

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

С.М. Хохлов

ФІЗІОЛОГІЯ РИБ

Конспект лекцій

Одеса
2011

УДК 597 – 11(075.8)
ББК 28.693.32
Х 47

Друкується за рішенням Вченої ради Одеського державного екологічного університету (протокол № 8 від 28.10.2010 р.).

Хохлов С.М.
Фізіологія риб: Конспект лекцій. – Одеса, 2011. – 111 с.

В конспекті лекцій викладені питання, які дають уяву про основні фізіологічні процеси, протікаючи в організмі риб, наведені поняття про гомеостаз, системи регуляції, роботу різних органів, апаратів і систем риб та закономірності організації живої матерії. Дана уява про біоструми, значення крові і лімфи, тканинну рідину, залози внутрішньої секреції, шкіру і її похідні у риб.

Конспект лекцій для студентів спеціальності «Водні біоресурси і аквакультура».

Одеський державний
екологічний університет, 2011

З М І С Т

ПЕРЕДМОВА	5
ВСТУП	6
1. РУХ	8
1.1 М'язова система риб.....	8
1.2 Звуки, які утворюють риби.....	11
1.3 Електричні явища.....	12
2. НЕРВОВА СИСТЕМА	17
2.1 Будова і функція нерва.....	17
2.2 Периферична нервова система.....	18
2.3 Спинний мозок.....	20
2.4 Головний мозок.....	22
2.5 Принципи рефлекторної теорії.....	28
3. ОРГАНИ ЧУТТЯ І РЕЦЕПЦІЯ	32
3.1 Орган зору.....	32
3.2 Орган слуху.....	37
3.3 Сейсмоденсорні органи (бічної лінії).....	39
3.4 Органи нюху, смаку (хеморецепції).....	41
3.5 Органи електро- і терморецепції.....	42
4. ОБМІН РЕЧОВИН	45
4.1 Дисиміляція речовин і вироблення енергії.....	45
4.2 Фактори, впливаючі на інтенсивність енергетичних трат.....	47
4.3 Харчові потреби і депонування речовин.....	49
5. ЖИВЛЕННЯ І ТРАВЛЕННЯ	52
5.1 Захоплення і поїдання їжі та інтенсивність живлення риб.....	52
5.2 Будова органів апарату травлення.....	56
5.3 Травні ферменти і залози.....	62
5.4 Засвоєння їжі.....	65
6. ДИХАННЯ ТА ІНШІ АСПЕКТИ ГАЗООБМІНУ	69
6.1 Будова і функція зябер та плавального міхура.....	69
6.2 Шкіра та повітряне дихання риб.....	74
6.3 Дихальні функції крові.....	76
6.4 Регуляція дихання.....	77
7. КРОВ І КРОВООБІГ	80
7.1 Кровоносна система і серце	80
7.2 Клітини крові.....	85
7.3 Імунітет.....	88

8.	ОСМОРЕГУЛЯЦІЯ І ВИДІЛЕННЯ	91
	8.1 Будова та функція органів осморегуляції і екскреції...	92
9.	РЕПРОДУКТИВНА СИСТЕМА РИБ	96
	9.1 Стать у риб.....	96
	9.2 Овогенез і сперматогенез.....	97
	9.3 Запліднення.....	99
10.	ШКІРНИЙ ПОКРИВ РИБ	101
	10.1 Морфо-функціональна характеристика шкіри.....	101
	10.2 Будова і функція похідних шкіри.....	103
11.	ЗАЛОЗИ ВНУТРІШНЬОЇ СЕКРЕЦІЇ	106
	11.1 Морфо-функціональна характеристика залоз.....	106
	ЛІТЕРАТУРА	111

ПЕРЕДМОВА

Конспект лекцій складений відповідно програми курсу „Фізіологія риб”, що входить до складу дисциплін з підготовки бакалаврів і фахівців напряму „Водні біоресурси і аквакультура” – фаховий шифр 6.090201.

Головна навчальна задача – це надання основних понять про функцію клітин, тканин, органів, апаратів і систем та всього організму риб.

Дисципліна „Фізіологія риб” базується на знаннях анатомії, гістології, ембріології, біохімії, розведенні та годівлі риб.

В результаті вивчення дисципліни „Фізіологія риб” студенти повинні знати: фізіологічні процеси, які відбуваються в окремих тканинах, органах і системах різних видів риб не тільки з метою пізнання загальнобіологічних законів, але і для управління обміном речовин, розвитком, ростом і продуктивністю.

На основі отриманих теоретичних знань студенти повинні вміти: користуватись методами фізіологічних досліджень, що можна застосовувати з метою з’ясування адаптивних можливостей того чи іншого виду риб, так і впливу несприятливих факторів навколишнього середовища на фізіологічні константи, а також контролювати умови годівлі й утримання риб для ефективного їх використання.

При підготовці цього конспекту лекцій були використані літературні джерела довідкового характеру, посібники і підручники вітчизняних та іноземних авторів.

ВСТУП

Фізіологія – наука про функції, тобто про специфічну діяльність організму, його органів і систем. Фізіологія вивчає роботу органів дихання, травлення, кровообігу, чуття, осморегулятивних органів, органів імунітету та кровотворення, репродуктивних органів та нервової системи, шкіри та її похідних. Без знань фізіології неможливо вірно пізнавати життя біологічних об'єктів та раціонально їх використовувати у господарських цілях. Існування фізіології риб як окремої науки обумовлено специфічністю умов мешкання та великим господарським значенням риб.

Риби є головними тваринними організмами гідросфери – морів і прісноводних водойм, а також об'єктами рибництва. Рибгоспи використовують таких примітивних тварин, як міноги, та досить розвинених риб – тунців. Необхідно знати фізіологію і таких гігантів, як акули, і мікроскопічних об'єктів – личинок деяких риб, довжина яких не перевищує 2 мм. Одні риби мешкають у полярних водоймах з мінусовою температурою, а інші витримують підвищення температури до 40* С.

Більшість видів риб – хижі тварини, але багато хто живиться рослинністю і детритом. Риби населяють і прісні води, і води з солоністю, яка перевищує океанічну. Серед риб існують види, які можуть дихати атмосферним повітрям та види видобуваючи кисень з води. Серед риб існують живородні види, але більшість популяцій риб розмножуються за допомогою відкладання ікри. Окремі органи риб не мають аналогів у інших тварин, наприклад електричні органи, осморегулюючі пристосування, газосекретуючі залози.

Під час ембріонального і личинкового періодів розвитку риб такі функції, як дихання, травлення, осморегуляція, виконуються зовсім інакше ніж у дорослому стані. Дихання ембріонів і личинок відбувається всією поверхнею тіла, а у дорослих риб існують зябра і навіть легені. Ембріони живляться жовтком, вміст поживних речовин в якому у декілька разів більший, ніж у самому ембріоні. Дорослі риби фільтрують, проковтують, відкушують та всмоктують різноманітну їжу. Риби здатні засвоювати розчинені у воді речовини і навіть повністю задовольнити свої потреби за рахунок біосорбції необхідних елементів з розчинів. Всі ці процеси мають свої якісні і кількісні характеристики.

Рибництво використовує дані фізіології для раціоналізації годівлі, складання повноцінних раціонів, зменшення цін на корм. На фізіологічних знаннях основані заходи по стимулюванню дозрівання статевих залоз риб. Екологічні розрахунки базуються на інформації про живлення, засвоювання їжі, балансі речовин та потребах різних видів риб.

Велике значення для оцінки стану риб мають знання деяких величин фізіологічних показників. В теперішній час значну увагу приділяють

дослідники методам біологічного тестування рівня забруднення, ступеню токсичності тих чи інших речовин. Здавна для подібного тестування використовували деякі показники складу крові – гематокрит, вміст і співвідношення клітин крові, вміст цукру, молочної кислоти, білка, активність ферментів. Для правильної оцінки цих показників необхідно знати фізіологічні межі коливань таких ознак – вплив температури, живлення, сезонних та вікових особливостей. Знання показників хімічного складу риби – вміст сухої речовини, жирів, білка, макро- мікроелементів, вміст вітамінів та інших речовин – дозволяє оцінювати умови мешкання риби. Встановлено, що риби з більш інтенсивним обміном речовин зростають краще і дають більше ікринок і молок, малеча від них більш життєздатна. Подібну інформацію та методику оцінювання риби дає фізіологія.

Фізіологія – це частина загального світогляду біолога і спеціаліста-практика. Фізіологію риби досить важко уявити без іхтіології, її неможливо відокремити від анатомії, гістології, біохімії та біофізики.

Основними методичними прийомами у фізіології риби є вимір і експеримент. Вимірюється частота періодичних процесів – дихальних актів, серцебиття, шлункової моторики, плавальних рухів. Визначаються кількісні показники фізіологічних процесів – кількість з'їденої їжі, кількість циркулюючої через зябра води, інтенсивність кровообігу, сечоутворення, секреції шлункового соку. Але під час вимірів необхідні особливі прийоми, які враховують водний спосіб життя риби. Риби, які досліджуються, утримують в акваріумах. Від культури акваріумних робіт в значній мірі залежить успіх дослідження.

Експеримент є одним з важливих прийомів фізіології риби. Він заключається в створенні для тварини або окремого органу, тканини, клітини різних умов і у визначенні впливу цих умов на результативний показник. Риби розміщують у різних температурних умовах, у воду з різною солоністю, насиченням киснем, вмістом токсикантів або біологічно-активних речовин. В теперішній час все частіше використовують електронну обробку даних, отриманих експериментальним шляхом, і математичне моделювання фізіологічних процесів.

Література по фізіології риби друкується на багатьох мовах світу. Особливо багато літератури на англійській, німецькій, японській мовах. Фундаментальною працею по фізіології риби є "Fish physiology" під редакцією видатного вченого В.С. Хоара і Д. Дж. Рендолла.

На російській мові цінними підручниками з фізіології риби є "Физиология рыб" М.В. Пучкова (1956), "Экологическая физиология рыб" М.С. Строганова (1961) і "Физиология рыб" В.А. Амінева, А.А. Яржомбек (1984).

I. РУХ

Механічні рухи займають важливе місце у життєвих процесах. Риба переміщується у воді – плаває, прокачує воду через зябровий апарат, серце проштовхує кров по судинам, кишечник проштовхує їжу. Існують і інші, менше помітні, але також досить важливі форми механічного руху – змінюється просвіт кровоносних судин і зіниці ока, скорочуються і розтягуються стінки жовчного міхура, стискаються і розслаблюються кільцеві сфінктери шлунка і кишечника. Завдяки переміщенню пігментних гранул у пігментних клітинах шкіри – хроматофорах – відбуваються зміни кольору шкіри риб. Під час овуляції скорочуються клітини фолікулів яєчників риб, в результаті чого зрілі овоцити потрапляють до порожнини тіла. Виділення ікри і молок у зовнішнє середовище відбувається в результаті спазматичних скорочень м'язів тіла. Усім клітинам тіла властиві рухи цитоплазми і вакуолей, хоча спостерігати подібну форму рухів можливо тільки під великим збільшенням мікроскопу. На очному дні відбуваються рухи пігментних і зорових клітин. В клітинах нирок, у хлоридних клітинах зябер, у клітинах кишечника відбувається активний направлений транспорт речовин від одного полюса клітини до іншого.

Спеціалізована м'язова тканина утворюється у зародка на стадії рухливого ембріона. Але вже на самих ранніх стадіях розвитку ембріона можна спостерігати цитоплазматичні рухи в яйці. Це насамперед морфогенетичні рухи, пов'язані з дробленням бластомерів. За допомогою спостережень під мікроскопом можна помітити рухи протоплазми не пов'язані з дробленням. Подібні рухи мають важливе значення для обміну речовин ембріона з оточуючим середовищем – газообміну та екскреції метаболітів. Всередині оболонки конвекційні течії досить ускладнені, тому змішування периветиллинової рідини покращує надходження кисню в середину яйця і вихід вуглекислоти та аміаку назовні. На поверхні ембріонів і личинок осетрових утворюються війки, погоджені рухи яких створюють потік води і самого тіла. Система війок знаходиться також і в деяких внутрішніх органах – в ниркових каналцях, яйцепроводах, кишечнику. Здатність до самостійного руху мають деякі клітини організму риби. Наприклад, за допомогою джгутіка переміщуються у воді сперматозоїди, а деякі клітини крові здатні до амебоподібних рухів.

1.1 М'язова система риб

М'язова система – це спеціалізована скоротлива тканина, яка поділяється на два основних типи: посмуговану (покреслену) і не посмуговану (гладеньку) м'язову тканину.

Морфо-функціональна характеристика не посмуговоної

(гладенької) м'язової тканини. Вона працює незалежно від бажання, хоча також інервується і підкоряється дії нервових і гормональних стимулів. Гладенькі м'язи здатні до ритмічних скорочень навіть поза організмом. Наприклад, повний цикл періодичних скорочень шлунка і кишечника риб при кімнатній температурі займає декілька хвилин. Подразнення гілки блукаючого нерва, інервуючого травний тракт, викликає затримання скорочувальної діяльності. Характеристика діяльності плавального, сечового і жовчного міхурів риби не має принципової відмінності від роботи гладеньких м'язів кишечника. Для роботи цих органів непотрібно миттєвих реакцій і сильної дії. Скорочення гладеньких м'язів стимулюється багаторазовими нервовими і електричними імпульсами. В стінках порожнинних органів (шлунок, кишечник, міхур) існують поздовжні і кільцеві гладенькі м'язові волокна. Гладенька м'язова тканина знаходиться також і в селезінці, стінках кровоносних судин та зябрах.

Морфо-функціональна характеристика посмугованої м'язової тканини. Посмуговані м'язи, або тулубно-хвостові, є основними руховими під час плавання риби. Діяльність їх в значній мірі визначається актами бажання, хоч при плаванні велика роль належить автоматизму.

Тулубно-хвостові м'язи риб складаються з окремих сегментів (міомерів), число яких дорівнює кількості хребців. У риб видовженої форми кількість міомерів близько 100, у коропа, лосося, камбали їх приблизно 50, у коротких – бичків і ставриди, біля 25 міомерів. Сегментарна будова характерна як для червоних (темних), латеральних м'язів, так і для білих (світлих), утворюючих більшу частину усієї м'язової маси. Незважаючи на сегментарну будову, червоні м'язи складають єдине ціле. Всі їх волокна направлені вздовж осі тіла. Скорочення цих волокон сприяє латеральному згинанню тіла. Білі м'язові волокна можуть бути розділені на спинні і бокові.

Сполучнотканинні елементи, відокремлюючи спинні м'язи від бокових і міомери між собою, мають назву міосепти. До них приєднуються м'язові волокна, за допомогою яких скорочення передаються скелету і викликають хвилеподібні рухи риби. Міомери мають складну геометричну форму, тому поперечний розріз тіла риби розсікає декілька міомерів конусоподібної форми. Завдяки такій будові скорочення кожного міомера викликає згинання тіла на досить великому протязі. М'язові волокна у міомерах орієнтовані таким чином, що одне волокно є продовженням іншого і такі складові нитки орієнтовані від середньої лінії до хвоста та краям тіла.

Світлі і темні м'язи риб суттєво різняться. Виходячи з даних електрофізіології, під час спокійного плавання риби кількість скорочень темних м'язів дорівнює кількості плавальних рухів. Скорочення волокон білих м'язів носять нерегулярний характер. Вони своїми енергійними

рухами підтримують постійну ритмічну роботу темних м'язів. Такі рухи риби виконують з певними інтервалами. Як правило, на протязі секунди вони рухаються енергійно, потім приблизно стільки ж ковзають по інерції або зупиняються.

Кількість темних м'язів у різних риб відрізняється. Особливо багато їх у постійно плаваючих пелагічних риб – тунців, ставрид і оселедців. У тунців темні м'язи розміщені не тільки у вигляді тонкого підшкірного шару, як у більшості видів, але і в товщі світлих м'язів до самого хребта. Вміст темної мускулатури може досягати 20% всієї м'язової маси. Зовсім мало темних м'язових волокон у малорухомих риб (скорпени), а також у риб, які пересуваються за допомогою плавців.

Червонуватий колір темних м'язів обумовлений підвищеним вмістом гемінових пігментів – міоглобіну, цитохромів. У темних м'язах знаходиться багато жирових речовин і тканинних ліполітичних ферментів. Головне “пальне” темних м'язів – жирні кислоти і речовини їх розпаду: кетонні тіла (ацетон, оксимасляна кислота). Ці м'язи активно кровопостачаються. В темних м'язах анаеробні процеси навіть при досить інтенсивній роботі компенсуються аеробними.

Темні м'язи мають назву повільних, або тонічних, так як м'язи цього типу підтримують у наземних хребетних позу і загальний тонус м'язової маси. Вони іннервуються нервовими волокнами малого діаметра, кінцеві контакти яких розподілені по декілька на кожне м'язове волокно, що дозволяє краще регулювати силу і швидкість скорочення тонічної мускулатури.

Світлі м'язи забезпечені кровоносними судинами значно менше, основне їх пальне – вуглеводи. Активні анаеробні процеси, які відбуваються у білих м'язах під час їх скорочення не встигають компенсуватись аеробними. Ці м'язи містять до 1% глікогену, який розпадається при інтенсивній роботі, що супроводжується накопиченням в них молочної кислоти. Після рухової активності вміст лактату (молочної кислоти) у білому м'язі залишається підвищеним протягом декількох годин.

Світлі м'язи ще називають фізіологічними, або швидкими. Їх міць та швидкість скорочення у два рази більша, ніж у темних м'язів. Для швидких м'язових волокон пластинчатозябрових, дводишних, хрящових ганоїдів і примітивних кісткових риб характерна іннервація кожного волокна, так як і для темної мускулатури. Скоротливі властивості світлих волокон у різних видів риб відрізняються – рухи одних риб повільні і рівномірні, а інших з великим прискоренням. На один короткий електричний імпульс м'язові волокна відповідають швидким скороченням. Після імпульсу спостерігається короткий латентний період тривалістю в декілька сотих секунди. Потім відбувається швидке скорочення та

поступове розслаблення. Час, необхідний для повного одного циклу, коливається від 30 до 100 сотих секунди. Якщо подавати на м'язове волокно стимулюючі імпульси до кінця повного розслаблення, спостерігається подовжене скорочення, або тетанус. Повний тетанус світлих волокон у ската відбувається при стимуляції з частотою 5 – 10 Гц, а максимальна напруга розвивається в ізометричному скороченні при частоті 20 Гц. Тетанус швидких волокон у тріски спостерігається при стимуляції з частотою 35 – 45 Гц, а максимальна напруга – при частоті стимуляції у 2 – 3 рази перевищуючій максимальну частоту плавальних рухів. Ізометрична напруга мускулатури не властива риbam у природних умовах існування. Вона спостерігається під час експериментальних досліджень та при електролові риби. Під час електричних подразнень м'язової системи тулуба цілої риби можна спостерігати тетанус, тобто напруження мускулатури, але він маскується швидкими нерівномірними тремтіннями.

Таке явище можна спостерігати, якщо прикласти стимулюючі електроди до поверхні тіла коропа і подавати електричні імпульси з частотою 50 Гц и амплітудою 5 В. Природні конвульсивні рухи спостерігаються під час нересту у багатьох видів риби. Тремтять та згинаються під час нересту лососеві, коропові та деякі інші риби. Тетанічні скорочення тіла риби спостерігаються під час ікрометання та виділення молока.

Коефіцієнт корисної дії плавальної мускулатури риби не перевищує 25%. Коефіцієнт корисної дії системи руху сперматозоїдів, як показують енергетичні розрахунки, мають величину біля 20%. Це говорить, що скоротливі елементи в організмі мають однакову фізичну і хімічну природу.

1.2 Звуки, які утворюють риби

Риби утворюють багато різноманітних звуків. Звуки являють собою коливання середовища і є результатами тих або інших рухів тіла риби або її частин. Деякі звуки утворюються рибами спеціально для спілкування їх між собою. Існують звуки, які супроводжують життєдіяльність риби – це пружні хвилі і коливання, виникаючі під час плавання, живлення, захоплення повітря та видавлювання повітря з плавального міхура.

Спектр звуків, пов'язаних з рухом, охоплює область частот від 20 Гц до 5 кГц. Ці звуки носять шумовий характер і відрізняються невисоким тиском на відстані 1 м від риби. Низькочастотні явища пов'язані з плавальними коливаннями тіла, частота яких, як звісно, знаходиться в межах 4 – 20 Гц. Високочастотні звуки пов'язані з турбулентністю середовища.

Деякі звуки пов'язані із газообміном. Більшість видів риб (коропові, лососеві, лабіринтові) використовують для дихання і наповнення газового міхура атмосферне повітря. Проштовхування повітря через вузький отвір (канал повітряного міхура, стравохід, кишечник) викликає звуки, нагадуючи слабе пищання.

Під час захоплення здобичі хижими рибами (судаком, щукою) виникає звук який нагадує удар. Подібні звуки мають гідродинамічну низькочастотну компоненту, з максимальною амплітудою в області 100 Гц, і високочастотну компоненту в області 4 кГц. Мирні і всеїдні риби під час живлення утворюють звуки, які нагадують цокання, що може викликатися рухами гравію, відривання від субстрату рослинності, захопленням молюсків і ракоподібних. При цьому виникають звуки з максимумом в області 400 – 600 Гц і силою до 30 дБ. В результаті перетирання їжі зубами також виникає хрустіння та скреготання, які залежать від якості їжі. Досить сильні звуки типа “бум-бум-бум” виникають коли короп розжовує сухе зерно. При цьому виникає резонанс у плавальному міхурі.

У деяких риб органи, утворюючі звуки, досягли певного розвитку. Деякі риби за характером звуків отримали назву “барабанщиків, хрюкальщиків”. Спеціальні барабанні м'язи кріпляться до плавального міхура, або до черепа і ребер поряд з міхуром, вони мають високу частоту скорочень – 100 Гц. Це одні із небагатьох м'язів риб, котрі вдається відпрепарувати окремо. Жаба-риба має в міхурі перетинку з отвором, за допомогою якої вона видає звук, який нагадує гудки.

Акустична активність риб може мати річну і добову динаміку, а може бути приурочена до нерестового періоду. У деяких риб звуки видають тільки самці.

З метою ідентифікації риб за звуками під час акустичної розвідки видаються спеціальні атласи з географічними записами характеристик звуків різних видів риб.

1.3 Електричні явища

Електричні явища мають власне значення або супроводжують життєві процеси, якщо відбувається переміщення іонів та існує не пропорційний розподіл іонів по різні боки біологічних мембран. Це обумовлює наявність електричних потенціалів і виникнення електричного струму. Електричний струм має певне значення в житті риб. Він слугує для передачі сигналів у деяких синапсах, приводить до дії окремі клітинні механізми. Електричні струми, які генерують риби, дозволяють їм спілкуватися один з одним, а також використовуються для пошуку, локації, захисту і нападу.

Природа біострумів і біопотенціалів. Клітинна мембрана відокремлює внутрішнє середовище клітини, багате іонами калію, від

міжклітинної рідини, яка багата іонами натрію. Вона оточена з зовні електростатично фіксованими іонами натрію, а з середини – шаром іонів хлору, які приєднані електростатичними силами до іонів натрію. Іони калію відтиснені всередину клітини. Наявність іонної оболонки з позитивно заряджених іонів натрію з зовні клітини і іонної підкладки з негативно заряджених іонів хлору з середини мембрани утворює електричну поляризацію мембрани з різницею потенціалу 60 – 70 мВ у нервових клітинах, біля 80 мВ у м'язових клітинах і 20 мВ в епітеліальних клітинах. Така поляризація і електричний потенціал підтримуються низьким проникненням мембран для іонів та постійною роботою іонних насосів. Клітинна мембрана володіє високим електричним опором – близько 1000 Ом/кв.см і електричною ємністю в 1 мкФ/кв.см.

Рух іонів за градієнтом концентрації і робота іонних насосів сприяють утворенню струмів спокою. Струми дії виникають під час проведення нервового імпульсу по нерву при скороченні міофібрил, при роботі клітин ниркового каналця, ентероциту і т. п. Специфічні електричні явища виникають при освітленні світлочутливих клітин, подразненні механорецепторів, хеморецепторів. При збуджуючій дії на клітину потенціал її мембрани змінюється. Наприклад, при подразненні нервової або м'язової клітини її мембрана деполяризується, тобто мембранний потенціал зменшується, а потім повертається до норми через фазу гіперполяризації. Подібний процес займає тисячні долі секунди.

Сума струмів дії окремих клітин викликає виникнення біострумів, які фіксуються навіть на деякій відстані від місця їх утворення. Запис біострумів працюючої мускулатури називають електроміограмою. За ними можна судити про те, коли і які групи м'язів працюють при різних рухових актах. Біоструми реєструються під час плавання риб, дихальних рухах. Електрокардіограма риб має такі ж характерні зубці PQRS, що і у ссавців. Для того щоб встановити струм дії, необхідно один електрод прикласти до не збудженої ділянки тканини, а інший – до збудженої та з'єднати їх з фіксуючим приладом.

Записи біострумів сітківки ока (ретини) мають назву ретинограма. Особливістю їх є те, що хвиля струму дії у них є хвилею гіперполяризації, а не хвилею деполяризації. Під час освітлення колбочок і паличок різниця потенціалів між внутрішньою і зовнішньою поверхнями мембрани зростає. За характером сигналів від сітківки можна визначити спектральну чутливість.

Запис біострумів головного мозку має назву енцефалограма. Як і у інших хребетних тварин, енцефалограми риб мають характер повільних хвиль. Їх вивчення слугує для визначення дії медикаментів і токсинів, а також для вирішення наукових питань, пов'язаних з нервовою діяльністю риб.

При ушкодженні тканин в ділянці ушкодження аніони виходять на поверхню і ця ділянка стає зарядженою негативно по відношенню до інших ділянок. Таким чином, якщо встановити один електрод (негативний) на пошкоджену ділянку, а другий на непошкоджену (позитивний), то фіксуючий прилад покаже наявність струму – струму пошкодження. Величина цього струму менше клітинного потенціалу, так як міжклітинна рідина виконує шунтування (вкорочення) під час його вимірювання. У амфібій при пошкодженні скелетних м'язів різниця потенціалів дорівнює 25 – 50 мВ, сідничного нерва – 20 – 30 мВ.

Біоструми виникають під час роботи органів і тканин в різних тварин, але тільки у риб існують спеціалізовані органи, генеруючи електричний струм. Розрізняють три групи риб:

1. Сильно електричні риби володіють добре розвиненими електричними органами, які генерують електричні поля, які необхідні для нападу і захисту. До них відносять риб, які утворюють електричні поля з напругою вище 20 В, - електричний вугор, електричний сом та ін.

2. Слабкоелектричні риби мають спеціальні електричні органи, утворюючі поля до 17 В, які використовуються для локації та зв'язку. Представниками цієї групи є нільська щука і нільський довгорил.

3. Не електричні риби, вони не мають спеціалізованих електричних органів, хоч і можуть приймати і аналізувати електричну інформацію.

Поміж першою і другою групами риб існує перехідна група – звичайні скати та ін., а поміж другою та третьою групами також існує перехідна група – чорноморські зірко-рахувальники.

Електричний вугор, він мешкає у ріках і болотах Південної Америки, належить до сильно електричних риб. Довжина цієї риби досягає 3 м. Електричний орган розміщений з боків тіла і займає приблизно 4/5 об'єму риби. Він складається із 70 стовпчиків, кожен з яких включає 6000 пластинок. Іннервація відбувається багатьма нервами, які відходять сегментарно від мотонейронів спинного мозку. Під час розряду напруга досягає 600 – 1200 В з силою струму 1 – 2 А.

Електричні скати мешкають у Середземному морі та Індійському океані, мають довжину 30 – 180 см. Електричні органи у них розміщені з боків тіла і мають масу 1/4 від загальної. Вони утворюють напругу 20 – 50 В і силу струму 50 – 60 А. Найбільшої сили розряди може виробляти *Torpedo marmorata* – до 6 кВт.

Будова електричних органів. Електричні органи утворюють собою стовпчики, які складаються з клітин плоскої форми, - електричні пластинки, розміщені з боків тулуба. Товщина цих клітин не перевищує 10 мкм. Електричні клітини у більшості риб мають м'язове походження, у електричного сома вони походять з клітин шкіри, а у риб родини стернархід – з нервових клітин. Кожну клітину вкриває оболонка –

електролема. Клітини за формою різноманітні: овальні, циліндричні, дископодібні, розеткоподібні. Поверхня клітини, до якої підходять нервові закінчення, має назву лицева. Під світловим мікроскопом вона гладенька, а під електронним видні каналці з нервовими волокнами. Завдяки наявності часткового проникнення клітинної мембрани відбувається перерозподіл іонів натрію, калію, кальцію та хлору. З протилежного боку клітини підходять кровоносні судини, в цій ділянці розміщене і ядро. Ця поверхня клітини у більшості риб губчаста, зморшкувата, її називають живильним шаром.

У електричних риб існують два види мембран: збудливі за допомогою хімічних медіаторів і збудливі не тільки хімічним, але і електричним шляхом. Мембрани першого виду знаходяться у таких видів риб, як електричні скати, електричні вугри. Мембрани другого виду зустрічаються у прісноводних риб.

Нерівна поверхня пластинки під час збудження є електронегативною по відношенню до її зворотної поверхні. Виключення складає електричний сом. Якщо встановити електроди на різні ділянки однієї поверхні пластинки, то фіксуючий прилад не покаже наявності струму (лицева поверхня працює як одне ціле). Якщо один електрод встановити на лицеву поверхню пластинки, а іншу погрузити в її цитоплазму або встановити на протилежну поверхню, то виникають струми напругою 90 – 150 мВ. Таким чином, розрядження електричного органу має завжди певний напрямок. У електричного вугра нервові закінчення підходять до хвостової поверхні пластинки і розрядження відбувається від хвоста до голови.

Пластинки в електричних органах риб розміщені за принципом послідовного з'єднання. На лицевій поверхні клітини, зарядженої негативно, знаходиться задня поверхня зверху розміщеної пластинки яка заряджена позитивно. При подібному з'єднанні збільшується загальний потенціал розрядження (збільшується напруга). Стовпчики із клітин контактують один з іншим за принципом паралельного з'єднання. При цьому негативно заряджені лицеві поверхні з'єднуються між собою, що веде до збільшення сумарного розрядження (збільшення сили струму). Від орієнтації стовпчиків залежить орієнтація електричного органу взагалі. Якщо лицева поверхня стовпчиків орієнтована в бік голови, то голова заряджена негативно відносно хвоста.

У морській воді знаходиться більше солей, ніж у прісній, тому морська вода володіє більшою електропровідністю. По провіднику з більшою електропровідністю проходить струм більшої сили, а по провіднику з меншою електропровідністю – струми високої напруги, тому у прісноводних риб важливу роль відіграє послідовне з'єднання, а в морських – паралельне.

Питання для самоперевірки

- 1.** Значення руху у життєдіяльності риб.
- 2.** Які бувають рухи?
- 3.** Яка тканина забезпечує рух?
- 4.** Морфо-функціональна характеристика не посмугової м'язової тканини.
- 5.** Морфо-функціональна характеристика посмугової м'язової тканини.
- 6.** Чим обумовлений червоний колір м'язів?
- 7.** Характеристика світлих м'язів.
- 8.** Характеристика звуків, які утворюють риби.
- 9.** Природа біострумів і біопотенціалів у риб.
- 10.** Назвати сильно електричні риби.
- 11.** Яка будова електричних органів?

2. НЕРВОВА СИСТЕМА

Нервова система об'єднує і регулює діяльність усіх систем організму, в результаті чого організм вірно реагує на зміну зовнішнього і внутрішнього середовища. Нервова система складається з центральної і периферичної. В центральній нервовій системі відбувається аналіз інформації, яка надходить, та приймаються рішення, а периферична нервова система передає інформацію і команди органам.

2.1 Будова і функція нерва

Нерв являє собою пучок нервових волокон – провідних відростків нервових клітин, вкритих загальною сполучнотканинною оболонкою. Тіла нервових клітин локалізуються в центральній нервовій системі і периферичних гангліях. Нервова клітина – нейрон – утворює собою структурну одиницю нервової тканини. Від нейрона відходить один довгий відросток – аксон або нейрит – і декілька коротеньких розгалужених відростків – дендритів. Аксон або зовсім не розгалужується, або розгалужується при входженні в іннервуючий орган. Внутрішня частина аксона, так званий осьовий циліндр, має аксоплазму і нейрофібрили. Нейрофібрили приймають участь в рості нейрона, транспортуванні речовин вздовж аксона. Головне значення в нервовій передачі має поверхнева мембрана осьового циліндра.

