції привів до наступних пристосувань (рис.8.4):

- 1) повітряного дихання за допомогою зябер, які не спадаються на повітрі;
- 2) дихання за рахунок слизової оболонки порожнини рота;
- 3) кишкового і шлункового дихання;
- 4) використання надзябрового і лабіринтового органів для дихання;
- 5) дихання за допомогою плавального міхура.

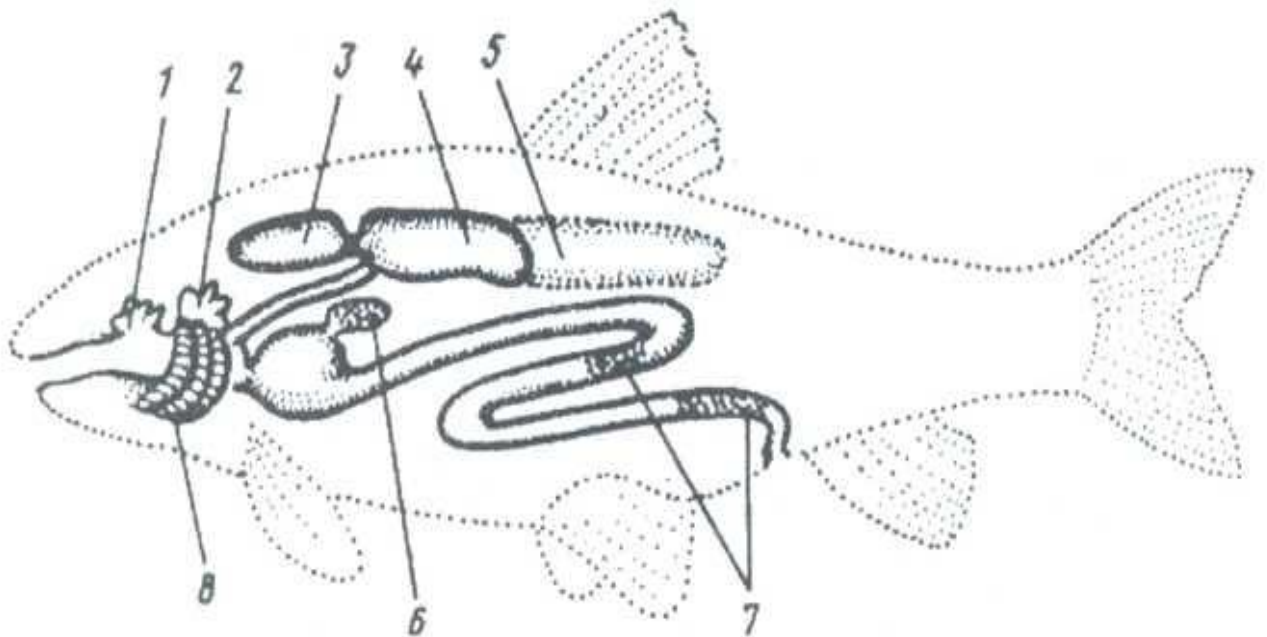


Рис. 8.4. Органи водного і повітряного дихання у дорослих риб:
1 – випинання в ротовій порожнині; 2 – надзябровий орган; 3, 4, 5 – відділи плавального міхура; 6 – випинання у шлунку; 7 – ділянка поглинання кисню в кишківнику; 8 – зябра

У повітрянодихаючих риб пелюсточки зябер розташовані далеко один від одного, тому вони не спадаються на повітрі. Зябра, які пристосовані до вилучення кисню з повітря, є у деяких тропічних риб,

наприклад, багатопера, змієголова, електричного вугра і т.д. Багато повітряно-дихаючих риб не можуть обходитись водяним диханням навіть за високого вмісту кисню у воді.

Найпростіший спосіб використання повітря рибами для дихання полягає у захопленні ротом бульбочок повітря, аерації цими бульбочками води у ротовій порожнині і пропусканні збагаченої киснем води через зябра. Залишки повітря видаляються через рот. Це спостерігається при дефіциті кисню у воді. У деяких видів бичків газообмін поряд з зябрами може відбуватись і у ротовій порожнині, поверхня якої досить васкуляризована.

У дводишних риб з плавального міхура сформувались примітивні легені.

Кишкове дихання характеризується тим, що риби захоплюють бульбочки повітря і проганяють їх через кишківник. Такий вид дихання властивий в'юновим, південноамериканським сомам, воно зустрічається у пічкурів і щипавок. У панцирного сома є сліпий виріст шлунку, в якому розвивається густа сітка капілярів, де відбувається газообмін.

В окремих випадках за дефіциту кисню у воді, кишкове дихання може складати до 40 – 50% всього об'єму газообміну.

8.4. Додаткові органи дихання риб

У кісткових риб, які живуть у водоймах з постійним або періодичним дефіцитом кисню, формуються додаткові органи дихання.

Вони пов'язані з використанням рибами атмосферного кисню. Це, зокрема, випинання ротової порожнини в піднебінній частині ротової порожнини. Риба аерує воду в ротовій порожнині, захопивши пухирець повітря, утримуючи його у випинанні. Частково кисень поглинається слизовою оболонкою піднебінного поглиблення, а переважно вилучається зябрами після аерації.

Надзябровий орган є у рисового вугра, арапайми, змієголова, у деяких інших риб (рис. 8.5).

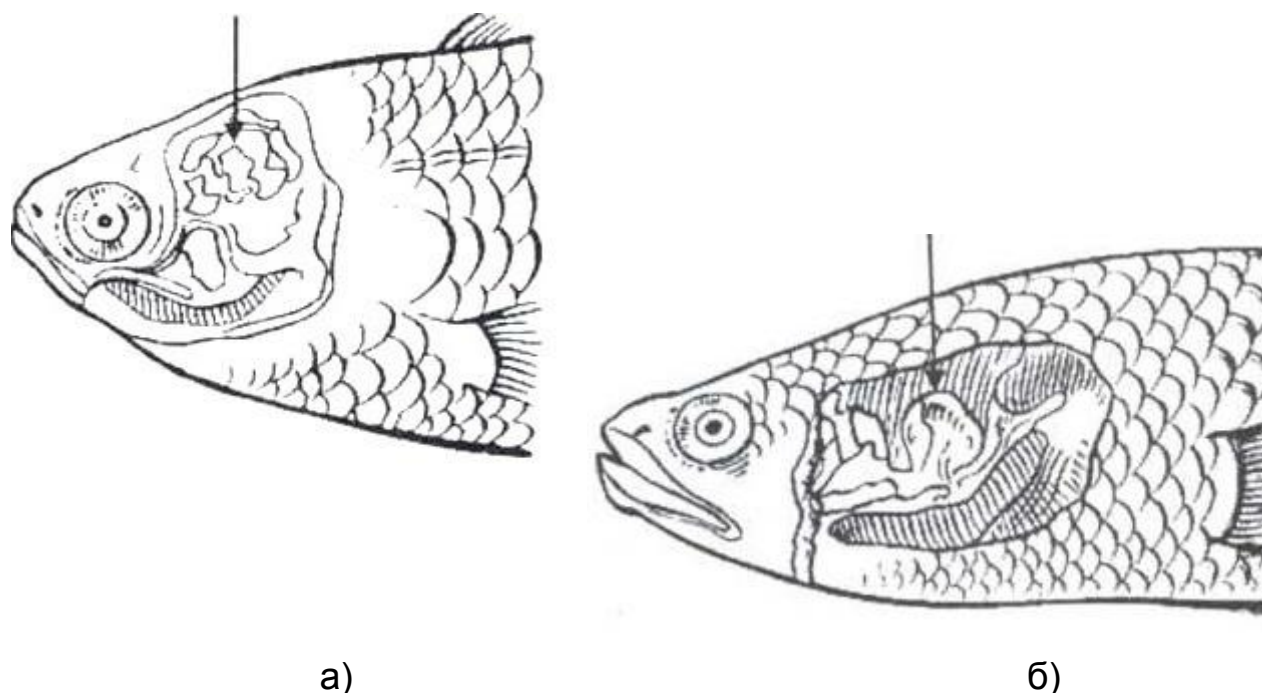


Рис. 8.5. Надзяброві органи (показані стрілками) анабаса (а) і змієголова (б)

Цей орган утворений вип'ячуванням глотки. Його покриває слизова оболонка з добре вираженою сіткою капілів. Риба набирає в ротову порожнину повітря і пропускає його в надзябровий орган, де і відбувається газообмін. Надзябровий орган є у лабіринтових риб (брикун, макроподи, гурами), деяких оселедців, сомів, окунів. Він являє собою кишенькоподібні вирости або порожнини, які мають складчасті стінки, густо насичені капілярами. Пухирець повітря потрапляє сюди,

де і відбувається газообмін. Деякі риби за рахунок цього органу на 50 – 70% забезпечують свої потреби в кисні.

У деяких риб, які живуть у тропіках, розвивається лабіринтовий орган, утворений у результаті вип'ячування зябрової порожнини. В порожнині цього органу розташовуються кісткові пластинки, які формують своєрідний лабіринт, покритий слизовою оболонкою з багаточисленними капілярами. Кров до лабіринтового органу надходить від четвертої приносячої зябрової артерії (рис. 8.6).

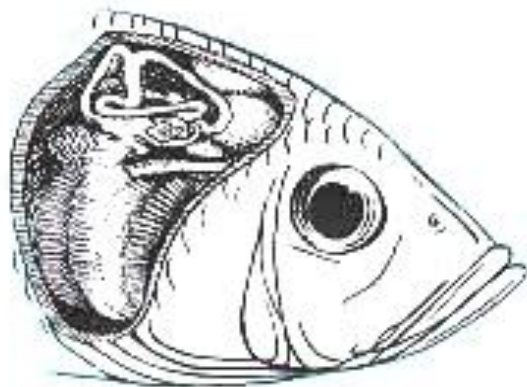


Рис. 8.6. **Лабіринтовий орган риб**

Лабіринтовий орган є у анабаса, гурами, макроподів, трихочастера, палікантуса, бійцівських рибок та ін.

Ці риби постійно використовують для дихання лабіринтовий орган навіть у добре аерованій воді. Якщо акваріум, де розміщаються макроподи, накрити сіткою, не даючи можливості рибам підніматися наверх, то через декілька годин наступить їх загибель від задухи.

Окунь – повзун може виповзати на сушу, знаходитись поза водою у вологому повітрі протягом декількох днів. При висиханні лабіринту риба гине.

8.5. Газообмін в організмі риб

Оточуюча рибу вода є донором кисню, акцептором виступають живі тканини риб, а кров виконує роль переносника (човника). Зв'язаний з гемоглобіном кисень починає збагачувати плазму і передаватися тканинам. Коли його вміст у плазмі зменшується, посилюється м'язева активність риб.

У деяких риб, наприклад, у антарктичних білокровок, які живуть в умовах постійно низьких температур і високого вмісту кисню, кров не містить еритроцитів і гемоглобіну. Тому киснева ємкість їх крові приблизно така ж, як у солоної води. Експериментальні дані показують, що якщо таким рибам замінити всю кров фізіологічним розчином, насиченим киснем, то вони продовжують існувати.

Наявність еритроцитів і гемоглобіну збільшує кисневу ємність крові в декілька разів. 1 г гемоглобіну зв'язує 1,9 мг кисню. Весь гемоглобін міститься в еритроцитах, число яких також варіює у різних видів риб від 0 до 4 млн на 1 мм^3 крові.

Вміст у крові червоних кров'яних тілець – еритроцитів – може характеризуватись часткою об'єму крові, що займають кров'яні клітини, оскільки еритроцити становлять 99,9% усіх клітин крові. Ця характеристика крові має назву гематокрит. Гематокрит, як вже було вказано раніше, визначається шляхом відділення клітин крові від плазми за допомогою центрифугування у градуйованих трубочках. У крові коропа міститься 20 – 40% еритроцитів (гематокрит 20 – 40). У активних плавців, таких як оселедець, скумбрія, ставрида, гематокрит ще вище – до 60.

Разом з цим в еритроцитах різних видів риб виявлено неоднаковий вміст гемоглобіну, він може коливатися у широких межах – від 1,5 до 15 мг на 100 мл. У коропа відмічено коливання вмісту гемоглобіну у межах 7,5 – 10,4г%, у товстолоба – від 8,5 до 11,4, у форелі – біля 10,0, у щуки – 7,9 – 9,5 г%.

Кількість гемоглобіну у крові риб може змінюватись у ході онтогенезу. Наприклад, у скловидних личинок вугра гемоглобіну немає зовсім, а у його дорослих особин – багато.

Концентрація гемоглобіну тісно пов'язана з розчиненням у воді киснем. Важливою характеристикою гемоглобіну є концентрація, при якій гемоглобін «заряджений» на 50% (R_{50}). При такій концентрації споживання кисню рибою із води неможливе і риби гинуть. З цього правила є декілька виключень – карасі, ротан, деякі азовські бички, але особливі властивості цих риб певно пов'язані не з характеристикою їх гемоглобіну, а з якимись іншими механізмами стійкості до дефіциту кисню.

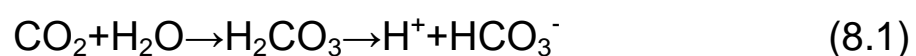
Риби, які здатні жити за низьких концентрацій кисню у воді, мають гемоглобін, який «заряджений» при більш низьких показниках насичення води киснем (короп), ніж гемоглобін риб, що населяють більш аеровані води (форель, осетр). Точка «зарядки» гемоглобіна, що дорівнює 50%, загалом буває у венозній крові, «зарядка», близька до 100% – ідеал насичення киснем артеріальної крові.

Насиченість гемоглобіну киснем змінюється у однієї і тієї ж особини в залежності від умов мешкання, зокрема, залежить від температури. За низьких температур кров оксигенується значно легше, ніж за високих. Важливу роль при віддачі кисню гемоглобіном тканинам відіграє так званий ефект Рута – залежність зарядки гемоглобіну від вмісту вуглекислоти в крові. За високого парціального

тиску вуглекислоти гемоглобін гірше зв'язує кисень і дуже легко його віддає. Разом із властивістю гемоглобіну розряджатись в умовах пониженого насичення води киснем, ефект Рута дозволяє гемоглобіну здійснювати його функцію переносника кисню. В глибині тіла тканини споживають кисень із плазми і міжтканинної рідини і виділяють еквівалентну кількість вуглекислоти. В цих умовах спорідненість гемоглобіну з киснем зменшується і він віддає більше половини зв'язаного кисню. В зябрах вуглекислота дифундує у зовнішнє середовище, парціальний тиск кисню зростає, що сприяє повній зарядці гемоглобіну киснем.

Еритроцити, зокрема, гемоглобін, який у них міститься, беруть участь у перенесенні вуглекислоти. На відміну від кисню транспорт вуглекислого газу у риб відбувається дещо іншим способом. Значення гемоглобіну для перенесення вуглекислого газу невелике. Вважають, що гемоглобін переносить не більше 15% вуглекислого газу, який утворюється у результаті обміну речовин у риб. Основною транспортною системою для перенесення вуглекислого газу є плазма крові.

Вуглекислота, яка надходить у кров у результаті дифузії з клітин, внаслідок її обмеженої розчинності, створює підвищений парціальний тиск у плазмі крові і, таким чином, мала би гальмувати подальший перехід газу з клітин у кров'яне русло. Проте цього не відбувається. У плазмі крові під впливом фермента карбоангідрази здійснюється реакція (8.1):



У результаті цієї реакції парціальний тиск вуглекислого газу біля клітинної мембрани з боку плазми крові постійно знижується і дифузія

вуглекислоти в кров здійснюється рівномірно. Утворений бікарбонат з кров'ю надходить в зябровий епітелій, який також містить фермент карбоангідразу. У залозистому апараті зябр відбувається перетворення бікарбонатів у гідрокарбонати, а потім у вуглекислий газ і воду. У подальшому за градієнтом концентрації вуглекислий газ з крові дифундує у воду, яка омиває залозистий апарат зябр.

Схематично роль карбоангідрази у газовому обміні риб представлена на рис. 8.7.

Вода, яка протікає через зяброві пелюсточки, контактує з зябровим епітелієм не більше 1 секунди, тому градієнт концентрації вуглекислого газу не змінюється і він з постійною швидкістю покидає кровоносне русло. Приблизно за такою ж схемою відбувається видалення вуглекислого газу і в інших органах дихання. Крім того, значні кількості вуглекислого газу, які утворилися у результаті обміну речовин, виділяються з організму риб у вигляді карбонатів з сечею, в складі панкреатинного соку, жовчі і через шкіру.

Ще більш важливою властивістю гемоглобіну є так званий ефект Бора – зменшення насичення гемоглобіну киснем при підкисненні середовища. Цей ефект має відношення до розрядки гемоглобіну в глибоких тканинах в період інтенсивної м'язової роботи, коли виділення великих кількостей молочної кислоти підкиснює плазму крові. Ефект Бора, без сумніву, відіграє вагомий роль у газовій залозі, яка наповнює газами плавальний міхур риб.

Стійкість риб до дефіциту кисню характеризується двома показниками – пороговим рівнем і критичним рівнем вмісту у воді розчиненого кисню. Пороговий рівень кисню є межею виживання риб. При концентрації кисню нижче порогового рівня припиняється його споживання і настає загибель риб.

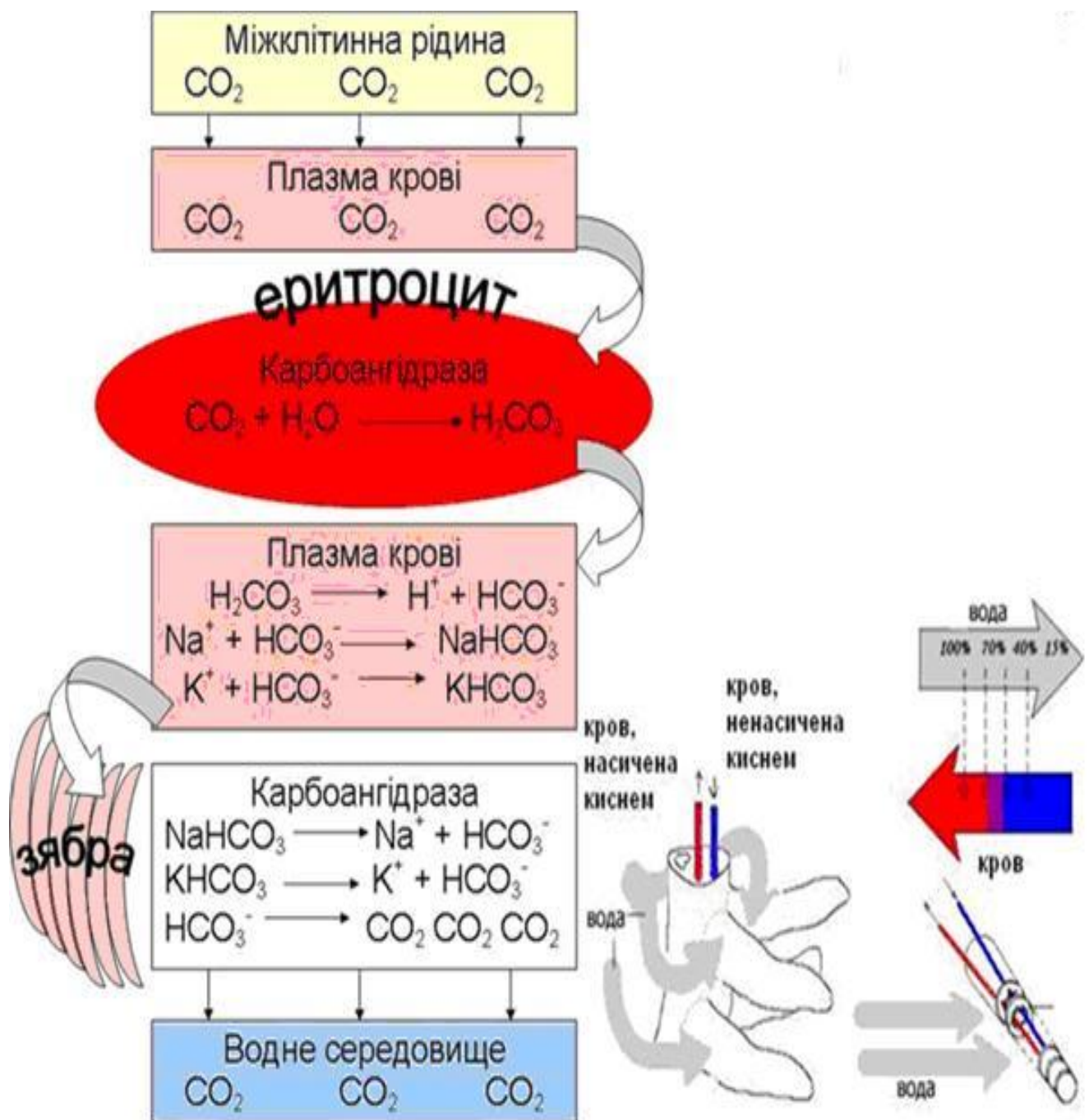


Рис. 8.7. Роль карбоангідрази в перенесенні вуглекислого газу кров'ю

Нижче критичного рівня вмісту кисню у воді спостерігається пригнічення життєдіяльності риб, що обумовлюється недостатчею кисню для здійснення всіх аеробних процесів у повному об'ємі.

Нижче критичного рівня споживання кисню рибами зменшується, а нижче порогового рівня повністю припиняється. За гіпоксичних умов в організмі риб накопичуються недоокиснені продукти обміну, перш за все продукт анаеробного гліколізу – молочна кислота.

Як порогові, так і критичні концентрації кисню є досить умовними величинами. Вони збільшуються з ростом температури.

За критичних концентрацій кисню риба хоч і не гине, але росте погано. Для нормального росту різних видів риб необхідні більш високі концентрації кисню.

Відомо, що чим більше кисню у воді, тим рідше риби здійснюють дихальні рухи. Вони, очевидно, мають рецептори, що безпосередньо реагують на зниження вмісту кисню у плазмі крові. Припускають, що ці рецептори розташовані в передній частині спинної аорти, або в довгастому мозку. При підвищенні вмісту кисню в плазмі дихальні рухи стають рідшими, а серцева діяльність послаблюється.

Крім зміни частоти дихальних рухів і ударного об'єму серця, вплив дихального центру виражається у зміні кровотоку в зябрових пелюсточках. Адреналіновий вплив розширює капіляри і збільшує ефективність газообміну. Посилення обміну речовин, наприклад, з ростом температури підвищує частоту дихальних рухів до деякої межі.

Певну здатність до регуляції газообміну має навіть ікра риб на ранніх стадіях розвитку. В ній за нестачі кисню посилюється плазматична моторика.

8.6. Газообмін плавального міхура риб

Плавальний міхур бере участь у газообміні у багатьох риб. Особливо добре виражений цей спосіб дихання у дводишних та кистеперих риб. Плавальні міхури риб можуть бути однокамерними (з'єднані з кишківником або з лабіринтом внутрішнього вуха), а також двокамерними (з'єднані з кишківником), або ізольованими. Плавальний міхур перетворюється в парну або непарну легеню, що сполучається з верхньою частиною стравоходу, утворюючи «легеневе» коло кровообігу. Використання для дихання плавального міхура характерне для значної кількості видів риб (вугор, в'юн, сазан, лин).

У більшості риб дихальна функція міхура не відіграє значної ролі. Та кількість кисню, яка є у плавальному міхурі у линів і коропів, як показують розрахунки, могла б лише протягом 4 хвилин покрити нормальні потреби риби в цьому газі і, таким чином, не може мати практичного значення для дихання.

Особливим аспектом газообміну у риб є гідростатична функція плавального міхура. Цей орган вирівнює питомі маси тіла риби і навколишнього середовища. Питома маса прісної води близька до 1, океанічної води – 1,02. Питома маса тканин риб близька до 1,05, тобто більша, ніж води, і риба без плавального міхура тоне у воді. Міхур відсутній у акул і деяких пелагічних риб, що постійно рухаються, наприклад, у чорноморської скумбрії, а також у деяких донних риб. Акула підвищує свою плавучість за рахунок великої кількості жирових речовин (питома маса жиру 0,9) у печінці.

Плавальний міхур є похідною кишківника. Риб, що мають плавальний міхур, ділять на відкритоміхурових і закритоміхурових. У відкритоміхурових (осетрові, коропові, лососеві) плавальний міхур сполучається із стравоходом повітряною протокою. У закритоміхурових (колюшка, морський коньок, кефаль, окунь, тріска) сполучення плавального міхура з кишківником відсутнє, хоча на личинковій стадії у них є повітряна протока, проте пізніше, після заповнення міхура атмосферним повітрям, вона заростає.

Частина поверхні плавального міхура має більш високу проникливість для газів, ніж інші його складові. Як правило, це задня частина міхура. Міхур нерідко розділений на дві частини. Передня частина його, в цьому випадку, секреторна, задня – реабсорбційна. Багато риб має здатність зменшувати площу реабсорбційної, проникливої частини міхура шляхом розтягування або м'язового скорочення овалу. Овал являє собою своєрідне поглиблення внутрішньої стінки міхура. Це поглиблення веде до середнього сполучного шару, багатого кровоносними судинами. Овал оточений кільцевим гладким м'язом – сфінктером. Якщо цей м'яз скорочується, овал закривається, резорбція газів не відбувається.

Якщо скорочується радіальний м'яз, що прикріплюється до овалу, то він відкривається, судини починають контактувати з внутрішньою поверхнею міхура і відбувається всмоктування газів (реабсорбція) – міхур спорожняється.

Тиск газу в міхурі змінюється залежно від глибини занурення риби: на поверхні води він дорівнює величині атмосферного тиску; на глибині 1 м – 0,1 атм. (надлишковий); 10 м – 1 атм; 100 м – 10 атм; 200 м – 20 атм. Тому на глибині газова залоза риб повинна

забезпечувати перенасичення крові газами. У чудовій сітці – судинному сплетінні міхура, на основі протитоку і ефекту Рута і відбувається перенасичення плазми газами. Гемоглобін під дією молочної кислоти віддає багато кисню, крім того, високі концентрації лактату висолюють із крові в порожнину міхура азот і вуглекислий газ.

