

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Т.І.Матвієнко

ФІЗІОЛОГІЯ РИБ З ОСНОВАМИ ГІСТОЛОГІЇ

Конспект лекцій

Одеса
Одеський державний екологічний університет
2024

УДК 597 – 11(075.8)
МЗЗ

Матвієнко Т. І.

МЗЗ Фізіологія риб з основами гістології: конспект лекцій. Одеса: ОДЕКУ,
2024. 128 с.
ISBN 978-966-186-319-3

В конспекті лекцій висвітлені питання, що пов'язані з основними принципами і положеннями загальної фізіології, знайомством із основними принципами функціонування тих чи інших органів (гомологічних або аналогічних) риб.

Розкриті основні функції різних органів та систем.

Розкриті питання фізіологічних процесів, які відбуваються в організмі представників різних видів риб, особливостей їх живлення, травлення, обміну речовин, розмноження, відтворення, механізмів регуляції усіх цих процесів, а також механізмів адаптації організму до зміни екологічних умов навколишнього середовища тощо.

Конспект лекцій для бакалаврів II року навчання денної та заочної форм навчання за спеціальністю 207 “Водні біоресурси та аквакультура”.

УДК 597 – 11(075.8)

*Рекомендовано методичною радою Одеського державного екологічного
університету Міністерства освіти і науки України як конспект лекцій
(протокол № 5 від 25. 04.2024 р.)*

ISBN 978-966-186-319-3

© Матвієнко Т. І., 2024
© Одеський державний
екологічний університет, 2024

ЗМІСТ

ВСТУП.....	5
1 ФІЗІОЛОГІЯ ЦЕНТРАЛЬНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ РИБ. ЗБУДЛИВІСТЬ ТА НЕРВОВА РЕГУЛЯЦІЯ ФУНКЦІЙ РИБ.....	7
1.1 Нервова система риб.....	7
1.2 Головний мозок.....	10
1.3 Спинний мозок.....	14
1.4 Будова і функції вегетативної нервової системи.....	14
1.5 Загальна фізіологія збудливих тканин.....	15
1.6 Передача збудження від нерва до робочого органа.....	21
1.7 Механізм передавання збудження з нерва на скелетний м'яз	24
1.8 Елементи поведінки риб.....	25
2 ФІЗІОЛОГІЯ ОРГАНІВ ЧУТТЯ І РЕЦЕПЦІЇ РИБ (СЕНСОРНА СИСТЕМА РИБ).....	29
3 ВНУТРІШНЄ СЕРЕДОВИЩЕ ОРГАНІЗМУ РИБ ТА ЙОГО РЕГУЛЯЦІЯ. ФІЗІОЛОГІЯ КРОВІ РИБ.....	44
3.1 Кров, лімфа та тканинна рідина як внутрішнє середовище організму.....	44
3.2 Імунітет.....	50
3.3 Лімфатична система риб.....	52
4 ФІЗІОЛОГІЯ СЕРЦЕВО-СУДИННОЇ СИСТЕМИ РИБ.....	53
4.1 Будова кровоносної системи риб.....	54
4.2 Особливості кровообігу.....	57
5 ФІЗІОЛОГІЯ СИСТЕМИ ОСМОРЕГУЛЯЦІЇ ТА ВИДІЛЕННЯ.....	59
5.1 Особливості осморегуляції прісноводних костистих, морських і хрящових риб.....	59
5.2 Органи виділення та їхнє значення для організму.....	62
5.3 Роль травного тракту в осморегуляції риб.....	68
6 СИСТЕМА ДИХАННЯ І ГАЗООБМІН У РИБ.....	70
6.1 Зябровий газообмін.....	70
6.2 Додаткові органи дихання.....	73
6.3 Інші органи газообміну.....	74
7 ФІЗІОЛОГІЯ ЖИВЛЕННЯ І ТРАВЛЕННЯ РИБ.....	76
7.1 Типи живлення риб.....	76
7.2 Захоплення і поїдання їжі.....	76
7.3 Будова травної системи риб.....	77
7.4 Типи травлення.....	80
7.5 Механізм всмоктування компонентів їжі.....	82
8 ОСОБЛИВОСТІ ОБМІНУ РЕЧОВИН У РИБ.....	84
8.1 Обмін речовин як основна функція живого організму.....	84
8.2 Методи вивчення обміну речовин і енергії у риб.....	88

8.3	Енергетичні еквіваленти поживних речовин у риб.....	90
9	ФІЗІОЛОГІЯ РОЗМНОЖЕННЯ РИБ.....	92
9.1	Розмноження риб.....	92
9.2	Стать у риб.....	95
9.3	Овогенез і сперматогенез.....	96
9.4	Запліднення.....	98
10	ЕНДОКРИННА СИСТЕМА РИБ.....	101
10.1	Гормони риб та їх біологічна дія.....	101
10.2	Особливості гормональної регуляції функцій організму.....	103
10.3	Ендокринні залози риб.....	105
11	ВВЕДЕННЯ В ГІСТОЛОГІЮ РИБ.....	111
11.1	Становлення еволюційних ідей у гістології та ембріології. Коротка історія розвитку.....	111
11.2	Предмет, методи та завдання гістології. Сучасні методи дослідження в гістології.....	114
12	ПРЕДМЕТ ЦИТОЛОГІЇ. КЛІТИННА ТЕОРІЯ. ОРГАНІЗАЦІЯ ТА БУДОВА КЛІТИНИ.....	121
12.1	Функції клітини. Цілісність реакції клітини. Життєвий цикл клітин.....	126
	ПЕРЕЛІК ДЖЕРЕЛ ПОСИЛАНЬ.....	129

ВСТУП

Існування фізіології риб як окремої науки зумовлене своєрідністю умов існування і великим господарським значенням риб. Риби є головним продуктом гідросфери, а також об'єктом рибництва. Рибне господарство використовує таких примітивних тварин, як міноги, і таких досконалих риб, як тунці. Необхідно знати фізіологію і таких гігантів, як акули, і таких майже невеликих об'єктів, як личинки деяких риб, довжина яких не перевищує 2 мм. Одні риби мешкають у полярних водоймах за температур, нижчих за точку замерзання чистої води, інші переносять підвищення температури до 40°C.

Більшість видів риб - м'ясоїдні тварини, але багато хто харчується рослинністю і детритом. Риби населяють і прісні води, і водойми із солоністю, що перевищує океанічну. Серед риб є види, що дихають атмосферним повітрям, і види, що добувають кисень із води, деякі види риб здатні значний час існувати в середовищі, яке абсолютно не містить кисню. Серед риб є живородні види, а є такі, що відкладають ікру, деякі популяції риб розмножуються гіногенетично (без участі самців). Деякі органи риб не мають аналогів у інших тварин, наприклад електричні органи, осморегуляторні пристосування, газосекретувальні залози.

Під час ембріонального і личинкового періодів життя риб багато функцій, такі, як дихання, харчування, осморегуляція, здійснюються зовсім інакше, ніж у дорослому стані. Дихання ембріонів і личинок відбувається всією поверхнею тіла, а в дорослих риб є зябра і навіть легені. Ембріони харчуються жовтком, запас поживних речовин у якому у багато разів більший, ніж у самому ембріоні. Дорослі ж риби різними способами поглинають (фільтрують, заковтують, відкушують, жують) і засвоюють найрізноманітнішу їжу. Риби здатні засвоювати багато розчинених у воді речовин і навіть повністю задовольняти свої потреби в низці речовин завдяки біосорбції з розчинів. Всі ці процеси мають свої якісні та кількісні характеристики. Фізіологію риб неможливо вивчати на якомусь одному об'єкті, настільки світ риб різноманітний і дивовижний.

Рибництво використовує дані фізіології для раціоналізації годівлі та складання повноцінних раціонів. На фізіологічних знаннях засновані заходи щодо стимуляції дозрівання статевих продуктів риб.

В цьому зв'язку навчальна дисципліна «Фізіологія риб з основами гістології» є однією з найважливіших складових підготовки фахівців із спеціальності 207 "Водні біоресурси та аквакультура", що розкриває теоретичні аспекти та можливості успішного проведення основних технологічних процесів вирощування риби у водоймах різного типу за різних екологічних умов з метою отримання максимальної продукції найвищої якості. Засвоєння основних положень цієї дисципліни неможливе

без знань, яких набувають майбутні іхтіологи-рибоводи, вивчаючи екологію, гідрологію, гідрохімію, гідробіологію, біохімію гідробіонтів, генетику риб, загальну іхтіологію, ставове рибництво, індустриальне, рибництво в річках, озерах і водосховищах, основи марикультури та інші, що тісно пов'язані з рибництвом, насамперед, через інформацію теоретичного характеру.

Мета вивчення дисципліни « Фізіологія риб з основами гістології» є формування уяви студентами теоретичних і практичних знань особливостей зовнішньої та внутрішньої будови риб (морфологію і анатомію) та рибоподібних, специфіку їх росту, живлення, розмноження, життєвого циклу, міграцій, а також розподілу у навколишньому середовищі, особливості індивідуального розвитку (ембріологію), історію розвитку видів, родів, родин тощо (еволюцію і філогенію). Ознайомлення з особливостями життя груп та найважливіших видів риб. Знання систематики риб та розуміння еволюційних зв'язків між групами, вивчення особливостей розповсюдження.

У результаті вивчення дисципліни студенти повинні: 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.

1 ФІЗІОЛОГІЯ ЦЕНТРАЛЬНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ РИБ. ЗБУДЛИВІСТЬ ТА НЕРВОВА РЕГУЛЯЦІЯ ФУНКЦІЙ РИБ

Нервова система тварин виникла в процесі її еволюції як інструмент, спеціалізований на об'єднанні величезної кількості структур багатоклітинного організму в єдине ціле. Нервову систему хребетних поділяють на центральну нервову систему (ЦНС) і периферичну (ПНР). ЦНС складається із спинного та головного мозку. ПНР включає групу аферентних і еферентних нервів. Аферентні нерви, сприймають нервові імпульси і передають їх ЦНС, а еферентні нерви передають нервові імпульси від ЦНС по різних тканинам та органам.

Спільними ознаками для всіх костистих риб є:

- добре розвинена периферична частина нервової системи;
- структурований по функції спинний мозок;
- сегментарний характер іннервації як опорно-рухового апарату, так та вісцero-вегетативних функцій.

1.1 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 (**екстерорецептори**), 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. 1.1).

В нейроні розрізняють тіло нервової клітини, більш або менш округле, багате на зернисту протоплазму, в якому є кругле велике ядро з ядерцем, 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.

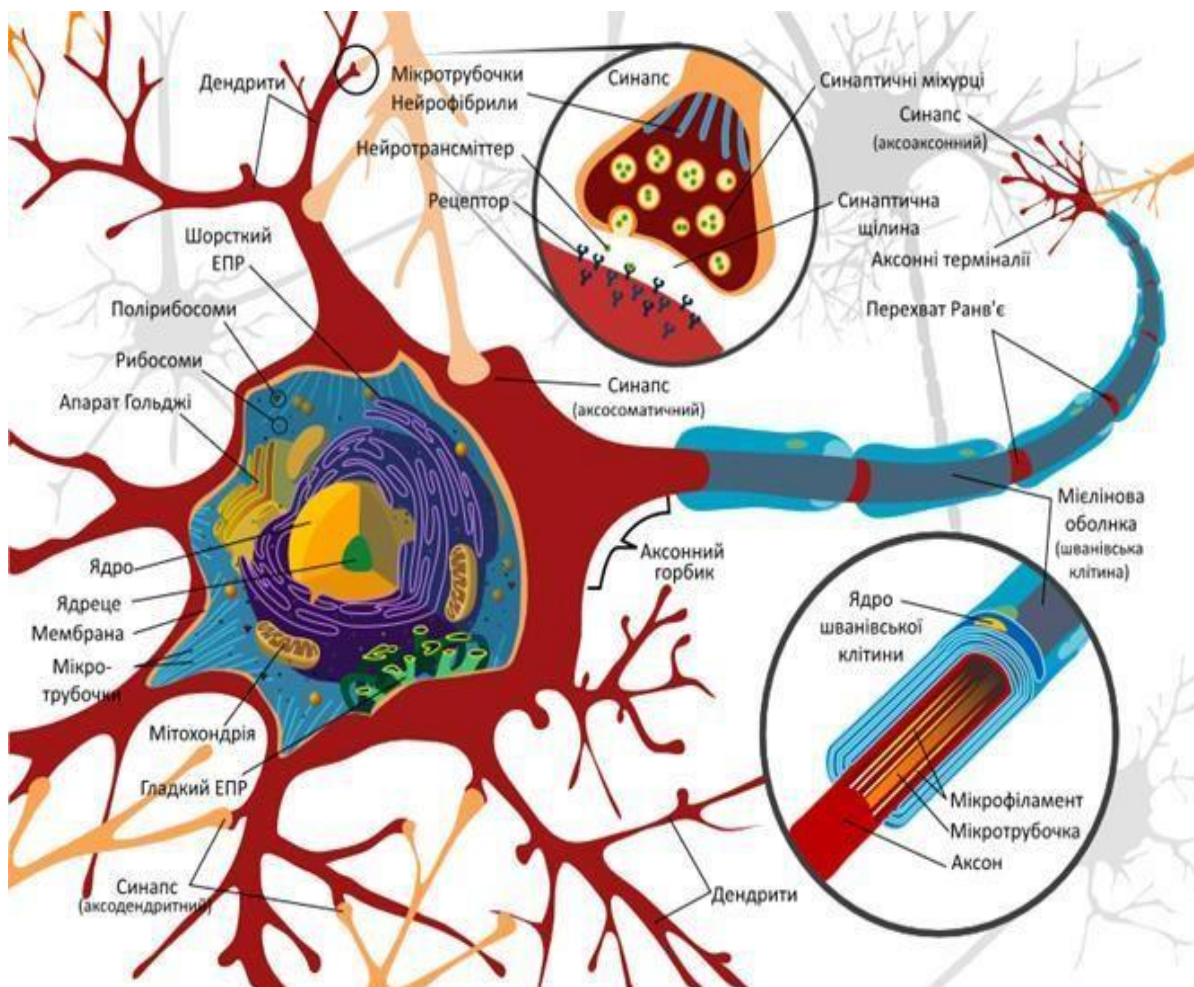


Рисунок 1.1 - Будова нейрону риби

Нейрити нервових клітин на деякій відстані від тіла нейрона дістають оболонку, яка містить в собі велику кількість ліпоїду — мієліну. Зовні мієлінова оболонка вкрита невримлемою або шванівською оболонкою. Одні нервові клітини мають аксони з м'якушевою (мієліною) оболонкою, інші не мають м'якушевої оболонки (безм'якушеві) (рис.1.2).

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 осевого циліндру.

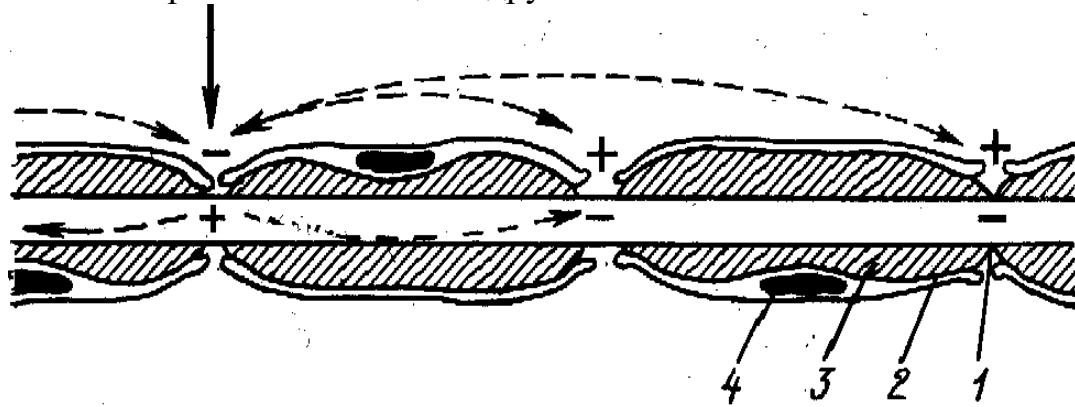


Рисунок 1.2 - Сальтаторне поширення збудження в м'якушевому нервовому волокні від перетяжки до перетяжки: 1 – перетяжка Ранв'є; 2 – шванівська оболонка; 3 – мієлін; 4 – ядро шванівської клітини

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 осевого 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.

1.2 Головний мозок

Зіставлення розмірів головного мозку і всього тіла тварин показує, що у риб головний мозок менше розвинений, чим у наземних хребетних. Він займає в середньому близько 0,15 % маси тіла кісткових риб. Однак міжвидові відмінності досить великі: від 0,6% - у карася до 0,03% - у вугра. Головний мозок риб відрізняється не тільки розмірами, але і рівнем організації.

У головному мозку риб виділяють: передній мозок, проміжний мозок, середній мозок, довгастий мозок та мозочок. Довгий мозок плавно переходить в спинний мозок. Найбільш розвинений мозочок і середній мозок. Середній мозок відповідає за зорову інформацію. Мозочок відповідає за рух. Чим рухливіше риба, тим сильніше розвинений її мозочок. Передній мозок відповідає за нюх. У риб передній мозок не утворює двох півкуль - він примітивніше мозку вищих хребетних – у цьому його відмінність. Довгий мозок відповідає за слух, дотик, дихання, травлення, кровообіг. У проміжному мозку знаходяться важливі залози - епіфіз і гіпофіз. Вони регулюють роботу всього організму і всіх його органів (рис. 1.3).

Ступінь розвитку відділів головного мозку риб різний і багато в чому залежить не тільки від еволюційного положення риби, а й від її екологічної ніші. За добре розвиненого нюху збільшується передній мозок, за добре розвиненого зору - середній мозок, у хороших плавців - мозочок. У пелагічних риб добре розвинені зорові частки і мозочок. У риб, які ведуть малорухливий спосіб життя, мозок характеризується шишкоподібним мозочком. Передній мозок найбільш розвинений у вугра, довгастий - у сазана і язя. Відсутність великих півкуль і слабе морфологічне відокремлення проміжного мозку в риб означає перерозподіл функцій між відділами головного і спинного мозку. Так, вищу інтеграційну функцію в риб виконують середній, проміжний мозок, мозочок і довгастий мозок.

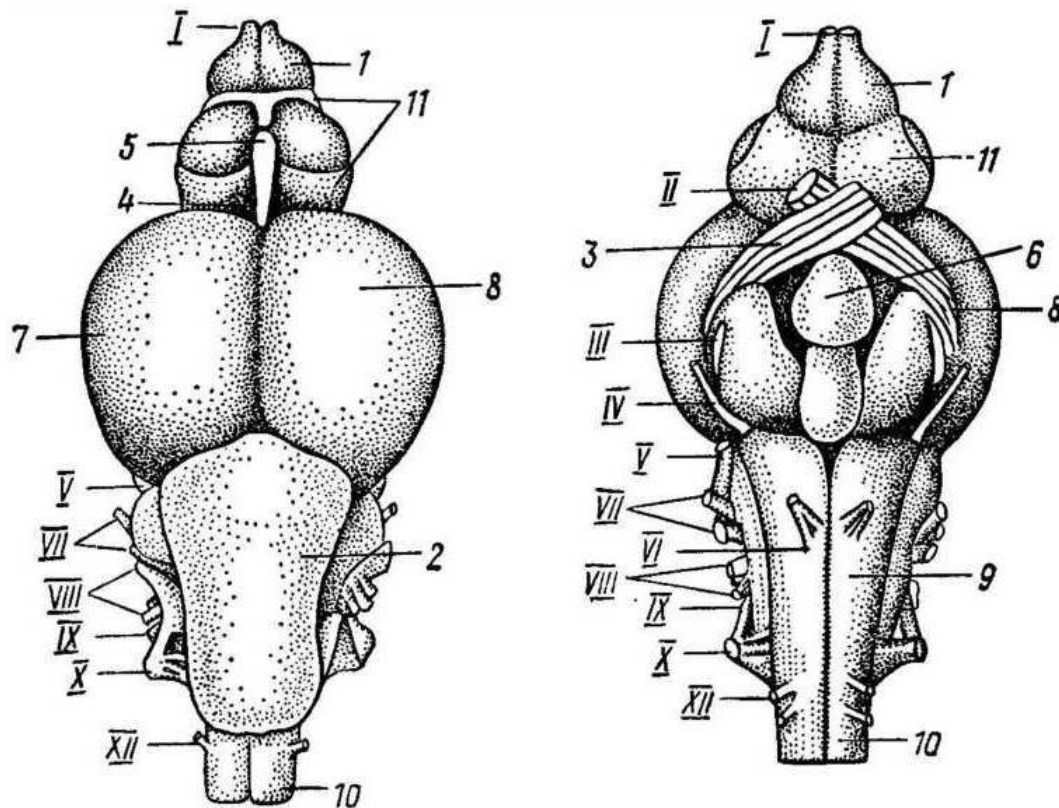


Рисунок 1.3 - Головний мозок форелі (за Відерсгеймом):

1 - нюхова цибулина, 2 - мозочок, 3 - перехрестя зорових нервів, 4 - проміжний мозок, 5 - епіфіз, 6 - гіпофіз, 7 - зорові частки середнього мозку, 8 - середній мозок, 9 - довгастий мозок, 10 - спинний мозок, 11 - передній мозок, I-IX - головні нерви: I - нюховий (чутливий), II - зоровий (чутливий), III - окоруховий, IV - блоковий (руховий), V - трійчастий (рухомо-чутливий), VI - окопросвітний, VII - лицьовий (рухово-сильний), VIII - слуховий (чутливий), IX - язиковотковий, X - блукаючий (рухомо-чутливий), XI - додатковий, XII - під'язиковий нерв.

Передній мозок являє собою частину нюхового апарату риб. У костистих риб передній мозок представлений двома структурами - мантиєю (плащ) і гіпокампом (первинна мантия). Мантия добре розвинена у риб, для яких нюхова сенсорика виходить на перший план у взаємодіях із зовнішнім середовищем. Так, у європейського вугра нюховий мозок займає значну частину головного мозку. Настільки висока чутливість вугра до запахів дає змогу дослідникам вважати передній мозок основним відділом центральної нервової системи, що забезпечує навігаційний пошук під час міграцій риби.

Відомо, що цілісність переднього мозку є обов'язковою умовою для прояву групової поведінки. Після видалення переднього мозку у зграйних риб, вони починають плавати поодинокі. При цьому порушується і процес стайного навчання, тобто вироблення умовних рефлексів у групи риб. Очевидно, що передній мозок риб відіграє важливу роль у формуванні

пристосувальних реакцій.

Проміжний мозок риб відіграє істотну роль в аферентному синтезі зорової інформації і має відношення до утворення умовних рефлексів. Сюди надходить інформація від акустико-латеральної системи і тактильних рецепторів. Він підвищує збудливість інших відділів головного мозку до певних умовних подразників. Проміжний мозок складається з трьох основних частин: дорзальної (епіталамус, епіфіз), середньої (таламус, або зорові горби) і вентральної (підбугор'я, або гіпоталамус).

Основні функції епіфіза - *фоторецепторна та ендокринна*. До епіфіза можна віднести і ще одне давнє утворення головного мозку - вуздечку або габенулярний вузол. Він представлений парою гангліїв, пов'язаних між собою комісурою. Габенулярний вузол має зв'язок, як із переднім мозком, так і з епіфізом.

Таламус у більшості риб морфологічно залежить від середнього мозку. Серед риб лише двоципні з їхнім добре розвиненим зоровим аналізатором і примітивними кінцівками мають здуття таламуса - зорові горби. Таламус пов'язують із функцією руху. При його руйнуванні у риб спостерігаються серйозні порушення координації.

Гіпоталамус у риб ще не оформлений у самостійну морфологічну структуру, проте у функціональному відношенні він самостійний. Його функціональну значущість підкреслює безліч аферентних і еферентних зв'язків, якими гіпоталамус сполучений із переднім, середнім мозком і таламусом. У гіпоталамусі сходяться аферентні потоки від нюхових, смакових, хімічних рецепторів, а також від органів акустико-латеральної системи. До складу гіпоталамуса входять особливі нервові клітини, що здійснюють функцію рецепції. Експериментально доведено чутливість гіпоталамуса до змін осмотичного тиску крові, рН, газового складу крові. Відома його реактивність до електромагнітних полів. Судинний мішок гіпоталамуса вистелений миготливим епітелієм, ворсинки якого чутливі до поздовжніх переміщень риби. Еферентні шляхи, що йдуть від гіпоталамуса до ядер довгастого мозку (трійчастого, слухового, блукаючого нервів), забезпечують його регульовальну роль на вегетативні функції: роботу серця, дихання, травлення тощо. У ядрах гіпоталамуса виявляються нейросекреторні клітини. Нейросекрети гіпоталамуса (серотонін, ендорфіни тощо) відіграють важливу роль у процесі інтеграції діяльності різних відділів нервової системи, формуванні поведінкових мотивацій і запуску складних інстинктів. Нейросекрети гіпоталамуса (релізінг-фактори) стимулюють синтез, накопичення і секрецію тропних гормонів гіпофіза (СТГ, ТТГ, АКТГ, ЛГ, ФСГ). У клітинах гіпоталамуса відбувається синтез вазопресину й окситоцину - гормонів, які накопичуються в гіпофізі.

Гіпофіз розташований під середньою частиною проміжного мозку риби. Гіпоталамо-гіпофізарний тракт об'єднує придаток і проміжний мозок у єдину структуру, але з функціональними відмінностями. Гіпофіз є

нейросекреторним органом. Тісні структурні та функціональні зв'язки ядер гіпоталамуса з гіпофізом лежать в основі нейрогуморальної регуляції фізіологічних функцій.

Середній мозок риб тісно пов'язаний із функцією зору й асоціюється з його зоровими частками. Однак у цей відділ головного мозку надходить потік не лише від зорового аналізатора. Він має сполучення з довгастим, проміжним мозком і мозочком. До ядер середнього мозку підходять аферентні шляхи від органів акустико-латеральної системи, органів нюху, смакових бруньок, тактильних рецепторів і органів загальної хімічної рецепції, тобто в середньому мозку збирається і підсумовується інформація з усіх сенсорних систем риб. У костистих риб у середньому мозку формується примітивна кора (тектум), у ній відбувається синтез висхідної інформації. У корі середнього мозку вищих риб, незважаючи на її примітивну будову, налічують до 10 шарів. Тектум має прямий стосунок до підтримання м'язового тону. У середньому мозку замикаються зв'язки безумовної хапальної реакції із зоровою та акустико-латеральною аферентацією. Вони визначають техніку кидка і захоплення жертви хижаком.

Довгастий мозок розташований на межі спинного і головного мозку і виконує провідникову функцію. До його складу входять як низхідні, так і висхідні шляхи, що з'єднують спинний мозок із різними відділами головного мозку. У довгастому мозку розташовані ядра шести пар черепно-мозкових нервів (V-X). У ньому розташовані центри регуляції вегетативних функцій - дихання, травлення, кровообігу. При односторонньому руйнуванні довгастого мозку спостерігається одностороннє припинення дихальних рухів зябрових кришок. Також у довгастому мозку розташовані центри лицьового нерва (VII пара), пов'язані зі смаковими аналізаторами та органами загальнохімічної рецепції. У сазана, коропа, піскаря, в'юна, сома саме вони забезпечують успішний пошук їжі.

Мозочок - відділ головного мозку, в якому відбувається замикання умовних рефлексів із центрами зорових органів та органів акустико-латеральної системи. Мозочок не тільки забезпечує центральну регуляцію локомоторних реакцій, а й нарівні із середнім мозком бере на себе функцію інтеграції діяльності нервових структур. Потужні нервові пучки з'єднують мозочок із довгастим мозком (мозочково-бульбарний шлях) і лабіринтом (мозочково-вестибулярний шлях). У мозочок тягнуться волокна від ядер VIII і X нервів. У рухливих риб видалення мозочка призводить до дуже сильних змін. Крім порушення координації рухів, тону м'язів у цих риб зникають тактильна чутливість, больові відчуття, порушуються зір і слух. У донних малорухомих риб наслідки видалення менш помітні. Загибель безмозочкових риб настає внаслідок трофічних порушень: виразки шкіри, випадання луски, порушення васкуляризації, астенії. Отже, мозочок риб має стосунок і до регуляції вегетативних функцій.

1.3 Спинний мозок

Спинний мозок є продовженням довгастого мозку. Він має форму округлого тяжа і лежить у каналі, утвореному верхніми дугами хребців. У спинному мозку сіра речовина розташована всередині, а біла - зовні. Функціями спинного мозку є як провідна, так і рефлекторна. Рефлекторна активність спинного мозку проявляється як результат взаємодії його нейронів зі структурами головного мозку за постійного впливу з боку опорно-рухового апарату та вісцеральних органів. У спинному мозку розташовані нейрони, які регулюють функції всіх внутрішніх органів за принципом безумовних рефлексів (діяльність кишечника, сечового міхура). У ньому містяться судинорухові центри, а також центри туловищної мускулатури, хроматофорів, електричних органів.

На відміну від вищих хребетних спинний мозок риб здатний до регенерації та відновлення діяльності. Так, наприклад, після високого перерізання спинного мозку карась нездатний плавати. Через два місяці плавальні рухи в неї відновлюються. При гістологічному дослідженні виявляється регенерація нервових шляхів. Спинний мозок функціонально поділяється на сегменти відповідно до числа хребців, від яких відходять спинномозкові нерви. Вони виходять із вентральних (черевних) і дорзальних (спинних) корінців спинного мозку. Спинномозкові нерви іннервують поверхню тіла, тулубочкові м'язи, а завдяки з'єднанню спинномозкових нервів із гангліями симпатичної нервової системи, і внутрішні органи. Вегетативна нервова система діє незалежно від центральної нервової системи і визначає мимовільну автоматичну діяльність внутрішніх органів навіть у тому разі, якщо її зв'язок із центральною нервовою системою порушено.

1.4 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 посегментно 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 нервово 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.

1.5 Загальна фізіологія збудливих тканин

Будь-яка жива клітина має дратівливість, тобто. здатністю відповідати на впливи зовнішнього середовища (подразники) зміною обміну речовин. Відповідь живий клітини на роздратування відбувається завжди після деякого прихованого (латентного) періоду. Так називають період часу між початком дії подразника та реакцією тканини на його дію. У течія латентного періоду відбуваються зміни, необхідні для того, щоб

виявилася реакція. Зміни, викликані різними подразниками, можуть виявлятися в зміні форми, структури, зростання, поділу, освіті електричної, механічною, тепловий, світловий енергії, переміщенні у просторі, виділенні речовин, концентруванні або виділенні хімічних з'єднань і ін. Подразники, викликають відповідну реакцію клітин, можна розділити на фізичні та хімічні. До фізичним відносять температурні, механічні (удар, укол, тиск, переміщення і пр.), електричні і світлові подразники. До числу хімічних подразників відносить безліч речовин, що мають різний склад і властивості (поживні речовини, ліки, отрути, гормони, ферменти, продукти обміну і інші хімічні з'єднання).

Властивості збудливих тканин. Окремий випадок подразнення – це збудливість. Клітини збудливих тканин спеціально пристосовані до здійснення швидких реакцій у відповідь на роздратування, вони здатні перебувати в трьох різних станах - фізіологічного спокою, збудження і гальмування. При цьому клітини з стани фізіологічного спокою можуть переходити в активні стани – збудження або гальмування, і навпаки. Клітини, перебувають в стані збудження, можуть переходити в стан гальмування, а з стану гальмування - у стан збудження. Швидкість переходу різних клітин або тканин з одного стану в інше значно різниться. Так, рухові нейрони спинного мозку можуть від 200 до 300 раз в секунду переходити зі стану спокою у стан збудження, тоді як вставні нейрони – до 1000 разів. Таким чином, збудливість – це властивість тканини, а збудження - це процес у відповідь реакція на подразнення.

Найбільшу збудливість має нервова тканина, потім м'язова тканина та залозистий (або секреторний) епітелій. Обов'язковими ознаками збудження є зміна мембранного потенціалу, посилення обміну речовин та виникнення діяльності, властивої даної тканини: м'яз скорочується, залоза виділяє секрет, нервова клітина генерує електричні імпульси. Мірою збудливості є поріг збудливості, тобто. та найменша сила подразника, яка здатна викликати збудження. **Поріг подразнення називають реобазою.** Чим вище збудливість тканини, тим меншої сили подразник здатний викликати збудження. Крім того, збудливість можна характеризувати тим часом, протягом якого повинен діяти подразник, щоб викликати збудження, інакше кажучи, порогом часу. Пороговий час називають також **корисним часом** – це найменший час, протягом якого має діяти електричний струм порогової сили, щоб викликати збудження. Корисний час характеризує швидкість течії процесу збудження.

Збудливість тканин збільшується в процесі помірної діяльності та знижується при втомі. Збудливість зазнає фазових змін у час збудження. Як тільки в збудливій тканині виникає процес збудження, вона втрачає здатність відповідати на нове, навіть сильне роздратування. Цей стан називається абсолютною незбудливістю, або абсолютною рефрактерною фазою. Через деякий час збудливість починає відновлюватись. на порогове

роздратування тканина ще не відповідає, але на сильне роздратування відповідає збудженням, хоча амплітуда виникнення потенціалу дії в це час значно знижена, тобто. процес збудження слабкий. Це фаза відносної **рефрактерності**. Після її виникає фаза підвищеної збудливості чи **супернормальності**. В цей час можна викликати збудження дуже слабким подразником, нижче порогової сили. Тільки після цього збудливість приходить в норму.

Механізм м'язового скорочення. Рух - невід'ємна властивість живих організмів. М'язова тканина - найважливіша з тканин гідробіонтів. Вона становить близько 50% і більше маси тіла риби. За морфологічною будовою розрізняють поперечну мускулатуру, до якої належать скелетні м'язи (м'язи тулуба, голови і плавників), гладку мускулатуру, яка входить в склад тканин шлунково-кишкового тракту, кровоносних судин і ін. Мускулатурою змішаного типу є серцевий м'яз.

У більшості риб найбільш розвинені тулубні м'язи, які розділені впоперек перегородками (міосептами) на сегменти. Дані сегменти називаються міомерами. Міомери мають форму порожнистих, що входять один в інший конуси, звернені вершиною до голови риби. Число сегментів дорівнює кількості хребців. У риб витягнутої форми число міомерів близько 100 і більше (вугор), у риб звичайної форми (Короп, окунь, оселедець, лосось, камбала) приблизно 50, у коротких риб (бички, спинороги, ставрида) близько 25 міомерів. Тому основною відмінністю м'язів риб від м'язів ссавців є їх септованість. Тоді як в не септованих м'язах ссавців окремі м'язові волокна поєднуються сполучною тканиною в невеликі пучки, які входять до складу більших пучків. Великі пучки формують окремі м'язи.

Міосепти у риб виконують функцію, аналогічну м'язовим сухожиллям у вищих хребетних тварин. Міосепти можна, можливо розглядати як з'єднувальні містки між м'язовими волокнами сусідніх міомерів.

У одиничний локомоторний акт залучається одночасно кілька сусідніх міомерів, що створює достатньо зусилля для згинання хребетного стовпа. Чим більше міомерів збуджується, тим більший вигин здійснює хребетний стовп і тим більше поштовхове зусилля створює хвостове стебло. У пластинчатожаберних риб міомер має зигзагоподібну форму, причому зигзаги формують великі тупі кути. У костистих риб зигзаги міомерів утворюють гострі кути, тому на поперечному зрізі спостерігається розтин відразу кількох міомерів.