Нервові волокна бувають безм'якітні і м'якітні – вкриті товстою ізолюючою мієліною оболонкою, утвореною особливими клітинами. Мієлінова оболонка одягнена невролемою, або шванівською оболонкою. У безм'якітних нервових волокнах збудження розповсюджується безперервно вздовж всієї мембрани. У мієлінових нервових волокнах збудження розповсюджується стрибкоподібно від одного перехвату Ранв'є до іншого, начебто перестрибує через ділянки, вкриті мієліною оболонкою. Подібні відстані досягають 1 мм. Швидкість розповсюдження нервового імпульсу по м'якітним волокнам більша, ніж по безм'якітним, де вона знаходиться у прямому зв'язку з товщиною волокна.

При збудженні нервового волокна відбувається деполяризація (зменшення, або інверсія поляризації мембрани). Проведення збудження – це розповсюдження хвилі деполяризації по плазматичній мембрані. Нервове збудження розповсюджується по нерву у вигляді нервових імпульсів (спайків). Імпульси характеризуються швидко зростаючим та падаючим збудженням, яке розповсюджується по нейрону і супроводжується змінами фізико-хімічних властивостей та електричного потенціалу збудженої ділянки. Цей процес розповсюджується від джерела

збудження і відбувається без затухання сигналу. Пошкодження нервового волокна порушує проведення імпульсу. Збудження, яке передається по нервовому волокну, не передається на сусідні нервові волокна цього ж нервового стовбура. Збудження по нервовому стовбуру може одночасно передаватися у двох напрямках – центрострімковому і центробіжному.

Закінчення аксона втрачають мієлінову оболонку і утворюють своєрідні потовщення – синаптичні бляшки. Синапси (контакти) складаються з пресинаптичної мембрани нерва, постсинаптичної мембрани інервуючої клітини (м'язової, нервової або залозистої), на яку передається збудження, і синаптичної щілини шириною 0,2 – 0,5 мкм, розміщеної поміж цими двома мембранами. Синаптична щілина заповнена міжтканинною рідиною.

У синапсах центральної нервової системи відбуваються контакти поміж аксоном одного нейрону та клітинним тілом іншого – аксосоматичні синапси; між аксоном одного нейрона та дендритом іншого – аксодендричні синапси; поміж аксоном одного нейрона і аксоном іншого – аксоаксонні синапси. Периферичні синапси виконують контакт поміж аксоном рухового нейрону і працюючим органом. На одних клітинах закінчуються сотні або тисячі пресинаптичних волокон, інші можуть мати один синапс. Синапси можуть бути збуджуючими або гальмівними в залежності від того, активізують вони або подавляють діяльність органа. Збуджуючим медіатором, який виділяється в центральних і міоневральних синапсах, є адреналін; центральними збуджуючими медіаторами є глютамінова і аспаргінова амінокислота, гальмівними медіаторами центральної нервової системи є гліцин і гама-аміномасляна кислота.

2.2 Периферична нервова система

Нервова система риб складається з центральної нервової системи – головного і спинного мозку та периферичної нервової системи, яка складається з нервів і гангліїв. Периферична нервова система за функціональними ознаками ділиться на *соматичну* і *вегетативну* (або автономну).

Соматичні нерви виходять із спинного мозку посегментно і розповсюджуються в дорівнюючих метамерах тіла. Розподіл волокон вегетативної нервової системи не дорівнює метамерній будові тіла. Соматичні нерви іннервують тільки скелетну мускулатуру, вегетативна нервова система іннервує всі органи, в тому числі і скелетну мускулатуру. Волокна соматичної нервової системи доходять до периферії, не перериваючись, а волокна вегетативної нервової системи обов'язково перериваються у нервових вузлах, так що нервові шляхи вегетативної

нервової системи складаються з двох нейронів. Клітинне тіло першого нейрона лежить в центральній нервовій системі, його аксон – прегангліонарне нервове волокно, закінчується у нервовому вузлі – ганглії, де лежить клітинне тіло другого нейрона. Аксон другого нейрона утворює постгангліонарне нервове волокно, яке закінчується в стінці інервуючого органа.

Еферентні шляхи вегетативної і соматичної нервової систем різні. Хоч у межах спинномозкових нервів усі еферентні імпульси виходять по вентральному корінцю, який розгалужується на три гілочки. Дві гілочки (дорсальна і латеральна) проводять імпульси до м'язів, а третя (медіальна) разом з симпатичними волокнами направляється до внутрішніх органів. У той же час вегетативна і соматична нервові системи мають загальні риси. Аферентні (чутливі) шляхи у цих двох систем загальні. Вегетативна нервова система не має власних аферентних шляхів. Обидві системи регулюються центрами головного мозку. У цілісній реакції організму при виконанні умовнорефлекторних реакцій приймає участь як соматична, так і вегетативна нервова система. Остання сприяє кращому кровопостачанню органів і покращенню у них обміну речовин.

Вегетативну нервову систему розподіляють на дві частини: *симпатичну* і *парасимпатичну*. Центри парасимпатичної нервової системи риб знаходяться в середньому і довгастому мозку. Наявність крижової парасимпатичної частини у риб ще не доведена. У парасимпатичній нервовій системі прегангліонарні нервові волокна довгі, вони направляються до парасимпатичних гангліїв, які розміщуються у стінках інервуючого органу. Постгангліонарні волокна короткі. Інтервал часу між виникненням нервового імпульсу та реакцією ефектора досить короткий (соті і тисячні долі секунди).

Центри симпатичної нервової системи пов'язані зі спинним мозком. Виходячи зі спинного мозку прегангліонарні волокна симпатичної нервової системи перериваються в гангліях пограничного симпатичного стовбура, розміщеного по обидві сторони від хребта, а також у гангліях порожнини тіла. Прегангліонарні нервові волокна у симпатичній нервовій системі короткі, постгангліонарні – довгі. Інтервал часу між виникненням імпульсів у волокнах вегетативної нервової системи і реакцією ефектора складає декілька секунд. Нервові волокна вегетативної нервової системи володіють низькою збудливістю і невеликою швидкістю проведення збудження. В закінченнях парасимпатичної нервової системи утворюється медіатор – ацетилхолін, в постгангліонарних симпатичних нервових волокнах – катехоламін (адреналін і норадреналін).

Вплив вегетативної нервової системи на органи проявляється в поштовховій, корегуючій та адаптивно-трофічній діях. При дії поштовху працюють органи, які функціонують періодично, наприклад деякі залози.

При корегуючій дії посилюється або послаблюється функція органів, які працюють постійно, наприклад серця, зябер. Адаптивно-трофічна дія вегетативної нервової системи проявляється у зміні обміну речовин і функціонального стану органів та тканин, завдяки чому організм краще пристосовується до зміни зовнішнього та внутрішнього середовища.

Блукаючий нерв (vagus) – основа парасимпатичної нервової системи. У риб, які мають шлунок, стимуляція вагусу викликає скорочення шлунка, але не кишечника. У безшлункових риб в такому випадку спостерігається скорочення кишечника або його частини.

Симпатична нервова система акул має паравертебральні (біляхребцеві) ганглії – по одному і більше на кожний спинномозковий нерв. Але компактного симпатичного ланцюжка вздовж хребта у них не утворюється. Крім того, далі за нирками симпатичних гангліїв у акул не знайдено.

У кісткових риб паравертебральні ганглії зв'язані один з іншим і утворюють два чітко виражені симпатичні ланцюги, які проходять від голови до кінчика хвоста. У хвостовій частині обидва симпатичні стовбури включені у гемальний канал хребта.

2.3 Спинний мозок

Спинний мозок риб займає хребцевий канал від голови до хвоста. В передній частині тіла він переходить у довгастий мозок. Спинний мозок складається з центрального спинномозкового каналу, вздовж якого розміщені нервові клітини мультиполярного типу. Спинний мозок вкривають три оболонки: м'яка або судинна (внутрішня), павутинна (середня) і тверда (зовнішня). Простір між м'якою і павутинною оболонками (підпавутинний простір) і спинномозковий канал заповнені ліквором.

У колоротих спинний мозок має вигляд сплющеної стрічки, яка з нижньої (вентральної) поверхні побудована з сірої мозкової речовини (нейроцитів), а з нижньої (вентральної) – з білої речовини (відростків нейроцитів). У кісткових риб форма спинного мозку на поперечному розрізі овально-трикутна. Сіра речовина утворює дорсальні і вентральні роги; на периферії знаходиться біла речовина побудована з дорсальних, вентральних і латеральних стовпів. Дорсальні стовпи складаються з чутливих нервових волокон, які направляються до головного мозку. Вентральні стовпи вміщують рухливі волокна, направлені від головного мозку, а латеральні стовпи складаються з центробіжних і центрострімких волокон. У деяких риб досить сильний розвиток периферичних нервів призводить до збільшення зон спинного мозку, які дорівнюють центрам

цих нервів. Наприклад, у морського півня розвинуто п'ять парних потовщень вентрального відділу передньої частини спинного мозку, що дорівнює п'яти нервам, іннервуючим передні 5 променів грудних плавців, які виконують функцію кінцівки.

Спинний мозок функціонально поділяється на сегменти, які дорівнюють кількості хребців, від яких відходять спинномозкові нерви. Вони виходять з вентральних і дорсальних корінців спинного мозку. Дорсальні корінці беруть початок від біполярних нервових клітин, локалізованих у спинномозкових гангліях, по цим корінцям збудження надходить до спинного мозку. Вентральні корінці починаються від моторних клітин, локалізованих у вентральних рогах спинного мозку, по цим корінцям збудження розповсюджується на периферію. До складу вентральних корінців входять також волокна вегетативної нервової системи. Вентральні корінці вміщують рухливі нервові волокна, а дорсальні – чутливі. У міног і ланцетника спинні і черевні корінці не з'єднуються і утворюють самостійні нерви. У міксин і риб вентральні і дорсальні корінці з'єднуються після виходу із спинного мозку і утворюють змішані (вміщуючи чутливі, рухливі і вегетативні волокна) спинномозкові нерви, які виходять посегментно з правого і лівого боку тіла. Спинномозковий нерв потім розгалужується на три гілки – дорсальну, вентральну і вісцеральну (іннервуючу разом з вегетативними нервами внутрішні органи), які іннервують м'язи, кровоносні судини і внутрішні органи.

Якщо перерізати дорсальні корінці, то спостерігається порушення чутливості у сегментах, дорівнюючих пошкодженим корінцям. При розсіченні скальпелем вентральних корінців спостерігається рухове порушення в міомерах. Якщо розсічення провести тільки у одному сегменті, то ніяких порушень не відбувається, тому що кожен спинномозковий нерв іннервує не тільки дорівнюючий йому міомер, а й сусідні. Це говорить про те, що існує перекриття зон розповсюдження аферентних і еферентних нервових волокон. Під час подразнення міомерів тіла виникають біоструми у сусідніх дорсальних корінцях.

Спинний мозок виконує рефлекторну і провідникову функції. Рефлекторна функція полягає у виконанні спинним мозком деяких простих рефлексів. Спинний мозок іннервує всю скелетну мускулатуру, за виключенням м'язів голови, іннервація яких виконується черепно-мозковими нервами. Спинний мозок приймає участь у виконанні різних рухових реакцій тулуба і плавців. Деякі реакції виконуються за рахунок центрів спинного мозку, а інші – за рахунок відділів головного мозку, тому в останньому випадку спинний мозок виконує провідникову функцію.

У спинному мозку беруть початок еферентні нейрони, керуючі роботою внутрішніх органів – судинорухові центри, центри управління

хроматофорами. В організмі риб є електричні органи, тому у деяких сегментах спинного мозку локалізовані особливі гангліозні клітини, від яких відходять нервові волокна до цих органів.

Провідникова функція спинного мозку полягає у проведенні збудження як у висхідному напрямку – до головного мозку через спинний мозок, так і в нисхідному – від головного мозку через спинний мозок по спинномозковим нервам до м'язів і органів. У спинний мозок надходять імпульси від різних рецепторів – пропріорецепторів м'язів, суглобів, зв'язок, інтеро- і екстерорецепторів. Така інформація (аферентні імпульси) по латеральним чутливим стовпам надходить до ромбоподібного мозку.

Серед еферентних елементів у спинному мозку риб необхідно відмітити гігантські аксони маунтнеровських клітин – двох великих нейронів, локалізованих в області довгастого мозку, на рівні ядра VIII пари нервів (рівноважно-слуховий). Їх нервові волокна утворюють ретикуло-спинальний тракт, який розповсюджується до кінця спинного мозку. Ці клітини відіграють роль у стартовому поштовху риби під час звукового подразнення і сприяють швидким рухам хвостового плавця. Вони відсутні або недорозвинені у донних риб. Інші нисхідні шляхи пов'язують спинний мозок з такими центрами регуляції рухів, як вестибулярний апарат і мозочок – вестибулярно-спинальний та церебро-спинальний тракти.

2.4 Головний мозок

Головний мозок риб досить маленький, причому чим крупніша риба, тим відносна маса мозку менша. У крупних акул маса мозку складає усього декілька тисячних відсотка маси тіла. У осетрових і кісткових риб, які мають вагу декілька кілограмів, маса головного мозку досягає сотих відсотка маси тіла. При масі риби в декілька десятків грамів мозок складає долі відсотка, а у риб вагою менше 1 г, мозок перевищує 1% маси тіла. Це вказує на те, що зростання мозку відстає від зростання всього тіла. Ймовірно, що основний розвиток мозку відбувається під час ембріонально-личинкового періоду. Спостерігаються і міжвидові різниці у відносній масі мозку.

Головний мозок складається з п'яти основних відділів: переднього (кінцевого), проміжного, середнього, мозочка і довгастого мозку.

Будова головного мозку різних видів риб відрізняється і в більшості залежить не від систематичного положення риб, а від їх екології. В залежності від того, які рецепторні апарати превалюють у риби, такі ж розвиваються і відділи мозку. Якщо добре розвинений нюх, то збільшується передній мозок, якщо розвинений зір – середній мозок, а у хороших плавців – мозочок. У пелагічних риб добре розвинені зорові долі,

відносно слабо розвинені смугасті тіла і розвинений мозочок. У малорухомих риб мозок характеризується слабким розвитком смугастих тіл, маленьким шишкоподібним мозочком, інколи добре розвиненим довгастим мозком.

Довгастий мозок. Довгастий мозок є продовженням спинного мозку. У своїй передній частині він переходить в задній відділ середнього мозку. Верхня його частина – ромбоподібна ямка – вкрита листком епендими, на якій розміщене заднє судинне сплетіння. Довгастий мозок виконує ряд важливих функцій. Являючись продовженням спинного мозку, він відіграє роль провідника нервових імпульсів поміж спинним мозком і різними відділами головного мозку. Нервові імпульси проводяться як у нисхідному напрямку – до спинного мозку, так і у висхідному напрямку – до середнього, проміжного і переднього мозку, а також до мозочка.

У довгастому мозку знаходяться ядра шести пар черепно-мозкових нервів (V – X). З цих ядер, утворюючих скупчення нервових клітин, беруть початок черепно-мозкові нерви, які виходять попарно з двох сторін мозку. Черепно-мозкові нерви іннервують різні м'язи і рецепторні органи голови.

V пара – трійчастий нерв який ділиться на три гілки: очний нерв, який іннервує передню частину голови; верхньощелеповий нерв, проходить під оком вздовж верхньої щелепи, іннервує шкіру передньої частини голови і піднебіння; нижньощелеповий нерв, проходить вздовж нижньої щелепи, іннервує шкіру, слизову оболонку ротової порожнини та нижньощелепову мускулатуру.

VI пара – відвідний нерв, він іннервує м'язи ока.

VII пара – лицевий нерв, змішаний. Від нього відходять дві гілки: нерв органів бокової лінії голови і гілка, іннервуюча слизову оболонку піднебіння, під'язикову область, смакові сосочки ротової порожнини та м'язи зябрової кришки.

VIII пара – рівноважно-слуховий нерв, іннервує внутрішнє вухо і орган рівноваги.

IX пара – язико-глотковий нерв, іннервує слизову оболонку піднебіння, глотки і кореня язика, м'язи першої зябрової дуги.

X пара – блукаючий нерв (vagus). Відходить від довгастого мозку чисельними гілочками, які об'єднуючись утворюють два нерва: бічний нерв, іннервуючий органи бічної лінії у тулубній частині; нерв зябрової кришки, іннервуючий зябровий апарат та деякі внутрішні органи. Ядра знаходяться латерально від ромбоподібної ямки у вигляді потовщень.

XI пара – кінцевий нерв (існує у акул). Його ядра розміщені на передній або нижній поверхні нюхових доль, нерви проходять по дорсолатеральній поверхні нюхових трактів до нюхових шлуночків.

В області довгастого мозку знаходяться життєво важливі центри. Цей відділ мозку виконує регуляцію дихання, серцевої діяльності, апарату

травлення.

Центр дихання сформований групою нейронів, регулюючих дихальні рухи. Якщо зруйнувати половину довгастого мозку, дихальні рухи припиняються лише на одній стороні тіла. Після припинення притоку крові дихальний центр у акул продовжує працювати ще на протязі години. В області довгастого мозку також розміщений центр, регулюючий роботу серця і судин. Другим важливим центром довгастого мозку є центр, регулюючий роботу хроматофорів. Під час подразнення цього центру електричним струмом відбувається посвітління всього тіла риби. Також в цьому місці мозку знаходяться центри, які регулюють роботу шлунково-кишкового тракту.

У риб, які мають електричні органи, досить добре розвинені рухові області довгастого мозку, які є своєрідним центром синхронізації розрядів окремих електричних пластинок (іннервуються різними мотонейронами спинного мозку). В результаті цієї синхронізації розряд усіх пластинок відбувається одночасно, що призводить до збільшення напруги.

У риб, які ведуть малорухоме життя, велике значення має смаковий аналізатор, у зв'язку з чим у них розвинені смакові долі.

В довгастому мозку локалізуються поряд з ядрами VII, X пар нервів центри, відповідальні за рух плавців. При електричному подразненні довгастого мозку в області ядер вагуса відбуваються зміни частоти і напрямлення рухів плавців.

Особливе значення у складі довгастого мозку має група гангліозних клітин у вигляді ретикулярної формації. Вона починається в спинному мозку і продовжується в довгастий і середній мозок. У риб ретикулярна формація пов'язана з аферентними волокнами рівноважно-слухового нерва і нерва бічної лінії – вагуса, а також з волокнами від середнього мозку та мозочка. Ретикулярна формація довгастого, середнього і проміжного мозку являє єдине у функціональному відношенні утворення, яке відіграє важливу роль у регуляції функцій.

Регулюючий вплив на спинний мозок виконує олива довгастого мозку – ядро, добре розвинене у хрящових риб і гірше у кісткових. Воно пов'язане з спинним мозком, мозочком, проміжним мозком та приймає участь у регуляції рухів. У риб, які відрізняються швидкістю плавання, розвивається додаткове ядро оливи, пов'язане з діяльністю тулубно-хвостової мускулатури.

Мозочок. Мозочок розміщений у задній частині головного мозку, частково вкриває зверху довгастий мозок. Розрізняють середню частину – тіло мозочка – і два бічних відділи – вушка мозочка. Передній кінець мозочка вдавнений в третій шлуночок і утворює заслінку мозочка.

У донних і малорухомих риб (скорпени) мозочок розвинений гірше, ніж у риб з великою рухливістю, наприклад у хижаків (тунці, скумбрії,

тріскові), пелагічних або планктоноїдних (харенгули). У мормирид заслінка мозочка гіпертрофована але інколи розповсюджується над дорсальною поверхнею переднього мозку. У хрящових риб можна спостерігати збільшення поверхні мозочка за рахунок утворення складок.

У кісткових риб в задній, нижній частині мозочка знаходиться скупчення клітин під назвою “латеральне ядро мозочка”, яке відіграє велику роль у підтримці м’язового тонусу. При видаленні у акулі половини вушкоподібних часток тіло її починає вигинатися у бік прооперованої частки (опістотонус). При видаленні тіла мозочка із зберіганням вушкоподібних часток настає порушення тонусу мускулатури та руху риби тільки в тому випадку, якщо видаляється або розсікається нижня частина мозочка, де локалізоване латеральне ядро. При повному видаленні мозочка настає падіння м’язового тонусу (атонія) і порушується координація рухів – риби плавають по колу то в одному напрямку, то в іншому. Приблизно через три тижні втрачені функції відновлюються за рахунок регуляторних процесів інших відділів мозку.

Видалення мозочка у риб, які ведуть активний спосіб життя (окунь, щука), викликає досить сильне порушення координації рухів, сенсорні порушення, слабку реакцію на больові подразнення.

Мозочок у риб, при з’єднанні через аферентні і еферентні шляхи з гіпоталамусом, таламусом, довгастим і спинним мозком слугує вищим органом інтеграції нервової діяльності. Якщо видалити одночасно тіло і заслінку мозочка у кісткових і поперечноротих риб, то повністю порушується рухова діяльність, розвиваються трофічні порушення і через 3 – 4 тижні тварина гине. Це вказує на моторні і трофічні функції мозочка.

До вушок мозочка надходять волокна від ядер рівноважно-слухового і блукаючого нервів. Вушка мозочка досягають більшого розміру у риб, які мають добре розвинену бічну лінію. Збільшення заслінки мозочка також залежить від розвитку бічної лінії. Мозочок у риб є місцем замикання умовних рефлексів, які надходять від органів бічної лінії.

Середній мозок. Середній мозок у риб сформований двома відділами: “зоровою покрівлею” (тектум), локалізованою дорсально і тегментумом, який локалізований вентрально. Зорова покрівля середнього мозку вигинається у вигляді парних утворень – зорових часток. Ступінь розвитку зорових часток визначається станом розвитку органів зору. У сліпих та глибоководних риб вони недорозвинені. На внутрішній поверхні тектуму, направленої в бік порожнини третього шлуночка, розміщене парне потовщення – поздовжній торус. Деякі автори рахують, що поздовжній торус пов’язаний із зором, тому що у ньому знайдені закінчення зорових волокон; це утворення нерозвинене у сліпих риб. У середньому мозку знаходиться вищий зоровий центр риб. У тектумі закінчуються волокна II пари черепно-мозкових нервів – зорового, який відходить від сітківки ока.

Про важливу роль середнього мозку риб у відношенні функцій зорового аналізатора можна судити по виробленню умовних рефлексів на світло. Подібні рефлекси у риб можна виробити при видаленні переднього, але при зберіганні середнього мозку. При видаленні середнього мозку умовні рефлекси на світло пропадають, а вироблені раніше рефлекси на звук при цьому не пропадають. Після одностороннього видалення тектуму у гольяна око риби, яке знаходиться на протилежному боці тіла, сліпне, а при видаленні тектуму з двох сторін настає повна сліпота. Також тут знаходиться центр зорового охоплюючого рефлексу. Цей рефлекс полягає в тому, що рух очей, голови і цілого тулуба, який викликається з області середнього мозку, направлений на те, щоб максимально фіксувати об'єкт у центральній ямці сітківки.

Середній мозок відіграє важливу роль в регуляції кольору риб. При резекції очних яблук у риб спостерігається потемніння тіла, а після двостороннього видалення тектуму тіло риби світлішає.

В області тегментуму знаходяться ядра III пари (окорухового) і IV пари (блокового) нервів, іннервуючих м'язи ока, а також вегетативні ядра, від яких відходять волокна іннервуючі зіницю ока.

Тектум тісно пов'язаний з мозочком, гіпоталамусом і через них – з переднім мозком. Тектум у риб є однією із найважливіших систем інтеграції, він координує функції соматосенсорної, нюхової і зорової систем. Тегментум пов'язаний з VIII парою нервів (рівноважно-слуховим), а також з V парою нервів (трійчастим). До ядер середнього мозку підходять аферентні волокна від органів бічної лінії, від рівноважно-слухового і трійчастого нервів. Всі ці зв'язки середнього мозку забезпечують виключну роль цього відділу центральної нервової системи у риб в нервово-рефлекторній діяльності, мають пристосувальне значення. Тектум у риб, можливо, існує основним органом замикання тимчасових зв'язків.

Роль середнього мозку не обмежується його зв'язками із зоровим аналізатором. В тектумі знайдені закінчення аферентних волокон від нюхових і смакових рецепторів. Середній мозок риб є провідним центром регуляції рухів. В області тегментуму у риб локалізований гомолог червоного ядра ссавців, функція якого полягає у регуляції тону м'язів.

При пошкодженні зорових часток знижується тонус плавців. Якщо роз'єднати середній і довгастий мозок з'являється підвищена активність плавців. Із цього виходить, що середній мозок виконує гальмуючу дію на центри довгастого та спинного мозку.

Проміжний мозок. Проміжний мозок складається з трьох утворень: епіталамусу – верхньої надпагорбкової області; таламуса – середньої частини, яка має зорові пагорби; гіпоталамусу – підпагорбкової області. Цей відділ головного мозку у риб частково прикритий дахом середнього

мозку.

Епіталамус складається з епіфіза або пінеального органу і габенулярних ядер. Епіфіз – рудимент тім'яного ока, він функціонує переважно як центральна ендокринна залоза. До епіталамусу відноситься також вуздечка (габенула), розміщена поміж переднім мозком та дахом середнього мозку. Вуздечка утворена двома габенулярними ядрами з'єднаними зв'язкою, до яких підходять волокна від епіфіза та нюхові волокна переднього мозку. Таким чином, ці ядра мають відношення до сприйняття світла і нюху. Еферентні волокна направляються до середнього мозку і до нижче розміщених центрів. Зорові пагорби знаходяться в центральній частині проміжного мозку, своїми внутрішніми боковими стінками вони обмежують третій шлуночок. У таламусі є дорсальна і вентральна області. В дорсальному таламусі у акул існують ядра: зовнішнє колінчасте тіло, переднє, внутрішнє і медіальне ядра. Зорові пагорби є місцем диференційованого сприйняття різних видів чутливості.

До складу гіпоталамуса входить непарний порожнистий виступ – лійка, яка утворює особливий, оплетений судинами орган – судинний міхур. З боків судинного міхура розміщені нижні частки. У сліпих риб вони досить малі. Рахують, що ці частки пов'язані із зором, а можливо і з смаковими закінченнями.

Судинний міхур добре розвинений у глибоководних морських риб. Його стінки вистелені миготливим кубічним епітелієм, в стінках локалізовані нервові клітини – рецептори глибини. Рахують, що судинний міхур реагує на зміни тиску, а рецептори регулюють плавання, сприймають швидкість поступальних рухів риби. Судинний міхур має нервові зв'язки з мозочком – регулює рівновагу і м'язовий тонус під час активних рухів і коливань тіла. У донних риб судинний міхур рудиментарний.

Гіпоталамус є головним центром, куди надходить інформація з переднього мозку. В гіпоталамус надходять аферентні впливи від смакових закінчень і від акустико-латеральної системи. Еферентні волокна від гіпоталамуса йдуть до переднього мозку, до дорсального гіпоталамуса, тектума, мозочка і до нейрогіпофізу. У гіпоталамусі у риб знаходиться пріоптичне ядро, клітини якого володіють морфологічними ознаками нервових клітин, але продукують нейросекрет.

Передній (кінцевий) мозок. Передній мозок складається з двох частин. Дорсально лежить тоненька епітеліальна пластинка – мантия або плащ, яка відмежовує від порожнини черепа загальний шлуночок; у основі переднього мозку залягають смугасті тіла, які з обох сторін з'єднуються передньою зв'язкою. Бокові поверхні і дах переднього мозку, утворюючі мантию, повторюють форму локалізованих під ними смугастих тіл, від чого увесь передній мозок наче розділений на дві півкулі, але дійсного

розподілу у кісткових риб не спостерігається.

В передній стінці переднього мозку розвинене парне утворення – нюхові частки, які інколи розміщені всією своєю масою на передній стінці мозку, а інколи видовжуються та диференціюються на власне нюхову частку, стебельце і нюхову цибулину. У двоякодишних риб передня стінка мозку вдавнена в смугасті тіла у вигляді складки, яка розподіляє передній мозок на дві самостійні півкулі.

В мантию надходять вторинні нюхові волокна від нюхових цибулин. Так як передній мозок у риб утворює мозкову частину нюхового апарату, деякі дослідники називають його нюховим мозком. Після видалення переднього мозку спостерігається зникнення вироблених умовних рефлексів на нюхові подразники. Після роз'єднання симетричних половин переднього мозку у коропових не спостерігається порушень просторового аналізу зорових та звукових подразників, що вказує на примітивність функцій цього відділу.

Після видалення переднього мозку у риб зберігаються умовні рефлекси на світло, звук, магнітне поле, подразнення плавального міхура і бічної лінії, смакові подразники. Таким чином, дуги умовних рефлексів на ці подразники замикаються на інших рівнях головного мозку. Видалення переднього мозку призводить до зниження рухової активності у риб.

Передній мозок відіграє важливу роль і у статевій поведінці. Видалення обох часток у геміхроміса і сіамського півника призводить до повного зникнення статевої поведінки, у тилипії порушується здатність до спарювання, у самців карася зникає статеве бажання. Усі ці факти говорять про те, що передній мозок риб сприяє загальній стимуляції і впливу на інші відділи головного мозку.

2.5 Принципи рефлекторної теорії

В основі діяльності центральної нервової системи лежить рефлекс. Рефлекс – це реакція організму на подразнення рецепторів різними змінами внутрішнього та зовнішнього середовища за участі центральної нервової системи, у якій відбувається розпад подразників, які надходять до рецепторів, а потім їх об'єднання і синтез. Існує декілька класифікацій рефлексів. І.П.Павлов розподілив усі рефлекси за їх походженням на дві великі групи: рефлекси вроджені, безумовні, які передаються тварині від батьків і які зберігаються у неї на протязі всього життя (подібні рефлекси характерні для кожного виду тварин, тому їх ще називають видовими рефlekсами); рефлекси умовні, які набуваються на протязі всього життя і якщо їх не підкріпляти, вони згасають. У кожної особини виробляються свої умовні рефлекси, тому їх ще називають індивідуальними рефlekсами.

Безумовні рефлекси діляться на різні групи за деякими ознаками. За біологічними ознаками існують харчові, захисні, статеві, орієнтирні, позотонічні і локомоторні. Харчові рефлекси пов'язані з пошуком, вживанням і перетравлюванням їжі; захисні – різного роду захисні реакції; статеві характеризуються специфічною статевою поведінкою тварини; орієнтовані сприяють орієнтиру у просторі. До орієнтирних рефлексів можна віднести рефлекс “що таке” – насторога, направлення голови в бік миттєвого появи світла або звука, розподіл тону мускулатури тулуба і кінцівок та підготовка до нападу, втечі. Позотонічні рефлекси пов'язані з набуттям твариною характерної для неї пози, локомоторні – з руховими реакціями.

В залежності від локалізації подразнюючого рецептора виділяють екстерорецепторні рефлекси, виникаючі під час подразнення зовнішньої поверхні тіла (шкіри, слизових оболонок), інтерорецепторні, виникаючі при подразненні рецепторів внутрішніх органів і пропріорецепторні – при подразненні рецепторів скелетних м'язів, суглобів, зв'язок.

Рефлекси діляться також в залежності від того, який відділ мозку необхідний для їх утворення: спинномозкові – для виконання цих рефлексів необхідні центри спинного мозку; бульбарні – необхідні центри довгастого мозку; мезенцефальні – центри середнього мозку; діенцефальні – центри проміжного мозку. Інколи розподіляють рефлекси за тим органом, який приймає участь у відповідній реакції. Якщо це буде м'яз, то рефлекс називають моторним, руховим, а якщо залоза, – секреторним, якщо судини – судиноруховими.

Рефлекторна дуга являє собою сукупність різних утворень нервової системи (рис. 2.1), які приймають участь у виконанні рефлекторних реакцій. До складу рефлекторної дуги входять наступні утворення:

1. Рецептори – нервові закінчення, у яких енергія зовнішнього подразнення перетворюється у нервовий імпульс.

2. Аферентні (чутливі) нервові волокна – відростки біполярних клітин спинномозкових гангліїв, по ним збуджуючі нервові імпульси йдуть до центральної нервової системи.

3. Нервовий центр – ділянка центральної нервової системи, де аферентні імпульси підлягають обробці – складанню, трансформації, посиленню або затримці, а також переключенню на потрібний еферентний нейрон.