Наповнення міхура газами у дорослих закритоміхурових риб відбувається за безпосередньої участі газової залози, а у відкритоміхурових – шляхом заковтування повітря (райдужна форель, дунайський лосось), або шляхом заковтування атмосферного повітря і роботи газової залози одночасно (миньок, короп, щука). Відкритоміхурові риби можуть наповнювати і спорожнювати міхур досить швидко. У закритоміхурових це відбувається повільно. Отже, функція газової залози риб пов'язана з утворенням газів. Клітини газової залози виділяють безпосередньо в плавальний міхур секрет, який може розпадатись за будь-якого тиску, виділяючи при цьому кисень і азот.

Функція овалу у закритоміхурових риб полягає у всмоктуванні газів плавального міхура.

Запитання для самоперевірки

1. Охарактеризуйте типи дихання риб.
2. Що є функціональною дихальною поверхнею зябер риб?
3. Охарактеризуйте особливості кровозабезпечення залозистого апарату зябер риб та кровотоку у капілярах дихального епітелію.
4. Вкажіть основні чинники, які впливають на ефективність вилучення рибою кисню із води.
5. Охарактеризуйте шкіряне дихання риб та розкрийте його значення для забезпечення виживання риб при транспортуванні.
6. Охарактеризуйте дихання риб киснем повітря.
7. Опишіть особливості кишкового дихання риб.

8. Що являє собою надзаябровий орган риб і яка його роль у процесах повітряного дихання риб?
9. Вкажіть значення лабіринтового органу в процесах дихання риб.
10. Розкрийте фізіологічну роль гемоглобіну в організмі риб.
11. Наведіть основні характеристики гемоглобіну.
12. Вкажіть значення ефекту Рута в процесах перенесення гемоглобіном кисню до тканин риб.
13. Яким чином відбувається виділення вуглекислоти із організму риб?
14. Опишіть ефект Бора та розкрийте його фізіологічне значення.
15. Сутність критичного та порогового рівнів вмісту розчиненого у воді кисню.
16. Вплив чинників водного середовища на процеси дихання риб.
17. Опишіть будову та вкажіть функції плавального міхура риб.
18. Охарактеризуйте принципи роботи газової залози та овала риб.

ТЕМА 9. ФІЗІОЛОГІЯ ЖИВЛЕННЯ І ТРАВЛЕННЯ РИБ

- 9.1. Типи живлення риб
 - 9.2. Захоплення і поїдання їжі
 - 9.3. Інтенсивність живлення риб
 - 9.4. Будова травної системи риб
 - 9.5. Шлунок і його аналоги
 - 9.6. Кишківник
 - 9.7. Травні ферменти і залози
 - 9.8. Адаптація травних ферментів у риб
 - 9.9. Перетворення білків у шлунково-кишковому тракті риб
 - 9.10. Обмін ліпідів
 - 9.11. Значення жовчі в процесах травлення у риб
 - 9.12. Засвоєння їжі
-

9.1. Типи живлення риб

У риб відомі два типи живлення: ендогенний – за рахунок внутрішніх резервів організму, і екзогенний – за рахунок зовнішньої їжі. Ендогенне живлення властиве ембріонам усіх видів риб. У період ембріонального розвитку і у стані передличинки риби живляться лише за рахунок компонентів жовтка. У дорослому стані ендогенне живлення спостерігається у риб, які не живляться у період зимівлі (коропові), а також у прохідних риб у період нерестових міграцій (осетрові, лососеві, вугри, деякі оселедці). У далекосхідних лососей і вугрів організм у період нерестових міграцій виснажується і після нересту вони гинуть.

За характером екзогенного живлення риб умовно поділяють на дві великі групи: **мирні і хижі**. Деякі види риб за відсутності у водоймі специфічної їжі можуть переходити на інші об'єкти живлення. Так, бентофаги можуть споживати зоопланктон, рослинні організми або

детрит, а деякі мирні риби вимушено стають хижакими. Найбільш широким спектром живлення характеризується короп, що є підставою для віднесення його до всеїдних риб.

Мирні риби живляться рослинною їжею, а також безхребетними і детритом. До них відносяться планктонофаги (оселедці, сигові та інші), а також бентофаги (лящ, короп, сазан і багато інших коропових) і фітофаги або рослиноїдні (товстолоб білий, амур білий, краснопірка та інші).

Хижі риби живляться лише рибою.

Зміна характеру та інтенсивності живлення риб обумовлена низкою чинників: віком, статтю, фізіологічним станом, порою року, хімічним складом та температурним режимом води і т.д.

Екзогенний тип живлення починається з личинкового віку, після розсмоктування жовтка. На цій стадії росту личинки всіх видів риб живляться однаковою їжею: спочатку вони поїдають інфузорій, коловерток, потім переходять на ракоподібних (дафній, циклопів та інших), тобто живляться зоопланктоном. По мірі росту, тобто приблизно у мальковому віці риби переходять на специфічний тип живлення, або значно розширюють спектр споживання кормових об'єктів.

Процес живлення складається із захоплення їжі, її ковтання, перетравлювання і засвоєння.

9.2. Захоплення і поїдання їжі

Захоплення їжі у більшості риб відбувається завдяки всмоктуванню її у ротову порожнину.

Одним із способів захоплення їжі є фільтрація. Риба з широко відкритим ротом пливе крізь скупчення харчових частинок або організмів, що осідають на густих і довгих зябрових тичинках, які відіграють роль сітки. Особливі рухи ротової порожнини заганяють харчові частинки у глотку. У білого товстолоба, який живиться сестоном (водорості, бактеріопланктон, детрит), зяброві тичинки особливо довгі і густі. Більш того, вони зрощені одна з одною і в деяких місцях утворюють справжню сітку. Харчові частинки сповзають з цієї сітки разом із слизовою стрічкою, що рухається, в глотку в результаті дихальних і ковтальних рухів.

Деякі риби, такі, як білий амур, короп, здатні відривати харчові частинки, схопивши їх губами. Є риби з досить потужними щелепами, наприклад, коралові риби-папуги, які здатні відламувати гілочки коралів. Багато риб здатні відкушувати шматочки від здобичі, наприклад, акули і риби, що мають гострі зуби (харацинові – піранії).

Жувати їжу, тобто подрібнювати її до проковтування, здатні коропові риби, у яких є глоткові зуби. Короп може перемелювати глотковими зубами навіть досить сухе, жорстке зерно. Зуби, які розташовані на нижнє-глоткових кістках, руйнують харчові частинки, розтираючи їх на жорнах, прикріплених до верхньоглоткового відростка. Короп здатен не тільки розжовувати зерно, але й випльовувати лушпиння. Зуби в жорнах не тільки подрібнюють їжу, але й відтискають зайву вологу.

Особливе значення глотковий апарат має у живленні рослинної риби, які живляться жорсткою рослинністю. Водорості і трава перетираються у волокнисту масу, яка стає більш доступною травним ферментам.

9.3. Інтенсивність живлення риб

Інтенсивність живлення визначається наявністю їжі і апетитом риб, а також цілою низкою інших чинників навколишнього середовища.

У переднерестовий період інтенсивність споживання їжі рибами знижується, а багато морських і, особливо, прохідних риб живляться дуже мало або зовсім припиняють споживання корму.

У різних видів риб відмічається також неоднакова добова ритміка живлення. У мирних, особливо у планктоноядних риб, перериви у живленні невеликі, а у хижих вони можуть тривати більше доби. У коропових риб відмічається два добові максимуми активності живлення: вранці і ввечері.

На інтенсивність живлення значно впливає фізіологічний стан риб, а також екологічні умови водного середовища – температура, концентрація розчиненого у воді кисню тощо. Угодована риба споживає їжі менше, ніж худа. Так, річняки коропа після зимового голодування живляться значно активніше, ніж цьоголітки в кінці літа. За різних захворювань риб інтенсивність прийому їжі у них суттєво послаблюється.

Добове споживання їжі залежить від віку риб. Зазвичай молодші вікові групи риб, у яких обмін речовин більш високий, споживають їжі більше, ніж дорослі особини, і тим більше, риби старшого віку. Тому в період раннього, личинкового періоду життя добовий раціон риб буває найбільшим. По мірі росту риб величина їх добового раціону поступово зменшується.

Велику кількість їжі поїдають рослинної риби, оскільки їх їжа має низьку поживність і містить багато речовин, які не засвоюються організмом, перш за все, рослинної клітковини.

Кількість спожитої їжі змінюється у риб в залежності від виду їжі, а також від температури води.

Рослинної риби є не тільки серед прісноводних, але й серед морських риб. Раціон риб середнього розміру може досягати 50% маси їх тіла. Риби, які живляться фітопланктоном, також їдять дуже багато. Товстолоби, як правило, споживають кількість їжі, що дорівнює 10 – 20% маси їх тіла.

Максимальний раціон хижих риб в середньому за тривалий проміжок часу дещо більше, ніж у мирних твариноїдних риб, але живлення хижаків носить нерегулярний характер.

Пристаювання арктичних і, особливо антарктичних риб до мешкання при низьких температурах, крім адаптивного зростання інтенсивності обміну речовин, обумовлює досить високий добовий раціон. Наприклад, нототенія середньої величини при 1,2 – 1,4°C з'їдає щодобово кількість їжі, яка складає декілька відсотків маси її тіла.

Добова норма годівлі риб у рибничих господарствах менше максимального добового раціону, оскільки при наближенні до максимального раціону погіршується засвоєння їжі і знижуються економічні показники годівлі. Можна бачити, що раціон зменшується по мірі росту риб від 10 г і вище, а форелі – від 0,2 г і вище. Менші норми годівлі для більш дрібних риб пов'язані з тим, що вони повинні отримувати значну кількість природної їжі, або їхня їжа повинна бути особливо повноцінною за своїм складом. Таким вимогам відповідають, так звані, стартові корми.

Кожен вид риб може живитися лише за певних температурних умов. При відхиленні температурного режиму води за межі оптимальних значень риба втрачає апетит і не бере їжу. Так, для коропа оптимальний температурний діапазон живлення становить 20 – 27°C, а для райдужної форелі – 16 – 20°C. При температурі нижче 4°C і вище 35°C короп їжу не споживає.

Важливе значення для живлення риб має кисневий режим водойм. Так, за концентрації розчиненого у воді кисню на рівні 4 мг/л апетит у коропа різко погіршується, а за 2,5 мг/л він припиняє живитися.

Уяву щодо характеру живлення риб можна отримати шляхом аналізу вмісту їхнього кишківника (за кількістю і видовим складом кормових об'єктів), який проводиться шляхом контрольного розтину риб.

Одним з показників живлення риб є насичуюча кількість їжі – це кількість спожитої рибою їжі до втрати апетиту.

Апетит риб закономірно збільшується у деяких температурних межах. Короп вживає значну кількість їжі, починаючи з температур біля 8°C, форель – від 2°C. Риби помірною клімату, не говорячи вже про риб полярних водойм, проявляють деяку харчову активність протягом всієї зими, що робить можливим гачковий лов останніх. При утриманні цьоголіток коропа взимку при температурі 7 – 8°C на артезіанській воді вони ростуть при підгодівлі. Хоча і повільно, але за зиму вони можуть вирости вдвічі.

При досить високій температурі води апетит риб також починає знижуватися. Для коропа несприятливими для живлення є температури вище 35°C, для форелі – вище 25°C. Апетит риб

знижується також за низької концентрації кисню у воді і інших несприятливих показниках навколишнього середовища.

Більшість видів риб припиняє жити також у період нересту і догляду за потомством.

Для визначення рівня споживання і засвоєння їжі використовують такий показник, як кормовий коефіцієнт, тобто кількість корму, яка необхідна для приросту одиниці маси тіла риб. Кормовий коефіцієнт визначається для різних типів кормів. Наприклад, кормовий коефіцієнт штучних комбікормів для риб, зокрема, для коропа, складає 3,5 – 4,5.

Іншим досить важливим показником рівня забезпечення риб їжею є коефіцієнт вгодованості. Під вгодованістю риб розуміють екстер'єрні показники, які виражаються у відношенні маси тіла риб до його об'єму.

Найчастіше коефіцієнт вгодованості риб визначають за формулою Фультона (9.1):

$$K = \frac{m}{l^3} 100, \quad (9.1)$$

де, K – коефіцієнт вгодованості;

m – маса тіла риб, г;

l – довжина тіла від рила до кінця лускатого покриву, см.

У фізіологічно повноцінних коропів коефіцієнт вгодованості за Фультоном восени повенен становити: для цьоголіток – 2,7 – 3,4; для однорічок – 1,7 – 2,3; для дволіток – 2,6 – 3,2. Цей показник особливо важливо враховувати при оцінці зимостійкості риб; його низькі значення свідчать про недостатню підготовку коропових до зимівлі.

Вгодованість риб знижується також при захворюваннях і токсикозах риб.

Інколи для оцінювання вгодованості риб використовують коефіцієнт вгодованості за Кларк (9.2):

$$K = \frac{m - m_1}{l^3} 100, \dots\dots\dots(9.2)$$

де, K – коефіцієнт вгодованості;
m – маса тіла риб, г;
m₁ – маса нутрощів риби, г
l – довжина тіла від рила до кінця лускатого покриву, см.

Н.Є.Сальников та Д.М.Кравченко (1978) запропонували визначати коефіцієнт вгодованості риб, використовуючи не тільки довжину і масу тіла, а й висоту та обхват (9.3):

$$K = \frac{m}{lHO} 100, \dots\dots\dots(9.3)$$

де, K – коефіцієнт вгодованості;
m – маса тіла риб, г;
l – довжина тіла від рила до кінця лускатого покриву, см;
H – висота тіла риби, см;
O – обхват у найбільш високій частині тулуба.

Вміст жирових запасів в організмі риб також характеризує вгодованість і рівень резистентності організму. У різних видів риб жир локалізований в різних частинах тіла: у лососей – в м'язах, у тріски – в печінці, у судака – в порожнині тіла, а у осетрів, оселедців та деяких інших риб жир розподілений більш-менш рівномірно по всіх органах. За вмістом жиру в м'язах риб поділяють на 4 групи: худих (0,2 – 1,2% жиру) – щука, бички, навага, тріска, окунь, судак; середньожирних (1,5

– 4,5 % жиру) – вобла, камбала, лящ, сазан, короп; жирних (5 – 15% жиру) – вугор, мінога, хамса. Вміст жиру у тушці цьоголіток коропа перед посадкою їх на зимівлю повинен складати 3 – 6% їх маси, що має суттєве значення для стійкості риб у зимовий період. Запаси жиру у статевозрілих риб слугують джерелом енергії для розвитку гонад. Однак надмірне ожиріння плідників має негативний вплив на їх плодючість і якість нащадків, а нерідко це призводить до безпліддя, особливо за утримання риб в акваріумних умовах.

Ріст риб нерозривно пов'язаний з процесами живлення і періодами індивідуального розвитку організму. Специфічною особливістю риб, на відміну від наземних тварин, є переважання в їх організмі процесів асиміляції над процесами дисиміляції, завдяки чому вони ростуть практично протягом усього життя. Проте періодичність росту риб залежить від виду, віку, а також від пори року та забезпеченості їжею. Протягом першого року життя, особливо на стадії личинки і малька, риби ростуть дуже швидко, збільшуючи свою масу протягом вегетаційного періоду у декілька десятків разів. У подальшому ріст поступово уповільнюється, але ще продовжується і після настання статевої зрілості. Найбільш висока швидкість росту риб спостерігається у літній період, що співпадає з інтенсивним живленням. Восени а, особливо, в зимовий період, коли температура води знижується до 2 – 4°C, теплолюбні риби, зокрема, коропові та інші припиняють житись і рости. У цей період риби переходять на ендогенний тип живлення, наслідком чого є втрата маси і зменшення лінійних розмірів. Холодолюбиві риби (форель, пелядь, чир та деякі інші) в осінньо-зимовий період хоч і живляться, але темп їх росту теж уповільнюється. У зв'язку з цим на лусці, в плавцевих променях і в

слухових кісточках (отолітах) утворюються річні кільця, за якими визначають вік риб.

В іхтіологічній літературі описаний принцип обліку віку риб, починаючи з моменту народження і до статевої зрілості.

Прийнято розрізняти наступні вікові групи риб:

- личинки – від моменту переходу передличинок на змішане живлення і до початку закладання луски (у коропа цей період становить приблизно 14 днів);
- мальки – характеризуються повним покриттям всього тіла лускою; при цьому риба схожа на своїх батьків (у коропа цей період триває біля місяця);
- цьоголітки (0+) – повністю сформований молодняк до року;
- однорічки (1) – молодняк у віці 1 рік, які перезимували;
- дволітки (1+) – риби, які прожили один рік і одне літо, тобто до двох повних років.

У подальшому до статевої зрілості визначення здійснюється за тим же принципом – дворічки (2) – трилітки (2+) – три річки (3) і т.д.

При досягненні статевої зрілості риб, здатних до розмноження, переводять до групи плідників (самців і самиць).

Тривалість життя риб, їх максимальні розміри і маса різні і досить специфічні для кожного виду. Проте існує загальна закономірність щодо довше живе і крупніша за розмірами.

Так, тропічні риби (бички, деякі коропові) мають розміри до 10 – 14 см живуть біля одного року, а осетрові, зокрема, білуга живе до 100 років, досягаючи маси 500 – 1000 кг.

Між тим максимальний вік більшості наших прісноводних риб набагато менше, ніж у білуги: у карася 12 – 15 років, у коропа та

сазана, сома і деяких інших видів – біля 30 років. Проте деякі соми живуть до 50 років, досягаючи маси 400 кг і більше.

Кількість їжі, яку риба може з'їсти за один прийом, сильно відрізняється у різних видів, що пов'язано з будовою їх травної системи, зокрема, шлунку. Так, у чорного живоглота щелепний апарат та шлунок можуть розтягуватись до значних розмірів, завдяки чому ці риби можуть ковтати інших риб, навіть у декілька разів більших за себе (рис.9.1).

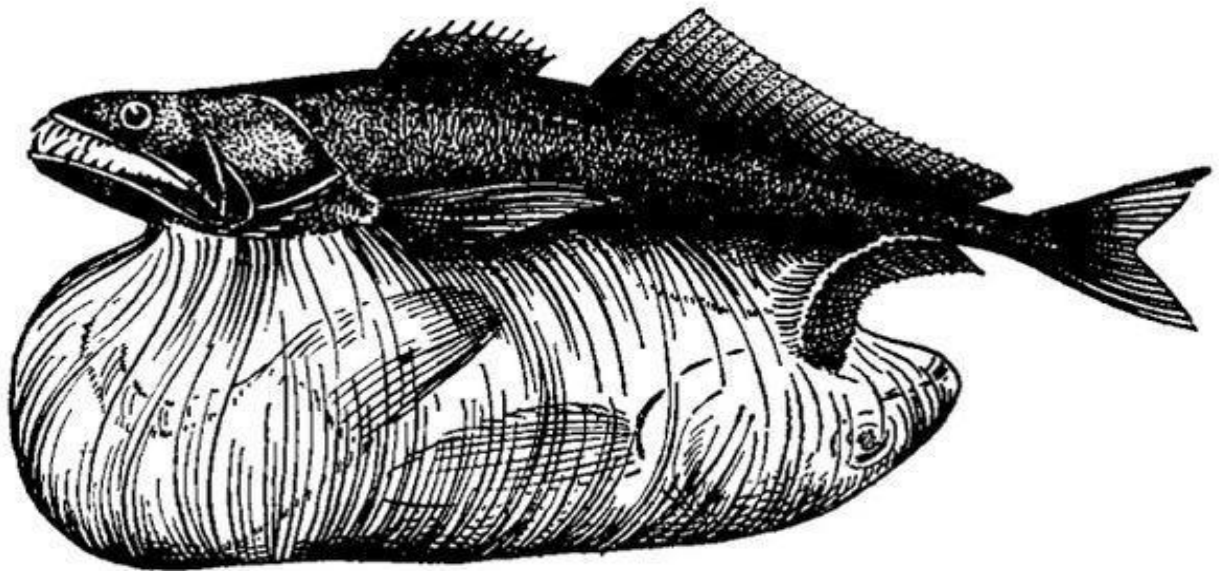


Рис. 9.1. Чорний живоглот, що проковтнув здобич більшу за себе

Деякі глибоководні хижаки також можуть проковтнути жертву за розмірами більшу себе. Вмістимість шлунку у деяких хижаків-засадників (бичків, скорпен) досягає 50% маси їхнього тіла. Однак це феномени навіть серед хижаків.

Найчастіше насичуюча кількість їжі таких хижих риб, як ставриди, лососі, щуки, коливається між 5 і 25% маси їхнього тіла. Так звані

мирні риби (короп, карась, линь, лящ, плітка) поїдають за один раз значно менше їжі.

Величина разового прийому їжі у риб змінюється з віком. Насичуюча кількість сухої їжі по мірі росту коропа складає від 1,2 до 0,5%. Слід відмітити, що вологої їжі (фарш, природні корми) риба може з'їсти, в крайньому випадку, вдвічі більше, ніж сухого гранульованого корму. Це пов'язано з тим, що обводнений і сухий корм при однаковому об'ємі мають різну масу. Насичуюча кількість їжі у хижих риб може бути більша, ніж добовий раціон. Форель може так сильно набивати шлунок сухим гранульованим кормом, що при спробах з'їсти ще, гранули випадають у неї з рота. Форель, яка об'їлась, може відмовлятися від їжі більше доби. Насичуюча кількість їжі для мирних риб, які не мають шлунку, значно менша добового раціону. Наприклад, після 20 – 40 хвилин харчової активності коропа втрачають апетит, який знову з'являється у них лише через деякий час, що залежить від інтенсивності травних процесів. У молоді коропа найбільш активне споживання корму відбувається після 15 - 18 годин голодування. Число годувань риби протягом доби можна вирахувати, розділивши добову дозу годівлі на насичуючу кількість корму. Наприклад, якщо добовий раціон складає 3%, а насичуюча кількість 0,5% маси тіла, то корм необхідно давати 6 разів на добу.

Живлення личинок має свої особливості, що пов'язані з недорозвиненням їх травного тракту. При живленні у личинки весь травний тракт аж до прямої кишки, заповнюється їжею.

Виділяють час проходження їжі по травному тракту – це час від моменту прийняття їжі до появи перших фекалій, і час

перебування їжі в кишківнику – це час до повного звільнення кишківника від залишків спожитої порції корму.

Неперетравлені залишки однієї порції їжі протягом короткого проміжку часу виводяться із кишківника досить довго. Це означає, що не весь корм знаходиться у травному тракті однаковий час. Пропускна здатність кишківника порівняно менша, ніж пропускна здатність ковтального апарата. Чим більше проковтнуто їжі, тим більше часу проходить між виходом перших фекалій і виходом останніх їх порцій. Швидше всього спорожнюється кишківник личинок. Спорожніння кишківника дрібних личинок морських тепловодних риб відбувається за 1 – 3 години. Зрозуміло, що у личинок холодноводних риб, наприклад, у форелі, травний тракт спорожнюється значно повільніше – приблизно протягом двох діб.

З підвищенням температури води на 10°C час перетравлювання їжі скорочується більш ніж удвічі. Ця залежність характерна для більшості фізіологічних процесів риб. Відомо також, що швидкість спорожніння травного тракту у рослиноїдних риб (білого і строкатого товстолобів) вище, ніж у тваринноїдних коропових риб (сомів і коропа). Рослиноїдні риби пристосовані пропускати через кишківник велику кількість їжі, з якої вони отримують лише легкозасвоювані речовини. Однак, фітодетритофаги, які населяють водойми Індії (катля, мригалья, рохита), затримують їжу при високій температурі у своєму досить довгому кишечнику до 50 годин, що пов'язано з низькою поживністю їжі, яку вони споживають.

Неперетравлені залишки виводяться із травного тракту у молоді коропа за температури води 25°C через 6 годин, а через 12 годин спостерігається виведення половини мітки, введеної в їжу. Більша

частина неперетравлених залишків видаляється із організму риб через 16 – 18 годин, але останні залишки можуть знаходитись у кишківнику ще півдоби. Усе вищенаведене відноситься до випадку високої інтенсивності живлення. Якщо ж їжі з'їдено небагато, то дефекація може закінчуватись більш швидко.

Швидкість спорожніння травної системи риб у значній мірі залежить від складу їжі і стану їхнього здоров'я. Речовини, які погано перетравлюються організмом риб (наприклад, бавовна і поліетилен), можуть закупорювати їх кишківник. Їжа, яка містить 50% крохмалу, викликає у форелі розлад травлення, що супроводжується катастрофічним падінням засвоєння їжі і зменшенням часу її перебування у травному тракті.

По мірі росту риб тривалість перебування їжі у її кишківнику, як правило, зростає. Так, у мальків форелі масою 2,5 г кишківник спорожнюється за температури води у 8°C не через 45 – 50 год., як у личинок, а в середньому через 60 год., а у форелі масою 150 г за такої ж температури повне спорожніння потребує 150 – 200 год., тобто **з підвищенням температури води час проходження їжі по кишківнику риб скорочується.**

9.4. Будова травної системи риб

Травний тракт риб являє собою трубку, яка йде вздовж всього їхнього тіла (рис. 9.2, 9.3). По ній рухається їжа, поступово перетравлюючись і віддаючи поживні речовини організму. Травна система риб починається рото-глотковою областю, яка переходить у короткий стравохід. Ширина стравоходу залежить від способу живлення риб. У хижих риб стравохід широкий.