Скелетні м'язи риб морфологічно і функціонально різноманітні. Розрізняють червоні (темні) і білі (світлі) м'язи. Червоні м'язи по масі поступаються білим. Їхня кількість у більшості риб складає кілька відсотків від маси білих м'язів. І лише у активних плавців, що перебувають у постійному русі (тунців, ставриди, макрелі, оселедця) частка червоної мускулатури досягає 20%. Червона мускулатура знаходиться над білою

мускулатурою, безпосередньо під шкірою, здебільшого в латеральній ділянці хвостового стебла та тулуба риби. Темний колір мускулатурі надають залізовмісні білки. М'язові волокна містять велику кількість міоглобіну та цитохромів. У стані спокою кровотік у червоних м'язах у 3 рази перевищує такий у білих м'язах. При збудженні приплив крові до темних м'язів багаторазово зростає. У червоних м'язах міститься мало глікогену і багато ферментів, необхідних для аеробних реакцій. Навіть при граничній напрузі у червоних м'язах активно протікають аеробні процеси. Тому так велика потреба червоних м'язів в кисні і так розвинена в них мережа капілярних судин. (рис. 1.4)

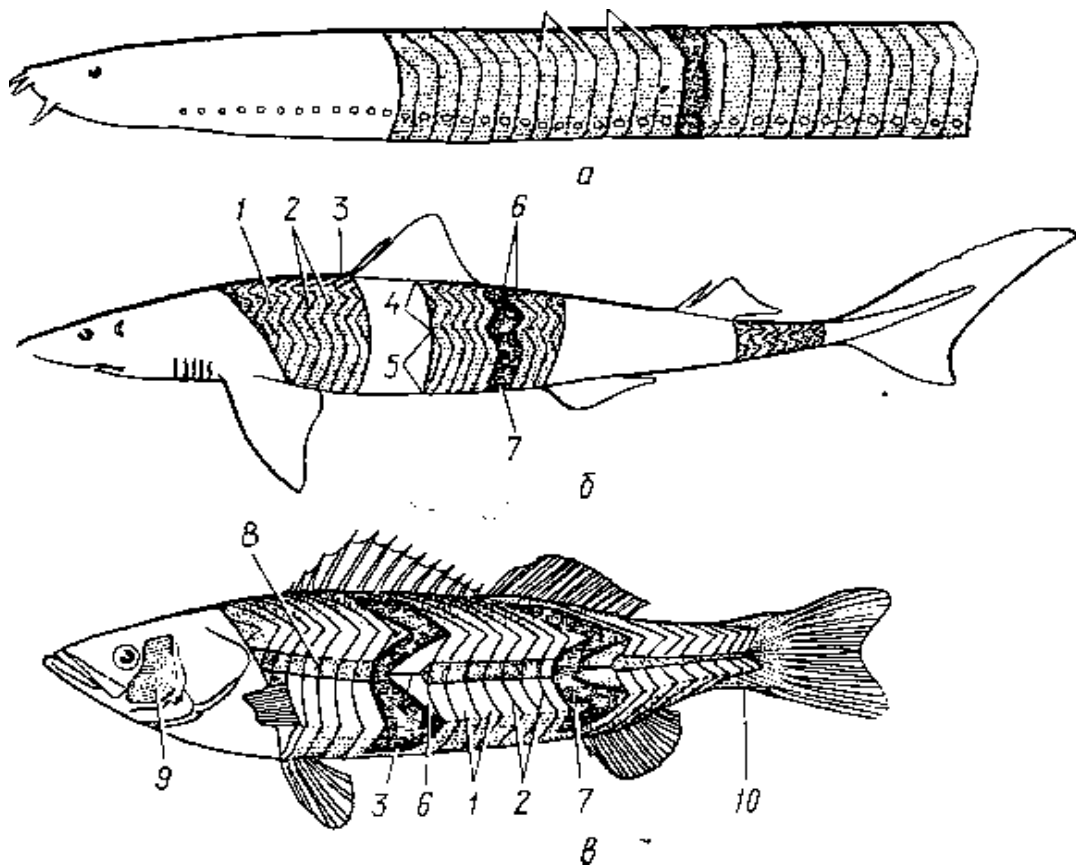


Рисунок 1.4 - Будова мускулатури риб:

а – міксина; б – акула; в – судак;

- 1, 2 – міомери; 3 – міосепти; 4 – спинні м'язи; 5 - латеральні м'язи; 6 - м'язові конуси, спрямовані вперед; 7 - м'язові конуси, спрямовані назад; 8 - поверхнева темна мускулатура; 9 - оперкулярно-щелепна група м'язів; 10 - група м'язів, що зводять і розводять промені хвостового плавця

М'язові волокна червоної мускулатури інервуються повільними нервовими волокнами, тобто. волокнами малого діаметра. Це частково пояснює причини великого латентного періоду червоних м'язів. Однак на кожному м'язовому волокні є кілька кінцевих пластин, гарантуючих

точність виконання команди з центральної нервової системи.

Світлі м'язи у риб складають основну масу активної частини опорно-рухового апарату. Вони відрізняються більш коротким латентним періодом (у порівнянні з темними м'язами), великою швидкістю скорочення і розслаблення. Кровопостачання світлих м'язів не таке інтенсивне, як червоних. У якості джерела енергії світлі м'язи використовують глюкозу. У збуджених світлих м'язах завжди присутня молочна кислота, що свідчить о пріоритет гліколізу в процесі м'язового скорочення. Це підтверджується і високою активністю ферментів анаеробного циклу в світлих м'язах риб.

Будова м'язової тканини. Клітини, які утворюють м'язову тканину, називаються м'язовими волокнами. М'язове волокно має довжину 10-12 мм та товщину від 10 до 100 мкм. Плазматична мембрана м'язового волокна називається сарколемою. А внутрішньоклітинна рідина - саркоплазма. Сарколемма визначає пружні властивості м'язового волокна і, отже, такі властивості м'язової тканини як міцність і пружність.

Білки м'язових клітин скомпоновані таким чином, що утворюють окремі м'язові нитки. Вони бувають двох типів: товсті і тонкі. Товсті нитки мають діаметр 15 нм і містять білок міозин, а тонкі мають діаметр 7 нм і складаються з актина, тропоніна та тропоміозина.

1) *Міозин.* Товсті нитки в скелетних м'язах складаються з молекул міозину, зібраних в пучок. Молекула міозину містить два ідентичні поліпептидні ланцюги. Кожен поліпептидний ланцюг має структуру α -спіралі, причому обидва поліпептидні ланцюги молекули міозину утворюють суперспіраль, тобто. закручені відносно один одного, утворюючи двоспіральну структуру. на одному кінці молекули міозину обидва поліпептидні ланцюги мають глобулярні структури (глобулярні голови).

Міозин є не лише найважливішим структурним білком, а й дуже важливим ферментом аденозинтрифосфатазою, який каталізує гідроліз АТФ з утворенням АДФ та фосфорної кислоти. Молекула міозину має дві каталітичні ділянки, по одній в кожному з глобулярних фрагментів.

2) *Актин* – основний компонент тонких ниток. Існують дві форми цього білка: G-актин (глобулярний актин) і F-актин (фібрилярний актин). Глобулярний актин виступає в якості мономеру в структурі F-актину, причому F-актин складається з двох G-актинових ланцюгів, утворюють суперспіраль. За своєю структурою F-актин схожий на дві нитки намиста, в яких намистинками служать молекули G-актину.

3) *Тропоміозин* – також є компонентом тонких ниток. Молекули тропоміозину складаються з двох дуже подібних, але не ідентичних поліпептидних ланцюгів. Обидва ланцюги мають конформацію α -спіралі, закручені, утворюючи суперспіраль, аналогічну суперспіралі хвоста міозину. Тропоміозин пов'язаний із F-актином. Кожна молекула тропоміозину має довжину приблизно рівну розмірам 7 G- актинових

глобул, причому сусідні молекули тропоміозину трохи перекриваються між собою, так що утворюється безперервна тропоміозіновий ланцюг, що йде вздовж F-актинового волокна. Оскільки F-актин складається з двох ниток, з ним пов'язані і два тропоміозінові ланцюжки.

4) *Тропонін* ще один компонент тонких ниток. Тропонін представляє собою сферичну молекулу, що складається з трьох різних субодиниць. Субодиниці, що входять до складу молекули тропоніну, отримали назву в відповідно з виконуваними ними функціями. Тропонін Т (тропонінзв'язуючий компонент), тропонін І (інгібує компонент), тропонін С (кальцій зв'язуючий компонент).

Товсті та тонкі м'язові нитки є основними компонентами міофібрил. **Міофібрили** - це органели, відповідальні за скорочення м'язових клітин. Вони зібрані в паралельні пучки та займають основне простір клітини. Кожна міофібрила представляє собою довгу тонку нитку з переміжними світлими і темними ділянками, що і надає м'язу смугастість під фазово-контрастним мікроскопом. Більш світлі зони представляють собою ізотропні, або І-смуги (І-диски), а темні анізотропні, або А-смуги (А-диски). У центральній частині А-смуги є дещо менш темна ділянка, званий Н-зоною. У середині Н-зони проходить вузька чорна смужка - М-лінія. І-диски перетинаються навпіл щільної поперечною пластиною, так званою Z-лінією або Z-пластиною. Відрізок від однієї Z-лінії до іншої розглядають як структурний елемент міофібрили і називають **саркомером**. Саркомери багаторазово повторюються на протязі всієї міофібрили.

Крім ниткоподібних структур – міофібрил та протофібрил, у складі м'язового волокна скелетних м'язів виділяється добре розвинена *тубулярна система* - мережа каналів і трубочок. Сарколемма утворює розгалужені випинання, що проникають в область Z-пластин. Їх називають Т-каналцями. До Т-каналців прилягає інша тубулярна система, яка відноситься до саркоплазматичного ретикулуму. Вона утворює складну комірчасту мережу навколо саркомери. Ця мембранна мережа має дуже високу ферментативну активність. Вона ж виступає в ролі депо іонізованого кальцію, без якого неможливо м'язове скорочення.

Гладкі м'язи утворюють стінки внутрішніх трубчастих органів. У них немає поперечної посмугованості, так як немає впорядковано розташованих товстих та тонких протофібрил. Крім специфіки фібрилярного апарату гладкі м'язи відрізняються від поперечнопосмугованій ще і слаборозвиненою тубулярною системою.

Не всі волокна в гладкому м'язі мають контакти з нервовим закінченням. Тому рухова одиниця гладких м'язів має специфічну будову. Вона включає нервові закінчення вегетативного нерва, кінцеву пластинку та групу з 5-10 м'язових клітин, які мають контакти між собою. Звичайно, що така одиниця реагує на нервову стимуляцію повільно. Скорочення гладких м'язівносять характер повільних і тривалих, що і потрібно для

забезпечення перемішування і просування хімусу по травній трубці, виділення жовчі, сечі, виверження статевих продуктів при ікрометанні і т.д.

1.6 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. 1.5 — 1.6). **Периферичний синапс** — це ділянка контакту між аксоном і клітинами робочого органу).

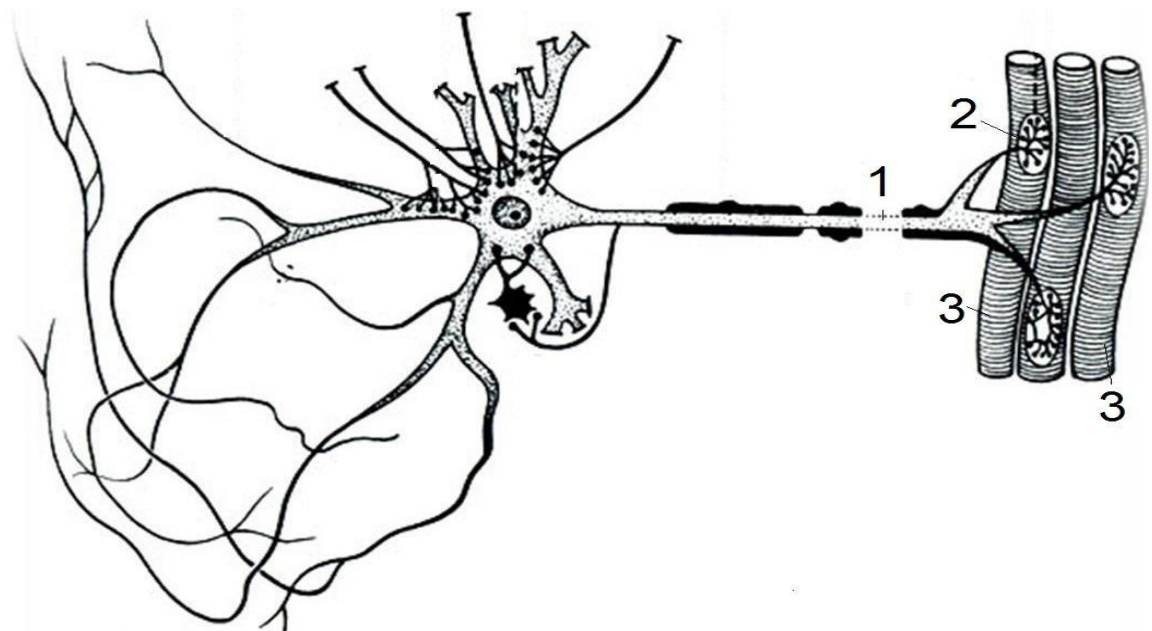


Рисунок 1.5 - Схема периферичного синапсу
1 — аксон; 2 — синапс; 3 — працюючий орган (скелетний м'яз)

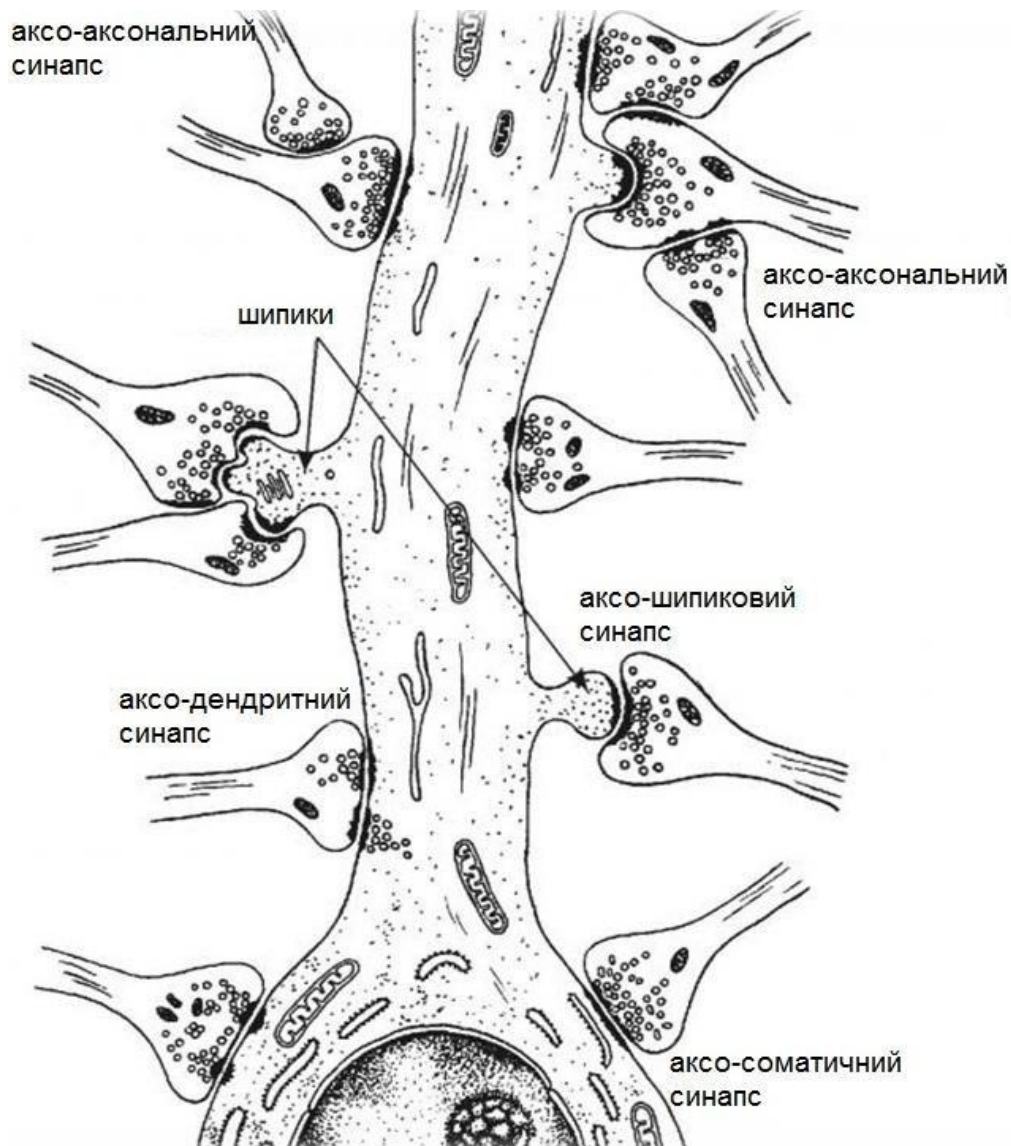


Рисунок 1.6 - Схема центрального синапсу

Синапс складається із трьох основних елементів — пресинаптичної мембрани, постсинаптичної мембрани і синаптичної щілини, яка заповнена міжклітинною рідиною (рис. 1.7).

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.**

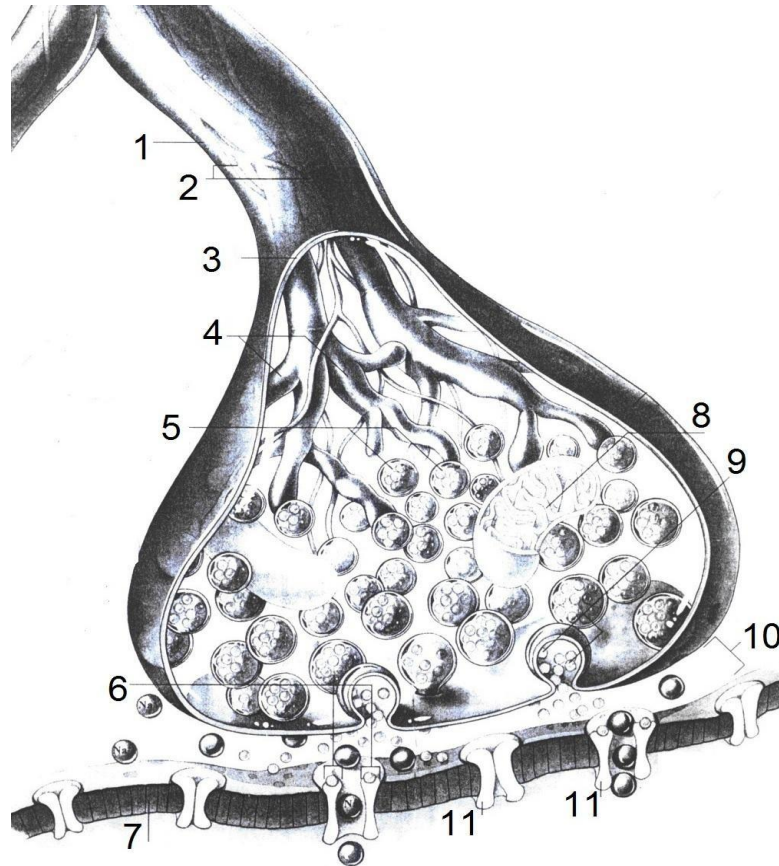


Рисунок 1.7 - Будова синапса

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

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.

1.7 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 нерве 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.

1.8 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 звана панічна оборонна реакція 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 корокових риб допомагає їм уникати задухи поблизу дна. Відношення до умов середовища і напрямки 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 рефлексі відрізняються нестійкістю протягом одного досліду, вони швидко слабнуть і згасають на інший день. У костистих риб умовні рефлексі 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 рефлексі, 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 коливальності. Часто лідером виступають особини, які мають індивідуальний досвід в даній ситуації. Наприклад, коропа легше навчаються брати корм на льоту, якщо до них підсаджена форель. Дикі коропа 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 тилапій 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 маскулінізуватись — перетворюватись у самців під дією власної гормональної системи.

Статева поведінка риб може досягати значної складності,

включаючи елементи «демонстрації краси», «залицяння», «суперництва».

Ряд риб будують «гнізда» — риють ґрунт, очищують камені і травинки, споруджують пінисті шапки, навіть склеюють своєю слиною справжні споруди із водоростей (рис. 1.8).

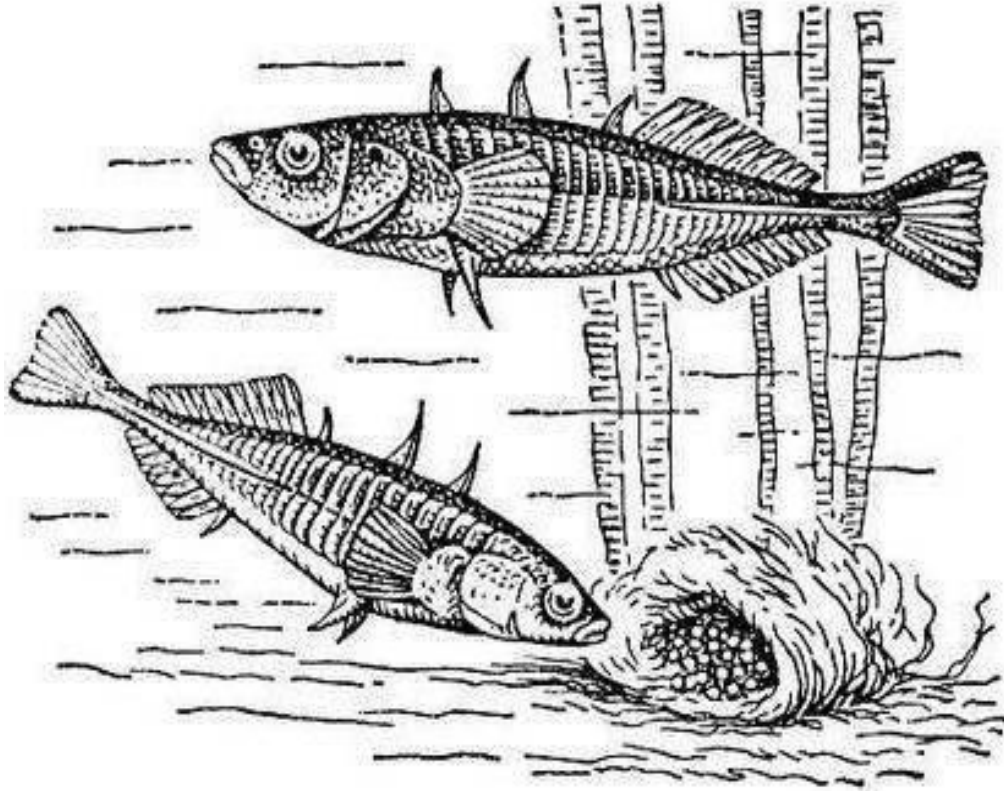


Рисунок 1.8 - Турбота про потомство у риб

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.

Питання 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.

2 ФІЗІОЛОГІЯ ОРГАНІВ ЧУТТЯ І РЕЦЕПЦІЇ РИБ (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, сейсмосенсорні органи, термо- та електрорецептори, органи слуху, зору тощо.

Органи сприйняття навколишнього середовища (органи чуття) риб мають низку особливостей, що відображають їхню пристосованість до умов життя. Отримання інформації про фізичні та хімічні характеристики середовища називається рецепцією. Структури організму, що сприймають цю інформацію, називаються рецепторами, тобто приймачами. Здатність риб сприймати інформацію з навколишнього середовища різноманітна. Їхні рецептори можуть уловлювати різні подразнення як фізичної, так і хімічної природи: тиск, звук, колір, температуру, електричні та магнітні поля, запах, смак. Одні подразнення сприймаються внаслідок безпосереднього дотику (дотик, смак), інші - на відстані. Органи, що сприймають хімічні, тактильні (дотик), електромагнітні, температурні та інші подразнення мають просту будову. Подразнення вловлюються вільними нервовими закінченнями нервів на поверхні шкіри. У деяких груп риб вони представлені спеціальними органами або входять до складу бічної лінії.

Хеморецепція риб. У водних тварин спеціалізовані рецептори контактують із речовинами, що перебувають у розчиненому стані, тому характерний для наземних тварин чіткий розподіл на рецептори нюху, що сприймають леткі речовини, і рецептори смаку, що сприймають речовини, які перебувають у рідкому стані, у водних тварин не проявляється. У зв'язку з особливостями середовища проживання риб велике значення мають хімічні подразники, які сприймаються за допомогою нюху або органів, що забезпечують сприйняття смаку, зміну активності середовища тощо.

Здатність реагувати на хімічні сполуки називається хеморецепцією, а органи, що відчують, - хеморецепторами. Хеморецепція допомагає риbam відшукувати й оцінювати їжу, особин свого виду, уникати ворогів, орієнтуватися в навколишньому середовищі, захищати територію.

Органи нюху риб. У риб, як і в інших хребетних, органи нюху розташовані в передній частині голови і представлені парними нюховими (носовими) мішками (капсулами), що відкриваються назовні ніздрями (рис.2.1). Дно носової капсули вистелене складками епітелію, в якому є спеціальні рецептори. Зовнішня поверхня чутливої клітини забезпечена віями, а основа пов'язана із закінченнями нюхового нерва. Рецепторна поверхня органа велика, так, наприклад, на 1 мм² нюхового епітелію у невеликої прісноводної рибки - гольяна звичайного (*Phoxinus phoxinus*) - припадає 95 тис. рецепторних клітин. Найбільш чутливий нюх у прохідних риб. Зокрема далекосхідні лососі абсолютно точно знаходять шлях від місць нагулу в морі до нерестовищ у верхів'ях річок, де вони вивелися кілька років тому. При цьому вони долають величезні відстані і перешкоди - течії, пороги, перекати. Нюхові рецептори риб, крім хімічних сполук, здатні також сприймати й механічні впливи (струмені потоку води) та зміни температури.

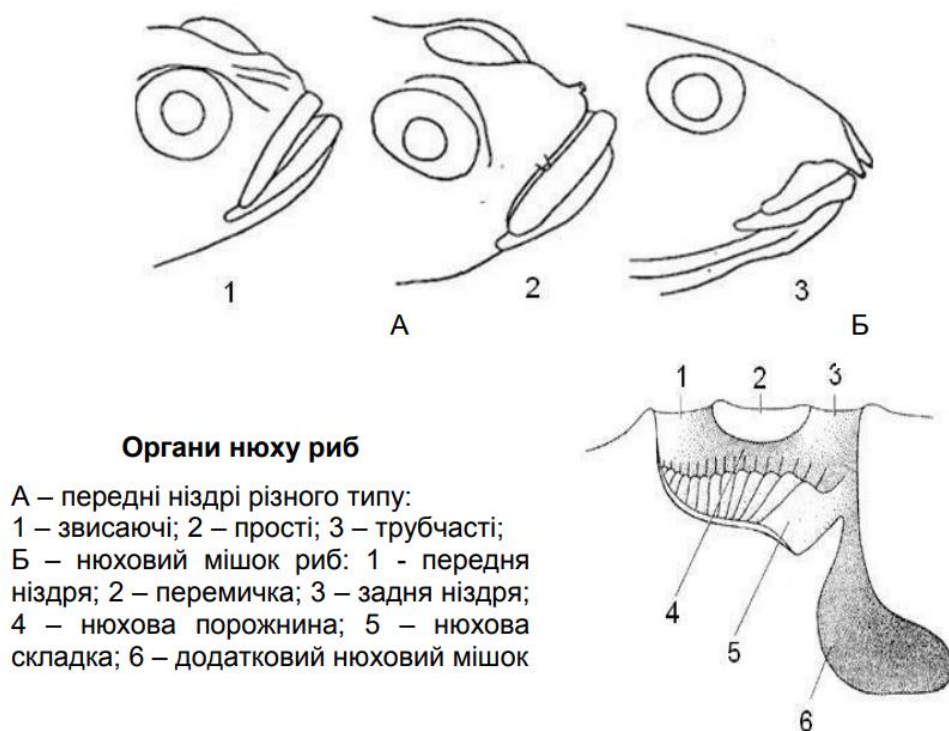


Рисунок 2.1 – Органи нюху риб

Аналізатори смаку риб. Сприйняття смаку рибами не обов'язково пов'язане з ротовою порожниною, тому що смакові бруньки розташовані в слизовій оболонці не тільки ротової порожнини, а й на губах, у глотці, на

вусиках, зябрових пелюстках, плавникових променях, а також на всій поверхні тіла, зокрема на хвості. Смакові бруньки утворені скупченнями чутливих і опорних клітин. Основи чутливих клітин смакових бруньок обплетені розгалуженнями лицьового, блукаючого і язикоглоткового нервів. Риби розрізняють гірке, солоне, кисле, солодке.

Чутливість органів смаку в деяких риб дуже висока. Так, наприклад, печерні риби сімейства Харацінових (*Anoptichthys jordani*), будучи сліпими, відчують розчин глюкози в концентрації 0,005%. Деякі риби розпізнають зміни солоності до 0,3%, вміст катіонів водню - в інтервалі рН від 0,05 до 0,007, вуглекислоти - до 0,5 г/л, хлориду натрію - в інтервалі від 0,001 до 0,005 моля на літр (коропові), а гольян звичайний навіть 0,00004 моля на літр.

Органи смаку і смакова рецепція. Нюхова рецепція риб здійснюється за схемою, наведеною на рис.2.2.

Органи хімічної чутливості 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.2.3), які формуються закінченнями лицьового (V11) (на шкірі і вусиках), язиково-глоткового (1X) і блукаючого (X) в ротовій порожнині та на зябрах нервів; клубковидними і куцувидними 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. Вони знаходяться у товщі багатошарового епітелію.

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

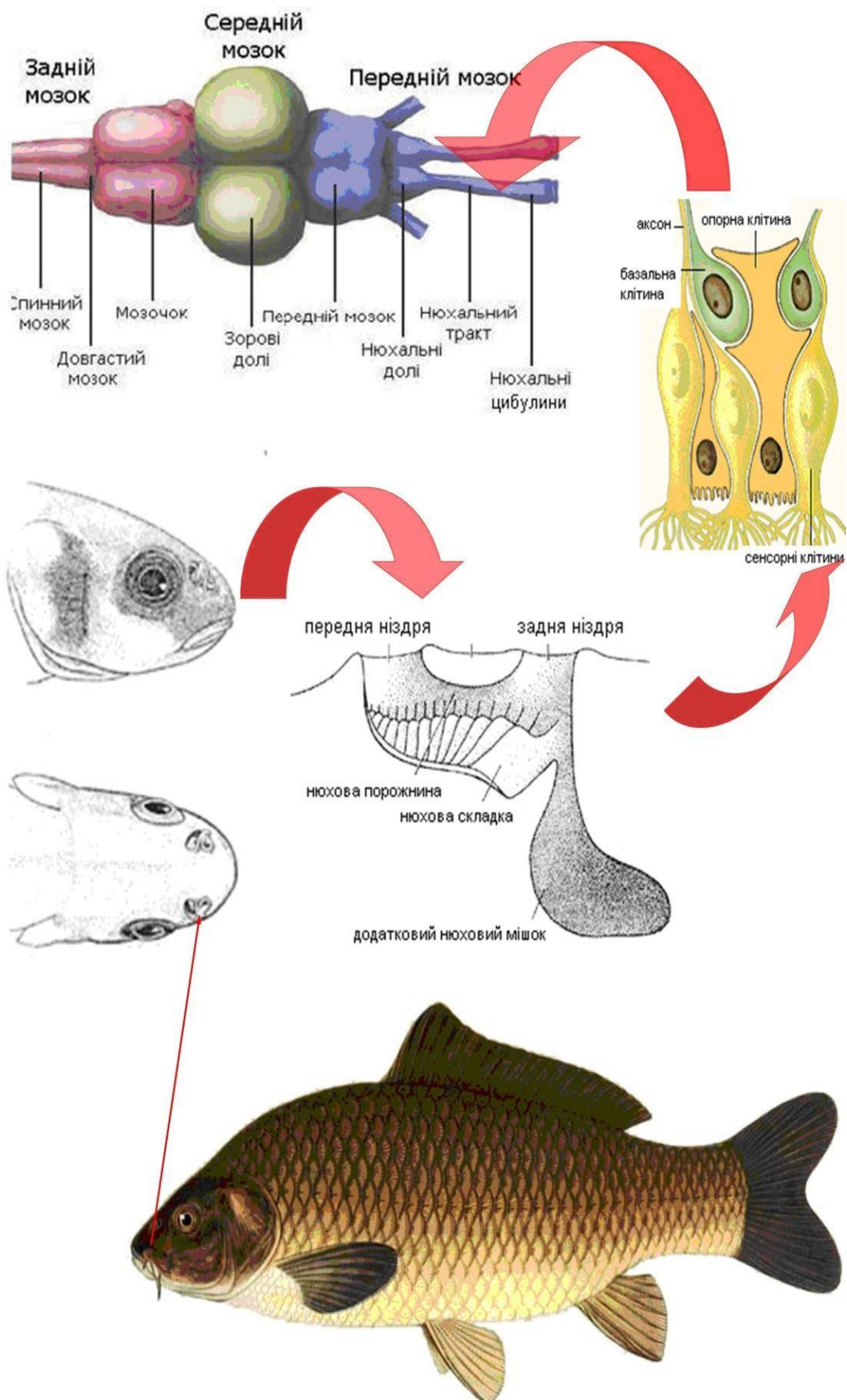
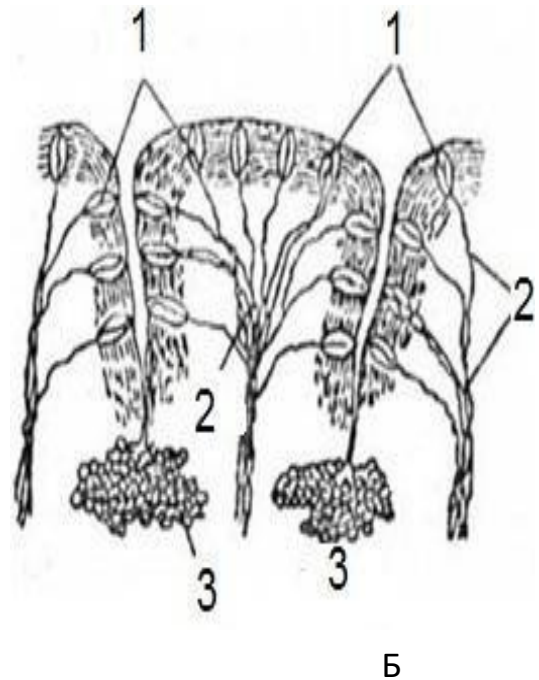
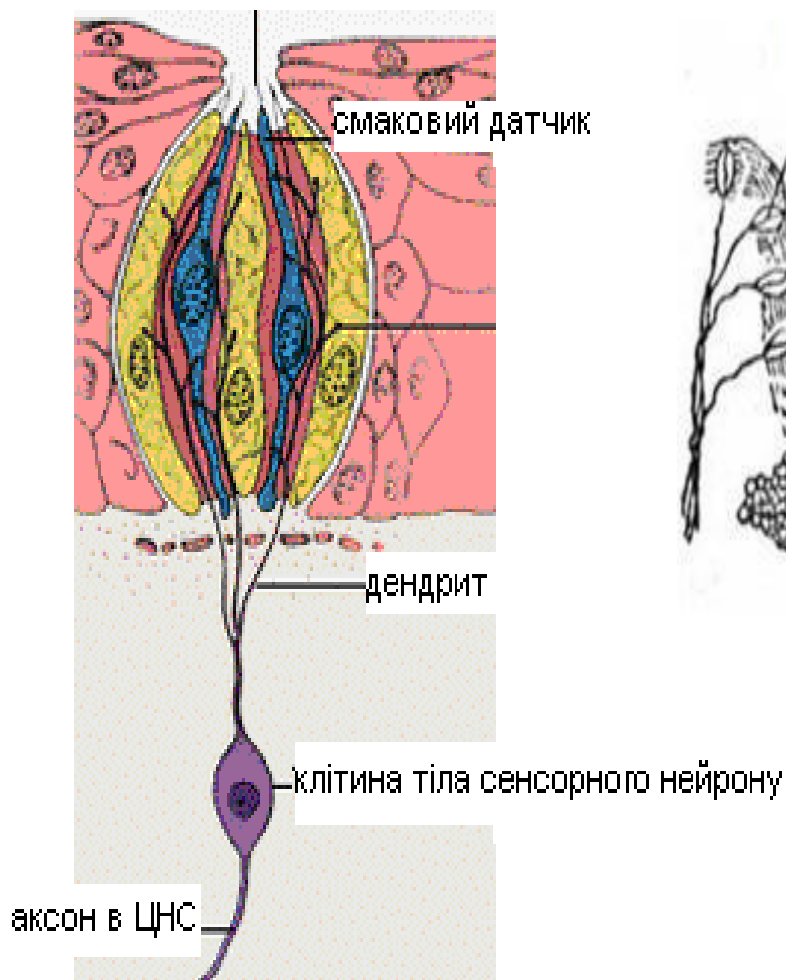


Рисунок 2.2 - Нюхова рецепція риб



А

Рисунок 2.3 - Смакова цибулина риб

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

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 риб розташований у довгастому мозку (рис. 2.4).