4. Еферентні (центробіжні) нервові волокна, по яким нервові імпульси передаються до органів – виконавців у м'язи, пігментним або секреторним клітинам.

До рефлекторної дуги також відносяться аферентні нервові шляхи, які передають до центральної нервової системи інформацію від рецепторів функціонуючих органів про характер діяльності, що дозволяє регулювати

на основі механізму зворотного зв'язку виконання рефлекторного процесу.

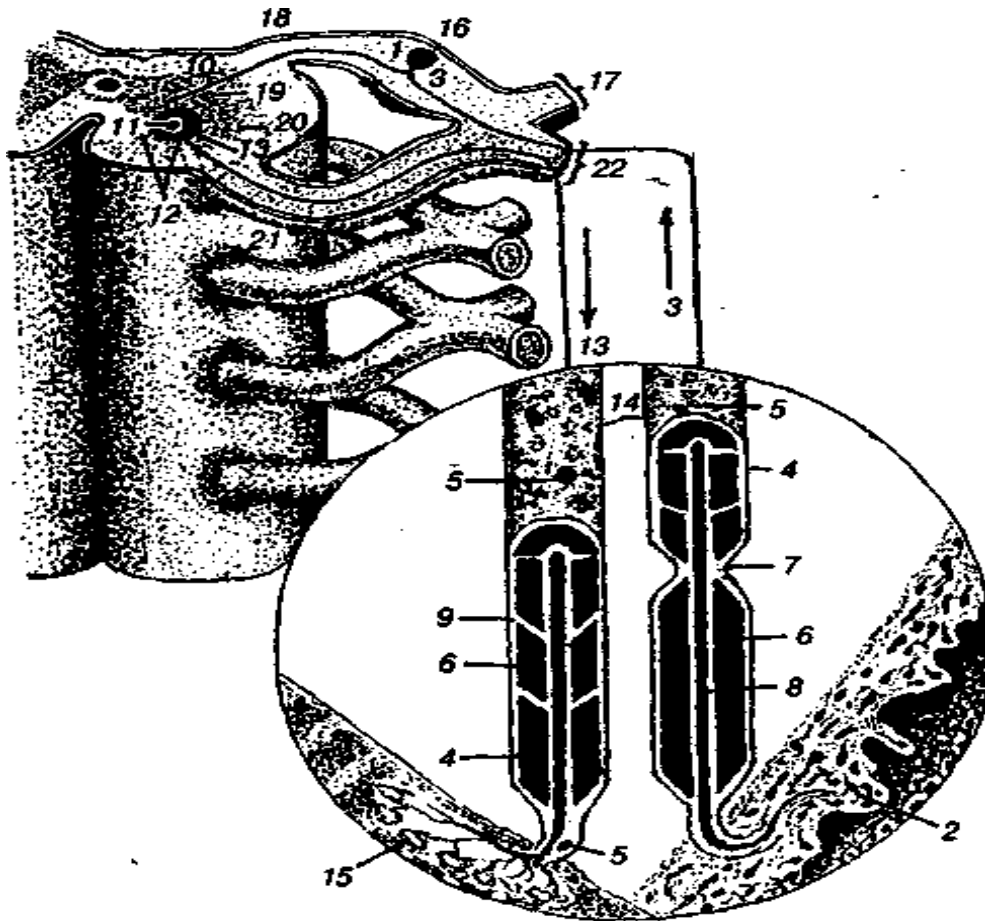


Рис. 2.1 Проста рефлекторна дуга:

1 — чутлива нервова клітина; 2— рецептор у шкірі; 3—дендрит чутливої клітини; 4 — мієлінова оболонка; 5 — ядро лемоцита; 6 — мієліновий шар; 7 — перехват нервового волокна (Ранв'є); 8 — осьовий циліндр; 9 — насічки на нервовому волокні; 10 — нейрит чутливої клітини; 11 — руховий нейрон; 12 — дендрити рухового нейрону; 13 — нейрит рухового нейрону; 14 — мієлінові волокна; 15 — ефектор (моторна бляшка); 16 — спинномозковий ганглій; 17 — дорсальна гілка спинномозкового нерва; 18 — дорсальний корінець; 19 — дорсальний ріг; 20 — вентральний ріг; 21 — вентральний корінець; 22— вентральна гілка спинномозкового нерва.

Питання для самоперевірки

1. Яка будова і функція нерва?
2. Що таке м'якітне нервове волокно?
3. Що таке безм'якітне нервове волокно?
4. Що таке синапс?
5. Який склад нервової системи?
6. Що іннервують соматичні нерви?
7. Що іннервують симпатичні нерви?
8. Що іннервують парасимпатичні нерви?
9. Як побудована симпатична нервова система?
10. Будова спинного мозку.
11. Яка функція спинного мозку?
12. Навіщо потрібний головний мозок?
13. Характеристика довгастого (ромбовидного) мозку.
14. Характеристика 11 пар черепно-мозкових нервів.
15. Характеристика середнього мозку.
16. Характеристика проміжного мозку.
17. Характеристика переднього (кінцевого) мозку.
18. Що таке рефлекторна дуга?

3. ОРГАНИ ЧУТТЯ І РЕЦЕПЦІЯ

Життя риби можливе завдяки наявності адекватних реакцій її організму на зміни, які відбуваються у навколишньому середовищі і в самому організмі. Отримання інформації про фізичні і хімічні характеристики середовища має назву рецепція. Структури організму, сприймаючі цю інформацію, називають рецепторами (приймачами). Риби реагують на світлове випромінювання та зовнішній вигляд об'єктів матеріального світу, тобто володіють зором; реагують на температуру зовнішнього середовища – володіють терморцепцією; на їх поведінку впливають розчинені у воді речовини – володіють хеморцепцією – смаком і нюхом; сприймають пружні коливання середовища – чують. Риба здатна до пропріорцепції – аналізу пози і положенню тіла, здатна реагувати на прискорення, які викликаються зміщенням тіла. Швидко встановлюється тактильна рецепція риб – реакція на дотик, поштовх і тиск. На риб також впливає електричний струм, вони реагують досить чутливо на магнітне поле. На радіоактивне випромінювання сублетальної інтенсивності риби, як і інші живі істоти, не реагують.

3.1 Органи зору

Головним органом зору риб є око, хоча існують і інші світлочутливі структури, які мають різний ступінь розвитку у різних видів. У міног в області хвоста знаходяться світлочутливі клітини. До сприйняття світла здатна залоза внутрішньої секреції – епіфіз. Розвиток зору залежить від тієї ролі, яку воно відіграє у житті даного виду риб. У печерних риб, міксин, личинок міног очі недорозвинені. Проте, у цих риб добре розвинені інші органи чуття – смаку, нюху, орган бічної лінії. У риб, які мешкають в умовах хорошого освітлення (судак, окунь), очі розвинені добре, а у донних видів (сом, карась, коропові) вони розвинені гірше. Деякі темнолюбиві види (густера, лящ) мають добре розвинені очі. Риби, які мешкають на великих глибинах, куди не досягають промені світла, мають величезні очі і досить часто недорозвинені.

В залежності від розміщення очей риби бувають з монокулярним зором – поля зору двох очей не перехрещуються – і риби з бінокулярним зором – поля зору двох очей перехрещуються. У більшості риб очі рухаються синхронно. У камбали, морських голок та деяких інших риб очі можуть рухатися незалежно одне від одного.

Специфічність у будові очей має чотириока риба, яка мешкає у лагунах біля берегів Центральної та Південної Америки. Вона плаває у

поверхневих водах таким чином, що пів голови її знаходиться на повітрі, а інша половина – у воді. Тому і очі її розділені горизонтальною епітеліальною перетинкою на дві частини – верхню і нижню. Верхні частини очей мають двовипуклий кришталік, як у наземних тварин, а нижні – овальний, як у водних тварин.

Будова очей риб в загальних рисах нагадує будову очей інших тварин, в той же час очі риб мають деякі особливості, пов'язані з життям у водному середовищі. У риб немає повік, очі їх постійно відкриті. Лише у деяких акул існує прозора миготлива перетинка, яка закриває очі із внутрішнього кута – “медіальна повіка”. У кефалі та деяких оселедців існує жирова повіка, частково закриваюча очі. У риб відсутні слізні залози, змочувати очі їм непотрібно у водному середовищі.

Будова ока риби. Око риб залежно від умов життя у водному середовищі має високий показник заломлення; з морфологічної точки зору характеризується хрящовою склеротикою, іноді навіть із кістковими відкладеннями, причому у селяхій біля місця входження нерва склеротика утворює подобу зчленування, за допомогою якого вона з'єднується з відростком черепа. У інших риб на цьому місці буває проста волокниста зв'язка, що прикріплює око до черепа. Назовні від судинної оболонки залягає сріблястого або зеленувато-золотавого кольору оболонка, клітини якої містять численні дрібні кристали. У селяхій вона розвинута тільки в ділянці райдужки. У них же медіально від судинної оболонки є відбиваюча оболонка. У деяких ганоїдів і костистих у ділянці входження зорового нерва знаходиться чудесне сплетіння судин, що залягає у вигляді подушечки в судинній оболонці і назване хоріоїдальною залозою, хоча вона зовсім не має характеру залози. Райдужка в більшості риб не містить м'язових волокон, і тому зіниця не змінює своїх розмірів. Самою чудовою рисою ока риб є добре розвинутий і сильно опуклий кришталік (рис. 3.1), що доторкується переднім краєм до рогівки, а задньою опуклістю вдається в задню камеру і відтісняє склоподібне тіло. Кришталік не змінює своєї форми, і в'їчастий м'яз не розвинутий, як не розвинуті і в'їчасті відростки, але акомодация, очевидно, досягається переміщенням самого кришталіка. Біля місця входження нерва судинна оболонка вдається в задню камеру, вростаючи в неї тоді, коли хоріоїдальна щілина ще не заросла. Це вростання судинної оболонки, що по розташуванню відповідає завернутому краєві хоріоїдальної щілини, містить судини, нерви і м'язи, і називається серпоподібним відростком, а його розширений внутрішній кінець являє собою не що інше, як ретрактор кришталіка, і притому теж, подібно м'язам райдужки, ектодермального походження. Прикріплюючись до сумки кришталіка, він при скороченні тягне кришталік вентрально, медіально і каудально. До верхнього краю кришталіка прикріплюється еластична зв'язка, що підтягує його нагору і частково є антагоністом

ретрактора. Рух кришталіка вниз ліквідується протидією цієї зв'язки, а тому ретрактор може перемішати кришталік, головним чином, каудально і частково медіально – у напрямку до серединної лінії.

Око риби при спокійному стані пристосоване до зору на близькій відстані, а під час зору вдалину кришталік пристосовується до ретини завдяки зазначеному пристосуванню. Серпоподібний відросток, що обумовлює рухливість кришталіка, відсутній у селяхій і в деяких інших риб, наприклад, у риб, що мають здатність до довгострокового перебування на суші, зокрема у мулистого стрибуну, а також у дводишних риб. Що стосується мулистого стрибуну, то в нього очі пристосовані в спокійному стані до зору вдалину, як у наземних тварин взагалі, а акомодация для зору на коротку відстань досягається стисненням хрящової склеротики під впливом посмугованого м'яза, що її оточує, і взагалі око цих риб за багатьма показниками наближається до ока амфібій. Крім того, у мулистого стрибуну є ще одна особливість, а саме: рогівка розшаровується на дві пластинки, між якими знаходиться рідина. Це пристосування захищає око від висихання при перебуванні риби поза водою.

У прозорій воді риби практично можуть бачити на відстані до 15 м. Звичайно вони чітко розрізняють предмети, їхню форму, колір і навіть відтінки кольорів у межах 1,5 м. Не повертаючи тіла, риби можуть бачити предмети кожним оком у зоні близько 150 градусів, а по горизонталі – в зоні близько 170 градусів. Проте найчіткіше вони розрізняють надводні предмети, що знаходяться безпосередньо над ними, під кутом близько 97 градусів. Решту предметів риби бачать у спотвореному вигляді.

Добре бачити надводні предмети рибам допомагає те, що світловий промінь, відбившись від сітківки ока риби і переходячи з води у повітря заломлюється, внаслідок чого край водойми не закриває від риби предметів, які знаходяться недалеко від берега.

Деякі глибоководні риби мають телескопічні очі. Як правило, вони розміщені дуже близько одне до одного і направлені вгору. Такі очі відрізняються підвищеною чутливістю до світла, кращою акомодациєю, більш точним фокусуванням і дають своїм володарям можливість бінокулярного зору. Очне яблуко набуває в цьому випадку подовжену форму, при чому рогівка досить опукла, кришталік величезний, райдужка слабо розвинена, зіниця дуже великого діаметра і кришталік втиснений у зіницю, а сітківка представляє поділ на два відділи. Ці очі мають акомодацийний апарат, але м'язи, що рухають очне яблуко, є недорозвиненими. Телескопічні очі найзручніші при слабкому освітленні морських глибин, тому що вони збирають велику кількість світлових променів і розподіляють ці промені на можливо велику частину сітківки.

У представника опістопроктівих – батіліхнопса – очі є ще більш

складними і досконалими органами зору. У цього виду очі не мають телескопічної будови, але зате кожне з них складається з двох очних яблук, тобто являє собою не одну, а дві оптичні системи. За цю виключну особливість навіть отримав назву «чотириокою» риби. Основне, велике очне яблуко орієнтоване вгору, і в цьому напрямку зір бінокулярний. Друге, менше очне яблуко розташоване біля зовнішнього краю основного і сприймає світло, що проходить знизу і збоку. Крім того, незначне потовщення рогівки, що являє собою також оптичні пристосування, дозволяє сприймати світло, що йде ззаду. Таким чином, батіліхнопс має майже повний «коловий огляд».

Камбаловим властивий незалежний рух одного ока від іншого. Незважаючи на бічне положення очей, все-таки у певній частині поля зору (від 10 до 30 градусів) риби можуть бачити предмет одночасно обома очима, тобто здатні до часткового бінокулярного зору. У камбалових, у яких очі зміщені на один бік, ця здатність розвинута значно сильніше.

Акомодація – здатність чітко бачити предмети, які знаходяться на різних відстанях від очей; у ссавців відбувається за рахунок зміни кривизни кришталика, у риб існує галерів орган (спеціальні м'язи), за рахунок якого змінюється положення кришталика по відношенню до сітківки. Склоподібне тіло розміщене позаду кришталика, забезпечує зберігання форми очей. При пораненні воно витікає, оболонки ока спадається і око перестає бачити.

Під час потрапляння світла на сітківку у ній відбуваються фотохімічні, хімічні, електричні і ретиномоторні процеси. До фотохімічних процесів відноситься розпад родопсину, порфіропсину та йодопсину. Швидкість розпаду родопсину і порфіропсину вища, ніж йодопсину. Колбочки сітківки збуджуються при дії довгохвильової частини спектру, а палички – короткохвильової. Палички у 1000 разів чутливіші до дії світла, ніж колбочки. При інтенсивному освітленні превалюють процеси розпаду зорових пігментів, в темряві – процеси відновлення. Йодопсин відновлюється швидше родопсина і порфіропсина. Розпад і відновлення зорових пігментів відбувається протягом декількох секунд. У сітківці відбуваються електричні явища і процеси обміну речовин – гліколіз, розпад і відновлення АТФ. Електричні явища полягають у тому, що при дії світла у сітківці виникають електричні потенціали. Ретиномоторні явища спостерігаються у сітківці таких пойкилотермних тварин, як риби і амфібії. При освітленні колбочки наближаються до зовнішньої мембрани, а палички закривають пігментні клітини, в темряві палички наближаються до зовнішньої мембрани, а зовнішні сегменти колбочок прикриваються пігментними клітинами. Рух фоторецепторних клітин відбувається за рахунок розслаблення та скорочення міоїду, в пігментних клітинах пігмент переміщується по відростках.

Рецептори сітківки генерують імпульси під час суттєвих змін їх освітлення. Коли світло потрапляє на них, вони дають імпульс на

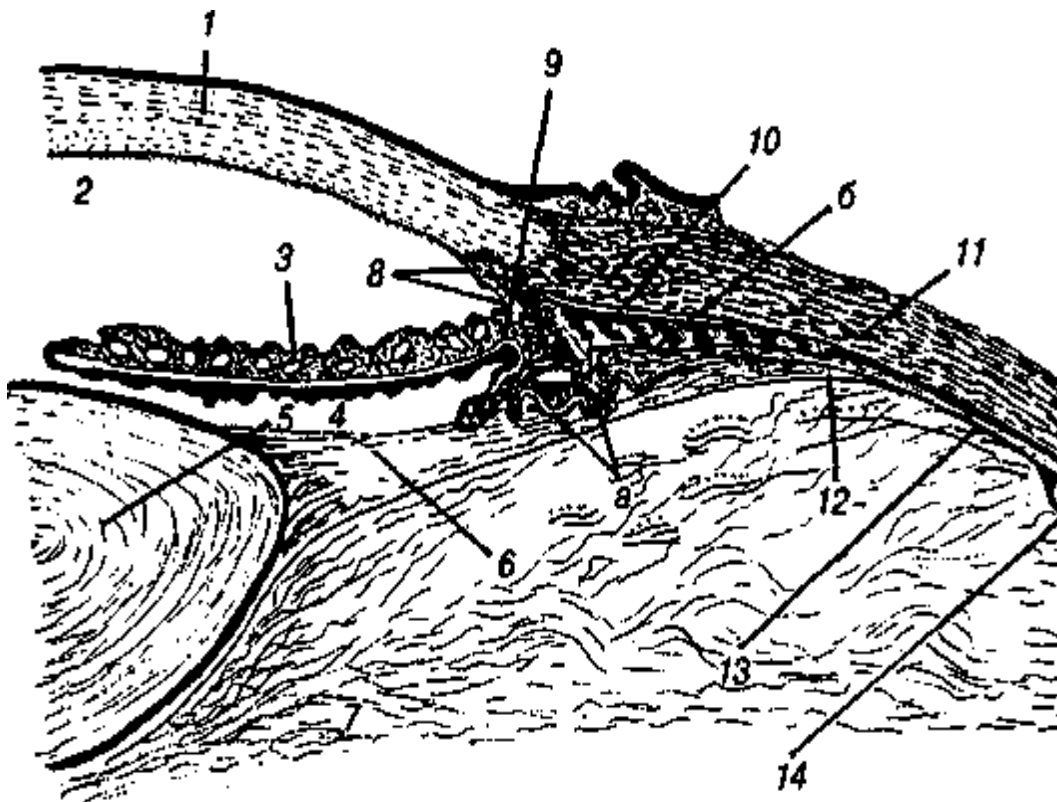


Рис. 3.1 Будова ока сазана

1 – рогівка; 2 – передня камера; 3 – райдужка; 5 – кришталик; 6 – зв’язка; 7 – склоподібне тіло; 8-9 – війчастий м’яз; 11 – склера; 13 – судинна оболонка; 14 – сітківка.

включення, а при зменшенні освітлення – на вимикання. Якщо освітлення не змінюється, то інформація з сітківки до мозку не надходить, і зорові обриси стають невидимі.

Акомодація очей у риб відбувається за рахунок скорочення галерового органу. При розслабленні галерового органу очі стають короткозорими. Акомодація краще виражена у хижих риб. В спокійному стані очі риб гіперміотропічні, тобто дана команда на «безмежність». Гострота зору визначається найменшим кутом поміж двома предметами, при яких вони сприймаються окремо.

Доведено, що деякі кісткові риби володіють кольоровим зором. У риб, як і у людей, існує три види колбочок, сприймаючих три різні кольори. Перші колбочки реагують на насичений червоний колір, другі на

насичений зелений, а треті – на насичений блакитно-фіолетовий колір. В залежності від кількості та сили збудження колбочок сприймаються різні відтінки кольорів. Зорові нерви утримують три групи аферентних нервових волокон, кожна з яких проводить подразнення від одного виду колбочок.

3.2 Орган слуху

Орган слуху хребетних одночасно є органом статичного чуття, тобто рівноваги і орієнтування в просторі. Як відомо, цей орган незалежно від ступеня організації тварини забезпечує її організацію у гравітаційному полі Землі.

Орган слуху риб представлений одним тільки внутрішнім вухом, при чому найпростіша його форма зустрічається у круглоротих. У міксин внутрішнє вухо має форму витягнутого загального міхура, від якого відходить єдиний напівколовий канал, але з двома ампулами, по одній на кожному кінці. Від загального мішка бере початок ендолімфатична протока, яка закінчується сліпим розширенням. Орган слуху в міноги представлений внутрішнім вухом, розташованим всередині слухових капсул. Всередині капсули знаходиться перетинчастий лабіринт.

Стато-акустичний орган хрящових риб складається з дуже ніжного перетинчастого лабіринту, розміщеного у хрящовій капсулі в бічних розширеннях хрящового черепа за очною ямкою. Перетинчастий лабіринт складається з перетинчастого мішка, або переддвір'я, розміщеного біля основи капсули і трьох перетинчастих напівколових каналів – трьох вигнутих трубочок, що піднімаються дугою над переддвір'ям у трьох перпендикулярних одна одній площинах. Кожен канал своїми кінцями відкривається в переддвір'я. Перетинчастий лабіринт знаходиться в порожнині слухової капсули, заповнений рідиною – перелімфою.

Напівколові канали проходять у двох вертикальних площинах, що перетинаються. Порожнина слухової капсули заповнена перелімфатичною рідиною, у яку занурений слуховий лабіринт.

Орган слуху, або стато-акустичний орган костистих риб побудований відносно складно (рис. 3.2). Він відповідає внутрішньому вуху вищих тварин. Орган слуху складається з двох частин: овального мішечка, що несе напівколові канали, і розташованого під ним круглого мішечка. Від овального мішечка відходять три напівколові канали, що лежать у взаємно перпендикулярних площинах: два з них вертикальні, один горизонтальний. Кожний із каналів несе на одному кінці розширену ампулу; причому ампули переднього вертикального і горизонтального каналів лежать на їхніх передніх кінцях, задній вертикальний канал має розширення на задньому кінці. Під ампулами горизонтальних і вертикальних каналів

знаходиться розширення, у якому лежить один із трьох отолітів. На дні розширення знаходиться скупчення чутливих клітин, які називаються слуховими плямами. Під овальним мішечком лежить друга частина перетинчастого лабіринту – круглий мішечок, зазвичай оснащений сліпим мішкоподібним виростом – завиткою.

Слухова пляма овального мішечка сприймає положення організму в гравітаційному полі, тобто є рецептором гравітації. Слухові плями круглого мішечка і завитки служать допоміжними рецепторними органами стосовно овального мішечка. Разом із тим слухова пляма круглого мішечка є рецептором вібрації. Покриті купулами гребні напівколових каналів розташовані у взаємно перпендикулярних площинах і сприймають кутові прискорення. Кортіів орган є органом слуху. Круглий і овальний мішечки, завитку, напівколові канали виділяють як переддвір'я лабіринту, або вестибулярного апарата, на протипагу органів слуху, локалізованому у завитці.

Майже весь круглий мішечок зайнятий самим великим із трьох отолітів – у багатьох видів риб він має на периферії так звані річні кільця (ними користуються для визначення віку риби). Утворення річних кілець пояснюється тим, що відкладення солей кальцію пов'язано з ритмом загального обміну речовин. Третій отоліт розташовується у щуки також в каудальній частині круглого мішечка; у окуня та інших костистих він лежить у завитці. Отоліти костистих риб ростуть одночасно з ростом їхнього тіла, вони складаються з вуглекислого кальцію, що кристалізується у вигляді арагоніту. До круглого мішечка підходять гілочки слухового нерва. Усі частини перетинчастого лабіринту заповнені ендолімфою. Ззовні між стінкою лабіринту і стінкою порожнини, у якій він лежить, знаходиться перилімфа.

Лабіринт і органи бічної лінії поєднуються в єдину акустико-латеральну систему. У сучасних риб канали органів бічної лінії заповнені слизуватим вмістом і сполучаються з зовнішнім середовищем або безпосередньо через відкриті пори, або ж опосередковано, за допомогою пор, закритих мембраною. Однак у деяких риб рецепторні елементи органів бічної лінії можуть розташовуватися на поверхні шкіри. Органи бічної лінії риб поряд із коливаннями води сприймають також весь діапазон інфразвукових частот аж до 25 Гц. Рецепторні клітини (нейромасти) органів бічної лінії і лабіринту увінчані волосками різної будови. Серед волосків виділяють одну рухливу кіноцилію, що містить 9 пар периферичних і 2 центральні фібрили.

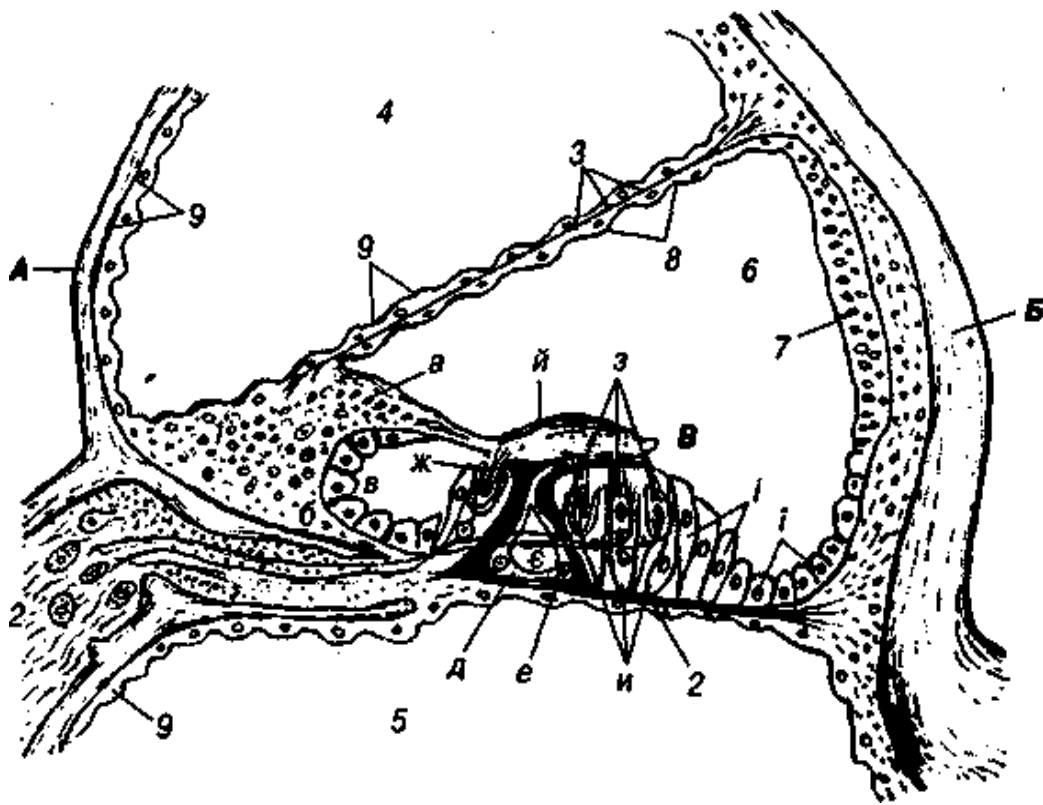


Рис. 3.2 Будова частини завитки на поперечному зрізі

А – спіральна пластинка: 1 – лімб; а – вестибулярна губа; б – барабанна губа; в – спіральний жолоб; г – спіральний ганглії. Б – спіральна зв’язка; 2 – нижня мембрана; 3 – вестибулярна мембрана; 6 – перетинчастий канал завитку; 7 – судинна смужка; 8 – епітелій; 9 – ендотелій. В – спіральний (кортієв) орган: д – внутрішня стовпчаста клітина.

3.3 Сейсмосенсорні органи (бічної лінії)

Органи бічної лінії у катрана представлені шкірними каналами і ампулами Лоренціні. Шкірні канали йдуть під шкірою і дають відгалуження до її поверхні.

Ампули Лоренціні являють собою трубочки різної довжини, що лежать під шкірою й оточені щільною сполучною тканиною. Зовнішній кінець їх відкривається на поверхні шкіри невеликими, округлими отворами. Чутливі елементи розташовуються біля внутрішніх кінців трубочок. Ці ампули на голові акули концентруються в декілька груп.

Бічний канал схований у лусках – жучках бічного ряду. Він тягнеться вздовж всього тіла від рівня верхнього краю зябрової кришки до

кінця нижньої хвостової лопаті, пронизуючи весь ряд бічних жучок. Бічний канал у проміжках між сусідніми жучками відкривається на поверхню зовнішніми отворами.

На голові шкірні органи чуття за будовою і розташуванням утворюють складну систему: з чутливих каналів, із зануреними в них невромастами, із груп простих чутливих горбків, і складних чутливих ямок.

Бічний канал вище плечового пояса в передньому напрямку пронизує надскроневу кістку, трохи вище її бічного краю і далі, увійшовши в лускату кістку, розгалужується на два канали – скроневий і надскроневий.

Сейсмосенсорна система в більшості костистих риб представлена системою каналців, що йдуть усередині стінок тіла і відгалужуються до поверхні. На дні каналів окремими групами розташовуються чутливі клітини, сприймаючі коливання водного середовища. Сейсмосенсорна система здатна сприймати коливання, що виникають внаслідок руху тіла самої риби, і коливання тиску і руху струменів води, що виникають від руху інших тварин. Точно так само вона сприймає ті коливання, що виробляються самими тваринами, а потім відбиваються від сусідніх твердих тіл, що дозволяє риbam обходити перешкоди, що зустрічаються на шляху і взагалі орієнтуватися у водному середовищі, не користуючись зором; осліплена щука безпомилково схоплює пропливаючу повз неї рибу.

Велика частина каналів концентрується на голові, де вони в більшості костистих риб займають певне положення. Крім того, зазвичай один довгий канал тягнеться вздовж всього тіла риби по його бічній поверхні, звідки і походить назва всієї системи органів чуття бічної лінії.

У всіх костистих риб розташування каналів органів бічної лінії на голові дуже подібне. Однак не у всіх видів вони простежуються чітко, тому що можуть проходити в товщі покривних кісток і судити про їх місце розташування тоді можна тільки по отворах, якими вони відкриваються назовні.

У щуки канали відкриваються назовні біля отворів, тому хід каналів можна цілком добре простежити за цими отворами. Вони досить великі і відразу помітні. Самі канали проходять недалеко від зовнішніх отворів, але йдуть під шкірою або навіть у кістках.

Бічна лінія. Сейсмосенсорні органи у тулубовій ділянці представлені одним каналом, що проходить по бічній поверхні тіла. Назовні канал відкривається окремими каналцями, що проходять через луску. Лусочки, пронизані каналцями, досить добре відрізняються від загального лускатого покриву, їхній ряд і утворює характерну бічну лінію. Бічна лінія починається безпосередньо за верхньою частиною зябрової кришки, тягнеться вздовж стінки тіла, роблячи більш-менш великий вигин униз, і в ділянці хвостового стебла йде строго по середній лінії його бічної

поверхні. У щуки кожна лусочка несе по зовнішньому краю досить глибоку вирізку, через яку проходить канал до поверхні тіла. В окуня канал проходить через особливу трубочку, що лежить вздовж середньої лінії луски.

Подразниками для чутливих клітин бічної лінії є струмені води, вібрація та зміни тиску, при цьому відбувається рух рідини в канальцях, що призводить до зміщення волосинок чутливих клітин. Це сприймається латеральними нервами тулуба і голови. За допомогою органів бічної лінії риба орієнтується у водному середовищі, сприймає предмети які рухаються та низькочастотні коливання.

3.4 Органи нюху, смаку (хеморецепції)

Носова трубка – короткий носовий прохід, що відкривається назовні отвором ніздрі. Стінки його складаються з хрящової тканини і досить сильно пігментовані. Передній відділ дещо виступає над рівнем дорсальної поверхні голови.

У задній стінці носового ходу є отвір, що веде в другий відділ органа – нюхову капсулу, перед входом у яку носова трубка утворює дві складки, здатні відгинатися вперед та назад залежно від току води.

Всередині нюхової капсули міститься нюховий мішок. На внутрішній поверхні мішка є 15 радіально орієнтованих складок із сполучної тканини, яка багата пігментними клітинами і на препараті виглядає чорною. На вершинах і бічних стінках складок розташовується білуватий нюховий епітелій. Непарна медіальна складка поділяє нюхову капсулу на дві симетричні частини. Її нижній кінець виступає в порожнину носового ходу у вигляді відростка.