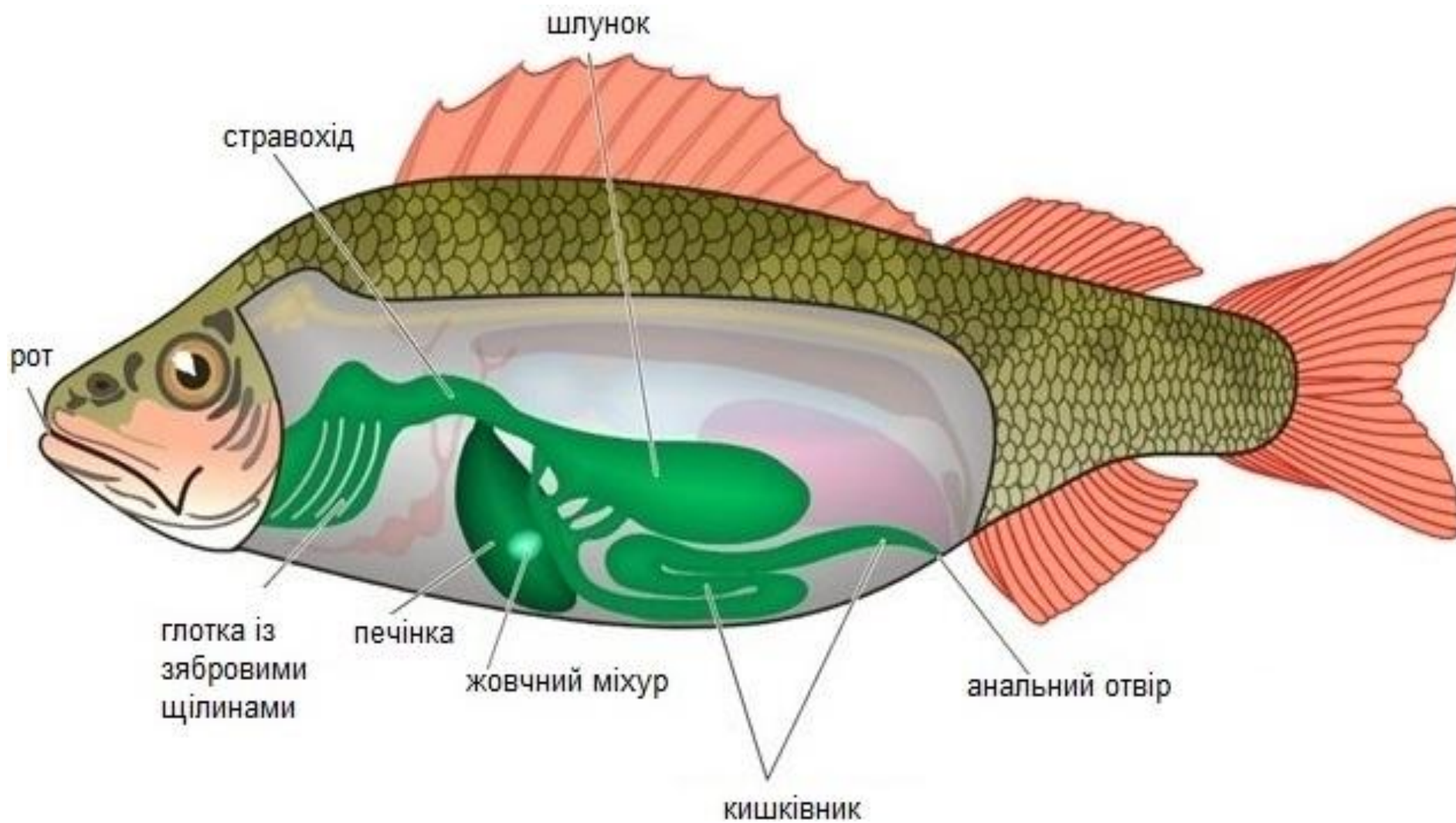


Рис. 9.2. Травна система коропових риб

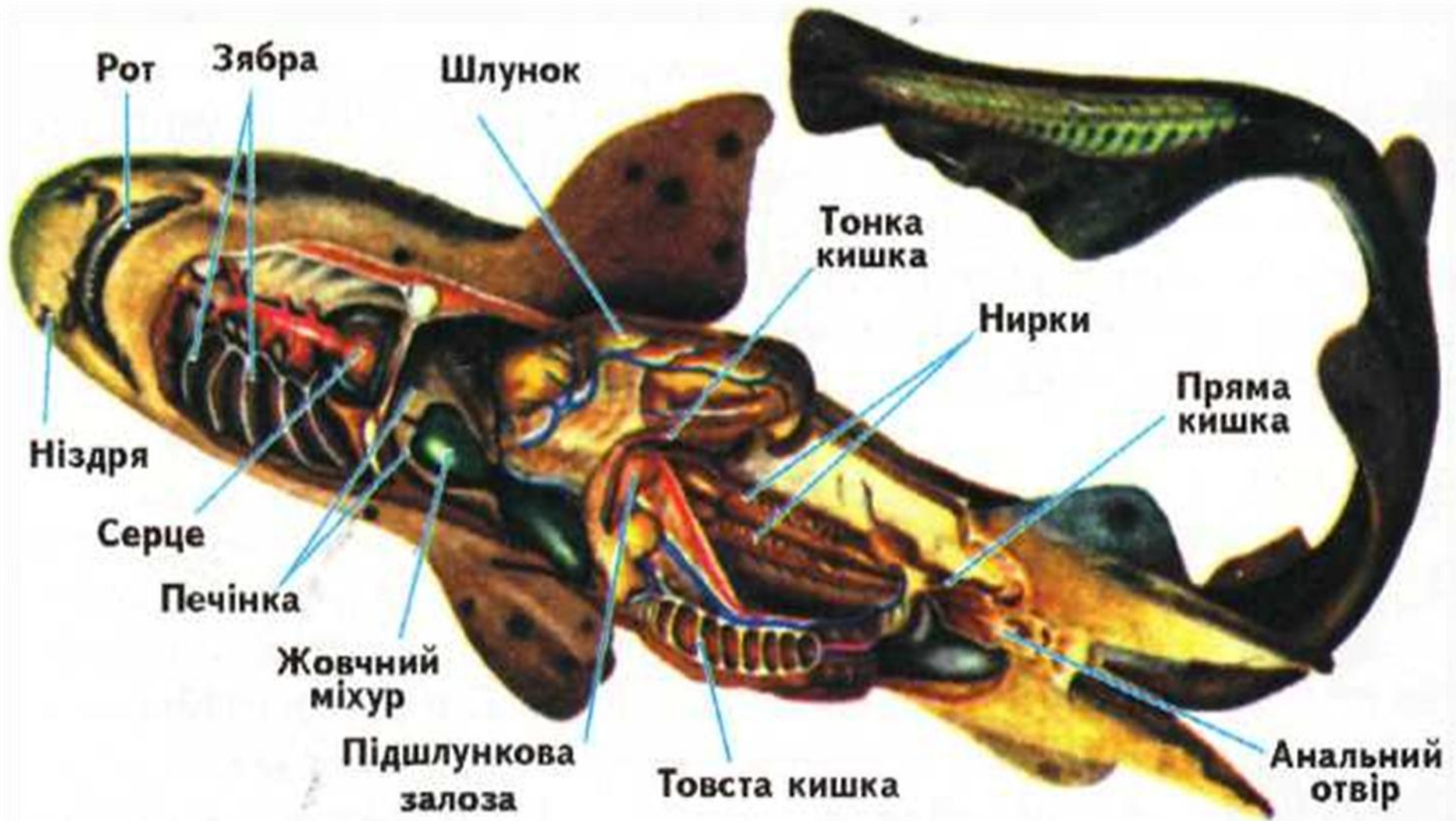


Рис. 9.3. Травна система хрящових риб

У коропа стравохід відносно вузький. Найбільш вузьке місце травного тракту коропа знаходиться між глотковими зубами і жорнами. У травний тракт малькам коропа масою 10 – 15 г можна ввести трубочку діаметром 1,5 – 2 мм, молоді масою 50 – 100 г – 3 – 3,5 мм, а крупним коропам масою 500 – 700 г – 8 – 10 мм. Стравохід без якої-небудь особливої межі переходить у шлунок. Від кишківника шлунок відділяється сфінктером. Кишківник закінчується анальним отвором.

Крім травного тракту, до травної системи безпосереднє відношення мають травні залози – підшлункова, або панкреас, і печінка (рис.9.4).

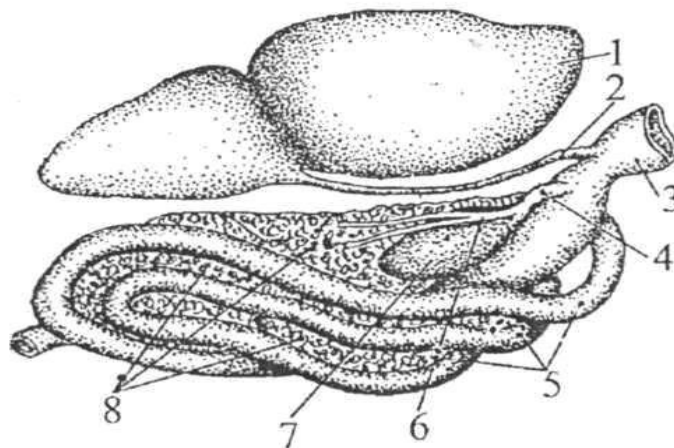


Рис. 9.4. Частина травного тракту сазана (коропа)
(за Гуртовим, 1976)

1 – плавальний міхур; 2 – повітряний канал; 3 – стравохід;
4 – жовчна протока; 5 – кишківник; 6 – печінкова протока; 7 – жовчний міхур; 8 – печінка

9.5. Шлунок і його аналоги

Накопичення з'їденої їжі відбувається у шлунку, який досить еластичний і може розтягуватись. Шлунок може бути повздовжнього

типу із входом і виходом на протилежних боках (щука), або U-подібного типу із входом і виходом, спрямованими вперед (окунь).

Передня частина шлунку називається кардинальною, а задня – пілоричною, або пілорусом. При наповненні шлунку відбувається його розтягнення у дистальному напрямку.

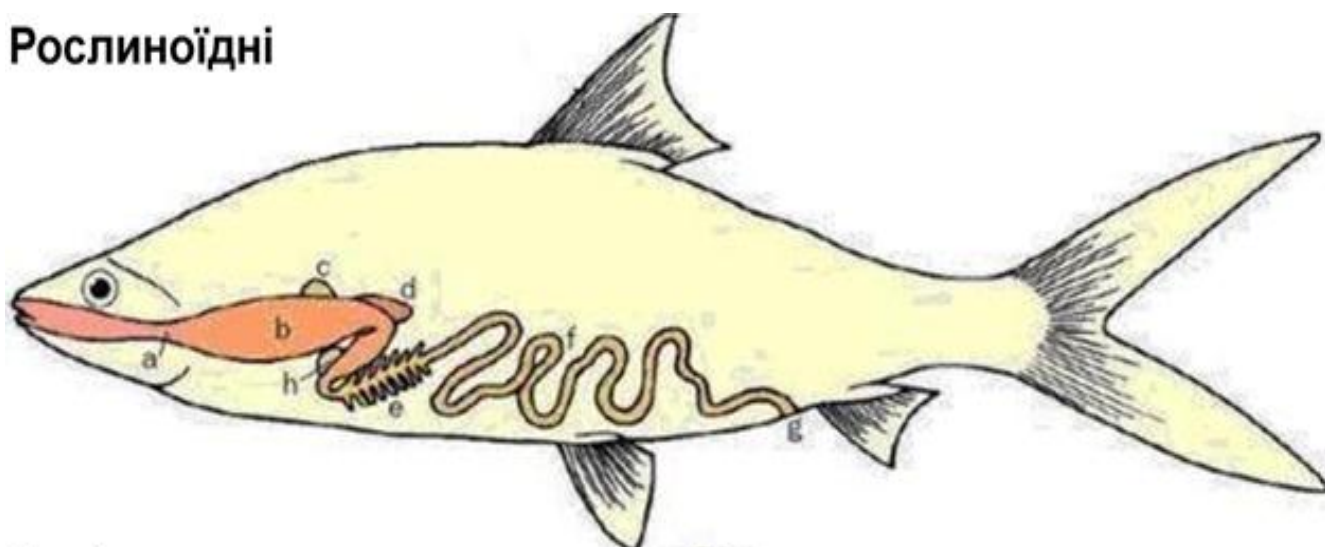
У риб родини коропових (короп, карась, плітка, тощо), губанових (чорноморська зеленушка), у сорських собачок і деяких інших видів шлунок відсутній. У таких риб роль накопичувача їжі відіграє передній відділ кишківника, який може розтягуватись, хоча й не так сильно, як шлунок. У передньому відділі кишківника коропа є 7 – 8 повздовжніх складок, які сприяють його розтягненню. Передній відділ кишківника коропа здатний розтягуватись у 9 – 12 разів.

У деяких риб, які живляться рослинністю і детритом, шлунок м'язистий і схожий на зоб (кефаль, аю). У ньому відбувається механічна обробка з'їденої їжі – її перетирання.

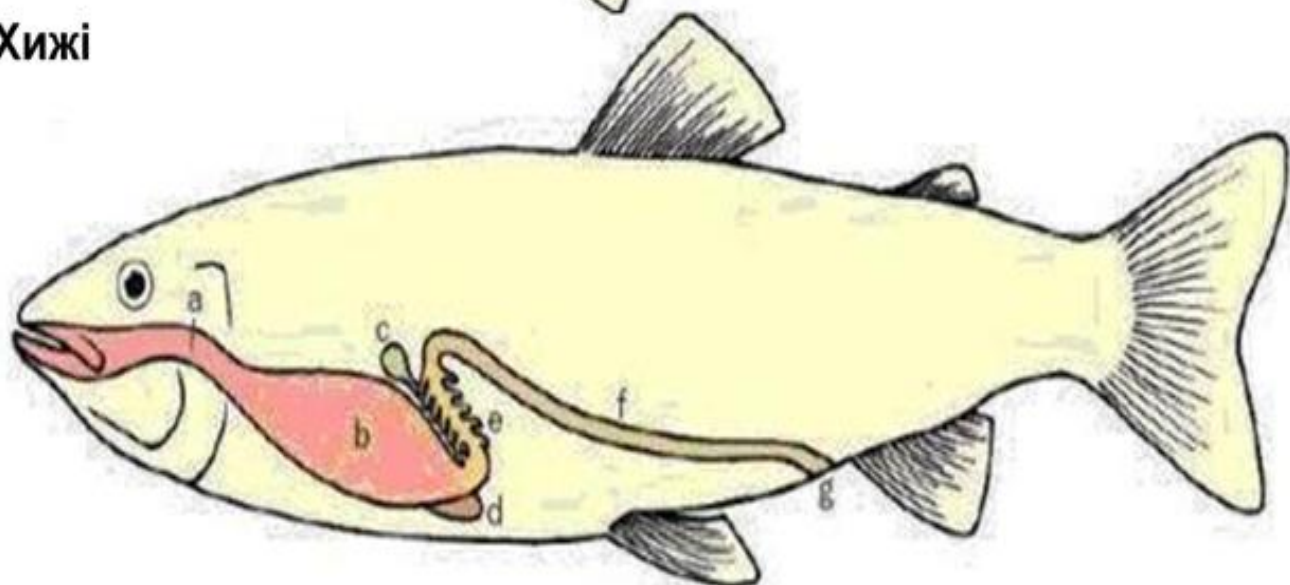
Особливості будови травної системи хижих і рослиноїдних риб зображено на рис. 9.5.

Спорожніння шлунку відбувається за рахунок м'язових скорочень його стінок. Розріджена частина їжі проштовхується через сфінктер привратника у кишківник. Скорочення шлунку носять періодичний характер і відбуваються декілька разів протягом години. Швидкість спорожніння шлунку залежить від швидкості розрідження їжі, яка у свою чергу залежить від цілого ряду причин. Швидкість випорожнення шлунку слабо пов'язана з розмірами риби, але на неї значно впливає кількість їжі, що знаходиться у шлунку.

Рослиноїдні



Хижі



- | | | |
|--------------------|-------------------------|-----------------------|
| a — стравохід; | d — селезінка; | g—анальний отвір; |
| b — шлунок; | e — пілоричні придатки; | h— шлунковий придаток |
| c — жовчний міхур; | f — кишка; | |

Рис. 9.5. Травна система рослиноїдних і хижих риб

Якщо в шлунку риби за температури води 20 – 25°C їжі знаходиться біля 20% маси тіла, то повне спорожніння його відбувається через 20 год, а якщо маса їжі складає всього 5%, то за 7 – 10 год. На швидкість спорожніння великий вплив має температура. У форелі за температури води 9 – 11°C повне спорожніння шлунку відбувається протягом 90 – 120 год. Загалом за температури води 20 – 25°C у шлунку риби за одну годину перетравлюється 6 – 9 г природної

тваринної їжі на 1 кг живої маси тіла риби, а за 10°C перетравлюється приблизно в 10 разів менше їжі.

Час перебування їжі у шлунку складає приблизно 1/2 – 1/3 часу її перебування у травному тракті.

Ззовні шлунок одягнений серозною оболонкою, а всередині – слизовою, між якими розташований м'язовий шар. Слизова шлунку вистелена одношаровим циліндричним епітелієм і забезпечена багатоклітинними трубчастими залозами, які секретують велику кількість шлункового соку, під дією якого відбувається перетворення їжі у рідку кашку – хімус. Коли шлунок не містить їжі, у ньому спостерігається незначне виділення рідкого слизового секрету, що має слабку ферментативну активність і малий вміст кислоти. Реакція середовища у шлунку голодної риби може бути близька до нейтральної. Прийом їжі викликає активацію роботи шлунку. Посилюється виділення шлункового соку, зростає секреція соляної кислоти, що викликає зниження рН до 2 – 3. Зростає також ферментативна, перш за все, протеолітична активність шлункового соку.

У деяких риб посилення секреції помічається ще до прийому їжі, наприклад, у сома при появі жертви. Однак найбільш сильне соковиділення спостерігається після проковтування їжі.

Їжа розтягує стінки травної системи. Це сприймається механорецепторами і викликає подразнення травного центру у довгастому мозку. Живі тканини проковтнутих організмів виділяють ряд гормонів, зокрема гістамін, що викликає збудження секреторної і рухової активності шлунку риб. Управління діяльністю шлунка здійснюється як нервовими стимулами, так і гормональними діями. Перерізання блукаючого нерва риб веде до розладу діяльності

шлунку. Слід підкреслити, що діяльність нижчих відділів травного тракту риб – кишківника, жовчного міхура, панкреаса – знаходиться під контролем гормонів.

Їжа надходить у шлунки риб в самих різноманітних формах. У твариноїдних риб до шлунку надходять ще живі жертви – безхребетні, риби, а інколи навіть земноводні і ссавці, які покриті шкірою, лускою, хітиновим панцирем. Білки їх тканин ще мають нативну структуру, яка проявляє антигенні властивості, містять ядерні і плазменні нуклеїнові кислоти, що мають видову специфічність і біологічну активність, жири входять до складу жирової тканини і клітинних мембран. Щоб перетворити такий матеріал у речовини, що здатні транспортуватися кишківником, і будуть доступні для впливу багатьох розчинених у травному соці і фіксованих на поверхні кишківника ферментів, її необхідно мацерувати, тобто позбавити структури, розрідити, перетравити. Це досягається дією ферментів, які руйнують покривні, осьові і сполучні структури – шкіру, кутикулу, зв'язки, міосепти, крупні м'язові маси.

Головну роль у шлунку відіграють кислі протеази, тобто ферменти, які розщеплюють білки в кислому середовищі, перш за все це пепсин. Велике значення у шлунковому травленні має соляна кислота, яка діє як мацеруючий, розчиняючий і денатуруючий агент. Виключно висока концентрація соляної кислоти в шлунковому соці акул, які проковтують великі компактні маси тваринної їжі. Її концентрація досягає у них 1,5%. Роль соляної кислоти різноманітна. Вона сприяє декальцинуванню луски, кісток, панцирів, черепашок. У кислому середовищі гине багато гнійних і хвороботворних мікроорганізмів. У шлунках морських рослиноїдних риб, таких як сиганус, соляна кислота сприяє набряканню і ослизненню оболонок

рослинних клітин. Слід відмітити, що серед хижаків є і безшлункові риби (білизна, головень, кутум і багато інших корошових). Травлення цих риб вивчено досить слабо, але можна стверджувати, що вони обходяться без соляної кислоти і кислих протеаз. Головною особливістю травлення коропа є наявність у нього в гепатопанкреасі особливої групи високоактивних серинових протеїназ які, очевидно, функціонально замінюють пепсин (Хаблюк, Проскуряков, 1988).

Годівля риб сухим кормом не погіршує перебігу травлення. Сухі гранули добре поглинають шлунковий сік і легко мацеруються (перетравлюються). У шлунку форелі і в передньому відділі кишківника коропа вологість проковтнутого сухого корму досить швидко підвищується до 70 – 80% за рахунок травних соків. Перетравлювання їжі відбувається в значно обводненому середовищі.

Крім протеолітичних ферментів, у шлунку риб виявлені ліполітичні і амілолітичні ферменти. Не виявлено в шлунковому соці риб ферментів, які руйнують оболонки рослинних клітин, тому засвоєння їжі рослиноїдними рибами залежить від подрібнення її глотковими зубами або від її ослизнення під дією соляної кислоти. Не виключено, що невелика кількість рослинної клітковини в травному тракті риб розпадається під дією бактеріальної флори.

У шлунках багатьох риб, наприклад, вугра, райдужної форелі, судака, ставриди, жовтохвоста, виявлена хітиназа – фермент, що розщеплює хітин – полісахарид покривних тканин безхребетних. Однак активність цього ферменту недостатня для повного засвоєння екзоскелету комах, ракоподібних, оболонок яєць артемії тощо. У шлунку риб виявлена висока активність лізоциму – ферменту, який

бере участь у руйнації полісахаридних оболонок багатьох мікроорганізмів.

9.6. Кишківник риб

Ступінь розвитку кишківника риб залежить від складу їжі, якою вони живляться. Розвиток кишківника виражається перш за все в його довжині відносно довжини тіла риб. У таких хижих риб, як судак, щука, окунь кишківник досить короткий – менше однієї довжини тіла. У всеядних, наприклад, у коропа, він довший і досягає у дорослих особин трьох довжин тіла. Ще довший кишківник у рослиноїдних риб амурського комплексу. Особливо довший кишківник у так званих «великих індійських коропів» – рослиноїдних риб – мригалі, катлі і рохити. У дорослої мригалі він досягає довжини, що в 15 разів перевищує довжину тіла. Разом зі збільшенням довжини кишківника зменшується його просвіт. Кишківник рослиноїдних риб, що живляться фітопланктоном, досить тонкий. Їжа у ньому розтягується в досить тонкий джгут, що полегшує її засвоєння.

Збільшення довжини кишківника вимагає більш складного і компактного розміщення його в черевній порожнині. Це добре видно на прикладі риб, які мають загальне походження: язь, короп, амур, товстолоб, мригалья. У всіх цих риб, що не мають шлунку, травний тракт доходить до заднього кінця черевної порожнини, а потім у вигляді складеної вдвічі трубки вкладається за рахунок подовження і витончення. Кишківник коропових одноманітний по всій довжині, крім переднього відділу, який виконує функції шлунку.

У риб, що мають добре розвинений шлунок і короткий кишківник, всмоктуюча поверхня травного тракту збільшується за рахунок пілоричних придатків – це сліпі вирости кишківника, які відходять від нього і безпосередньо примикають до шлунку. Їх число може бути різним – від 2 – 3 у річкового окуня до 400 у деяких лососей. У райдужної форелі пілоричні придатки складають 2/3 усієї поверхні кишківника. Функція пілоричних придатків ще до кінця не вивчена. Їхні вхідні отвори вузькі і харчові частинки в них, як правило, не надходять, однак їхня вистілка складається із таких же клітин, що і вистілка кишківника. Це дозволяє припустити, що в них таки відбуваються процеси ферментативного гідролізу розчинених харчових речовин і їх всмоктування.

У кишкової стінці можна розрізнити три шари: слизову оболонку, м'язовий шар і серозну оболонку. Підслизова оболонка у риб, зокрема у коропових і лососевих, нерідко відсутня. Слизова вистілка кишківника представлена спеціалізованими епітеліальними клітинами – ентероцитами і слизовими келихоподібними клітинами (рис. 9.6).

Однією із функцій епітеліальних клітин кишківника, які ще зветься епітелоцитами, ентероцитами і каймовими клітинами, є вироблення кишкових ферментів. Одноклітинні слизові залози кишківника продукують слиз, який складається з муцину, і, можливо, деякої кількості травних ферментів. Будова ентероцитів характерна для клітин, які суміщають секреторні і сорбційні функції. Дуже схожими клітинами вистелені, зокрема, каналці нирок, стінки жовчного міхура. Характерною рисою ентероцитів є ворсиста поверхня, звернена у просвіт кишківника. Ворсинки дуже багаточисельні (до 3000 на кожній клітині) і розташовані вони дуже щільно, що складає враження

посмугованої поверхні ентероцитів. Розміри ворсинок приблизно 10 x 1 мкм.

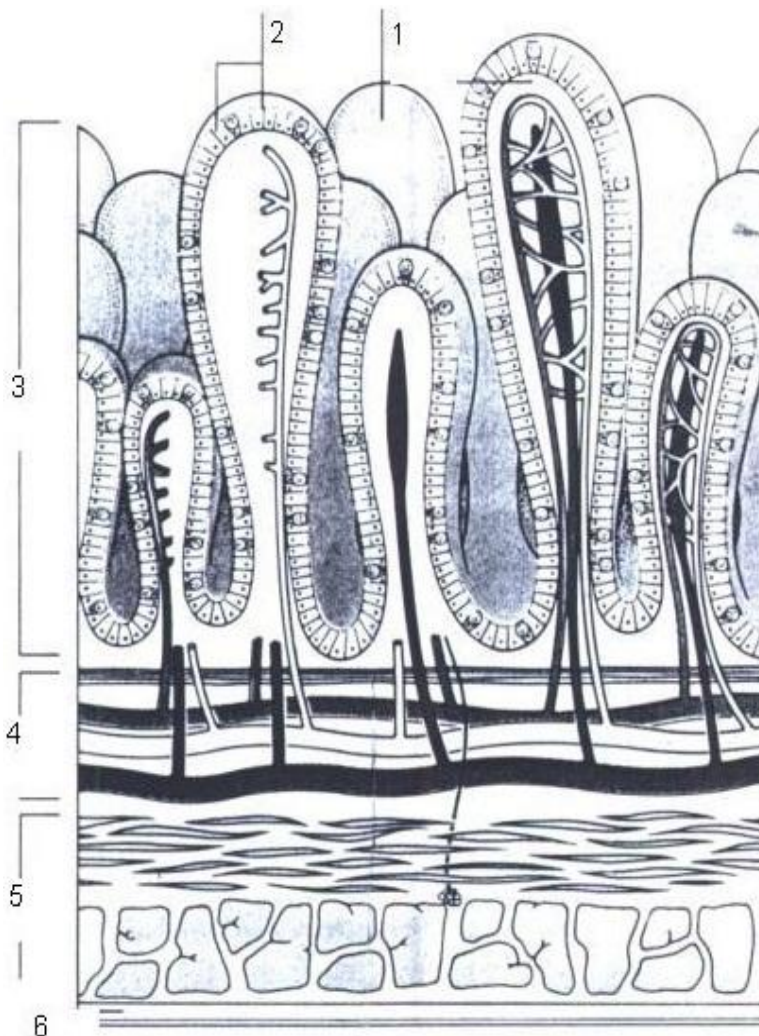


Рис. 9.6. Кишкова стінка
риб:

- 1 – кишкові ворсинки;
- 2 – епіте-ліальні клітини;
- 3 – слизова оболонка;
- 4 – підслизовий шар;
- 5 – м'язова оболонка;
- 6 – серозна оболонка

Вони формують високу пористість поверхні кишківника і у кілька десятків разів збільшують поверхню клітини (рис. 9.7).