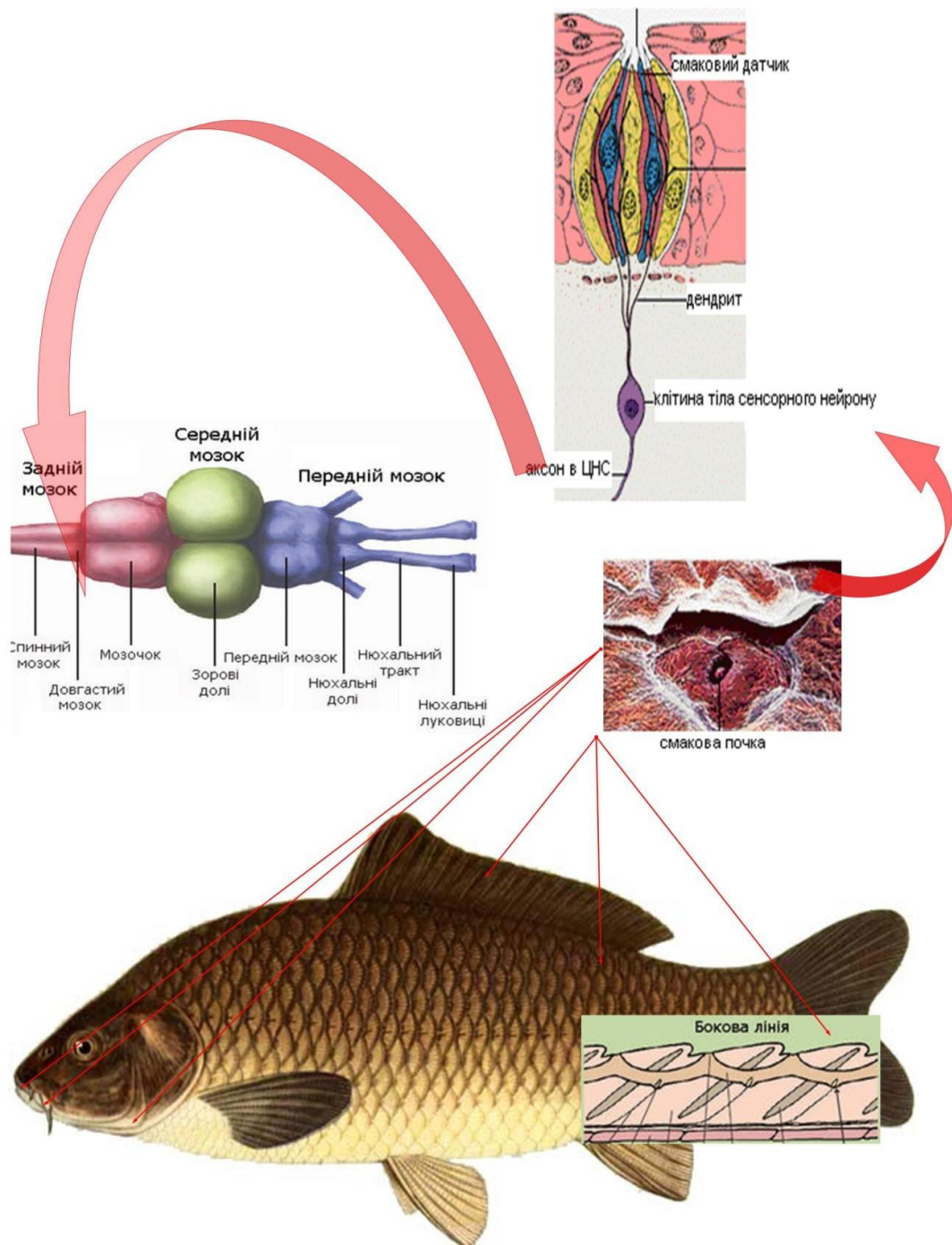


Рисунок 2.4 - Смакова рецепція у риб

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 рази).

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.

Екстерорецепція у риб. Специфічним органом, властивим тільки рибам і амфібіям, які живуть у воді, є орган бічного чуття, або бічної лінії. Це сейсмосенсорний спеціалізований шкірний орган. Органи бічної лінії пов'язані з центральною нервовою системою блукаючим нервом (рис. 2.5).

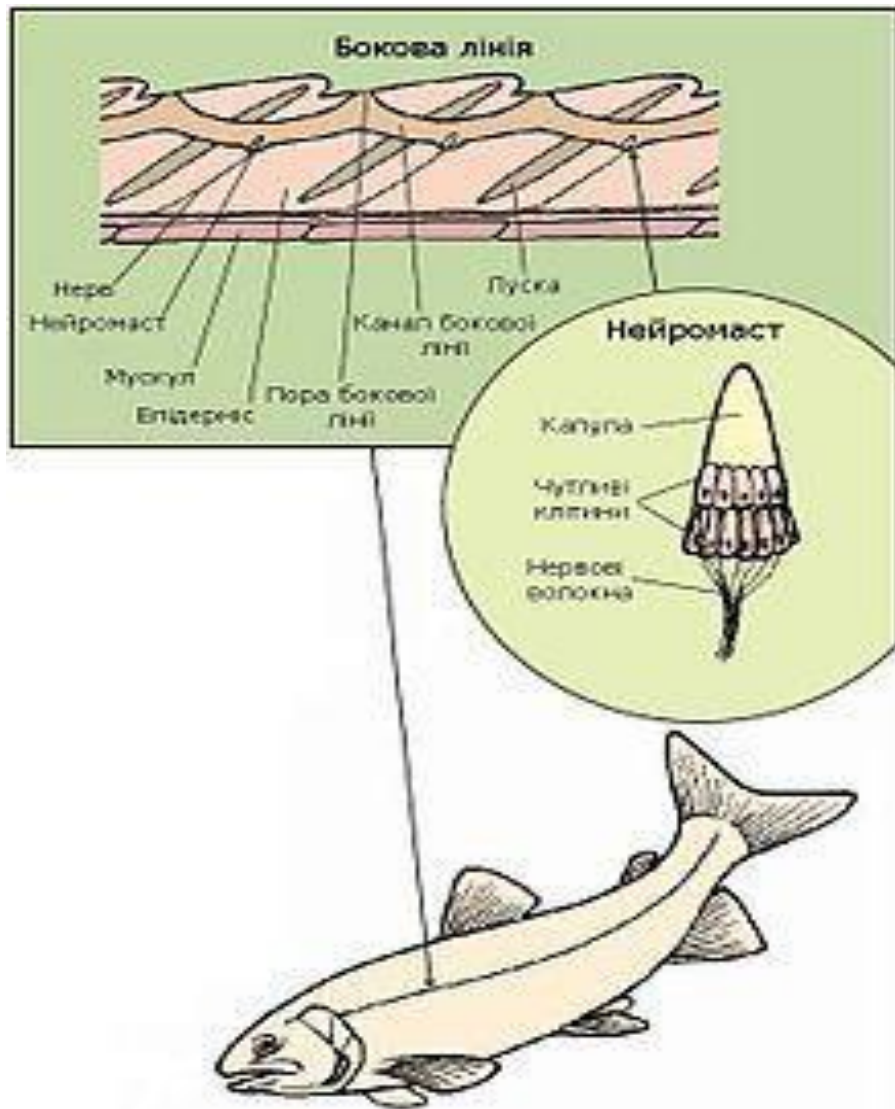
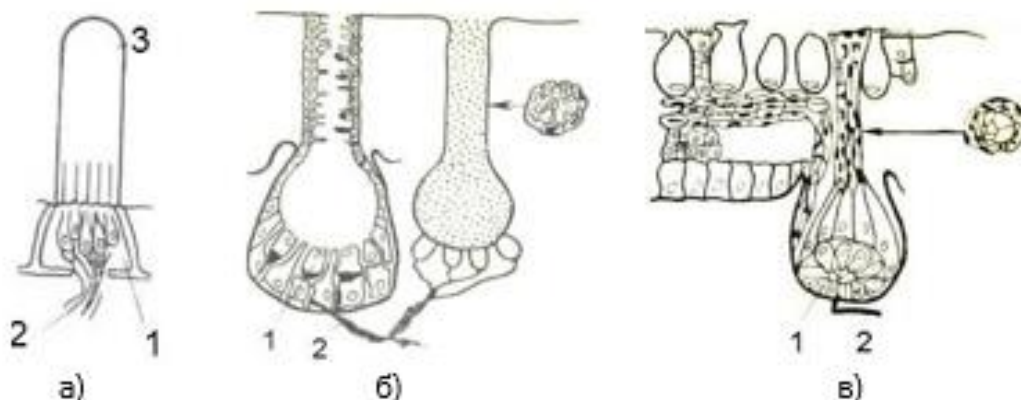


Рисунок 2.5 - Сенсорна система бокової лінії риб

Бічна лінія може бути повною, тобто тягнутися по всій довжині тіла, або неповною і навіть відсутньою, але в останньому випадку сильно розвиваються головні канали, як, наприклад, в оселедців. Бічною лінією риба відчуває зміну тиску поточної води, вібрації низької частоти, інфразвукові коливання та електромагнітні поля. Риби здатні виявляти поверхневі хвилі, течії, а також підводні нерухомі (скелі, рифи) і рухомі предмети (вороги, здобич). Бічна лінія - вельми чутливий орган (рис.2.6). Так, наприклад, акули вловлюють рух риб на відстані 300 м, прохідні риби відчувають у морі навіть незначні струми прісної води.



. Рисунок 2.6 - Нейромасти бокової лінії риб
а – звичайний орган (капула); б – ампулярні органи; в – горбочкові органи; 1 – рецепторні клітини; 2 – нерв; 3 – капула

Здатність уловлювати відбиті від різних об'єктів хвилі дуже важлива для глибоководних риб, оскільки в темряві великих глибин неможливе звичайне зорове сприйняття. Механічні травми і біль риби, мабуть, відчувають слабкіше, ніж інші хребетні. Так, акули, що накинулися на здобич, не реагують на удари гострим предметом у голову.

Терморцепція риб. Терморцепторами слугують розташовані в поверхневих шарах шкіри вільні закінчення чутливих нервів, за допомогою яких риби сприймають температуру води. Розрізняють рецептори, що сприймають тепло (теплові) і холод (холодові). Так, наприклад, у щуки точки сприйняття тепла знайдені на голові, а сприйняття холоду - на поверхні тіла. Костисті риби вловлюють перепади температури в діапазоні 1-0,40С. У форелі можна виробити умовний рефлекс на дуже незначні (менш як 0,10С) і швидкі зміни температури. Чутливі до температурних змін бічна лінія і головний мозок. У мозку риб виявлено чутливі до температури нейрони, подібні до нейронів у центрах терморегуляції ссавців. У форелі в проміжному мозку є нейрони, що реагують на підвищення і зниження температури.

Органи електричного чуття риб. Органи сприйняття електричного та магнітного полів розташовуються в шкірі на всій поверхні тіла риб, але головним чином у різних ділянках голови. Ці органи мають значний подібністю до органів бічної лінії і являють собою ямки, заповнені слизом, що добре проводить струм, на дні яких містяться чутливі клітини (електрорецептори), передають нервові імпульси в мозок. Іноді такі клітини входять до складу бічної лінії. Електричними рецепторами у хрящових риб служать і ампули Лоренціні. Аналіз інформації, одержуваної електрорецепторами, здійснює аналізатор бічної лінії, який розташований у довгастому мозку та мозочку. Чутливість риб до струму досить висока. Так

короп відчуває струм напругою від 0,06 до 0,1 В/см², форель - від 0,02 до 0,08 В/см² карась 0,008...0,0015 В/см².

Органи зору риб. Головним органом зору риби є око, хоча є й деякі інші світлочутливі структури, що мають різний ступінь розвитку в різних видів. Аналізатори зору влаштовані в основному так само, як у інших хребетних. Схожий з іншими хребетними і механізм сприйняття зорових відчуттів. Світлова хвиля надходить в око через прозору рогівку, а далі зіниця (отвір у райдужній оболонці) пропускає її на кришталик, який передає (фокусує) світло на внутрішню стінку ока (сітківку), де і відбувається його безпосереднє сприйняття. Сітківка складається зі світлочутливих (фоторецепторних), нервових і опорних клітин. Світлочутливі клітини розташовуються з боку пігментної оболонки. У їхніх відростках, що мають форму паличок і колбочок, є світлочутливий пігмент. Кількість цих фоторецепторних клітин дуже велика. Так на 1 мм² сітківки у коропа їх налічується близько 50 тис. фоторецепторних клітин, у кальмара - 162 тис. шт. Для порівняння, у людини на 1 мм² сітківки припадає близько 400 тис. фоторецепторних клітин. За допомогою складної системи контактів кінцевих розгалужень чутливих клітин і дендритів нервових клітин світлові подразнення надходять до зорового нерва. Колбочки за яскравого світла сприймають деталі предметів і колір. Вони вловлюють довгі хвилі спектра. Палички сприймають слабке світло, але детального зображення створити не можуть. Сприймаючи короткі хвилі, вони приблизно в 1000 разів чутливіші за колбочки. Положення і взаємодія клітин пігментної оболонки, паличок і колбочок змінюється залежно від освітленості. На світлі пігментні клітини розширюються і прикривають палички, що знаходяться біля них; колбочки підтягуються до ядер клітин і таким чином пересуваються до світла. У темряві до ядер підтягуються палички і опиняються ближче до поверхні. Колбочки наближаються до пігментного шару, а пігментні клітини, що скоротилися в темряві, прикривають їх (рис. 2.7).

Кількість рецепторів різного роду залежить від способу життя риб. У денних риб у сітківці преvalюють колбочки, у сутінкових і нічних - палички. Так у миня паличок у 14 разів більше, ніж у щуки. У глибоководних риб, що живуть у темряві, колбочок немає, а палички стають більшими і кількість їх різко збільшується (до 25 млн. на 1 мм² сітківки), тому ймовірність уловлювання навіть слабкого світла зростає. Більша частина риб розрізняє кольори.

Деякі особливості в будові очей риб пов'язані з особливостями життя у воді. Вони еліпсоподібної форми і мають сріблясту оболонку між судинною і білковою, багату на кристалики гуаніну, що надає оку зеленувато-золотистого блиску. Рогівка у риб майже плоска (а не опукла), кришталик кулястий (а не двоопуклий), що дає змогу розширити поле зору. Отвір у райдужній оболонці (зіниця) може змінювати діаметр тільки в невеликих межах. Повік у риб, як правило, немає. Лише акули мають

миготливу перетинку, що закриває око, як фіранка, і деякі оселедці та кефалі мають жирову повіку (прозору плівку, яка закриває частину ока). У риб відсутні слізні залози, оскільки на відміну від наземних тварин їм немає необхідності змочувати очне яблуко.

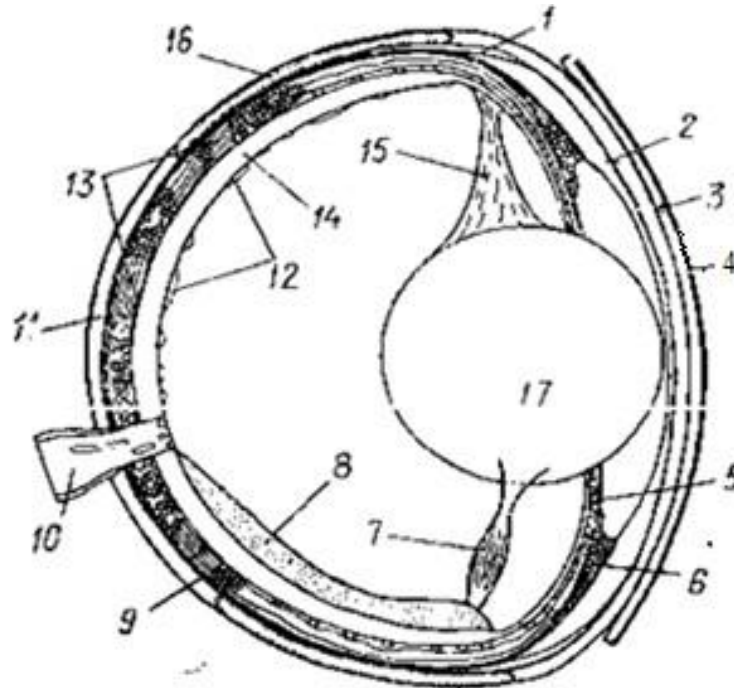


Рисунок 2.7 - Будова ока риби (за Амінієвою):

1 - епіхороїдальний ліфматичний простір, 2 - автохтоїнний шар, 3 - склероїдний шар, 4 - дермальний шар (2, 3 і 4 складають рогівку), 5 - сріблястий шар райдужки, 6 - кільцева зв'язка, 7 - м'яз, 8 - серповидний відросток, 9 - сріблястий шар судинної оболонки, 10 - зоровий нерв, 11 - білкова оболонка (склера), 12 - судини склоподібного тіла, 13 - хлоридна (судинна) оболонка, 14 - сітківка, 15 - підвіска, 16 - хрящова склера, 17 - кришталік.

Розташування очей у більшості видів з боків голови є причиною того, що риби мають в основному монокулярний зір, а здатність до бінокулярного зору обмежена. Кулястість кришталіка і переміщення його вперед до рогівки забезпечує широту поля зору, тому що світло в око потрапляє з усіх боків. Кут зору по вертикалі становить 150° , по горизонталі до 170° . Але водночас кулястість кришталіка зумовлює короткозорість риб. Дальність зору перебуває в межах від кількох сантиметрів до кількох десятків метрів і значно коливається залежно від каламутності води. Бачення на далекі відстані стає можливим завдяки тому, що кришталік може бути відтягнутий спеціальним м'язом - серповидним відростком, що йде від судинної оболонки дна очного келиха, а не за рахунок зміни кривизни кришталіка, як у ссавців (рис. 2.8).

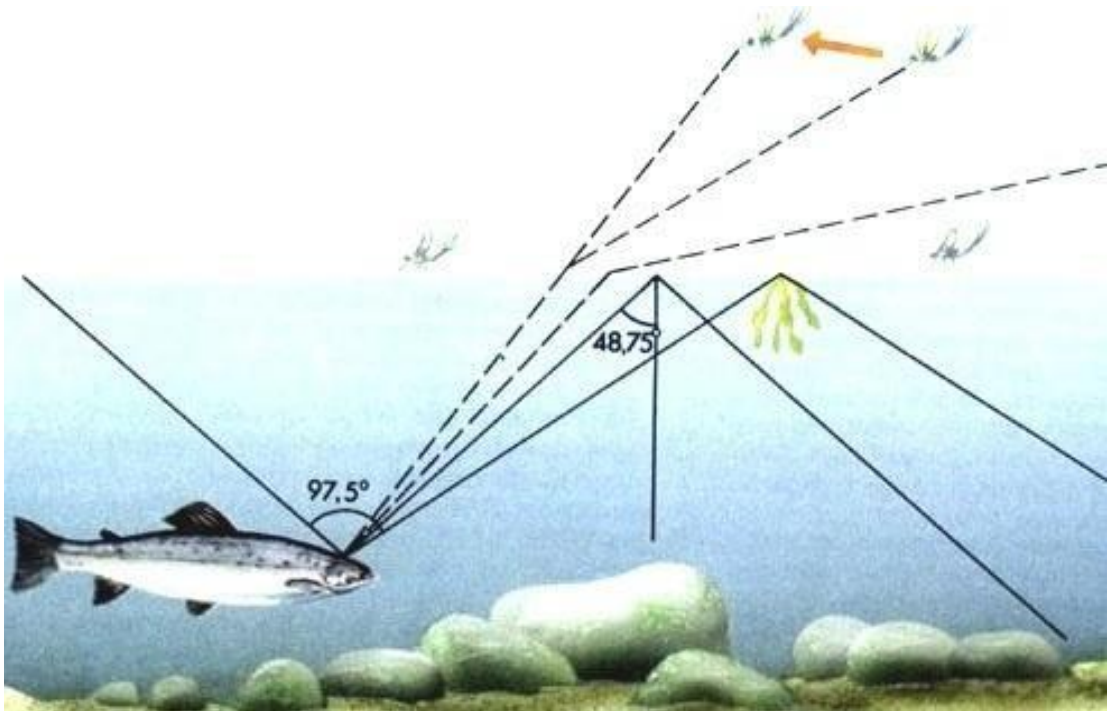


Рисунок 2.8 - Кути зору риб

За допомогою зору риби орієнтуються і щодо предметів, що знаходяться на землі. Поліпшення зору в темряві досягається наявністю відбивного шару (тапетум) кристаликів гуаніну, підстелених пігментом. Цей шар не пропускає світло до тканин, що лежать позаду сітківки, а відбиває його і повертає вдруге на сітківку. Так збільшується можливість рецепторів використовувати світло, що потрапило в око. У зв'язку з умовами проживання очі риб можуть сильно видозмінюватися. У печерних або абісальних (глибоководних) форм очі можуть редукуватися і навіть зникати. Деякі ж глибоководні риби, навпаки, мають величезні очі, що дають змогу вловлювати зовсім слабке світло, або телескопічні очі, лінзи, що збирають, які риба може поставити паралельно і знайти біноклярний зір. Очі деяких вугрів і личинок тропічних риб винесені вперед на довгих виростах (стебельчасті очі). Крім очей сприймають світло епіфіз (залоза внутрішньої секреції) і світлочутливі клітини, розташовані в хвостовій частині, наприклад, у міног.

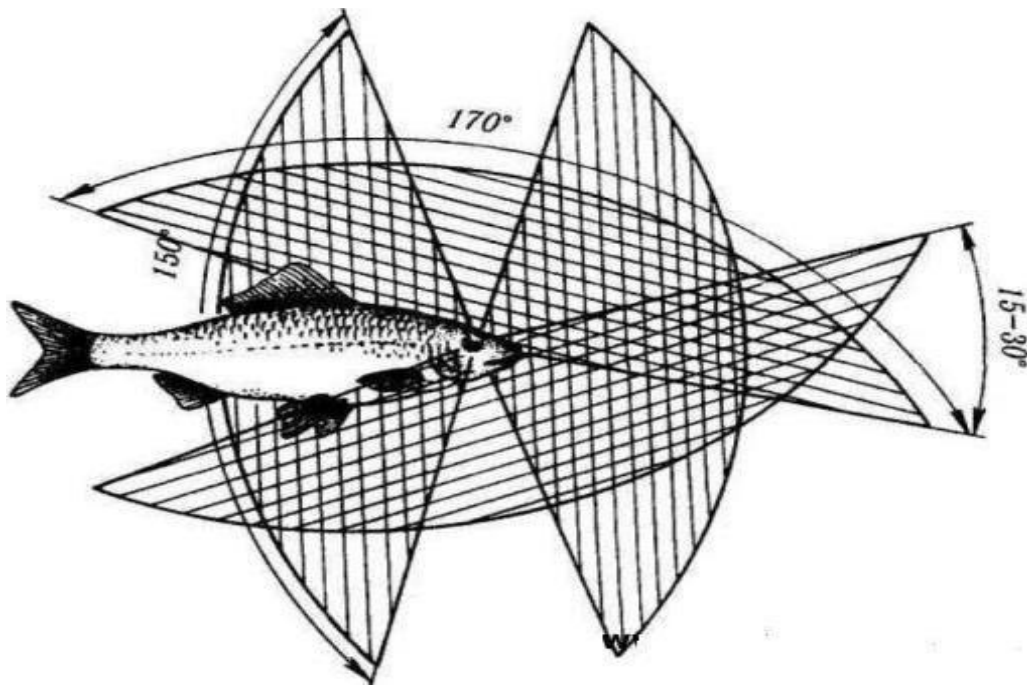


Рисунок 2.9 - Орієнтація риб у просторі за допомогою зору

Роль зору як джерела інформації для більшості риб велика, особливо під час орієнтації під час руху, відшукуванні та захопленні їжі, збереженні зграї, у відносинах жертва-хижак у нерестовий період (сприйняття оборонних і агресивних поз самців-суперників, а також "шлюбного вбрання" та "нерестового церемоніалу") та ін.) (рис. 2.9).

Органи слуху і рівноваги 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, відшуковують 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 і риби, у яких внутрішнє вухо зв'язане з плавальним міхуром, що має властивості резонатора.

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.

Орган слуху та рівноваги риб розташований у задній частині черепної коробки і представлений лабіринтом. Вушних отворів, вушної раковини і равлика немає, тобто орган слуху представлений внутрішнім вухом. Найбільшої складності досягає він у справжніх риб. Великий перетинчастий лабіринт міститься в хрящовій або кістковій камері під прикриттям вушних кісток. Лабіринт представлений трьома перетинчастими напівкругними каналами і трьома отолітовими органами - утрикулюсом, саккулюсом і лагеною. У ньому розрізняють верхню частину - овальний мішечок (вушко, утрикулюс - *utrículus*) і нижню - круглий мішечок (сакулюс - *sacculus*). Від верхньої частини у взаємно перпендикулярних напрямках відходять три півколових канали, кожен з яких на одному кінці розширений в ампулу. Овальний мішечок із півколовими каналами становить орган рівноваги (вестибулярний апарат). Бічне розширення нижньої частини круглого мішечка (лагена - *lagena*), що є зачатком равлика, не отримує у риб подальшого розвитку. Від круглого мішечка відходить внутрішній лімфатичний (ендолімфатичний) канал, який у акул і скатів через спеціальний отвір у черепі виходить назовні, а в решти риб сліпо закінчується біля шкіри голови. Епітелій, що вистилає відділи лабіринту, має клітини, що відчують, з волосками, що відходять у внутрішню порожнину (слухові плями або макули). Основи їх обплетені розгалуженнями слухового нерва. Порожнина лабіринту заповнена ендолімфою, у ній знаходяться "слухові" камінчики, що складаються з вуглекислого вапна (отоліти), по три з кожного боку голови: в овальному та круглому мішечках і лагені (рис. 2.10).

На отолітах, як і на лусці, утворюються концентричні шари, тому отоліти, особливо найбільший (отоліт саккулюса), часто використовують для визначення віку риб, а іноді й для систематичних визначень, адже їхні розміри та контури неоднакові в різних видів. У більшості риб найбільший отоліт розташовується в круглому мішечку, але у корошових і деяких інших - у лагені.

З лабіринтом пов'язане відчуття рівноваги. Під час пересування риби тиск ендолімфи в півколових каналах, а також з боку отоліта, змінюється, і подразнення, що виникло, вловлюється нервовими закінченнями. При експериментальному руйнуванні верхньої частини лабіринту з півколовими каналами риба втрачає здатність утримувати рівновагу і лежить на боці, спині або череві. Руйнування нижньої частини лабіринту не призводить до втрати рівноваги. З нижньою частиною лабіринту пов'язане сприйняття звуків. При видаленні нижньої частини лабіринту з круглим мішечком і

лагеною риби не можуть розрізняти звукові тони, наприклад, при виробленні умовних рефлексів. Риби без овального мішечка і півколових каналів, тобто без верхньої частини лабіринту, дресируванню піддаються. Таким чином, встановлено, що рецепторами звуку є саме круглий мішечок і лагена.

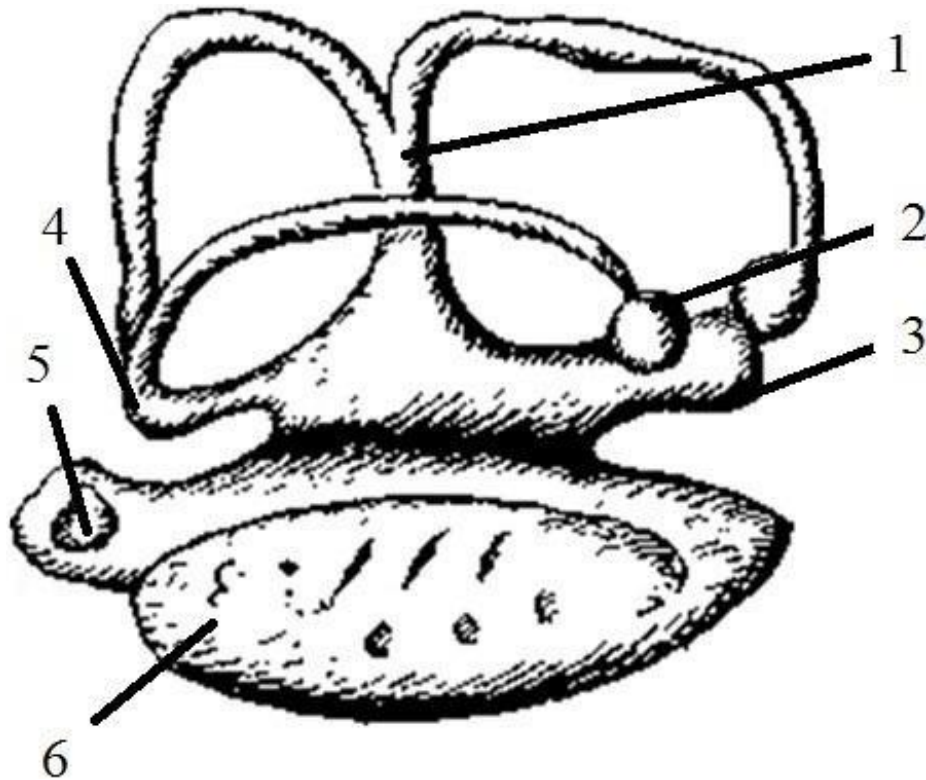


Рисунок 2.10 - Внутрішнє вухо або лабіринт риб (схема)

1 - загальна ніжка півколових каналів, 2,4 - горизонтальні канали, 3 - макула утрикулуса, 5 - макула лагени, 6 - макула саккулюса

Риби сприймають як механічні, так і звукові коливання частотою від 5 до 25 Гц органами бічної лінії, від 16 до 13000 Гц - лабіринтом. Деякі види риб уловлюють коливання, що перебувають на межі інфразвукових хвиль, бічною лінією, лабіринтом і шкірними рецепторами. Гострота слуху в риб менша, ніж у вищих хребетних, і в різних видів неоднакова. Так язь сприймає коливання, довжина хвилі яких становить від 25 до 5524 Гц, срібний карась - від 25 до 3840 Гц, вугор від 36 до 650 Гц, причому низькі звуки вловлюються ними краще. Акули чують звуки, які видають риби на відстані 500 м. Риби вловлюють і ті звуки, джерело яких розташоване не у воді, а в атмосфері, незважаючи на те, що такий звук на 99,9% відбивається поверхнею води, а отже, у воду проникає тільки 0,1% утворених звукових хвиль. У сприйнятті звуку в корокових і сомових риб велику роль відіграє плавальний міхур, сполучений із лабіринтом, який слугує резонатором.

Риби можуть і самі видавати звуки. Звуковипромінювальні органи в

риб різні - це плавальний міхур (горбили, губани тощо), промені грудних плавців у комбінації з кістками плечового пояса (соми), щелепні та глоткові зуби (окуневі та коропові) тощо. У зв'язку з цим неоднаковий і характер звуків. Вони можуть нагадувати удари, цокання, свист, бурчання, рохкання, писк, квакання, гарчання, тріск, гуркіт, дзенькіт, хрип, гудок, крики птахів, скрекотіння комах. Сила і частота звуків, які видають риби одного виду, залежить від статі, віку, харчової активності, здоров'я, болю, що завдається, тощо. Звучання і сприйняття звуків має велике значення в життєдіяльності риб. Воно допомагає особинам різної статі знайти одна одну, зберегти зграю, повідомити родичам про присутність їжі, охороняти територію, гніздо і потомство від ворогів, є стимулятором дозрівання під час шлюбних ігор, тобто служить важливим засобом спілкування. Припускають, що у глибоководних риб, розосереджених у темряві на океанічних глибинах, саме слух у поєднанні з органами бічної лінії та нюхом забезпечує спілкування, тим паче що звукопровідність, яка вища у воді, ніж у повітрі, на глибині зростає. Особливо важливий слух для нічних риб і мешканців каламутних вод. Реакція різних риб на сторонні звуки різна. Під час шуму одні йдуть убік, інші (товстолобик, сьомга, кефаль) вистрибують із води. Це використовують при організації лову. У рибницьких господарствах, у період нересту, рух транспорту біля нерестових ставків заборонено.

Питання для самоперевірки

1. Назвіть загальні ознаки нервової системи костистих риб.
2. Які органи риб здатні реагувати на хімічні подразники?
3. Які органи беруть участь в екстерорецепції риб?
4. У чому полягають основні подібності та відмінності екстерорецепції від електрорецепції?
5. Які особливості мають світлочутливі клітини риб?
1. У чому полягають функції головного мозку риб?
2. Назвіть відділи головного мозку риб.
3. Який відділ головного мозку збільшений у риб із добре розвиненим нюхом?
4. Який відділ головного мозку збільшений у риб із добре розвиненим зором?

3 ВНУТРІШНЄ СЕРЕДОВИЩЕ ОРГАНІЗМУ РИБ ТА ЙОГО РЕГУЛЯЦІЯ. ФІЗІОЛОГІЯ КРОВІ РИБ

3.1 Кров, лімфа та тканинна рідина як внутрішнє середовище організму

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.

Кров разом із лімфою та міжклітинною рідиною становить внутрішнє середовище організму, тобто середовище, у якому функціонують клітини, тканини й органи. Кількість крові в організмі риб змінюється залежно від умов життя, фізіологічного стану, видової приналежності, віку і становить у костистих риб у середньому 2-3% маси тіла. У малорухомих видів риб крові не більше 2%, у активних - до 5%. Кров риб ділиться на циркулюючу, що протікає по судинах, і депоновану, виключену з кругообігу. Вона надходить у загальний кровотік під час м'язової роботи, підвищення температури тіла, за стресових станів, крововтрат, нестачі кисню у воді. Роль депо крові у риб відіграють нирки, печінка, селезінка, зябра і м'язи. Розподіл крові по окремих органах неоднаковий. Так, наприклад, у нирках форелі кров становить 60% маси органа, у зябрах - 57, у серцевій тканині - 30, у червоних м'язах - 18, у печінці - 14%.

Морфологічний склад крові у різних видів риб відрізняється. На рис. 3.1 наведено картину морфологічного складу крові у осетрових риб.

Кров риб має яскраво-червоний колір, специфічний запах риб'ячого жиру, маслянисту консистенцію, солонуватий смак. Кров переносить поживні речовини та відпрацьовані шлаки, а також гормони, які функціонують як хімічні посередники і транспортуються кров'ю від ендокринних залоз до органів-мішеней. За допомогою крові здійснюється транспорт кисню. Хімічний склад крові постійно змінюється, тому що в ній міститься велика кількість різноманітних поживних речовин, проміжних продуктів обміну, відпрацьованих шлаків і неорганічних іонів. Усі компоненти крові можна розділити на 5 груп: вода; неорганічні компоненти, органічні проміжні продукти метаболізму, білки плазми, формені елементи крові (клітини).

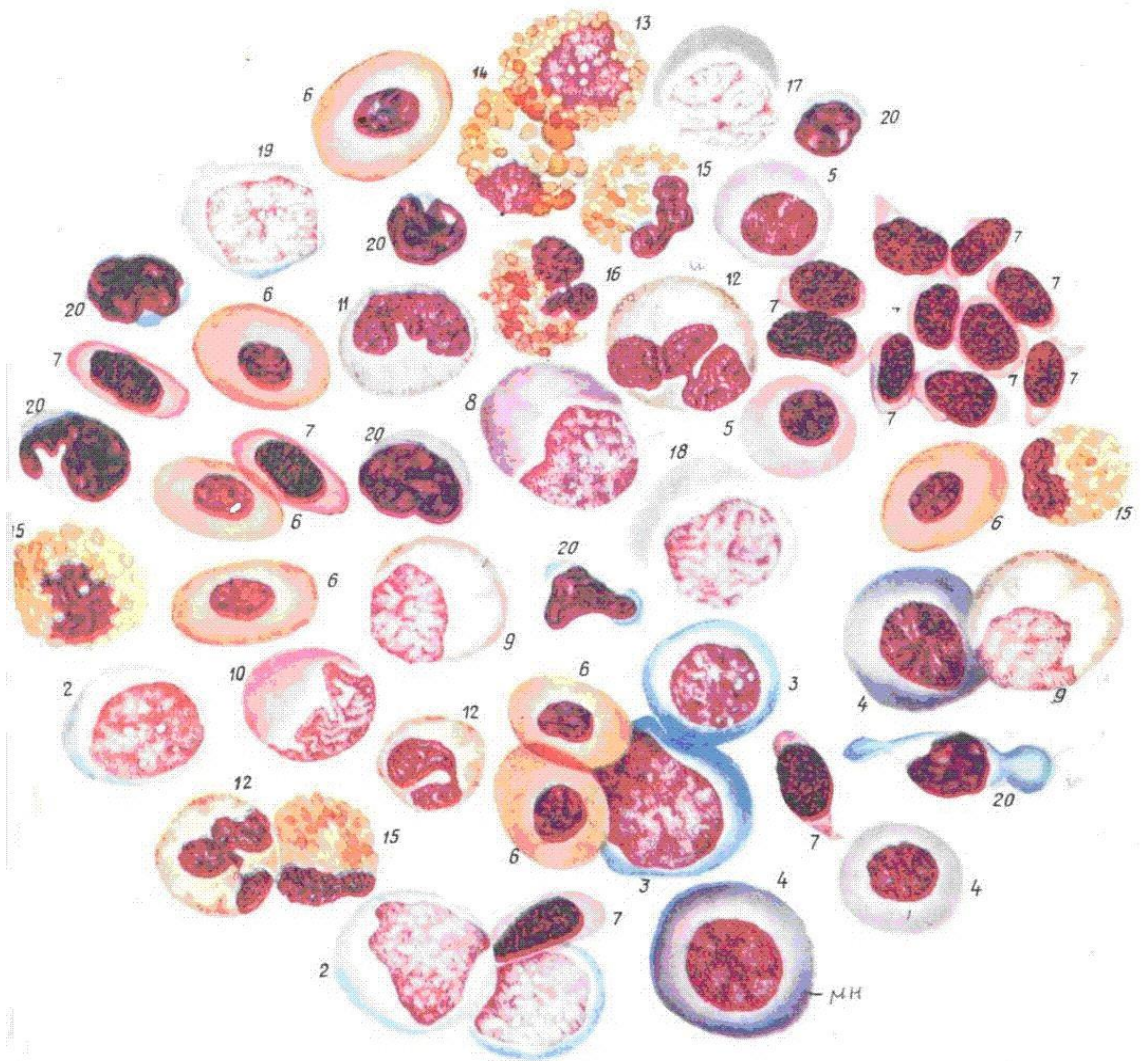


Рисунок 3.1 - Склад крові осетрових риб (Іванова, 1983)

1— гемоцитобласт; 2 – мієлобласти; 3 – еритробласти; 4 – базофільні нормобласти; 5 – політохроматофільні 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.