Носова трубка продовжується каудально у довгий пітуітарний виріст. Цей виріст тягнеться вентрокаудально, пронизує на своєму шляху задній верхній хрящ біля його заднього кінця і, проходячи під основою черепа і переднім кінцем хорди, закінчується сліпо. Приблизно в середній частині пітуітарний виріст з'єднується з порожниною черепної коробки отвором, що правда залишається затягнутим тонкою сполучнотканинною перетинкою. Через нього в порожнину виросту вдається нижня мозкова залоза – гіпофіз, тому весь канал називають носо-гіпофізарним каналом. Носовий канал разом із пітуітарним виростом є своєрідною піпеткою, що насмоктує і виштовхує воду з органа нюху.

У осетрових орган нюху у вигляді типових для риб нюхових мішків розташований на рилі безпосередньо перед очима. Нюховий мішок у півтора рази більший за око. З зовнішнього боку кожен нюховий мішок прикритий шкірястою передньою стінкою з двома отворами – ніздрями.

При плаванні вода входить у передній отвір і виходить через задній. Дно нюхового мішка представляє розетку, утворену розбіжними від центра по радіусах чутливими складками епітелію. Кількість складок у стерляді доходить до 30.

Рецепторні нюхові клітини відносять до категорії первинних рецепторів, тобто самі генерують імпульси з інформацією про подразники та передають їх по відростках у первинні центри. Пучки нервових волокон об'єднуються у нюховий нерв, який з'єднується з нюховою цибулиною головного мозку.

Нюхова чутливість риб досить велика. Щоб риба відреагувала на запахи необхідне потрапляння до рецептору нюху декількох молекул. За допомогою нюху риби здатні сприймати партнерів по зграї, знаходити особин протилежної статі в період розмноження. Прохідні риби (лососі) відшукують місця нересту в ріках, орієнтуючись за запахом води, який запам'ятався в пам'яті на етапі «кочення» молоді. Така особливість була використана для направлення мігруючих плідників кижуча на певну ділянку річки (молодь кижуча витримували у розчині морфоліну, а потім, щоб заманити на необхідні ділянки ріки використовували той же розчин).

Смакова хеморецепція у риб виконується смаковими бруньками мікроскопічної величини, розсіяними не тільки в ротовій порожнині, але і по всьому тілу, а також вільними закінченнями блукаючого, трійчастого та деяких спинномозкових нервів. Смакові рецептори особливо розвинені у донних форм, розташовуючись на зовнішній поверхні голови, черева і вусиках. Чутливі бруньки розташовані в чутливих ямках, викладених довгими опорними клітинами, поміж якими локалізовані рецепторні клітини.

3.5 Органи електро- і терморцепції

Риби мешкають в середовищі, яке добре проводить електричний струм, тому **електрорецепція** відіграє в їх ньому житті досить важливу роль. Чутливістю до електрики володіють в тій чи іншій мірі всі риби, але вона відрізняється в залежності від розвитку рецепторів. Риби, які не мають спеціальних чутливих утворень, можливо, здатні відчувати струм вільними нервовими закінченнями, а також при дії на інші органи чуття – органи бічної лінії. Ці риби здатні відчувати імпульси струму з напругою в десятки і соті долі вольта на 1 см: короп – 0,06 – 0,1 В/см; карась – 0,008 – 0,015 В/см. Риби, які мають електрорецептори, володіють високою чутливістю до електричного поля – від десятих часток мілівольта до сотих часток мікрвольта: мінога – 0,1 мкВ/см; морські акули і скати – до 0,01 мкВ/см.

Електрорецептори походять від органів бічної лінії, вони локалізуються на голові, спині, черевній частині тіла, але відсутні в області розміщення електричних органів. У акул і скатів роль електрорецепторів відіграють ампули Лоренціні, у мормірид – пагорбкові органи, у сомів – ямкоподібні органи. Органи Лоренціні представляють собою видовжені, інколи по декілька сантиметрів, трубки, які відкриваються назовні порами. У сліпому кінці трубки є розширення – ампула, в якій знаходяться чутливі клітини втоплені у желеподібну речовину. Пагорбкові органи мають підвищення на шкірі і складаються з чутливих і опорних клітин. Ампулярні органи працюють як гальванометри, реагують на зміни сили струму, а пагорбкові – як осцилографи, сприймають зміни напруги зовнішнього електричного поля.

Риби з чутливими рецепторами (акули, морміриди) здатні реагувати на електробиологічні явища, наприклад біоструми дихальних м'язів кормових організмів, які закопалися в субстрат. Крім того, існують реальні можливості використання магнітно-гідродинамічних ефектів, виникаючих під час руху риби в магнітному полі землі. Відчутні для чутливих рецепторів електричні струми виникають при швидкості плавання риб близько 1 м/с.

Під час дії на риб постійного струму відмічають наступні реакції: орієнтирна реакція – тремтіння при вмиканні і вимиканні (0,03 – 0,3 В/см); оборонна реакція – хвилювання, спроба вийти із зони дії струму при збільшенні напруги до 1,5 В/см; анодна реакція – риба орієнтована вздовж силових ліній і пливе до аноду (0,3 – 2,5 В/см); втрата рівноваги, рухомості, електронаркоз при подальшому підвищенні напруги. У морській воді електричний струм діє сильніше, ніж у прісній. Сильний струм вбиває рибу.

Видима реакція малечі коропа спостерігається при 2 В. Під час дії фенолу збудливість підвищується і межа знижується до 1 В, при дії сольових розчинів збудливість знижується і межа підвищується до 3,5 – 4 В. Імпульсний струм ускладнює плавання. При частоті струму, яка у 2 рази перевищує максимальні частоти плавальних рухів, настає тетанус (50 Гц). Подібна нерухомість риб використовується під час її вилову, наприклад, електросачками «Баклан» і електротралами. У цих пристроях використовують електроімпульси високої частоти.

Терморекцептори розсіяні по всій поверхні тіла риби. Реагувати на зміни температури можуть практично всі чутливі елементи, в тому числі і ампули Лоренціні. Риби володіють добре розвинутою здатністю визначати різниці температур. Пороги чутливості різних видів риб коливаються між десятиями і сотими долями градуса. Найбільш чутливими до зміни температури є деякі донні морські риби. Наприклад, морські собачки, бельдюги, мерланги і бички реагують на підвищення температури води на

0,03 градуса. Різницю в 0,05 градусів відчують деякі морські і прісноводні риби – сайда, камбала, карась, колюшка. Райдужна форель і вухатий окунь можуть реагувати на різницю в температурі на 1 градус.

Відношення риб до температури характеризується їх термопреферендумом – оптимальною температурою, яка властива даному виду риб. Кінцевий термопреферендум тріски 9 градусів, райдужної форелі 16 – 21 градус, а тропічної тилляпії 28 – 30 градусів. Термопреферендум деяких корошових риб різниться взимку та влітку. Превалююча температура води влітку для ляща і плотви та інших мешканців наших рік і озер, наближається до 27 градусів, а зимування краще відбувається при температурі води 2 – 4 градуса.

Питання для самоперевірки

1. Навіщо рибам органи чуття?
2. Морфо-функціональна характеристика органу зору.
3. Що таке монокулярний і бінокулярний зір?
4. Що таке телескопічні очі?
5. Характеристика акомодативного апарату.
6. Характеристика органу слуху.
7. Що таке бічний канал?
8. Що таке бічна лінія?
9. Характеристика органу нюху.
10. Характеристика органу смаку.
11. Характеристика електрорецепції.
12. Характеристика терморецепції.

4. ОБМІН РЕЧОВИН

Обмін речовин – це необхідна умова життя всіх істот, в тому числі і риб. Всі функції організму направлені на його виконання і регулювання. Обмін речовин – це складний комплекс різних явищ, в результаті яких у тілі збільшується або зменшується загальна кількість речовин, одні молекули і атоми замінюються іншими, одні хімічні з'єднання перетворюються в інші. Надходження речовин до організму має назву **асиміляція**, а вихід речовин із організму – **дисиміляція**.

Риба асимілює, тобто поглинає, засвоює їжу, воду, кисень, іони розчинних речовин. Асиміляція проходить досить активно в результаті вживання їжі, води, дихання і пасивно – під час проникнення розчинних у воді речовин через шкірні покриви. Зовсім протилежні процеси, які полягають у втраті організмом речовин, мають назву дисиміляції. Дисиміляція речовин також відбувається як у результаті активних процесів – екскреції продуктів обміну, води, солей, так і пасивно, в результаті виділення слизу, злущування епітелію, дифузії молекул через покриви. В результаті асиміляції і дисиміляції відбувається оновлення складу тіла, проходить обмін речовин між організмом і середовищем. При різних співвідношеннях асиміляції і дисиміляції відбувається ріст або схуднення, а в деяких випадках спостерігається зберігання постійної кількості речовин в організмі.

Хімічні перетворення речовин, які відбуваються в організмі, називаються метаболізмом. Метаболізм є результатом двох протилежно направлених процесів: катаболізму (розпаду, деградації) і анаболізму (синтезу). Кінцеві продукти катаболізму звичайно виводяться із організму – дисимілюють. Катаболізм органічних речовин супроводжується їх окисленням і використанням енергії для потреб організму. Асимілюючі речовини можуть слугувати матеріалом як для анаболічних, так і для катаболічних процесів, а можуть виводитися із організму як непотрібні. І асиміляція, і дисиміляція є необхідними умовами життя.

4.1 Дисиміляція речовин і вироблення енергії

Зменшення кількості речовин у тілі риби складається з вимушених природних втрат і активного, цілеспрямованого виведення у зовнішнє середовище речовин катаболізму (розпаду) та непотрібних хімічних з'єднань і елементів.

Втрати молекул пов'язані з дифузією через зовнішній тканинний бар'єр організму – епітелій шкіри. Покриви риб, особливо епітелій зябер і

ротової порожнини, у більшому або меншому ступені проникливі для низькомолекулярних речовин. Із тіла риби до води постійно дифундують молекули води, вуглекислого газу, іони електролітів. Активно виводяться із тіла речовини у складі виділень секреторних клітин зябер, виділень кишечника, сечі. З сечею виділяються вода, катіони мінеральних речовин, аніони мінеральних і органічних речовин, продукти катаболізму азотистих з'єднань, шкідливі речовини, які потрапили до організму, так звані ксенобіотики. Цілий ряд відпрацьованих речовин і ксенобіотиків виводиться із організму з жовчу в просвіт кишечника, а потім разом з каловими масами назовні. Деяка кількість речовин втрачається у вигляді секрету шкірних і кишкових слизових залоз, а також при злуцванні мертвих клітин епітелію. Значна кількість речовин виводиться із організму риб у вигляді статевих продуктів ікри, сперми (молок), а у видів, які народжуються живими – у вигляді потомства.

Велике значення для організму мають катаболічні процеси, в результаті яких вивільняється енергія, необхідна для життєдіяльності. Енергія виробляється в спеціальних клітинних структурах – мітохондріях – в результаті ферментативних екзотермічних реакцій. Енергія цих реакцій використовується на синтез нуклеїнових кислот, білків, жирних кислот, глікогену, на перетворення одних органічних речовин в інші, більш багатші потенціальною енергією. Крім того, енергія необхідна для виконання фізичних процесів. Енергія необхідна для механічних рухів протоплазми і вакуолю у клітинах, переміщення клітин, скорочення м'язових волокон, передачі нервових імпульсів. Інтенсивність енергетичного катаболізму тим вища, чим інтенсивніше протікають специфічні діяльності організму – рух, синтез, секреція. Вгодована риба втрачає більше речовин і енергії, ніж голодна. Основним джерелом енергії в організмі є окислення білків, жирів і вуглеводів. Біологічне окислення відрізняється від горіння тим, що воно відбувається набагато повільніше, а також тим, що значна частина енергії не перетворюється в тепло, а накопичується у вигляді макроергічних (багатих енергією) хімічних зв'язків АТФ (аденозинтрифосфата) – універсального джерела енергії для усіх ендотермічних (потребуючих затрат енергії) процесів, які відбуваються в організмі.

Приблизно половина енергії біологічного окислення жирів, білків і вуглеводів використовується для синтезу АТФ. Використання енергії АТФ також має деякий коефіцієнт корисної дії. Тому загальний коефіцієнт використання енергії органічних речовин при біосинтетичних процесах коливається від 30 до 40 %, а під час м'язових рухів не перевищує 25 %. Останні 60 – 75 % енергії біологічного окислення розсіюються у вигляді тепла. Теплопровідність води досить велика, тому більшість риб має таку ж температуру тіла, як і вода. Виключення складають крупні енергійні

риби – тунці і деякі акули. Температура в мускулатурі тунця на декілька градусів вища, ніж оточуючої води. Ці риби у своєму організмі мають спеціальний теплообмінний апарат у складі кровоносної системи. Риби здатні виділити до 100 ккал/кг тепла за добу, риба могла б за добу нагріти своє тіло до температури кипіння.

4.2 Фактори, впливаючи на інтенсивність енергетичних трат

Величина енергетичних трат залежить від цілого ряду причин внутрішнього характеру і від багатьох факторів зовнішнього середовища. Швидкість обміну речовин залежить від розмірів тіла, рухливості, ступеня нервового збудження, вгодованості. На інтенсивність обміну речовин активно впливає температура, кисень, солоність води, пора року, освітлення та динаміка змін світлового дня. Вплив різних факторів на трати енергії встановлюється на фоні величини стандартного обміну, тобто при відсутності живлення, рухів і нервового збудження. Як правило, отримати дані про трати енергії у риб вдається при деякому (звичайному) рівні рухової активності. Виміряна величина називається звичайним, або рутинним обміном. Рутинний обмін вищий за стандартний у 1,2 – 1,5 раз.

Трати енергії і речовини під час ембріонального періоду розвитку також не може бути класифікована як стандартний або основний обмін, тому що ембріон постійно і інтенсивно живиться за рахунок запасів жовтка. Під час ембріонального розвитку витрачається деяка кількість речовини, яка складає яйце. У великих яйцях лососевих і осетрових риб до вилуплення використовується декілька процентів початкової маси речовини. У дрібних яєць оселедців, коропових і окуневих ці витрати більш помітні та досягають 25 % сухої маси. Від запліднення і до переходу на зовнішнє живлення витрачається близько половини речовини яйця, а останнє перетворюється в тіло ембріону.

Інтенсивність процесів обміну залежить від величини організму. Сама висока швидкість втрати енергії, вживання кисню, втрати органічних і мінеральних речовин спостерігається у риб на ранніх стадіях розвитку. Величина рутинного обміну личинок коропа досягає 80 ккал/кг за добу, що еквівалентно 17 % всієї речовини, яка складає тіло. Ймовірно, що личинки не в змозі довго залишатися без їжі. Максимальна величина рутинного обміну у форелі спостерігається при масі тіла близько 1 г. При більших і менших розмірах тіла рівень обміну у форелі нижчий. У людини максимальна інтенсивність трат енергії спостерігається при масі тіла 10 кг. При масі тіла риби більше 1 г величина рутинного обміну монотонно знижується.

Для кожного виду риб існує певна температурна зона мешкання.

Короп живе при температурі води від 0 до 36 градусів. З підвищенням температури до деякої межі трати енергії збільшуються.

Температура є сильним фактором, який впливає на інтенсивність життєдіяльності риб. Риби – водні тварини, температура тіла яких дорівнює температурі зовнішнього середовища. Залежність інтенсивності трат від температури має вигляд S-подібної кривої. Для різних видів риб ці криві відрізняються і залежать від теплолюбності. Одні види мешкають в приполярних водоймах, і навіть температура у 10 градусів для них досить висока, при цьому процеси обміну піддаються пригніченню. Інші риби живуть у тропіках, де звичайна температура дорівнює 25 – 35 градусам. Рухова активність сприяє збільшенню витрат енергії і речовин. Вплив швидкості плавання на витрати енергії виражається квадратичною залежністю. В спокійному стані риби витрачають енергії 0,2 – 1 ккал/(кг на год), а при крейсерській швидкості плавання витрати енергії підвищуються до 2 – 7 ккал/(кг на год). Під час кидка за здобиччю шука витрачає енергії до 250 ккал/(кг на год). Подібні витрати енергії можуть відбуватися тільки на протязі декількох секунд.

Живлення збільшує інтенсивність катаболічних реакцій організму риби. Середньодобова інтенсивність вживання кисню і виділення продуктів обміну збільшується пропорційно величині добового раціону. Основна частина приросту продуктів метаболізму, які виділилися, залежить від їжі в кишечнику в даний момент. Їх енергія використовується на перетворення поживних речовин їжі у речовини тіла.

Анаболізм. Анаболізмом називається сукупність процесів, в результаті яких із простих речовин утворюються більш складніші і збагачені потенційною енергією. Анаболічні реакції призводять до накопичення в організмі нуклеїнових кислот, білків, жирів, вуглеводів і до росту клітин, тканин та всього організму. Анаболічні процеси відбуваються в організмі постійно, причому не тільки в умовах живлення, а також і під час голодування. З речовин розпаду одних з'єднань синтезуються інші хімічні з'єднання. Наприклад, у лососів, які йдуть на нерест, не дивлячись на загальне виснаження організму, відбувається накопичення речовин в гонадах, змінюється форма скелету та колір тіла. Типовим і найбільш важливим прикладом анаболічних процесів є зростання риб в умовах повноцінного живлення та екологічно хорошого середовища. У помірному кліматичному поясі з яскраво вираженою сезонною динамікою температури інтенсивне зростання відбувається в літній період, а взимку, в зв'язку з послабленням живлення, активне зростання припиняється і спостерігається виснаження риб.

Тканини ростуть за рахунок збільшення кількості клітин (гіперплазія) та за рахунок збільшення величини клітин (гіпертрофія). При зростанні риб превалюють гіперпластичні процеси. Ріст кількості м'язових клітин

забезпечує 70 – 90 % приросту м'язової тканини. Розмір клітин печінки в ході онтогенезу збільшується всього в 1,3 рази. Ріст мозку виключно відбувається за рахунок гіперплазії, що відрізняє риб від ссавців.

Потенційна здатність риб до зростання досить рідко реалізується повною мірою. Наприклад, звісно, що короп виростає до товарної маси 350 г на протязі одного літа, але підтримка максимальної швидкості росту потребує досить великих зусиль і витрат для забезпечення умов існування та живлення. Тому у рибницьких господарствах прийняті норми приросту приблизно вдвічі, а для форелі втричі нижчі за максимальні.

Шляхи асиміляції речовин. Основним джерелом надходження речовин до організму риби є живлення. Попередниками жирів, білків, вуглеводів, вітамінів, макро- і мікроелементів та інших органічних речовин тіла риби є кормові організми, а в умовах рибництва – штучні корма. Що стосується мінеральних речовин, то значна їх частина, а інколи і увесь об'єм необхідного, може задовольнятися за рахунок розчинених у воді речовин. Зябра риби мають здатність видобувати із води не тільки розчинений у ній кисень, але ще цілий ряд іонів. Особливо значна роль біосорбції у забезпеченні організму риби кальцієм, магнієм, натрієм – елементами, вміст яких у воді буває досить високим. При вмісті у воді 30 мг/л кальцію і 20 мг/л магнію потрібність коропа задовольняється повністю. Риба може адсорбувати із води розчинені неорганічні фосфати, залізо, мідь, марганець, цинк. При досить значному вмісті мікроелементів у воді вони накопичуються в організмі у великих концентраціях і викликають отруєння. Погіршення росту та стану здоров'я риб спостерігається при концентрації цинку 0,2 – 2 мг/л, міді – 1 – 100 мкг/л.

Організм риби сам не здатний регулювати надходження розчинних речовин. У випадках сильного забруднення води риба покидає такі місця. В організмі риби накопичуються не тільки біогенні елементи, але і такі речовини, як ртуть, кадмій, радіоактивні ізотопи, отрутохімікати, які використовуються у сільському господарстві. Деякі речовини можуть накопичуватися вибірково в окремих тканинах.

4.3 Харчові потреби і депонування речовин

Харчові потреби складаються з речовин, необхідних для відновлення катаболічних трат і речовин, які необхідні для забезпечення приросту маси організму. Склад речовин, які витрачаються, відрізняється від складу приросту. Співвідношення приросту і трат також може бути різним – чим швидше риба росте, тим більш вищі вимоги до складу корму. Вже за цієї причини неможливо визначити харчові потреби навіть одного виду. Але всі посібники по годівлі і складу штучних кормів надають рекомендації по

вмісту білка в кормі, деяких жирних кислот в кормовому жирі, по складу вітамінного преміксу. Звичайно, що ці рекомендації перевірено на практиці і вони гарантують хороші продукційні властивості корму. Але деякі відхилення від рекомендацій не завжди погіршують властивості кормів, тому що риби здатні пристосовуватися до них. Наприклад, форель здатна рости на гранульованих кормах із інгредієнтів рослинного походження. Незалежно від походження корма повинні містити цілий ряд органічних та неорганічних речовин, форма надходження яких залежить від вимог риб, пов'язаних з особливостями травлення.

Коли якоїсь речовини недостає рибі, то ця речовина набуває обмежуючого фактору на ріст і розвиток риби. Дефіцит у їжі однієї або цілої групи речовин через деякий час призводить до втрати апетиту, а це перша ознака авітамінозу. Обмежувати ріст і розвиток здатна відсутність в організмі мікроелементів (кальцію, фосфору, магнію, заліза, міді, цинку, марганцю). Авітамінози спричиняють морфологічні зміни в організмі дорослих риб, а ще більше – у їх ембріонів, личинок та молоді.

Більшості видів риб необхідні корма багаті на протеїн. Оптимальний амінокислотний склад білків корма приблизно такий же як і для ссавців та свійської птиці. Але потреби в аргініні у риб значно більші. Незамінними для риб лишаються ті ж десять амінокислот, що і для наземних тварин: аргінін (6,0 %), лізин (5,0 %), лейцин (4,0 %), ізолейцин (2,2 %), валін (3,2 %), треонін (2,3 %), метіонін (1,5 %), триптофан (0,5 %), фенілаланін (2,6 %), гістидін (1,8 %). Відсоток наведений для лососів.

Останні десять амінокислот, які знаходяться в організмі, а також азотисті з'єднання (нуклеотиди, креатин, гемінові угруповання) синтезуються в організмі. Введення амонійних солей і сечовини в корм риbam, як це практикується при вирощуванні жуйних тварин, не має сенсу, тому що бактеріальний синтез в органах травлення риб відбувається тільки у невеликому об'ємі. Але бактеріальний синтез, можливо, має деяке значення для забезпечення організму риби речовинами, необхідними в досить малих кількостях – вітаміни, незамінні амінокислоти, незамінні жирні кислоти (лінолева, ліноленова).

Депонування речовин. Ікрина, яка розвивається являє собою ембріон, оточений оболонкою разом з великим запасом поживних речовин у вигляді жовтка та жирів. У жовтковому міхурі знаходиться повноцінний білок ововітеллін, багатий фосфором білок фосфітин і декілька інших білків. Склад жиру ікри також має високі характеристики – половина його представлена ацилгліцеридами – формою зберігання жирних кислот – головного «пального» організму. Третина жирів представлена фосфоліпідами, які містять крім жирних кислот легку форму фосфату. Остання частина жиру знаходиться у формі холестерину та його ефірами. Ікрина вміщує приблизно у 1000 разів більше ДНК, ніж диплоїдне ядро. Це

означає, що в жовтку знаходяться напівфабрикати для синтезу ядер клітин ембріону. В ікрині знаходиться значний запас глікогену, вітамінів і мікроелементів. Організм самки віддає свої поживні речовини яйцеклітинам.

На відміну від ембріону в організмі дорослої риби спеціального запасного білка немає. Під час зимового голодування риба використовує функціональні білки. Найбільший запас білків знаходиться в мускулатурі тулуба, яка складає приблизно половину маси тіла риби. Використовуються також білки крові і міжклітинної рідини, які складають 10 – 20 % об'єму тіла риби. Витрачаються також під час голодування білки паренхіми печінки, нирок, м'язів та інших м'яких тканин.

Місця накопичення жиру у риб різні. У тріскових риб запаси жиру сконцентровані у печінці. М'ясо цих риб пісне і містить приблизно 1 % жирних речовин. Більшість промислових риб накопичують жир у черевній порожнині (коропові, оселедцеві, окуневі, осетрові, лососеві). Загальний вміст жиру в організмі риби може досягати 30 %. Це особливо характерно для видів, які здатні на довгі анадромні міграції – сьомга, білорибниця, осетрові, тунці. Однак, самим цінним і поживним органом у риб є печінка де також накопичуються жиророзчинні вітаміни А, D, Е, С, F, РР та вітаміни групи В, і каратиноїдні пігменти. В печінці найбільше накопичуються шкідливі токсичні речовини і солі важких металів.

Питання для самоперевірки

1. Що таке асиміляція?
2. Що таке дисиміляція?
3. Процес вироблення енергії при дисиміляції.
4. Що впливає на інтенсивність енергетичних трат?
5. Що таке рутинний обмін?
6. Як впливає температура на інтенсивність життєдіяльності риб?
7. Що таке анаболізм?
8. Назвіть шляхи асиміляції речовин.
9. Що таке харчові потреби?
10. Перерахуйте незамінні амінокислоти.
11. З чого складається жовток в яйцеклітині?
12. Назвати місця накопичення жиру у риб.

5. ЖИВЛЕННЯ І ТРАВЛЕННЯ

Процес живлення складається із захоплення їжі, її проковтування, перетравлення та всмоктування. Крім того, у апараті травлення відбувається формування калових мас і виділення їх з організму назовні. Цей розділ фізіології вивчає також функції травних залоз і їх ферментів. Надходження речовин через та інші поверхні тіла вивчається у розділах, які присвячені обміну речовин, осморегуляції і диханню.

5.1 Захоплення і поїдання їжі та інтенсивність живлення риб

Захоплення їжі у більшості риб відбувається завдяки всмоктуванню її в роту порожнину. Всмоктуючий ефект виникає у результаті швидкого розширення рото-глоткової порожнини та виникаючого при цьому тиску, за рахунок якого їжа втягується в рот. Об'єм ротової порожнини при цьому збільшується у декілька разів, наприклад, у річкового окуня у 6 разів, а у риби-клоуна – у 12 –14 разів. Акт всмоктування відбувається досить швидко – у окуня за 40 мс (тисячні долі секунди), у риби-клоуна за 4 – 10 мс. Подібним способом живляться як хижаки (щука, окунь, судак, жерех), так і мирні риби (короп, плотва, карась), захоплюючи дрібних безхребетних і неживий корм.

Одним із способів захоплення їжі є фільтрація. Риба з дуже відкритим ротом пливе через скупчення поживних частинок або організмів, які залишаються на густих і довгих зябрових тичинках, виконуючих роль сітки. Особливі рухи ротової порожнини зганяють частки їжі у глотку (китова акула, хамса, деякі ставриди і товстолобики). У білого товстолобика, який живиться сестоном (водорості, бактеріопланктон, детрит), зяброві тичинки особливо довгі та щільні. Крім того вони ще зрощені одна з іншою і формують дійсну сітку. Частки їжі разом зі слизом рухаються в глотку під час дихальних і проковтуючих рухів.

Деякі риби, такі, як лобан, білий амур, короп здатні відривати поживні шматочки, схопивши їх губами. Існують риби з досить міцними і сильними щелепами, наприклад коралові риби-папуги, вони здатні відкусити молоді пагони коралів. Багато риб, які здатні відгризати, відривати шматки м'яса від здобичі (акули, харацинові риби – піраньї). Розжовувати їжу здатні коропові риби, у яких існують глоткові зуби. В акті жування приймають участь як жуйні м'язи, так і м'язи грудного поясу. Короп здатний пережувати глотковими зубами навіть сухе зерно та виплюнути лушпиння. Особливе значення глотковий апарат має у живленні рослиноїдних риб, які вживають жорстку рослинність. Водорості і трава перетираються у

волокнисту масу, яка є більш доступною травним ферментам.

Добовий раціон. Під час личинкового періоду життя добовий раціон риб буває самим великим. По мірі зростання максимальна величина добового раціону поступово зменшується.

Велику кількість їжі з'їдають рослиноїдні риби, тому що їх їжа малокалорійна і вміщує багато речовин, які не засвоюються організмом, насамперед це клітковина. Наприклад, при живленні квітковою рослиною гідрилою з температурою води 22 градуси, білий амур вживає приблизно у 10 разів більше їжі, ніж короп, який живиться зоопланктоном і зообентосом.

Кількість з'їденого корму змінюється у риб в залежності від виду їжі, а також від температури. Рослиноїдні риби існують не тільки серед прісноводних, але і серед морських риб. Більшість із них – мешканці прибережних заростей теплих морів. Об'єм їх добового раціону також досить великий порівняно з хижими рибами. Раціон риб середнього розміру може досягати 50% маси тіла. Риби, які живляться фітопланктоном, також з'їдають досить багато. Товстолобики взагалі вживають кількість їжі, яка дорівнює 10 – 20 % маси тіла, а на приріст 1 кг їм необхідно з'їсти від 30 до 70 кг корму.

Максимальний раціон хижих риб в середньому за довгий проміжок часу декілька більший, ніж у мирних риб, але живлення хижаків носить непостійний характер. Помітні різниці в середній величині добового раціону існують між подібними за розмірами та мешкаючими в подібних за температурою умовах рибами, які відрізняються загальною метаболічною активністю. Наприклад, середній добовий раціон судака більший ніж у щуки, а у ставриди більший, ніж у скорпени.

Пристосування арктичних і особливо антарктичних риб до умов існування при низьких температурах крім адаптивного збільшення інтенсивності обміну речовин обумовлює досить високий добовий раціон. Наприклад, нототенія середньої величини при температурі 1,2 – 1,4 градуса з'їдає за добу кількість їжі, яка складає декілька відсотків маси її тіла.

Добова норма годівлі риб у рибницьких господарствах менша від максимального добового раціону, тому що при наближенні до максимального раціону погіршується засвоєння їжі та знижуються економічні показники годівлі. Менші норми годівлі для більш менших риб пов'язані з тим, що вони повинні вживати значну кількість природного корму або їх корма повинні бути особливо повноцінними за своїм складом, це так звані стартові корма. Апетит риб у деяких температурних межах збільшується. Короп вживає значно більше їжі починаючи з температури 8 градусів, а форель з 2-х градусів. Риби помірною клімату, не кажучи вже про риб полярних водойм, проявляють деяку харчову активність на протязі

всієї зими, що робить можливим лов риби під кригою. При утриманні цьоголітків коропа взимку при температурі 7 – 8 градусів на артезіанській воді, вони зростають при годівлі і подвоюють свою довжину. При досить високій температурі апетит риб починає зменшуватись. Для коропа подібна температура вища за 35 градусів, а для форелі біля 25 градусів. Апетит риб також знижується при низькому вмісті кисню та інших від'ємних показниках оточуючого середовища. Більшість видів риб перестає годуватися також в період нересту та вирощування малечі.

Величина одноразового прийому їжі. Кількість їжі, яку риба може з'їсти за один раз, досить сильно відрізняється у різних видів, що пов'язано з будовою шлунка і кишечника. Деякі глибоководні хижаки здатні проковтнути жертву за розміром більшу від себе. Об'єм шлунка у деяких хижаків-засідників (бичків, скорпен) досягають 50 % маси тіла. Хоч це феномени навіть серед хижаків. Насичуюча кількість їжі таких хижих риб, як ставриди, лососі, щуки, коливається від 5 до 25 % маси тіла. Так звані мирні риби (короп, карась, линь, лящ, плотва) з'їдають за один раз набагато менше їжі.

Величина одноразового прийому їжі змінюється з віком. Насичуюча кількість сухого корму по мірі росту коропа від 5 до 100 г зменшується більш ніж у двічі – від 1,2 до 0,5 %. Необхідно відмітити, що вологого корму (фарш, природна їжа) риба може з'їсти вдвічі більше, ніж сухого гранульованого корму. Це пов'язано з тим, що обводнений і сухий корм за рівного об'єму має різну масу. Форель може так сильно набивати шлунок сухим гранульованим кормом, що під час розкриття роту, гранули випадають. Після цього форель не їсть добу і більше. Насичуюча кількість їжі мирних риб, немаючих шлунка, занадто менша доби. Наприклад, після 20 – 40 хвилин поживної активності коропа втрачають апетит, який знову відновлюється у них через деякий проміжок часу, що залежить від інтенсивності травних процесів. У молоді коропа найбільший апетит настає після 15 – 18 годин голодування. Кількість годувань за добу можна вирахувати, розділивши добову дозу годування на насичуючу кількість їжі.