Поверхня самих ворсинок також має покриття, яке складається з багаточисельних звивистих, гідратованих мукоїдних ниток, що утворюють слизовий шар – глікокалікс, який відіграє важливу роль у травленні. На слизових нитках глікокаліксу сорбовані молекули ферментів, що беруть участь у кишковому пристінковому (мембранному) травленні.

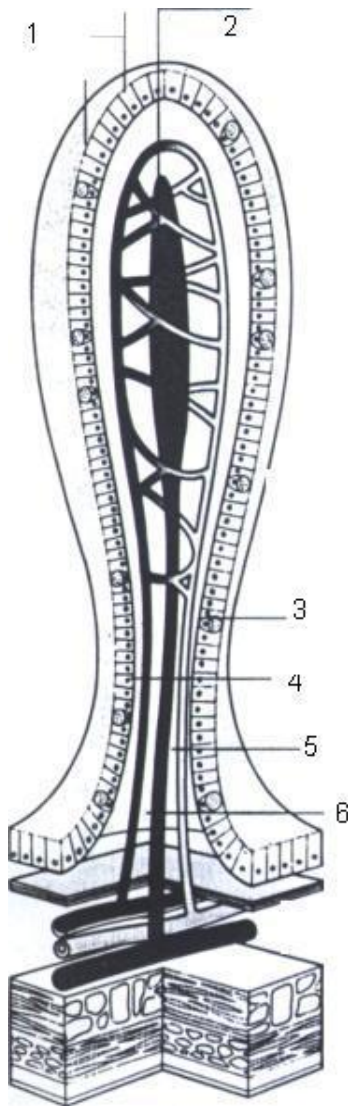


Рис. 9.7. **Будова ворсинки:**

- 1 – епітеліальні клітини;
- 2 – центральна лімфатична судина;
- 3 – келихоподібні клітини;
- 4 – вена;
- 5 – артерія;
- 6 – лімфатичний капіляр

Пристінкові травно-транспортні явища відбуваються у кишківнику і в пілоричних придатках. Кишкові ферменти мають як ентероцитарне, так і панкреатичне походження. Кишковий сік з ферментативними включеннями заповнює і просвіт кишківника. Він просякає їжу, яка знаходиться у травному тракті, і забезпечує контакт частинок їжі з розчиненими у кишковому соці ферментами. Цей процес називається порожнинним травленням. Він веде до утворення розчинних речовин, здатних до дифузії у слизове покриття кишкового епітелію, де відбувається зіткнення молекул сорбованих ферментів з молекулами травних білків і їх фрагментами, а також з фрагментами молекул

полісахаридів і іншими складними речовинами. Молекули поживних речовин, розщеплюючись під дією ферментів, дифундують до поверхні ентероцитів, а потім піддаються активному втягненню у їх цитоплазму, або проникають в епітелій пасивно шляхом дифузії. Виявлено, що на поверхні мембран щіткової кайми ентероцитів відбувається поєднання процесів розщеплення і переносу продуктів розщеплення крізь клітинну мембрану. Активний транспорт молекул амінокислот, цукрів, іонів й інших речовин відбувається з витратами енергії за участі АТФ. На рис. 9.8 представлена схема співвідношення між порожнинним і мембранним травленням у риб.

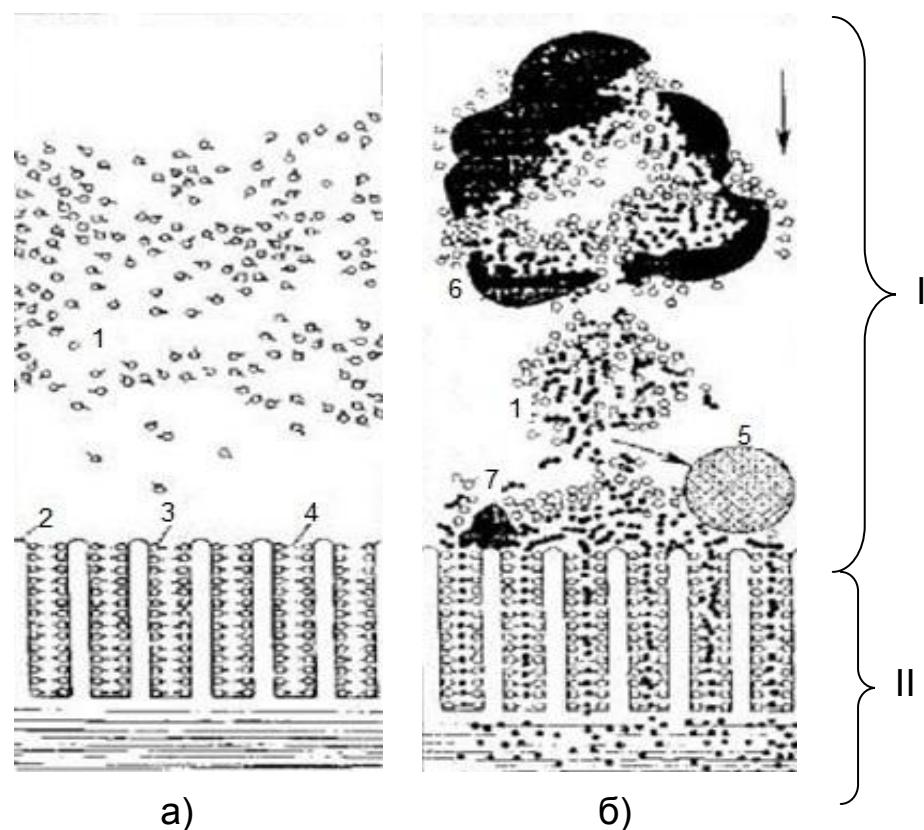


Рис.9.8. Співвідношення порожнинного і мембранного травлення у кишківнику риб

- а – пустий кишківник; б – кишківник з харчовими частинками;
- I – область порожнинного травлення;
- II – область мембранного травлення;
- 1 – порожнинні ферменти; 2 – мікроворсинки;
- 3 – ферменти щіткової кайми; 4 – пори щіткової кайми;
- 5 – мікробна клітина; 6, 7 – харчові частинки.

Роль щіткової кайми ентероцитів, як вважають, полягає ще й у тому, що вона захищає продукти ферментативного гідролізу від поглинання бактеріями, які не можуть проникати в проміжки між ворсинками (0,01 – 0,02 мкм).

Схема послідовної деполімеризації харчових субстратів у порожнині і на поверхні тонкого кишківника риб зображена на рис. 9.9.

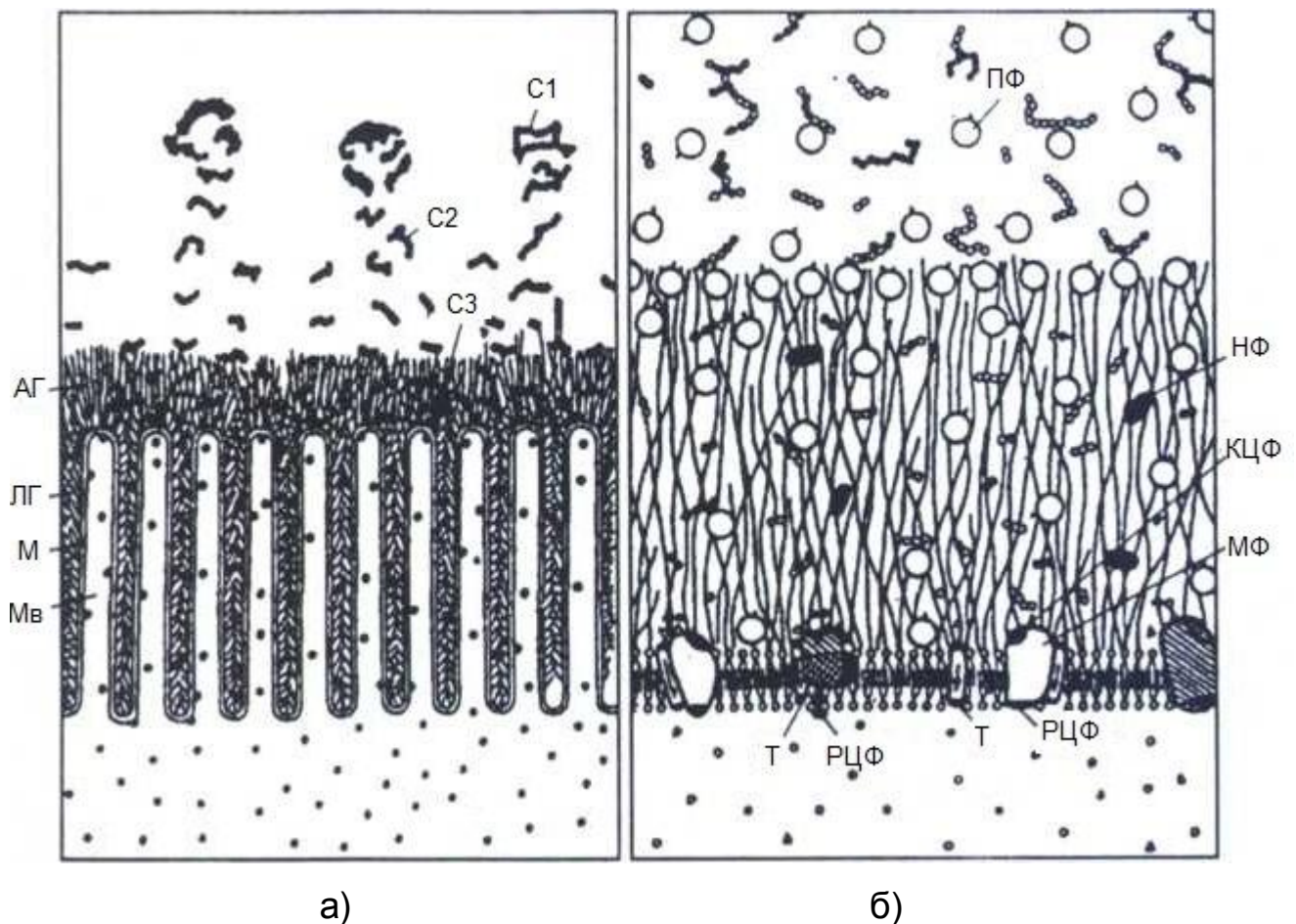


Рис. 9.9. Схема послідовної деполімеризації харчових субстратів в порожнині і на поверхні тонкого кишківника риб

а – схема послідовної деполімеризації харчових субстратів;

б – фрагмент ліпопротеїнової мембрани з адсорбованими і власне кишковими ферментами;

М – мембрана; Мв – мікроворсинки; АГ – апікальний глікокалікс;

ЛГ – латеральний глікокалікс; С1, С2, С3 – субстрати;

ПФ – панкреатичні ферменти; МФ – мембранні ферменти;

Т – транспортна система мембрани; РЦФ – регуляторні центри ферментів;

КЦФ – каталітичні центри ферментів;

НФ – неензиматичні чинники.

Просування хімусу по кишківнику риб відбувається завдяки роботі м'язів кишкової стінки. В ній є повздожні і поперечні кільцеві м'язові волокна. Спостерігаються маятникові рухи кишківника, тобто періодичне видовження і скорочення окремих ділянок, а також перистальтичні рухи, тобто розширення і звуження просвіту кишківника.

Всі ці рухи проштовхують і перемішують хімус, сприяють порожнинному і пристінковому травленню та всмоктуванню поживних речовин.

9.7. Травні ферменти і залози

Травні ферменти носять назву за тими речовинами, на які діють. Протеїни (білки) розкладаються протеазами, карбогідрати (вуглеводи) – карбогідразами, нуклеїнові кислоти – нуклеазами, ліпіди (жири) – ліпазами. У травному тракті риби є не менше двох десятків різних літичних ферментів. Вони мають досить виражений рН – оптимум своєї дії.

Протеази травного тракту риб діляться на кислі шлункові, нейтральні і лужні кишкові. У тварин відомо декілька кислих протеаз: пепсин, парапепсин, гастриксин і хімозин (ренін). Вважають, що кислотою протеазою у риб є пепсин. Він синтезується разом з соляною кислотою клітинами трубчастих залоз шлунку і секретується у порожнину шлунку у вигляді неактивного «зимо гену» – пепсиногену, який має молекулярну масу біля 40 000. Пепсиноген стійкий у нейтральному і слабкислому середовищах, але під дією соляної кислоти від нього відщеплюється фрагмент з молекулярною масою біля 8 000, і він стає активним ферментом, здатним перетворювати в

пепсин інші молекули пепсиногену і виконувати свої травні функції (рис. 9.10).



Рис. 9.10. Травлення у риб

Пепсин у кислому середовищі (рН = 2-6) має протеазну, пептидазну, транспептидазну і естеразну дію. Він відноситься до ендопептидаз і гідролізує, головним чином, зв'язки ароматичних (тирозин, аспарагінова) амінокислот. Він розщеплює білки на крупні фрагменти – альбумози і пептони. При його дії утворюється також деяка кількість вільних амінокислот. При надходженні кислого шлункового хімусу в кишківник він нейтралізується кишковими соками, які містять соду, а також секретами панкреасу і печінки. У кишківнику пепсин втрачає активність. При кишковому травленні пепсин, очевидно, піддається деградації і засвоєнню разом з іншими харчовими білками.

Кишкові протеази також виділяються у вигляді неактивних зимогенів. Трипсин, хімотрипсин, карбоксипептидази виділяються у порожнину кишківника із панкреатичної (підшлункової) залози у

вигляді трипсиногену, хімотрипсиногену, прокарбоксипептидаз. Існування протеаз у клітинах травних залоз у формі зимогенів уберігає білкові структури клітин від їх руйнівної дії.

Активатором трипсиногену є фермент ентерокиназа, який виробляється клітинами кишківника. Активний трипсин в свою чергу активує зимогени багатьох інших ферментів – власний зимоген, проферменти протеаз, еластази, фосфоліпази. Трипсин і хімотрипсин виявляють максимум активності в нейтральному і слаболужному середовищах (рН = 7-9). Вони, як і шлунковий пепсин, є ендопептидазами – розщеплюють внутрішні зв'язки у білкових молекулах, готуючи їх до подальшого руйнування. У форелі та інших риб, що мають шлунок, є всі три ендопептидази, а у коропа та інших риб, які не мають шлунку, є лише кишкові ендопептидази.

Крім ендопептидаз, панкреас секретує екзопептидази – це гідролази. Гідролази розщеплюють пептиди на більш прості фрагменти з приєднанням води. Серед них розрізняють карбоксипептидази і амінопептидази, здатні відщеплювати кінцеві амінокислоти, діючи з карбоксильного або з амінного кінця молекули. Кишкові пептидази активні при рН = 7-9.

Протеазами є також ферменти, які розщеплюють сполучнотканинні білки. Колагеназа розщеплює колаген шкіри, луски плавців, кісток. Еластаза розщеплює еластин зв'язок. Фрагменти білкових молекул, що надходять в ентероцити шляхом піноцитозу, розщеплюються внутрішньоклітинними протеазами – катепсинами.

Карбогідрази, або глюкозидази, розщеплюють складні цукри. Полісахариди (глікоген, крохмаль, декстрин, інουλін) розщеплюються поліазами, або полісахаразами. Олігосахариди (трисахариди, дисахариди) розщеплюються олігазами, або олігосахаридазами.

Структурні полісахариди рослин (целюлоза, лігнін, пептозан, маннан та ін.) ферментами риб не розщеплюються, хоча у незначній мірі можуть гідролізуватися ферментами кишкової мікрофлори.

Амілази (α -амілаза і β -амілаза), які діють на просторові ізомери цукрів, гідролізують крохмаль і глікоген до дисахариду мальтози.

Карбогідрази мають найбільшу активність в нейтральному і слабнокислому середовищі (рН = 6-7,5). Вони виявлені у всіх відділах травного тракту риб. Хітиназа розщеплює полімер аміноцукру хітин, мукази розщеплюють муцин слизових залоз, лізоцим розщеплює полімери бактеріальних оболонок. Ні у коропа, ні у форелі в травному тракті не розчиняються оболонки яєць артемії, ефіппіуми дафній, щелепи і тергіти личинок хірономід.

Нуклеази деполімеризують нуклеїнові кислоти організмів, які з'їдаються рибами.

Ліпази каталізують гідролітичне відщеплення жирних кислот від нейтральних ліпідів. Ефіри холестерину розщеплює специфічний фермент холестеринестераза. Ферменти, які розщеплюють ефіри нижчих, розчинних у воді жирних кислот, називаються естеразами.

Головним постачальником кишкових ферментів виступає підшлункова залоза, або панкреас. Частина її знаходиться в печінці, а частина – між печінкою і кишківником, в петлях кишківника. Кожна частина панкреаса має власні вивідні шляхи.

9.8. Адаптація травних ферментів у риб

У відповідності з відмінностями у спектрі живлення ферментні системи різних екологічних груп риб також мають суттєві відмінності.

Наприклад, амілолітична активність кишківника коропа більш ніж у 10 разів вище, ніж у щуки. Біологічна доцільність таких відмінностей зрозуміла – у раціоні хижака полісахариди відіграють третьочергове значення, складаючи не більше 2 – 5% раціону порівняно з коропом і іншими рибами, які не потребують рослинної їжі, де крохмалю може міститись до 70% від кількості всіх засвоєваних речовин.

Неоднакова у риб і активність інших ферментів. Наприклад, хижаки із шлунком мають кислі протеази і високу колагеназну активність. Активність кишкових лужних протеаз у всеядних і хижих риб відрізняється менш суттєво.

Більш того, організм пристосовується як можна повніше вилучати із їжі дефіцитні речовини й ігнорувати речовини, що знаходяться у надлишку.

Адаптація ферментативної активності риб до температури водного середовища простежується як на видовому, так і на індивідуальному рівні. Травна активність ферментів деяких полярних риб, таких, як нототенія, досить висока, що дозволяє цим риbam при температурах, близьких до 0°C рости досить швидко. При зниженні температури ферментативна активність підвищується.

Таким чином, адаптація ферментативних систем до змін умов середовища існування у риб відбувається як шляхом посилення синтезу ферментів, так і шляхом підвищення їх питомої активності.

9.9. Перетворення білків у шлунково-кишковому тракті риб

Активуєча дія ентерокинази проявляється лише на початковій стадії активації трипсиногену, після чого включається

автокаталітичний механізм у зв'язку з тим, що утворений трипсин сам активує перетворення трипсиногену в активну форму. Трипсин у свою чергу перетворює неактивний хімотрипсиноген в активний хімотрипсин.

Виділення протеолітичних ферментів у неактивній формі має надзвичайно велике біологічне значення. Підшлунковий сік містить низку інших ферментів (ліпазу, амілазу та інші), які є білками. Присутність активного трипсину разом з цими ферментами призводила б до їх руйнації ще в підшлунковій залозі. Активність ферментів панкреатичного соку зберігається через те, що трипсин утворюється в неактивній формі у вигляді проферменту – трипсиногену.

Вважають, що здатність шлунка і кишківника протидіяти дії пепсину і трипсину, крім наявності муцину, зумовлена ще й тим, що в слизовій оболонці шлунка і кишківника є антиферменти, які гальмують дію відповідних ферментів.

Трипсин і хімотрипсин проявляють свою дію в слабко лужному середовищі ($\text{pH} = 7-8$), що є в кишківнику.

Під дією трипсину білки і високомолекулярні поліпептиди розщеплюються, вивільнюючи карбоксильні аміногрупи. Трипсин розщеплює пептидні зв'язки, утворені карбоксильними групами аргініну і лізину. Продуктами гідролізу білка трипсином є поліпептиди і в невеликій кількості амінокислоти.

Хімотрипсин зумовлює більш глибоке розщеплення білків, ніж трипсин. Він каталізує гідроліз як білків, так і високомолекулярних поліпептидів з утворенням низькомолекулярних поліпептидів. Хімотрипсин гідролізує інші зв'язки, ніж трипсин. Це можна довести тим, що під дією трипсину зсідається кров і не зсідається коров'яче

молоко, а під дією хімотрипсину, навпаки. Найшвидше хімотрипсин розриває пептидні зв'язки, утворені карбоксильними групами тирозину, фенілаланіну, триптофану і метіоніну.

Отже, під дією кишкового соку, що містить трипсин і хімотрипсин, високомолекулярні поліпептиди і білки, які надійшли із шлунка, розщеплюються до більш низькомолекулярних пептидів і, частково, до вільних амінокислот.

Процес розпаду (гідролізу) білків закінчується у тонкому кишківнику, де низькомолекулярні пептиди розщеплюються до амінокислот під дією ферментів пептидаз (карбоксипептидаз, амінопептидаз і дипептидаз).

Таким чином, внаслідок послідовної дії протеолітичних ферментів шлунково-кишкового тракту риб білки, що надходять з різним кормом, розщеплюються до структурних компонентів – амінокислот і частково до простих пептидів, втрачаючи завдяки цьому свою специфічність.

Ні білок їжі, ні високомолекулярні продукти його неповного розкладу не надходять у кров, що має велике фізіологічне значення. Кожен організм будує свій специфічний білок з певним розміщенням і послідовністю амінокислот у поліпептидному ланцюгу.

9.10. Обмін ліпідів

Крім білків обов'язковою складовою частиною їжі риб є жири.

Жири, які надійшли до організму риб у складі їжі, у ротовій порожнині не змінюються, оскільки в ній відсутні ферменти, за допомогою яких вони б розщеплювалися на гліцерин і жирні кислоти.

У шлунковому соці є лише малоактивна ліпаза, яка здатна діяти тільки на жир, що перебуває у стані емульсії.

Усі умови для перетравлення жирів є у тонких кишках, де соляна кислота нейтралізується бікарбонатами панкреатичного і кишкового соків. Одночасно починається емульгування жирів у результаті змішування хімусу з речовинами-емульгаторами, які сприяють створенню стійких емульсій. Такими емульгаторами виступають солі жовчних кислот – холевої, літохолевої, дезоксихолевої, які утворюються у печінці і виділяються з жовчю.

Солі жовчних кислот є поверхнево активними речовинами, завдяки чому, адсорбуючись на поверхні краплинок жиру у вигляді тонкої плівки, вони зменшують поверхневий натяг, сприяючи подрібненню великих краплин жирів на маленькі.

Для утворення тонких стійких емульсій, крім жовчних кислот, потрібна присутність вільних жирних кислот і моногліцеридів, які утворюються у кишковому тракті внаслідок дії ліпази на жир. Емульгування жиру призводить до збільшення поверхні стикання жиру з водним розчином ліпази, що полегшує ферментативний гідроліз жиру.

Фермент ліпаза, що утворюється у підшлунковій залозі і з її соком надходить до кишківника, малоактивний. Активується він солями жовчних кислот. Емульгований жир може всмоктуватись крізь стінки кишківника без попереднього розщеплення. Але основна частина жиру під впливом ліпаз (панкреатичної і кишкової) розщеплюється на складові частини – гліцерин і жирні кислоти, кожна з яких всмоктується стінками кишківника.

Гліцерин, що утворюється за гідролізу, добре розчиняється у воді і легко всмоктується з кишківника у кров і лімфу. Нерозчинні у

воді жирні кислоти всмоктуються у вигляді комплексів жирних і жовчних кислот, які легко розчиняються у воді. Ці комплекси називаються олеїновими кислотами.

Олеїнові кислоти в епітеліальних клітинах кишкових ворсинок розщеплюються на жирні і жовчні кислоти. З гліцерину і жирних кислот, що надходять з кишківника, у тканинах синтезуються жири, які характерні вже для певного виду риб.

9.11. Значення жовчі в процесах травлення у риб

Велике значення у процесах травлення риб відіграє печінка і її секрет – жовч. Жовч виробляється клітинами печінки і по дренажній системі жовчних протоків надходить у жовчний міхур. У міхурі жовч згущується до вмісту сухої речовини на рівні приблизно 13%. Більшу частину жовчі складають поверхнево-активні речовини – жовчні кислоти. Вони ж обумовлюють гіркоту жовчі. Зеленуватий або коричневатий колір жовчі обумовлений наявністю жовчних пігментів, які являють собою продукти деградації гематину. Вони також здатні знижувати поверхневий натяг на межі водного середовища і жирових крапель. Жовч містить значну кількість мінеральних катіонів і аніонів – кальцію, магнію, сульфату, карбонату. В ній містяться слизові мукоїди і полярні ліпоїди, які відіграють роль мастила для харчових частинок. У жовчі виявляється **амілазна, ліпазна і протеазна активність**.

Поверхнево-активні речовини сприяють розпаду жирових крапель і стабілізації жирової емульсії, що збільшує поверхню харчового жиру, доступну ліполітичним ферментам. Крім того, надтонка емульсія жиру може засвоюватися без кінцевого гідролізу.

Жовчні кислоти можуть з'єднуватися з вищими жирними кислотами, роблячи їх розчинними у воді, що покращує їх засвоєння. Жовчні кислоти, що всмоктувались разом з жиром, знову надходять у печінку і використовуються повторно.