Білки плазми крові. Вміст білків у плазмі крові зазнає значних змін: від 0,5 до 10,4%. Основні білки сироватки крові - альбуміни та глобуліни - відіграють важливу роль у підтримці колоїдно-осмотичного тиску крові, що регулює вміст води в плазмі. Вони надають в'язкості плазмі, що 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. З їхньою допомогою переносяться до тканин такі речовини, як ліпіди, деякі гормони,

різні іони. Фракція глобулінів включає імуноглобуліни, які є антитілами і відіграють важливу роль в імунних реакціях. У сприятливі періоди життя риб вміст плазмових білків у крові вищий, ніж після голодування, зимівлі, нересту та хвороб. Так, вміст у крові молоді коропа альбумінів і β -глобулінів перебуває в прямій залежності від температури води. Крім того, гіпоксія, погана кормова база у водоймах також призводять до зниження вмісту α - і β -глобулінів. У сприятливих умовах за рясного харчування відзначається зростання концентрації білків у плазмі крові за рахунок альбумінової фракції. За забезпеченістю організму риби альбумінами можна скласти прогноз на вихід цього літку з майбутньої зимівлі. Очевидно, що альбуміни плазми крові риб виконують функцію резерву пластичного та енергетичного матеріалу, який використовується організмом в умовах вимушеного голодування.

Зсідання крові є біологічно важливою захисною функцією білків крові. В основі згортання крові лежать три взаємопов'язані фази:

- 1) утворення тромбопластину;
- 2) утворення тромбіну;
- 3) утворення фібрину.

Тромбопластин (тромбокіназа) є ферментом, який утворюється під час руйнування тромбоцитів. Плазмований тромбопластин діє на білок плазми - протромбін, який переходить в активну форму - тромбін. Тромбін каталізує перетворення фібриногену (розчинна форма) на нерозчинну форму - фібрин. Фібрин бере участь в утворенні тромбу. Тромб, що складається з фібрину, формених елементів і плазми крові, закупорює судину. Через кілька годин після поранення згусток ущільнюється, нитки фібрину коротшають і зближують краї рани. У риб згортання крові дуже високе, в літній час для цього необхідно лише кілька секунд. Крім системи згортання в крові міститься система ферментів, що перешкоджають згортанню крові, ці системи крові перебувають у динамічній рівновазі. Протизгортальна 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 і завдяки цьому гальмують утворення фібрину. Фібринолізин сприяє розпаду частини фібриногену плазми та фібрину в згустках крові.

Крім типових груп (альбуміни, глобуліни, фібриноген) у складі білків плазми виявляють й інші білки - гемоглобін, гаптоглобін. З плазми крові арктичних видів риб виділили групу глікопротеїдів, які відіграють роль антифризів, тобто речовин, що перешкоджають кристалізації клітинної і тканинної води та руйнуванню мембран. У крові міститься безліч ферментів - фосфатази, дегідрогенази, трансамінази тощо.

Формені елементи крові. Серед клітин крові риб розрізняють три основні типи - еритроцити, лейкоцити і тромбоцити. У переважної кількості

видів риб кількість еритроцитів у тисячі разів перевищує загальну кількість інших клітинних елементів крові. У різних видів риб, у зв'язку з пристосуванням до різних умов середовища, є сильно виражені відмінності в морфології клітин крові. Крім того, у крові риб на відміну від вищих хребетних міститься багато молодих форм клітин.

Еритроцити. Еритроцити риб подібно до еритроцитів вищих хребетних пов'язують із функцією перенесення кисню, меншою мірою з транспортуванням діоксиду вуглецю (рис. 3.2). Зрілі еритроцити риб більші, ніж у теплокровних тварин, мають овальну форму і містять ядро. Наявність ядра зумовлює їхню більшу тривалість життя (до року), оскільки наявність ядра передбачає оновлення структур клітини. Водночас присутність ядра в клітині знижує кількість гемоглобіну, що позначається на здатності еритроцитів зв'язувати кисень. Однак відсутність еритроцитів у крові личинок вугра, багатьох арктичних і антарктичних риб дає змогу припустити, що функції еритроцитів у риб дублюються іншими структурами.

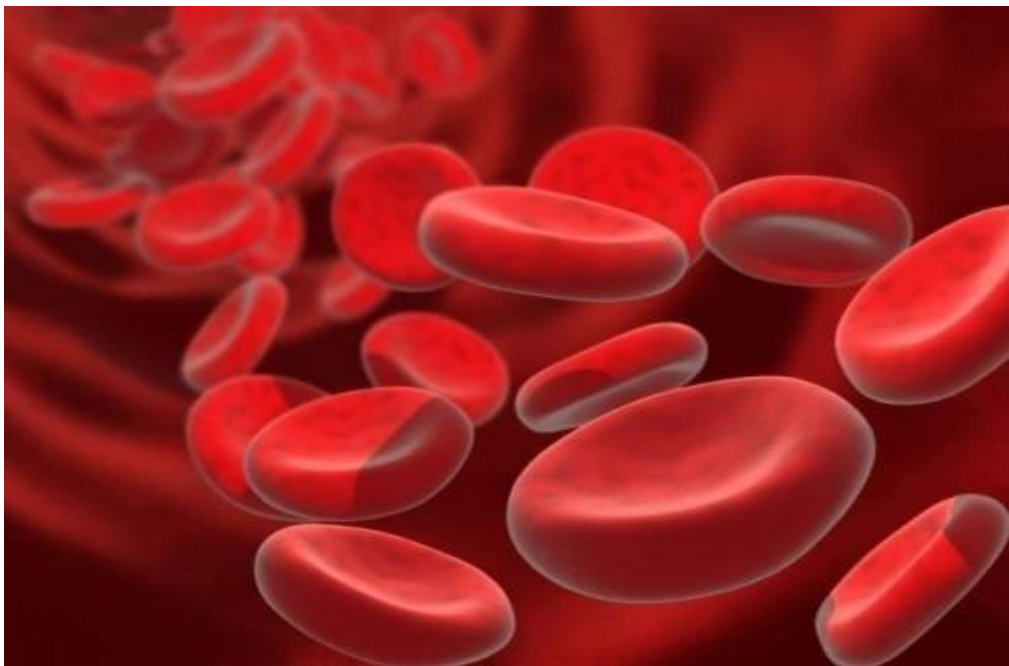


Рисунок 3.2 - Еритроцити крові риб

У дорослих риб форма еритроцитів еліптична, у молоді - округла. У середньому кількість еритроцитів у крові риб у 5-10 разів менша, ніж у крові ссавців. Як правило, у прісноводних костистих риб еритроцитів у 2 рази менше, ніж у крові морських риб. Однак навіть усередині одного виду можливі значні коливання, які можуть бути спричинені як різними зовнішніми чинниками, так і фізіологічним станом риби. У деяких випадках загальна кількість гемоглобіну в зимовий період може знизитися на 20%. Однак під час пересаджування однорічників у нагульні ставки еритропоез

настільки активізується, що показники крові відновлюються до осіннього рівня за 10-15 днів нагулу.

Характерною особливістю риб є поліморфізм еритроцитів - одночасна присутність у кров'яному руслі еритроцитарних клітин різного ступеня зрілості. Збільшення кількості незрілих форм еритроцитів пов'язане із сезонним посиленням обміну речовин, крововтратами, а також із віковими та статевими особливостями риб. Так, у плідників спостерігається 2-3-кратне збільшення незрілих еритроцитів у міру дозрівання гонад, що досягає 15% у самців перед нерестом. В еволюції червоних клітин крові риб виокремлюють три етапи, кожен з яких характеризується утворенням морфологічно доволі самостійних клітин - еритробластів, нормобластів (базофільних→ поліхромато-фільних→оксифільних) і власне еритроцитів. Постійна присутність у крові незрілих форм еритроцитів свідчить про те, що гемопоез у риб протікає дуже інтенсивно.

Лейкоцити крові риб являють собою менш однорідну порівняно з еритроцитами групу клітин з великою різноманітністю лінійних розмірів (4-20 мкм) і різною структурою ядра (рис. 3.3). Як правило, лейкоцитів у крові риб більше, ніж у ссавців. Фагоцитуючими формами є моноцити і поліморфноядерні клітини (гранулоцити). Протягом життєвого циклу лейкоцитарна формула значно змінюється. Погіршення умов утримання риби (гіпоксія, бактеріальна та хімічна забрудненість водойми, голодування) призводить до збільшення фагоцитуючих форм. Під час нересту кількість лімфоцитів також знижується, тому співвідношення лейкоцитів збільшується на користь моноцитів і поліморфноядерних клітин.



Рисунок 3.3 - Лейкоцити крові

Поліморфноядерні клітини присутні в крові риб на різних стадіях зрілості. Родоначалником усіх гранулоцитів слід розглядати мієлобласт. Під час дозрівання мієлобласт переходить у промієлоцит, потім у мієлоцит, метамієлоцит і паличкоядерний гоанулоцит, що являє собою подальший етап еволюції гранулоцитів. Сегментоядерний гранулоцит представляє кінцеву стадію дозрівання мієлобласта, тобто є найбільш зрілою клітиною гранулярного ряду крові риб. Його відмітною особливістю є сегментоване ядро. Сегментоядерні клітини ділять на нейтрофіли, еозинофіли, базофіли. Нейтрофіли - це основні фагоцитуючі клітини, які швидко реагують на вогнище запалення, інфіковане мікроорганізмами. Нейтрофіли є досить численною групою клітин у риб. Наприклад, у коропових риб їхня кількість становить приблизно 25% усіх лейкоцитів крові. Це великі (10-12 мкм) клітини з круглим або овальним ядром поліморфної структури. Базофіли виявлені в крові не всіх риб. У тих випадках, коли базофільні клітини вдається виявити, їхні розміри становлять 10-15 мкм. Еозинофіли в циркуляторному руслі виявляються рідко, але в кровотворних органах присутні постійно. У деяких морських риб вони становлять до 40% усіх лейкоцитів крові. Відзначається скупчення еозинофілів у вогнищі запалення і зростання їх загальної кількості до 20% за стресу.

Лімфоцити є найбільшою групою лейкоцитів риб і становлять до 95% загальної кількості лейкоцитів. Вони поділяються на дрібні (4-8 мкм) і великі (9-20 мкм) форми. Лімфоцити мають дуже велике ядро, що займає більшу частину об'єму клітини. Поліморфізм клітин відзначається й у лімфоцитів риб. Найменш зрілою клітиною лімфоїдного ряду вважають лімфобласт, який формується з гемоцитобласта. Пролімфоцит представляє проміжну стадію розвитку клітин лімфоїдного ряду перед лімфоцитом. Лімфоцити легко мігрують із кровоносної системи в лімфатичну систему і назад. Можливо, цим пояснюється неоднорідність і суперечливість експериментальних даних про кількість лімфоцитів у кров'яному руслі. Лімфоцити виявлені в нирках, селезінці, зябрах. Лімфоцити не здатні до фагоцитозу, їх функціонально ділять на дві групи: В- і Т-клітини. В-лімфоцити виробляють антитіла. Т-клітини забезпечують зв'язування чужорідних антигенів.

Моноцитоїдний ряд білої крові риб представляють принаймні три типи досить великих (11-17 мкм) клітин. Моноцити становлять 0,1% загальної кількості крові. Після досягнення стадії зрілості через 48 год вони залишають циркуляційне русло і перетворюються на макрофаги тканин. Монобласт є найменш зрілою клітиною цього ряду. Потім формується промоноцит. Моноцит - найбільш зріла клітина моноцитоїдного ряду. Тромбоцити. В організмі риб спостерігається велика морфологічна різноманітність і висока мінливість тромбоцитів. Виділяють чотири морфологічні форми тромбоцитів - шилоподібну, веретеноподібну, овальну та округлу. Тканина, що виробляє тромбоцити, у риб не описана, є підстави

вважати, що тромбоцити риб утворюються в селезінці. Основна функція тромбоцитів риб - забезпечувати перший етап згортання крові, тобто утворення тромбопластину. Однак функції тромбоцитів не обмежуються тільки участю в цьому етапі згортання крові. Встановлено, що під час формування тромбу на третьому етапі згортання крові цитоплазма тромбоцитів шнурується з утворенням сітчастої структури, яка адсорбує інші клітини крові, таким чином надійно захищаючи організм риб від великих крововтрат.

Кровотворення. Формені елементи крові постійно руйнуються, і на зміну їм приходять інші клітини. Присутність у крові незрілих форм еритроцитів і лейкоцитів свідчить про те, що гемопоєз у риб протікає дуже інтенсивно. Кровотворення у риб специфічне не тільки за інтенсивністю, а й за локалізацією процесу. У риб відсутній червоний кістковий мозок - основний орган кровотворення вищих хребетних, тому функцію гемопоєзу виконують інші органи. До них відносять нирки, серце, зябра, селезінку, утворення лімфоїдної тканини.

Найбільш активний гемопоєз у більшості відбувається в нирках. Селезінка риб забезпечує утворення клітин еритроїдного ряду. Тому селезінка функціонально нагадує червоний кістковий мозок вищих хребетних. Багато дослідників вважають селезінку й органом лімфогранулопоєзу. Одношаровий плоский епітелій серця риб, розташований усередині органа, також бере участь у кровотворенні, як і ендотелій кровоносних судин риб. Наявність лімфоїдних утворень у слизовій травній трубці риб дозволяє пов'язувати з кровотворенням і шлунково-кишковий тракт.

Важливу роль у процесі утворення лейкоцитів відіграють тимус і лімфоїдний орган. Тимус має різне розташування і морфологію в різних видів риб. Так, наприклад, у скатів він добре оформлений і розташований позаду бризгальця. У щуки та вугра тимус представлений ущільненням медіальної стінки зябрової порожнини. Лімфоїдний орган являє собою скупчення лімфоїдної тканини і розташовується у костистих риб за черепом, перед нирками. Елементи лімфоїдного органу заповнюють простори між хребцями і вкриті сполучною тканиною. У осетрових риб лімфоїдний орган розташований під дахом черепа. Він являє собою парне, майже округле утворення. Зябра хрящових і костистих риб містять клітини ретикулярного синцитія, в яких завжди присутні всі типи клітин крові. Тому зябровий апарат за рахунок синцитія, а також ендотелію кровоносної системи зябер також бере участь у кровотворенні в риб.

3.2 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 сенсibilізації. 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 -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 чужорідними 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.

Чужорідні 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.

3.3 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 венах. 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.

Питання для самперевірки

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.

4 ФІЗІОЛОГІЯ СЕРЦЕВО-СУДИННОЇ СИСТЕМИ 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. Інουλін, 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 (рис. 4.1)..

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.

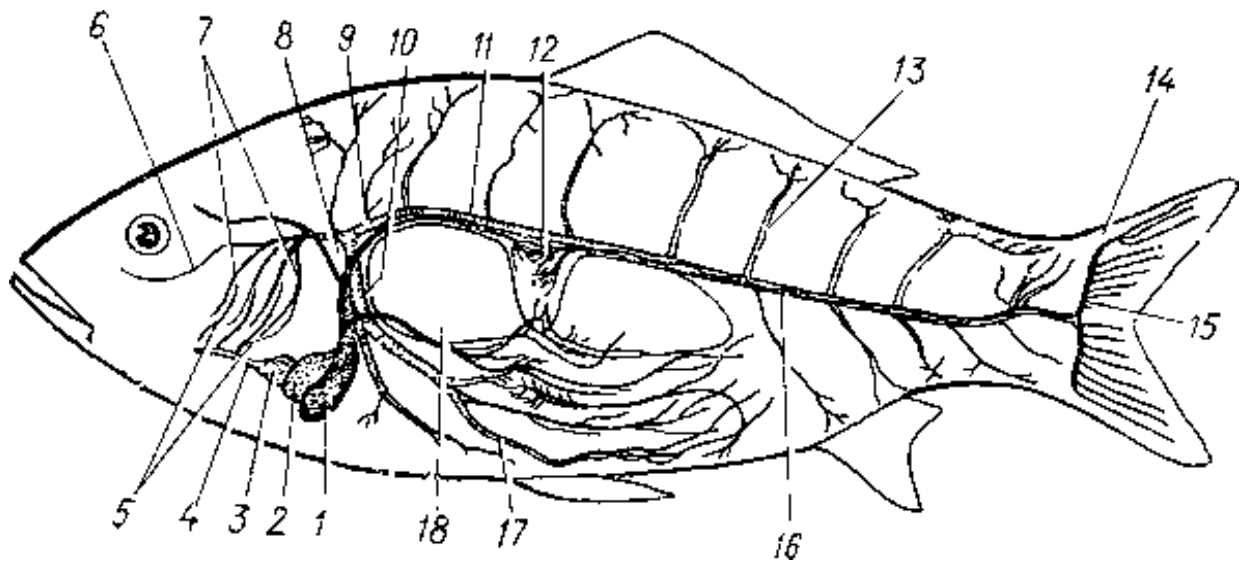


Рисунок 4.1 - Кровоносна система коропа:

1 - венозний синус; 2 - передсердя; 3 - шлуночок; 4 - черевна аорта; 5 - зяброві артерії, які приносять зябра; 6 - мандибулярна артерія; 7 - зяброві артерії, які виносять зябра; 8 - підключична артерія; 9 - задня кардинальна вена; 10 - черевна артерія; 11 - зшита аорта; 12 - печінкова воротна вена; 13 - сегментарна артерія; 14 - хвостова артерія; 15 - вена хвостового плавця; 16 - хвостова вена; 17 - кишкова артерія; 18 - плавальний міхур

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).

4.1 Будова кровоносної системи риб

Обмін речовин між кров'ю та іншими тканинами організму відбувається в капілярній мережі. Відрізняючись великою протяжністю і розгалуженістю, вона чинить великий опір току крові. Тиск, необхідний для подолання опору судин, створюється в основному серцем - центральним органом кровообігу.

Особливості будови серця в різних груп риб. Будова серця риб простіша, ніж вищих хребетних. Витягнуте в горизонтальному напрямку тіло, невеликий об'єм крові, наявність тільки одного кола кровообігу додатково полегшують функції серця в риб. Серце риб має 4 відділи (порожнини): венозний синус, передсердя, шлуночок і артеріальну цибулину (у костистих) або артеріальний конус (у пластинчатозяберних) (рис. 4.2).

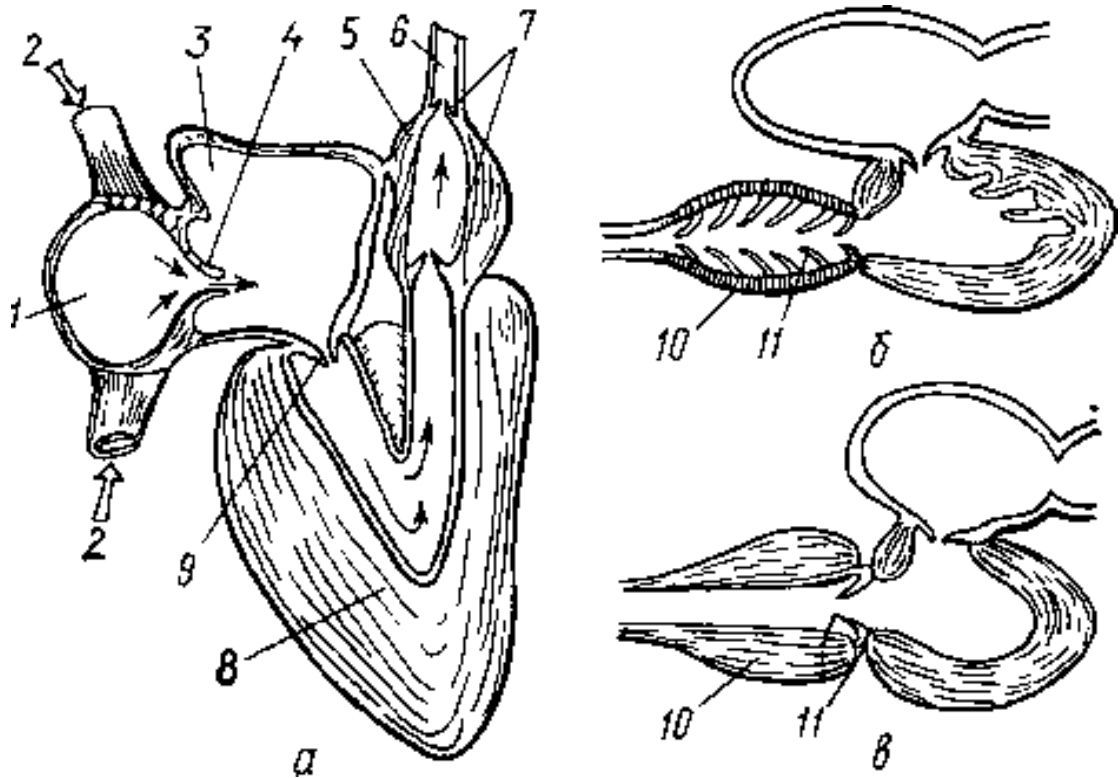


Рисунок 4.2 - Серце риби (за Аміневою):

а - тріска; б - акула; в - форель; 1 - венозний синус; 2 - впадання кюв'єрових проток; 3 - передсердя, або атріум; 4 - синусний канал; 5 - артеріальний конус; 6 - аорта; 7 - півмісяцеві канали; 8 - шлуночок, або вентрикулюс; 9 - атріовентрикулярний клапан; 10 - цибулина аорти; 11 - клапани цибулини аорти

У костистих риб артеріальна цибулина представлена фіброзною тканиною з губчастою будовою внутрішнього шару, але без клапанів. У пластинчатозяберних артеріальний конус крім фіброзної тканини містить і типову м'язову тканину, тому має скоротливість. Конус має систему клапанів, що полегшують одностороннє просування крові через серце. Цибулина аорти костистих є розширенням аорти, вона не має поперечносмугастих волокон, тому цей відділ не має здатності до самостійних скорочень. Стінка цибулини еластична, внутрішня її поверхня

має губчасту будову, завдяки чому пом'якшується пульсування і досягається рівномірний потік крові

Стінка серця складається з трьох шарів: внутрішнього - ендокарда, середнього - міокарда та зовнішнього - епікарда. Ендокард представлений сполучною тканиною, яка містить колаген, еластичні та гладком'язові волокна. Зсередини він покритий клітинами ендотелію. З боку ендокарда лежить губчастий шар, а над ним шар міокардіальних клітин - міоцитів. Із внутрішньої поверхні серця м'язовий шар міокарда утворює своєрідні поперечини трабекули. Губчастий шар міокарда забезпечується венозною кров'ю, а компактний шар отримує артеріальну кров по артеріях другої пари зябрових дуг.

Зовні серце вкрите сполучнотканинною оболонкою - перикардом. Морфологія перикарда має суттєву відмінність у костистих і пластинчатозяберних. У костистих риб перикард нагадує перикард наземних тварин і представлений тонкою оболонкою. У пластинчатозяберних риб перикард утворений хрящовою тканиною і являє собою жорстку, але пружну капсулу. У цьому разі під час діастолі в перикардіальному просторі створюється розрідження, що полегшує кровонаповнення венозного синуса і передсердя без додаткових витрат енергії.

Ритмічна робота серця забезпечує періодичне вигнання крові в артеріальну систему. Скорочення (систола) і розслаблення (діастола) серця складають серцевий цикл. Серцевий цикл починається із систолі передсердя, під час якої кров переходить із передсердя в шлуночок. Потім настають діастола передсердя і систола шлуночка. Коли кров переходить із передсердя в шлуночок, тиск у шлуночку підвищується, що призводить до закриття атріовентрикулярних клапанів. Шлуночок у 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, за якого зростає тонус м'яза, а довжина його не змінюється, називається ізометричним. Ця фаза називається фазою ізометричного скорочення. При цьому зростає тиск у порожнині шлуночка, він стає вищим, ніж у цибулині аорти (або артеріальному конусі в хрящових риб), відкриваються півмісяцеві клапани, кров прямує до цибулини аорти (або артеріального конуса) і далі в аорту. Потім відбуваються скорочення артеріального конуса, послідовне відкриття його клапанів і перехід крові в аорту. Слідом за тим починається розслаблення шлуночка. Півмісяцеві клапани закриваються, оскільки тиск крові в аорті вищий, ніж у шлуночку. Стінка шлуночка починає розслаблятися, тонус м'яза падає, довжина його не змінюється - настає фаза ізометричного розслаблення. Падає тиск крові в шлуночку. Відкриваються атріовентрикулярні клапани, тому що тиск у передсерді став вищим, ніж у шлуночку, а під час діастолі передсердя з венозного синуса в

передсердя надходила кров - це фаза швидкого наповнення. Серцевий цикл закінчується фазою повільного наповнення шлуночка.

Регуляція серцевих скорочень здійснюється за допомогою центральної нервової системи. Частота серцевих скорочень у риб залежить від багатьох чинників (від виду риби, від віку). Так, у дорослого коропа частота серцевих скорочень становить 30 ударів на хвилину, у його личинки - 120 ударів на хвилину. У райдужної форелі та електричного вугра - 20-40 ударів на хвилину. З безлічі чинників зовнішнього середовища на частоту серцевих скорочень найбільший вплив має температура. Так, у камбали при підвищенні температури води з 8 до 12°C частота серцевих скорочень зростає у 2 рази (з 24 до 50 ударів на хвилину), а в окуня - тільки з 30 до 36 ударів на хвилину. На прискорення або уповільнення ритму серцебиття діють багато гуморальних чинників.

4.2 Особливості кровообігу

У риб одне коло кровообігу. Центральним органом кровообігу в риб є серце. Судини, що йдуть до серця, - вени, а судини, що відходять від серця, - артерії. Найбільша артерія називається аортою. У риб є черевна аорта, що несе кров від серця до зябер, і спинна аорта, що несе кров від зябер до решти органів тіла. За допомогою серця венозна кров нагнітається в артеріальну систему (рис. 4.3).

Наповнення серця забезпечується вже під час діастолі шлуночка, коли створюється певне розрідження в перикардіальній порожнині й кров пасивно заповнює венозний синус і передсердя. Систолічний удар стабілізується артеріальною цибулиною (у костистих риб) або артеріальним конусом (у хрящових риб), що мають еластичну та пористу внутрішню поверхню. Артеріальний конус (або цибулина аорти) з'єднує серце й артеріальну систему та переходить в артеріальний стовбур, який є початковою частиною черевної аорти, що відходить від серця в напрямку зябер

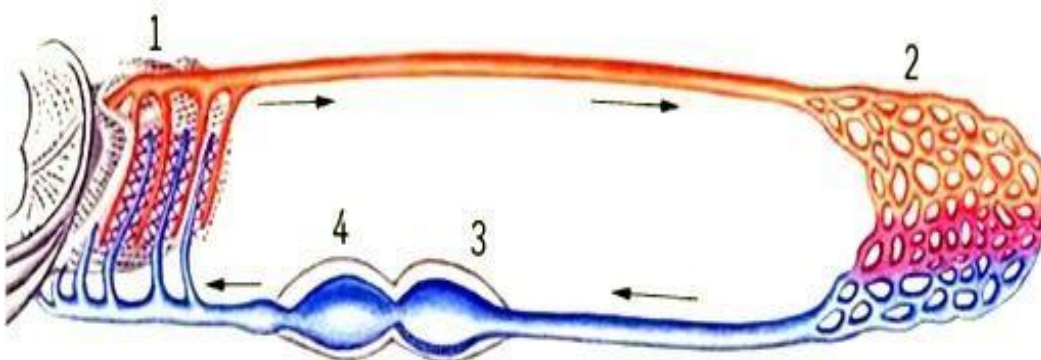


Рисунок 4.3 - Коло кровообігу у риб

Кров надходить до зябер по парних приносячих зябрових артеріях. У зябрах вони розпадаються на дрібніші судини і потім на капіляри, які, збираючись, утворюють виносні зяброві артерії. У костистих риб у кожній зябровій дузі є одна принося і одна виносна зяброва артерія, у хрящових і двоякодишних - одна принося і дві виносні. Виносні зяброві артерії, зливаючись, утворюють два корені 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 відгалуженням виносних судин.

Крім серця просуванню крові по судинах сприяють й інші механізми. Так, дорзальна аорта, що має форму прямої труби з порівняно жорсткими (порівняно з черевною аортою) стінками, чинить незначний опір току крові. Сегментарна, хвостова та інші артерії мають систему кишенькових клапанів, аналогічну тим, що є у великих венозних судин. Ця система клапанів перешкоджає зворотному току крові. Для венозного току крові велике значення мають також скорочення прилеглих до вен м'язів, які проштовхують кров у кардіальному напрямку. Венозне повернення і серцевий викид оптимізуються мобілізацією депонованої крові. Нарешті, руху крові сприяють механізм рівномірного наповнення серця і відсутність різких коливань серцевого викиду.

Питання для самоперевірки

1. Якими органами може депонуватися кров?
2. У яких фізіологічних станах депонована кров надходить до загального кровотоку?
3. Які фізіологічні функції виконує кров в організмі риб?
4. Охарактеризуйте фази згортання крові.
5. Які сполуки входять до протизгортальної системи риб?
6. Які лейкоцити відносять до фагоцитуючих форм клітин?
7. Назвіть основні відмінності артеріальної цибулини костистих риб від артеріального конуса пластинчатозяберних.
8. Які особливості перикарда пластинчатозяберних полегшують кровонаповнення венозного синуса та передсердя?
9. Від яких чинників зовнішнього середовища залежить частота серцевих скорочень?

5 ФІЗІОЛОГІЯ СИСТЕМИ ОСМОРЕГУЛЯЦІЇ ТА ВИДІЛЕННЯ

5.1 Особливості осморегуляції прісноводних костистих, морських і хрящових риб

Осморегуляцією називають сукупність процесів, що відбуваються в живому організмі, спрямованих на підтримання постійного осмотичного тиску. Принципова відмінність риб від наземних тварин полягає в тому, що риби постійно контактують із зовнішнім водним середовищем. Тому дифузія води та розчинених у ній речовин через тканинні бар'єри є значущим явищем у житті риб. З одного боку проживання у водному середовищі полегшує риbam виведення з організму азотистих продуктів обміну, а з іншого - вимагає безперервного підтримання осмотичного і сольового гомеостазу. Оскільки елементний склад внутрішнього середовища риб не відповідає елементному складу навколишнього водного середовища, то майже завжди існує градієнт дифузії для хімічних речовин. Необхідно також враховувати, що риби мають значну, легко проникну для розчинених речовин зяброву поверхню.

Незважаючи на те, що умови водного середовища існування риб дуже різноманітні, діапазон осмотичних концентрацій їхнього організму значно менший. Осмотичний тиск крові у прісноводних костистих риб значно менший, ніж у морських костистих риб і пластинчатозяберних. Так, осмотичний тиск крові прісноводних риб дорівнює в середньому 6 атм ($1\text{ атм}=105\text{ Па}$), що еквівалентно солоності води в 6-7‰, у морських костистих риб осмотичний тиск крові 9 атм (7-8‰), а в акул - до 26 атм (36‰). У той час як осмотичний тиск прісної води в середньому становить 0,3 атм, а морської 24 атм. Важливо звернути увагу, що різні види риб мають різну стійкість до змін солоності. Деякі риби (фундулюс, теляпія, колюшка) кілька разів на рік можуть переміщатися з прісної води в морську, тоді як інші риби насилу переносять найменші зміни солоності. Наприклад, риби з роду морських чортів гинуть при порушенні осморегуляції навіть у середовищі зі звичною солоністю. Багато прісноводних риб переносять значне осолоніння води. У солонуватих водах Балтійського, Каспійського та Азовського морів водяться типові прісноводні риби, розмноження яких відбувається тільки в прісній воді (сазан, судак, лящ). Для цілої категорії риб зміна середовища проживання є нормою і навіть необхідністю. Це прохідні риби, такі як осетрові, лососеві, вугри тощо. Багато морських риб здатні переносити значне опріснення.

Як правило, шкіра риб важко проникна для води та солей, тому основний приплив осмотичної води відбувається в зябрах - це один з основних шляхів осморегуляції. Зменшення дихальної поверхні зябер і

кровотоку через зябра призводить до зменшення осмотичного градієнта. Якщо організм риби, прагнучи ліквідувати кисневу недостатність, збільшує дихальну поверхню та кровотік через зяброві пелюсточки, осмотичний градієнт у зябрах збільшується, і це потребує посилення осморегуляції організму. Так, гіпоксія у прісноводних риб і задишка, що її супроводжує, неминуче призводять до надходження в кров через зябра надлишкових кількостей води. Особливо велике обводнення тканин риб у разі задухи.

Сольовий гомеостаз риб регулюється нейрогуморальним шляхом. У разі зміни осмотичного тиску крові або міжклітинної рідини осморецептори, розташовані в кровоносних судинах, на слизових зябер і ротової порожнини, генерують імпульси, що передаються в нервові центри. Їх збудження призводить до активзації гіпоталамо-гіпофізарного механізму. При цьому здійснюється управління споживанням води та солей (або їх виділенням) осморегулювальними органами (нефрідіями, нирками, сольовими залозами). Безпосередньо на проникність мембран, через які здійснюється транспортування електролітів і води, впливають гормони соматотропін, пролактин, вазопресин, окситоцин, кортизол. Обводненню тканин сприяє гормон росту - соматотропін, який бере участь у багатьох процесах життєдіяльності організму. Антидіуретичну дію також мають гормони вазопресин, окситоцин, вазотоцин. Викликаючи звуження судин, ці гормони зменшують сечовиділення і сприяють затримці рідини в організмі. Утримуванню в організмі іонів натрію сприяє пролактин і кортизол.

Процеси осморегуляції морських і прісноводних костистих риб відрізняються один від одного. Основна відмінність полягає в тому, що прісноводні костисті риби перебувають у середовищі, гіпотонічному щодо рідин їхнього організму. Таким чином, загрозу гомеостазу створює безпосередньо вода, а не електроліти. Під час пасивного транспорту вода дифундує в організм риб, що мешкають у прісній воді. У такому середовищі існування природні процеси спрямовані на обводнення організму і його знесолення, тому робота органів осморегуляції прісноводних риб спрямована на утримання в організмі солей і видалення з нього надлишку води. Важлива роль у цих процесах належить ниркам, які у прісноводних риб мають високу ефективність реабсорбції електролітів. Нирки прісноводних риб добре розвинені і виділяють значні кількості сечі. У середньому об'єм сечі становить приблизно 100-400 мл/кг маси тіла риби на добу. У процесі проходження сечі через ниркові каналці значна частина іонів K^+ , Na^+ , Cl^- реабсорбується. Разом із водою через нирки видаляється основна кількість двовалентних іонів. Сеча прісноводних риб є гіпертонічною по відношенню до середовища проживання і гіпотонічною по відношенню до крові.

Організм морських риб постійно зневоднюється внаслідок дифузії води в зовнішнє середовище через зяброву поверхню. Для компенсації втрат

води їм доводиться заковтувати морську воду. З водою в організм надходить великий надлишок натрію, хлору, магнію, кальцію, калію, сульфат-іонів. Виникає необхідність виведення з організму їх надлишку. Слизова оболонка шлунково-кишкового тракту вибірково абсорбує тільки воду та одновалентні іони натрію, калію, хлору. Нирки морських костистих риб виділяють здебільшого двовалентні катіони (магній, кальцій, марганець та ін.) і аніони (сульфат-іон, фосфат-іон). Виведення води з організму морських риб не потрібне, навпаки, необхідне її збереження. Тому в організмі морських костистих риб утворюється мало первинної сечі і ще менше вторинної. Костисті риби, що живуть у морі, постійно або тимчасово виділяють у 10 разів менше сечі, ніж прісноводні костисті риби. Близько 5-10 мл/кг маси тіла на добу. Сеча морських костистих риб являє собою в 2-3 рази менш концентрований розчин солей, ніж морська вода. Відмінна особливість морських риб полягає в тому, що іони натрію і хлору виводяться в зовнішнє середовище зябрами. Слизова зябрового апарату риб містить у собі мережу специфічних клітин ("хлоридні" клітини), які екскретують у зовнішнє середовище надлишок іонів хлору і натрію (рис.5.1).