Живлення личинок має свої особливості, пов'язані з недорозвиненістю травного тракту. При живленні у личинок увесь травний тракт, аж до прямої кишки, наповнений їжею. Вивчення процесу травлення личинок морського карася довжиною до 7 мм показало, що після прийому їжі при температурі 21 – 25 градусів їжа, яка складається з коловерток, надходить до ректального отвору за 10 хв, час насичення коливається у межах від 10 до 35 хв, час від початку годування до виділення подовжується з ростом до 15 – 40 хв. Живлення відновлюється через 1 – 2 години після вивільнення кишечника.

Процес живлення личинок риб, які мають шлунок та немаючих його, досить подібний. Одноразове вміщення травного тракту личинок не

перевищує 10 % маси їх тіла. Індекс наповнення кишечника рідко перевищує 4 – 5 %, а висока інтенсивність живлення буває можливою завдяки швидкому проходженню їжі через апарат травлення.

Час перебування їжі в апараті травлення. Згідно термінології, введений Г. Клутом, розрізняють час проходження їжі через апарат травлення – від моменту прийняття їжі до появи перших фекалій і час перебування їжі в кишечнику – до повного вивільнення кишечника від залишків з'їдених порцій їжі.

Не переварені залишки однієї порції їжі, яку вжито на протязі короткого проміжку часу, виводяться з кишечника досить довго. Це значить, що не вся їжа знаходиться у органах травлення однаковий час. Передня частина апарату травлення поступово пропускає в каудальну, більш вузьку частину, невеликі порції первинно обробленої та змоченої їжі – хімусу. Чим більше проковтнутої їжі, тим більше часу проходить між виділенням перших фекалій і виходом останніх порцій. Найшвидше опорожнюється кишечник личинок. Вивільнення кишечника маленьких личинок морських тепловодних риб відбувається за 1 – 3 год. Зрозуміло, що у личинок холодноводних риб, наприклад у форелі, апарат травлення опорожнюється набагато повільніше – приблизно за дві доби.

По мірі зростання риб тривалість перебування їжі в кишечнику, як правило, збільшується. Так, у малечі форелі масою 2,5 г кишечник опорожнюється при температурі 8 градусів не через 45 – 50 годин, як у личинок, а в середньому за 60 годин, а у форелі масою 150 г при цій же температурі для повного вивільнення необхідно 150 – 200 год. Хоч існують і виключення. Так, у личинок білого амура масою 10 мг, який живиться зоопланктоном, вивільнення кишечника при температурі 28 – 30 градусів відбувається за 6 – 7 годин, а при досягненні маси 60 мг і переході на рослинну їжу час вивільнення скорочується до 4 – 5 год. Час проходження їжі по кишечнику скорочується і під час підвищення температури. При підвищенні температури на 10 градусів час перетравлювання їжі скорочується більш ніж у два рази. Швидкість вивільнення апарату травлення у рослиноїдних риб (білого амура і товстолобика) вища, ніж у хижих та бентосоїдних риб (сом, короп). Рослиноїдні риби пристосовані пропускати через кишечник велику кількість їжі, з якої вони отримують тільки легкозасвоюючі речовини. Деякі фіто-детритофаги, мешкаючи у водоймах Індії (катля, мригалья, рохіта), затримують їжу при високій температурі у своєму досить довгому кишечнику до 50 годин, що пов'язано із низькою поживністю корму, який вони вживають.

Термін виділення нерозщеплених залишків однієї порції їжі залежить від величини цієї порції. Помічені залишки однієї порції корму, з'їденої на протязі 30 хвилин, виділяються від 1 до 30 годин, в залежності від величини порції. Якщо їжі вжито небагато, то дефекація може

закінчуватися значно раніше.

Швидкість вивільнення в значній мірі залежить від складу їжі та стану здоров'я риби. Погано травні речовини, наприклад бавовняна вата і поліетилен, здатні закупорити кишечник. Корм, який вміщує 50 % крохмала, викликає у форелі розлад травлення, який супроводжується катастрофічним падінням всмоктування їжі і скороченням часу перебування їжі в апараті травлення.

5.2 Будова органів апарату травлення

Органи травлення нагадують собою трубку, яка йде вздовж тіла риби і по якій рухається їжа, поступово розщеплюючись під дією ферментів та всмоктуючись епітелієм слизової оболонки.

У всіх тварин основна частина травного тракту розвивається із ембріональної первинної кишки. Епітелій органів травлення у хребетних майже на всьому протязі є ентодермальним. Дуже незначне ротове втиснення приводить до утворення переднього ектодермального відділу, і зовсім незначне втиснення на місці колишнього бластопора дає початок задньому ектодермальному відділу. В дорослому віці межі між цими відділами встановити неможливо. Диференціація кишкового тракту починається з утворення головної кишки – переднього ширшого відділу, від якого розвиваються парні кишенькові вирости, які ростуть у напрямку до покривів ектодерми., що зростаються з невеликими зустрічними її втисненнями і, нарешті, які прориваються назовні. Це – зяброві мішки, що утворюють передній дихальний відділ кишечника – глотку. Частина кишечника, що лежить спереду цього відділу, утворює ротову порожнину. У задню частину кишки, що отримує найменування клоаки, відкриваються також вивідні протоки ембріональних нирок. У вищих риб відбувається відокремлення сечостатевих шляхів від задньої частини кишечника. Частина кишки, що лежить між зябровою ділянкою і клоакою, є власне травним органом. Він диференціюється на декілька відділів, що розрізняються як морфологічно, так і своєю функцією. Це передня, середня та задня кишка. Передня частина передньої кишки звужена і вистелена, як і розташовані попереду відділи, багат шаровим епітелієм і являє собою стравохід. Далі йде розширений відділ, нерідко вигнутий у вигляді букви U, з одношаровим залозистим епітелієм – шлунок. За шлунком знаходиться власне кишка, яка вистелена також одношаровим залозистим епітелієм; кишка утворює більш-менш значні вигини і поділяється на середню або тонку кишку, і задню або товсту кишку.

Епітелій шлунка і власне кишки є одношаровим циліндричним. У личинки міноги, протоптера вся кишка вистелена миготливим епітелієм. І

у міноги, і в риб у різних частинах кишечника спостерігаються залишки миготливого покриву.

Стінки кишки складаються насамперед із внутрішнього епітеліального пласта, покритої шаром сполучної тканини з кровоносними судинами. Це – слизова оболонка кишечника. Під слизовою знаходиться м'язова оболонка, до складу якої входять кільцевий (внутрішній) і поздовжній (зовнішній) шари волокон. Посмугована мускулатура спостерігається тільки в початковій частині кишечника (ротова порожнина, глотка і частково стравохід) і в кінцевій. Всі інші частини апарату травлення мають гладеньку (не покреслену) м'язову тканину. Результатом роботи цієї мускулатури є ритмічні рухи стінок кишечника, або перистальтика, за допомогою якої відбувається перемішування вмісту кишечника і його пересування. Кишечник закріплюється на листках очеревини, утворюючих брижі, які прикріплюються до хребта і є місцем проходження кровоносних судин та нервів.

З травним трактом у хребетних пов'язана система залоз. У початковому відділі власне кишки розвивається травна залоза – печінка. Не менш постійною є й інша велика залоза – підшлункова залоза. Іноді в риб на початку тонкої кишки є ще залозисті сліпі вирости – пілоричні придатки, а в ділянці задньої кишки іноді спостерігається особлива ректальна залоза.

Крім того, як сліпий виступ стінок кишечника розвивається плавальний міхур – гідростатичний апарат більшості вищих риб. У кистеперих і дводишних риб, а також у наземних хребетних парний виступ стінок задньої частини глотки дає початок органам повітряного дихання – легеням.

Будова травної системи костистих риб відзначається великою різноманітністю. Побудована у всіх риб за одним принципом, вона варіює в деталях. Ці відмінності органів травлення в першу чергу пов'язані з характером живлення. Причому зміни можна відзначити у всіх відділах. Наприклад, положення ротового отвору – нижнє, верхнє або кінцеве – вказує на добування рибами корму біля дна, під поверхнею або в товщі води. У риб, що живляться молюсками, а також рослинністю – (всі коропові), розташовані у задній частині ротоглоткової порожнини глоткові зуби мають своєрідну форму жорен, пристосованих для перетирання їжі. Різноманітну будову має травний тракт, відповідного до різного характеру їжі. У хижих риб (щука, судак) шлунок величезний, пристосований до вміщення великої здобичі. У коропових шлунок зовсім відсутній. Кишечник у мирних риб довший і має багато вигинів, відповідно всмоктувальна поверхня його велика. Збільшення всмоктувальної поверхні йде також за рахунок утворення в багатьох видів сліпих виростів – пілоричних придатків. У хижаків кишечник більш короткий.

Ротова порожнина без різких меж переходить у глотку. У риб говорять про загальну ротоглоткову порожнину. В ній знаходиться язик, який позбавлений м'язів і являє собою передній кінець нижнього відділу скелету зябрового апарата.

Зуби є у більшості видів риб. Форма, кількість і розміри зубів відмінні у різних видів і залежать від специфіки їжі.

У щуки найбільші зуби знаходяться на нижній щелепі. Форма їх витягнута, конусоподібна, як і в більшості інших зубів. Вершинами вони спрямовані назад. Такі зуби можуть виконувати тільки функцію утримання здобичі, а не її обробки. Кілька рядів дрібніших зубів є і на верхній щелепі, а саме, на міжщелепових кістках. Зубами покрита також передня частина піднебіння, тут вони знаходяться на леміху, верхньощелепових та піднебінних кістках. На цих кістках зуби розміщені у кілька рядів і мають вигляд тертки. Точно такі ж дрібні зуби розміщені двома рядами на язиці.

У окуня зуби розташовуються на тих же місцях, але вони значно дрібніші у зв'язку з харчуванням більш дрібною їжею, і відсутні на язиці.

У сазана (коропа) – мирної риби – зуби в ротовій порожнині відсутні.

Верхні глоткові зуби у щуки розташовані в задній дорсальній частині ротоглоткової порожнини і розміщені на глоткових елементах третьої і четвертої зябрових дуг. Нижні глоткові зуби розміщені на ріжково-зябрових елементах п'ятої дуги і розташовуються у вентральній частині заднього кінця ротоглоткової порожнини.

У сазана (коропа) верхні глоткові зуби відсутні. Нижні глоткові зуби розвинуті досить сильно. Вони видні на дні самого заднього відділу ротоглоткової порожнини у вигляді двох рядів великих білих горбків. Варто звернути увагу на те, що на склепінні ротоглоткової порожнини, навпроти глоткових зубів розташовується тверда рогова подушка – жорінце, об яке і відбувається перетирання їжі. Глоткові зуби коропових поділяються на однорядні, дворядні та трирядні.

Глотка, різко звужуючись, переходить у ділянці плечового пояса в товстостінну трубку – стравохід, внутрішня поверхня якого у щуки покрита поздовжніми складками. Ці складки переходять у звивисті складки шлунка. Ззовні межа між стравоходом і шлунком не виражена.

У сазана (коропа) стравохід дуже короткий і лежить на рівні заднього краю верхнього відділу перикардіальної порожнини. Задній відділ стравоходу характеризується поздовжньою складчастістю слизової оболонки. М'язова оболонка стравоходу утворює щось на зразок сфінктера. Якщо він знаходиться в скороченому стані, то просвіт стравоходу виглядає як невеликий отвір.

Шлунок у щуки ззовні не відрізняється від стравоходу і є його безпосереднім продовженням. Стінки шлунка товсті, мускулісті і досить еластичні. Наповнений їжею шлунок сильно розтягується і може займати

велику частину черевної порожнини. У скороченому стані в шуки він доходить приблизно до середини черевної порожнини. Внутрішня поверхня стінок шлунка містить звивисті складки.

У окуня шлунок має форму сліпого виросту. Складки його слизової оболонки великих розмірів, тягнуться в косому напрямку.

У сазана шлунок відсутній.

Слід зазначити, що у деяких видів костистих риб щелепний апарат та шлунок можуть розтягуватися до неймовірних розмірів, завдяки чому ці риби можуть ковтати інших риб навіть у декілька разів більших за себе. В інших риб, таких як омосудіс, алепізавр, травлення відбувається тільки у кишечнику і їх здобич (риба, кальмари) у шлунку лише зберігаються до потрапляння в кишечник. Таким чином, у цих представників риб шлунок виконує щось на зразок пташиного вола.

У деяких риб, які живляться рослинністю і детритом, шлунок мускулистий і схожий на пташиний двохкамерний (кефаль, аю). В ньому виділяють м'язовий передшлунок і дійсний залозистий шлунок.

Вивільнення шлунку відбувається під дією скорочень його м'язових стінок. Розріджена частина їжі проштовхується через сфінктер пілоруса в кишечник. Скорочення шлунку носять періодичний характер і відбуваються декілька разів на протязі години. Якщо в шлунку риби при температурі 20 – 25 градусів знаходиться їжі біля 20 % маси тіла, то повне вивільнення відбувається через 20 годин, а якщо маса їжі складає 5 %, то за 7 – 10 год. На швидкість вивільнення досить суттєво впливає температура. У форелі при температурі 9 – 11 градусів повне вивільнення шлунку відбувається за 90 – 120 год. При температурі 20 – 25 градусів у шлунку риби за одну годину перетравлюється 6 – 9 г природної тваринної їжі на 1 кг живої маси, при температурі 10 градусів перетравлюється приблизно в 10 разів менше їжі.

Коли шлунок порожній, в ньому спостерігається незначне виділення слизового секрету, яке має слабку ферментативну активність і маленький вміст кислоти. Реакція середовища в шлунку голодної риби може бути близькою до нейтральної. Надходження їжі до шлунку викликає його активну роботу. Посилюється виділення шлункового соку, збільшується секреція соляної кислоти, що сприяє зниженню рН до 2 – 3. Підвищується ферментативна протеолітична активність шлункового соку. У деяких риб посилення секреції спостерігається ще до прийняття їжі (сом, щука), під час спостереження за жертвою. Але найбільш активне соковиділення спостерігається після проковтування їжі.

Їжа, розтягуючи стінки органів травлення, надає імпульс механорецепторам, що викликає подразнення центру травлення у довгастому мозку. Живі тканини проковтнутих організмів виділяють ряд речовин – гістамін, який викликає збудження секреторної і рухової

активності шлунку. Керування діяльністю шлунка виконується як нервовими стимулами, так і гормональними діями. Розсічення блукаючого нерва призводить до розладу діяльності шлунка. Слід зазначити, що діяльність кишечника, жовчного міхура та підшлункової залози знаходиться під контролем гормонів.

Щоб перетравлювати шкіру, кістки, кутикулу, великі маси м'язів необхідна значна кількість ферментів, здатних розщепити білки у кислому середовищі. Головну роль відіграють у шлунку кислі протеази, насамперед пепсин. Значну роль у шлунковому перетравлюванні відіграє соляна кислота. Виключно висока концентрація соляної кислоти у шлунковому соку акул, які проковтують великі компактні маси тваринної їжі. Її концентрація досягає у них 1,5 %. Роль соляної кислоти багатозначна. Вона виводить кальцій з луски, кісток, раковин. У кислому середовищі гинуть хвороботворні мікроорганізми, припиняється процес гниття. У шлунку морських рослиноїдних риб (сиганус) соляна кислота сприяє мацерації оболонок рослинних клітин.

Харчування риб сухим кормом не погіршує характеристик травлення. У шлунку хижих риб спостерігається досить висока активність колагеназ – ферментів, розчинюючих білок колаген.

Крім протеолітичних ферментів у шлунку риб встановлені ліполітичні і амілолітичні ферменти. Також не виключено, що невелика кількість рослинної клітковини в травному тракті риб розщеплюється під дією ферментів бактеріальної флори.

У шлунку риб встановлена висока активність лізоциму – ферменту, який пошкоджує полісахаридні оболонки багатьох мікроорганізмів.

Кишечник у щуки, як і у всіх хижаків, короткий і має небагато вигинів. Він починається від заднього кінця шлунка і відмежований від останнього сфінктером. Початковий його відділ тягнеться вперед паралельно шлунку і стравоходу. Недалеко від переднього кінця черевної порожнини кишечник круто повертає назад і йде вздовж вентральної стінки порожнини тіла до анального отвору. Кишку важко диференціювати на відділи, тому що вона не має яких-небудь помітних потовщень, ширина просвіту її поступово зменшується спереду назад. Однак за аналогією з вищими хребетними, невелику ділянку, що лежить відразу за шлунком, у котру впадають протоки жовчного міхура і підшлункової залози, називають дванадцятипалою кишкою. Весь кишечник, як уже зазначалося, підвішений на брижах, якими з'єднані і його окремі частини. Внутрішня поверхня всієї кишки вистелена численними дрібними ворсинками – виростами слизової оболонки.

В окуня кишечник довший, має значну кількість петель і відкривається назовні самотійним анальним отвором.

У сазана (коропа) кишечник представлений середньою кишкою, яку

важко розділити навіть на умовні відділи, оскільки вона представляє гістологічно однорідну трубку. Як уже вказувалося, умовно його можна розподілити на початковий, середній і кінцевий відділи. Краще застосовувати саме ці терміни, щоб не виникали асоціації з передньою, середньою і задньою кишкою інших хребетних. Початковий відділ дещо розширений, оскільки є аналогом шлунка. Він починається від стравоходу і йде по правому боці порожнини тіла вниз і назад, доходять майже до каудального кінця порожнини тіла. Середній відділ на своєму шляху вперед робить кілька вигинів. Кінцевий відділ лежить нижче плавального міхура і тягнеться в каудальному напрямку, закінчуючись анальним отвором.

Різні відділи кишечника мають однаковий покрив, що утворює характерний сітчастий вигляд.

Пряма кишка формує задній відділ кишечника, вона закінчується анальним отвором. Анальний отвір лежить на вентральній стінці тіла перед анальним плавцем, спереду від сечового і статевих отворів.

Пілоричні придатки – сліпі вирости, що сильно варіюють у різних видів риб за чисельністю та формою. В окуня є три пілоричні придатки. Вони розташовуються на початку кишечника, безпосередньо під шлунком. Пілоричні придатки по всій імовірності служать для збільшення всмоктувальної поверхні кишечника і, можливо, для виділення ферментів.

У акул, химер та осетрових кишечник короткий, але складно побудований. Він являє собою товстостінну трубку, всередині якої розміщена складка у вигляді спіралі – це так званий «спіральний клапан», який збільшує площу кишечника. Спіральна складка присутня у деяких лососевих, сигів і вальків.

Слизова оболонка кишечника представлена спеціалізованими епітеліальними клітинами – ентероцитами і слизовими бокалоподібними клітинами. Одноклітинні слизові залози продукують слиз, який складається із муцина. Інша група клітин – ентероцитів, відповідальна за вироблення кишкових ферментів. Характерною рисою ентероцитів є їх ворсинчаста поверхня, направлена в просвіт кишечника. Поверхня самих ворсинок також вкрита мікроскопічними мукоїдними нитками, які утворюють слизовий періцелюлярний шар – глікокаликс. На слизових нитках глікокаликса сорбовані молекули ферментів, які приймають участь у кишковому пристінному (мембранному) травленні.

Ферментативні процеси в кишечнику, які призводять до розщеплення складних хімічних з'єднань до більш простіших, відбуваються під дією кишкових соків і ферментів, сорбованих на поверхні кишечника. Це сприяє утворенню розчинних речовин, здатних до дифузії в слизове покриття кишкового епітелію та проникнення в його цитоплазму. В просвіт між мікроворсинками (0,01 – 0,02 мкм) досить легко проникають

великі органічні молекули, але не можуть проникнути більш крупніші клітини бактерій. Це захищає в деякій мірі речовини ферментативного гідролізу від поглинання бактеріями.

5.3 Травні ферменти і залози

Травні ферменти мають назву від тих речовин на які діють. Протеїни (білки) розщеплюються протеазами, карбогідрати (вуглеводи) – карбогідразами, нуклеїнові кислоти – нуклеазами, ліпіди (жири) – ліпазами. В апараті травлення риб існує не менше двох десятків різних літичних ферментів.

Протеази апарату травлення риб діляться на кислі шлункові, нейтральні і лужні кишкові. У тварин звісно декілька кислих протеаз: пепсин, парпепсин, гастриксин і химозин (ренін). Рахують, що кислою протеазою у риб є пепсин. Він синтезується разом з соляною кислотою клітинами трубчастих залоз шлунка і секретується в порожнину шлунку у вигляді неактивного «зимогена» – пепсиногена, який має молекулярну масу 40 000. Пепсин в кислому середовищі (рН 2 – 6) володіє протеазною, пептидазною і естиразною дією. Він гідролізує головним чином зв'язки ароматичних (тирозин, фенілаланін, триптофан) і дикарбонових (глутамінова, аспарагінова) амінокислот. Він гідролізує білки до крупних фрагментів – альбумоз і пептонів. При потраплянні кислого шлункового хімусу до кишечника він нейтралізується вміщуючими соду кишковими соками, секретами печінки та підшлункової залози і пепсин втрачає свою активність. Під час кишкового травлення пепсин, можливо, засвоюється разом з іншими харчовими білками.

Кишкові протеази також виділяються у вигляді неактивних зимогенів. Трипсин, химотрипсин виділяються в просвіт кишечника з підшлункової залози у вигляді трипсиногена і химотрипсиногена. Існування протеаз в клітинах травних залоз у формі зимогенів зберігає білкові структури клітин від їх руйнівної дії. Трипсин і химотрипсин, як і шлунковий пепсин, є ендопептидазами – розширюють внутрішні зв'язки в білкових молекулах, підготовлюють їх до подальшого руйнування.

Крім ендопептидаз підшлункова залоза секретує екзопептидази – це гідролази. Гідролази розщеплюють пептиди на більш прості фрагменти з приєднанням води. Серед них розрізняють карбоксипептидази і амінопептидази, здатні віддати кінцеві амінокислоти, діючи з карбоксильного або з амінного кінця молекули. Кишкові пептидази активні при рН 7 – 9. Олігопептиди розщеплюються трипептидазами і дипептидазами, локалізованими вже у самій поверхні мікроворсинок.

Протеазами також є ферменти, які розщеплюють сполучнотканинні

білки. Колагеназа розщеплює колаген шкіри, луски, плавців, кісток. Еластаза розщеплює еластин зв'язок. Фрагменти білкових молекул, портапляючи до ентероцитів шляхом піноцитозу, розщеплюються внутрішньоклітинними протеазами – катепсинами.

Карбогідрози, чи глюкозидази, розщеплюють складні цукри. Полісахариди (глікоген, крохмаль, декстрин, інсулін) розщеплюються поліазами, або полісахарозами. Олігосахариди (трисахариди, дисахариди) розщеплюються олигазами, чи олігосахаридазами. Структурні полісахариди рослин (целюлоза, лігнін, пентозан, манін) ферментами риб не розщеплюються, але ферментами мікрофлори кишечника можуть.

Амілази (а-амілаза, в-амілаза), діють на просторові ізомери цукрів, гідролізують крохмаль і глікоген до дисахариду мальтози. Глюкоамілаза розщеплює полісахариди до глюкози.

Карбогідрози володіють найбільшою активністю в нейтральному і слабкокислому середовищі (рН 6 – 7,5). Вони встановлені в усіх відділах апарату травлення. Карбогідразам близькі за функцією ферменти, які розщепляють полімери аміносахару. Хітиназа розщеплює полімер аміносахара – хітин, мукази розщеплюють муцин слизових залоз, лізоцим розщеплює полімери бактеріальних оболонок. Хітиназу знайшли у багатьох видів риб, але практично у всіх її активність обмежена. Можливо, хітиназа сприяє розчленуванню покривів комах, а не використанню хітина як поживної речовини.

Нуклеази деполімеризують нуклеїнові кислоти організмів, які вживаються рибами. Вони піддаються деградації за допомогою фосфатаз-нуклеотидаз. Певно, звісно про наявність у кишечнику риб неспецифічних лужних і кислих фосфатаз.

Ліпази каталізують гідролітичні відщеплення жирних кислот від нейтральних ліпідів (гліцеридів) і полярних ліпідів (фосфоліпідів, ефірів стеринів). Ефір холестерину розщеплює специфічний фермент холестеринестераза. Ферменти, розщеплюючи ефіри примітивних, розчинних у воді жирних кислот, мають назву естераз.

Травні ферменти мають чітко виражений рН оптимум дії. Оптимальні значення рН можуть декілька зміщуватись в залежності від субстрату, який необхідно розщепити. Наприклад, оптимум дії пепсину трішки змінюється в залежності від того, що слугує субстратом – гемоглобін, нуклеопротейд, альбумін або казеїн.

Застінні залози апарату травлення. Головним постачальником ферментів до кишечника є підшлункова залоза (панкреас). Серед рибоподібних спостерігається значне різноманіття її будови. У примітивних колоротих екзокринні клітини панкреаса розміщені прямо в кишковому епітелії, у деяких міксин існує також екзокринна панкреатична тканина в печінці. У пластинозубових панкреас являє собою окремий

компактний орган, його екзокринна залозиста тканина має окрему протоку до кишечника. Подібно побудована екзокринна панкреатична тканина у деяких кісткових риб (вугра). У більшості кісткових риб екзокринна тканина панкреаса має тенденцію до децентралізації. Частина її знаходиться у печінці, а інша частина – між печінкою і кишечником, в петлях кишечника. Кожна частка панкреаса має власні вивідні шляхи.

Велику роль у процесі травлення відіграє печінка та її секрет – жовч. Жовч виробляється клітинами гепатоцитами і по системі жовчних капілярів, судин стікає в протоку, яка відкривається в міхур. У жовчному міхурі відбувається згущення жовчі до вмісту сухої речовини приблизно 13 %, більше половини якої складають жовчні кислоти. Зелений або коричневий колір жовчі обумовлений присутністю жовчних пігментів, які є речовинами деградації гематину. Жовч вміщує значну кількість мінеральних катіонів і аніонів – кальцію, магнію, сульфату, карбонату. У ній знаходяться слизові мукоїди і полярні ліпоїди, вони відіграють зв'язуючу роль для поживних часточок. В жовчі встановлена амілазна, ліпазна і протеазна активність.

Серед речовин жовчі основну роль відіграють поверхнево-активні речовини – жовчні кислоти. Вони надають жовчі гіркому присмаку. Поверхнево-активні речовини сприяють розпаду крапель жиру і стабілізації жирової емульсії, що збільшує поверхню харчового жиру, з якою взаємодіють ліполітичні ферменти. Крім того, надтонка емульсія жиру всмоктується без кінцевого гідролізу. Жовчні кислоти можуть з'єднуватися з вищими жирними кислотами, роблячи їх розчинними у воді, що покращує їх засвоєння. Жовчні кислоти, які всмокталися разом із жиром, знову надходять до печінки і використовуються повторно.

Жовчний міхур при відсутності травлення, наповнюється жовчу і гладенька мускулатура в розслабленому стані. У зимуючої молоді корокових жовчний міхур сильно розтягнений і досягає розміру ягоди смородини. Специфічні гормональні дії, пов'язані з живленням і травленням, сприяють розслабленню сфінктера жовчної протоки та напруженню м'язових стінок міхура. В результаті цього жовч потрапляє в просвіт кишечника.

Адаптація травних ферментів до умов мешкання риб. В залежності від різного спектру живлення ферментні системи різних видів риб мають суттєву різницю. Наприклад, амілолітична активність кишечника коропа більше ніж у 10 разів вища, ніж у щуки. Біологія цих різниць зрозуміла – в раціоні хижака полісахариди відіграють незначну роль, складаючи не більше 2 – 5 % порівняно з коропом та іншими рибами, які вживають рослинну їжу.

Наших прісноводних риб можна розмістити по підвищенню амілолітичної активності в такій послідовності: щука, налим, окунь, лящ,

плотва, карась, короп. Різна у риб і активність інших ферментів. Наприклад, хижі риби із шлунком мають кислі протеази і високу колагенову активність. Активність кишкових лужних протеаз у всеїдних і хижих риб відрізняється менш істотно. Всеїдні і рослиноїдні риби потребують білка не менше, ніж хижі.

Більш того, організм пристосовується повніше забирати з їжі дефіцитні речовини та ігнорувати речовини, надходячи у великій кількості.

Адаптація до температури середовища спостерігається як на видовому, так і на індивідуальному рівні. Травна активність деяких полярних риб (нототенія), досить висока, що дозволяє цим риbam при температурах, близьких до 0 градусів, рости досить швидкими темпами. Ферментативна активність при пониженні температури підвищується. Адаптація відбувається як шляхом посилення синтезу ферментів, так і шляхом підвищення їх питомої активності. Процес адаптації має свої обмеження. Звісно, що молодь камчатського лосося-нерки взимку в озері при температурі 4 градуса не перестає жити зоопланктоном, але їжа засвоюється досить погано. Тому, не зважаючи на високі індекси наповнення шлунку, молодь за зиму помітно виснажується. А в океані при подібній температурі води лосось інтенсивно засвоює їжу і швидко зростає. Взагалі процес ферментативної адаптації у риб продовжується до 10 – 15 діб.

5.4 Засвоєння їжі

Природна тваринна їжа перетравлюється і засвоюється рибами досить добре. Г.Г. Вінберг запропонував рахувати, що природна їжа засвоюється рибами на 80 %. За відсутності переїдання білки, жири і вуглеводи з'їденої їжі (риб, комах, ракоподібних, олігохет і моллюсків) засвоюються, як правило, навіть краще – досить часто перевищує 90 %. Всмоктуються навіть білки луски і кісток риб. Значно менше доступніші травним ферментам водорості, жорстка рослинність, детрит, бактеріальна маса. Лише частина бактеріальних клітин втрачає цілісність, і їх вміщуване стає доступним ферментам. Частина водоростей після перебування у кишечнику молодих рослиноїдних риб залишається життєздатною.

Багато проблем виникає у зв'язку з засвоєнням сухих комбікормів. Білки і жири сухих комбікормів засвоюються добре, якщо агрегатний стан корму дозволяє травним сокам проникати до частинок їжі. При виготовленні кормів сухі інгредієнти підлягають розтиранню, а потім сухому чи вологому пресуванню. Пресовані частинки роз'єднуються в апараті травлення досить легко, але проникнення соків в частинки залежить від їх властивостей і товщини розмелювання. Більш тонке подрібнення сприяє збільшенню поверхні контакту частинок з молекулами

ферментів. Речовинами для виготовлення кормів для риб слугують різні відходи харчової промисловості, які висушують для кращого зберігання. Це – зернові відходи та рештки від їх переробки, м'ясо-кісткова мука із риби і різні відходи.

При тепловій обробці корму інколи змінюється доступність окремих цінних елементів живлення, наприклад амінокислоти лізину. Таке явище погіршує поживність корму, тому що в рослинних інгредієнтах кормів лізин і без того є дефіцитним елементом.

Доступність крохмалю дії травних ферментів також залежить від його обробки. Структурними елементами цієї речовини є амілоза і амілопектин. Амілоза досить легко і без залишків розщеплюється на мономери. У молекулі пектину існує важкодоступна серцевина, вміст якої може досягати 40 %. Засвоєння крохмалю суттєво покращується після розчинення, проварювання та желатинізації (обробка в автоклаві при температурі 120 градусів).

Засвоєння рибами харчових жирів, як правило, добре. Під час ферментативної обробки (мацерації) кормових організмів у шлунку чи передньому відділі кишечника жирові речовини піддаються дії ліпаз, ще будучи у стані дисперсії у клітинних структурах жертв. При виготовленні сухих кормів зазвичай використовують рідкі жири і олії, які змішують з сухими інгредієнтами корму. Вони бувають сильно диспергійованими. Гірше доступні ліпазам тверді жири, вміщуючи з'єднання пальмітинової і стеаринової жирних кислот.

Навіть ферментативна обробка їжі є тільки об'єктом засвоєння. Засвоїти речовину, зробити її своєю, це значить ввести її до складу клітин і внутрішнього середовища організму. Існує декілька шляхів засвоєння речовин в апараті травлення: фагоцитоз, піноцитоз, активне всмоктування низькомолекулярних речовин, пасивне всмоктування речовин за інгредієнтом концентрації.

Фагоцитоз (поїдання) – захоплення клітинами кишкового епітелію оформлених нерозчинених частинок, можливо, має деяке значення в засвоєнні рибами поживних речовин. Фагоцитарну здібність надають поверхні ентероцитів поміж ворсинками в'їчастої облямівки. Тому для фагоцитозу частки повинні бути мілкими – в декілька мікрометрів. Експериментально доведено, що ентероцити захоплюють не всі частки. Деяка кількість кормових речовин може надходити у внутрішнє середовище організму в нерозчинному вигляді.