У риб, які населяють різні водойми, переважають холеві хенодезоксихолеві кислоти, зв'язані з таурином. У коропових у жовчі виявлені жовчні спирти. Однак домінуючим компонентом завжди є холева кислота, відсотковий вміст якої варіює в залежності від характеру живлення риб різних систематичних і екологічних груп від 60 до 95%. Хижаки, як правило, мають більш високий відносний вміст холевої кислоти, ніж риби, що живляться планктонними і бентосними організмами. Наприклад, у щуки і минька частка холевої кислоти становить 80 – 90%, у ряпушки і сига – 70 – 80%.

Жовчовиділення здійснюється безперервно, незалежно від того, знаходиться їжа в травному каналі, чи ні. Воно не припиняється і при голодуванні. Відмічені періодичні коливання жовчовиділення, зв'язані з впливом світлових подразників.

Жовч відіграє важливу роль у процесах всмоктання жирних кислот, каротину, солей Са. Вона підвищує тонус і посилює перистальтику кишківника. Жовч має бактерицидну дію на кишкову флору, попереджує розвиток процесів гниття. Вона бере участь у пристінковому травленні. Її присутність у кишківнику, можливо, створює сприятливі умови для фіксації травних ферментів на його поверхні.

9.12. Засвоєння їжі

Природна тваринна їжа перетравлюється і засвоюється рибами досить добре. Г.Г.Вінберг запропонував вважати, що природна їжа засвоюється рибами на 80%. При відсутності крайнього переїдання білки, жири і вуглеводи з'їденої їжі (риб, комах, ракоподібних, червів і моллюсків) засвоюються, як правило, навіть краще. Їх засвоюваність інколи перевищує 90%. Засвоюються навіть білки луски і кісток риби. Значно менш доступні травним ферментам водорості, жорстка рослинність, детрит, бактеріальна маса. Лише частина бактеріальних клітин втрачає цілісність, і їх вміст стає доступним ферментам. Частина водоростей після перебування у кишківнику молодих рослиноїдних риби залишається життєздатною.

Багато проблем виникає у зв'язку із засвоєнням сухих комбінованих кормів. Білки і жири сухих кормів засвоюються добре, якщо агрегатний стан кормів дозволяє травним сокам проникати в харчові частинки. При виготовленні кормів сухі інгредієнти піддаються подрібненню, а потім вологому чи сухому пресуванню. Спресовані після подрібнення частинки розпадаються у травному тракті риби досить легко, але проникнення соків в частинки залежить від їх властивостей і ступеня подрібнення. Більш тонке подрібнення сприяє збільшенню поверхні контакту частинок з молекулами ферментів. Сировиною для виготовлення кормів для риби слугують різні відходи харчової промисловості, піддані висушуванню для кращого зберігання. Це – жмихи і шроти, зернові відходи, борошно із рибних відходів бойні. Деякі речовини спікаються при тепловій обробці в

густу, погано набрякаючу масу. Так буває з кров'яним борошном, дріжджевою і бактеріальною масою.

Теплова обробка в ряді випадків змінює доступність окремих цінних елементів живлення, наприклад, амінокислоти лізину. При висушуванні природної сировини, яка являє собою складну суміш різних речовин, до вільної аміногрупи лізину, який входить до складу білка, можуть приєднуватись молекули цукрів і деяких інших речовин. Це ускладнює гідролітичне звільнення лізину. Засвоєння лізину може зменшуватись вдвічі. Таке явище сильно погіршує поживність корму, оскільки в рослинних інгредієнтах кормів лізин і без того є дефіцитним елементом.

Навіть піддана ферментативній обробці їжа є лише об'єктом засвоєння. Засвоїти речовину, зробити її своєю, означає ввести її до складу клітин і внутрішнього середовища організму. Існує декілька шляхів засвоєння речовин у травному тракті риб: фагоцитоз; піноцитоз; активне всмоктування низькомолекулярних речовин; пасивне всмоктування речовин за градієнтом концентрації.

Фагоцитоз – це захоплення клітинами кишкового епітелію оформлених нерозчинних частинок. Він має деяке значення у засвоєнні рибами поживних речовин. Фагоцитарна здатність приписується поверхні ентероцитів між ворсинками щіткової кайми. Експериментальні дані показують, що ентероцити захоплюють не всі частинки. Фагоцитовані частинки повинні бути досить дрібними, очевидно, не більше мікрона.

Піноцитоз – це захоплення ентероцитами краплинок рідини. Він відіграє значну роль у засвоєнні їжі. У риб у кишківнику не виявлено специфічних піноцитуючих ділянок, які є у вищих тварин. Очевидно, всі ентероцити здатні до інвагінації і захоплення рідкого вмісту

кишківника. Разом з рідиною захоплюються всі розчинені і емульговані у ній речовини. В ентероцитах виявлені незруйновані до кінця, мічені флюоресцентним барвником молекули білків. Піноцитуються також найдрібніші крапельки жирових речовин. Склад таких крапельок може бути досить складним і відображувати жировий склад їжі. Значна частина жиру засвоюється шляхом піноцитозу у вигляді емульсій взаєморозчинних ліпідів і ліпоїдів, три-, ди- і моногліцеридів, фосфоліпідів, стеринів і їх ефірів. При піноцитозі всі розчинні речовини – солі, цукри, амінокислоти, вітаміни – повинні засвоюватися у тому співвідношенні, в якому вони знаходяться у хімісі. Склад піноцитичних міхурців переднього відділу кишківника представлений в основному жировими речовинами, а в задніх відділах кишківника – в основному білками.

Швидкість всмоктування, як і швидкість інших видів засвоєння, може бути охарактеризована часом, протягом якого у кишківнику засвоюється половина речовини. Чим коротше цей час, тим краще засвоєння речовини.

У кишківнику засвоюються не тільки поживні, але і шкідливі для організму риб речовини, що містяться у їжі – солі свинцю, ртуті, кадмію, отрутохімікати, які використовуються у сільському господарстві, отруйні і поганопахучі речовини кормових інгредієнтів. При вирощуванні товарної риби слід мати на увазі, що всі ці речовини можуть акумулюватися у тканинах риб.

Засвоєння поживних речовин їжі має взагалі задовільні показники при низькій і середній інтенсивності живлення. За надлишкового живлення риб відбувається погіршення засвоєння сухої їжі. При невисокій інтенсивності живлення можуть добре засвоюватись навіть погано засвоювані речовини. За низьких раціонів

погано засвоювані речовини довго знаходяться у кишківнику і засвоюються більш повно.

За даними М.О.Щербини, білок більшості інгредієнтів штучних кормів засвоюється коропом при звичайних величинах раціонів на 70 – 90%, крохмаль на 16 – 83%. Середня засвоюваність крохмалю комбікормів приблизно рівна 50%.

Засвоюваність поживних речовин зерен, проковтнутих коропом ціляком, досить невисока – всього 15 – 30%. Зерна проса, пшениці та інших злаків виходять із кишківника коропа цілими, хоча дещо розм'якшеними і набрякшими. Однак короп рідко проковтує зерна цілими, як правило він їх добре перетирає глотковими зубами.

Запитання для самоперевірки

1. Вкажіть основні чинники, які визначають інтенсивність живлення риб.
2. Що таке добовий раціон риб?
3. Охарактеризуйте добові раціони різних екологічних груп риб.
4. Поняття насичуючої кількості їжі для риб.
5. Вплив температури води на швидкість перетравлювання їжі у риб.
6. Залежність тривалості перебування їжі в кишківнику від віку риб.
7. Функції шлунку риб у процесі перетравлювання їжі.
8. Вплив прийому їжі на функціональну діяльність шлунку риб, активну реакцію його вмістимого.
9. У чому полягає суть мацерації їжі?
10. Назвіть головні ферменти в шлунку риб.
11. Розкрийте значення соляної кислоти у процесах травлення риб.
12. Назвіть і охарактеризуйте фактори, які визначають ступінь розвитку кишківника риб.
13. Охарактеризуйте функції епітеліальних клітин (епітелоцитів, ентероцитів, каймових клітин) кишківника.
14. Опишіть будову ентероцитів.
15. Розкрийте суть порожнинного травлення у риб.
16. Розкрийте суть пристінкового (мембранного) травлення у риб.
17. Вкажіть співвідношення порожнинного і мембранного травлення у кишківнику риб.
18. Охарактеризуйте ферментативну активність шлункових ензимів.

19. Охарактеризуйте перетворення білкових сполук у травній системі риб.
20. Охарактеризуйте ферментативну активність кишкових протеаз та назвіть активатор, що переводить їх в активну форму.
21. Вкажіть активну реакцію середовища, за якої проявляється ферментативна активність кишкових протеаз.
22. Вкажіть значення у процесах травлення ферментів гідролаз, колагеназ, карбогідраз, амілази, хітинази, нуклеаз, ліпаз тощо.
23. Розкрийте значення у процесах травлення риб жовчі.
24. Вкажіть складові компоненти жовчі риб та охарактеризуйте їх активність.
25. Вкажіть, від чого залежить ефективність засвоєння спожитого рибою корму.
26. Назвіть основні шляхи засвоєння поживних речовин у травному тракті риб.
27. Опишіть механізм фагоцитозного поглинання поживних речовин кормів у кишківнику риб.
28. Опишіть механізм піноцитозного поглинання поживних речовин кормів у кишківнику риб.
29. Активне і пасивне всмоктування поживних речовин кормів у кишківнику риб.

ТЕМА 10. ОБМІН РЕЧОВИН ТА ЕНЕРГІЇ У РИБ

10.1. Обмін речовин у риб

10.2. Методи вивчення обміну речовин і енергії у риб

10.3. Енергетичні еквіваленти поживних речовин у риб

10.4. Дихальний коефіцієнт

10.5. Чинники, які впливають на інтенсивність енергетичних витрат

10.6. Баланс речовин при живленні риб

10.7. Показники ефективності живлення риб

10.8. Депонування речовин в організмі риб

10.9. Голодування риб

10.1. Обмін речовин у риб

Загальнобіологічна функція обміну речовин полягає у надходженні до організму із зовнішнього середовища різних поживних речовин, у їх засвоєнні, трансформації і у виділенні кінцевих продуктів розпаду.

У процесі перетворення речовин в організмі риб спостерігається багато різних хімічних, механічних, термічних і електричних явищ, а також постійне перетворення енергії. Отримана в ході перетворення спожитих речовин енергія використовується не лише на підтримання температури тіла, а й на забезпечення в організмі пластичного обміну, суть якого полягає у забезпеченні росту і розвитку організму.

Вивчення обміну білків, жирів, вуглеводів, вітамінів, води і мінеральних солей в основному зводиться до загального аналізу показників їх складу і кількості, які надходять до організму в процесі живлення, засвоюються клітинами і тканинами і виводяться з

організму як у нормі, так і за різних видів пристосувальної активності організму.

Поживні речовини, які всмоктались у шлунково-кишковому тракті риб, доставляються кров'ю до клітин, знову піддаються біохімічним перетворенням, наслідком яких є підтримання усіх процесів життєдіяльності організму. У результаті біохімічних перетворень поживних речовин утворюються нові речовини, одні з яких залишаються у тілі риб і є пластичними, на їх основі утворюються нові клітини і неклітинна речовина, а інші, тобто ті, які не можуть бути використані організмом (кінцеві продукти обміну речовин), виводяться з нього.

Обмін речовин складається з двох нерозривно пов'язаних, взаємообумовлюючих процесів – **асиміляції і дисиміляції**.

Процес синтезу складних органічних речовин із простих називають **асиміляцією**, а процес їхнього розпаду – **дисиміляцією**. Ці процеси в організмі відбуваються постійно. На різних етапах розвитку організму один з цих процесів може переважати над іншим. У ранньому віці переважають процеси асиміляції, під час старіння – дисиміляції.

Зовнішньо процеси асиміляції виражаються у прирості живої маси тіла (ріст), внутрішньо – у розвитку організму, накопиченні енергетичних запасів.

На відміну від наземних хребетних тварин, асиміляційні процеси у риб відбуваються протягом всього онтогенезу, тобто для риб характерним є безкінченний ріст.

Риба асимілює, тобто поглинає, засвоює їжу, воду, іони розчинних речовин. Асиміляція відбувається **активно** в результаті

живлення, життя, дихання, активного сорбування і **пасивно** – у результаті проникнення розчинених у воді речовин через пори тіла.

Завдяки асиміляції організм риб засвоює поживні речовини, будує з них клітинні структури і забезпечує свій ріст, розвиток, оновлення та накопичення запасів для подальшого використання їх як джерела енергії.

Дисиміляція речовини у риб також відбувається як у результаті **активних процесів** – екскреції продуктів обміну, надлишкових солей, води, так і **пасивно**, – у результаті виділення слизу, епітеліальних клітин, дифузії молекул і іонів через покриви.

Покрив риб, особливо епітелій зябр і ротової порожнини, у більшій або меншій мірі сприяє дисиміляції низькомолекулярних сполук. Із тіла риби у воду постійно дифундуються молекули води, вуглекислоти, іони електролітів. Активно із тіла речовини виводяться у складі виділень секреторних клітин зябр, випорожнень кишківника, у вигляді сечі. У формуванні сечі також мають місце дифузійні процеси, які здійснюються крізь епітеліальні бар'єри, що знаходяться в глибині тіла, у нирках. З сечею виділяється вода, катіони мінеральних речовин, аніони мінеральних і органічних сполук, продукти катаболізму азотистих сполук, сторонні речовини, що надійшли до організму, так звані, ксенобіотики. Ряд відпрацьованих речовин і ксенобіотиків виводяться із внутрішнього середовища організму з жовчю у просвіт кишківника, а потім викидаються за зовнішні межі організму в складі фекалій.

Деяка кількість речовини втрачається у вигляді секрету шкіряних і кишкових слизових залоз, а також при злущуванні відмираючих клітин епітелію. Значна кількість речовини виводиться рибами із

організму у вигляді статевих продуктів – ікри, молоко, а у живородячих видів – у вигляді нащадків.

У результаті асиміляції і дисиміляції відбувається оновлення складу тіла, здійснюється обмін речовин між організмом і середовищем. При різних співвідношеннях асиміляції і дисиміляції відбувається ріст або виснаження, а у деяких випадках спостерігається збереження постійної кількості речовин в організмі. Однак у разі квазістаціонарного стану живий організм здійснює асиміляцію, просто інтенсивність цих протилежно спрямованих процесів урівноважена.

Хімічні перетворення речовин, що відбуваються у самому організмі, називають **метаболізмом**. Метаболізм є результатом двох протилежно спрямованих процесів: **катаболізму (розпаду і деградації) та анаболізму (синтезу і створення)**.

Анаболізм являє собою сукупність хімічних процесів в організмі риб, спрямованих на утворення складних елементів клітин і тканин. Анаболізм є одним із важливих циклів обміну речовин, що тісно пов'язаний з протилежним процесом – **катаболізмом**, який являє собою сукупність реакцій обміну речовин, що полягають у розпаді складних органічних речовин у живих організмах. Кінцеві продукти катаболізму, як правило, виводяться із організму, тобто дисимілюють. Катаболізм органічних речовин, як правило, супроводжується їх окисненням з використанням енергії на потреби організму. Асимілюючі речовини можуть бути матеріалом як для анаболічних, так і для катаболічних процесів, а можуть виводитись із організму як непотрібні. І асиміляція, і дисиміляція є обов'язковою умовною життя.

Особливо важливе значення для організму мають **катаболічні** процеси, у **результаті яких вивільнюється енергія**, необхідна для

життєдіяльності. **Енергія виробляється в спеціальних клітинних структурах – мітохондріях** – у результаті ферментативних екзотермічних реакцій. Енергія цих реакцій використовується на синтез нуклеїнових кислот, білків, жирних кислот, глікогену, на перетворення одних органічних речовин в інші, більш багаті потенційною енергією. Крім того, енергія необхідна для здійснення фізичних процесів. Наприклад, приблизно третина енергії, яка витрачається організмом у стані спокою, використовується на підтримання необхідної різниці іонного складу між клітинами і міжклітинною рідиною. Енергія також необхідна для механічного руху протоплазми і вакуолей у клітинах, переміщення клітин, скорочення м'язових волокон, передачі нервових імпульсів і т.д.

Інтенсивність енергетичного катаболізму тим вище, чим інтенсивніше відбувається специфічна діяльність організму – рух, синтез, секреція, тощо. Нагодована риба витрачає більше речовини, ніж голодна, а плаваюча – більше, ніж нерухома.

Основним джерелом енергії в організмі риб є окиснення білків, жирів і вуглеводів. Біологічне окиснення відрізняється від горіння тим, що воно відбувається повільніше, а також тим, що значна частина виділеної енергії не перетворюється в тепло, а накопичується у вигляді макроергічних (багатих енергією) хімічних зв'язків сполук – АТФ (аденозинтрифосфату) – універсального джерела енергії для всіх ендотермічних (що вимагають витрат енергії) процесів, які відбуваються в організмі. Приблизно половина енергії біологічного окиснення жирів, білків і вуглеводів використовується для синтезу АТФ. Використання енергії АТФ має деякий коефіцієнт корисної дії. Тому загальний коефіцієнт використання енергії, що витрачається як «пальне» органічних речовин при біосинтетичних процесах,

коливається між 30 і 40%, а при м'язовому русі не перевищує 25%. Останні 60 – 75% енергії біологічного окиснення розсіюються у вигляді тепла. Теплопровідність води дуже велика, тому більшість риб має практично ту ж температуру тіла, що і оточуюча вода. Виключення складають крупні енергійні риби-тунці і деякі акули. Температура у м'язах тунця на декілька градусів вище, ніж температура навколишнього середовища. Крім того, ці риби крупніші, і тому їх питома поверхня стикання з водою мала, вони мають ще спеціальний теплообмінний апарат у складі кровоносної системи. Їх протитічна система кровоносних судин відводить тепло в глибину тіла. Теплопродукція риб пропорційна енергетичному катаболізму, і зокрема, диханню. Вимірювання теплопродукції риб можливо при використанні точних термометрів і теплоізоляції дослідного акваріуму. Риби можуть виділяти до 100 ккал/кг тіла тепла за добу, тобто риба могла б протягом доби нагріти своє тіло до температури кипіння.

10.2. Методи вивчення обміну речовин і енергії у риб

Для вивчення обміну речовин і енергії у риб застосовують наступні методи:

- 1) визначення приросту маси, довжини, інтенсивності синтезу білків, накопичення жирів;
- 2) визначення інтенсивності дихання, активності виділення речовин;
- 3) калориметрії.

Потреби у поживних речовинах, які використовуються для росту і розвитку риб, забезпечуються за рахунок їжі рослинного і тваринного походження. Компоненти їжі, як правило, є полімерами і для їх

засвоєння потребують розщеплення до мономерів, у вигляді яких вони тільки і можуть потрапляти до внутрішнього середовища організму.

Інтегральним показником дихання вважається кількість спожитого кисню або виділеного вуглекислого газу за одиницю часу.

Клітинне дихання вивчається переважно біохімічними методами, якими досліджуються тканинні окиснювальні процеси.

З обміном речовин тісно пов'язані процеси живлення і дихання. Вивчення цих процесів здійснюється за допомогою методів прямої і непрямой калориметрії.

Пряма **калориметрія** полягає у безпосередньому визначенні за допомогою спеціальних калориметричних камер кількості тепла в джоулях, виділеного із організму за одиницю часу у нормі та за впливу різних чинників.

Метод **непрямой** калориметрії полягає у визначенні кількості поглинутого кисню і виділеного вуглекислого газу.

Одним з найсучасніших методів вивчення процесів обміну речовин в організмі різних видів тварин є метод радіоактивних ізотопів. Застосування цього методу дозволяє вивчати перебіг метаболічних процесів не лише в організмі риб, а й у різних їх органах та тканинах, у тому числі і в крові. Використання радіовуглецевих методів для вирішення багатьох завдань екологічної фізіології риб дозволило встановити глибокі механізми і шляхи метаболічних перетворень білків, жирів, вуглеводів та інших органічних і мінеральних сполук в організмі риб (Jochachka, 1969; Kayama, Liyima, 1976).

Включення радіоактивних ізотопів, які приймають участь в метаболічних реакціях синтезу органічних сполук, в білки, ліпіди,

вуглеводи та інші речовини є одним з критеріїв, які адекватно відображають біосинтетичну спрямованість та інтенсивність метаболічних процесів як у нормі, так і за впливу різних чинників водного середовища. (Fletcher, Sanadi, 1961; Huemer, Bickert, Lee, Reeves, 1971; Хиллман, 1976).

Швидкість включення радіоактивної мітки є мірою інтенсивності обміну і активності відповідних ензиматичних систем, які каталізують як процеси біосинтезу, так і розпаду, і є одним із критеріїв здатності організму до руйнації сполук або побудови тих чи інших органічних сполук або клітинних структур (Липкан, 1968). На думку автора зменшення інтенсивності включення мітки в органічні сполуки можна розглядати як наслідок збільшення або зменшення активності відповідних ферментативних систем, які каталізують перш за все біосинтетичні процеси в органах і тканинах. При цьому підвищення інтенсивності включення мічених сполук у білки, яке свідчить про активність процесів їх біосинтезу, може не супроводжуватись одночасним зростанням маси тканинного білка. Зазвичай це відбувається у тих випадках, коли разом з інтенсифікацією процесів біосинтезу у певній мірі підвищується швидкість розпаду білкових структур. У таких випадках говорять про процес «оновлення» відповідних білкових сполук. Зниження ж інтенсивності включення радіоактивної мітки в білок свідчить про переважання процесів розпаду білкових структур над їх біосинтезом.

Це у повній мірі відноситься і до вивчення за допомогою радіоактивних ізотопів характеру ліпідного обміну речовин як у наземних, так і у водних тварин (Kayama, Tsuchiya, 1968; Jluythmans, Zandce, 1974).

Як правило, в експериментальних дослідженнях з метою вивчення обміну речовин, як у цілісному організмі, так і в органах та тканинах, в якості мітки застосовують радіоактивний бікарбонат ($\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$) або ацетат ($\text{CH}_3^{14}\text{COONa}$) натрію. Ці радіоактивні ізотопи є попередниками органічних речовин, які утворюються у результаті перебігу метаболічних процесів. Так, у процесі розпаду білків, жирів і вуглеводів утворюється ацетат – у вигляді ацетил-КоА, який є одним з основних продуктів метаболізму. Крім того, сам ацетат у результаті відповідних складних біохімічних перетворень може використовуватись у біосинтезі білків, жирів, вуглеводів. Метаболічно активний ацетат, який є безпосереднім попередником ліпідів, досить швидко включається в біосинтез жирних кислот. Більш складний шлях перетворень долає ацетат, перш ніж буде включений до складу білкових молекул. Відомо, що ацетат включається в амінокислоти в основному через цикл трикарбонових кислот з утворенням кетокислот і наступним їх переамінуванням (Ленинджер, 1974).

10.3. Енергетичні еквіваленти поживних речовин у риб

Жири, білки і вуглеводи, які надходять до організму риб з їжею, а також ті, що входять до складу організму, перш, ніж стати субстратами біологічного окиснення, розщеплюються специфічними ферментами до обмеженої кількості відносно простих речовин. Головним «паливом» організму є оцтова (у формі ацетилкоензиму А), α -кетоглутарова та щавелевооцтова кислоти. Дяка кількість енергії (до 1/3) губиться (табл.10.1).

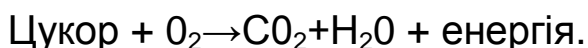
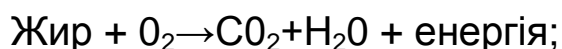
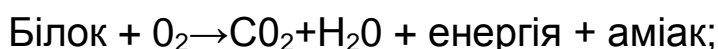
Хоча все різноманіття поживних речовин у загальному метаболічному «котлі» організму зводиться до ланцюгів хімічних перетворень для декількох легко окиснювальних субстратів, сумарні

Таблиця 10.1

Перетворення органічних речовин у процесі енергетичного катаболізму

Речовини	Біохімічні процеси	Кінцеві продукти
Харчові запасні речовини: білки, жири, вуглеводи	Травлення і клітинний гідроліз: білки до амінокислот, жири до жирних кислот, полісахариди до глюкози	Перетворення амінокислот, жирних кислот і глюкози в ацетат, α -кетоглутарат і оксалоацетат; окиснення α -кетоглутарату, ацетату оксалоацетату до H_2O CO_2
Енергетичне вираження процесів	Втрати 1/1000 – 1/100 потенційної енергії	Втрата до 1/3 потенційної енергії. Звільнення решти 2/3 енергії речовин

екзотермічні реакції окиснення жирів, білків і вуглеводів (цукрів) залишаються в силі:



Енергетична («паливна») цінність цих речовин неоднакова.

Виходячи із сумарних формул, співвідношення елементів у молекулах: білки – $(C_6H_{12}O_2N_2)_n$, жири – $(C_6H_{10}O)_n$; цукри – $(C_6H_{12}O_6)_n$, на кожний здатний до окиснення атом (вуглець і водень) у білках вже приблизно припадає 1/10 атома кисню, у жирах – 1/16, у цукрах – 1/3 атома кисню. Крім вуглекислоти і води, при окисненні білка в організмі

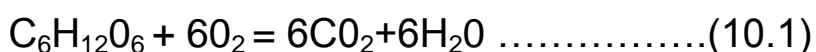
риби як кінцевий продукт утворюється аміак – речовина, що здатна до подальшого окиснення. Загальна біологічна калорійність цукру і білка при аеробному окисненні виявляється значно нижче, ніж калорійність жиру: цукор – 4,1 ккал/г, білок – 5,2, жир – 9,4 ккал/г. При анаеробному катаболізмі вуглеводів до молочної кислоти в умовах кисневого дефіциту виробляється приблизно в 20 разів менше енергії, ніж при аеробному – 0,19 ккал на 1 г глюкози.

Катаболічні витрати можуть бути визначені у вагових одиницях білків, жирів і вуглеводів, а також у калорійному вираженні цих витрат – як правило, в ккал/(кг за добу).