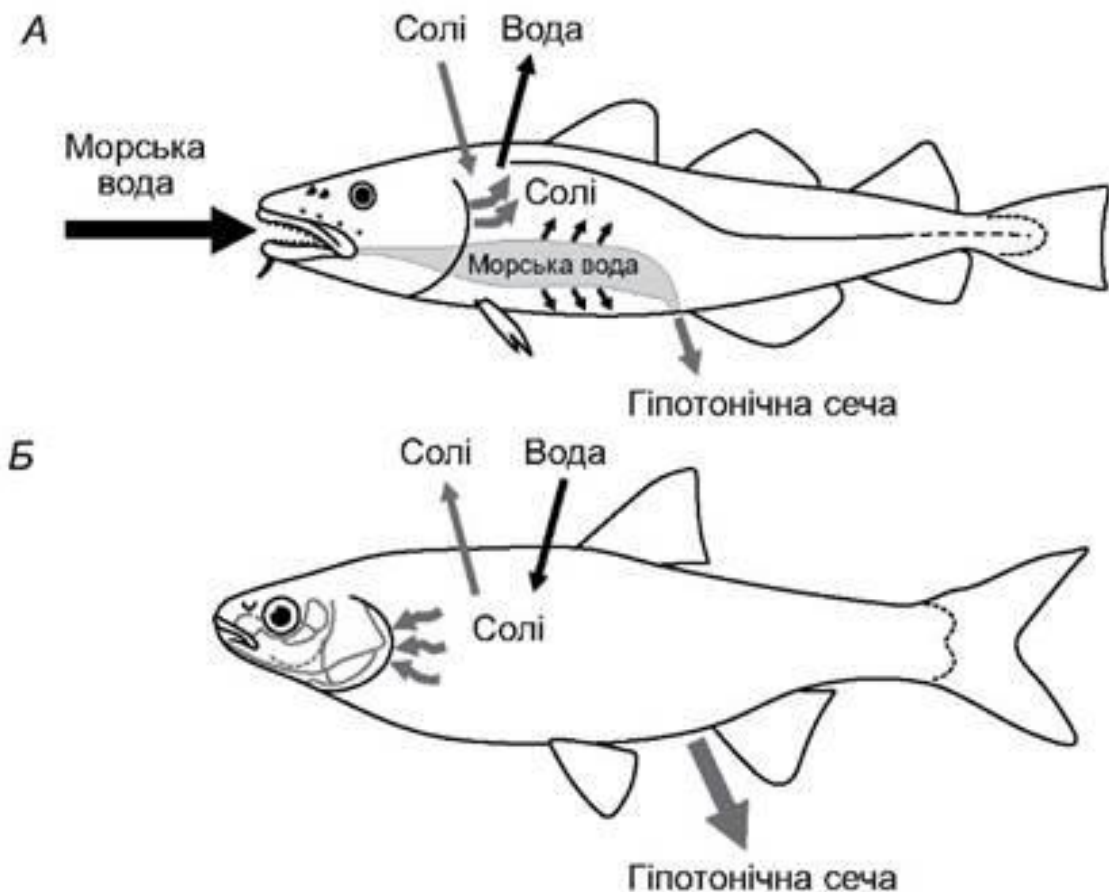


Рисунок 5.1 - Основні шляхи руху води та солей у процесі осморегуляції в костистих риб

У зовсім особливому становищі перебувають хрящові риби, зокрема акули. Завдяки високій концентрації в крові азотистих речовин (до 5%) - сечовини і триметиламіноксиду - осмотичний тиск їхнього внутрішнього середовища приблизно такий самий, як і морської води, а нерідко трохи вищий (26 атм проти осмотичного тиску в 24 атм у морській воді). Це створює умови для вільного проникнення води із зовнішнього середовища в міжклітинну рідину і кров. Тому хрящовим риbam не доводиться заковтувати воду. У цьому відношенні вони подібні до прісноводних риб. Акули виділяють сечі більше, ніж морські риби, але менше, ніж прісноводні (близько 25 мл/кг маси тіла на добу). При цьому їхня сеча має досить високу осмотичну концентрацію, оскільки акулам доводиться виводити з організму солі, що дифундують через зяброву поверхню в кров. Слід підкреслити, що, хоча загальний осмотичний тиск плазми акул вищий, ніж морської води, концентрація солей у плазмі вдвічі нижча, ніж у морській воді. Для підтримання гомеостазу акули мають спеціальний орган - ректальну залозу, через яку надлишок солей виводиться в клоаку.

Таким чином, механізм осморегуляції називають гіперосмотичним, коли осмотичний внутрішній тиск рідини більший, ніж у зовнішньому середовищі, і гіпоосмотичним, коли внутрішній тиск рідини менший за зовнішній. За гіперосмотичного механізму надлишок води виводиться в основному нирками у складі сечі. За гіпоосмотичного механізму нестача води компенсується внаслідок споживання багатої на солі води, а надлишок солей виводиться з організму. Усі прісноводні тварини та морські хрящові риби мають гіперосмотичну регуляцію. Гіпоосмотичний механізм використовується морськими костистими рибами. Ефективність осморегуляції забезпечується взаємодією кількох фізіологічних систем - видільної, дихальної, травної, нервової та гуморальної.

5.2 Органи виділення та їхнє значення для організму

Нирки. У морфології нирок у риб відзначається велика різноманітність. Найпростішу будову нирок мають міксини, поряд із міногами вони належать до найпримітивніших сучасних хребетних. Нирка у міксин являє собою лійкоподібне скупчення клітин війчастого епітелію, розташованих у черевній порожнині - нефростом. Завдяки руху війок порожнинна рідина надходить у нефростом. Під час проходження порожнинної рідини через ниркові каналці відбувається її фільтрація та реабсорбція речовин. Ниркові каналці являють собою трубочки, утворені кубічним епітелієм. У каналці розрізняють проксимальний (початковий), проміжний і дистальний (кінцевий) відділи. Епітелоцити каналців забезпечені на поверхні, зверненій у просвіт каналця, щітковою облямівкою, як і кишкові клітини, що є ознакою активних сорбційних і секреторних процесів, які відбуваються на їхній поверхні. Рідина, що

надходить у каналці, називається первинною сечею. Її елементний склад близький до складу плазми крові. Крім міксин функціонуючі нефростоми мають ембріони, личинки та мальки риб, а також дорослі акули, деякі осетрові та костисті риби. Порожнинна рідина у них цих тварин відфільтровується з кровоносних судин і є ультрафільтратом крові, оскільки в ході фільтрації вона проходить через пори дуже малого розміру. Необхідно зазначити, що нефростоми не можуть створювати великого напору рідини, тому їхня робота малоефективна.

З первинної сечі витягуються потрібні організму речовини, додатково в неї секретуються речовини, що підлягають виведенню, так формується сеча остаточного складу, або вторинна сеча. Сеча збирається в парні сечоводи, які, зливаючись, утворюють уретру, що виводить сечу в зовнішнє середовище. Сечовий міхур риб являє собою розширення уретри. У деяких риб, наприклад у тюльки, сечового міхура взагалі немає і сеча витікає в міру її утворення.

Нирки риб являють собою парні витягнуті вздовж порожнини тіла органи, розташовані під хребтом паралельно по обидва боки спинної аорти (рис. 5.2).

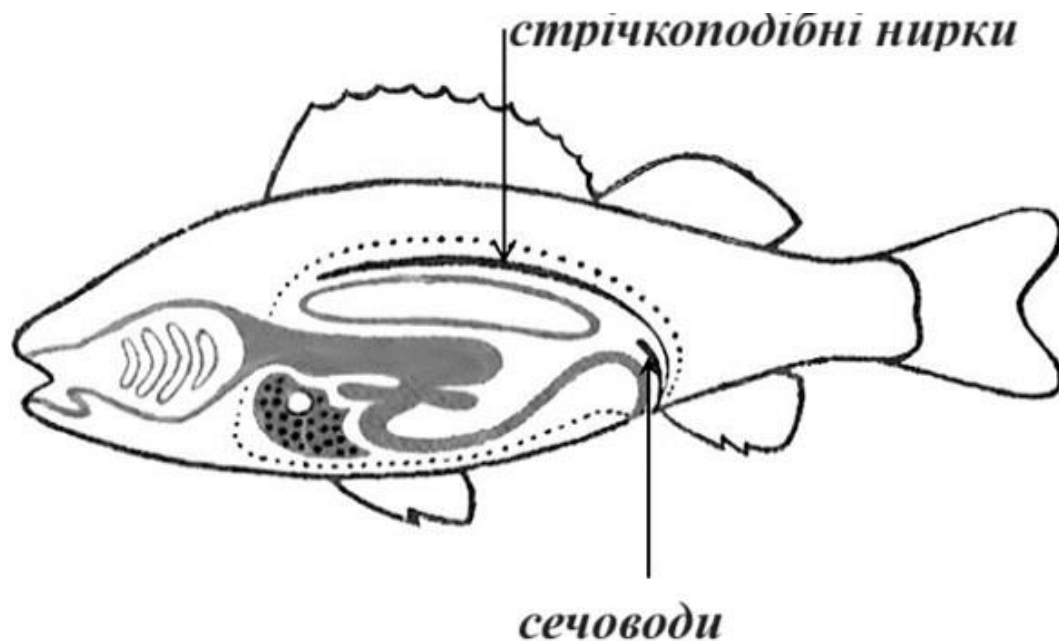


Рисунок 5.2 - Схема розташування нирок риб

Велика кількість крові в нирках надає їм характерного темно-червоного кольору. На відміну від вищих хребетних, які мають компактну тазову нирку (метанефрос), риби мають більш примітивну тулубову нирку (мезонефрос), а їхні зародки - передниркову (пронефрос). У деяких видів (бичок, атерина, бельдюга, кефаль) передпочка в тому чи іншому вигляді виконує видільну функцію і в дорослих особин. Передня (проксимальна)

частина нирок не має відношення до осморегуляції і відповідає за кровотворення, імунітет, а також виконує ендокринну функцію. Середня та дистальна частини нирок забезпечують осморегуляцію та виділення.

Структурним морфофізіологічним елементом нирки є звивистий нирковий сечовий каналець - нефрон, який у риб має аналогічну з іншими хребетними будову та складається із судинного клубочка і капсули з сечозбірним каналцем, який відходить від неї (рис. 5.3). Постачаються нефрони спеціальною нирковою артерією або гілками сегментарних артеріол. Судини, які формують приносні артеріоли, називають гломерулами. Гломерули живлять гломерулярні капіляри і зливаються у виносні артеріоли, вони ж потім утворюють мережу синусів і перитубулярних капілярів. Артеріальна кров надходить у нирки по ниркових артеріях, венозна - по ворітних венах нирок. Залозисті клітини стінок секретують продукти азотистого розпаду (сечовину), які потрапляють у просвіт каналців. Тут же, у стінках каналців, відбувається зворотне всмоктування води, цукрів, вітамінів тощо.

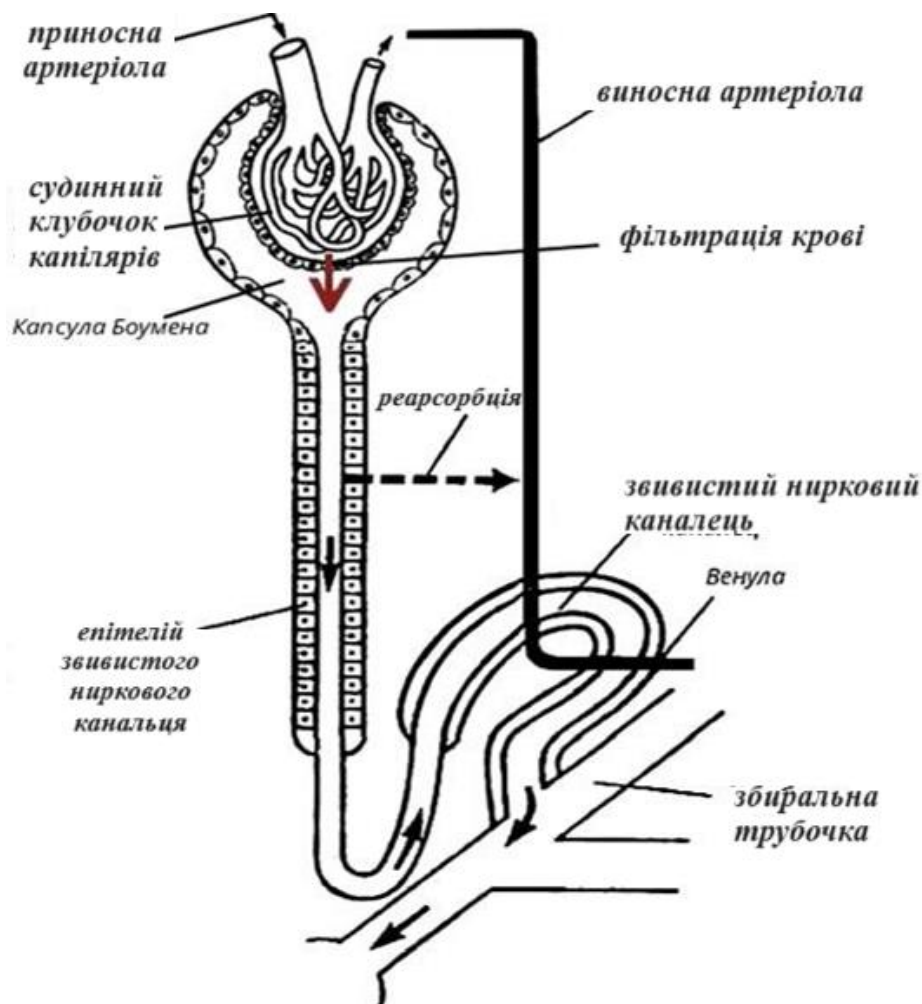


Рисунок 5.3 - Схема будови нефрона

Фільтрувальним елементом нефрону є мальпігієве тіло, що складається з боуменової капсули та гломерули. Капсула Боумена (розширена початкова частина ниркового каналця) з усіх боків охоплює гломерулу (клубочок артеріальних капілярів).

З капілярів гломерули у внутрішній простір боуменової капсули йде фільтрація рідкої частини крові з розчиненими в ній речовинами. Фільтрація відбувається під дією кров'яного тиску. Гломерулярна, або бульбочкова, фільтрація дуже ефективно звільняє організм риби від надлишку води. Якщо в цьому немає потреби, механізм блокується ендокринною системою, наприклад за допомогою антидіуретичного гормону, що характерно для евригалінних риб при переході з прісної води в солону. У морських риб бульбочкової фільтрації немає; звідси походить термін "агломерулярні" риби. Одразу за боуменовою капсулою слідує шийка, здатна звужуватися і розширюватися, що сприяє посиленню або ослабленню фільтрації. Іноді клітини шийки забезпечені віями, що створюють додатковий приплив рідини в каналці. Шийка може мати розгалуження - одна гілка починається мальпігієвим тілом, а інша - нефростомом.

Внутрішня будова нирок риб дуже різноманітна. У міксин функціонуючий мезонефрос, або туловищна нирка, містить 30-35 пар дуже великих мальпігієвих тілець. Боуменові капсули з'єднані із сечоводами короткими шийками. Сорбційно-секреторні властивості мають епітелоцити самих сечоводів, які мають щіткову облямівку, а у своїй протоплазмі - лізосоми. Незважаючи на велику фільтруючу площу, швидкість клубочкової фільтрації у міксин невелика - 4-10 мл/кг на добу. Це відбувається через слабкий кров'яний тиск - 3-9 мм рт. ст.

Нирки міног мають мало спільного з нирками міксин і багато в чому подібні до таких у прісноводних костистих риб. У міноги нирки є переважно органом, що виводить зайву воду. У сечу у міног йде не більше 1% ендогенного аміаку. Більша частина азотистих метаболітів виділяється через зябра. Нефрон дорослої міноги складається з мальпігієвого тільца, забезпеченої віями шийки, проксимального сегмента, клітини якого мають щіткову облямівку, і звивистого сегмента, що не має щіткової облямівки. У низки видів, включно з струмковою міногою, всі гломерули злиті в єдине величезне судинне сплетіння (глобус) завдовжки в кілька сантиметрів і діаметром 0,25 мм. До глобусу примикають капсули нефронів.

Нирки пластинчатожаберних являють собою ременеподібні тіла, розташовані з боків аорти в задній частині тіла. Передня частина нирок акулячих перетворюється у самців на придаток сім'яника, а у самок не функціонує. Нефрони в акулячих довгі, крім мальпігієвих тілець, вони можуть мати нефростоми. Шийка нефрона довга з віями, епітелій проксимального сегмента каналця має щіткову облямівку, багатий на мітохондрії та лізосоми, дистальний сегмент товстий, клітини його багаті на мітохондрії та лізосоми, але без щіткової облямівки. Нирки акул здатні до

утворення великої кількості первинної сечі. За стресу діурез (виділення сечі) може зменшуватися або навіть зовсім припинятися на відміну від морських костистих риб, у яких за стресу діурез посилюється.(рис.5.4)

Регуляція інтенсивності діурезу може відбуватися внаслідок зміни кровопостачання гломерул і зміни просвіту шийки під дією гормонів. У ниркових канальцях реабсорбується (всмоктується) з просвіту канальців назад у кров 70-85% води. Реабсорбція води корелює з реабсорбцією сечовини. Сечовина реабсорбується активно, а вода всмоктується пасивно, за законами дифузії, через зменшення загальної концентрації електролітів у первинній сечі.

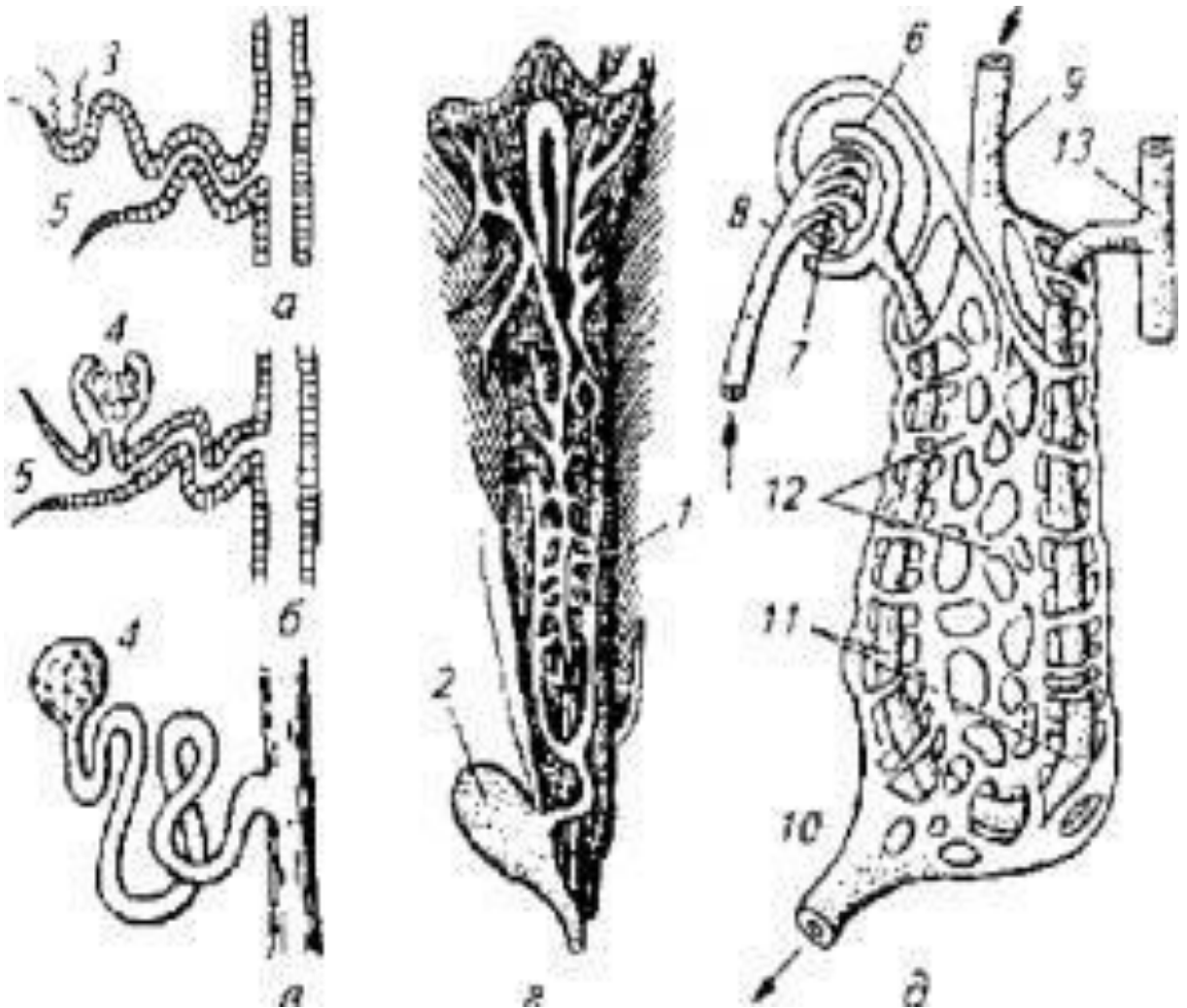


Рисунок 5.4 - Будова головної (а), тулубової (б, в, д) нирок і нирки форелі (г):

1 - сечоводи; 2 - сечовий міхур; 3 - зовнішній клубочок; 4 - мальпігієве тільце; 5 - лійка; 6 - капсула Боумена; 7 - судинний клубочок; 8 - спинна аорта; 9 - коміркова вена нирок; 10 - ниркова вена; 11 - ниркові канальці; 12 - венозні синусоїди; 13 - збірна трубка.

Регуляція реабсорбції натрію, калію і хлору відбувається окремо. Натрій і хлор зазвичай реабсорбуються в еквівалентних кількостях. Секреція епітелієм ниркових каналців катіонів магнію, сульфат-аніонів і фосфат-аніонів у 10 разів більша, ніж їхня фільтрація з крові та порожнинної рідини. Секретується також креатинін - продукт деградації м'язового креатинфосфату. У каналцях реабсорбується 90-95% сечовини та 96-98% оксиситриметиламіну, однак, частина цих речовин все ж таки виводиться із сечею.

У багатьох прісноводних риб ниркові клубочки доволі слабо розвинені, але їхній епітеліальний бар'єр, що відокремлює кров від боуменової порожнини, дуже тонкий і легкопроникний для води і невеликих молекул та іонів. Шийка каналця тонка і вузька. Проксимальний і дистальний сегменти мають типову будову: перший має щіткову облямівку, у другого розвиток облямівки слабкий, клітини обох багаті на мітохондрії, тобто здатні до енергійних протиградієнтних секреторних і сорбційних процесів. Обидва забезпечені лізосомами для деградації захоплених із просвіту судини макромолекул. Проміжний сегмент забезпечений рухливими війками. Дистальний сегмент складається з високих стовпчастих клітин і забезпечений гладкою мускулатурою. У сечоводах виявляється багато келихоподібних слизових клітин. Ці клітини у самців колюшки під час нерестового періоду виділяють особливу клейку речовину, яку риба використовує під час будівництва гнізда.

Зябра. У зябровому епітелії міног, акул і костистих риб є особливі клітини, дуже багаті мітохондріями, тобто здатні до енергоємних процесів. У 1932 р. Кейс і Вільмер припустили, що ці клітини можуть мати відношення до сорбції з довкілля і секреції в навколишнє середовище хлоридів. Надалі це було багаторазово підтверджено. Ці так звані "хлоридні" клітини мають специфічну, ямчасту структуру поверхні з властивостями іонообмінника, їхня внутрішня структура складається зі спеціальної "лабіринтової" субстанції, що має безліч каналів. Зміна напрямку транспорту іонів у евригалінних риб відбувається під дією гормонів гіпофіза та урофіза. У прісноводних риб і в евригалінних і прохідних риб у прісній воді "хлоридні" клітини витягують натрій із прісної води, в якій він завжди міститься хоча б у слідових кількостях. Через зябра риб проходить на добу близько 1 м³ води, де міститься до 100 г хлоридів. У солоній воді хлоридні клітини виводять зайвий натрій з організму. Перебудова роботи клітин вимагає деякого часу. Вугри, адаптовані до прісної води, починають посилено секретувати натрій через 1-2 год після поміщення їх у солону воду. При роботі на повну потужність "хлоридні" клітини вугра здатні вивести за годину $\frac{1}{3}$ натрію, що міститься в організмі.

Різні види відрізняються різною адаптаційною здатністю. У коропа, карася, морського окуня, тунця ця здатність обмежена - вони досить стеногалінні. У лососевих ця здатність розвивається в онтогенезі, вони

стають здатними перейти в морську воду після досягнення так званої покатної стадії. Ця стадія характеризується посріблінням покриву і зникненням придонного плямистого забарвлення. Мальки горбуші здатні адаптуватися до морської води незабаром після розсмоктування жовткового мішка за маси тіла в кілька сот міліграмів. Молодь сьомги стає здатною до переходу в морську воду після досягнення маси в 20 г і більше. Інші лососеві (чавича, кижуч, сима, нерка) посідають проміжне положення.

Зябра є основним органом екскреції з організму аміаку, але не сечовини. Наприклад, у бичка-рогатки під час проходження крові через зябра вміст аміаку зменшується втричі, а вміст сечовини помітно не змінюється. Тому зябра є головним місцем екскретування продуктів катаболізму білка в аммонотелічних риб, у яких головним продуктом розпаду білка є аміак: міног, міксин, прісноводних і морських костистих риб. Акули, скати, химери і кистепери, які екскретують в основному сечовину і окис триметиламіну, використовують для цього в основному ниркову систему. Через зябра екскретується велика кількість розчинних у воді ксенобіотиків та їхніх метаболітів. Це пов'язано з тим, що вся кров постійно проходить через зяброві капіляри, які мають величезну площу зіткнення з навколишнім середовищем.

5.3 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 бленійд). 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 ендогенного 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, створюваного 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.

Питання для самоперевірки

1. Чи відрізняється осмотичний тиск крові морських костистих риб і пластинчатозяберних від осмотичного тиску крові?
2. Як впливає зменшення дихальної поверхні зябер на осмотичний тиск крові?
3. Як впливає соматостаїн на осморегуляцію?
4. У чому полягає принципова відмінність осморегуляції морських і прісноводних костистих риб?
5. Чим пояснюється такий високий осмотичний тиск крові хрящових риб?
6. Чи є відмінності в хімічному складі плазми крові та первинної сечі?
7. Чим первинна сеча риб відрізняється від вторинної?
8. Назвіть відмінності нирок хребетних від нирок риб.
9. Яке утворення є фільтрувальним елементом нефрона?
10. Які види риб використовують зябра як основний орган екскреції з організму аміаку?
11. У яких видів риб продуктом катаболізму білків є сечовина?
12. Які фізіологічні функції виконують "хлоридні" клітини?
13. Як продукти катаболізму білка виводяться з організму аммонотелічних риб?
14. Як продукти катаболізму білка виводяться з організму уреотелічних риб?

6 СИСТЕМА ДИХАННЯ І ГАЗООБМІН У РИБ

Незважаючи на те, що концентрація розчиненого у воді кисню - досить нестійкий показник середовища проживання, парціальний тиск кисню і вуглекислого газу в крові риб стабільний і належить до жорстких констант гомеостазу. Основне навантаження в забезпеченні організму риб киснем і видаленні з нього вуглекислого газу лягає на зябра. Крім зябер у риб у газообміні беруть участь шкіра, шлунково-кишковий тракт, плавальний міхур, спеціальні органи.

6.1 Зябровий газообмін

Зябра - це органи, високоспеціалізовані на газообміні у водному середовищі. Це компактна сильно васкуляризована (багата кровоносними судинами) поверхня. Зяброва поверхня в 10-60 разів перевищує площу тіла риби. Зябровий газообмін може бути ефективним тільки за постійного потоку води через зябровий апарат. Кисень переходить у капілярне русло зябер за градієнтом парціального тиску, який у риб становить 40-100 мм рт. ст.

Найдосконаліша будова зябрового апарату характерна для костистих риб. Зовні розташована зяброва кришка, яка оберігає зябра. Основою зябрового апарату є 4 пари зябрових дуг. На зябрових дугах розташовуються пронизані кровоносними судинами зяброві пелюстки, що утворюють дихальну поверхню. Зяброві пелюстки виконують опорну функцію і безпосередньої участі в газообміні не беруть. Поперек зябрових пелюсток розташовуються мікроскопічні зяброві пелюсточки, які вкриті густою мережею кровоносних капілярів і є структурними елементами зябер як органів дихання. Зяброві пелюстки та пелюсточки розташовані дуже тісно, але завдяки малій швидкості руху через них води вони не створюють великого опору току води (рис. 6.1).

Зяброві пелюстки двох сусідніх зябрових дуг щільно прилягають одна до одної, утворюючи зяброву решітку, через яку прокачується вода. Згідно з розрахунками, незважаючи на великий обсяг роботи з переміщення води через зябровий апарат (не менше 1 м³ води на 1 кг маси риби на добу), енергетичні витрати невеликі. Тиск у ротовій порожнині майже завжди більший, ніж у зябровій. Вода майже завжди тече в одному напрямку через рот крізь зябра до зябрових щілин. У роботі цього насоса беруть участь два клапани - ротовий і зябровий. У швидкохідних кефалі та ставриди діє в основному ротовий насос, у них рот не закривається, і дихальні рухи зябрових кришок відсутні. Такий тип вентиляції зябер називають "таранним"; він можливий тільки за великих швидкостей переміщення у воді, а в повільних придонних риб (камбали або сома) - зябровий насос.

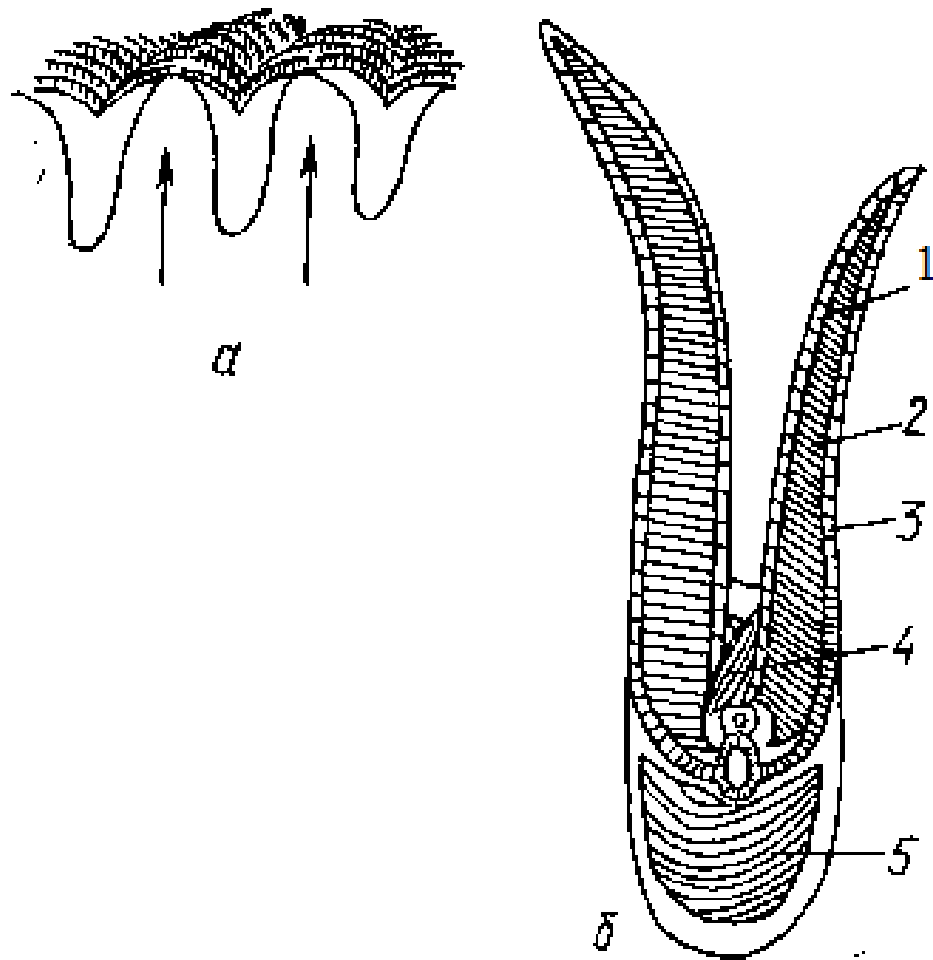


Рисунок 6.1 - Схема будови зябрового апарату (за Аміневою):
 а - зяброва решітка; б - розріз зябрової дуги: 1 - посудина, що приносить; 2 - опорна тканина; 3 - посудина, що виносить; 4 - пелюстковий м'яз; 5 - зяброва дуга

Дихальний цикл починається з розширення ротової порожнини з одночасним відкриванням рота. Вода наповнює ротову порожнину через рот. Зяброві пелюстки працюють як м'який клапан, змикаючись і майже не пропускаючи воду зі зябрової порожнини в рот. Потім розсуваються зяброві кришки, збільшуючи обсяг зябрової порожнини, і вода спрямовується в зону зниженого тиску, проходячи через зябра. Потім рот закривається і ротова порожнина стискається, зяброві кришки зсуваються, виганяючи воду через зяброві щілини в зовнішнє середовище (рис. 6.2).

Частота дихальних рухів у риб залежить від багатьох чинників, але найбільший вплив на цей фізіологічний показник чинять два - температура води і вміст у ній кисню. Коли зябровий механізм не справляється із завданням адекватного газообміну, включаються інші допоміжні механізми.

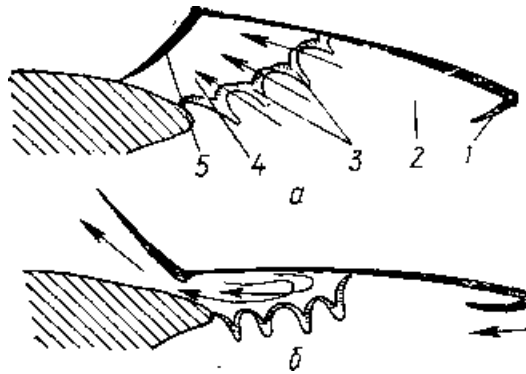


Рисунок 6.2 - Схема зябрового дихання (за Амінєвою):
 а - вдих; б - видих; 1 - ротовий отвір; 2 - ротова порожнина; 3 -
 зяброва дуга; 4 - зяброва порожнина; 5 - зяброва мембрана

Шкірне дихання. Слизова поверхня шкіри риб відіграє значну роль у диханні. Цей тип дихання має суттєве значення для видів, які ведуть малорухливий спосіб життя в умовах низького вмісту кисню або на короткий час залишають водойму (вугор, мулистий стрибун, соми). Шкірне дихання у деяких видів риб може бути основним механізмом газообміну. Так, наприклад, у дорослого вугра шкірне дихання досягає 60% загального обсягу газообміну. У більшості дорослих риб частка шкірного дихання коливається від 3 до 24%, тому співвідношення площі шкірних капілярів і капілярів зябер варіює в широких межах - від 3:1 (у в'юна) до 10:1 (у коропа). Інтенсивність шкірного газообміну багато в чому визначається морфологією шкіри. Площа кровоносних судин шкіри у різних видів костистих риб становить від 0,5 до 1,5 см²/г живої маси.

Важливу роль у процесі газообміну відіграє шкірний слиз, у складі якого виявлено гемоглобін і фермент карбоангідраза. Інтенсивність шкірного дихання зростає при підвищенні температури води, оскільки зі зростанням температури посилюється обмін речовин і знижується розчинність у воді кисню. У деяких випадках шкірне дихання може забезпечувати життєдіяльність риб поза водою, оскільки на повітрі зябра злипаються і їхня роль у диханні значно зменшується.

Перенесення газів кров'ю. У риб транспортні функції крові реалізуються завдяки високій спорідненості гемоглобіну до кисню, високій розчинності газів у плазмі крові, хімічній трансформації вуглекислого газу в карбонати й гідрокарбонати.

Білком, що транспортує кисень у крові риб, є гемоглобін. У переважної більшості риб газообмін без гемоглобіну практично не можливий. Потреба риб у кисні значно менша за низьких температур води, коли розчинність газів у плазмі крові підвищується. Розчинений у плазмі кисень зв'язується гемоглобіном, проте насичення крові вуглекислотою може значно знизити кисневу ємність крові риб (більш ніж у 2 рази).

Гемоглобін риб може бути чутливим і нечутливим до кислого середовища. Чутливий до кислого середовища гемоглобін при зниженні рН крові втрачає здатність зв'язувати кисень. Нечутливий до кислого середовища гемоглобін не втрачає здатність зв'язувати кисень у разі зниження рН. Для риб наявність такого гемоглобіну має особливе значення, оскільки їхня м'язова активність в умовах хронічної гіпоксії супроводжується надходженням у кров молочної кислоти. У деяких арктичних і антарктичних видів риб гемоглобін у крові відсутній. У певних умовах із транспортуванням газів справляється плазма.