Піноцитоз (всмоктування) – захоплення ентероцитами краплинок рідини – відіграє помітну роль в засвоєнні. У риб не встановлено в кишечнику специфічних піноцитозних ділянок, які існують у ссавців. Можливо, всі ентероцити здатні до інвагінації і захопленню рідкої речовини кишечнику. Разом із рідиною захоплюються всі розчинені і

емульговані речовини. В ентероцитах встановлені незруйновані до кінця молекули білків, мічені флюоресцентним фарбником. Піноцитуються найдрібніші крапельки жирових речовин. Склад цих крапель буває досить складним і відображає жировий склад їжі. Значна частина жиру засвоюється шляхом піноцитозу у вигляді емульсії розчинних ліпідів і ліпоїдів, три-, ді- і моногліцеридів, фосфоліпідів, стеринів і їх ефірів. При піноцитозі усі розчинні речовини – солі, цукор, амінокислоти, вітаміни – повинні засвоюватися у тому відношенні, в якому вони знаходяться у хімусі. Склад піноцитозних міхурців переднього відділу кишечника представлений в основному жировими речовинами, а в задніх відділах кишечника – білками.

Швидкість всмоктування, як і швидкість інших видів засвоєння, може бути охарактеризована часом, який необхідний для засвоєння в кишечнику половини речовин. Чим коротший цей час, тим краще засвоюються речовини. Наприклад, розчинена глюкоза всмоктується приблизно в три рази швидше, ніж розчин крохмалю, для засвоєння якого необхідний ще гідроліз. Приблизно так же швидко, як глюкоза, всмоктуються розчинені амінокислоти. Декілька повільніше засвоюються мінеральні солі. Досить повільно засвоюються жирові речовини. Отримані дослідниками данні вказують, що розчинні солі фосфору засвоюються набагато краще, ніж його нерозчинні з'єднання.

У кишечнику засвоюються не тільки поживні, але і шкідливі для організму речовини, які знаходяться в їжі – солі свинцю, ртуті, кадмію, отрутохімікати та погано пахучі речовини кормових інгредієнтів. При вирощуванні товарної риби слід мати на увазі, що всі ці речовини можуть акумулюватися в рибі.

Засвоєння одного і того ж корму погіршується по мірі збільшення інтенсивності живлення. Засвоєння поживних речовин їжі має в цілому задовільні показники при низькій або середній інтенсивності годівлі. При посиленій годівлі настає погіршення засвоєння їжі. Під час невисокої інтенсивності годівлі можуть добре засвоюватися навіть речовини, які постійно погано всмоктуються.

У кінцевих ділянках кишечника риб завершуються процеси розщеплення і всмоктування поживних речовин. Тут відбувається всмоктування води і хімус перетворюється в екскременти, представляючи собою залишки нерозщепленої їжі, бактеріальну масу і ендогенні речовини. Обезводнення фекалій у риб відбувається у меншому ступені, ніж у теплокровних тварин. Вологість екскрементів не нижче 90 %. Екскременти вкриваються великою кількістю слизу і виводяться із організму у вигляді ниток або часток під впливом перистальтичних рухів кишечника.

Питання для самоперевірки

- 1.** Охарактеризувати захоплення і поїдання їжі рибами.
- 2.** Охарактеризувати інтенсивність живлення риб.
- 3.** Величина одноразового прийому їжі.
- 4.** Час перебування їжі у апараті травлення.
- 5.** Яка будова і функція шлунку?
- 6.** Яка будова і функція кишечника?
- 7.** Будова і функція ротової порожнини, зубів і глотки.
- 8.** Ферментні процеси у шлунку і кишечнику.
- 9.** Характеристика застінних травних залоз (печінки, підшлункової залози).
- 10.** Процес засвоєння їжі.
- 11.** Характеристика фагоцитозу і піноцитозу кишковим епітелієм.

6. ДИХАННЯ ТА ІНШІ АСПЕКТИ ГАЗООБМІНУ

Вода важча за повітря у 800 разів, у 60 разів більш в'язка, дифузія кисню в ній відбувається у 10 000 разів повільніше, кисню в ній міститься у 30 разів менше, ніж у повітрі. Це значить, що для забезпечення організму необхідною кількістю кисню потрібно прокачувати через органи дихання води в 30 разів більше за об'ємом і в 20 000 разів більша за масою, ніж повітря. При цьому опір води і повітря дихальним рухам просто не підлягають виміру. Це значить, що будова зябрового апарату риб повинна бути принципово іншою за легені тварин, які дихають повітрям.

6.1 Будова і функція зябер та плавального міхура

Органи дихання кісткових риб так само, як і більшості водних хребетних, пристосовані до обміну газами між кров'ю та водою і представлені зябрами. На відміну від хрящових, костисті риби мають тільки чотири повні зяброві дуги (п'ята редукується), а отже, і чотири повні зябра.

Так само, як і в акул, кожна зябра складається з двох напівзябер. Однак, міжзяброва перегородка, що поділяє дві напівзябри, відсутня внаслідок чого кінці пелюсток залишаються більш-менш вільними.

Кожна окрема напівзябра – досить складно побудований орган, основною функцією якого є обмін киснем і вуглекислотою між кров'ю і зовнішнім середовищем. У зв'язку з цим, зябра складаються з численних тонкостінних зябрових пелюсток, що мають велику поверхню. До кожної пелюстки підходять кровоносні судини, що розгалужуються тут на сітку капілярів. Через тонкі стінки капілярів і зябрових пелюсток у навколишнє середовище виділяється вуглекислий газ, а в кров надходить кисень. Окислена, багата киснем кров відтікає від зябер по виносним кровоносним судинам, а потім розноситься по всьому тілу.

Дихальна система костистих риб характеризується загальною для кісткових риб будовою зябрового апарата, пристосованого до оперкулярного типу дихання, при якому акт дихання відбувається за рахунок руху зябрової кришки. Цими рухами вода, що надходить у ротову порожнину через рот, всмоктується через зяброві щілини і зябра у білязяброву порожнину, а потім виштовхується з неї через загальний оперкулярний отвір назовні. Весь вісцеральний апарат, включаючи щелепний апарат, під'язиковий і зябровий, представляє складну рухову систему, об'єднану в одне ціле зв'язками і м'язами.

Зябра у кількості чотирьох пар лежать у передньому відділі апарату

травлення, стінки якого вони, власне, і складають.

Між окремими зябрами, а також між першою зяброю і зябровою кришкою знаходяться отвори – зяброві щілини, через які порожнина глотки сполучається з порожниною підзябрової кришки. Остання зяброва щілина між зяброю і стінкою тіла неповна, тому що майже по всій довжині затягнута сполучнотканинною перетинкою.

Кожна зябра складається з двох частин: верхньої, більш коротшої, що тягнеться назад майже горизонтально, і нижньої, довгої, що йде вперед і вниз, прикріплюючись своїм переднім кінцем до непарного елемента, що з'єднує зяброві дуги обох сторін. Зяброва дуга лежить в основі зябра. Вона складається з чотирьох елементів, однак тут вони вже кісткові, а не хрящові. На поперечному розрізі зяброва дуга має V-подібну форму, загострений кінець її спрямований медіо-краніально. Зовнішні поверхні кута покриті відносно великими кістковими пластинками – зябровими тичинками, розділеними одна від одної сполучнотканинними прошарками. За допомогою сполучної тканини ці пластинки приєднуються і до зябрової дуги. Зовнішня поверхня пластинок покрита численними зубчиками, гострі кінці яких спрямовані у бік глотки. Зверху пластинка покрита епітелієм, так що назовні стирчать тільки вістря зубчиків.

У окуня тичинки мають форму невеликих виростів, так що тут добре видно їхнє розташування в два ряди. Під лупою чітко видні гострі зубчики, що виступають на їхній поверхні.

У коропа зяброві тичинки могутні, мають вигляд вертикально поставлених лопатей. Їхній край, спрямований у глотку, розсічений.

Тичинки є своєрідним фільтром, що перешкоджає вимиванню їжі з глотки через зяброві щілини разом з водою. Тому їхня форма і число значно варіюють у різних видів залежно від роду їжі. Щука, що харчується великою здобиччю, має тичинки, що скоріше відіграють роль зубів, які сприяють утриманню їжі.

У внутрішній частині V-подібної зябрової дуги лежать дві великі кровоносні судини. Привідна зяброва артерія лежить більш каудально, ближче до основи зябрових пелюсток. По цій судині венозна кров притікає до зябрових пелюсток. Виносна зяброва артерія лежить ближче до передньої частини, тобто безпосередньо прилягає до кісткової зябрової дуги. Дрібні капіляри несуть у цю судину артеріальну кров із зябрових пелюстків.

Зяброві пелюстки – тонкі вирости ектодермального походження, що сидять уздовж заднього краю зябрової дуги. Вони багаті кровоносними судинами, від чого колір їх у свіжої риби темно-червоний. Саме в зябрових пелюстках відбувається обмін киснем і вуглекислим газом між кров'ю і водою.

При детальному розгляді зрізу зябер під лупою можна бачити, що

кожна пелюстка має приблизно трикутну форму. Основою трикутника є задній край зябрової дуги, а вершина спрямована назад, пелюстки по черзі відігнуті більше в правий або лівий бік, так що фактично на зябровій дузі пелюстки розміщені у два ряди.

Несправжня зябра розташована у окуня на внутрішній частині зябрової кришки, напроти верхнього кінця першої зябрової дуги. Вона невелика з добре помітними окремими зябровими пелюстками.

У щуки положення несправжньої зябра майже таке ж – біля переднього верхнього кінця першої зябрової дуги, але ззовні, особливо на фіксованому матеріалі, вона майже не видна. На свіжих екземплярах її можна бачити як прозору червонувату пляму. У сазана (коропа) несправжня зябра має подібну будову.

Функція несправжньої зябра ще не зовсім вивчена. Як орган дихання, вона функціонує у мальків риб. У дорослих – несправжня зябра забезпечується артеріальною кров'ю і функціонує як залоза внутрішньої секреції та орган, що сприяє додатковому виділенню вуглекислого газу з крові, акумулюючи кисень. Цей кисень використовується через кровоносну систему тканинами голови при нестачі кисню у воді.

Дихальний епітелій знаходиться на тоненькій і пружній сполучнотканинній базальній мембрані. В пелюстках знаходяться клітини трьох видів: респіраторні, приймаючі участь у газообміні; опорні виконуючі опорну функцію; слизові, виробляючі слиз, з яких відділяються різні механічні домішки і паразити. Здатні до регуляції капіляри зябрових пелюсток. При гуморальній або нервовій дії вони можуть розширюватись або звужуватись, регулюючи при цьому рух крові.

Загальна площа дихальної поверхні зябер залежить від виду риб. Оснащення риб зябровою поверхнею необхідно характеризувати площею зябрової поверхні, віднесеної до 1 г маси тіла. Наприклад, активні пелагічні риби мають велику дихальну поверхню, яку можна порівняти з поверхнею легень людини – десятки квадратних сантиметрів на кожен грам тіла. Оснащення дихальною поверхнею малорухомих риб в десятки разів менше і може досягати 1 – 2 см/г. У риб, які досить швидко плавають, вода через ротовий отвір надходить до ротової порожнини, а потім протікаючи через зябра виходить в зяброві щілини назовні. Подібний процес характерний для тунців, макрелей і деяких акул. Опір зябрової сітки у риб з масою тіла в декілька сотень грамів складає 0,5 – 0,7 Па. Для подолання такого опору, за розрахунками Робертса (1975), необхідна мінімальна швидкість 0,5 – 0,6 м/с.

Більшість риб використовує активний механізм, який має назву зябрового насоса. Він складається з ротової порожнини і зябрової порожнини – простору між зябрами та зябровою кришкою. Кожна із цих порожнин може функціонувати окремо. Можна навіть говорити про

нагнітаючий ротовий насос і всмоктуючий оперкулярний насос.

Акт дихання у костистих риб відбувається в такий спосіб: при відведенні зябрової кришки в боки тонка складка, що лежить по задньому її краю, щільно прилягає до стінки тіла і не дає воді проходити у зяброву ділянку через зовнішню щілину. В результаті створеного у порожнині під зябровою кришкою негативного тиску, вода з ротоглоткової порожнини потрапляє в порожнину під зябровою кришкою, омиваючи зяброві пелюстки. При стисканні зябрових кришок зяброві пелюстки кожного зябра розходяться в боки до зіткнення з пелюстками сусіднього зябра і перешкоджають виходу води в порожнину глотки. Під тиском зябрової кришки вода піднімає шкірну складку і виходить назовні через щілину за зябровою кришкою. У зв'язку з оперкулярним типом дихання розвиваються особливі м'язи, що приводять і відводять зяброву кришку.

Риба прокачує через зябра за добу не менше 1 куб м води на 1 кг маси тіла. Кровотік в капілярах респіраторного епітелію направлений назустріч течії води, яка протікає через зябра. Завдяки цьому кров, проходячи по капілярам, постійно контактує з водою, яка насичена киснем. Кисень дифундує в кров з води завдяки різниці концентрацій – градієнту. Якщо парціальний тиск кисню у воді буде меншим ніж у крові, то кисень буде надходити з організму до води. Подібні явища можна спостерігати, якщо помістити рибу до водойми з незначним вмістом кисню.

За нормальних умов риба досить ефективно вживає кисень з води. Риби використовують з води 30 – 70 % розчиненого кисню, а людина з повітря тільки 25 %. Кисень використовується з води тим ефективніше, чим довше його контакт із зябрами риби, чим нижчий парціальний тиск кисню у венозній крові і чим вище співвідношення гемоглобіну з киснем.

Плавальний міхур генетично пов'язаний із апаратом травлення, тому що представляє не що інше, як випинання верхньої стінки переднього відділу травної трубки, однак функціонально не має ніякого відношення до травлення. У щуки плавальний міхур має вигляд довгого, напівпрозорого наповненого газом мішка, що займає всю дорсальну частину порожнини тіла. На поверхні міхура добре видні тонкі кровоносні судини, що підходять сюди від спинної аорти. Паралельно їм йдуть венозні судини, що несуть кров від стінок плавального міхура до задніх кардинальних вен. У щуки, як і в інших відкритоміхурових риб, плавальний міхур протягом усього життя зберігає зв'язок зі стравоходом через невеликий повітряний канал.

Повітряний канал. Уздовж верхнього боку шлунка і стравоходу проходить вузький жировий тяж. Приблизно на рівні заднього краю зябрових пелюсток він повертає нагору і прикріплюється до дорсальної стінки порожнини тіла. Приблизно під місцем його вигину лежить протока плавального міхура. Поруч із протокою в брижах проходять судини, що

несуть кров від черевно-брижової артерії до газової залози плавального міхура, а також вени. Через цю протоку у щуки та в інших відкритоміхурових риб, із плавального міхура видаляється надлишок газів. Гази для наповнення міхура виділяються з крові спеціальною залозою, що лежить всередині міхура. Стінки міхура відносно товсті і складаються з декількох шарів. Зовнішній шар найщільніший, а внутрішній – тонкий і еластичний.

Газова залоза, або червоне тіло займає у щуки весь передній кінець плавального міхура. Вона червонуватого кольору (на фіксованому матеріалі бура) від великої кількості капілярних судин і представляє потовщення м'якої внутрішньої оболонки плавального міхура. Залоза виробляє секрет, що, мабуть, і сприяє виділенню газу з крові. Діяльність залози регулюється гілками блукаючого нерва.

У сазана, коропа плавальний міхур складається з двох відділів, розділених перетяжкою, але сполучених один з одним. Перетяжка проходить, приблизно, у середній частині міхура, нарівні покриваючої його лопаті тулубової нирки. У сазана повітряний канал починається від задньої половини плавального міхура. Практично на рівні звуження плавального міхура, майже на медіальній лінії вентральної стінки задньої камери, виходить тонкостінна трубка повітряного каналу. У невеликих риб стінки каналу тонкі, прозорі і видно, що канал заповнений повітрям, це добре відрізняє його від кровоносних судин. У великих риб стінки каналу щільніші, канал тягнеться вперед вздовж вентральної стінки плавального міхура. Перед впаданням у стравохід канал трохи розширюється і стінки його стають товстішими.

Верхня частина передньої стінки плавального міхура у правому і лівому куті з'єднані за допомогою зв'язок із заднім кінцем однієї з кісточок веберового апарата, який функціонально відноситься до органів чуття але онтогенетично пов'язаний з плавальним міхуром.

Стінки плавального міхура складаються з щільної двохшарової зовнішньої оболонки і тонкої внутрішньої. Газова залоза у коропа розташовується в передньому відділі вентральної стінки задньої камери міхура. Макроскопічно вона слабо помітна, але її положення легко встановити за крупною артеріальною судиною, яка тягнеться вздовж повітряного каналу.

У окуня, що відноситься до закритоміхурових риб, дорослі форми не мають протоки, яка з'єднує міхур зі стравоходом. Сам міхур більш тонкостінний. Газові залози лежать на вентральній стінці передньої частини міхура і мають вигляд невеликих лопатей, центральна частина яких зайнята сплетенням кровоносних судин, а краї утворені тканиною залози. До окремих часток підходять гілочки кровоносних судин, що йдуть від загальної артерії.

Для виділення газів з міхура служить спеціальне утворення – овал, що лежить на дорсальній поверхні задньої частини плавального міхура. Цей отвір у внутрішній оболонці міхура має по краях мускулатуру і тому здатний змінювати розміри. Через овал гази мають доступ до середнього багатого венозними судинами шару, де і відбувається їхнє поглинання кров'ю. Венозна кров потім надходить у задні кардинальні вени. Тому що внутрішня оболонка плавального міхура, імовірно, непроникна для газів, що виходять із плавального міхура.

Веберів апарат, характерний для коропових риб – складно влаштований орган, що передає зміни тиску зовнішнього середовища в порожнину внутрішнього вуха. У його утворенні беруть участь плавальний міхур, кісточкові елементи перших хребців і виріст перілімфатичної порожнини внутрішнього вуха.

Функція веберового апарату полягає в передачі сприйманих плавальним міхуром звукових коливань і змін зовнішнього тиску. Передній відділ плавального міхура, або «веберівська повітряна камера», спеціалізований для цих функцій і відділений від задньої гідростатичної частини вузькою протокою, що може замикатися. При збільшенні тиску відбувається стиснення стінок плавального міхура, що приводить до зміни положення заднього відростка *тринової кісточки* і передається через серію кісточок на непарний перілімфатичний синус і потім на ендолімфу, що і викликає подразнення чутливих закінчень у саккулосі.

Функція плавального міхура досить різноманітна. Здавна вважалося, що плавальний міхур – гідростатичний орган. Зміна його об'єму змінює питому вагу риби, що дозволяє їй спливати, занурюватися або залишатися на певній глибині без значної роботи локомоторних м'язів. Зв'язок плавального міхура з веберовим апаратом вказує на його функцію як органа, що сприймає звукові коливання і бере участь у визначенні глибини занурення риби.

Деякі риби за допомогою плавального міхура можуть видавати звуки. Крім того, плавальний міхур може бути додатковим органом дихання.

6.2 Шкіра та повітряне дихання риб

Спеціальні дослідження ролі шкіри в дихальних процесах цілого ряду риб показали, що частка шкірного дихання у дорослих риб коливається від 3,2 до 24 %. Найбільшу роль шкіра відіграє у диханні вугра і коропа. Слід відзначити, що наявність та розвиток луски практично не впливає на частку шкірного дихання. Розрахунки свідчать, що при однакових умовах шкірне дихання ненабагато перевищує вживання кисню самою шкірою, так що роль шкірного дихання в загальному балансі кисню у тілі риби

незначна.

Обмежена роль шкіри у газообміні риб також виходить з морфологічного співвідношення. Площа шкіри наближається до площі поверхні зябер лише у малорухомих донних видів риб, таких як вугор. В загальній площі поверхні шкіри в 3 – 6 разів менша від поверхні зябер, а у активних пелагічних видів риб, таких, як тунці, макрелі, оселедці дихальна поверхня зябер перевищує поверхню тіла у 10 – 12 разів. Кровообіг шкіри також в декілька разів бідніша. Крім того, і це найважливіше, товщини тканинної межі поміж водою і кров'ю у зябрах досить мікроскопічна (тунці – 0,1 – 1 мкм, камбали – 2 – 5 мкм, форель – 5 – 6 мкм) і в десятки разів менша, ніж у шкіри. Дифузія кисню через шкіру ускладнюється також наявністю щільної луски та слизового шару.

Все вище перераховане не відноситься до ранніх стадій розвитку риб. Газообмін ембріону виконується через всю його поверхню тіла. Загальна площа поверхні ембріону досить велика, що пов'язано з його малими розмірами і розповсюдженістю тканин на поверхні жовтка. На пізніх стадіях ембріогенезу жовтковий міхур добре кровопостачається і виконує роль органу дихання. Також рахують, що шкіра відіграє значну роль у диханні антарктичних білокрівок.

Не дивлячись на незначну роль шкірного дихання, в деяких випадках воно здатне забезпечити життєдіяльність риб поза водою, тому що на повітрі у зябер спостерігається злипання і їх дихальна функція значно погіршується. Це дозволяє транспортувати товарну рибу, таку, як короп, линь, карась, сом, щука без води. Якщо знизити рівень газообміну у риб, зменшивши температуру повітря до 0 – 10 градусів, і періодично зволожувати її поверхню, вона буде залишатися живою на протязі декількох годин.

Повітряне дихання риб. Мешкання у водоймах з постійно або періодично низьким вмістом кисню у воді виробило у багатьох видів риб здатність використовувати для дихання кисень повітря. Більшість повітрям дихаючих риб мешкає у теплих водах, але і в помірному кліматі є декілька цих видів (бичок-пісочник).

Простий спосіб використання повітря складається із захоплення ротом бульбашок повітря, аерації цими бульбашками води в ротовій порожнині та пропусканні збагаченої киснем води через зябра. Подібний процес спостерігається під час недостатчі кисню у воді.

Механізм промивання зябер водою, збагаченою киснем повітря, призвів в ході еволюції до таких пристосувань: 1) повітряного дихання за рахунок зябер, які не спадаються на повітрі; 2) диханню за рахунок слизової оболонки ротової порожнини; 3) кишковому і шлунковому диханню; 4) використанню надзябрового і лабіринтового органу; 5) диханню за допомогою плавального міхура. У дводішних риб із

плавального міхура сформувались примітивні легені. Чим краще у риб розвинуто повітряне дихання, тим зменшується частка зябрового. У повітрям дихаючих риб пелюстки знаходяться далеко одна від одної і тому вони не спадають на повітрі. У деяких бичків газообмін разом із зябровим може відбуватися і в ротовій порожнині, слизова оболонка якої сильно насичена капілярами. Риба повітря захоплює ротом, кисень проникає в зяброві капіляри та капіляри ротової порожнини, а залишки виділяються через ротову порожнину.

6.3 Дихальні функції крові

Оточуюча рибу вода є донатором кисню, акцептором є жива тканина, а кров – постачальником. У деяких риб, наприклад антарктичних білокрівок, які мешкають в області постійно низьких температур і високого вмісту кисню, кров не має еритроцитів і гемоглобіну. Тому киснева ємність їх крові приблизно подібна до солонуватої води. Коли вміст кисню у плазмі крові зменшується, то посилюється обмін речовин, підвищується температура тіла і м'язова активність.

Наявність еритроцитів і гемоглобіну збільшують кисневу ємність крові в багато разів. 1 грам гемоглобіну зв'язує 1,9 мг кисню. Увесь гемоглобін міститься в еритроцитах, кількість яких також різниться у різних видів від 0 до 4 млн/мм кубічний крові. Вміст у крові червоних кров'яних клітин – еритроцитів, може характеризуватися часткою об'єму крові, який займають кров'яні клітини, тому що еритроцити складають біля 99,9 % всіх клітин крові. Ця характеристика крові отримала назву гематокрит. Гематокрит визначається шляхом відокремлення клітин крові від плазми за допомогою центрифугування у градуйованих пробірках. У крові коропа знаходиться 20 – 40 % еритроцитів (гематокрит 20 – 40). У активно плаваючих риб, таких як: оселедці, скумбрія, ставрида, гематокрит іще вищий – до 60. Вміст гемоглобіну в крові риб коливається у широких межах – від 1,5 до 15 мг в 100 мл. Кількість гемоглобіну може змінюватися в процесі онтогенезу. Наприклад, у склоподібних личинок вугра гемоглобіну зовсім немає, а у дорослих особин його багато.

Концентрація гемоглобіну тісно пов'язана з розчиненням у воді киснем. Важливою характеристикою гемоглобіну є концентрація, при якій гемоглобін «заряджений» на 50 %. При такій концентрації вживання рибою кисню з води неможливо і риба звичайно гине. Із цього правила є винятком – карасі та деякі азовські бички, але особливі властивості цих риб пов'язані не з характеристикою їх гемоглобіну, а з якимись іншими механізмами стійкості до недостачі кисню.

Риби, які здатні жити при незначній концентрації кисню у воді, мають гемоглобін, котрий «заряджається» при більш низьких показниках

насичення води киснем (короп), ніж гемоглобін риб, існуючих у більш аерованих водах (форель, лосось, осетр). Гемоглобін характеризує величина зарядження, дорівнююча 50 %, яка взагалі буває у венозній крові, та зарядження, наближеної до 100 % - ідеал насичення артеріальної крові.

Насиченість гемоглобіну киснем змінюється у однієї і тієї ж особини в залежності від умов мешкання, і особливо від температури води. Важливе значення у віддаванні тканинам кисню гемоглобіном відіграє так званий ефект Рута – залежність зарядження гемоглобіну від вмісту вуглекислоти у крові. При високому парціальному тиску вуглекислоти гемоглобін гірше зв'язує кисень і досить легко його віддає. Разом з властивостями гемоглобіну розряджатися в умовах пониженого насичення води киснем ефект Рута дозволяє гемоглобіну виконувати його функцію переносника кисню. У глибині тіла тканини вживають кисень з плазми та міжтканинної рідини і виділяють еквівалентну кількість вуглекислоти. У подібних умовах відношення гемоглобіну з киснем зменшується і він віддає більше половини зв'язаного кисню. В зябрах вуглекислота виходить у зовнішнє середовище, парціальний тиск кисню зростає, що сприяє повному зарядженню гемоглобіну киснем.

Ще одна важлива властивість гемоглобіну полягає в ефекті Бора – зменшення насичення гемоглобіну киснем при підкисленні середовища. Цей ефект має відношення до розрядження гемоглобіну в глибоких тканинах під час інтенсивної м'язової роботи, коли виділяється велика кількість молочної кислоти, що підкислює плазму крові. Ефект бора відіграє звісну роль у газовій залозі, котра наповнює газами плавальний міхур риб.

6.4 Регуляція дихання

Стійкість до дефіциту кисню характеризується двома показниками – поріговим рівнем і критичним рівнем вмісту у воді розчиненого кисню. Поріговий вміст є межею виживання. При концентрації кисню нижче за порігову припиняється його вживання і настає смерть. Нижче критичної концентрації кисню спостерігається пригнічення життєдіяльності, яке відбувається від недостатньої кількості кисню для виконання в повному об'ємі аеробних процесів. Нижче критичного рівня вживання кисню рибами зменшується, а нижче порігового рівня практично припиняється. При гіпоксичних умовах в організмі накопичуються недоокислені речовини обміну, насамперед речовини анаеробного гліколізу – молочна кислота.

Карасі, ротани і деякі інші риби – анаеробіотики також не можуть постійно жити при повній відсутності кисню у воді. Анаеробіоз цих риб може продовжуватись лише короткий час. Можливо, спочатку

використовується кисень плавального міхура, а потім глікоген печінки і м'язів. Чим нижча температура води, тим довше карасі можуть протриматися в безкисневому водному середовищі – навіть до декількох діб. Риба при цьому не впадає в анабіоз, хоч і стає малорухомою. Анаеробіоз досить широко розповсюджений серед безхребетних, насамперед у двохстулкових моллюсків приливної зони морів. Ці тварини живуть, зімкнувши стулки під час відливу, за рахунок накопичення у тілі глікогену. Анаеробіоз у риб недостатньо досліджений.

Як порогові, так і критичні концентрації кисню є досить умовними величинами. Вони достатньо показові, якщо визначаються в стандартних умовах при певній температурі у адаптованої зголоднілої риби, по можливості, позбавленої зовнішніх подразників. Порогові і критичні концентрації кисню збільшуються з підвищенням температури.

Під час критичної концентрації кисню риба хоч і не гине, але зростає повільно. Для нормального росту різних видів риб необхідні більш високі концентрації кисню.

Доступність кисню є фактором, обмежуючим інтенсивність його вживання. Якщо рибу заставляти рухатися з такою інтенсивністю, яку допускає вміст кисню, і зменшувати інтенсивність руху по мірі зниження вмісту кисню у респірометрі, то можна встановити залежність максимальної для даного виду швидкості вживання кисню від його вмісту у воді. Інтенсивність вживання кисню не підвищується при подальшому збільшенні його концентрації шляхом насичення води чистим киснем. Чим більше кисню у воді, тим повільніші дихальні рухи риб. Риби, можливо, мають рецептори реагуючі на понижений вміст кисню у плазмі крові. Морфологи і фізіологи рахують, що ці чутливі рецептори локалізовані в передній частині спинної аорти, а їх центри – в довгастому мозку. При підвищеній концентрації кисню у плазмі крові дихальні рухи стають повільними, а серцева діяльність послаблюється.

Крім зміни частоти дихальних рухів та ударного об'єму серця, вплив дихального центру проявляється у зміні кровотоку в зябрових пелюстках. Дія адреналіну спричиняє розширення капілярів, що сприяє збільшенню ефективності газообміну. Дія ацетилхоліну, навпаки, зменшує кровообіг і газообмін. Посилення обміну речовин, наприклад, з підвищенням температури, прискорює частоту дихальних рухів до певних меж.

Деякою здатністю до регулювання газообміну володіє навіть ікра риб на ранніх стадіях розвитку, у неї за відсутністю достатньої концентрації кисню посилюється плазматична моторика. У дорослих риб з підвищенням температури прискорюється частота зябрових рухів, що разом з посиленням кровотоку призводить і до посилення газообміну.

Найбільше вживання кисню спостерігається у риб під час інтенсивного плавання та міграції на далекі відстані. Досить добре вивчені

у цьому відношенні лососі, але такі пелагічні мігранти як тунці, здатні вживати ще більше кисню. Максимальні рівні вживання кисню лососями масою до 3 кг знаходяться у межах 700 – 900 мг/кг. За деякими свідченнями ембріони і личинки риб вживають кисень до 1000 мг/кг. Цьоголітки коропа під час зимівлі вживають кисню 10 – 20 мг/кг, а молодь коропа влітку вживає 200 – 400 мг/кг.

Перенасичення води газами може призвести до негативних наслідків. Під час перенасичення газу не миттєво виділяються із води, а через певний проміжок часу. За цей час риба, котра мешкає у воді, також стає перенасиченою газами. Виділення бульбашок відбувається в тканинах риби. Бульбашки розривають шкіру і плавці, видавлюють очі, закупорюють кровоносні судини.

Перенасичення води киснем досить рідко викликає бульбашкову хворобу, тому що кисень вживається тканинами. Для виникнення бульбашок кисню у тілі риби необхідно не менше ніж 200 % перенасичення води киснем. Більше того, навіть при 350 % перенасиченні води киснем утворення бульбашок у тілі риби спостерігається не часто. Перенасичення води киснем спостерігається у водоймах під час яскравого освітлення і сильного розвитку зелених водоростей.

Погані наслідки також спостерігаються при перенасиченні води газоподібним азотом. В подібному випадку враження личинок лососевих спостерігається вже при 103 – 104 % перенасиченні води азотом, а для дорослих особин смертельним є 118 % перенасичення.

Існують данні, які свідчать про виникнення газобульбашкової хвороби форелі при концентрації у воді вуглекислого газу 138 мг/л.

Перенасичення води газами виникає під час нагрівання холодної води, при пошкодженнях насосних систем та в місцях водоскидів гідроелектростанцій. У рибницьких господарствах з подібним явищем борються, використовуючи різноманітні засоби збільшення контакту води з повітрям: аерація, розбризкування, обробка ультразвуком.

Питання для самоперевірки

1. Будова і функція зябер.
2. Будова і функція плавального міхура.
3. Що таке газова залоза (червоне тіло)?
4. Що таке веберів апарат?
5. Охарактеризувати шкірне дихання у риб.
6. Охарактеризувати повітряне дихання у риб.
7. Охарактеризувати дихальні функції крові.
8. Регуляція процесу дихання.
9. Які є відкрито- і закритоміхурові риби?