Інтенсивність катаболізму органічних речовин, так звана величина енергетичного обміну, визначається кількістю спожитого рибою кисню. Енергетичний еквівалент спожитого кисню за нормального атмосферного тиску (5 кал/мл O₂) у середньому для різних субстратів окиснення становить 3,5 кал/мг.

10.4. Дихальний коефіцієнт

Для встановлення класу речовин, які в основному слугують джерелом субстратів окиснення при диханні, проводять досить складні дослідження, оскільки такими джерелами можуть бути 3 класи речовин – білки, жири і вуглеводи. При повному окисненні вуглеводів на кожну витрачену молекулу кисню припадає виділення однієї молекули вуглекислоти (10.1).



Молярні відношення виділеної вуглекислоти і спожитого кисню виражаються у вигляді так званого дихального коефіцієнту (ДК) (10.2):

$$\text{ДК} = \text{CO}_2 / \text{O}_2 \dots \dots \dots (10.2)$$

Дихальний коефіцієнт при окисненні цукрів повинен дорівнювати 1; при окисненні білків – 0,8; при окисненні жирів – 0,7.

Кількість окисненого білка визначається по виділенню азоту. У розрахунках, як правило, приймається, що білка окиснюється в 6,25 раза більше, ніж виділяється метаболічного азоту. Виходячи з балансових формул, при окисненні білка повинно виділятися приблизно в 4 рази менше аміаку, ніж споживається кисню. Для оцінки частки білка у загальному енергетичному катаболізмі використовують так званий аміачний коефіцієнт (АК) (10.3):

$$\text{АК} = \text{NH}_3 / \text{O}_2 \dots \dots \dots (10.3)$$

При окисненні білка аміачний коефіцієнт повинен бути близьким до 0,25. Оскільки субстратами для дихання можуть бути не тільки азотисті сполуки, то аміачний коефіцієнт при життєдіяльності риб, як правило, буває менше 0,25, як правило, у межах 0,05 – 0,10.

10.5. Чинники, які впливають на інтенсивність енергетичних витрат

Величина енергетичних витрат риб залежить від низки причин внутрішнього характеру і від багатьох чинників зовнішнього середовища. Швидкість обміну речовин залежить від розмірів тіла,

рухливості, ступеню нервового збудження, нагодованості риб. На інтенсивність обміну речовин значний вплив має температура, концентрація кисню, солоність води, сезон року, освітленість і динаміка змін світлового дня.

Вплив різних чинників на загальні витрати енергії встановлюється на фоні величини так званого стандартного обміну, тобто за відсутності живлення, руху і нервового збудження. Забезпечити умови повної нерухомості при визначенні обміну речовин у риб вдається далеко не завжди. Як правило, отримати дані щодо витрат енергії у риби вдається лише при деякому рівні її рухової активності. Виміряна таким чином величина називається **загальним**, або **рутинним обміном**. Рутинний обмін риб вище стандартного в 1,2 – 1,5 рази.

Витрати енергії і речовин в ембріональний період розвитку риб також не можуть бути класифіковані як стандартний або основний обмін, оскільки у цей час ембріон постійно й інтенсивно живиться за рахунок запасів жовтка, що входить до складу яйця. У крупних яйцях лососевих і осетрових риб до викльову витрачається декілька процентів початкової маси речовин. У дрібних яйцях оселедців, коропових, окуневих ці витрати більш помітні і досягають 25% сухої маси. Від запліднення до переходу на зовнішнє живлення витрачається приблизно половина речовин яєць, а решта перетворюється у сполуки тіла ембріона.

Інтенсивність обмінних процесів залежить від величини організму. Найбільш висока швидкість енерговитрат, споживання кисню, витрат органічних і мінеральних речовин спостерігається у риб на ранніх етапах розвитку. Величина рутинного обміну личинок коропа досягає 80 ккал/кг за добу, що еквівалентно 17% усіх речовин, що

входить до складу тіла. Очевидно, що личинки не можуть довго залишатися без їжі. Максимальна величина рутинного обміну у райдужної форелі спостерігається при масі тіла біля 1 г. При більших і менших розмірах тіла рівень обміну речовин у форелі знижується. Слід зауважити, що такий максимум виявлено у багатьох тварин – земноводних, ссавців. У людини максимальна інтенсивність енерговитрат спостерігається при масі тіла близько 10 кг. При масі тіла риб більше 1 г величина рутинного обміну монотонно знижується. Цю залежність Г.Г.Вінберг запропонував виражати у вигляді степеневої функції маси тіла. Для більшості звичайних риб помірною кліматичного поясу (коропових, окуневих, лососевих, осетрових) ця залежність при 20°C може бути виражена формулою (10.4):

$$Q=34W^{-0,2} \quad (10.4)$$

де, Q – величина рутинного обміну, ккал/(кг за добу);
W – маса тіла риби, г.

Із цієї формули витікає, що при 20°C риби з масою тіла 1 г при звичайній активності за відсутності живлення витрачають протягом доби 34000 калорій енергії на 1 кг маси. Інтенсивність обміну речовин риб, які населяють інші кліматичні зони, знаходяться в інших температурних умовах, може мати подібну величину в результаті адаптаційних процесів на біохімічному рівні. Однак загальна тенденція така, що в звичайних умовах мешкання тепловодні риби витрачають більше енергії, ніж холодноводні.

Для кожного виду риб є своя температурна зона мешкання. Короп живе при температурі від 0 до 36°C, форель від 0 до 27°C. З підвищенням температури до деякої межі енерговитрати зростають.

Температурна залежність енерговитрат для цьогорічок коропа виражається наступним рядом чисел (табл.10.2). За одиницю прийнято обмін за 20°C.

Таблиця 10.2

Температурна залежність енерговитрат для цьогорічок коропа

Температура,°С	Величина енерговитрат, ккал / (кг за год.)
0	0,17
5	0,27
10	0,42
15	0,67
20	1,00
25	1,26
30	1,42

Температура води є потужним чинником, який впливає на інтенсивність живлення риб. Риби – водяні тварини, температура тіла переважної їх більшості відповідає температурі навколишнього середовища. Залежність інтенсивності енерговитрат від температури води має вигляд S-подібної кривої. Для різних видів риб ці криві різні в залежності від теплолюбивості. Одні види риб населяють приполярні водойми і навіть 10°C для них досить висока температура. При цьому їхні обмінні процеси зазнають пригнічення. Інші риби живуть у тропіках, де звичайною температурою є 25 – 35°C. Температурне пригнічення обміну речовин тропічних риб знаходиться в області вище 40°C. Головні об'єкти нашого рибництва – короп і райдужна форель – мають різні точки температурного пригнічення. Форель – об'єкт холодноводного рибного господарства. При температурі вище 20°C

вона починає погано себе почувати і інтенсивність обміну речовин та енергії у неї знижуються. Обмінні процеси коропа продовжують наростати до 30°C.

Активне плавання риб також викликає збільшення витрат речовин і енергії на обмінні процеси. Вплив швидкості плавання на витрати енергії виражається квадратичною залежністю. Приблизну енергетичну вартість у ккал/(кг за год.) плавання риб можна виразити формулою (10.5):

$$Q=10V^2/L^2 \quad (10.5)$$

де, V – швидкість плавання, см/с;
 L – довжина риби, см.

У спокійному стані риби витрачають енергії 0,2 – 1 ккал / (кг за год.), а при крейсерській (стайєрській) швидкості плавання витрати енергії зростають до 2 – 7 ккал/(кг за год.). При кидках розрахункові витрати енергії зростають у ряді випадків в десятки разів і можуть досягати величин, еквівалентних 250 ккал/(кг за год.). Звісно, що такі витрати енергії можуть відбуватись лише протягом декількох секунд.

Сумарне вираження приросту витрат речовин (посилення розпаду тканинних речовин і метаболізування частини речовини харчового походження) у період засвоєння їжі називається **специфічною дією їжі** (СДІ). Ця дія зовні виражається у посиленні споживання кисню і у збільшенні виділення продуктів обміну. Споживання кисню, виділення вуглекислоти і аміаку починають зростати майже зразу після прийому їжі і через декілька годин досягають максимуму, а потім поступово знову знижуються до рівня рутинного обміну. Максимальна інтенсивність дихання після прийому їжі може в декілька разів перевищувати звичайний рівень. Якщо риба

живиться постійно і постійно відбувається засвоєння поживних речовин, то рівень її обміну підвищений порівняно з «голодним рівнем». Г.Г.Вінберг запропонував при розрахунках балансу речовини і енергії у риб у природних водоймах вважати, що середня інтенсивність витрат речовин і енергії за звичайної інтенсивності живлення вдвічі перевищує інтенсивність обмінних процесів, виміряних в лабораторії за дотримання низки умов, стандартизуючих виміри, – порожній шлунок, спокійна поведінка, мінімальна наявність зовнішніх подразників. У реальних умовах специфічне динамічне живлення залежно від його інтенсивності може мати різну силу впливу на обмін речовин. **Живлення збільшує інтенсивність катаболічних реакцій організму риби.** Середньодобова інтенсивність споживання кисню і виділення продуктів обміну зростає пропорційно величині добового раціону. Це збільшення інтенсивності витрат речовин і енергії у результаті обмінних процесів становить 15 – 20% загальної енергії добового раціону, або до 1/3 енергії засвоєної частини раціону.

Досліди з використанням радіоактивного вуглецю показали, що швидкість обміну накопичених у тілі риб речовин зростає у результаті СДІ досить слабо – не більше ніж в 1,2 раза. Основна частина приросту виділення продуктів метаболізму залежить від їжі, яка знаходиться в даний момент у кишківнику, а їх енергія витрачається на перетворення речовин їжі у сполуки тіла.

Склад речовин, які витрачаються, залежить від хімічного складу тіла риб. У риб високої вгодованості за відсутності зовнішнього живлення енергетичні витрати на 60 – 70% покриваються за рахунок жиру і на 30 – 40% – за рахунок білків. По мірі виснаження запасів жиру, наприклад, в період зимівлі або примусового голодування, збільшуються витрати білків і зменшуються витрати жиру. На

походження субстратів біологічного окиснення за живлення великий вплив, очевидно, має склад їжі. Однак, особливостями риб порівняно з іншими тваринами є вимоги високого вмісту білка у засвоюваній частині їжі і особлива важливість амінокислот як субстрату окиснення. Якщо птахів і жуйних тварин можна годувати їжею, що містить 12% білка, то форелі і коропу необхідні корми, у засвоюваній частині яких міститься не менше 30 – 40% білка.

Вуглеводи складають не більше 1% маси тіла риб. У відповідності з цим і невелике середнє значення їх частки у покритті енергетичних витрат основного обміну. Однак роль вуглеводів у виробництві енергії може інколи суттєво зростати. Якщо риба нагодована їжею, багатою добре засвоюваними вуглеводами, то в період їх засвоєння буде відбуватись навантаження внутрішнього середовища цукрами і частка їх у енергетичному катаболізмі підвищиться. Вуглеводи, а саме глюкоза, можуть бути проміжним продуктом при виробництві енергії із інших хімічних сполук – різних амінокислот і жирних кислот. Синтез глюкози з інших речовин (глюконеогенез) відбувається в організмі риб постійно. Особливо цінною властивістю глюкози є її добра розчинність у різних речовинах. Вона добре розноситься кров'ю по всьому організму, легко проникає через клітинні мембрани і швидко надходить до місць використання. В організмі риб глюкоза досить легко перетворюється в глікоген, хоча у риб зв'язування глюкози йде значно повільніше, ніж у ссавців. Глікоген запасується не тільки у спеціалізованому депо – печінці, але і прямо у тих тканинах, де безпосередньо використовується глюкоза, – у м'язах, нирках, ооцитах, мозку. Глікоген легко піддається ферментативному гідролізу, швидко забезпечуючи клітини великою кількістю однакових молекул глюкози, які легко мобілізуються і використовуються до того,

як розпочнеться більш інертний процес мобілізації жирових речовин. Існує навіть такий образний вираз – «жири згоряють у полум'ї вуглеводів».

Короткі несподівані сплески м'язової активності риб здійснюються за рахунок глюкози, яка здатна давати енергію за рахунок анаеробного (безкисневого) розпаду до молочної кислоти, хоча при цьому витрачається у 20 разів більше речовин, ніж при її окисненні. Роль глюкози особливо велика при роботі тулубної мускулатури риб, а також в умовах тимчасового дефіциту кисню.

Роль вуглеводів на різних етапах ембріогенезу можна продемонструвати величиною дихального коефіцієнту. Наприклад, протягом шести діб розвитку ікри фундулюса спостерігаються наступні величини дихального коефіцієнту: 0,90; 0,78; 0,77; 0,76; 0,72; 0,72. Вважають, що тільки протягом першої доби розвитку вуглеводи відіграють значну роль у катаболічних процесах. Пізніше основне значення мають жири. В ході ембріонального розвитку лососевих дихальний коефіцієнт близький до 0,8, тобто роль вуглеводів у забезпеченні енергетичних витрат невелика, але за тимчасового дефіциту кисню і за енергійних рухів ембріону перед викльовом роль вуглеводів може підвищитися.

10.6. Баланс речовин при живленні риб

У результаті поступового надходження і витрат речовин вміст їх в організмі змінюється. Це явище називається **балансом**. Баланс може бути позитивним, коли надходження речовин більше витрат, або

негативним, коли витрати більше надходження. Можливий випадок, коли надходження і витрати однакові і кількість речовини в організмі не змінюється, тобто виникає рівновага. У житті риб це трапляється рідко, оскільки більшості риб непритаманна, на відміну від наземних тварин, деяка дефінітивна (кінцева) маса. Риби, як правило, ростуть усе життя.

При проведенні експериментів з різною інтенсивністю годівлі риб завжди отримують характерний результат. За низької інтенсивності живлення риба худне, за високої – росте, причому приріст ніколи не буває пов'язаним з інтенсивністю годівлі прямолінійною залежністю. Це відбувається тому, що з ростом інтенсивність годівлі помітно погіршується поїдання і засвоєння їжі. По мірі посилення живлення в деякій мірі прискорюється процес катаболічного розпаду тканин тіла. Однак у загальному балансі речовин ця стаття витрат займає дуже скромне місце, досягаючи у відносному вираженні $1/5$ величини рутинного обміну, якщо живлення має дуже високу інтенсивність.

При живленні значно підвищуються витрати енергії і збільшується кількість метаболітів за рахунок окиснення частини засвоєної їжі. Приблизно 30% енергії і речовин засвоєної їжі губиться організмом у процесі їх засвоєння, тобто в той час, коли їжа всмоктується у травному тракті і поживні речовини здійснюють «навантаження» крові, лімфи і міжтканинної рідини. В період всмоктування у внутрішньому середовищі організму підвищується вміст глюкози («цукрове навантаження»), амінокислот, жирних речовин, що викликає і зростання швидкості обміну речовин, і використання частки харчових речовин на їх власну перебудову у відповідності з вимогами організму – низькомолекулярні розчинні речовини знову перетворюються у біополімери й інші менш рухливі

сполуки. Глюкоза відкладається у вигляді глікогену, амінокислоти у вигляді білків, жирні кислоти стають складовою частиною жирних речовин – гліцеринів, фосфоліпідів, ефірів холестерину. У процесі засвоєння відбувається велика кількість хімічних перетворень, вивчення яких входить у компетенцію біохімії. Одні амінокислоти перетворюються в інші, самі амінокислоти дезамінуються і переамінуються, довжина вуглецевих ланцюгів жирних кислот збільшується і зменшується, відбуваються їх сатурація і десатурація, із цукрів і жирних кислот синтезуються амінокислоти й інші складні сполуки. На все це витрачається енергія і частина засвоєних речовин їжі.

Приріст кількості речовин у тілі риб відбувається у результаті перевищення надходження речовин над їх витратами (10.6):

$$\Delta w = R_y - Q, \quad (10.6)$$

де, Δw – приріст;
 R_y – засвоєний раціон;
 Q – витрати речовин.

Витрати речовин складаються із рутинних або звичайних витрат і специфічної динамічної дії живлення (10.7):

$$Q = Q_0 + \text{ССД} \quad (10.7)$$

де, Q_0 – звичайні витрати речовин і енергії у риби за відсутності їжі в кишківнику;
 ССД – витрати речовин і енергії, обумовлені живленням.

Оскільки СДД складає близько 0,3 від енергії і речовин засвоєного раціону, то (10.8):

$$\begin{aligned} \Delta w &= R_y - Q_0 - 0,3 R_y, \text{ або} \\ \Delta w &= 0,7R_y - Q \end{aligned} \quad (10.8)$$

10.7. Показники ефективності живлення риб

Ефективність використання з'їденої їжі на ріст і розвиток організму риб оцінюється за допомогою декількох показників. У рибництві прийнятий так званий кормовий коефіцієнт (КК), який являє собою відношення маси з'їденої їжі до маси приросту риби (10.9):

$$KK = R/\Delta w \quad (10.89)$$

де, R – раціон риб,
 Δw – приріст.

Цей показник незручний для фізіологічної оцінки ефективності живлення перш за все тому, що порівнянню можуть піддаватися речовини різної вологості і калорійності. У найбільш вдалих експериментах КК може досягати 0,5, тобто приріст тіла риби може перевищувати масу з'їденої їжі вдвічі. Цей парадокс пояснюється дуже просто. Корм, що поїдається рибою, сухий, тобто містить 10% води, а тіло риби містить приблизно 80% води. При порівнянні сухої речовини корму і тіла риб КК приймає значення 4, тобто на приріст використовується всього 25% сухої речовини корму. При цьому слід підкреслити, що кормовий коефіцієнт менше 1 буває досить рідко. Як правило, сухі корми забезпечують кормовий коефіцієнт 1,5 – 3 і лише 5 – 10% їх сухої речовини використовується на приріст тіла риби. Кормові коефіцієнти природних кормів коливаються від 10 для тваринних харчових організмів (риба, личинка комах, ракоподібні) до 200 – 300 при живленні жорсткою рослинністю.

У фізіологічних розрахунках прийняті введені В.С.Івлєвим коефіцієнти використання їжі на ріст, які являють собою відношення

калорійності їжі і приросту. Коефіцієнт використання їжі першого порядку (K_1) являє собою відношення калорійності приросту до калорійності з'їденої їжі. Коефіцієнт другого порядку (K_2) – це відношення калорійності приросту до калорійності засвоєної їжі. Відношення цих коефіцієнтів між собою відображає засвоєння органічної частини їжі (10.10):

$$K_1 = \Delta w / R; K_2 = \Delta w / R_y; K_2 / K_1 = R_y / R = K_y. \quad (10.10)$$

Якщо коефіцієнти першого порядку дуже сильно відрізняються у риб, що живляться різними за засвоюваністю кормами (риба, безхребетні, водорості, детрит), то коефіцієнти другого порядку ближчі по величині і знаходяться як правило у всіх риб у межах 3 – 10%, рідко сягаючи 30 – 40%.

Виключно високі показники використання речовин на ріст спостерігаються при використанні жовтка ембріоном і личинкою риб. Більша частина досліджень показує, що ефективність використання жовтка на ріст досягає 60 – 70%. Жовток яйця є, як і молоко, за виразом академіка І.П.Павлова, «їжею, виготовленою самою природою». Його склад пристосований до потреб організму і відлагоджений у результаті тривалої еволюції спеціально для ембріонально-личинкових стадій розвитку риб. Можна допустити, що штучні корми для личинок риб повинні за складом бути схожими на жовток ікри.

10.8. Депонування речовин в організмі риб

Ікра риб, яка розважається, являє собою ембріон, заточений в оболонку разом з величезним запасом поживних речовин у вигляді жовтка. У жовтковому мішку міститься повноцінний білок ововітелін, багатий фосфором білок – фосфіт і багато інших білків. Склад жиру ікри також різний за своїми характеристиками – половина його представлена ацетилгліцеридами, третина – фосфоліпідами, що містять, крім жирних кислот, ще і легкозасвоювану форму фосфору. Залишкова частина жиру представлена майже повністю холестерином і його ефірами. Ікринка містить приблизно в 1000 разів більше ДНК, ніж диплоїдне ядро. Це означає, що у жовтку містяться напівфабрикати для синтезу ядер клітин ембріона, які мають утворитися. В ікринці міститься також значний запас глікогену. В ікрі деяких риб є напівфабрикати гема функціональної частини гемоглобіну, значна кількість каротиноїдних пігментів для створення захисного забарвлення личинки після викльову. У ній міститься також запас вітамінів і мінеральних елементів. Організм самиці віддає ікрі поживні речовини інколи собі у збиток.

Місця накопичення запасних поживних речовин в організмі дорослих особин риб різні. У тріскових і макрурусів увесь запас жиру зосереджений, наприклад, у печінці. М'ясо цих риб пісне і містить приблизно 1% жирних речовин. Багато промислових видів риб і об'єктів рибництва накопичують жир у черевній порожнині (коропів, окуневів, осетровів, лососевів). Більша частина риб накопичує резервний жир у мускулатурі, під шкірою, в місцях основ плавців і навколо кісток. Загальний вміст жиру в тілі риб може досягти 30%. Це

особливо характерно для видів, що здійснюють тривалі анадромні міграції, – сьомга, білорибця, осетрові.

Висока жирність риб може бути не тільки показником підготовки до голодування або продукування великої кількості статевих продуктів, але й результатом багатого незбалансованого живлення. Таке явище широко відомо у рибництві за використання кормів, бідних білком. Очевидно, високий вміст жиру в клітинах тіла риб може сприяти збільшенню його частки в енергетичних витратах організму, і тим самим, сприяє кращому пристосуванню риби до неповноцінних кормів.

Вуглеводи у риб накопичуються у вигляді внутрішньоклітинних включень глікогену в печінці і м'язах. У печінці коропа, наприклад, вміст глікогену перед зимівлею може досягати 15% її сирої маси, хоча сама печінка у цієї риби невелика, як правило, не більше 4% маси тіла. Тому запас глікогену печінки може досягти 0,6% маси тіла риб – це приблизно стільки ж, скільки у всій мускулатурі.

Печінка риб також є місцем депонування ряду вітамінів – перш за все жиророзчинних А, Д, Е. Печінка тріски і акул здавна вважались джерелом отримання риб'ячого жиру. В печінці більше, ніж в інших тканинах, таких вітамінів, як В₂, В₆, С, пантотенової кислоти, нікотинаміду. У деяких риб, зокрема бичків, терпугів, пінагорів у печінці накопичуються каротиноїдні пігменти, які при підготовці до нересту використовуються для створення шлюбного забарвлення шкіри, а також переходять в ікру. У лососевих риб каротиноїдні пігменти накопичуються у м'язах, звідки вони мобілізуються в шкіру і ікру. В печінці риб депонуються такі мікроелементи, як залізо, марганець, мідь, цинк тощо. Там також накопичуються і шкідливі для організму важкі метали.

10.9. Голодування риб

При недостатньому живленні або його відсутності баланс речовини негативний і відбувається виснаження організму риб. Багато риб добре пристосувались до голодування. Особливо це стосується крупних риб, що ведуть малорухомий спосіб життя. Молодь, а особливо личинки за голодування гинуть значно швидше, ніж дорослі особини (табл. 10.3).

Таблиця 10.3

Час виживання риб за їх голодування

Вид і стадія розвитку риб	Час виживання за повного голодування, діб
Вугор	1585
Протоптерус	1260
Амія	600
Тріска	195
Молодь коропа	180
Оселедець	129
Личинки тріски	5
Личинки наваги	6
Личинки сайки	8

При виснаженні риб відбуваються специфічні зміни в їх організмі. Змінюються, зокрема, пропорції тіла, що виражається перш за все в зменшенні запропонованого Фультоном коефіцієнту вгодованості.

Коефіцієнт вгодованості коропа в нормі коливається від 2,5 до 3,5. При значному виснаженні риб ця величина може зменшитись до 1,5 і відбувається це тому, що кістковий скелет риб при виснаженні мало змінюється, а м'які тканини зменшуються в об'ємі. Загальна маса коропа у стані крайнього виснаження зменшується вдвічі. Відносна маса голови у виснаженого коропа може зрости від 20 до 45% маси всього тіла. Маса тіла вугра може зменшитися в 4 рази, лососі втрачають за нерестову міграцію 50 – 60% білка і 90% жиру.

Інтенсивність процесів обміну речовин при голодуванні зменшується, як у результаті зниження рухової активності, так і у результаті інших пристосувальних і вимушених явищ – зменшення активності деяких тканинних ферментів, загального зниження інтенсивності життєвих процесів. Обмін речовин може знижуватися в 2 і навіть у 3 рази.

При голодуванні втрати органічних речовин у риб випереджають втрати сирової маси, оскільки вода заміщує в клітинах і міжклітинному просторі частину сухої речовини. Темпльмен і Ендрьюс виявили живу, але сильно виснажену камбалу, в тілі якої вміст води досягав майже 90%. У період нерестової міграції вміст води в тілі чавичі підвищується від 63 до 80%. Вміст води в тілі надто виснажених риб (коропів) становить майже 88%.

Найбільше при виснаженні знижується вміст жиру в тілі риб загалом і в депонуючих тканинах, зокрема. Особливо помітне зниження вмісту жиру у м'язах жирних риб, таких, як короп, у якого при виснаженні вміст жиру може знижуватись в 10 разів і більше (від 10 до 1% і нижче).

При виснаженні зменшується вміст жиру і у м'язах худих риб. Так, у період нерестового ходу тріски жирність її м'язів знижується від

1,05 до 0,9%. Основне падіння жирності спостерігається у печінці тріски, яка зменшується в розмірах і одночасно стає менш жирною.

Вміст білка в тілі риб при виснаженні зменшується з 17 – 18 до 13 – 14%, хоч є приклади і більш сильного зниження. Загальний амінокислотний склад тіла при значному виснаженні помітно змінюється із-за збільшення частки колагену кісток і шкіри. В колагені міститься багато гліцину, аланіну, глутамінової кислоти й інших малоцінних амінокислот.

Виснаження супроводжується зміною складу крові – знижується число кров'яних клітин, падає вміст білка у крові, змінюється співвідношення альбумінів і глобулінів.

У період голодування, особливо в перші часи, спостерігається виснаження запасів глікогену і зниження вмісту цукру в крові, хоч ці показники з часом стабілізуються на більш низькому рівні.