Роль гемоглобіну в перенесенні вуглекислого газу у вигляді карбгемоглобіну невелика. Розрахунки показують, що гемоглобін переносить не більше 15% вуглекислого газу, що утворюється в результаті обміну речовин риби. Основною транспортною системою для перенесення вуглекислого газу є плазма крові. Потрапляючи в кров із клітин, вуглекислий газ через його обмежену розчинність створює підвищений парціальний тиск у плазмі й у такий спосіб має гальмувати перехід газу з клітин у кров'яне русло, але цього не відбувається, тому що в плазмі під впливом ферменту карбоангідрази еритроцитів здійснюється реакція:



За рахунок цього парціальний тиск вуглекислого газу біля клітинної мембрани з боку плазми крові постійно знижується, і дифузія вуглекислого газу в кров протікає рівномірно. Гідрокарбонат-іон, що утворюється, разом із кров'ю надходить у зябровий епітелій, який також містить карбоангідрazu, тому в зябрах відбувається перетворення гідрокарбонатів на вуглекислий газ і воду. Далі CO_2 з крові дифундує у воду, що омиває зябра. Вода, що протікає через зяброві пелюстки, контактує зі зябровим епітелієм не більше ніж 1 с, тому градієнт концентрації вуглекислого газу не змінюється, і він з постійною швидкістю залишає кровоносне русло. Приблизно за такою самою схемою відбувається видалення вуглекислого газу і в інших органах дихання.

6.2 Додаткові органи дихання

Проживання в водоймах з низьким змістом кисню в воді виробило у багатьох видів риб здатність використовувати для дихання кисень повітря. Один із способів використання кисню повітря складається у захопленні ротом повітряних бульбашок, аерації цими бульбашками води, що знаходиться в ротовий порожнини, і пропущенні води, збагаченою киснем, через зябра.

Кишкове дихання. В екстремальних умовах (гіпоксія) кишкове дихання використовується багатьма видами риб. При цьому, як правило, довжина кишки збільшується. У таких риб (сомик, піскар) повітря заковтується і перистальтичними рухами кишечника спрямовується в

спеціалізований відділ. У цій частині шлунково-кишкового тракту стінка кишки пристосована до газообміну, як за рахунок гіпертрофованої капілярної мережі, так і за рахунок наявності респіраторного циліндричного епітелію. Бульбашки атмосферного повітря в кишці перебувають під тиском, що підвищує коефіцієнт дифузії кисню в кров.

Кишкове дихання широко поширене в американських сомиків. У зв'язку з розвитком кишкового дихання довжина кишечника збільшується. Так, у броняка довжина кишківника в 22-28 разів більша за довжину тіла. Травлення відбувається в передньому відділі кишечнику, стінка середнього і заднього відділів змінюється, в яких травні залози зникають, а капіляри і циліндричні респіраторні епітеліальні клітини розвиваються у великій кількості. Екскретовані речовини обволікаються слизом і швидко видаляються. Повітря випускається через анальний отвір або ротову порожнину.

Роль у газообміні плавального міхура. Плавальний міхур не тільки забезпечує рибі плавучість, а й відіграє певну роль у газообміні. Він буває відкритим (лососеві) і закритим (короп). Відкритий міхур пов'язаний повітряною протокою зі стравоходом, і його газовий склад може швидко оновлюватися. У закритому міхурі зміна газового складу відбувається тільки через кров. У стінці плавального міхура є особлива капілярна система, яку прийнято називати "газовою залозою". Капіляри залози утворюють круто вигнуті протиточні петлі. Протиточний механізм кровотоку в газовій залозі призводить до того, що кисень плазми крові дифузно проникає в порожнину міхура. Таким чином, міхур створює запас кисню, який використовується організмом риби в несприятливих умовах.

6.3 Інші органи газообміну

Органи газообміну можуть бути представлені лабіринтом (гурами, ляліус, півник), наджаберним органом (рисовий вугор, арапаїма, змієголова), легеньми (дводишні), ротовим апаратом (окунь повзун). Наджаберний орган є у рисового вугра, і в деяких інших риб. Цей орган утворений випинанням глотки. Його покриває слизова оболонка з добре вираженою мережею капілярів. Риба набирає в ротову порожнину повітря і пропускає його в наджаберний орган, де і відбувається газообмін. Лабіринтовий орган утворюється в результаті випинання зябрової порожнини. У порожнині цього органу розташовуються кісткові пластинки, що утворюють своєрідний лабіринт, вкритий слизовою оболонкою з численними капілярами.

Принцип газообміну в цих органах такий самий, як у кишці або в плавальному міхурі. Морфологічна основа газообміну в них - це видозмінена система капілярного кровообігу та потоншення слизових оболонок. Функціонально з органами дихання пов'язані псевдобранхії

(псевдожабра) - особливі утворення зябрового апарату. Вони не беруть участі в обміні кисню. Однак наявність великої кількості карбоангідрази на мембранах псевдобранхії допускає участь цих структур у регуляції обміну вуглекислого газу в межах зябрового апарату. Із псевдобранхіями пов'язана так звана судинна залоза, яка розташована на задній стінці очного яблука і оточує зоровий нерв. Судинна залоза має мережу капілярів, що нагадує таку в газовій залозі плавального міхура. Судинна залоза забезпечує постачання сильно насиченої киснем кров'ю сітківки ока за максимально низького надходження в неї вуглекислого газу.

Питання для самоперевірки

1. Яку функцію в газообміні виконують зяброві пелюстки?
2. У якому напрямку вода проходить через зябра риб, через рот до зябрових щілин чи навпаки?
3. Який тип вентиляції зябер називають "таранним"?
4. Назвіть чинники, від яких може залежати частота дихальних рухів риб.
5. Для яких риб шкірне дихання стає основним?
6. У яких випадках інтенсивність шкірного дихання зростає?
7. Яку роль відіграє гемоглобін риб у перенесенні вуглекислого газу?
8. Які реакції каталізує карбоангідраза еритроцитів?
9. Яким чином транспортуються гази в риб, що не містять у крові гемоглобіну?

7 ФІЗІОЛОГІЯ ЖИВЛЕННЯ І ТРАВЛЕННЯ РИБ

7.1 Типи живлення риб

У риб відомі два типи живлення: ендегенний – за рахунок внутрішніх резервів організму, і екздегенний – за рахунок зовнішньої їжі. Ендегенне живлення властиве ембріонам усіх видів риб. У період ембріонального розвитку і у стані передличинки риби живляться лише за рахунок компонентів жовтка. У дорослому стані ендегенне 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 екздегенного 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 хижаками. 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.

Екздегенний 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.

7.2 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.

7.3 Будова травної системи риб

Еволюційний вплив характеру живлення на будову шлунково-кишкового тракту риб проявляється, головним чином, на рівні ротового апарату, головної кишки і туловищної кишки. Травна система риб починається глотковою ділянкою, яка переходить у короткий стравохід. Ширина стравоходу залежить від способу харчування риб. Стравохід без будь-якої особливої межі переходить у шлунок (або, у безшлункових риб, у кишечник). Шлунок може бути поздовжнього типу з входом і виходом на протилежних сторонах (щука) або U-подібного типу з входом і виходом, спрямованими вперед (окунь). Передню частину шлунка часто називають кардіальною, а задню - пілоричною, або привратниковою. Під час наповнення шлунка відбувається його розтягнення в дистальному напрямку. У риб сімейства коропових (короп, карась, плітка тощо), губанових (чорноморська зеленушка), морських собачок і деяких інших шлунок відсутній. У таких риб роль накопичувача відіграє передній відділ кишечника, який може розтягуватися, хоча й не так сильно, як шлунок (рис. 7.1).

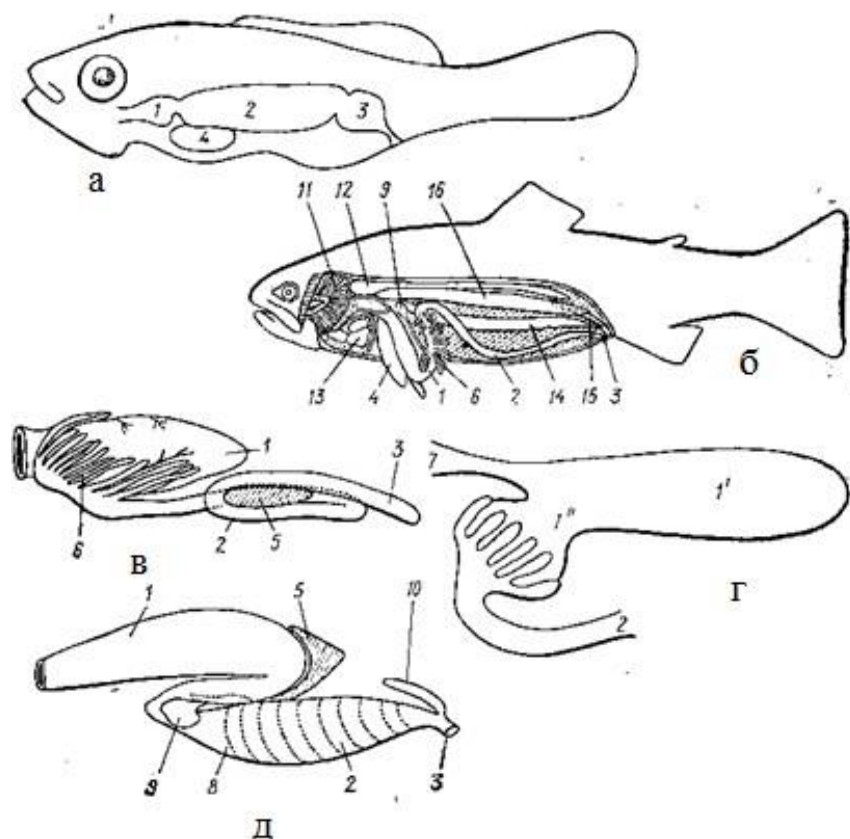


Рисунок 7.1 - Травна система риб, що мають шлунок (за Аміневою):

а - личинки морського карася; б - райдужна форель; в - морський судак; г - кефаль; д - акула; 1 - шлунок; 1' - розтяжна частина шлунка; 1'' - м'язистий шлунок; 2 - кишечник; 3 - пряма кишка; 4 - печінка; 5 - селезінка; 6 - пілоричні придатки; 7 - стравохід; 8 - спіральна складка; 9 - жовчний міхур; 10 - ректальна (сольова) залоза; 11 - зябра; 12 - нирки; 13 - серце; 14 - гонади; 15 - сечовий міхур; 16 - плавальний міхур.

У передньому відділі кишечнику коропа є 7-8 поздовжніх складок, що сприяють його розтягуванню. Слизова шлунка вистелена одношаровим циліндричним епітелієм і забезпечена багатоклітинними трубчастими залозами, що секретують рясний шлунковий сік. Під дією шлункового соку відбувається перетворення їжі на рідку кашку - хімус. Спорожнення шлунка відбувається під дією м'язових скорочень його стінок. Шлунок відокремлюється від кишечника сфінктером. Їжа проштовхується через сфінктер воротаря в кишечник. Кишечник закінчується анальним отвором. Крім травного тракту до травної системи мають безпосередній стосунок травні залози - підшлункова, або панкреас, і печінка (рис. 7.2). Залежно від особливостей травної системи виділяють 5 типів живлення риб:

1) лососевий - стінка шлунка тонка, є від 80 до 400 пілоричних придатків;

2) окуневий - товстостінна глотка; циліндричний шлунок, є тільки 3 пілоричні придатки.

3) щуковий - товстостінний стравохід, подовжений шлунок, печінка витягнута відповідно до геометрії тіла;

4) короповий - травний тракт має вигляд тонкої трубки, яка утворює кілька петель, шлунка немає, але передній відділ кишки розширений;

5) вугровий тип - вузький м'язовий стравохід оточений печінкою.

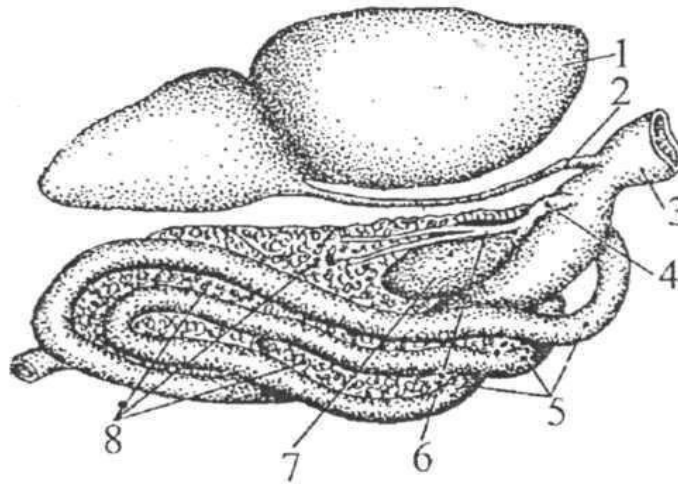


Рисунок 7.2 -Частина травного тракту сазана (коропа)
(за Гуртовим, 1976)

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

Існують істотні видові відмінності в інтенсивності секреції та хімічній реактивності секретованих продуктів у різних ділянках травної системи. Так, у більшості риб у ротовій порожнині виявляється секрет, представлений тільки слизом. Головне призначення такого секрету - захист епітелію і смакових рецепторів. Чим грубіша їжа, що становить звичайний раціон риби, тим більш розвинений секреторний апарат. Так, у риб, що харчуються коралами (скаркові риби), відзначається інтенсивна секреція слизу в ротовій порожнині, що сприяє проковтуванню коралів. Слиз може накопичуватися також і в слизовій оболонці стравоходу, який має множинні борозни і складки, що полегшує рух харчової грудки з ротової порожнини після проковтування. Найхарактернішою ознакою більшості хижих риб є наявність добре розвинуеного м'язового шлунка і пов'язаного з ним пепсиногенного травлення.

7.4 Типи травлення

За механізмом дії ферментів на субстрат, локалізацією ензимів у травній трубці, відношенням травлення до клітинних мембран і транспортних систем розрізняють три типи травлення:

- 1) позаклітинне (порожнинне, дистантне);
- 2) внутрішньоклітинне;
- 3) мембранне.

Позаклітинне травлення протікає в спеціальних порожнинах. За рахунок цього процесу відбувається початковий етап деструкції біополімерів за допомогою ендогідролаз. Основними особливостями такого травлення є наявність водних розчинів, довільна орієнтація активних центрів ферментів до субстрату, імовірнісний характер розподілу ферментів у порожнинах. **Порожнинне травлення** ефективне щодо великих молекул. Однак його ефективність щодо олігомерів невелика. Недоліком позаклітинного травлення є роз'єднаність продуктів гідролізу і транспортних систем. Слід звернути увагу, що порожнинне травлення пов'язане з мембранним. Ці два процеси не є роз'єднаними, проте їхні взаємовідносини вивчені недостатньо.

Внутрішньоклітинне травлення поділяється на два типи. Перший тип внутрішньоклітинного травлення реалізується за рахунок транспортування невеликих молекул через клітинні мембрани та подальшого гідролізу ферментами цитоплазми (наприклад, пептидів). Другий тип травлення пов'язаний зі спеціалізованими клітинними вакуолями, які можуть постійно перебувати в протоплазмі, або утворюватися на певний час, наприклад, під час фагоцитозу, піноцитозу або мікропіноцитозу.

Мембранне (контактне) травлення здійснюється здебільшого протеолітичними, ліполітичними та гліколітичними ферментами, що зафіксовані на поверхні мікроворсинок, мають сувору орієнтацію та високу спорідненість з оліго- та полімерами. Як правило, це складні білки - глікопротеїни, що містять вуглеводний компонент (глікокалекс), у зоні якого розташований активний центр ферменту. При мембранному (контактному) травленні забезпечується негайне транспортування продуктів гідролізу.

Співвідношення інтенсивності мембранного і порожнинного травлення не рівнозначне у різних видів риб, змінюється за сезонами і залежить від складу кормової бази. У хижих риб кишківник коротший і шлунково-кишковий тракт загалом має менші об'єм і площу всмоктування, тому мембранне травлення для хижаків має більше значення.

Симбіотичне травлення. Загальна кількість мікроорганізмів у травній системі риб коливається в широких межах, має сезонний характер і залежить від складу їжі. Пік мікробіологічної обсіменілості. Присутність мікрофлори в шлунково-кишковому тракті збільшує протеолітичну і

зумовлює целюлозолітичну та хітиназну активність хімусу. Мікробна маса може бути джерелом білка в харчуванні риб. Представники мікрофлори органів травлення деяких видів риб здатні до фіксації молекулярного азоту. Азотфіксація мікроорганізмів збільшується в ряду: щука → карп, лящ, плітка → рослиноїдні риби. Значна роль мікрофлори в синтезі вітамінів. Так близько 50 % потреби риб у вітамінах забезпечує мікробний синтез.

Травлення в шлунку. Розтягнення стінок шлунка призводить до збудження травних центрів у центральній нервовій системі. Зворотний сигнал надходить до шлунка по блукаючому нерву. Хоча функціонування шлунка риб і перебуває під нейрогуморальним контролем, як і в інших тварин, його секреторні функції суттєво відрізняються від таких функцій у наземних теплокровних тварин. У регуляції секреції значну роль відіграє ендокринна система шлунка, яка за допомогою гастрину, гістаміну, ацетилхоліну стимулює секрецію шлункового соку. Ацетилхолін не тільки відіграє роль нейромедіатора в синапсах, він має здатність збуджувати секреторні клітини шлунка, а отже, стимулює виділення гастрину і спричиняє посилення синтезу гістаміну.

Гастрин у 1,5 рази активніше за гістамін стимулює виділення соляної кислоти клітинами шлунка. Однак гастрин впливає на клітини слизової оболонки через кров, чим зумовлена певна затримка такої дії. У той час як гістамін має паракриновий ефект відносно секретуючих клітин шлунка, тобто діє безпосередньо і, отже, швидше, ніж гастрин.

Основними компонентами шлункового соку риб є слиз, травні ферменти та соляна кислота. За даними різних дослідників, рН шлункового соку коливається від 1,2 до 5,0. Фізіологічна роль соляної кислоти полягає в тому, що вона сприяє утворенню пепсину (активна форма ферменту) з неактивної форми - пепсиногену. рН-оптимум пепсину знаходиться в інтервалі від 1,0 до 2,0. Соляна кислота сприяє набухання їжі, розм'якшенню кальцинованих кісткових і шкірних утворень (луска, жучки), а також зовнішнього скелета ракоподібних і панцира молюсків.

Травлення в кишечнику. У регуляції кишкової секреції велику роль відіграють гормони та електроліти. Секрецію кишечника реалізують ентероцити та слизові клітини епітелію, причому перші виробляють ферменти, другі - слиз. Відомо, що ентероцити риб продукують ферменти трьох груп: протеолітичні, ліполітичні, гліколітичні. Основним протеолітичним ферментом кишкового соку є трипсин. Він виробляється у формі проферменту - трипсиногену, який перетворюється на активну форму під дією ферменту ентерокинази. Трипсин, своєю чергою, відіграє роль активатора інших ферментів, зокрема, хемотрипсиногену. Слизова оболонка кишечника проявляє і ліполітичну активність, що проявляється в секреції ентероцитами ліпаз. Харчові жири представлені, найчастіше, тригліцеридами тваринного та рослинного походження. Початкова стадія гідролізу молекул тригліцеридів протікає під дією панкреатичної ліпази в

порожнині кишки, у результаті утворюються моно-гліцериди та жирні кислоти. Емульгування жирів залежить від наявності жовчних кислот. Панкреатичні фосфоліпази, які активуються трипсином, каталізують гідроліз фосфогліцеридів. Гліколітичні ферменти кишкового соку представлені низкою ферментів, що проявляють активність щодо різних вуглеводів. Причому цей спектр багатший у рослиноїдних риб. Так, кишечник коропа секретує амілазу, глюкозидазу, мальтазу, сахаразу, лактазу. Фермент амілаза виявлений у кишковому соку хижих риб, наприклад форелі, що пояснює успішне вирощування цього виду на кормах, що містять вуглеводи. У кишковому соку коропових виявлено хітиназу. Кінцева (пряма) кишка має слизову оболонку, утворену епітелієм, що продукує слиз. Кінцева ділянка тулубної кишки, в якій обмежене всмоктування органічних речовин і переважає всмоктування мінеральних речовин і води. Вологість екскрементів риб становить приблизно 90%. У безшлункових риб кишкова секреція безперервна, у шлункових - періодична, пов'язана з евакуацією хімусу зі шлунка.

7.5 Механізм всмоктування компонентів їжі

Відомо два типи транспортування компонентів їжі - макромолекулярний і мікромолекулярний.

Макромолекулярний тип забезпечує перенесення великих молекул і надмолекулярних агрегацій через шар епітеліоцитів міжклітинними каналами. Головними механізмами макромолекулярного перенесення слугують фагоцитоз і піноцитоз. Фагоцитозом називають захоплення клітиною корпускулярних структур за допомогою тимчасових цитоплазматичних виростів (псевдоподій) і вплив на них цитоплазматичних гідролітичних ферментів. До фагоцитозу здатні лейкоцити, ентероцити щіткової облямівки. Фагоцитуванню піддаються лише дуже дрібні частинки (не більше 1 мкм). Піноцитозом називають обтікання клітиною крапельок рідини з подальшим їх гідролізом. Доведено, що ентероцити риб здатні до інвагінації та захоплення рідкого вмісту. Завдяки піноцитуючій здатності ентероцити риб захоплюють нативні або частково переварені білкові молекули. Крім білків ентероцити риб піноцитують і найдрібніші крапельки жиру.

Мікромолекулярний тип є основою транспортування продуктів гідролізу і забезпечує перенесення мономерів та олігомерів з невеликою молекулярною масою. Він забезпечується трьома фізіологічними механізмами - пасивним транспортом, полегшеною дифузією, активним транспортом. Пасивний транспорт протікає без витрат енергії, об'єднує процеси дифузії та осмосу і реалізується завдяки градієнту концентрації, електрохімічному градієнту та наявності пор у мембрані. Полегшена дифузія здійснюється за градієнтом електрохімічного потенціалу під

контролем ферментативних систем. Проходження дифузійної речовини через клітинну мембрану здійснюється завдяки участі інших молекул, зокрема транспортних білків клітинної мембрани.

Активний транспорт потребує витрат енергії. Він здійснюється за допомогою спеціальних транспортних систем завжди проти градієнта концентрації та електрохімічного градієнта. Мобільний переносник являє собою, як правило, високомолекулярний білок. Джерелом енергії для транспортерів служить АТФ у всіх тварин незалежно від організації.

Перистальтика кишечника риб специфічна. Дослідники виділяють три типи скорочень кишки: перистальтичні, маятникоподібні та сегментувальні. Частота перистальтики кишечника становить 5-30 циклів на хвилину. Тонічні скорочення шлунка риб, що становлять 5-10 скорочень за хвилину, спостерігаються з певною періодичністю (через 5-7 хв). Скорочення виникають через 10-15 хв після годування. Тоніко-перистальтичні рухи повторюються з інтервалом 2-3 хв. Однак частота скорочень залежить від ступеня наповнення шлунка. Чим їжа калорійніша, тим вона довше залишається в шлунку риб. На цей процес впливає і температура навколишнього середовища.

Питання для самоперевірки

1. Який тип живлення називають короповим?
2. Якими фізіологічними механізмами забезпечується транспорт органічних сполук під час травлення?
3. Як відбувається мембранне (контактне) травлення?
4. Які особливості притаманні симбіотичному травленню?
5. Яку фізіологічну роль відіграє соляна кислота шлункового соку?

8 ОСОБЛИВОСТІ ОБМІНУ РЕЧОВИН У РИБ

8.1 Обмін речовин як основна функція живого організму

Обмін речовин - це сукупність процесів надходження поживних речовин в організм, використання їх організмом для синтезу клітинних структур і вироблення енергії, а також виділення кінцевих продуктів у навколишнє середовище. Обмін речовин проходить у три етапи:

- 1) надходження речовин в організм (забезпечує травна система);
- 2) використання речовин клітинами організму;
- 3) виділення продуктів розпаду в навколишнє середовище за допомогою систем дихання і виділення.

Асиміляція - сукупність процесів, що забезпечують надходження поживних речовин у внутрішнє середовище організму і використання їх для синтезу клітинних структур. Асиміляція відбувається активно внаслідок харчування, пиття, дихання, активного сорбування і пасивно - внаслідок проникнення розчинених у воді речовин через покриви тіла. Важливий етап асиміляції - травлення. Анаболізм - заключна частина асиміляції, сукупність внутрішньоклітинних процесів, що забезпечують синтез органічних сполук, необхідних організму. Анаболізм забезпечує оновлення клітинних структур, відновлення енергетичного потенціалу, зростання організму, що розвивається.

Дисиміляція - процес розпаду клітинних структур до мономерних ланок. Дисиміляція речовин також відбувається як унаслідок активних процесів - екскреції продуктів обміну, зайвих солей, води, так і пасивно, унаслідок виділення слизу, злущування епітеліальних клітин, дифузії молекул та йонів крізь покриви. Катаболізм - процес розпаду органічних сполук (амінокислот, моноцукрів, жирних кислот) до кінцевих продуктів із вивільненням енергії. Анаболізм і дисиміляція загалом забезпечують самооновлення клітинних структур організму в ході взаємопов'язаних біохімічних перетворень. У період росту, за інтенсивного навантаження, у період виходу зі стану голодування анаболізм переважає над дисиміляцією. У разі виснаження, під час голодування, за стресових станів дисиміляція вища за анаболізм.

Обмін білків. Білки становлять 15-20% сирої маси тканин риб. Білки в живому організмі виконують різні функції - структурні, ферментативні, транспортні, скоротливі, рецепторні тощо. З білковими структурами в клітинах пов'язані:

- 1) процеси росту і самооновлення компонентів організму;
- 2) процеси регенерації та поповнення клітинних білків;
- 3) продукція ферментів, гормонів, гемоглобіну, рецепторних білків;
- 4) забезпечення онкотичного (частина осмотичного) тиску крові та

обмін води між кров'ю і тканинами;

5) буферні системи плазми;

6) найважливіші захисні реакції організму;

7) транспорт органічних сполук і мінеральних речовин до органів і тканин;

8) отримання енергії, особливо інтенсивно під час стресових ситуацій.

Біологічна цінність різних білків визначається співвідношенням амінокислот, що містяться в них. Основними структурними компонентами білків є 20 протейногенних амінокислот, з яких 10 вважаються незамінними, тобто не синтезуються в організмі і надходять з їжею. До них належать: аргінін, валін, гістидин, ізолейцин, лейцин, метіонін, треонін, триптофан, фенілаланін. Тваринні білки, які містять усі незамінні амінокислоти, називаються повноцінними. Неповноцінними називають білки, які не містять хоча б одну незамінну амінокислоту. Збалансований харчовий раціон має містити до 55-60% білків тваринного походження.

Азотистий баланс оцінюють за результатами порівняння кількості азоту, що надійшов із їжею та виведений з організму, що дає змогу судити про характер білкового обміну. Переважання кількості виведеного з організму азоту - негативний баланс - може спостерігатися в разі нестачі в їжі повноцінних білків, у разі голодування, у разі травм, а також унаслідок старіння. У разі білкового голодування джерелом вільних амінокислот стають білки плазми, печінки, слизової оболонки кишківника і м'язової тканини, що дає змогу досить довго підтримувати оновлення білків мозку і серця. Позитивний баланс азоту, що характеризується накопиченням білка в організмі, розвивається в умовах переважання анаболічних процесів над катаболічними. Регуляція обміну білків здійснюється нейрогуморальними механізмами. стан внутрішнього середовища організму аналізується в гіпоталамусі. За допомогою вегетативних шляхів і зв'язків із гіпофізом керівні сигнали пристосовують метаболічні реакції до потреб організму.

Обмін ліпідів. Ліпіди представлені в організмі здебільшого нейтральними жирами (моно-, ди- і тригліцеридами), мембранними ліпідами (фосфо- і гліколіпідами), захисними ліпідами (восками), сигнальними ліпідами (терпени, стероїди). Жирні кислоти є компонентами нейтральних жирів, мембранних і захисних ліпідів. Вони поділяються на насичені (пальмітинова, стеаринова тощо) і ненасичені (лінолева і ліноленова, арахідонова, ейкозопентаєнова, докозогексаєнова тощо) жирні кислоти.

Роль ліпідів:

1) пластична - реалізується фосфоліпідами та холестеринем. Ці речовини беруть участь у синтезі тромбопластину, мієліну, стероїдних гормонів, жовчних кислот, простагландинів, вітаміну D, а також у формуванні, забезпеченні міцності та біофізичних властивостей біологічних

мембран.

2) енергетична - жирні кислоти є джерелом енергії.

3) захисна - сполуки на основі циклопентанпергідрофенентрена входять до складу компонентів шкіри і тим самим обмежують абсорбцію водорозчинних речовин і зменшують втрати води через шкіру. Жири забезпечують механічну фіксацію та захист внутрішніх органів від механічних пошкоджень. Підшкірна жирова клітковина є теплоізоляційним шаром.

У травному тракті жири розщеплюються до гліцерину та жирних кислот. Після ресинтезу жирів у стінках кишечника весь жир всмоктується в лімфу в складі хіломікронів. Через грудну лімфатичну протоку хіломікрони потрапляють у венозну кров.

Вплив на жировий обмін здійснює гіпоталамус. Симпатичні центри гальмують синтез тригліцеридів, а парасимпатичні сприяють відкладенню жиру. Гормональна регуляція обміну тригліцеридів залежить від кількості вуглеводів у крові. Тиреоїдні гормони, первинно впливаючи на швидкість енергетичного обміну, призводять до зниження кількості коензиму А та інших метаболітів ліпідного обміну, в результаті сприяють швидкій мобілізації жиру.

Обмін вуглеводів. Вуглеводи, які можуть перетравлюватися в травному тракті риб, представлені, в основному, полісахаридами як рослинного (крохмаль), так і тваринного (глікоген) походження. Кінцевими продуктами їх гідролізу в травному тракті є: глюкоза.

Роль вуглеводів в організмі:

1) пластична - глюкоза, галактоза та інші моносахариди входять до складу глікопротеїнів, гліколіпідів, які відіграють важливу роль у рецептивній функції клітинних мембран. Рибоза та дезоксирибоза входять до складу нуклеотидів і нуклеїнових кислот.

2) енергетична - понад 90% вуглеводів використовується для отримання енергії. Основна частина глюкози, під час аеробного катаболізму, витрачається на синтез АТФ (у процесі окисного фосфорилування).

Існують два стани, які пов'язані з вуглеводним обміном: гіперглікемія і гіпоглікемія. Гіперглікемія не є небезпечною для життя, але може призводити до збільшення осмотичного тиску плазми крові. За гіперглікемії відбувається підвищення секреції інсуліну, який є гормоном анаболічної дії на вуглеводний обмін. Унаслідок впливу інсуліну проникність клітинних мембран для глюкози підвищується більш ніж у 10 разів. Клітини мозку, однак, не відчувають такого впливу інсуліну. У печінці цей гормон гальмує утворення глюкози з амінокислот і стимулює синтез глікогену.

Підвищення секреції інсуліну за гіперглікемії відбувається як унаслідок безпосереднього впливу глюкози на β -клітини підшлункової

залози, так і шляхом активуючого впливу глюкози на глюкорецептори гіпоталамуса. Рівень глюкози в крові підвищують також соматотропний і кортикотропний гормони гіпофіза. У разі зниження концентрації глюкози в крові (гіпоглікемії) прискорюється глікогенез - перетворення глікогену на глюкозу під впливом ферменту фосфорилази, який активують гормоном підшлункової залози - глюкагоном та гормоном мозкової речовини надниркових залоз - адреналіном. В умовах некомфортного зовнішнього середовища виникає збудження термо-, хеморецепторів, що призводить до збудження симпатичної нервової системи. Тироксин, трийодтиронін знижують рівень глюкози в крові.

Мінеральний обмін. Біоеlementи беруть участь:

- 1) у регуляції кислотно-основного стану;
- 2) регуляції осмотичного тиску;
- 3) у створенні мембранного потенціалу спокою та мембранного потенціалу дії;
- 4) у ферментативних реакціях, виступаючи в ролі кофакторів складних ферментів;
- 5) у процесах згортання крові.

Важливе значення для організму людини мають натрій, калій, хлор, кальцій, мікроelementи. Натрій і калій визначають величину осмотичного тиску, об'єм рідин тіла, беруть участь у формуванні біоелектричних потенціалів, у транспорті амінокислот, цукрів та йонів через мембрану клітин.

Кальцій, головним чином, присутній у кістках і в тканинах зубів риб. Йони кальцію в збудливих тканинах відіграють роль фактора електросекреторного та електромеханічного сполучення. Кальцій бере участь у функціонуванні клітинних мембран і в реакціях гомеостазу.

Фосфор входить до складу фосфорно-кальцієвих сполук кісткової речовини, а також аніонів внутрішньоклітинної рідини, макроергічних сполук, коферментів тканинного дихання і гліколізу. Солі фосфорної кислоти та її ефірів є компонентами буферних систем підтримання кислотно-лужної рівноваги.

Магній є каталізатором багатьох внутрішньоклітинних процесів, особливо пов'язаних із вуглеводним обміном. Він знижує збудливість нервової системи та скоротливу активність скелетних м'язів.

Серед мікроelementів найважливіше функціональне значення мають йони заліза, фтору, йоду, цинку, кобальту, хрому, міді, марганцю. Більша частина мікроelementів входить до складу вітамінів, ферментів, гормонів.

Залізо в складі гемоглобіну і цитохромів мітохондрій бере участь у транспорті кисню і в найважливіших окислювальних реакціях.

Йод - входить до складу гормонів (до 90% йоду припадає на частку тироксину і трийодтироніну).

Фтор - стимулює реакції імунітету та кровотворення.

Життєдіяльність організму забезпечується безліччю активних процесів, що протікають із використанням хімічної енергії. Цю енергію клітини отримують під час катаболізму білків, жирів і вуглеводів їжі. Розрізняють такі види обміну: основний, загальний, пластичний.

Основний обмін забезпечує гомеостаз і процеси ресинтезу органічних структур організму. Пластичний обмін забезпечує ріст організму, що розвивається, і відновлення структурних елементів після хвороби або тривалого голодування. Загальний обмін - це поєднання основного, пластичного обміну та енергетичних витрат організму, що забезпечують його життєдіяльність в умовах терморегуляторного, харчового та інших навантажень.

8.2 Методи вивчення обміну речовин і енергії у риб

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

- визначення приросту маси, довжини, інтенсивності синтезу білків, накопичення жирів;

- визначення інтенсивності дихання, активності виділення речовин; 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.

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.

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. 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.

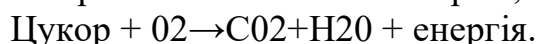
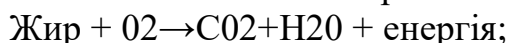
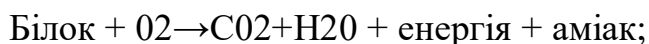
8.3 Енергетичні еквіваленти поживних речовин у риб

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.8.1).

Таблиця 8.1 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

Хоча все різноманіття поживних речовин у загальному метаболічному «котлі» організму зводиться до ланцюгів хімічних перетворень для декількох легко окиснювальних субстратів, сумарні 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.

Питання для самоперевірки

1. Які функції в організмі риб виконують білки?
2. Чим визначається біологічна цінність білків?
3. Як змінюється азотистий баланс у разі голодування риб?
4. Яку роль в організмі риб відіграють ліпіди?
5. До яких змін в організмі риб може призвести гіпер- і гіпоглікемія?
6. Суть поняття анаболізму, катаболізму та метаболізму у риб.
7. Утворення енергії біологічного окиснення органічних речовин в клітинних структурах та її використання в організмі риб.
8. Утворення енергії за аеробного та анаеробного окиснення органічних речовин.
9. Методи вивчення обміну речовини енергії у риб.
10. Енергетичні еквіваленти поживних речовин у риб.

9 ФІЗІОЛОГІЯ РОЗМНОЖЕННЯ РИБ

9.1 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. 9.1).

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 сечоточники, лише роль сім'япроводів.

Сім'япроводи відкриваються у сечостатевий 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.

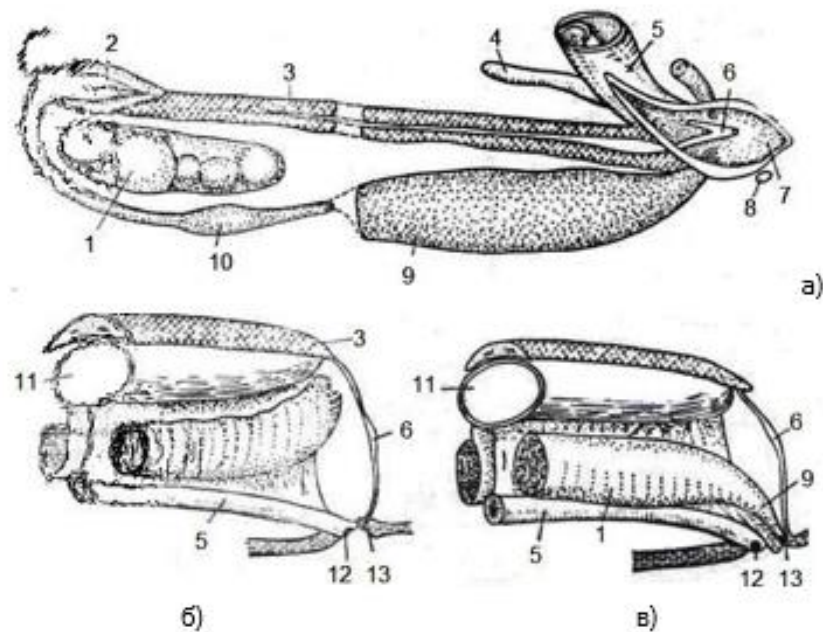


Рисунок 9.1 - Будова яєчників риб

а — акула; б — лосось; в — оселедець:

1 — яєчник; 2 — лійка яйцеводу; 3 — нирки; 4 — ректальна залоза; 5 — кишка; 6 — сечоточники; 7 — клоака; 8 — абдомінальні пори; 9 — матка; 10 — шкаралупова залоза; 11 — міхур; 12 — анус; 13 — статевий отвір.