7. КРОВ І КРОВООБІГ

Кров'ю називають рідку рухому тканину, циркулюючу в кровоносних судинах. Її міжклітинна рідина – плазма – доторкується до інших міжклітинних і міжтканинних рідин організму, але відокремлена від них стінками кровоносних судин. Плазма крові являє собою тільки частину рідини організму. Стінка судин досить добре виконує функцію проникнення для води і низькомолекулярних з'єднань, таких, як глюкоза, аміак, амінокислоти, кисень, вуглекислота, але гірше проникають крупні молекули – білки.

Кількість крові у різних риб відрізняється: у коропових риб вона коливається від 0,9 до 3,7 %, у активних пелагічних риб – від 1,4 до 2,4 %, у малорухомих донних риб – від 0,9 до 1,9 % від маси тіла.

Кров у організмі виконує такі функції: живильну (трофічну) – під час 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 речовини обміну (метаболізму) і несе їх до органів сечовиділення; 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 до організму збудників різних захворювань в крові утворюються антитіла. Фагоцитарною функцією володіють лейкоцити, які поглинають і руйнують мікроорганізми та чужорідні тіла.

Розподіл крові в органах не дорівнює їх відносній масі. Обмаль крові в білих м'язах, кишечнику, максимально в зябрах, серці, червоних м'язах.

Вся існуюча в організмі кров ділиться на дві частини: циркулюючу кров по судинам і виконуючу різні функції, і кров в депонуючих органах, яка виключена із загального кровотоку. Депонована кров знаходиться в синусоїдних капілярах печінки і селезінці. Вона надходить до загального кровотоку під час посиленого навантаження на м'язову систему, підвищенні температури тіла, крововтратах та недостатній кількості кисню у воді.

7.1 Кровоносна система і серце

Центральним органом кровообігу у риб є серце. Судини, які йдуть до серця, мають назву вен, а судини направлені від серця – артерії. Найкрупніша артерія – аорта. У риб існує черевна аорта, яка відносить кров від серця до зябер, і спинна аорта, котра відводить артеріальну кров

від зябер до всіх інших органів тіла. Серце риб утворює собою перистальтичний насос, який складається із декількох камер, всмоктуючий венозну кров та нагнітаючий її у артеріальну систему. Перехідною структурою поміж серцем і артеріальною системою є артеріальний конус у хрящових риб або артеріальна цибулина у кісткових риб. Перехідною ланкою поміж венозною системою і серцем є венозний синус. Артеріальний конус, або цибулина аорти, переходить в артеріальний стовбур, який є початком черевної аорти. Потім кров направляється до зябер по парним привідним зябровим артеріям. В зябрах вони розгалужуються на дрібніші судини, а потім на капіляри, які з'єднуються утворюють виносні зяброві артерії. У кісткових риб в кожній зябровій дузі існує одна привідна і одна виносна зяброва артерія, у хрящових і дводишних – одна привідна і дві виносні. Виносні зяброві артерії, зливаючись утворюють два кореня аорти. Останні, з'єднуючись краніально і каудально, формують коло кровообігу голови – сонні артерії, а позаду – спинна аорта. М'язи серця живлять власні судини, які є відгалуженням виносних судин.

Спинна аорта проходить під хребтом і віддає гілочки до внутрішніх органів (вісцеральні) і до стінок тулуба (парієтальні): підключичну, кровопостачаючу грудні плавці; черевну та брижові, які кровопостачають шлунок, печінку, селезінку, кишечник; ниркову – до нирок, сечоводів; внутрішню клубову – до органів статевої системи; зовнішню клубову – до черевних і анального плавців. У хвостовій частині тіла спинна аорта переходить у хвостову артерію, кровопостачаючу хвостовий плавець. У подальшому, артерії розгалужуються до капілярів, які виконують обмінну функцію, а потім з них утворюються відповідні венозні судини, утворюючі магістралі.

Парні передні кардинальні вени збирають кров від голови, а задні кардинальні вени збирають кров від тулуба. Вени, які відходять від плавального міхура, селезінки та шлунково-кишкового тракту утворюють ворітну вену печінки, яка розгалужується до капілярів печінки. Із них формуються дві печінкові вени, які впадають у кюв'єрові протоки, а ті несуть кров у венозний синус серця.

У риб тільки одне коло кровообігу. Кров проходить через дві системи капілярів: зяброву, у якій відбувається аерація крові та очищення її від метаболітів, і систему капілярів в органах, де відбувається живлення, дихальні та регуляційні функції.

Серце у риб має відносно невеликі розміри. Воно, як правило, менше 1 % маси тіла, але існують виключення – у летючої риби до 2,5 %, у акулівих від 0,6 до 2,2 %. Не дивлячись на відносно невеликі розміри, серце виконує роботу проштовхування крові через дві, а місцями і через три капілярні сітки. У цій функції серцю допомагають декілька механізмів.

У хрящових риб сумка перикарду досить щільна, тому при скороченні серця в перикардiальній порожнині утворюється негативний тиск, що сприяє всмоктуванню крові серцем з венозного синусу. Руху крові по венам до серця сприяє скорочення дихальної і соматичної м'язової системи. У риб загальна кількість крові менша, ніж у ссавців, тому на її проштовхування витрачається і значно менше енергії. Крім того, риби постійно знаходяться в горизонтальному положенні. Суттєвий вплив на кровообіг у риб виконує тиск води, значно вищий за атмосферний.

Головну товщу стінок серця складає його м'язовий шар, або міокард, що зсередини вистелений одношаровим плоским ендотелієм – ендокардом, а ззовні – сполучнотканинним шаром перикардом. Внутрішня стінка серця утворює мережу поперечин – трабекул, що особливо видно в шлуночках, де стінка має губчастий характер будови.

Вени впадають у серце в косому напрямку, так що при скороченні стінок серця їхній просвіт спадається, і кров не може вийти з нього назад у вени. Втім, устя вен можуть, крім того, бути захищені і клапанами. Клапани є і на межі між відділами серця. Між венозною пазухою і передсердям є пара синатріальних клапанів. Між передсердям і шлуночком атріовентрикулярний отвір оснащений також двома перетинчастими клапанами, і, нарешті, в артеріальному конусі або на межі між шлуночком і артеріальним стовбуром є певна кількість кишеньоподібних клапанів.

Серце риб несе тільки венозну кров і складається з двох головних камер: передсердя і шлуночка. У цьому двокамерному серці є ще два відділи: тонкостінний мішок – венозний синус, за передсердям і м'язова трубка – артеріальний конус, спереду шлуночка, на початку артеріального стовбура. Ці відділи самостійно пульсують і мають, як і головні камери серця, посмуговану мускулатуру.

Венозний синус є у всіх нижчих хребетних, а артеріальний конус відсутній у круглоротих і у вищих риб. У селяхій і в ганоїдів в артеріальному конусі є кілька поперечних рядів кишеньоподібних клапанів, краї яких підвішені сухожильними тяжами до стінки конуса. У деяких кісткових ганоїдів є ще дуже добре розвинутий конус із великим числом клапанів.

У деяких костистих риб іноді спостерігаються ще два поперечних ряди клапанів, але конус їх недорозвинутий, і має лише один ряд клапанів на межі між шлуночком і артеріальним стовбуром. Останній у амій утворює біля основи еластичне здуття – артеріальну цибулину, що у костистих риб мала значний розвиток.

У двоцилих риб у зв'язку з появою легеневого кровообігу спостерігається ряд змін. Насамперед у передсерді з'являється перегородка, що відходить від черевної його стінки і не повністю поділяє його на праву і ліву частини. Ця перегородка вдається частково й у

шлуночок через атріовентрикулярний отвір. У праву половину надходить вся венозна кров, а в ліву – артеріальна кров, принесена по легеневій вені з легень. В артеріальному конусі є також пристосування до поділу артеріального і венозного потоків крові. В артеріальному конусі у рогозуба один поздовжній ряд клапанів, що йде по спіралі, отримує переважний розвиток і дає спіральну перегородку. У протоптера ці клапани зливаються між собою в безперервну складку. Завдяки спіральному згину цієї перегородки артеріальна кров з лівої половини серця переходить у конусі на черевну сторону, від якої відходять дві передні пари дуг, що несуть кров у голову по сонних артеріях (у рогозуба ці дуги є зябровими судинами, але у протоптера зябра тут редукуються, і дуги безперервні). Венозна кров із правої половини серця переходить у конусі на спинну сторону, від якої відходять дві останні пари зябрових артерій, що несуть кров до зябер і легень, де вона окислюється.

Ритмічна робота серця забезпечує періодичні виштовхування крові в артеріальну систему. Скорочення (систола) і розслаблення (діастола) серця складають серцевий цикл, який включає систолу передсердя, систолу шлуночка та загальну паузу. Серцевий цикл починається з систоли передсердя, під час якої кров переходить з передсердя в шлуночок. Потім настає діастола передсердя і систола шлуночка, яка складається із декількох фаз. Коли кров переходить із передсердя у шлуночок, тиск в шлуночку підвищується, що сприяє закриттю атріовентрикулярних клапанів. Півмісяцеві клапани при цьому закриті ще тому, що тиск у шлуночку все ще нижчий, ніж у аорті. Шлуночок у цей час представляє собою закриту камеру. М'яз шлуночка скорочується, тонус його підвищується, а довжина м'яза не змінюється, тому що кров практично не стискається. При цьому підвищується тиск у шлуночку, відкриваються півмісяцеві клапани і кров направляється до цибулини аорти (або артеріальний конус) і потім в аорту. Потім відбувається скорочення артеріального конуса, послідовне відкриття його клапанів і перехід крові в аорту.

У кісткових риб цибулина аорти не скорочується і кров тече в результаті різниці тиску крові в цибулині і аорті. Услід за цим починає розслаблюватись шлуночок. Півмісяцеві клапани закриваються, тому що тиск крові у аорті вищий, а ніж у шлуночку. Тиск крові у шлуночку падає. Відкриваються передсердно-шлуночкові клапани, а під час діастоли передсердя із венозного синуса в передсердя надходить кров – це фаза швидкого наповнення. Без анатомічного розтину серцевий поштовх можна спостерігати у небагатьох риб, у яких серце розташовано близько до поверхні тіла, до них відносять вугри, скати, а також ембріони риб. Частота серцебиття у риб може дорівнювати кількості дихальних рухів. Частота серцебиття у риб також залежить від температури води. Якщо

температура води висока, то спостерігається аритмія і навіть його зупинка, а при низькій температурі також спостерігається аритмія серцебиття.

Роботу серця характеризують частота серцебиття і ударний об'єм – кількість крові, яка виштовхується при систолі. Для того, щоб визначити хвилинний об'єм серця, необхідно ударний об'єм помножити на кількість серцебиття. У більшості хрящових риб хвилинний об'єм серця складає приблизно 23 мл/кг, у кісткових – від 5 до 100 мл/кг.

Кров тече по судинам завдяки різниці тиску в початковій і кінцевій частинах кровоносної системи. Артеріальний тиск змінюється завдяки систолі і діастолі серця. Услід за систолою шлуночка артеріальний тиск буде найбільшим – це максимальний, або систолічний тиск. В період діастолі кров'яний тиск буде найменшим – це діастолічний, або мінімальний тиск. Артеріальний тиск у форелі, скатів та деяких інших риб знаходиться у межах 30 – 70 мм рт. ст. Відмічено, що артеріальний тиск у хрящових риб нижчий, ніж у костистих. Довжина капіляра складає 0,2 – 4 мм, діаметр – до 8 мкм. Стінка капіляра складається з одного шару ендотеліальних клітин. На межі між капілярною стінкою і тканиною відбувається обмін речовин, тому ендотелій має специфічну будову у різних органах. Якщо тканина, орган знаходяться у стані спокою, то більшість капілярів закриті. Загальний час кровообігу у риб складає 2 хвилини (у людини 26 с). В області хвоста риб артерії і вени мають клапани і під час його м'язових скорочень кров перекачується до серця.

Діяльність кровоносної системи має нервову і гормональну регуляцію, яка може мати різний ступінь розвитку. Встановлено, що серце риб має тільки парасимпатичну іннервацію блукаючим нервом. Слабкі подразнення вагусу збуджують, а сильні гальмують роботу серця.

Лімфатична система. Тканинна рідина постійно поповнюється за рахунок фільтрування рідкої частини крові через стінки капілярів. Частина цієї рідини знову потрапляє в русло кровоносної системи через стінки капілярів під впливом зниження тиску у венах. Хоч значна частина цієї рідини відводиться в русло кровоносної системи по особливій системі судин – лімфатичним судинам. Лімфа прозора рідина, тому що в ній відсутні еритроцити. Сольовий склад її подібний до плазми крові. На відміну від плазми у лімфі менше білків, фенестри капілярів не здатні пропускати високомолекулярні з'єднання. Лімфа вливається в кров у передні кардинальні вени, куди підходять грудні лімфатичні протоки, головний лімфатичний стовбур від голови і бічні стовбури, видовжені вздовж бічної сенсорної лінії. У деяких риб встановлені особливі пульсуючі утворення – лімфатичні серця. Лімфатична система виконує не тільки дренажну функцію, а й транспортну. Частина речовин, засвоєних у кишечнику, обходячи систему ворітної вени, транспортується лімфою прямо до місця депонування (до бриж кишечнику).

7.2 Клітини крові

Кров – це рідка опорно-трофічна тканина. Більшість її клітинного складу утворюють еритроцити. Якщо кров знаходиться у стані спокою, то еритроцити осідають на дно судини. Швидкість осідання еритроцитів (ШОЕ) має діагностичне значення. У нормі в риб ШОЕ дорівнює 2 – 10 мм/г. У самців ШОЕ декілька менше, ніж у самок. Підвищення ШОЕ говорить про наявність запального процесу в організмі. Швидкість осідання залежить від того, з якою швидкістю еритроцити аглютинують (склеюються) один з іншим, від різниці у величині електричних зарядів еритроцитів і білків плазми, від різниці питомої ваги еритроцитів і плазми. Для визначення загального об'єму клітин крові (гематокриту) кров центрифугують. Вважається, що низький рівень гематокриту говорить про незадовільний стан здоров'я риби.

Серед клітин крові риб розрізняють три основних типи – еритроцити, лейкоцити і тромбоцити. У більшості видів риб кількість еритроцитів в тисячі разів більше від загальної кількості інших клітинних елементів крові. Після центрифугування крові вона розшаровується: верхній її шар – прозора міжклітинна рідина – плазма; нижня частина – осад здебільшого еритроцитів. Лейкоцити і тромбоцити розташовуються на поверхні осаду у вигляді білуватої плівки.

Морфологія клітин крові риб вивчена значно гірше, ніж у свійських тварин, це особливо стосується білих клітин крові. Ускладнення у вивченні крові пов'язане з тим, що у різних екологічних груп риб пристосованих до умов середовища, існують досить виражені морфологічні різниці клітин крові. Також в периферичній крові у риб, на відміну від ссавців, знаходиться багато молодих форм клітин. Можливо, усі клітини білої і червоної крові походять тільки від гемоцитобласта.

Еритроцити у дорослої риби мають форму еліпсу, а у молоді – овальну. В еритроцитах риб знаходиться ядро, розташоване в центрі. Цитоплазма зрілих еритроцитів гомогенна. Завдяки наявності ядра еритроцити риб володіють більш високим рівнем власного обміну, ніж еритроцити ссавців, час їхнього життя досить довгий – здебільшого перевищує рік. Розмір еритроцитів у риб більший ніж у ссавців. У хрящових риб еритроцити крупніші порівняно з кістковими рибами.

У прісноводних риб кількість еритроцитів менша, ніж у морських. Наприклад, у пеламіди кількість еритроцитів може досягати 4 млн./мкл. У основних промислових прісноводних риб кількість еритроцитів в середньому дорівнює 1 – 2 млн./мкл. У риб відмічають значні коливання кількості еритроцитів і концентрації гемоглобіну в залежності від систематичного положення, віку, статі, рухливості, стану організму, екології виду, сезону, фізико-хімічних факторів середовища. Під час

ембріонального і личинкового періодів розвитку еритроцитів в крові мало. У коропів, наприклад, існує два піки вмісту еритроцитів: перший пов'язаний з інтенсивним ростом; другий – з настанням статевої зрілості.

У багатьох видів риб кількість еритроцитів у самців більша, ніж у самиць. Це пов'язано з підвищеним обміном речовин у самців. В період статевої активності і нересту кількість еритроцитів зменшується, а потім знову збільшується. Кількість еритроцитів також залежить від часу доби та сезону року. Взагалі еритроцитів більше у ранкові години, коли риба вживає їжу, і менше в обідній час. Під час зимівлі кількість еритроцитів зменшується (в зв'язку з виснаженням), але є данні про зимове збільшення еритроцитів.

При зменшенні вмісту кисню у воді кількість еритроцитів збільшується за рахунок виведення їх із «депо». Збільшення солоності води та різне її забруднення призводять до збільшення кількості еритроцитів. У карася спостерігається збільшення кількості еритроцитів з 1 до 2 млн. під впливом забруднення води цинком, міддю та аміаком. При незначній концентрації у воді токсичних речовин кількість еритроцитів у крові не змінюється.

Існує група антарктичних риб, у крові яких еритроцитів дуже мало або вони зовсім відсутні. Відсутні еритроцити у крові личинок вугрів та деяких оселедцевих.

Лейкоцити – це білі кров'яні тільця, основна функція яких захисна. Кількість лейкоцитів у риб коливається від десятків до сотень тисяч в 1 мкл. Кількість їх у риб коливається в широкому діапазоні і залежить від віку, статі, стадії статевої зрілості, угодованості, захворювань, сезону року, температури середовища.

У судинному руслі разом із зрілими клітинами існують і молоді форми лейкоцитів. Лейкоцити відрізняються за величиною, формою і будовою ядер, за кількістю цитоплазми і наявністю зернистості у ній, за здатністю фарбуватися кислими і основними фарбниками.

Лімфоцити серед клітин білої крові складають 95 %. Лімфоцити – це клітини невеликих розмірів з ядром фіолетового кольору (при фарбуванні азур-еозином) з обідком блакитної цитоплазми, яка має вирости у вигляді псевдоподій.

Зміни лейкоцитарної формули риб спостерігаються при різних змінах внутрішнього і зовнішнього середовища. У судака, ляща та куринського лосося під час нересту кількість лімфоцитів знижується і збільшується кількість моноцитів і поліморфноядерних клітин. У риб під дією різних факторів спостерігається збільшення кількості гранулоцитів, наприклад при покращенні годівлі, підвищенні температури, рухової активності, подразненні електрострумом, токсинами рослинного, тваринного і промислового походження.

Тромбоцити – це клітини, приймаючи участь у звертанні крові. У риб вони відрізняються не постійністю розмірів, форми і кількості. Вони можуть локалізуватись одиноко і скупченнями. Форма їх овальна і веретеноподібна.

Клітинні елементи крові постійно руйнуються і на їх зміну із кровотворної тканини виникають інші клітини. У риб кісткового мозку немає і в кровотворенні приймають участь різні органи: зябровий апарат, слизова кишкового тракту, серце, ендотелій судин. Але найбільш активно кровотворення відбувається у лімфоїдних органах, нирках, селезінці. У хрящових риб ретикулярна тканина розміщена у вигляді парних утворень під дахом кісткового черепа. У кісткових риб подібні утворення прилягають до кісток потиличної області черепа і заповнюють заглибини між хребцями.

Білки плазми крові. Головними білками крові є фібриноген, альбуміни, глобуліни. Фібриноген приймає участь у звертанні крові. При його видаленні із плазми у вигляді нерозчинного фібрину залишається тільки сироватка крові. Основні білки сироватки крові – альбуміни і глобуліни – відіграють важливу роль у підтриманні колоїдно-осмотичного тиску крові, регулюючого вміст води у плазмі. Вони надають в'язкість плазмі, яка має важливе значення для зберігання артеріального тиску. Білки крові можуть слугувати джерелом амінокислот для синтезу білків інших тканин, особливо в період голодування і дозрівання статевих клітин у риб. З їх допомогою транспортуються до тканин такі важливі речовини, як ліпіди, деякі гормони, катіони і аніони. Фракція глобулінів багата антитілами, які обумовлюють імунітет. Гемоглобін еритроцитів і білки плазми слугують буферними речовинами, підтримуючими кислотно-лужну рівновагу. Співвідношення альбумінів (водорозчинних білків) і глобулінів (білків, розчинних у сольових розчинах) у крові риб нижче, ніж ссавців: у коропа 0,16 – 0,3; у вугра 0,3; у акул 0,4; у форелі 0,6 – 0,9.

Загальна кількість білка у плазмі крові риб коливається в широких межах (0,5 – 10,4 %). Нормою для коропа і форелі при їх вирощуванні є показники, наближені до 3 %. Під час голодування (зимівля), а також при захворюванні вміст білка знижується. Показники нижчі за 2,5 % рахуються негативними. Досить високий вміст білка у плазмі крові спостерігається при підготовці до нересту. У плідників лососів під час нерестового ходу вміст білка у плазмі може перевищувати 10 %. В цей час відбувається посилений транспорт речовин в гонади. Під час нересту настає знесилення організму і рівень білка знижується до 3 %.

В крові знаходиться багато ферментів – фосфатази, дегідрогенази, трансамінази, що говорить про проходження в плазмі реакцій обміну вуглеводів, жирів, азотистих речовин.

7.3 Імунітет

Імунітетом називають стійкість організму до дії хвороботворних мікробів і вірусів. Імунітет відбувається за рахунок клітинного фагоцитозу (поглинання) і лізису (руйнування) сторонніх агентів, а також через посередництво гуморальної діяльності – синтезу особливих білків – імуноглобулінів, сприяючих нейтралізації хвороботворного початку. Існує вроджений і набутий імунітет. Фактори вродженого імунітету не володіють видовою специфічністю і присутні в крові і тканинах постійно. Набуті фактори імунітету утворюються в організмі у відповідь на проникнення в тіло сторонніх білків і речовин полісахаридної природи. У крові організму існують речовини, обумовлюючі захист від сторонніх клітин без попередньої сенсibiliзації. Ці фактори вродженого імунітету – лізоцим, пропердин, комплемент. Кількість цих речовин в крові визначається їх титром – максимальним розведенням крові, при якому їх пагубна дія на бактерії ще зберігається.

Лізоцим – це фермент, діючий на структури покриву клітин. Окрім крові він локалізується в органах травлення риб. Його активність пов'язують із загальною активністю хітинази. Лізоцим крові руйнує вже фагоцитовані частки. Кількість цього ферменту у крові риб різна. Серед осетрових лізоцим не знайдено у білуги, але знайдений у 60 % російських осетрів і 100 % севрюг. При наявності лізоциму у осетрових його титр досить низький (1:20). Ще нижчий титр лізоциму у мирних коропових риб (від 1:6 до 1:12), причому він встановлений у 30 – 40 % коропів і карасів. У хижих прісноводних риб (судак, окунь, щука, сом) він встановлений в усіх риб. Досить високий його титр у судака (1:1280). Активність лізоциму досягає свого максимуму восени.

Частота встановлення у сироватці крові риб пропердину різна. Досить рідко він визначається у хижих окуневих (судак, окунь – 8 – 16 %), частіше у коропових, осетрових і тріскових риб 20 – 50 %. Кількість пропердину визначається у межах 1 – 4 од./мл, що прирівнюється до його вмісту у людини.

Комплементом – додатковим компонентом фагоцитозу – є система білків, яка сприяє реакціям лізису, хемотаксису фагоцитів, аглютинації бактеріальних клітин, фагоцитозу. Комплемент необхідний для лізису еритроцитів і грампозитивних бактерій. Він руйнує ділянки клітинних мембран. Активна діяльність комплекменту спостерігається, коли його титр досягає 1:64. Активність комплекменту у риб максимальна восени і мінімальна зимою. Вміст комплекменту знижується в після нерестовий період, особливо у самок. Різкі коливання вмісту комплекменту можуть спостерігатися при змінах середовища мешкання, наприклад при поверненні осетрових з моря у ріку, активність його різко підвищується.

Фагоцитоз виконується як білими клітинами крові – передусім моноцитами, так і клітинами ретикулоендотеліальної системи в нирках, селезінці, тимусі, печінці, стінках кишечника, лейдиговому органі. Лейкоцити вільно плавають у крові, але можуть виходити і за межі кров'яного русла в міжклітинний простір. Фагоцитуючі клітини ретикулоендотеліальної системи можуть бути нерухомі, фіксовані, так і рухливими в напрямку вогнища запалення. Чужі частинки, які не мають біохімічного «паролю», активно захоплюються фагоцитами, їх щупальцями (псевдоподіями), або прилипають до їх поверхні, а потім утягуються всередину фагоцитів. Нейтрофіли до своєї загибелі поглинають 5 – 25 бактерій, моноцити – до 100 бактерій.

Бактерії також можуть бути більш або менш стійкими до дії фагоцитів. Деякі гинуть і розчиняються, інші продовжуються розмножуватися всередині фагоцитів, утворюючи особливо стійкі форми. Результат боротьби визначається стійкістю (вірулентністю) мікроорганізмів, з одного боку, та силою і підготовленістю фагоцитів – з іншого. Під час зустрічі лімфоцитів з чужими клітинами вони починають перетворюватися у функціонально активні фагоцити – макрофаги, наприклад моноцити. Лімфоцити, до яких прилипли бактерії, збільшуються у декілька десятків разів за рахунок росту протоплазми. Частина фагоцитів розмножується в передній частині нирок, у селезінці, печінці, утворюючи скупчення клітин, «пам'ятаючих» ознаки інфекцій і виробляючих проти них антитіла – специфічні високомолекулярні хімічні з'єднання.

Імунітет, який утворюється, досить специфічний завдяки синтезу спеціальних антитіл, викликаючи аглютинацію і лізис тільки клітин певного виду. Антигени взагалі мають білкову природу. Фагоцити, які містять у собі бактерії, накопичуються в імунокомпетентних і кровотворних органах. В них вони синтезують антитіла, які розповсюджуються по організму з током крові. Лімфатичні вузли у риб, на відміну від ссавців, відсутні. У акул кровотворний лімфоїдний орган знаходиться в черепі та селезінці. У осетрових селезінка як орган кровотворення добре розвинена, має червону і білу пульпу. Крім того, кровотворні вогнища у них існують в області серця. У костистих риб в якості кровотворних органів працюють селезінка і передня частина нирок. Антитіла, які викликають склеювання еритроцитів і бактерій, називають аглютинінами. Специфічні антитіла, які знаходяться на поверхні еритроцитів, обумовлюють наявність груп крові. Групи крові у риб можуть слугувати для розпізнавання локальних стад риб одного виду.

Антитіла утворюються при введенні в організм як чужих клітин, так і чужого білка. Помітний титр антитіл з'являється через декілька діб після імунізації. Титр зростає і через 2 – 6 тижнів досягає свого максимуму, а

потім поступово знижується. Перша імунізація викликає недовге і слабке підвищення титру антитіл. Друга імунізація викликає більш сильний і довший імунітет. Більша кількість антигену викликає значно більше утворення антитіл. Активізує імунітет підвищена температура води. Ослаблений організм гірше виробляє антитіла – довше і у меншій кількості.

Вводити сироватку ридам проти захворювань можливо, але досить складно. Тому використовують метод купання риб в розчинах сироватки, а також годівлі з антигенними препаратами. Використовують ін'єкцію сироватки окремим ридам, які знаходяться в садках та басейнах.

Питання для самоперевірки

1. Які функції крові?
2. Будова і функція серця.
3. Які є магістральні кровоносні судини в організмі риб?
4. Характеристика спинної аорти.
5. Характеристика передніх і задніх кардинальних вен.
6. Характеристика лімфосистеми.
7. Що таке швидкість осідання еритроцитів?
8. Характеристика еритроцитів.
9. Характеристика лімфоцитів і лейкоцитів.
10. Характеристика тромбоцитів.
11. Назвати органи кровотворення.
12. Білки плазми крові.
13. Що таке імунітет?
14. Що таке антитіла і антигени?

8. ОСМОРЕГУЛЯЦІЯ І ВИДІЛЕННЯ

Принципова відмінність риб від наземних тварин – постійний контакт їхнього внутрішнього водного середовища із зовнішнім водним середовищем. Це робить особливо значущими у житті риб явища дифузії розчинених у воді речовин і самої води через тканинні бар'єри. З одного боку це полегшує риbam виведення із організму азотистих метаболітів, а з іншого – змушує організм риби постійно підтримувати осмотичний і сольовий гомеостаз. Ні один вид риб не має хімічного складу крові, який би дорівнював складу розчинених речовин у оточуючій їх воді. Тому завжди існує градієнт дифузії для деяких речовин. Крім того, риба володіє великою, з легким проникненням, зябровою поверхнею, і неорганічні солі можуть проникати через зябровий епітелій.

Умови зовнішнього середовища, у якому мешкають риби, досить різноманітні. Наприклад, деякі види тилапій витримують солоність до 70 ‰. У той же час діапазон осмотичних концентрацій організму риб значно вужчий. Осмотичний тиск крові прісноводних риб еквівалентний воді з солоністю 6 – 7 г/л, у морських риб 7 – 8 ‰, у акул до 36 ‰. Різні види риб володіють різною стійкістю до змін солоності. Деякі риби, наприклад фундулюс, тилапія, колюшка, форель Кларка декілька разів на рік можуть переміщатися із прісної води в морську, інші риби досить важко витримують найменші зміни солоності.

Шкіра риб малопроникаюча для води і солей. Шкіра вугрів пропускає всього 15 мл води на 1 кг маси тіла за годину. Значно більше проникає шкіра міноги. У неї 1 см шкіри пропускає 1 мл води на протязі 91 доби, а у вугра цей процес повинен продовжуватися 5 років. Основне надходження осмотичної води відбувається у зябрах. Зменшення дихальної поверхні зябер і кровотоку через них – один із шляхів осморегуляції. Якщо організм риби, намагається ліквідувати кисневу недостатність, збільшує дихальну поверхню і кровоток через зяброві пелюстки, осмотичний градієнт у зябрах також підвищується, і це потребує посилення осморегуляторної роботи організму. Якщо мальків лосося для зважування вийняти з води більше, ніж на 1 хвилину, то потім, за декілька годин перебування у прісній воді, їх маса збільшується на 15 ‰. Це відбувається за рахунок води, яка проникає до їх тіла з оточуючого середовища. Обводнення тканин відбувається і у коропових під час перевезення у живорибних вагонах і автомобілях. Особливо значне обводнення організму у випадках задухи.

Багато видів прісноводних риб витримують значне осолонення води. У солонуватих водах Балтійського, Каспійського, Азовського і Чорного морів водяться типові прісноводні риби, розмноження яких відбувається

тільки у прісній воді – сазан, судак, лящ. Для цілої категорії риб зміна середовища мешкання є нормою і навіть необхідністю. Це прохідні риби: осетрові, лососеві, вугри та інші. Під час адаптації риб до зміненого осмотичного тиску середовища велике значення набувають гормони. Одні із них вибірково змінюють кровообіг у органах, інші змінюють проникнення через клітинні оболонки, треті змінюють направлення транспорту іонів у клітинах і тканинах. Насиченню водою організму риб сприяє гормон росту. Затримці у організмі натрію сприяє гіпофізарний гормон пролактин. На водносолевий обмін впливають гормони нейрогіпофізу: антидіуретичний гормон, вазотоцини (звужуючи судини), гормони урофізу.

Осмотичні процеси по різному протікають у морських і прісноводних риб. Прісноводні костисті риби знаходяться в середовищі, гіпотонічному по відношенню до рідини їх організму, природні процеси направлені на обводнення організму та його опріснення. Тому робота органів осморегуляції цих риб направлена на утримання в організмі солей та видалення із нього води. Важлива роль у цих процесах належить ниркам. Нирки прісноводних риб добре розвинені і виводять багато сечі. Її кількість за добу складає приблизно 100 – 400 мл на 1 кг маси. Разом з водою через нирки виділяється деяка кількість електролітів. Через нирки виділяється значна кількість двохвалентних іонів. В результаті цього сеча гіпертонічна по відношенню до середовища і гіпотонічна по відношенню до крові.