Помітно знижується і вміст у тілі риб водорозчинних вітамінів та деяких мікроелементів, хоч загальний вміст золи завжди зростає за рахунок збільшення частки кісток і шкіри.

Запитання для самоперевірки

1. Поняття обміну речовин та енергії в організмі риб.
2. Суть асиміляції і дисиміляції речовин в організмі риб. Активні і пасивні процеси.
3. Суть поняття анаболізму, катаболізму та метаболізму у риб.
4. Утворення енергії біологічного окиснення органічних речовин в клітинних структурах та її використання в організмі риб.
5. Утворення енергії за аеробного та анаеробного окиснення органічних речовин.
6. Методи вивчення обміну речовини енергії у риб.
7. Енергетичні еквіваленти поживних речовин у риб.

8. Дихальний коефіцієнт та його значення при окисненні білків, жирів, вуглеводів.
9. Основні чинники, які впливають на інтенсивність енергетичних витрат у риб.
10. Стандартний і рутинний енергетичний обмін у риб.
11. Витрати енергії у ембріональний період розвитку риб.
12. Баланс поживних речовин і енергії при живленні риб.
13. Показники ефективності живлення риб.
14. Депонування речовин в органах і тканинах різних видів риб.
15. Особливості обміну речовин у риб у період зимівлі за голодування.

ТЕМА 11. ФІЗІОЛОГІЯ РОЗМНОЖЕННЯ РИБ

11.1. Розмноження риб

11.2. Стать у риб

11.3. Овогенез і сперматогенез

11.4. Запліднення

11.1. Розмноження риб

Органи розмноження риб представлені статевими залозами – яєчниками у самиць і сім'яниками у самців, а також їх вивідними протоками. У кісткових риб сечовидільні і статеві органи розділені, а у хрящових вони знаходяться у тісному морфологічному зв'язку.

Найбільш примітивна відтворювальна система у круглоротих. Гонади у них непарні, дольчастої будови, без вивідних проток. Зрілі статеві продукти через розриви стінок гонади потрапляють спочатку в порожнину тіла, а потім через статеві пори надходять у сечостатевий синус і викидаються у воду. Запліднення у них зовнішнє.

У хрящових риб, у зв'язку з внутрішнім заплідненням, яйцеживонародженням, а у деяких видів і живонародженням, відтворювальна система побудована досить складно. У самиць хрящових, а також у осетрових, дводишних і деяких костистих риб гонади відокремлені від яйцеводів, роль яких у хрящових риб виконують мюллерові канали. Парні яйцеводи відкриваються у порожнину тіла непарною лійкою, яка знаходиться на черевному боці центральної долі печінки поряд з яєчниками, зрілі яйця через лійку потрапляють в яйцевод, де і відбувається їх запліднення. В області передньої частини нирок в яйцеводах розташовуються шкаралупові залози, де яйце покривається спочатку студенистою білковою оболонкою, а потім

рогоподібною. На невеликій відстані від клоаки знаходяться особливі розширення – матки, які відкриваються разом з сечовим сосочком у клоаку (рис. 11.1).

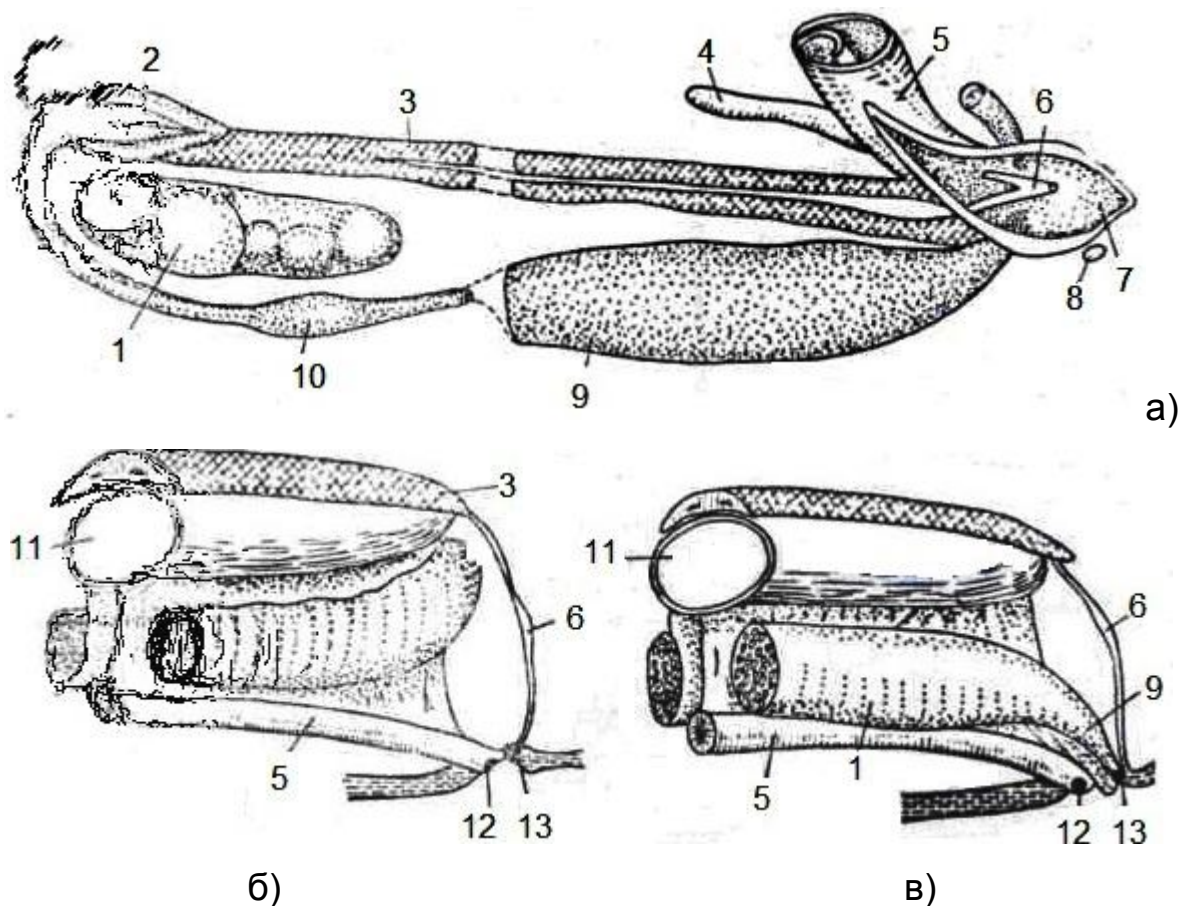


Рис. 11.1. Будова яєчників риб

а – акула; б – лосось; в – оселедець:

1 – яєчник; 2 – лійка яйцеводу; 3 – нирки; 4 – ректальна залоза; 5 – кишка; 6 – сечоточки; 7 – клоака; 8 – абдомінальні пори; 9 – матка; 10 – шкаралупова залоза; 11 – міхур; 12 – анус; 13 – статевий отвір.

У самців хрящових риб від сім'яників відходять сім'яні каналці, які, пройшовши через передню частину нирок, потрапляють у вольфові канали. Ця частина нирок видільної функції не несе і являє собою придаток сім'яника. Вольфові канали на ранніх етапах розвитку виконують роль сечоточників і сім'япроводів, а в подальшому, коли з'являються обособлені сечоточки, лише роль сім'япроводів.

Сім'япроводи відкриваються у сечостатевої синус, який в свою чергу повернений у клоаку. Сечостатева система осетрових займає проміжне положення між хрящовими і костистими рибами. У них зберігаються яйцеводи з лійками, які, як і у дводишних риб, не гомологічні мюллеровим каналам, а розвиваються за рахунок складки черевини. Обидва яйцеводи, зливаючись разом, відкриваються одним отвором назовні позаду анального. Клоаки немає, запліднення зовнішнє. Від сім'яників відходять сім'яні каналці, які, як у хрящових, при проходженні через передню частину нирок, надходять в загальні вивідні протоки (вольфові канали), котрі є одночасно і сечоточниками. Крім того, у самців осетрових зберігаються рудименти яйцеводів з лійками, які сполучаються із загальною вивідною протокою.

Костистим ридам притаманне повне розділення статевої і видільної системи. Вольфові канали виконують роль сечоточників, а мюллерові канали повністю редуковані. Статевими протоками слугують особливі короткі канали, які являють собою задню подовжену частину гонад. У лососевих, в'юнових, щиповок і муренових яйцеводів немає зовсім, а яйця випадають у порожнину тіла і через статевий отвір виходяться назовні.

У більшості риб яєчники парні з внутрішньою порожниною, в яку звисають яйценосні пластинки. Яєчники бувають відкриті і закриті. Яєчник відкритого типу (незамкнений) власної порожнини не має (осетрові, лососеві). Дозрілі яйця випадають у порожнину тіла, а потім через статевий отвір виводяться назовні. Яєчники закритого типу бувають двох типів: з бічною порожниною (коропові) і з центральною (окуневі).

Сім'яники складаються із системи сім'яних каналців, що відходять від їх стінок і впадають у загальну вивідну протоку. Сім'яні

канальці сильно розгалужуються і відкриваються у вивідну протоку, що проходить вздовж її верхньої частини.

Функціями гонад є продукування яєць (ікри) і сперматозоїдів. Ікринки і сперматозоїди утворюються із первинних статевих клітин, що обособлюються ще в ембріональний період онтогенезу риб.

Овогенез риб проходить в декілька стадій і фаз. Овогонії, які утворюються з клітин зачаткового епітелію, мають округлу форму і містять ядро з ядерцями. У подальшому в процесі розвитку вони перетворюються в овоцити, які проходять три стадії метаморфозу: протоплазматичного росту, трофоплазматичного росту (накопичення жовтка) і дефінітивну. У статевозрілих самиць у період нересту яєчник заповнений крупними зрілими овоцитами зі світлими ядрами (з гаплоїдним числом хромосом), які зміщені до анімального полюса.

Після нересту в яєчниках відбувається дегенерація невиметаних зрілих ікринок, після чого залишаються овогонії і молоді овоцити, визрівання яких повторюється до наступного ікрометання.

Сім'яники риб також розділені на окремі фрагменти (або ампули) сполучнотканинними перегородками. За морфологічними ознаками розрізняють два типи сім'яників: ацинозні, або циприноїдні (у коропових, лососевих, щукових, осетрових та ін.) і радіальні, або перкоїдні (у окуневих).

У циприноїдних сім'яниках ампули розкидані безладно, у перкоїдних – розташовані радіально. Вивідна протока у циприноїдних сім'яниках зміщена у верхню частину, а в перкоїдних – знаходяться в центрі органу.

У процесі сперматогенезу молоді статеві клітини, оточені фолікулярним епітелієм, багаторазово діляться, перетворюючись в

сперматоцити I і II порядку, а потім – в сперматиди, з яких у подальшому формуються зрілі сперматозоїди. У статевозрілих самців сперматозоїди повністю заповнюють ампули і протоки. Після спорожнення сім'яників сперматозоїди, що залишилися, дегенерують і фагоцитуються фолікулярним епітелієм. Сім'яник переходить у підготовчу стадію: його ампули зменшені і заповнені сперматогоніями.

У веснянонерестуючих риб процеси гаметогенезу тривають протягом 6 – 7 місяців (кінець літа – весна).

У самиць зрілі яйця виводяться назовні через коротку протоку і статевий отвір, який розташований між анальним і статевим отворами.

Сім'япроводи самців більшості кісткових риб відкриваються сечостатевим отвором, який лежить позаду ануса.

Яєчник оточений тонкою сполучнотканинною капсулою, від якої в його порожнину відходять яйценосні тяжі з розгалуженою сіткою судин. Зрілі статеві клітини випадають з яйценосних пластинок в порожнину яєчника, яка розташована в центрі (окуневі) або збоку (коропів). З яєчників виходять яйцеводи, через які відбувається виметування ікри назовні. У осетрових і лососевих яєчник відкритого типу, тобто незамкнений. Визрілі овоцити у них випадають у черевну порожнину, а з неї виводяться через спеціальні протоки.

11.2. Стать у риб

Риби не мають одноманітної системи первинних спадкових структур, які відповідають за стать особин. У деяких видів та чи інша

стать обумовлена відсутністю статевої хромосоми у диплоїдному наборі.

Зовні статеві ознаки у риб виражені слабо, і стать нестатевозрілих риб можна визначити лише при їх розтині. До періоду нересту розмір гонад зростає, досягаючи у коропових 17, а у осетрових – 34% від маси тіла, часто викликаючи атрофію внутрішніх органів.

Зовнішні ознаки жіночого або чоловічого типу розвитку виражаються, в першу чергу, в розвитку гонад – статевих і структурних клітин. При зовнішньому огляді риби і її внутрішніх органів у ранньому періоді визначити стать риби, як правило, неможливо і особини класифікуються як ювенільні. Насправді, ранні стадії розвитку гонад досить складні і різноманітні. Первинні статеві клітини мають здатність розвиватись як чоловічим, так і жіночим шляхом.

Для деяких риб властивий **ювенільний гермафродитизм** – у них розвиваються як чоловічі, так і жіночі клітини, одні з яких згодом відмирають. Широко поширені явища протандрії і прототинії, коли на певній стадії розвитку всі статеві клітини розвиваються чоловічим або жіночим шляхом. Співвідношення жіночих і чоловічих гормонів в організмі риб обумовлюють шлях розвитку первинних статевих клітин. І при жіночому, і при чоловічому типі розвитку вони проходять складну схему багаторазових ділень і росту. Яйцеклітини ростуть в оточенні системи поживних клітин, які утворюють навколо них фолікули. Поживні клітини знаходяться і серед сперматозоїдів, що ростуть. Інтерстеціальні клітини гонад, крім поживної і опорної функції, мають ще ендокринну функцію. Гонади нерідко називають ще статевими залозами, їх секрети суттєво впливають не тільки на статеві клітини і фолікули, але й на весь організм.

У риб відомо декілька типів функціонального гермафродитизму. Особливо багато прикладів цього явища серед окунеподібних, анчоусів і коропозубих, які світяться. Є риби, які у більш ранньому віці є самицями, а потім функціонують як самці, а для деяких видів характерна обернена картина. У відповідності з цим в гонадах риб розвиваються жіночі і чоловічі статеві клітини, а особинам властива поведінка чоловічого або жіночого типу. Серед морських окунів є види, в гонадах яких одночасно розвиваються і яйцеклітини, і сперматозоїди, а тип репродуктивної поведінки змінюється протягом декількох хвилин, разом з тим змінюється і характерне шлюбне забарвлення.

Особливості будови тіла і забарвлення, що характерні для репродуктивного періоду, є надійним критерієм при розсортюванні дозрілих риб за статевими ознаками. У лососей ознакою самців є більш яскраве вираження шлюбних змін у будові тіла (горбатість), щелеп (крючкватість, зубатість), забарвлення шкіри. Самці в'юна легко відрізняються на дотик за підшкірними желваками на боках тіла в області хвостового стебла. У лина самці і самиці відрізняються розвитком черевних плавців. У самців гольянів, плітки і деяких інших коропових риб на голові утворюється специфічна перлиноподібна посип. Стать у багатьох видів риб визначають за формою сечостатевого органу. У живородячих пецилід статевий диморфізм досить рано проявляється у особливій будові анального плавця самців, який слугує пристосуванням для внутрішнього запліднення. Таку ж роль відіграють придатки черевних плавців у акулкових.

Важливим моментом належності до тієї чи іншої статі є тип репродуктивної і родинної поведінки. У найпростішому випадку репродуктивна поведінка зводиться до утворення нерестових

скупчень і сумісного виметування статевих продуктів. Ще більш складна поведінка спостерігається в тому випадку, коли самці готують місце для нересту і інкубації ікри (гніздо) і приманюють самицю. У репродуктивний період в поведінці самців часто з'являються або загострюються елементи агресивності, охорони території, риси демонстративної поведінки, догляду.

Після виметування ікри у багатьох видів спостерігається та чи інша форма турботи про нащадків: обмахування ікри, яка розвивається, носіння її у роті, нагляд за личинками і мальками. Всі ці форми поведінки є результатом включення вроджених стереотипів поведінки під дією гормональної системи, одним із ланцюгів якої є самі гонади.

11.3. Овогенез і сперматогенез

На останніх стадіях розвитку в яйцеклітинах накопичується жовток і утворюється оболонка, а у сперматозоїдів утворюється хвіст, система руху і система вкорінення у яйцеклітину. На стадіях дроблення статевих клітин гонади незначні за величиною, але до настання нересту і ястики і сім'яники збільшуються у розмірах. У цей час накопичення в них речовин стає суттєвим у загальному балансі речовини і енергії в організмі. Зміна відносної маси гонад у самців і самиць одного виду, як правило, відбувається паралельно. Неспівпадання максимумів коефіцієнтів зрілості може спостерігатись у живородячих риб з внутрішнім заплідненням, оскільки осіменіння у них може мати місце ще до повного дозрівання гонад у самиць. У цьому випадку сперматозоїди зберігаються в яєчниках самиць до

термінів запліднення. Відносна маса зрілих гонад більше у самиць, ніж у самців. Однак у прісноводних риб сім'яники можуть бути навіть дещо більше, ніж ястики. Загальна маса гонад може досягати третини загальної маси готової до нересту риби (табл. 11.1).

Таблиця 11.1

Маса зрілих гонад у деяких риб, %

Вид риби	Самиці	Самці
Білий товстолоб	10 – 15	0,4 – 0,5
Короп	10 – 25	2 – 9
Райдужна форель	10 – 15	5 – 8
Морський окунь	15	0,6
Нототенія	20	1
Тріска	до 30	до 30

У розквіті репродуктивного віку риба виробляє протягом року кількість статевих продуктів, які становлять близько 30% її маси. У багаторазово нерестуючих тропічних риб річна кількість ікри може перевищувати масу їх тіла. Значна частина статевих клітин резорбується і слугує матеріалом для побудови відживаючих клітин.

Частина клітин у незрілих гонадах утворює фолікули і клітини, що живлять овоцити та сперматозоїди. Поживні речовини надходять до статевих залоз по кровоносних судинах, що їх пронизують.

Гонади риб, як правило, мають витягнуту форму і підвішені в порожнині тіла на брижі. При овуляції яйцеклітини випадають із фолікулів і виводяться в навколишнє середовище. Прямо в порожнину тіла із оболонки гонад ікра і сперма виливаються у круглоротих. Потім через пори надходять у сечовий синус або в

сечовивідний канал і виводяться назовні через клоаку або уrogenітальну папілу. Гонодукт відсутній у круглоротих. У осетрових і акулкових для виведення ікри або яєць слугують мюллерові протоки, які сформовані із сечових протоків головної нирки. Сперма із них виводиться по ниркових каналах, які у акул перетворюються в лейдигів орган.

У більшості костистих риб кожний ястик має свій яйцевід, який закінчується генітальною порою в клоаці. У лососевих, у зв'язку із значною величиною ікринок, ястики при дозріванні розриваються і ікра виявляється у порожнині тіла, звідки вона через лійку широкого яйцеводу виводиться у зовнішнє середовище. Сім'яники костистих риб мають власні сім'япроводи, які відкриваються в сечоточник. При спермації зрілі спермії із тканини сім'яника виводяться у зовнішнє середовище через сім'япроводи.

Овуляція і спермація – складні процеси, які мають гормональне управління. Ці процеси мають важливе значення при штучному розведенні риб. Овуляція і спермація характеризуються певними цитологічними процесами. З позиції фізіології ці процеси являють собою функціональний метаморфоз тканини. Під впливом гормонів, фолікулярна тканина розпадається, видавлює із себе овоцити і спермії, утворюється оваріальна і сперміальна рідина. Овуляція відбувається або зразу у всьому ястику, і тоді риба здатна до одноразового нересту, або вона захоплює лише частину овоцитів, які дозрівають, і тоді риба здатна до багатократного порційного нересту. Спермація відбувається, як правило, в меншому масштабі, зрілі спермії виявляються в сім'яниках тривалий час, і самці беруть участь в нересті неодноразово.

Плодючість самиць риб дуже сильно розрізняється залежно від величини ікринок. Акулові мають досить невисоку плодючість, але велика частина їх нащадків залишається живою у результаті розвитку всередині материнського організму або всередині міцної яйцевої оболонки. Жовток яєць скатів і акулкових схожий за формою і складом на пташиний, він оточений істинним «білком». Яйця акулкових розвиваються досить довго інколи до двох років. Дрібна ікра плодючих риб гине масами. Плодючість костистих риб коливається у широких межах. У риб, що мають крупну ікру – лососей, нототеній – на кожний грам маси тіла припадає по декілька десятків ікринок, у коропових – по декілька сотень, а у деяких морських риб, які мають дуже дрібну ікру, на 1 г маси припадають тисячі ікринок.

Кількість сперми і вміст у ній сперміїв розрізняються у різних риб дуже сильно. Загальна кількість сперми, яка виділяється рибою за репродуктивний період, може перевищувати масу її сім'яників, оскільки самці можуть брати участь в нересті багаторазово, і в цей час тканина сім'яників продовжує продукувати сперму.

У плідників райдужної форелі протягом 40 днів нерестового періоду можна отримати до 77 мл (20 еякулятів), у щуки значно менше – до 6 мл (8 еякулятів), у крупних плідників товстолоба можна отримати за один раз до 25 мл сперми, у осетрових – до 1 л.

Об'єм сперматозоїдів у спермі (сперматокрит) також досить різний. У лососевих сперматозоїди становлять 25% сперми, у коропа – 45%, у морського карася 77%, у деяких камбал – навіть 97%. У сім'яниках спермії нерухливі. Їх активація відбувається при розбавленні секретом придатка сім'яника – **епідиміальною рідиною**. Наприклад, спермії форелі не активуються у кислому

середовищі. Інактиваторами рухливості сперміїв у деяких видів риб є іони калію, яких багато в сперміальній рідині

11.4. Запліднення

Здатність до запліднення після надходження у воду зберігається у ікринок обмежений час. Цей час, як правило, триває не більше 2 – 3 хв., а іноді ще менше. Спермії риб не здатні до таксису, тобто здатністю активно шукати яйцеклітини не володіють, вони знаходять їх згідно статистичним закономірностям у результаті своєї багаточисельності і високої рухливості. Рухлива активність сперміїв у воді швидко зростає до максимуму (50 – 150 с), а потім поступово знижується. За час руху спермій може самостійно просунутися всього на 20 – 100 власних довжин, тобто не більше 1 см. Проникнення спермію в яйце відбувається через мікропіле – спеціальний лійкоподібний отвір у його зовнішній оболонці.

Крім мікропіле в зовнішній оболонці ікри костистих риб є дуже багато дрібних пор, які пронизують її наскрізь. На розрізі ці пори створюють враження зчерченості, тому оболонка ікринки називається ще променевою оболонкою. Крізь пори променевої оболонки легко проникають молекули води, але не проникають макромолекули.

Перивітеліновий простір ікринки утворюється незалежно від запліднення. Вода проникає під оболонку і викликає набрякання кортикальних (коркових) альвеол, особливих бульбашок, наповнених колоїдом. Альвеоли тріскаються, колоїд, набрякаючи, збільшується в об'ємі і розтягує податливу в цей час променевою оболонку. Під нею утворюється перивітеліновий простір, який захищає зародок від

механічних пошкоджень. Утворення перивітелінового простору перешкоджає проникненню спермія і заплідненню.

Збереження ікри і сперми риб поза організмом можливе протягом декількох годин у сухій посудині і в приміщенні з низькою позитивною температурою. Більш тривале збереження сперми, наприклад, проведення схрещування риб, що нерестяться у різні календарні терміни, можливо при її замороженні у спеціальному середовищі до температури рідкого азоту. Є досвід збереження сперми навіть протягом року.

Зріла овульована ікра може деякий час зберігати здатність до запліднення, якщо її зберігати безпосередньо у тілі виловленої риби або в оваріальній рідині. Ікра форелі і лососей може за нульової температури зберігатись декілька діб, ікра сигових і коропових – декілька годин.

Багато акул, скати і деякі костисті риби пристосувались до внутрішнього запліднення. Внутрішньоутробний розвиток може мати різну ступінь досконалості. У сома трахіхористеса, наприклад, відразу після внутрішнього запліднення відбувається виметування запліднених ікринок. Внутрішнє запліднення у морських окунів із роду себастодес також не має собі на меті повноцінний внутрішньоутробний розвиток. Сперма цих риб зберігається у порожнині тіла до дозрівання яйцеклітин. Очевидно, внутрішнє запліднення сприяє у даному випадку повноті запліднення ікринок. Слідом за заплідненням досить швидко відбувається виметування ікри у зовнішнє середовище, де протікає розвиток.

У морської бельдюги спостерігається істинне живонародження. Жовток у ембріонів бельдюги досить маленький і поживне середовище для розвитку ембріонів – ембріотроф – формується у

порожнині гонад із загиблих ікринок і ембріонів. У циматогастера із родини ембріотоцид внутрішньоутробний розвиток триває настільки довго, що самці народжуються статевозрілими. Ембріотроф у них утворюється із залишків сперми, відмираючих овоцитів і ембріонів. Всмоктування поживних речовин відбувається через поверхню жовткового мішка, а дихання здійснюється через надто розвинені промені плавців. Досить добре розвинений процес внутрішньоутробного розвитку у живородящих риб – пецилій, гуппі, молінезії і т.д. Ембріони цих риб забезпечені кровоносною сіткою для здійснення дихання, а оточуючі ембріон фолікули утворюють живильну псевдоплаценту. Особливо високої досконалості досягає внутрішньоутробний розвиток у акул. Ембріони акул народжуються повністю сформованими, їх довжина може досягати 20 см і навіть більше у крупних видів. Розвиток відбувається у спеціальних матках, забезпечених утвореннями для живлення, подібними до плаценти ссавців.

Запитання для самоперевірки

1. Загальна характеристика функцій гонад риб.
2. Основні шляхи розвитку статевих клітин та фактори, які їх обумовлюють.
3. Функції інтерстеціальних (поживних) клітин.
4. Типи функціонального гермафродитизму риб.
5. Поняття овогенезу і сперматогенезу у риб.
6. Фізіологічна суть процесів овуляції і спермації.
7. Чинники, які визначають плодючість різних видів риб.
8. Кількість сперми і вміст у ній сперматозоїдів у різних видів риб.
9. Чинники, які обумовлюють рухливу активність сперміїв.
10. Шляхи проникнення сперміїв в яйце.
11. Утворення перивітелінового простору ікри та його значення.
12. Основні способи збереження статевих продуктів риб.