Костистим риbam 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 риb 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 каналці 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 (коропові). 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.

9.2 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 розсортуванні дозрілих риб за статевими ознаками. У лососей ознакою самців є більш яскраве вираження шлюбних змін у будові тіла (горбатість), щелеп (крючкуватість, 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 акулівих.

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.

9.3 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. 9.1).

Таблиця 9.1 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 акул 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 акулівих схожий за формою і складом на пташиний, він оточений істинним «білком». Яйця акулівих 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 корокових — 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 товстолаба 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

9.4 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 спермій 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 ліycopодібний 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 променеву 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 корошових — 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 акулорих риб 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.

Питання для самперевірки

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.

10 ЕНДОКРИННА СИСТЕМА РИБ

Ендокринна система - одна зі складових морфологічної основи нейрогуморальної регуляції, що пройшла довгий еволюційний шлях. У цій складній системі гуморальна регуляція (в історичному плані) первинна. Система гуморальної регуляції розвивалася паралельно з розвитком клітинної мембрани, тобто ця система регуляції є вже в одноклітинних тварин. Примітивні одноклітинні мають подразливість. Їхня клітинна мембрана проявляє вибірковість, тобто властивості, в основі яких функціонують гуморальні агенти - електроліти (іони калію, натрію, хлору, кальцію, водню, гідроксилу). Складніші функції клітини (розмноження, регенерація, ріст) контролюються вже за участю гормонів або гормоноподібних речовин. У багатоклітинних організмів роль гуморальної системи в регуляції фізіологічних функцій доповнюється нервовою системою, яка забезпечує адекватнішу реакцію тварини на зовнішні та внутрішні подразники.

10.1 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), адренокортикотропний 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 рибам 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. 10.1).

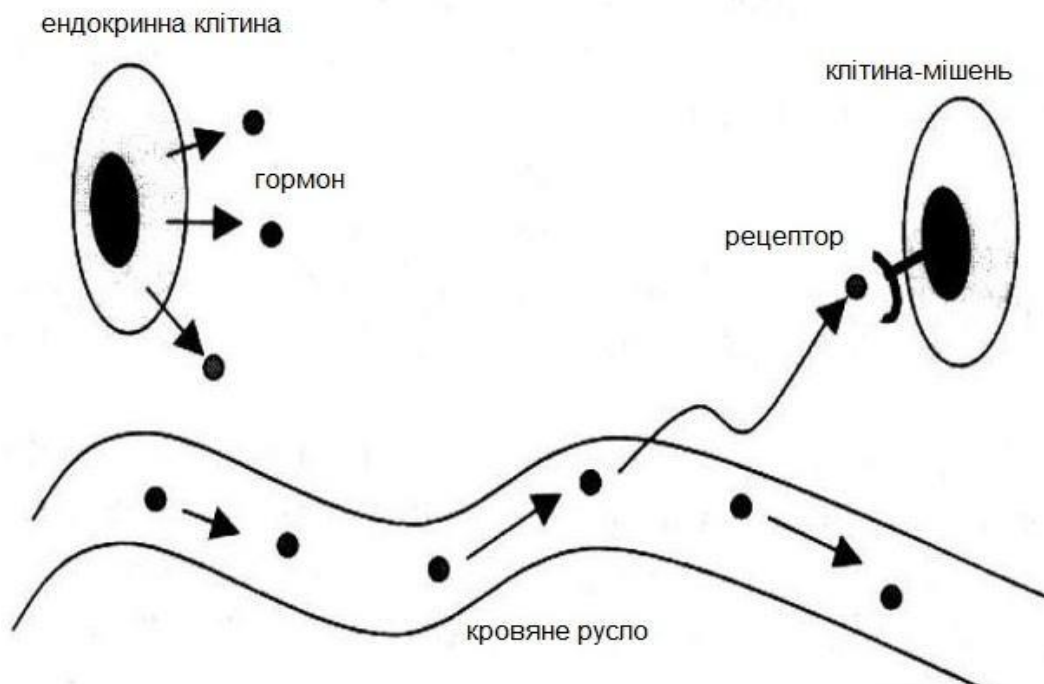


Рисунок 10.1 - Принцип дії гормонів

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.

10.2 Особливості гормональної регуляції функцій організму

Залозами внутрішньої секреції (ендокринні залози) називають органи, які не мають вивідних проток і виділяють речовини, які вони виробляють, у загальний кровотік.

Залози внутрішньої секреції синтезують гормони й секретують їх у кров'яне русло та інші біологічні рідини. Гормонами називають хімічні сполуки, що синтезуються в слідових кількостях тканиною одного типу і доставляються в іншу тканину, де їхня присутність спричиняє різні зміни. Функція гормонів полягає в передачі інформації від "клітин-датчиків", що перебувають у безпосередньому контакті із зовнішнім середовищем. При цьому гормони легко поширюються по всьому організму, і тому всі тканини й органи, здатні реагувати на них, роблять це практично одночасно. Завдяки такій узгодженій реакції всі частини організму приходять у стан, що найбільше відповідає умовам зовнішнього середовища. Базальний (нестимульований) рівень гормонів у крові дуже низький і вимірюється в пікомольних $((10-12) \times 10^{-12} \text{М})$ або мікомольних $((10^{-6}) \times 10^{-6} \text{М})$ концентраціях. У разі стимуляції секреції будь-якого гормону його концентрація в крові зростає на кілька порядків. Щойно необхідність у

присутності гормону відпадає, він швидко інактивується і його концентрація повертається до початкової.

Механізм дії гормонів. Дія гормонів підпорядкована так званій "функціональній ієрархії". Нервові імпульси, що надходять до гіпоталамуса, спричиняють виділення гіпоталамічних гормонів, які потрапляють до гіпофіза і стимулюють (або гальмують) вивільнення гіпофізних гормонів. Гормони гіпофіза, своєю чергою, стимулюють виділення гормонів іншими ендокринними залозами, які секретують "свої" гормони, що діють на специфічні тканини-мішені. Причому один і той самий гормон може спричиняти зміни метаболізму в клітинах-мішенях різного типу. Так, наприклад, підвищення рівня глюкози в крові слугує для підшлункової залози сигналом до секреції гормону інсуліну, який стимулює кілька тканин-мішеней (жирову тканину, печінку, м'язи). У цих тканинах глюкоза утилізується і концентрація її в крові знижується до нормального рівня. Після цього секреція інсуліну припиняється, і тканини-мішені повертаються до початкового стану. Як правило, гормони викликають швидку фізіологічну відповідь тканин-мішеней. Наприклад, печінка починає викидати глюкозу в кров уже через кілька секунд після виділення адреналіну в кровотік. Однак у випадку тиреоїдних гормонів або ергостеронів реакція тканин-мішеней на них досягає максимуму впродовж кількох годин або навіть днів після викиду гормонів у кров.

Дія будь-якого гормону починається зі зв'язування його "своїм" рецептором. У ролі рецептора гормону виступають молекули (одна або кілька), локалізовані або на поверхні клітини-мішені, або в цитозолі. Залежно від місця локалізації рецепторів їх ділять на мембранні та цитозольні. У ролі мембранних рецепторів виступають білки глікопротеїди, які розташовуються на зовнішній поверхні плазматичних мембран клітин-мішеней. Мембранний рецептор має дуже високу специфічність і спорідненість щодо відповідного гормону, що зумовлена будовою вуглеводного компонента глікопротеїдів. Зазвичай мембранні рецептори мають водорозчинні пептидні та амідні гормони, які не здатні швидко проходити через клітинну мембрану. Щойно молекула гормону приєднується до рецептора, рецептор зазнає характерних змін, що призводять до утворення або вивільнення в клітині сполуки, яка називається зазвичай вторинним передавачем, або посередником. У ролі вторинних передавачів, як правило, виступають сполуки-ефектори, вже ідентифіковані для низки гормонів. Ефектори активуються тільки комплексом рецептора з гормоном, але не реагують на вільний рецептор. Активований ефектор передає сигнал на другий посередник, який має здатність підвищувати активність безлічі різних внутрішньоклітинних ферментів, ініціюючи, таким чином, низку метаболічних реакцій.

Цитоплазматичні рецептори - це, як правило, розчинні білки, здатні зв'язувати низькомолекулярні гормони всередині клітин тканин-мішеней.

Цитоплазматичні рецептори мають стероїдні гормони. Функція цих гормонів полягає у зміні швидкості синтезу різних клітинних білків. Жиророзчинні стероїдні гормони, що легко проникають крізь мембрану в цитоплазму клітини, зв'язуються з відповідними рецепторами, до яких мають високу спорідненість. Комплекс рецептора з гормоном має здатність проходити через ядерну мембрану. Перемістившись у ядро, комплекс зв'язується зі спеціальними ділянками хроматину і змінює швидкість транскрипції певних генів. Стимуляція транскрипції призводить до збільшення кількості молекул мРНК і, як наслідок, до підвищення внутрішньоклітинного рівня білків, що кодуються ними. Підвищення внутрішньоклітинної концентрації білків сприяє посиленню інтенсивності біохімічних процесів, що вже відбуваються, або викликає індукцію нових ферментативних реакцій.

10.3 Ендокринні залози риб

Залози головного мозку. До нейросекреторних відділів проміжного мозку відносять епіфіз, гіпофіз і гіпоталамус.

Епіфіз. У деяких видів риб епіфіз не тільки реагує на світло, а й бере участь у регуляції інтенсивності забарвлення. Для епіфіза костистих риб характерна незакінченість трансформації з фоточутливого органа в ендокринну залозу. Функції епіфіза пов'язують зі здійсненням циркадних (добових) ритмів діяльності організму. Крім того, він має стосунок до сезонних змін обміну речовин. Сигналом до такої перебудови є весняне збільшення та осіннє зменшення довжини світлового дня.

В епіфізі виявлено гормони серотонін, мелатонін і адреногломерулотропін. Це низькомолекулярні органічні сполуки, які є похідними амінокислоти триптофан. Серотонін не тільки спричиняє звуження дрібних артеріол, посилює моторику кишківника, а й слугує медіатором у деяких синапсах. Адреногломерулотропін спричиняє секрецію кортикоїдів, наприклад альдостерону, що викликає ниркову секрецію. Мелатонін є одним із посередників, які впливають на ріст організму. Він гальмує розвиток статевих залоз, а також спричиняє контракцію меланофорів і збліднення шкіри.

Гіпофіз і гіпоталамус розглядають як єдину систему проміжного мозку. Гіпоталамічні гормони не надходять у загальний кровотік, а по спеціальних кровоносних судинах потрапляють до розташованого поруч гіпофіза. Під час характеристики гормонів гіпоталамуса слід зазначити, що всі ці сполуки являють собою порівняно короткі пептиди, що містять від 3 до 45 амінокислотних залишків. У цих ендокринних залозах продукується кілька гормонів, що являють собою досить довгі поліпептиди. Їх називають тропними гормонами, або тропінами, оскільки вони мають спорідненість до ендокринних залоз наступного рангу і чинять на них стимулюючу дію. Так

гонадотропні гормони гіпофіза стимулюють не тільки дозрівання фолікул яєчників у самок і сперматогенез у сім'яниках самців, а й утворення статевих гормонів. Встановлено, що секрет, що виділяється гіпофізом риб, сприяє їхньому зростанню і швидкому дозріванню статевих продуктів. Нині отримання зрілих плідників методом гіпофізних ін'єкцій набуло широкого поширення при штучному розведенні різних риб (осетрових, корошових).

Гіпофіз синтезує і виділяє в кров такі основні гормони: 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 синтез білка, сприяє затримці в організмі азоту, солей і води, росту кісток, зменшенню кількості жирів. Видалення гіпофіза в акул і костистих риб спричиняє затримку їхнього росту. Введення риbam СТГ спричиняє прискорення їхнього росту. Тиреотропний гормон стимулює роботу щитоподібної залози. АКТГ стимулює роботу інтереналової залози, посилюючи вироблення глюкокортикоїдів. При видаленні гіпофіза у костистих риб відбувається атрофія інтереналової тканини і зниження рівня кортикостероїдів у крові. Якщо після видалення гіпофіза вводити рибі АКТГ ссавців або екстракт гіпофіза цього ж виду риб, то робота інтереналової залози відновлюється. Гіпоталамус регулює діяльність інтереналових залоз за допомогою фактора, що вивільняє АКТГ. Під час стресу утворення АКТГ регулюється нервовим шляхом через гіпоталамус і гуморальним шляхом - унаслідок впливу адреналіну на гіпоталамус і гіпофіз. Меланоцитостимулюючий гормон (МСГ) сприяє експансії хроматофорів, що призводить до потемніння тіла риби.

Гіпофізом також секретуються гормони окситоцин і вазопресин. Вони являють собою пептиди з дев'яти амінокислотних залишків, що утворюються з довших попередників. Вазопресин підвищує кров'яний тиск і підтримує водний баланс в організмі, стимулюючи зворотне всмоктування води в ниркових каналцях. Окситоцин діє переважно на гладку мускулатуру. Обидва гормони незначною мірою відрізняються один від одного, а саме різними амінокислотними залишками в третьому та восьмому положенні поліпептидного ланцюга.

Щитоподібна залоза. Як правило, щитоподібна залоза складається з безлічі фолікулів, що являють собою порожнини, вистелені кубічним епітелієм. У круглоротих і костистих риб фолікули розташовані в сполучній тканині й не утворюють компактного органа. Фолікули круглоротих розташовані вздовж зябрових артерій і черевної аорти, а в костистих риб - у ділянці глотки, черевної аорти, зябрових артерій, інколи навіть у кишківнику, селезінці, головній нирці (в коропа) і мозку. У хрящових і

двоєкодишних риб щитоподібна залоза представлена компактним органом органом.

У фолікулах відбувається утворення гормонів дийодтироніну (Т₂), трийодтироніну (Т₃) і тетраїодтироніну, або тироксину (Т₄), які називають тиреоїдними гормонами. Подібно до адреналіну, ці гормони є похідними тирозину. Гормони щитоподібної залози синтезуються в послідовності ферментативних реакцій, у яких бере участь молекулярний йод. Йод, що надходить в організм тварини, використовується для йодування залишків тирозину, які перебувають у складі білка тиреоглобуліну, молекули якого локалізовані в щитоподібній залозі. При цьому відбувається зв'язування неорганічного йоду і перетворення його на органічно зв'язаний йод. Йодтиреоглобулін є неактивною сполукою. У міру необхідності він під дією протеолітичних ферментів розщеплюється з утворенням тиреоїдних гормонів. Вважають, що тироксин є прогормоном трийодтироніну, який є активною формою. Потрапляючи з потоком крові до органів-мішеней (печінки та м'язів), тиреоїдні гормони чинять стимулюючу дію на метаболізм, ріст, а також на метаморфоз. Так при введенні тироксину малькам севрюги спостерігалось прискорення росту спинних жучок. Під час метаморфозу камбали, під час якого риба з двосторонньосиметричної перетворюється на плоску зі зміщеними на один бік очима, виявлено посилення активності щитовидної залози. У риб щитоподібна залоза регулює вміст глікогену в печінці, бере участь в осморегуляції - у разі підвищення солоності води активність щитоподібної залози евригаліних риб зростає.

Гормони щитоподібної залози впливають на інші ендокринні залози - стимулюють роботу надниркових залоз, впливають на статеві залози тощо. Робота щитоподібної залози регулюється тиреотропним гормоном гіпофіза (ТТГ). Виділення ТТГ перебуває під впливом ТТГ-релізінг-фактора, що утворюється в гіпоталамусі.

Підшлункова залоза. Підшлункова залоза має дві основні біохімічні функції. Одна з них - біосинтез ферментів, зокрема трипсину, хімотрипсину та карбоксипептидази, що виділяються в кишківник і беруть участь у перетравленні їжі. Цю функцію виконують так звані екзокринні клітини, тобто клітини, що "виділяють назовні", які секретують ферменти в протоку підшлункової залози. Інша функція підшлункової залози полягає в секреції інсуліну та деяких інших пептидних гормонів, які регулюють обмін поживних речовин. Цю функцію здійснює ендокринна тканина підшлункової залози, що являє собою скупчення спеціалізованих клітин, які називаються острівцями Лангерганса. Острівці Лангерганса містять близькі за походженням клітини кількох типів, які продукують тільки один гормон. Так гормон глюкагон виробляється А-клітинами; інсулін - В-клітинами; соматостатин - D-клітинами. У хрящових риб підшлункова залоза являє собою компактний орган. У костистих риб клітини Лангерганса розкидані

по всій підшлунковій залозі, а також у ділянці жовчного міхура, селезінки, тонкої кишки і пілоричних відростків. У деяких риб (морський чорт, скорпена) утворюється невеликих розмірів орган, що складається тільки з ендокринних елементів, - броманівське тільце. Гормон інсулін впливає на вуглеводний обмін - сприяє утворенню в печінці та м'язах глікогену з глюкози, знижує вміст цукру в крові, прискорює окиснення глюкози в м'язах і в інших органах і тканинах. Вважають, що глюкагон виконує функції антагоніста інсуліну. Він стимулює розпад глікогену в печінці та виділення глюкози в кров. Соматостатин діє на жирову тканину, спричиняючи звільнення деяких ліпідів. Хоча гормони глюкагон і соматостатин відіграють важливу роль в обміні речовин, особливо в обміні вуглеводів, все ж інсулін є основним гормоном підшлункової залози. Інсулін регулює водний обмін в організмі, полегшує перехід глюкози з крові в клітини, гальмує діяльність ферментів, що розщеплюють глікоген у печінці, стимулює процеси синтезу глікогену, жирів і білків.

Хромаффінові залози. Хромафінна тканина риб є аналогом мозкового шару надниркових залоз. Вона походить від клітин симпатичної нервової системи і виробляє гормони, які є одночасно медіаторами нервових закінчень симпатичних нервів. Хромаффінові клітини круглоротих розташовуються посегментно поблизу аорти, кардинальних вен, сегментарних судин, а також у серцевому м'язі. У хрящових риб вони розташовуються метамерно, у вигляді парних тіл у кожному сегменті, з двох боків хребта вздовж аорти (від проксимального краю серця до проксимального краю нирок). У костистих риб ця тканина розташовується в ділянці задніх кардинальних вен. Часто спостерігається включення хромаффінових клітин в інтерреналову тканину. Хромаффінові клітини виробляють гормони адреналін і норадреналін. Адреналін і норадреналін - це водорозчинні аміни, що утворюються з амінокислоти тирозин. Проміжним продуктом перетворення тирозину на адреналін і норадреналін є дофамін. Виявлено, що дофамін так само, як адреналін і норадреналін, має гормональні властивості. Адреналін, норадреналін і дофамін відносять до групи катехоламінів, оскільки всі три сполуки можна розглядати як похідні катехолу (1,2-дигідробензолу). У міног, акул і деяких костистих риб (короп, сом, лин), на відміну від ссавців, переважає норадреналін. Органами-мішенями катехоламінів слугують печінка, скелетні м'язи та серцево-судинна система. Під впливом сенсорних впливів, що спричиняють у тварини стан тривоги, концентрація адреналіну в крові може зрости в 100 і більше разів за час, що обчислюється секундами або хвилинами. Під дією адреналіну серцево-судинна система приводиться в стан готовності до екстремальної ситуації: прискорюється ритм серця, збільшується серцевий викид крові, підвищується кров'яний тиск. Крім змін у серцево-судинній системі, адреналін стимулює розщеплення глікогену печінки, тим самим збільшуючи вміст глюкози в крові та забезпечуючи м'язи паливом,

необхідним для їхньої інтенсивної роботи в анаеробних умовах. Такий стан організму заведено називати "станом готовності до боротьби або до втечі".

Інтерреналові залози. Інтерреналова тканина риб є аналогом коркової частини надниркових залоз. Ці залози названі так тому, що в риб кортикальна тканина розташована в ділянці про- і мезонефроса (ренунірка). У хрящових риб ця тканина розташована в інтерреналовій залозі, яка знаходиться між нирками. У костистих риб інтерреналові клітини знаходяться в головній нирці навколо кардинальних вен (передня інтерреналова залоза). У задній частині нирок також є одне або кілька парних тілець (задня інтерреналова залоза або тілець Станіуса). З інтерреналової тканини виділено до 50 різних речовин стероїдної природи, але не всі з них мають біологічну активність, багато з них є попередниками під час синтезу гормонів. Кортикоїди або кортикостероїди ділять на три основні групи. Першу групу становлять глюкокортикоїди, найважливішим представником яких є кортизол. За ефектом впливу кортизол аналогічний інсуліну. Кортизол стимулює процес глікогеногенезу з амінокислот, сприяє накопиченню глікогену в печінці, підвищує рівень глюкози в крові та знижує використання глюкози в периферичних тканинах. Друга група гормонів кори надниркових залоз представлена мінералокортикоїдами. Найважливішим мінералокортикоїдом є альдостерон. Він сприяє затримці в організмі йонів натрію та виділенню йонів кальцію нирками. Таким шляхом підтримується водно-сольовий баланс в організмі. Стероїди, що належать до третьої групи, посідають за своїми властивостями проміжне становище між глюко- і мінералокортикоїдами. Основний гормон цієї групи - кортикостерон. Кортизол, альдостерон і кортикостерон ідентифіковані у риб, у яких група стероїдних гормонів представлена досить широко. У круглоротих синтезуються кортизол і кортикостерон, у хрящових риб - гідрокортизон і кортикостерон, у костистих риб - гідрокортизон, кортизон, кортикостерон і 11-дезоксикортизон.

Урофіз та ультимобранхіальні залози. Каудальна нейросекреторна система (урогіпофіз, або урофіз) розташована в хвостовому відділі спинного мозку костистих риб і представлена великими нейросекреторними клітинами з товстими відростками. В урофізі виробляються гормони - уротензини, які регулюють процес осморегуляції, беруть участь у регуляції кров'яного тиску. У хрящових риб урофіз відсутній.

Ультимобранхіальні залози можуть бути парні й непарні, розташовуються вони з боків стравоходу, виробляють гормон - кальцитонін, який регулює обмін фосфору й калію.

Статеві залози. Подібно до гормонів кортикоїдів, андрогени (статеві гормони самців) та естрогени (статеві гормони самок) є стероїдами. У самців статеві гормони виробляються в інтерстиціальних клітинах сім'яника, у самок - у клітинах фолікулярного епітелію.

Статеві гормони самок представлені естрогенами та прогестероном. У крові вони перебувають у сполучі з білком. З естрогенів найактивнішими є естрадіол та естрон. Естрогени визначають статевий цикл, впливають на синтез білка і нуклеїнових кислот, обмін вуглеводів і пуринових сполук. Прогестерон - гормон жовтого тіла - в організмі самок слугує попередником як тестостерону, так і естрадіолу.

З андрогенів найактивнішим є тестостерон. Ці гормони багато в чому регулюють поведінку самців, появу шлюбного вбрання, розвиток гоноподій у деяких живородних риб. Вони прискорюють ріст тканин і синтез білків, підвищують інтенсивність еритропоезу, посилюють кровотік у тканинах. У низькій концентрації андрогени посилюють сперматогенез, а в більш високій - гальмують. Введення андрогенів у корм риб може прискорювати їхній ріст. Основні андрогенні гормони - тестостерон і андростерон - стимулюють білковий синтез, ріст м'язової тканини і кісток, збільшення маси тіла, посилюють процеси тканинного дихання і накопичення енергії. Вважають, що всі стероїдні гормони утворюються зі спільного попередника - холестеролу, який зі свого боку синтезується з ацетил-СоА. Використання статевих гормонів дає змогу змінювати стать риб, тобто перетворювати самців на самок і навпаки.

Питання для самоперевірки

1. Які органи відносять до залоз внутрішньої секреції?
2. У чому полягають фізіологічні функції гормонів?
3. Які принципи покладено в основу класифікації гормонів за хімічною будовою?
4. У чому полягає "функціональна ієрархія" дії гормонів?
5. Які процеси, схильні до впливу гормонів гіпоталамуса?
6. Які фізіологічні зміни спричиняє викид у кров інсуліну?
7. У якій ендокринній залозі розташовані клітини Лангерганса?
8. Як класифікуються ендокринні залози?
9. У чому полягають особливості гістофізіології ендокринних залоз?
10. Схарактеризуйте гістологічну будову епіфіза, гіпоталамуса та гіпофіза.
11. Дайте характеристику гістологічної будови щитоподібної, па-парощитоподібної залоз і надниркової залози.

11 ВВЕДЕННЯ В ГІСТОЛОГІЮ РИБ

11.1 Становлення еволюційних ідей у гістології та ембріології. Коротка історія розвитку

У розвитку гістології, цитології та ембріології можна умовно виділити три періоди: домікроскопічний, світломікроскопічний і сучасний, електронномікроскопічний або, правильніше, синтетичний період.

Домікроскопічний період (з IV століття до н. е. по XVII століття). Характеризується цей період лише загальними, приблизними уявленнями про тканини організму. Ці уявлення ґрунтувалися тільки на зовнішніх рисах тканин, їхній схожості та відмінностях. Тому цей період мало вніс у розуміння про будову тканин і органів організму, не кажучи вже про те, що уявлення про клітину як про важливий рівень організації живого взагалі не могли виникнути.

У зв'язку з цим, зародившись до створення мікроскопа, свій дійсний розвиток гістологія як наука набула тільки зі створенням світлового мікроскопа (світломікроскопічний період) (XVII - сер. XX ст).

Першу спробу сконструювати мікроскоп зробив у 1609-1610 рр. Г. Галілей. Г. Галілей. Одним із перших творців мікроскопа був К. Дреббель (1619 р.). Брати Янсени, а потім Р. Гук удосконалили мікроскоп. Р. Гук уперше почав вивчати за його допомогою клітини рослин і тварин. У 1677 р. А. Левенгук створив мікроскоп, що дає збільшення приблизно в 300 разів. Це дало йому змогу вивчати клітини крові та їхній рух, а також сперматозоїди.

У XVIII столітті було винайдено перші ахроматичні мікроскопи, що дають чітке зображення. Це сприяло подальшому розвитку мікроскопічної техніки та формуванню описової гістології. Поштовх до її бурхливого розвитку дав французький анатом К. Біша, який у 1801 р. на підставі макроскопічних (анатомічних) досліджень представив розгорнуту класифікацію тканин. У 1819 р. його учень К. Маєр увів термін "гістологія". У 20-ті роки XIX століття Я. Пуркіне, П. Горянінов, Т. Шванн і М. Шлейден отримали великий матеріал про будову і розвиток клітин і тканин. У 1825-1827 рр. Я. Пуркіне описав ядро рослинної клітини, а в 1836-1837 рр. Г. Валентин - ядро і ядро тваринних клітин.

У 1839 р. німецький учений Т. Шванн узагальнює накопичені дані і формує клітинну теорію. Вона постулювала спільність будови тваринних і рослинних організмів і мала велике значення для подальшого розвитку природознавства, зокрема й гістології. Основні положення клітинної теорії Т. Шванн виклав у монографії

"Мікроскопічне дослідження про відповідність у структурі та рості тварин і рослин". Незабаром після її опублікування австрійський учений А.

Келікер поширив клітинну теорію на ранні стадії ембріонального розвитку організму. У 1841-1844 рр. він показав, що сперматозоїди та яйцеклітини є клітинами. З клітин складається й організм, що виникає під час дроблення заплідненої жіночої статеві клітини. Клітинна теорія склала методологічну основу гістології.

У другій половині XIX століття стало загальновизнаним, що клітини у складі багатоклітинних тварин існують не самостійно, а як частини тканин. У цей час робляться спроби створити остаточну класифікацію тканин. Ф. Лейдиг (1853) і А. Келікер (1855) систематизували накопичений матеріал та об'єднали всі відомі на цей час тканини (21 вид) у 4 типи тканин (епітеліальну, сполучну, м'язову та нервову). Однак для розуміння закономірностей тканинної організації тварин необхідне було накопичення фактичного матеріалу. Це стало можливим зі створенням у другій половині XIX століття нових конструкцій мікроскопів. Одночасно розвивалася гістологічна техніка. Велика заслуга в цьому належить знаменитому чеському фізіологу, гістологу і мікроскопісту Я. Пуркіне. Пуркіне. Саме він запровадив низку суттєвих удосконалень у гістологічну техніку, які збереглися до теперішнього часу. Я. Пуркіне також сконструював перший мікротом. У результаті в XIX столітті було отримано нові дані про будову клітин, тканин і органів.

Так, у 1852 р. Р. Ремак описав амітоз. У 1859 р. Р. Віхров доповнив клітинну теорію і створив елементи клітинної патології. У 1861 р. М. Шульце дав перше визначення клітини. У 1871-1879 рр. описано мітоз рослинної (І.Д. Чистяков) і тваринної (В. Флемінг) клітин, вивчено послідовність мітозу. У 1875-1876 рр. О. Гертвіг і Е. Ван Бенеден виявили клітинний центр, у 1898 р. німецький учений Р. Альтман відкрив мітохондрії, а К. Гольджі в 1899 р. описав внутрішньоклітинний сітчастий апарат.

До кінця XIX століття в основному було закінчено мікроскопічний опис органів і тканин і створено мікроскопічну анатомію. Завдяки розробці методики імпрегнації нервових елементів розчином срібла було досліджено найважчу для вивчення ділянку - нервову систему. У її вивченні велика роль належить С. Рамон-і-Кахалю, К. Гольджі, а потім А.С. Догелю і Б.І. Лаврентьєву. Завдяки зусиллям цих та низки інших учених було сформульовано й дістала своє підтвердження нейронна теорія.

На початку XX століття описовий напрям гістології поступово збагачується порівняльними та експериментальними роботами. Найбільша заслуга в розвитку еволюційної гістології належить А.А. Заварзіну, який перший сформулював одну з теорій еволюції тканин. Виявивши у членистоногих і хребетних схожість у будові багатьох тканин, А.А. Заварзін зробив висновок про те, що наявність у всіх тварин чотирьох систем тканин зумовлена єдиним принципом їхньої взаємодії із зовнішнім середовищем. При цьому тканинні системи виконують 4 найбільш загальні функції:

- 1) захисну (зовнішнього обміну);
- 2) внутрішнього обміну (підтримання сталості внутрішнього середовища);
- 3) руху;
- 4) реактивності.

Теорія А.А. Заварзіна про еволюцію тканин була названа теорією паралельного розвитку тканин. Згідно з цією теорією, тварини різних типів мають загальний принцип тканинної організації і складаються з чотирьох тканинних систем.

Теоретичне розроблення проблем еволюції тканин продовжено в працях М.Г. Хлопіна. Він обґрунтував теорію дивергентної еволюції тканин, згідно з якою під час еволюційного розвитку тканин їхня еволюція відбувається з розбіжністю ознак, тобто дивергентно. Це веде до різноманіття видів тканин.

Великий внесок у розвиток гістології на початку ХХ століття зробив Х.А. Максимов, обґрунтувавши унітарну теорію кровотворення, описавши реакцію бласттрансформації лімфоцитів, давши перший опис морфології стовбурової кровотворної клітини. Він створив чудові посібники з гістології, які не втратили своєї актуальності й нині.

До 50-х років ХХ століття в гістології тривало розроблення описового, еволюційного та експериментального підходів. Новий поштовх до подальшого розвитку гістології дало відкриття німецькими вченими (М. Кноль, Б. Борріє) електронного мікроскопа (1928-1931 рр.) і застосування його в гістологічних дослідженнях (кінець 40-х - початок 50-х років). З цього моменту починається новий етап у розвитку гістології - електронно-мікроскопічний. Протягом короткого часу було вивчено будову клітини на ультраструктурному рівні. У 1954 р. А. Родін відкрив пероксисоми - бульбашки невеликих розмірів, що містять ферменти, які каталізують окислювальні реакції. 1955 р. характеризується двома великими відкриттями: Г. Паладе описав рибосоми та ендоплазматичну сітку, а К. де Дюв виявив лізосоми. До початку 60-х рр. було відкрито всі невідомі до цього часу органели, а також встановлено тонку будову раніше відомих описаних на світломікроскопічному рівні органел. У 60-80-ті рр. розвиваються методи електронної гістохімії та електронної ауторадіографії. До цього часу практично завершується опис електронно-мікроскопічної будови всіх клітин, тканин і органів. У гістологічні дослідження впроваджується скануюча електронна мікроскопія, за допомогою якої можна бачити ультраструктури в об'ємному зображенні.

Поряд із впровадженням у гістологічні дослідження електронного мікроскопа продовжують удосконалюватися методи світлової мікроскопії. Розробляються методи імуноцитохімії та імуногістохімії, що ґрунтуються на застосуванні мічених флуоресцентними барвниками або ферментами антитіл до виявленої в клітинах і тканинах речовини. За допомогою цих

методів можна ідентифікувати клітини різних типів, а також клітини-продуценти гормонів і різних біологічно активних речовин, виявляти клітинні рецептори, наприклад, до гормонів, специфіку секреторних і біосинтетичних процесів. Надалі принципи імуноцито- та гістохімії були поширені на електронну мікроскопію. Широко стали використовуватися методи світлової та електронної авторадіографії, що дають змогу одержати важливі дані про синтез і секрецію різних макромолекул у клітині, закономірності клітинного поділу, локалізацію рецепторів.

Усі ці методи дослідження по суті своїй є морфофункціональними, синтетичними, тому третій період розвитку гістології можна визначити як синтетичний період. Таким чином, нині гістологія проникла в найглибинніші таємниці будови живих організмів.

11.2 Предмет, методи та завдання гістології. Сучасні методи дослідження в гістології

Гістологія - це наука про будову, розвиток і життєдіяльність тканин матерії. Тканини вивчають у живому і неживому стані. Вивчення гістологічних об'єктів, їхньої найтоншої структури проводять за допомогою мікроскопів, які збільшують невидимі простим оком деталі будови в кілька сотень тисяч разів.

Курс гістології умовно поділено на такі розділи:

1. Цитологія - наука про клітину.
2. Ембріологія - наука про розвиток, від зародження до повного формування організму.
3. Загальна гістологія - наука про загальні закономірності, властиві тканинам.
4. Приватна гістологія - наука про будову, розвиток органів і систем.

Сучасна гістологія ґрунтується на найостанніших досягненнях молекулярної та клітинної біології, фізіології, біохімії та генетики. Її вивчення видається важливим для розуміння сучасних технологій тваринництва та харчових технологій. Розвиток гістології включає три етапи:

- Домікроскопічна (донаукова) гістологія. Дослідження в цей період ґрунтувалися на візуальному макроскопічному рівні отримання інформації, були дуже неточними і слугували початковим етапом (до середини XVII ст.) накопичення знань у цій галузі.
- Мікроскопічний період (налічує близько 300 років) пов'язаний з появою та вдосконаленням мікроскопа. У цей час було відкрито рослинну і тваринну клітину, сформульовано основні постулати клітинної теорії.
- Сучасний період (останні 60-70 років) зумовлений розвитком новітніх високоінформативних методів дослідження, передусім електронної

мікроскопії, електронної цитохімії, якісного та кількісного аналізу гістологічних структур, культивування та трансплантації клітин і тканин.

Якісно новий рівень дослідження, імуногістохімічний, наближає гістологію до біохімії, молекулярної біології, генетики, генних, клітинних і тканинних технологій. Гістологія базується на знанні загальнобіологічних дисциплін, і, своєю чергою, є основою для вивчення наступних спеціальних дисциплін.

Головним завданням гістології як предмета є отримання знань промікроскопічну й ультрамікроскопічну будову клітин, тканин органів і систем здорового організму, в нерозривному зв'язку з їхнім розвитком і виконуваними функціями.

Гістологія (від грец. histos - тканина, logos - вчення, наука) - наука про розвиток, будову та функції клітин, тканин і органів тваринного організму. У вузькому сенсі гістологія - наука про будову і функції тканин. У широкому, сучасному розумінні, гістологія як наука і навчальна дисципліна відповідає даному вище визначенню і складається з кількох розділів.

1. Гістологічна та мікроскопічна техніка вивчає способи приготування гістологічних препаратів і методи їх мікроскопування.

2. Цитологія вивчає розвиток, будову і функції різних клітин організму.

3. Ембріологія являє собою науку, що вивчає закономірності ембріонального розвитку тваринного організму.

4 Загальна гістологія вивчає основні принципи та джерела розвитку, будову, функції та реактивні зміни тканин організму.