ТЕМА 12. ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ І РОЗВИТОК РИБ

12.1. Ембріональний період розвитку риб

12.2. Ювенільний період розвитку риб

12.3. Період статевозрілого стану

12.4. Екологічні групи риб

12.1. Ембріональний період розвитку риб

Вся життєдіяльність риб протягом онтогенезу визначається поняттям «життєвий цикл», який поділяють на три періоди, що характеризуються низкою біологічних, морфологічних і фізіологічних особливостей.

В індивідуальному розвитку риб виділяють наступні періоди: ембріональний, личинковий, мальковий, ювенільний, дорослого (статевозрілого) організму, старіння.

Ембріональний період розвитку риб розпочинається з моменту запліднення яйцеклітини і продовжується до переходу молодших вікових груп риб на змішане живлення. Цей період включає в себе два підперіоди:

- власне ембріона, коли розвиток відбувається в оболонці ікринки (рис.12.1 а);
- вільного ембріона (передличинки), коли розвиток продовжується поза оболонкою (після викльову). При цьому ембріон живиться за рахунок компонентів жовтка (рис.12.1 б).

Після запліднення ікринки набрякають, у них відбувається обводнення жовтка з утворенням навколо нього заповненого рідиною

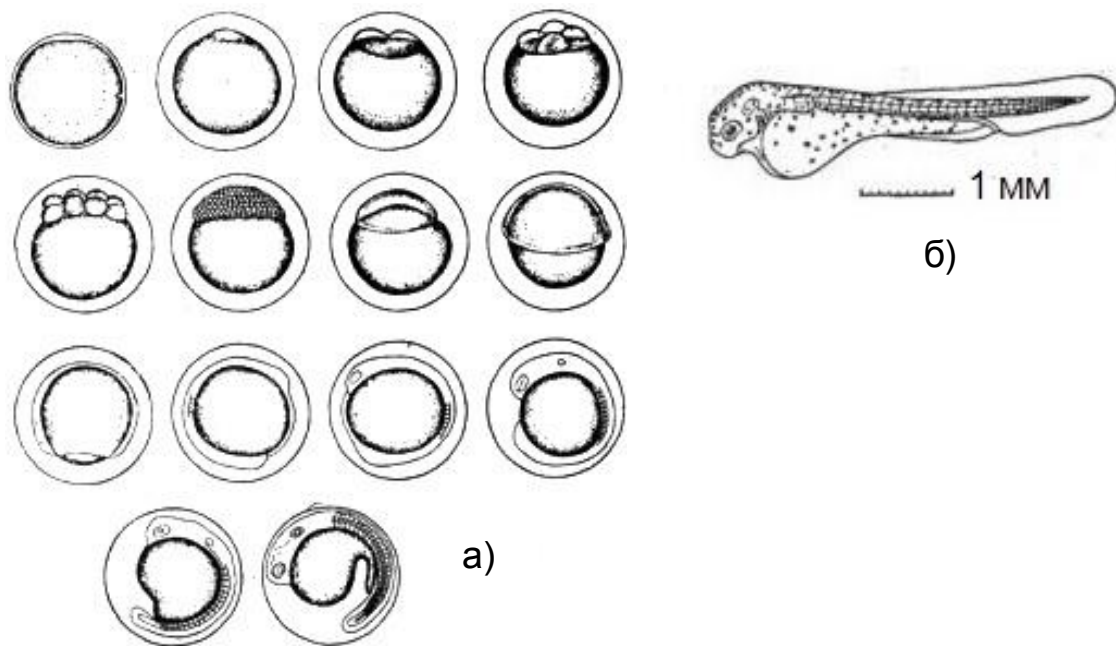


Рис. 65. Ембріональний розвиток коропа

перевітелінового простору. Перевітеліновий простір утворюється і у незапліднених ікринках, після чого вони, зазвичай, гинуть.

Яйцеклітини кісткових риб відносяться до телолецитального типу. У них ядро і плазма клітини знаходяться на анімальному полюсі, а жовток – на протилежній частині, тобто на протилежному полюсі. У результаті дроблення відбувається охоплення лише верхньої частини клітини, починаючи з бластодиску. У подальшому розвиток ембріона здійснюється за загальною схемою: утворення бластули, морули, гастрюли. У процесі гастрюляції клітини анімального полюса оточують жовток з утворенням двох зародкових листків (екто- і ентодерми). У подальшому розвиток ембріону переходить в стадію органогенезу, рухливого ембріону, закінчуючись викльовом передличинки.

Вільний ембріон, або передличинка, продовжує протягом декількох діб живлення за рахунок компонентів жовткового мішка, яке супроводжується завершенням етапів ембріонального розвитку.

Зокрема, в цей період відбувається формування органів дихання, кровообігу, травлення та інших. У результаті витрати вмістимого жовтка передличинка поступово переходить на змішане, а потім повністю на екзогенне живлення, перетворюючись при цьому у личинку.

Протягом ембріонального періоду виявлені критичні стадії розвитку, які співпадають з інтенсивним обміном (стадії гастрული, органогенез). На цих стадіях ембріогенезу реєструється підвищений відхід ембріонів.

12.2. Ювенільний період розвитку риб

Личинковий період – розпочинається з моменту розсмоктування жовтка і переходу на екзогенний тип живлення. Між тим, личинки відрізняються від дорослих риб зовнішньою і внутрішньою будовою. У них ще недорозвинений залозистий апарат зябр, відсутня луска, недиференційовані плавці та інші органи.

Мальковий період настає тоді, коли організм набуває подібності з дорослою рибою, зникають личинкові органи, з'являються плавці, закладається луска, повністю диференціюються внутрішні органи.

Ювенільний (юний, напівдорослий) період характеризується інтенсивним ростом, розвитком статевих залоз, появою вторинних статевих ознак.

12.3. Період статевозрілого стану

Період дорослого (статевозрілого) стану організму розпочинаються з моменту настання статевої зрілості, коли повністю

сформовані статеві органи, яскраво виражені статеві ознаки, характерні для даного виду, організм здатний розмножуватися.

Період старіння характеризується втратою організмом здатності розмножуватися, різким зниженням або припиненням росту риб.

Кожен період має своє пристосувальне значення і видову специфіку. До статевої зрілості біологічні ресурси риб використовуються переважно на ріст організму, а при досягненні статевозрілого віку – переважно на розвиток статевих залоз і накопичення резервних речовин для підтримання обміну речовин у період голодування, міграції, зимівлі та розмноження.

Початковим періодом життєдіяльності риб є процес розмноження, який у риб відрізняється тим, що їм властиве зовнішнє запліднення і розвиток ембріонів у зовнішньому середовищі. Проте це приводить до значної загибелі нащадків вже на ранніх стадіях розвитку у результаті впливу несприятливих чинників водного середовища.

Для збереження виду в процесі еволюції у риб виробились захисні механізми: висока народжуваність, турбота про нащадків, живонародження тощо.

12.5. Екологічні групи риб

В залежності від особливостей розмноження і місця відкладання ікри виділяють декілька екологічних груп риб:

- літофіли – розмножуються на каменистому ґрунті, зазвичай, в ріках, на течії або на дні оліготрофних озер (осетрові, лососі, підусты та інші);

- фітофіли – розмножуються серед рослин, відкладаючи ікру на вегетуючі або на відмерлі рослини (сазан, короп, лящ, щука, плітка, окунь та інші); мають клейку ікру;
- псамофіли – відкладають ікру на пісок, інколи прикріплюючи її до кореневищ рослин (пелядь, ряпушка, пічкур та інші).

За термінами ікрометання риб поділяють на:

- веснянонерестуючих (оселедці, райдужна форель, щука, окунь, плітка);
- літньонерестуючих (сазан, короп, лин, краснопірка, інші коропові);
- ті, що нерестяться в осінньо-зимовий період (багато лососей, сига, миньок, навага).

За тривалістю періоду ікрометання виділяють риб з одночасним і порційним нерестом. Перша група риб відразу відкладає всю ікру протягом короткого проміжку часу (вобла, окунь, короп).

За порційного ікрометання риби відкладають ікру в декілька прийомів через різні проміжки часу (декілька разів протягом літнього періоду). Це характерно для риб, які населяють тропіки і субтропіки. Менше їх у помірних широтах, а в північних регіонах вони відсутні.

Порційне ікрометання сприяє збільшенню плодючості риб за рахунок кращого забезпечення їжею і виживання нащадків.

У риб існує вибірковість запліднення, тому використання при осіменінні ікри сперми двох (і більше) самців підвищує рівень її запліднення.

Тривалість інкубації ікри у різних видів риб неоднакова і залежить від температури води. Так, за оптимальних температур (20 – 22°C) ікра коропа розвивається протягом 3 - 4дб, а ікра райдужної форелі за температури 10°C – протягом 45 – 60 діб.

У деяких випадках при використанні перезрілої ікри, а також при порушенні оптимального температурного і газового (кисневого) режиму інкубації відмічається зниження відсотку запліднення ікри, підвищений відхід ікри, поява потворних личинок з вкороченим тулубом, викривленим хребтом, водяною навколосерцевої і черевної порожнин тощо.

Запитання для самоперевірки

1. Поняття життєвого циклу риб.
2. Розвиток у риб.
3. Ембріональний період розвитку риб, його особливості.
4. Личинковий період розвитку риб.
5. Мальковий період розвитку риб.
6. Ювенільний період розвитку риб.
7. Період статевої зрілості та старіння організму у риб.
8. Захисні механізми для збереження виду у риб.

ТЕМА 13. ЕНДОКРИННА СИСТЕМА РИБ

13.1. Гормони риб та їх біологічна дія

13.2. Залози внутрішньої секреції риб

13.3. Практичне використання статевих гормонів

13.1. Гормони риб та їх біологічна дія

Регуляція багатьох фізіологічних процесів в організмі риб здійснюється за допомогою нервової та гормональної систем. Нервова система регулює перебіг фізіологічних процесів в організмі риб шляхом короткотермінових точно адресованих сигналів, а гормональна система слугує для забезпечення тривалої і генералізованої регуляції.

Остання здійснюється за допомогою специфічних речовин – **гормонів**, які синтезуються залозами внутрішньої секреції. Система органів внутрішньої секреції ще називається **ендокринною системою**, а виділення речовин у кров – **інкрецією**.

Діяльність ендокринної системи риб знаходиться у тісному зв'язку з нервовою системою.

Гормональна дія речовин, що виділяються ендокринною системою, проявляється повільно протягом певного часу, здійснюючи регулюючий вплив через внутрішнє середовище – кров, лімфу та міжклітинну рідину (така дія називається ще гуморальною).

Гормони – це біологічно активні речовини, які являють собою пептиди, білки або ліпоїди на основі стероїдного каркасу.

Біологічна дія гормонів проявляється у зміні спрямованості обміну речовин, у стимуляції процесу диференціації тканин, органів,

росту і метаморфозу, у зміні функцій всього організму або його окремих органів чи їх систем.

Значну роль в організмі риб відіграють нейросекреторні відділи проміжного мозку, зокрема, епіфіз, гіпофіз та гіпоталамус.

Епіфіз, або пінеальний орган, реагує на світло і бере участь у регуляції забарвлення шкіри риб. Функцію епіфізу пов'язують із здійсненням циркадних (добових) ритмів діяльності організму. Крім того, він має відношення до сезонної перебудови обміну речовин. Сигналом до такої перебудови є весняне зростання і осіннє зменшення довжини світлового дня. Встановлено також вплив епіфізу на ріст риб і на стан пігментних клітин.

Штучна зміна річної світлодинаміки може впливати на статевий цикл риб – прискорювати або відтягувати терміни їх визрівання.

В епіфізі виявлені гормони **серотонін і мелатонін**. Серотонін викликає звуження дрібних артеріол, що супроводжується підвищенням кров'яного тиску. Цей гормон також слугує одним з медіаторів у деяких синапсах.

Гіпофіз на основі морфологічної будови поділяють на два відділи: **нейрогіпофіз**, який є похідним проміжного мозку, і **аденогіпофіз**.

Аденогіпофіз синтезує і виділяє у кров такі основні гормони як гормон росту, або соматотропний гормон (СТГ), тиреотропний гормон (ТТГ), адренкортикотропний гормон (АКТГ), фолікулостимулюючий гормон (ФСГ), лютеїнізуючий гормон (ЛГ), пролактин, або лютеотропний гормон (ЛТГ), меланоцитостимулюючий гормон (МСГ).

Гормон росту (СТГ) стимулює ріст молодих тварин, прискорює процеси синтезу білка, сприяє затримці в організмі азоту, солей і

води, росту кісток, зменшенню кількості жирів. Введення риbam СТГ викликає прискорення росту.

Тиреотропний гормон (ТТГ) стимулює роботу щитоподібної залози, а також утворення кортизолу та інших кортикостероїдів інтерреналовими клітинами, посилюючи вироблення ними глюкокортикоїдів.

Меланоцитостимулюючий гормон (МСГ) сприяє експансії хроматофорів, що приводить до потемніння тіла риб.

У **нейрогіпофізі** (передній долі гіпофіза) накопичуються два гормони: **окситоцин і аргінін-вазотоцин**. Ці гормони беруть участь у процесах осморегуляції. Аргінін-вазотоцин викликає підвищення утворення сечі у прісноводних риб. **Окситоцин** також впливає на процеси осморегуляції, викликаючи звуження кровоносних судин у залозистому апараті зябер. Із семи гормонів, які виробляються передньою ділянкою гіпофіза, три гормони мають безпосередню дію на мішені, якими є певні органи або клітини (рис. 13.1).

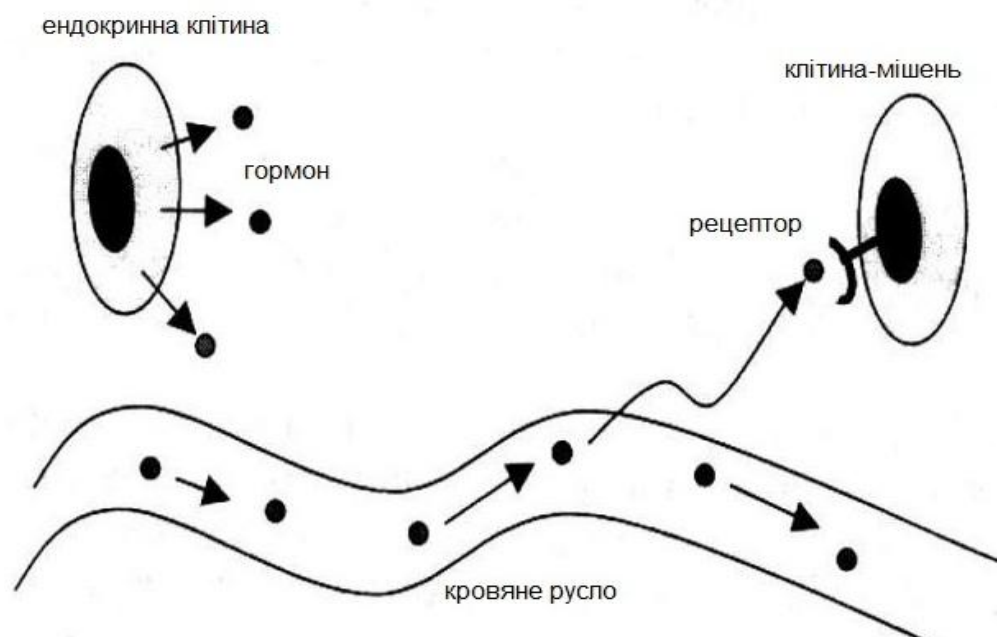


Рис. 13.1. Принцип дії гормонів

Так, **пролактин** бере безпосередню участь у процесах осморегуляції прісноводних риб. Його функція полягає в утриманні епітелієм залозистого апарату зябер деяких іонів, а також у зменшенні проникності зовнішніх покривів риб для води.

13.2. Залози внутрішньої секреції риб

Щитоподібна залоза риб складається з фолікулів, які розташовані вздовж черевної артерії, у деяких риб тиреоїдині фолікули розташовані в інших органах (у головній нирці і поблизу селезінки). Щитоподібна залоза виділяє, в основному, гормон тироксин і у меншій кількості трийодтиронін. Тироксин впливає на ріст, метаморфоз і процеси розмноження риб. Він також необхідний для дозрівання гонад. У риб щитоподібна залоза регулює вміст глікогену в печінці, бере участь в осморегуляції.

Ультимобранхіальні залози продукують гормон кальцитонін, який бере участь у виведенні кальцію у риб, що перебувають у морській воді, або у воді з високим вмістом кальцію.

Тільця Станніуса у риб розташовані на черевній поверхні задньої нирки у вигляді двох білих або жовтих точок. Основна їх функція полягає в процесах іонорегуляції. Вони відіграють важливу роль в процесах адаптації риб до зміни солоності води.

Ендокринна роль підшлункової залози. У підшлунковій залозі синтезуються два гормони: **інсулін** і **глюкагон**, які беруть участь у регуляції вмісту глюкози в крові. Глюкоза надходить до клітин лише під дією інсуліну, який знижує її вміст в крові. Нестача інсуліну

приводить до збільшення вмісту глюкози у крові і до активації жирового обміну за рахунок вуглеводного.

Глюкагон підвищує вміст глюкози в крові у результаті глікогенолізу і призводить також до витрат ліпідів, які накопичуються в печінці. Тобто він є антагоністом інсуліну.

Хромафінні залози виробляють два гормони: адреналін і норадреналін. Їх називають катехоламінами. Фізіологічна дія їх співпадає з дією симпатичної нервової системи: зростає збудливість, сила скорочення серця, звужуються судини внутрішніх органів, підвищується артеріальний тиск, зростає вміст цукру в крові.

Адреналін викликає розширення зіниці ока, розслаблення м'язів кишківника і сечового міхура, підвищення швидкості згортання крові.

Інтерренальні залози знаходяться між нирками у хрящових риб, або в головній нирці навколо кардинальних вен у кісткових риб. Із інтерренальної тканини виділено до 50 різних речовин стероїдної природи. Кортикальні гормони поділяють на дві групи: глюкокортикоїдні – гормони, які мають переважний вплив на обмін вуглеводів; мінералокортикоїди – гормони, які впливають на водно-сольовий обмін риб.

Статеві залози. У статевих залозах риб утворюються чоловічі (андрогени) і жіночі (естрогени) статеві гормони.

Основним джерелом андрогенів (тестостерон, дезоксикортикостерон) є сім'яники риб. Основна роль андрогенів полягає у стимуляції розвитку додаткових статевих органів самців і у формуванні певного типу поведінки. Частково андрогенами обумовлене шлюбне вбрання і забарвлення риб та розвиток гоноподій у деяких живородящих риб.

Найбільш активним гормоном є тестостерон.

Андрогени прискорюють ріст тканин і біосинтез білків, підвищують інтенсивність еритропоезу, посилюють кровотік у тканинах. За низьких концентрацій вони посилюють сперматогенез, а за більш високих – гальмують. Введення андрогенів у корм може прискорювати ріст риби.

Жіночі статеві гормони, які синтезуються в яєчниках, представлені естрогенами і прогестероном. Естрогени у невисоких концентраціях стимулюють диференціювання фолікулів, а у великих дозах пригнічують цей процес. Вони стимулюють біосинтез білка, сприяють затримці в організмі іонів натрію, кальцію, фосфору, води, посилюють розвиток вторинних жіночих статевих ознак, сприяють появі статевої поведінки.

13.3. Практичне використання статевих гормонів

Використання статевих гормонів дозволяє змінювати стать риби, тобто перетворювати самців у самиць і навпаки. Таке перетворення (інверсія статі) має певний сенс при штучному відтворенні та вирощуванні риби. Наприклад, при розведенні лососевих риби більш вигідним є отримання більшої кількості самиць і меншої самців. При товарному вирощуванні тилляпій вигідніше не мати самиць, оскільки вони більш повільно ростуть і досить часто мечуть ікру.

Відомо, що в період статевого дозрівання у риби відбувається зміна спрямованості обміну речовин і фізіологічних реакцій організму. Значна частина елементів живлення використовується на забезпечення генеративного обміну. При цьому зростають кормові

витрати, підвищується чутливість риб до інвазійних і паразитарних захворювань, дещо знижується якість м'яса.

У рибничих господарствах різного профілю з метою усунення таких негативних наслідків нерестового стану риб за дво-трилітнього обороту застосовують гормональне регулювання процесів їхнього розвитку. Наприклад, у форелевих господарствах здійснюють заходи, спрямовані на отримання популяції риб, які складається лише з одних самиць райдужної форелі, які визрівають, як правило, на третьому – четвертому році життя. Одним із шляхів реалізації такої мети є застосування синтетичного естрогену – диетилстильбестроля (ДЕС). Згодовування цього препарату молоді райдужної форелі в складі корму протягом двох місяців приводить до появи у дослідній групі риб біля 80% самок (за співвідношення статей у контрольній групі 1:1) (Дума, Дума, 1982.)

На основі знань щодо ролі гіпофіза в механізмах регуляції діяльності залоз внутрішньої секреції професором Гербицьким був розроблений метод гіпофізарних ін'єкцій, який базується на здатності риб із статевими продуктами, які знаходяться на останніх етапах визрівання, **переходити в нерестовий** (текучий) стан не тільки у результаті природного завершення процесів визрівання, але і під впливом штучного введення в організм гонадотропного гормону гіпофіза. Цей гормон має певну специфічність. Так, гіпофіз коропа годиться для стимулювання визрівання багатьох видів – судака, лосося та ін.. але для самого коропа підходить лише гіпофіз деяких коропових видів риб, наприклад, ляща.

У процесі дозрівання статевих продуктів бере участь цілий ряд ендокринних залоз. Гіпофізарний гормон є лише однією ланкою цієї ендокринної ієрархії.

Запитання для самоперевірки

1. Значення ендокринної системи в організмі риб.
2. У чому проявляється біологічна дія гормонів?
3. Практичне використання статевих гормонів у рибництві.
4. Значення гіпофіза у механізмах регуляції діяльності залоз внутрішньої секреції.

ПЕРЕЛІК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

Основна

1. Аминева В.А. Физиология рыб / В.А. Аминева, А.А. Яржомбек – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. – 200 .
2. Головина Н.А. Гематология прудовых рыб / Н.А. Головина, И.Д.Тромбицкий – Кишинев: Штиинца, 1989. – 158 с.
3. Смит Л.С. Введение в физиологию рыб / Л.С.Смит – М.: Агропроиздат, 1986. – 168 с.
4. Справочник по физиологии рыб / А.А. Яржомбек, В.В. Лиманский, Т.В. Щербина и др. / Под ред. А.А. Яржомбека. – М.: Агропромиздат, 1986. – 192 с.
5. Фізіологія риб: практикум / П.А.Дехтярьов, І.М.Шерман, Ю.В.Пилипенко, А.А.Яржомбек, С.Г.Вовченко. – К.: Вища школа, 2001. – 128 с.

Додаткова

1. Ведемейер Г. Стресс и болезни рыб / Г. Ведемейер, Ф.Мейер, Л. Смит – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. – 127 с.
2. Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб / Н.Т.Иванова – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. – 184 с.
3. Иванов А.А. Физиология рыб / А.А.Иванов – М.: Мир, 2003. – 284 с.
4. Инструкция по физиолого-биохимическим анализам рыбы. – М., 1986. – 56 с.
5. Исследования размножения и развития рыб (методическое пособие). – М.: Наука, 1981. – 222 с.
6. Кляшторин Л.Б. Водное дыхание и кислородные потребности рыб / Л.Б. Кляшторин – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982.– 168 с.
7. Кучеров І.С. Фізіологія людини і тварин. Навчальний посібник / І.С.Кучеров – К.: Вища школа, 1991. – 327 с.
8. Матюхин В.А. Биоэнергетика и физиология рыб / В.А.Матюхин – Новосибирск: Наука, 1973. – 154 с.
9. Методики биологических исследований по водной токсикологии. – М.: Наука, 1971. – 292 с.

10. Общий курс физиологии человека и животных. – М.: Высшая школа, 1991. – 528 с.
11. Пучков Н.В. Физиология рыб / Н.В.Пучков – М.: Пищепромиздат, 1954. – 372 с.
12. Руководство по методике исследований физиологии рыб. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 375 с.
13. Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С.Строганов – М.: Изд-во Московского ун-та, 1962. – Т.1. – 444 с.
14. Свременные вопросы экологической физиологии рыб. – М.: Наука, 1979. – 268 с.
15. Фізіологія сільськогосподарських тварин. Підручник. – К.: Сільгоспосвіта, 1994. – 512 с.
16. Хоар У. Биоэнергетика и рост рыб / У.Хорар и др. – М.: Легпищепром, 1988. – 460 с.
17. Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных: Приспособление и среда, - М.: Мир, 1982. – Кн. 1. – 416с.
18. Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных: Приспособление и среда / К.Шмидт-Ниельсен – М.: Мир, 1982. – 384 с.
19. Шпарковский И.А. Физиология пищеварения рыб: Двигательная функция / И.А.Шпарковский – Л.: Наука, 1986. – 176 с.
20. Экологическая физиология животных. Физиологические системы в процессе адаптации и факторы среды обитания // Руководство по физиологии. – Л.: Наука, 1981. – Ч.2. – 528 с.

Навчальне видання

ФІЗІОЛОГІЯ ТА БІОХІМІЯ ГІДРОБІОНТІВ.

Частина 1

Підручник

Укладачі: ЄВТУШЕНКО Микола Юрійович
ДУДНИК Світлана Василівна
РУДИК-ЛЕУСЬКА Наталія Ярославівна
ХИЖНЯК Меланія Іванівна

Відповідальний за випуск Н.Я. Рудик-Леуська

Комп'ютерна верстка

Видавництво

Підписано до друку Формат 60x84 1/16.
Друк різнографічний. Папір офсетний. Гарнітура Arial.
Ум. друк. арк. 13,6. Тираж 300 примірників. Зам. №

Надруковано у друкарні