5. Приватна гістологія, або мікроскопічна анатомія, вивчає властивості тканинних комплексів у складі конкретних органів багатоклітинних тварин; джерела і перебіг ембріонального розвитку, будову і функції органів організму тварин.

Спеціальні розділи загальної та приватної гістології вивчають хімію тканин (гістохімія) і механізми роботи тканин і органів (гістофізіологія). Гістологія, цитологія та ембріологія належать до морфологічних наук. Ці науки вивчають переважно закономірності будови (морфології) організму, на відміну від фізіологічних наук, які вивчають функцію органів, клітин і тканин. Але такий поділ умовний. Якщо раніше гістологія, як і всі морфологічні науки, мала суто описовий характер, то зараз вона перетворилася на синтетичну науку, яка широко використовує сучасні морфофункціональні методи дослідження, що дають змогу судити не тільки про будову, а й про структурне забезпечення функцій клітин, тканин і органів. Гістологія, цитологія та ембріологія належать до фундаментальних біологічних дисциплін, тобто є основою для вивчення інших біологічних наук. У цьому полягає їхнє теоретичне значення. Однак існує й інший аспект значення цих дисциплін - прикладний. Нині без гістологічних досліджень

важко обійтися лікарю будь-якої спеціальності, включно з іхтіопатологами. Крім того, існує лікарська спеціальність - патологічна анатомія з патогістологією, в якій гістологічні методи дослідження є основними. Гістологія тісно пов'язана з іншими фундаментальними науками: біологією, нормальною анатомією, нормальною фізіологією, біологічною хімією, патологічною фізіологією. Гістологічна техніка базується на знаннях хімічних дисциплін, а мікроскопічна техніка - на знаннях таких розділів фізики, як оптика (світлова мікроскопія) і фізика елементарних частинок (електронна мікроскопія). Разом ці науки складають теоретичну базу не тільки біології, а й медицини.

Основні завдання гістології

1. Розробка загальної теорії предмета.
2. Вивчення мікроскопічної та ультрамікроскопічної будови клітин, тканин і органів цілісного організму, механізмів гістогенезу, органогенезу та системогенезу.
3. З'ясування механізмів тканинного гомеостазу та його регуляції (нервової, ендокринної, імунної).
4. Вивчення закономірностей реакцій клітин, тканин, органів і організму в цілому на зміну чинників зовнішнього середовища.
5. Розроблення проблем регенерації тканин і органів.
6. Вивчення механізмів клітинної детермінації та диференціювання, гістогенетичних аспектів пухлинної трансформації клітин і тканин, клітинних механізмів реакцій організму.
7. Дослідження вікових змін клітин, тканин і органів.
8. Дослідження особливостей ембріогенезу різних видів. Рівні мікроскопічного вивчення організму

Відповідно до основних розділів гістології як науки існує кілька рівнів мікроскопічного вивчення організму.

1. Субклітинний рівень - вивчення тонкої ультрамікроскопічної будови клітин та їхніх органел за допомогою електронного мікроскопа. Вивчається цитологією.

2. Клітинний рівень - вивчення будови клітин та їхніх реакцій на різні впливи за допомогою різних методів світлової мікроскопії. Вивчається цитологією.

3. Тканинний рівень - вивчення будови, функцій і розвитку тканинних систем організму. Є предметом вивчення такого розділу, як загальна гістологія.

4. Органний рівень - вивчає мікроскопічну будову різних органів організму в рамках приватної гістології або мікроскопічної анатомії.

Основними методами гістологічних досліджень є мікроскопування і спеціальні (немікроскопічні) методи (гістохімія, цитофотометрія, авторадіографія та ін.).

Об'єктами дослідження можуть бути живі або мертві (фіксовані) клітини та тканини.

Для вивчення клітин і тканин під мікроскопом виготовляють гістологічні препарати.

Основними методами дослідження гістологічних об'єктів є світлова та електронна мікроскопія, які широко використовуються в клінічній та експериментальній практиці.

Світловий мікроскоп. Основна оптична частина мікроскопа складається з об'єктива й окуляра. Об'єктив є найбільш відповідальною оптичною системою, що дає збільшене зображення предмета. Окуляр - оптична система, яка слугує як лупа під час візуального спостереження збільшеного зображення предмета, що дає об'єктив. Окуляр зазвичай збільшує зображення в 5-25 разів.

Так само найважливішими характеристиками мікроскопа є роздільна здатність і збільшення. Роздільна здатність - мінімальна відстань між двома точками об'єкта, які видно окремо. Збільшення мікроскопа - величина, що показує, у скільки разів лінійні розміри зображення, що формується оптичною системою мікроскопа, більші за лінійні розміри об'єкта. Збільшення мікроскопа залежить від збільшень об'єктива й окуляра і чисельно дорівнює добутку цих збільшень. Але необхідно пам'ятати, що об'єктив збільшує досліджуваний об'єкт, а окуляр - зображення, отримане за допомогою об'єктива, не додаючи до нього нових деталей, не виявлених об'єктивом. Сучасні оптичні мікроскопи мають межу корисного збільшення до 1500 разів.

Електронна мікроскопія. Електронні мікроскопи мають високу роздільну здатність. Інакше кажучи, в електронному мікроскопі теоретично можливе підвищення роздільної здатності і відповідно збільшення зображення в 150 000 разів більше порівняно зі світловим мікроскопом. Найчастіше в морфологічних дослідженнях використовують просвічувальні електронні мікроскопи, що дають змогу отримати площинне зображення досліджуваного об'єкта. Останніми роками активно застосовуються растрові (скануючі) електронні мікроскопи, здатні створювати тривимірні зображення, тобто отримувати просторове зображення структур.

Методи кількісного дослідження мікроструктур у гістологічних і цитологічних препаратах. Кількісна оцінка мікроструктур є необхідною умовою отримання об'єктивних даних про їхній стан у нормі, під час експериментальних впливів і в патології. Основними кількісними показниками мікроструктур є морфометричні (кількість структур і їхні геометричні параметри) і денситометричні, що відображають концентрацію (оптичну щільність) хімічних речовин у мікроструктурах. Для виявлення цих параметрів застосовують морфометричні та спектрофотометричні методи, а також автоматизовані системи обробки зображень.

Вивчення організму на тканинному та клітинному рівнях потребує приготування гістологічних препаратів та їх розгляду під мікроскопом. Мета приготування гістологічного препарату полягає в тому, щоб шляхом обробки привести досліджуваний матеріал у зручний для вивчення під мікроскопом стан, зробити його прозорим і контрастним.

Часте вивчення матеріалу у свіжому вигляді є найбільш доцільним (наприклад, спостереження за роботою війок миготливого епітелію). Для приготування препарату береться чисте предметне скло. На його середину поміщається крапля води або фізіологічного розчину, в яку занурюють шматочки тканини, що підлягає розгляду, і під контролем мікроскопа розправляють їх препарувальними голками.

Щоб зробити препарат контрастнішим і отримати можливість добре розрізняти окремі його деталі, об'єкт піддають фарбуванню. При цьому користуються тим, що різні структури тканин і клітин по-різному реагують на той чи інший барвник. Наприклад, зріз хряща можна забарвити слабким розчином звичайного фіолетового чорнила. Тоді ядра і капсули клітин будуть забарвлені більш інтенсивно, ніж цитоплазма і основна речовина хряща.

Приготування постійних препаратів потребує доволі великої праці та часу, такі препарати можна використовувати протягом багатьох років. Препарати готують із невеликих цілих об'єктів (тотальні препарати) або зрізів. За всіх умов об'єкт або зріз має бути тонким і прозорим, інакше неможливе його вивчення під мікроскопом.

Приготування препарату складається з кількох етапів.

1. вилучення органу.

2. Фіксація. Фіксатор виконує таку роль:

а) ущільнює тканину, а структури об'єкта переводить у нерозчинний стан, зберігаючи їхню прижиттєву форму;

б) збільшує відмінність у заломленні світла деталями об'єкта, завдяки чому виявляються ті структури, які заломлюють світло однаково з навколишнім середовищем, що їх оточує, і тому при розгляданні в мікроскоп невидимі.

Фіксатор повинен легко і швидко просочувати об'єкт. Застосовуються прості та складні фіксатори. До простих фіксаторів належать: формалін (40 %-й розчин формальдегіду), етиловий спирт (від 40 до 100 %), метиловий спирт, спирт у суміші з ефіром тощо. Складні фіксатори готуються за особливими рецептами, познайомитися з якими можна в гістологічних довідниках.

3. Промивання об'єкта. Деякі фіксатори закріплюють структуру об'єкта, але заважають іншим процедурам приготування препаратів або утворюють осад, тому мають бути видалені з матеріалу. Промивання зазвичай проводять у дистильованій воді або у фосфатних буферах з певними значеннями рН.

4) Зневоднення та ущільнення. Після промивання з об'єкта має бути видалена вода, яка буде надалі спотворювати структуру клітини. Для цього використовують спирт, який поглинає воду.

5. Заливка об'єкта. У більшості випадків зафіксований і зневоднений об'єкт все ж залишається м'яким і ніжним. З такого матеріалу зробити тонкі зрізи неможливо. Тому його необхідно просочити речовинами, що тверднуть. Такими речовинами є целоїдин і парафін. У гідробіології часто використовується гліцерин-желатинова заливка.

6. Приготування зрізів. Із залитого целоїдином або парафіном об'єкта необхідно приготувати тонкі зрізи. Зазвичай зрізи роблять за допомогою спеціальних приладів - мікротомів. У гістологічній техніці найчастіше вживають мікротоми, які поділяють на санны, або санно-саночні, і заморожувальні.

7. Фарбування зрізів. Як зазначалося вище, при приготуванні гістологічних препаратів велике значення має їх забарвлення. Оскільки різні структури тканин і клітин забарвлюються різними барвниками, у гістологічній техніці вживають як основні, так і кислі барвники. Гістологічних барвників багато, і вибирають їх відповідно до об'єкта і способів фіксування.

8. Укладання зрізів у бальзам або гліцерин-желатин. На зневоднений, забарвлений і просвітлений зріз наносять одну-дві краплі бальзаму (канадський, ялицевий, кедровий), ребром покривного скла обережно торкаються бальзаму і, коли крапля розтечеться по ребру, опускають його на об'єкт. Парафінові зрізи зазвичай укладають у гліцерин-желатин. Після цього на покривне скло поміщають невеликий грузик. Препарат просушують і на нього наклеюють етикетку з назвою об'єкта та із зазначенням фарб, якими він забарвлений.

Оскільки різні структури тканин і клітин забарвлюються різними барвниками, у гістологічній техніці вживають як основні, так і кислі барвники.

Гістологічних барвників багато, і вибирають їх відповідно до об'єкта і способам фіксування.

Укладання зрізів у бальзам або гліцерин-желатин. На зневоднений, пофарбований і просвітлений зріз наносять одну-дві краплі бальзаму (канадський, ялицевий, кедровий), ребром покривного скла обережно торкаються бальзаму і, коли крапля розтечеться по ребру, опускають його на об'єкт. Парафінові зрізи зазвичай укладають у гліцерин-желатин. Після цього на покривне скло поміщають невеликий грузик. Препарат просушується і на нього наклеюється етикетка з назвою об'єкта і із зазначенням фарб, якими він забарвлений.

Зрізи для електронної мікроскопії використовуються одноразово. При цьому ділянки препарату, що цікавлять, фотографуються.

Із тканин рідкої консистенції (кров, кістковий мозок тощо) виготовляють препарат у вигляді мазка на предметному склі, який так само фіксують, фарбують, а потім вивчають.

Із ламких паренхіматозних органів (печінка, нирка та ін.) можуть бути виготовлені препарати у вигляді відбитка органа: після розлому або розриву органа до місця розлому прикладається предметне скло, на яке приклеюються деякі вільні клітини. Потім препарат фіксується, забарвлюється і вивчається.

З деяких органів (брижі, м'яка мозкова оболонка) або з пухкої волокнистої сполучної тканини виготовляються плівкові препарати шляхом розтягування або роздавлювання між двома скельцями, так само з подальшою фіксацією, забарвленням і заливкою в смоли.

Питання для самоперевірки

1. Які періоди розвитку гістології та ембріології ви знаєте?
2. У чому полягає клітинна теорія та хто її творець?
3. Перелічіть теорії еволюції тканин.
4. Назвіть основні методи та завдання ембріології як науки.
5. У чому сутність преформізму та епігенезу?
6. Які параметри клітин можна визначити за допомогою морфометрії?
7. Які види гістологічних препаратів ви знаєте?
8. Які основні етапи приготування гістологічних зрізів?
9. Для чого необхідна фіксація тканин і органів? Які бувають фіксатори?
10. Для чого використовують заливання у тверді середовища гістологічних об'єктів?
11. З якою метою застосовують фарбування препаратів? Які барвники ви знаєте?
12. Назвіть методи прижиттєвого дослідження клітин і тканин.

12 ПРЕДМЕТ ЦИТОЛОГІЇ. КЛІТИННА ТЕОРІЯ. ОРГАНІЗАЦІЯ ТА БУДОВА КЛІТИНИ.

Цитологія - наука про клітину, про загальні закономірності, властиві клітинному рівню організації живої матерії. Клітина - головний гістологічний елемент і найменша структурна одиниця живого. Незважаючи на велику різноманітність, усі клітини мають низку спільних структурних ознак. Клітинна теорія формулює ці положення як гомологічність, тобто принципову схожість будови клітин усіх тварин і рослинних організмів. Так, для клітин характерна наявність цитоплазми і ядра. Цитоплазма містить у собі гіалоплазму, або матрикс цитоплазми; органели, що являють собою постійні утворення, які мають характерну структуру і специфічну функцію в клітині, та включення - тимчасові утворення, які є продуктом діяльності клітини. Цитоплазма відокремлена від довкілля, що оточує клітину, і від сусідніх клітин плазмолеммою - зовнішньою клітинною мембраною. Ядро має ядерну оболонку, хроматин, ядерце та нуклеоплазму. Крім клітин в організмі трапляються неклітинні структури: симпласти, синцитії та міжклітинна речовина, які є похідними клітин і також вивчаються в курсі цитології (рис. 12.1).

Важливе значення для організації клітин мають біологічні мембрани, що складаються з безперервного шару молекул. Мембрани клітин мають принципово подібну молекулярну організацію. Будь-яку клітину ззовні обмежує плазматична мембрана, що складається з подвійного шару ліпідів, неполярні (ті, що не несуть зарядів) частини молекул яких обернені одна до одної, полярні (заряджені) голівки - до зовнішнього середовища і цитоплазми - у вигляді подвійного шару (біслої). До мембрани включені ліпіди (фосфоліпіди, сфінголіпіди, холестерин), вуглеводи.

До функцій плазматичної мембрани належать активний і пасивний транспорт речовин через клітину, а також забезпечення механічної та хімічної взаємодії між клітинами. Спеціалізованими структурами плазмолемми є різні типи міжклітинних з'єднань, а також різного роду вирости цитоплазми, такі як мікроворсинки. Бувають вирости і складної будови: війки та джгутики.

Органелами називають структури, що постійно трапляються в клітинах, мають характерну будову і виконують специфічну функцію.

Розрізняють органели мембранні та немембранні, загального значення та спеціальні. Органели загального значення присутні в усіх клітинах, органели спеціальні трапляються в певних тканинах, наприклад міофібрили в м'язовій тканині. До мембранних органел відносять: ендоплазматичну сітку, комплекс Гольджі, мітохондрії, лізосоми, пероксисоми. Немембранні органели - це рибосоми, центріолі, мікотрубочки, мікрофібрили, мікрофіламенти.

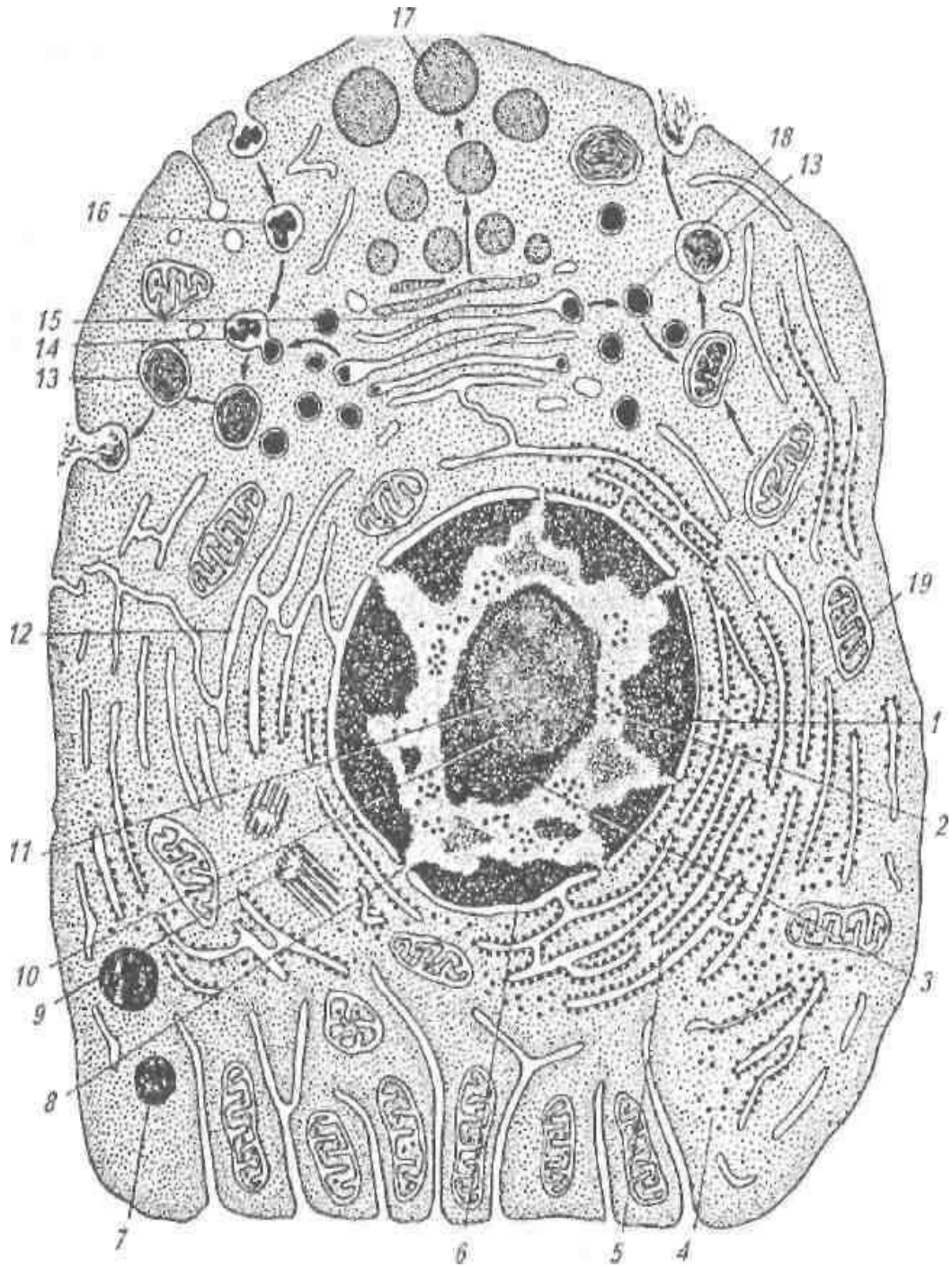


Рисунок 12.1. Схема ультраструктурної організації клітини.

1 - хроматин; 2 - перихроматинові гранули; 3 - навколоядерцевий хроматин; 4 – вільні рибосоми; 5 – гранулярна ендоплазматична мережа; 6 – перинуклеарний простір; 7 – ліпідні включення; 8 – пори в ядерній оболонці; 9 - центріоль; 10 - гранулярний компонент ядерця; 11 - ядерце; 12 - гладка ендоплазматична мережа; 13 - аутофагосома; 14 - гетерофаголізосома; 15 - апарат Гольджі; 16 - гетерофагосома; 17 - секреторні гранули; 18 - лізосома; 19 - мітохондрія

Рибосома - гранула рибонуклеопротейну діаметром 15-20 нм. Складається з двох субодиниць - великої та малої. Функція рибосом - синтез білка. Білок може продукуватися для потреб самої клітини або бути фіксованим і виділятися з клітини.

Ендоплазматична сітка (ЕПМ) - система трубочок і сплосчених цистерн. Ендоплазматичну сітку, до зовнішньої поверхні якої прикріплені рибосоми, називають гранулярною ендоплазматичною сіткою, а позбавлену рибосом - агранулярною ендоплазматичною сіткою. Однією з основних функцій ЕПР є транспорт речовин. Крім того, для гранулярної ЕПР характерний синтез білків, для агранулярної - синтез і розщеплення глікогену, метаболізм ліпідів. У печінці вона бере участь у знешкодженні снодійних речовин, канцерогенів тощо.

Мітохондрії у світловому мікроскопі виглядають як короткі палички та нитки. При розгляді в електронному мікроскопі видно їхню внутрішню та зовнішню мітохондріальні мембрани, між якими міститься міжмембранний простір. Площа внутрішньої мембрани збільшена за рахунок складок - крист. Усередині мітохондрія заповнена мітохондріальним матриксом із гранулами. Головна функція мітохондрій - забезпечення клітини енергією. Тривалість життя мітохондрій невелика (мітохондрія серцевого м'яза живе приблизно 6 днів). Втрата мітохондрій поповнюється за рахунок їхнього поділу.

Комплекс Гольджі складається з таких компонентів:

- 1) сплосчених мішечків, або цистерн;
- 2) транспортних бульбашок, які приносять білковий секрет з ЕПР;
- 3) вакуолей, що конденсують секрет;
- 4) секреторних гранул.

Функція комплексу Гольджі: пакування, конденсація та виведення білкових секретів, участь у синтезі вуглеводів і приєднання їх до поліпептидних ланцюжків у процесі синтезу глікопротеїнів, формування лізосом.

Лізосоми - органели внутрішньоклітинного ферментативного розщеплення як екзогенних речовин (що потрапили до клітини в результаті ендоцитозу), так і ендогенних - видалення органел і включень під час нормального оновлення або у відповідь на змінену функціональну активність. Розрізняють чотири основні форми лізосом: первинні лізосоми, вторинні лізосоми (фаголізосоми, або гетерофагосоми), аутофагосоми, і залишкові тільця. Первинні лізосоми - це запасна форма або резерв гідролітичних ферментів. Фаголізосоми утворюються від злиття первинної лізосоми з фагосоною. Аутофагосоми призначені для видалення компонентів самої клітини. Залишкові тільця заповнені гранулами неперетравленого матеріалу. Вони здатні зливатися, утворюючи пігмент ліпофусцин.

Пероксисоми нагадують лізосоми, але не містять гідролітичних ферментів, характерних для лізосом. У них містяться оксид амінокислот і каталаза, що руйнує перекиси. Каталаза пероксиом може відігравати захисну роль, руйнуючи перекис водню, токсичний для клітин.

Центріолі розташовуються в клітині парами (диплосома). Вони являють собою циліндрики, що лежать під прямим кутом один до одного. Центріолі слугують центрами формування мікротрубочок веретена поділу і мікротрубочок апаратів руху клітини - війок і джгутиків.

Мікротрубочки (діаметр 25 нм) і мікрофібрили (діаметр 10 нм) пов'язані з підтриманням і зміною форми клітини, утворюючи її цитоскелет. Мікротрубочки побудовані з білка тубуліну. Білки мікрофібрил у різних тканинах різні. В епітеліях це кератини, у фібріобластах - віментин, у м'язах - десмін і скелетин.

Включення цитоплазми - необов'язкові компоненти клітини. Вони виникають і зникають залежно від функціонального стану клітин. Клітинні включення бувають:

- 1) трофічні (глікоген);
- 2) білкові;
- 3) жирові;
- 4) секреторні;
- 5) пігментні (меланін, ліпофусцин).

Спеціалізованими структурами плазматичної мембрани є різні типи міжклітинних з'єднань, а також різного роду вирости цитоплазми, такі як мікроворсинки. Розрізняють такі типи міжклітинних з'єднань: прості (зокрема зубчасті та пальцеподібні), плями зчеплення, або десмосоми, щільні з'єднання, пояски зчеплення, або стрічкоподібні десмосоми.

Важливу роль у взаємодії клітин відіграють щілиноподібні з'єднання, або нексуси. Щілиноподібні з'єднання являють собою ділянку плазмолемі сусідніх клітин, спеціалізовану для забезпечення дифузії іонів і дрібних молекул від клітини до клітини.

Оскільки внутрішня частина ліпідного шару гідрофобна, він являє собою практично непроникний бар'єр для більшості полярних молекул. Внаслідок наявності цього бар'єру запобігається витік вмісту клітин, однак через це клітина була змушена створити спеціальні механізми для транспорту розчинних у воді речовин через мембрану. Перенесення малих водорозчинних молекул здійснюється за допомогою спеціальних транспортних білків. Малі неполярні молекули легко розчиняються і швидко дифундують. Незаряджені полярні молекули за невеликих розмірів також розчинні й дифундують.

Важливо, що вода дуже швидко проникає через ліпідний бішар попри те, що вона відносно нерозчинна в жирах. Це відбувається через те, що її молекула мала й електрично нейтральна. Отже, мембрани можуть пропускати воду та неполярні молекули за рахунок простої дифузії. Але

клітині необхідно забезпечити транспортування таких речовин, як цукри, амінокислоти, нуклеотиди, а також багатьох інших полярних молекул. За перенесення подібних речовин відповідальні спеціальні мембранні транспортні білки.

Кожен із них призначений для певного класу молекул, а іноді й для певного різновиду молекул. Здебільшого транспортні білки поділяються на білки-переносники та каналоутворювальні білки. Перші взаємодіють з молекулою речовини, що переноситься, і будь-яким способом переміщують її крізь мембрану. Каналоутворювальні білки, навпаки, формують у мембрані пори, через які (коли вони відкриті) можуть проходити речовини.

Якщо молекула не заряджена, то напрямок її дифузії визначається різницею концентрацій по обидва боки мембрани або градієнтом концентрації. З огляду на концентраційний і електричний градієнти, всі каналоутворювальні білки і багато білків-переносників дозволяють розчиненим речовинам проходити через мембрани тільки пасивно, тобто в напрямку електрохімічного градієнта. Але часто буває необхідним забезпечити перенесення через мембрану молекул проти їхнього електрохімічного градієнта. Такий процес називається активним транспортом і здійснюється білками-переносниками, діяльність яких потребує витрат енергії. Якщо зв'язати білок-переносник із джерелом енергії, можна отримати механізм, що забезпечує активний транспорт речовин через мембрану. Одним із головних джерел енергії в клітині є гідроліз АТФ до АДФ і фосфату.

Процес поглинання макромолекул клітиною називається ендоцитозом. У загальних рисах механізм його протікання такий: локальні долі плазматичної мембрани вп'ячуються і замикаються, утворюючи ендоцитозний пухирець, потім поглинута частка зазвичай потрапляє до лізосоми та піддається деградації. Процес, зворотний ендоцитозу, називається екзоцитозом.

Регенерація (від лат. *regeneratio* - відродження, відновлення) у біології, відновлення організмом втрачених або пошкоджених органів і тканин, а також відновлення цілого організму з його частини. Регенерація спостерігається в природних умовах, а також може бути викликана експериментально. Регенерація у тварин і людини

- утворення нових структур замість видалених або загинувших унаслідок ушкодження чи втрачених у процесі нормальної життєдіяльності; вторинний розвиток, спричинений втратою органу, який розвинувся раніше.

Термін "регенерація" запропонований у 1712 р. французьким ученим Р. Реомюром, який вивчав регенерацію ніг річкового раку. Розрізняють два види регенерації - фізіологічну та репаративну. Фізіологічна регенерація - безперервне оновлення структур на клітинному (зміна клітин крові, епідермісу та ін.) і внутрішньоклітинному (оновлення клітинних органел) рівнях, яким забезпечується функціонування органів і тканин. Репаративна

регенерація - процес ліквідації структурних ушкоджень після дії патогенних чинників. Обидва види регенерації не є відокремленими, не залежними один від одного. Так, репаративна регенерація розгортається на базі фізіологічної, тобто на основі тих самих механізмів, і відрізняється лише більшою інтенсивністю проявів.

Процес регенерації розгортається на різних рівнях організації - системному, органному, тканинному, клітинному, внутрішньоклітинному. Здійснюється він шляхом прямого і непрямого поділу клітин, оновлення внутрішньоклітинних органел та їхнього розмноження. Про джерела регенерації є дві точки зору. Згідно з однією з них (теорія резервних клітин) відбувається проліферація камбіальних, незрілих клітинних елементів (так званих стовбурових клітин і клітин-попередників), які, інтенсивно розмножуючись і диференціюючись, заповнюють убуток високодиференційованих клітин цього органа, що забезпечують його специфічну функцію. Інша точка припускає, що джерелом регенерації можуть бути високодиференційовані клітини, які в умовах патологічного процесу можуть перебудовуватися і одночасно набувати здатності до мітотичного ділення з подальшою проліферацією і диференціюванням.

Характер клітинної популяції пошкодженої структури визначає можливість її регенерації. Репаративна регенерація можлива, якщо структура складається з клітин популяції, що оновлюється (епітеліальні клітини). Репаративна регенерація настане також за наявності в тканині стовбурових клітин і умов, що дозволяють їх диференціювання. Наприклад, у разі пошкодження скелетного м'яза тканина відновлюється за рахунок диференціювання стовбурових клітин (клітини-сателіти) у міобласти, що зливаються в м'язові трубочки з подальшим утворенням м'язових волокон. Тканина, яка втратила стовбурові клітини, не має шансів до відновлення. З цієї причини не відбувається репаративної регенерації міокарда після загибелі кардіоміоцитів унаслідок інфаркту або нейронів під час травми. Щоправда, в останньому випадку, якщо порушено цілісність частини клітини, можливе відновлення структури нейрона і його зв'язків із клітинними партнерами завдяки інтенсифікації внутрішньоклітинних процесів (синтез білка і внутрішньоклітинний транспорт речовин), тобто регенерації на клітинному рівні.

12.1 Функції клітини. Цілісність реакції клітини. Життєвий цикл клітин.

Клітинний, або, цикл клітини - це час існування клітини від поділу до наступного поділу, або відокремлення до смерті. Для різних типів клітин клітинний цикл різний.

В організмі ссавців і людини розрізняють такі три групи клітин, що локалізуються в різних тканинах і органах:

- клітини, що часто діляться (малодиференційовані клітини епітелію кишечника, базальні клітини епідермісу та інші);
- клітини, що рідко діляться (клітини печінки - гепатоцити);
- клітини, що не діляться (нервові клітини центральної нервової системи, меланоцити та інші).

Життєвий цикл у клітин, що часто діляться, - це час їхнього існування від початку поділу до наступного поділу. Життєвий цикл таких клітин нерідко називають мітотичним циклом. Такий клітинний цикл підрозділяється на два основні періоди:

- мітоз або період поділу;
- інтерфаза - проміжок життя клітини між двома поділами.

Тривалість клітинного циклу в різних клітин варіює. У клітин дорослих організмів, які швидко розмножуються, таких як кровотворні або базальні клітини епідермісу і тонкої кишки, можуть входити в точний цикл кожні 12-36 год. Короткі клітинні цикли близько 30 хв. спостерігаються при швидкому дробленні яєць голкошкірих і земноводних.

В експериментальних умовах короткий клітинний цикл 20 год мають багато ліній клітинних культур. У більшості клітин тривалість періоду між мітозами становить приблизно 10-24 год.

Клітинний цикл еукаріотів складається з інтерфази, під час якої відбувається синтез ДНК і білків та здійснюється підготовка до поділу клітини і власне сам поділ клітини, мітоз. Інтерфаза складається з кількох періодів: G1-фази початкового росту, під час якої відбувається синтез мРНК, білків, інших клітинних компонентів, S-фази (синтетичної фази), під час якої відбувається подвоєння ДНК та G2-фази, під час якої відбувається підготовка до мітозу. У диференційованих клітин, які більше не діляться, у життєвому циклі може бути відсутня G1-фаза. Такі клітини перебувають у фазі спокою G0.

Закономірна послідовність зміни періодів клітинного циклу здійснюється за взаємодії білків. Клітини, що перебувають у G0 фазі, можуть вступати в клітинний цикл за дії на них гормонів росту. Різні фактори росту, такі як тромбоцитарний епідермальний, фактор росту нервів, зв'язуючись зі своїми рецепторами, запускають внутрішньоклітинний сигнальний каскад. Вміст різних білків у клітині змінюється протягом усього клітинного циклу. На різних стадіях клітинного циклу синтезуються різні білки. Так, вміст білка цикліну B в ооцитах жаби досягає максимуму до моменту мітозу. До закінчення мітозу циклін швидко руйнується протеїназами.

Для визначення завершення кожної фази клітинного циклу необхідна наявність у ньому контрольних точок. Якщо клітина "проходить" контрольну точку, то вона продовжує

"рухатися" по клітинному циклу. Якщо ж якісь обставини, наприклад, ушкодження ДНК, заважають клітині пройти через контрольну

точку, яку можна порівняти зі своєрідним контрольним пунктом, то клітина зупиняється, й інша фаза клітинного циклу не настає принаймні доти, доки не будуть усунуті перешкоди, які не давали змоги клітині пройти через контрольний пункт.

Питання для самоперевірки

1. Дайте визначення клітини.
2. З яких основних компонентів складається жива клітина?
3. Які функції клітинних органел (мітохондрій, ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі)?
4. Які будова, хімічний склад і фізико-хімічні властивості елементарної біологічної мембрани?
5. Назвіть типи клітинних контактів. Яка їхня будова та функціональне значення?
6. Що таке регенерація? На яких рівнях вона може відбуватися?
7. Які види регенерації ви знаєте?
8. Які стадії життєвого циклу клітин ви знаєте?
9. Назвіть основні методи та завдання гістології як науки.
10. Які рівні вивчення організму ви знаєте?
11. Дайте визначення поняття "тканина".
12. Що таке клітинний диферон?

ПЕРЕЛІК ДЖЕРЕЛ ПОСИЛАНЬ

1. Хохлов С.М. Фізіологія риб: Конспект лекцій. Одеса, 2011. 111с.
2. Фізіологія риб: практикум / П.А.Дехтярьов, І.М.Шерман, Ю.В.Пилипенко, А.А.Яржомбек, С.Г.Вовченко. К.: Вища школа, 2001. 128с.
3. Головіна Н.А. Гематологія ставкових риб / Н.А. Головіна, І.Д.Тромбіцький. Кишинів: Штиинца, 1989. 158 с.
4. Кучеров І.С. Фізіологія людини і тварин. Навчальний посібник. К.: Вища школа, 1991. 327 с.
5. 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.
6. Цитологія, гістологія, ембріологія: Підручник / За заг. ред. В.П. Новака / Упоряд. А.П. Мельниченко. К.: Дакор, 2008. 512 с.
7. Морфологія сільськогосподарських тварин / В.Т. Хомич, С.К. Рудик, В.С. Левчук та ін.; за редакцією В.Т. Хомича. К.: Вища освіта, 2003. 527с.: іл.
8. Клименко О.М. Атлас гістології і гістохімії прісноводних риб / О.М. Клименко, В.Т. Хомич, Н.І. Вовк, І.І. Грициняк. Дніпропетровськ: Поліграфіст, 1999. 70 с.
9. Клименко О.М. Морфологія риб /О.М. Клименко, В.Т. Хомич, Н.І. Вовк, Г.П. Воловик. Рівне, 2002. 107 с.
10. Фізіологія риб: практикум. / П.А. Дехтярьов, І. М. Шерман, Ю. В. Пилипенко [та ін.]. К.: Вища шк., 2001. 128 с.
11. Фізіологія сільськогосподарських тварин: підручник / В.В. Науменко, А.С. Дячинський, В.Ю. Демченко, І.Д. Дерев'янка; за ред. І.Д. Дерев'янка, А.С. Дячинського. 2-ге вид., перероб. і доп. К.: ЦУЛ, 2009. 564 с.
12. Фізіологія сільськогосподарських тварин: практикум / В.В. Науменко, А.С. Дячинський, В.Ю. Демченко, І.Д. Дерев'янка; за ред. І.Д. Дерев'янка, А.С. Дячинського. 3-тє вид., перероб. і доп. К.: ЦУЛ, 2009. 261 с.
13. Фізіологія тварин: підручник / А.Й. Мазуркевич, М.Д. Карповський, М.Д. Камбур [та ін.]; за ред. А.Й. Мазуркевича, В.І. Карповського. Вінниця: Нова книга, 2010. 418 с.

Навчальне електронне видання

МАТВИЄНКО Тетяна Іванівна

ФІЗІОЛОГІЯ РИБ З ОСНОВАМИ ГІСТОЛОГІЇ

Конспект лекцій

Видавець і виготовлювач

Одеський державний екологічний
університет вул.Львівська, 15, м. Одеса,
65016 тел./факс; (0482) 32-67-35 E-mail:

info@odeku.edu.ua

Свідоцтво суб'єкта видавничої
справи ДК № 5242 від 08.11.2016