Зовсім інші завдання у осморегуляторних систем морських кісткових риб. Їх тіло постійно зневоднюється в результаті дифузії води у зовнішнє середовище через зяброву поверхню. Для компенсації втрат води їм необхідно пити морську воду. З водою до організму надходить значна кількість натрію, хлору, магнію, кальцію, калію, сульфату. Постає завдання виведення цих речовин із організму. Нирки морських костистих риб виводять з організму іони двохвалентних катіонів (магнію, кальцію) і аніонів (сульфату, фосфату). Виводити воду із організму не потрібно, а навпаки, необхідне її збереження. Кісткові риби, які мешкають у морі, виділяють у 10 раз менше сечі, ніж прісноводні кісткові риби – усього 5 – 10 мл/кг за добу. Сеча морських костистих риб являє собою у 2- 3 рази менше концентрований розчин солей, ніж морська вода.

8.1 Будова та функція органів осморегуляції і екскреції

Будова і функція нирок. Нирки костистих риб є справжніми тулубовими (мезонефричними) нирками. Головна нирка, як правило, функціонує тільки у личинок, а потім у ній розвивається лімфоїдна тканина. У щуки нирки лежать на дорсальній стінці порожнини тіла, над

плавальним міхуром, і відділені від неї очеревиною, так що насправді вони знаходяться поза черевною порожниною. Нирки починаються за зябрами і йдуть вздовж усієї черевної порожнини, заходячи заднім кінцем навіть за черевну порожнину, у передню частину хвостового відділу. У задній частині права і ліва нирки зливаються, утворюючи хвостову нирку. Передні кінці також з'єднані і дещо розширені, утворюють головну нирку: добре цей відділ виражений у окуня. Паренхіма нирки складається з нефронів (мальпігієві тільця і звиті каналці) і кровоносних судин. У паренхімі виділяють кіркову (периферичну) і мозкову (центральну) зони. Кров надходить до капілярної сітки нефрона, де фільтрується з виділенням плазми та речовин метаболізму. Ця рідка частина крові всмоктується звитими каналцями капсули Шумлянського-Боумена (первинна провізорна сеча). Кубічний епітелій стінки сечовивідних каналців всмоктує усі поживні речовини, воду. Утворюється вторинна сеча у більш концентрованому вигляді, але у значно меншій кількості.

Сечоводи у самців і самок – це Вольфові протоки. Приблизно на рівні заднього кінця плавального міхура сечоводи виходять з речовини нирок, зливаються і разом тягнуться вниз до сечового міхура (розширення стінки сечоводу).

Зовнішній сечовий отвір має вигляд вузької поперечної щілини, що прилягає до стінки тіла перед основою анального плавця. Сечовий і статевий отвори відкриваються на дні невеликого заглиблення і розділені тільки вузькою перетинкою.

Зябра як орган осморегуляції і екскреції. У зябровому епітелії міног, акул і кісткових риб існують особливі клітини, багаті на мітохондрії, здатні до енергоємних процесів. У 1932 році Кейс і Вільмер встановили, що ці клітини мають відношення до сорбції із зовнішнього середовища і секреції в оточуюче середовище хлоридів. У подальшому їхнє твердження було неодноразово доведено іншими вченими. Це так звані хлоридні клітини мають специфічну, ямкоподібну структуру поверхні із властивостями іонообмінника, а внутрішня їх структура складається з лабіринтової субстанції з багатством каналів, здатних до проведення білків-носіїв. Зміни напрямлення транспорту іонів у евригалінних риб відбувається під дією гормонів гіпофізу та епіфізу.

У прісноводних риб і в евригалінних та прохідних риб у прісній воді хлоридні клітини добувають натрій з води, в якій він завжди міститься в незначних величинах. Через зябра риб проходить за добу 1 кубічний метр води, в якому міститься до 100 г хлоридів. У солоній воді хлоридні клітини виводять надлишок натрію з організму. Перебудова роботи клітин потребує деякий час.

Різні види риб відрізняються за адаптивністю. У коропа, карася, морського окуня, тунця ця здатність обмежена – вони досить стеногалінні.

У лососевих ця здатність розвивається в онтогенезі, вони стають здатними перейти у морську воду по досягненні стадії «скочужання». Ця стадія характеризується посрібленням покриву та зникненням плямистості. Мальки горбуші здатні адаптуватися до морської води після розсмоктування жовткового міхура (стадія личинки). Молодь сьомги стає здатною до переходу у морську воду по досягненню маси тіла 20 г. Інші лососеві (кижуч, чавич, сіма, нерка, кета) займають проміжне положення.

Зябра є головним органом екскреції із організму аміаку, але не сечовини. Наприклад, у бичка-рогатки під час проходження крові через зябра вміст аміаку зменшується у три рази, а вміст сечовини помітно не змінюється. Тому зябра є головним місцем виділення речовин кетаболізму білка у міног, міксин, прісноводних і морських костистих риб. Через зябра виділяється велика кількість розчинних у воді речовин обеззаражування кесенобіотиків. Це пов'язано з тим, що кров постійно проходить через зяброві капіляри, які мають велику площу доторкання з водою.

Роль апарату травлення в осморегуляції. Апарат травлення відіграє суттєву роль в балансі води і солей у риб. Особливо велике значення кишечник має для морських костистих і міног. Вони, як звісно, вживають морську воду для компенсації осмотичних втрат вологи. Більшість морських риб випиває від 80 до 360 мл морської води на 1 кг маси тіла за добу. Вживання води деякими видами риб перевищує їх власну масу (тиляпія, бленніди). При цьому 60 – 80 % цієї води всмоктується в кишечнику. Разом з водою всмоктуються повністю одновалентні іони (натрій, калій, хлор) випитої морської води. В кишечнику лишаються у вільному стані іони магнію і сульфату, а також не розчинні карбонати кальцію і магнію, які затримуються мукоїдною плівкою кишкової стінки. Через апарат травлення морських і прісноводних риб виводиться значна кількість сполук кальцію, магнію і фосфору харчового та ендогенного походження.

Засвоєння води у кишечнику морської риби відбувається швидше, ніж у прісноводної риби, не дивлячись на те що у морської риби це всмоктування відбувається проти осмотичного градієнту, створеного різницею концентрацій між проковтнутою морською водою і кров'ю. Це доводить, що кишкове всмоктування води у морських риб є процес активний, потребуючий втрат енергії.

Прісноводні риби втрачають деяку кількість води під час перетравлення їжі, тому що хімус і екскременти містять багато вологи, ніж їжа, особливо сухі гранульовані корма.

Ректальна залоза акулорих риб. У задньому відділі кишечнику акули знаходиться спеціальний орган, функцією якого є екскреція лишніх хлоридів. Він розвивається як випин задньої кишки і розміщений над нею. Це так звана ректальна залоза. Вона досить добре кровопостачається і має

у своєму складі клітини багаті на мітохондрії та мікротрубочки, подібно зябровим клітинам. Секрет ректальної залози вміщує вдвічі більше натрію і хлору, ніж кров, і зовсім не має сечовини. Щось подібне існує і у морських сомів.

Питання для самоперевірки

- 1.** Назвіть прісноводних риб.
- 2.** Назвіть солоноводних риб.
- 3.** Роль зябер в осморегуляції.
- 4.** Роль шкіри в осморегуляції.
- 5.** Будова і функція нирок.
- 6.** Що таке нефрон?
- 7.** Роль апарату травлення в осморегуляції.
- 8.** Будова і функція ректальної залози.

9. РЕПРОДУКТИВНА СИСТЕМА РИБ

Основною функцією статевих залоз (гонад) у риб є вироблення яєць – ікрин і сперматозоїдів. Ікрини і сперматозоїди утворюються із первинних статевих клітин, визначених ще під час ембріонального періоду онтогенезу, розміром 9 – 20 мкм. Довжина зрілих сперматозоїдів досягає 30 – 60 мкм, овоцити риб мають самі різні розміри – від далей міліметра, до декількох сантиметрів у деяких скатів.

9.1 Стать у риб

Риби не мають одноманітної системи первинних наслідкових структур, які б відповідали за стать особини. У деяких риб стать визначається як у ссавців (ХУ), системою гетерохромосом. Подібна система встановлена у риба – самки мають у диплоїдному наборі дві однакові статеві хромосоми (ХХ), а самці – пару різних хромосом (ХУ). У деяких видів та або інша стать обумовлена відсутністю статевої хромосоми у диплоїдному наборі. Наприклад, самки фундулюса мають пару статевих хромосом (ХХ), а самці їх не мають, така система носить назву ХО. У лабіринтової рибки колізії статевої хромосоми мають тільки самці. Досить часто стать у риб визначається полігенною структурою цієї ознаки і відповідальні за статево-приналежність генетичні структури розсіяні по декількох хромосомах (короп, лососеві, осетрові).

Зовнішні ознаки жіночого або чоловічого типу розвитку визначаються у першу чергу розвитком гонад – статевих клітин і структурних тканин. При зовнішньому огляді риби та її внутрішніх органів у ранньому періоді визначити стать риби, як правило, не можливо і особини класифікуються як ювенільні. Ранні стадії розвитку гонад досить складні та багатогранні. Первинні статеві клітини мають здатність розвиватись як за чоловічим, так і за жіночим напрямком.

Деяким риbam властивий ювенільний гермафродитизм – у них розвиваються як чоловічі, так і жіночі статеві клітини, одні з яких пізніше відмирають. Досить широко розповсюджені явища протоандрії і прототинії, коли на певній стадії розвитку усі статеві клітини розвиваються в чоловічому або жіночому напрямку. Співвідношення чоловічих та жіночих статевих гормонів в організмі риби обумовлюють шлях розвитку первинних статевих клітин.

У риб звісно декілька типів функціонального гермафродитизму. Особливо багато прикладів цього явища серед оку неподібних, світлових анчоусів і коропозубих. Існують риби, які у ранньому віці є самками, а у більш пізньому – самцями, хоча для деяких видів характерна зворотна

картина. У зв'язку з цим в гонадах риб розвиваються жіночі і чоловічі статеві клітини, а особинам властива поведінка чоловічого або жіночого типу. Серед морських окунів є види, у яких в гонадах одночасно розвиваються яйцеклітини і сперматозоїди, а тип репродуктивного поведіння може змінюватися на протязі декількох хвилин, разом з тим змінюється і характер поведінки та кольору.

Особливості будови тіла і кольору, які характерні для репродуктивного періоду, зазвичай слугують надійним критерієм під час сортування зрілих риб за статевими ознаками. У лососів ознакою самців є чітке вираження змін у будові і формі тіла (горбатість), щелеп (гачкоподібність, зубчастість), колір шкіри. У лина самці і самки відрізняються розвитком черевних плавців. У самців голянів та деяких коропових риб на голові утворюється специфічне кремнієподібне висипання. Стать багатьох видів риб визначають по формі сечостатевого отвору. У риб, які народжують живих личинок (гупі, пеціліди), статевий диморфізм проявляється досить рано в особливій будові анального плавця самців. Цей плавець слугує пристосуванням для внутрішнього запліднення. Подібну роль відіграють додатки черевних плавців у акулівих.

Важливим моментом належності до тієї, чи іншої статі є тип репродуктивного та батьківського поведіння. У найпростіших випадках репродуктивна поведінка полягає в утворенні нерестових скупчень та одноразовому виділенню статевих клітин під час нересту. Більш складна поведінка відбувається при переслідування самцями самок (короп, щука). Ще більш складніша поведінка спостерігається у тому випадку, коли самці готують місце для нересту та інкубації ікри (гніздо) і запрошують самку до своєї оселі. Під час репродуктивного періоду у поведінці самців з'являються або загострюються елементи агресії, охорони території, риси демонстративного поведіння.

Після виділення ікри у багатьох видів спостерігаються клопоти про свою малечу.

9.2 Овогенез і сперматогенез.

В процесі останніх стадій розвитку у яйцеклітинах накопичується жовток і утворюється оболонка, а у сперматозоїдів утворюється хвіст, система руху і система проникнення в яйцеклітину. На стадії дроблення статевих клітин гонади невеликі за величиною, але перед нерестом ястики і сім'яники значно збільшуються у розмірах. В цей час накопичення у них речовин стає суттєвим в загальному балансі речовин і енергії в організмі. Зміни відносної ваги gland у самців і самок одного виду, як правило, відбувається паралельно. Відносна вага зрілих гонад здебільшого більша у

самок, ніж у самців. Але у тріскових риб все навпаки. Загальна маса гонад у різних видів риб відрізняється. Взагалі у розквіті репродуктивного віку риба продукує за рік кількість статевих клітин, які складають близько 30 % її маси. У багаторазово нерестуючих тропічних риб кількість ікри у рік може бути більшою за масу її тіла. Значна частина статевих клітин розсмоктується і слугує матеріалом для побудови нових клітин. Частина клітин у незрілих гонадах утворює фолікули та живильні клітини овоцитів і сперматозоїдів. Поживні речовини надходять до статевих залоз по кровоносним судинам.

Гонади риб зазвичай мають витягнуту форму і підвішені у порожнині тіла на брижах. При овуляції яйцеклітини випадають з фолікулів у порожнину яєчника (ястика), або прямо в порожнину тіла і виводяться назовні. У осетрових і акулкових для виведення яйцеклітин існують Мюллерові протоки, сформовані із сечових проток головної нирки. Сперма із них виводиться по нирковим каналам, які у акул перетворюються у лейдигів орган.

У більшості костистих риб кожний яєчник має свій яйцепровід, який закінчується статевою порою у клоаці. У лососевих у зв'язку з великою величиною ікринок яєчники при дозріванні розриваються і ікра опиняється в порожнині тіла, звідкіля вона через лійку яйцепровода виводиться назовні. Сім'яники костистих риб мають власні сім'япроводи, які відкриваються у сечовід. При сперматогенезі зрілі спермії вивільняються із залозистої тканини і виводяться назовні через сім'япроводи.

Овуляція і сперматогенез – складні процеси, які мають гормональне керування. Ці процеси мають важливе значення при штучному розведенні риб і тому активно вивчаються. Овуляція і сперматогенез характеризуються певними цитологічними процесами. Із позиції фізіології ці процеси являють собою функціональний метаморфоз тканини під дією гормонів. Фолікулярна тканина розпадається і видавлює з себе овоцити і спермії, утворюється оваріальна і спермальна рідини. Овуляція відбувається або повністю в усьому яєчнику, і тоді риба здатна до одноразового нересту, або вона захоплює тільки частину дозрілих овоцитів, і тоді риба здатна до багаторазового порційного нересту. Сперматогенез відбувається, як правило, у менших масштабах, зрілі спермії знаходяться у сім'яниках довгий час, і самці неодноразово приймають участь у нересті.

Плодючість самок риб досить сильно відрізняється в залежності від величини ікринок. Акулові мають невелику плодючість, але більша частина їх потомства залишається живою в результаті розвитку всередині материнського організму або всередині міцної яєчної оболонки. Жовток яєць скатів і акулкових подібний за формою і складом на пташиний, він оточений дійсним білком. Яйця акулкових розвиваються досить довго –

інколи до двох років. Дрібна ікра плодючих риб гине великими масами. Плодючість кісткових риб коливається в широких межах. У риб, які володіють досить крупною ікрою – лососів, нототеній – на кожний грам маси приходить по одній ікрині, а у живонароджуючих – по декілька десятків ікрин, у коропових – по декілька сотень, а у деяких морських риб з дуже дрібною ікрою – по декілька тисяч ікрин.

Кількість сперми і вміст у ній сперміїв відрізняється у різних видів риб досить сильно. Загальна кількість сперми, яка виділяється самцем за репродуктивний період, може перевищувати масу їх сім'яників, тому що вони здатні приймати участь в нересті по декілька разів. У плідників райдужної форелі на протязі 40 днів нерестового періоду можна отримати до 77 мл сперми (20 еякулятів), у щуки – до 6 мл (8 еякулятів), у крупного товстолобика за один раз можна отримати до 25 мл сперми, а у осетрових – до 1 л. Об'єм сперматозоїдів у спермі (сперматоокріт) також досить різний. У лососевих сперматозоїди складають 25 % сперми, у коропа – 45 %, у деяких камбал – до 97 %. У сім'яниках спермії нерухомі. Їх активізує секрет додаткових статевих залоз. Спермії форелі не активуються у кислому середовищі. Інактиваторами рухливості сперміїв у деяких видів риб є іони калію, яких багато у спермальній рідині.

9.3 Запліднення

Здатність до запліднення після потрапляння до води зберігається у ікрин досить обмежений час. Цей час продовжується не більше 2 – 3 хв, а інколи і того менше. Спермії риб не володіють таксисом (здатністю до активного пошуку овоцита), вони знаходять їх згідно статистичним закономірностям в результаті своєї багаточисельності і рухливості. Рухова активність сперматозоїд у воді швидко зростає до максимуму (50 – 150 с), а потім поступово зменшується. За час руху спермій може самостійно проштовхнутися на 20 – 100 довжин власного тіла, тобто не більше 1 см. Проникнення сперматозоїда до яйцеклітини відбувається через мікропіле – спеціальний лійкоподібний отвір у зовнішній оболонці.

Окрім мікропіле у зовнішній оболонці яйцеклітини костистих риб існує безліч дрібних пор, пронизуючих її наскрізь. На розрізі ці пори надають уяву окресленості, тому оболонка ікрини називається ще променевою. Крізь пори променевої оболонки досить легко проникають молекули води, але не проникають макромолекули. Перивітеліновий простір ікрини утворюється незалежно від запліднення. Вода проникає під оболонку і сприяє набухання кіркових альвеол, особливих міхурців, наповнених колоїдом. Альвеоли лопаються, колоїд, набухаючись, збільшується в об'ємі і розширюють променево оболонку. Під нею утворюється перивітеліновий простір, захищаючий зародок від механічних

ушкоджень. Утворення перивітелінового простору заважає проникненню сперматозоїда та заплідненню.

Зберігання ікри і сперми риб за межами організму можливо на протязі декількох годин у сухій посуді і в приміщенні з низькою температурою. Більш довше зберігання сперми, наприклад, для проведення штучного запліднення риб, у яких нерест в різні календарні терміни, можливе при заморожуванні у спеціальних середовищах до температури рідкого азоту (- 98°C). Під час овуляції дозріла ікра може мати деякий час запліднюючу здатність, якщо зберігати її прямо в тілі зловленої риби або в оваріальній рідині. Ікра форелей і лососів при нульовій температурі зберігається декілька діб, ікра сигових та коропових – декілька годин.

Акули, скати і деякі кісткові риби пристосувались до внутрішнього запліднення. У морської бельдюги спостерігається дійсне живонародження. Жовток у ембріонів бельдюги дуже малий і поживне середовище для розвитку ембріонів – ембріотроф – формується в порожнині гонад із загинувши ікринок і ембріонів. У циматогастера з родини ембіотоцид внутрішній розвиток продовжується довго, так що самці народжуються статевозрілими. Ембріотроф утворюється із залишків сперми, мертвих овоцитів і ембріонів. Всмоктування поживних речовин відбувається через поверхню жовткового міхура, а дихання відбувається через сильно розвинені промені плавців. Досить добре розвинений процес розвитку у живонароджуючих риб – пецилій, гупі, молінезій. Ембріони цих риб забезпечені зовнішньою кровоносною сіткою для виконання процесу дихання, а оточуючі ембріон фолікули утворюють живильну псевдоплаценту. Ембріони акулорих риб народжуються досить сформованими, їх довжина досягає більше 20 см. Розвиток відбувається у спеціальних «матках», які забезпечені структурами у вигляді плаценти ссавців.

Питання для самоперевірки

1. Як визначають стать у риб?
2. Які зовнішні ознаки статевого розвитку у риб?
3. Характеристика овогенезу.
4. Характеристика сперматогенезу.
5. Характеристика запліднення.
6. Що таке живонародження у риб?

10. ШКІРНИЙ ПОКРИВ РИБ

Шкіра розміщена на межі між тілом риби і зовнішнім середовищем. Це обумовлює її головну захисну функцію. Поміж внутрішнім середовищем організму і зовнішнім середовищем практично завжди існує осмотичний градієнт – різниця у вмісті розчинених речовин. Шкіра риб досить слабо проникна для розчинних речовин. Вона також є бар'єром для проникнення бактерій. Цьому сприяють специфічні виділення шкіри, володіючи бактерицидними властивостями. Крім того, виділення слизу і злущування епітелію призводить до постійного оновлення поверхні шкіри. Невеликі організми можуть затримуватись на шкірі, тільки занурившись у неї. Шкіра має значну механічну міцність і пружність. Верхні шари шкіри легко руйнуються і швидко відновлюються. Внутрішні шари шкіри зруйнувати складніше. Механічну міцність та захисні властивості шкіри багатьох видів риб збільшує лусковий покрив, різної будови жучки, пластинки і колючки.

Шкіра створює необхідний зовнішній вигляд – захисний, сигнальний та шлюбний. Шкіра деяких глибоководних морських риб володіє свіченням. У шкірі знаходиться велика кількість термо- і електрорецепторів, тактильних рецепторів, смакових бруньок. Шкіра риб добре кровопостачається та інервується, густо усіяна залозами. Її будова здатна до високої регенерації.

10.1 Морфо-функціональна характеристика шкіри

Шкіра у риб побудована із двох головних шарів: зовнішнього – епідермісу та внутрішнього – дерми (власне шкіри). Межею між цими шарами служить базальна мембрана. Під дермою знаходиться підшкірна сполучна тканина з жировими клітинами.

Епідерміс багатий різними чутливими клітинами і вільними нервовими закінченнями, причому кровоносних судин у ньому немає. А в дермі є і нерви, і судини.

Будова шкіри риб залежить від їхнього способу життя. Звичайно в риб з вищою швидкістю плавання товщина шкіри збільшується і змінюється її будова та ступінь розвитку окремих шарів.

У риб нижній ростковий шар епідермісу представлений одним шаром циліндричних клітин, а верхній шар – декількома рядами сплюснених, плоских. Середній шар складається з рядів епітеліальних клітин, форма яких поступово змінюється від циліндричної до сплющеної. Саме тут знаходяться залозисті клітини, які виробляють слиз – келихоподібні, округлі (серозні) та колбоподібні клітини. У колбоподібних клітинах, що

не мають зв'язку з поверхнею шкіри, виробляється речовина «переляку», яка виділяється зі шкіри при пораненні і викликає відчуття тривоги у риб всієї зграї. У акул розвинуті тільки округлі слизові клітини. У повільно плаваючих риб слизові клітини розташовуються рівномірно по всій поверхні тіла в один ряд. В міру збільшення швидкості плавання спостерігається зсув концентрації слизових клітин до середньої і кінцевої частин тіла. Подібне розташування клітин має пристосувальне значення і сприяє зменшенню гідродинамічного опору.

Слиз зменшує тертя риби у воді, має бактерицидні властивості, а також бере участь звертанні крові при пораненні, коагуляції зважених у воді часток, охороняючи зябра від засмічення. Існує кореляція між вмістом білків у слизу і швидкістю плавання. У швидко плаваючих риб білків у слизу значно більше.

Під епідермісом знаходиться дерма, яка складається із сполучної тканини з великою кількістю колагенових волокон і виконує опорну функцію. Верхній шар дерми оточує луску і утворює лускові кишені. У повільно плаваючих риб дерма розвинута слабо, порівняно із швидко плаваючими. У деяких акул дерма складається із декількох шарів колагенових волокон, розташованих під кутом один до одного. Підшкірний шар добре розвинений у кісткових риб і слабкіше у акул.

Риbam властиве різноманітне забарвлення, що обумовлене наявністю в шкірі пігментних клітин – хроматофорів і лейкофорів, які можуть залягати на межі верхнього і нижнього шарів дерми. Розрізняють наступні види хроматофорів: меланофори з пігментними зернами чорного кольору; еритрофори і ксантофори, які мають у цитоплазмі червоні або жовті включення; лейкофори, або гуанофори, які містять кристали гуаніну, що додають шкірі риб сріблясте забарвлення.

Забарвлення риб має захисну функцію, що робить їх непомітними у відповідних умовах. У пелагічних риб темна спинка і світле черевце. У щуки, судака та річкового окуня, що живуть серед водної рослинності, на тілі є поперечні темні смуги. Строкате забарвлення мальків лососів у річці, яке ховає їх на тлі галькового субстрату, зникає при переході їх у море. Великим кольоровим спектром відрізняється забарвлення придонних риб коралових рифів. Самці багатьох видів бичків у шлюбний період чорніють. Камбали і деякі інші риби можуть змінювати забарвлення відповідно до навколишнього середовища.

Зміна забарвлення у риб пов'язана з тим, що пігмент, який знаходиться у хроматофорах, може скорочуватися і розширюватися. Світлові подразнення сприймаються органами зору, і під впливом нервових імпульсів змінюється забарвлення риби. Осліплені риби втрачають здатність до зміни забарвлення. Шлюбне забарвлення риб є результатом впливу гормонів гіпофіза і статевих залоз.

Крім слизових залоз і пігментних клітин у шкірі риб утворюються світні органи, отруйні залози, а також луска.

10.2 Будова і функція похідних шкіри

Луска. Тіло більшості риб покрито лускою, однак її немає у сомових і деяких інших риб, а також у круглоротих. Луска забезпечує гладкість поверхні тіла і запобігає виникненню складок шкіри на боках. У риб, що плавають з незначними швидкостями, луска відсутня.

У сучасних риб розрізняють декілька основних типів луски: плакоїдна, ганоїдна і еласмоїдна або кісткова, причому ганоїдна і кісткова є похідними найдавнішої плакоїдної луски.

Плакоїдна луска, що складається з ромбічної пластинки, яка залягає у дермі, і шипа, який виступає назовні, покриває тіло хрящових риб і протягом їхнього життя неодноразово змінюється.

Луска складається з органічної речовини, просоченої вапном – дентину, який не містить клітинних елементів. Ззовні шип покритий щільною емалеподібною речовиною – вітродентином. Порожнина зуба заповнена зубною пульпою – пухкою сполучною тканиною, кровоносними судинами і нервами.

Ганоїдна луска має ромбічну форму і бічний виступ у вигляді зуба, за допомогою якого луска з'єднується між собою, утворюючи своєрідний панцир. Ця луска властива кістковим ганоїдам, багато перам, зберігається на хвості у осетрових і складається із верхнього шару – ганоїну, середнього – космічну та нижнього кісткового – ізопедину.

Еласмоїдна або кісткова луска утворилася в результаті перетворення ганоїдної – шари ганоїну і космічну трансформувалися у кісткову речовину.

За характером поверхні розрізняють два типи кісткової луски: циклоїдну з гладким заднім краєм (оселедцеві, коропові) і ктеноїдну, задній край якої озброєний шипиками (окуневі). У кістковій лусці є три шари – верхній прозорий і блискучий, середній покривний та нижній основний. Зверху знаходиться найменша і найстарша пластинка, а знизу – найбільша і молода. Кількість пластинок у нижньому шарі відповідає віку риби. Над нижнім основним шаром розташовується покривний, мінералізований, шар з реберцями або склеритами.

Для визначення віку риби вивчають поверхневий шар луски зі склеритами. Зони зближення склеритів (звичайно темніші) називаються річними кільцями і їхній підрахунок дозволяє визначити вік риби.

Отруйні залози. У деяких риб в епідермісі містяться залози, що виділяють отруту. Вони розташовані біля основи шипів або в колючках променів плавців. У деяких випадках клітини, що виділяють отруту,

утворюються і функціонують тільки під час розмноження, в інших випадках постійно. У риб розрізняють три типи отруйних залоз: 1 – одноклітинні залози епідермісу плавцевої колючки; 2 – комплекс одноклітинних залоз епідермісу хвостового шипа (скати); 3 – компактна багатоклітинна залоза зябрової кришки. В інших видів риб у епідермісі біля шипів і колючок утворюється комплекс отруйних клітин (скат-хвостокол). У багатьох видів отруйні клітини утворюють біля шипів і колючок самостійну багатоклітинну отруйну залозу із сильною отрутою (морський дракончик, морський окунь). Шипи можуть бути суцільними або з каналом, як зуби змій.

У тому випадку, коли шипи суцільні, отрута в рану від уколу потрапляє завдяки тиску тканин жертви на отруйну залозу, що оточує шип. Коли шип або сама залоза мають канал, отрута із залози видавлюється її футляром.

Що стосується плавцевих променів – колючок, то вони досить різноманітні. Шип хвостоколів досягає 10 см у довжину. При розгляді його на поперечному розрізі видно, що він являє собою двобічну пилку з гострим списоподібним наконечником. Ззовні шип вкритий епідермісом, під яким у борознах лежать довгі тяжі отруйних залоз. При уколі отрута по жолобу шипа надходить у рану і викликає гострий біль, сильний набряк, озноб, нудоту і блювоту, а в деяких випадках настає смерть.

Найсильніша отрута виробляється в отруйних залозах бородавчатки страшної. Вона руйнує еритроцити, уражає нервову систему і приводить до паралічу. При попаданні отрути в кров незабаром настає смерть.

Риб, що мають спеціалізований отруйний апарат, називають отрутоносіями, а риб з отруйними органами і тканинами – отруйними. Найотруйнішими вважаються риби, в яких у гонадах, печінці, кишечнику, шкірі міститься нейротоксин (тетродотоксин), здатний викликати швидку смерть, тому що він у 10 разів токсичніший за отруту курари. М'ясо ж цих риб їстівне і дуже цінується у Японії, що нерідко приводить до смертельних отруєнь.

Світні органи (фотофори) багатьох морських глибоководних риб складаються із світних клітин – фотоцитів, які містять особливу речовину люциферин. Світні клітини фотофорів є похідними залозистого епідермісу.

Фотофори являють собою скупчення фотогенних світних клітин, ізольованих з боку тіла чорною пігментною оболонкою, що має поверхню, яка відбиває світло, і побудована з кристалів гуаніну, а спереду – ряд прозорих клітин, що пропускають відбите світло назовні через прозору, видозмінену лусочку, яка виконує роль лінзи. Деякі фотофори мають діафрагму, що дозволяє змінювати направлення і силу світла. Риба регулює яскравість світла так, щоб вона відповідала яскравості світла, яке проникає з поверхні.

Питання для самоперевірки

- 1.** На які частини поділяються шкірні покриви риб?
- 2.** Як називаються верхній і нижній шари шкіри риб, як вони побудовані та їх функція?
- 3.** Роль і значення шкірних покривів у житті риби?
- 4.** Які існують типи луски?
- 5.** Чим обумовлене забарвлення риб?
- 6.** Що таке пігментні клітини та іридоцити?
- 7.** Як побудовані світні органи та їх роль?
- 8.** Що таке фотофори?
- 9.** Які є типи отруйних залоз?
- 10.** Дати характеристику отруйному шипу та плавцевому променю.
- 11.** Значення отрути у риб.

11. ЗАЛОЗИ ВНУТРІШНЬОЇ СЕКРЕЦІЇ

Кожна тканина або орган тіла виділяють певні продукти обміну, які не відразу виводяться з організму, а деякий час циркулюють по кровоносним судинам організму. Ці речовини спричиняють або певну загальну дію на організм, або діють тим чи іншим чином на тканини і органи. Залоза, що виділяє певні речовини, спричиняє дію на інші органи, і таким чином крім нервових зв'язків, встановлюється певний хімічний (гуморальний) зв'язок між органами всього тіла. Такі дієві (збуджувальні або гальмівні) хімічні речовини мають назву гормонів, і процес їх виділення називається внутрішньою секрецією або інкрецією. Залози, які виділяють гормони називаються залозами внутрішньої секреції.

До залоз внутрішньої секреції риб відносять: епіфіз, гіпофіз, щитоподібну, зобну, між- і надниркові та ультимобранхіальні залози.

11.1 Морфо-функціональна характеристика залоз

Епіфіз. Функція епіфіза зазвичай виводиться по аналогії з вищими тваринами: у шурів видалення епіфіза спричиняє прискорення росту, збільшення статевих залоз і посилення статевого розвитку; тому можна розглядати значення епіфіза як органа, що гальмує ріст і статеве дозрівання. Діяльність в цьому напрямі здійснюється у взаємному зв'язку з функціями гіпофіза, статевих залоз і, можливо, інших органів. Є думка, що діяльність епіфіза пов'язана зі зміною забарвлення риб.

Гіпофіз. Значно більше відомо щодо ролі і значення гіпофіза. За ступенем і формою розвитку гіпофіз у риб такий різноманітний, як ні у яких інших хребетних. Згідно морфології у гіпофіза є два відділи: нейрогіпофіз, який є похідним від проміжного мозку, і аденогіпофіз – ектодермального походження. У гіпофізі вугра можна розрізнити наступні частини: мозкову, проміжну, головну і перехідну; перша з них походить від лійки, друга – від дна проміжного мозку, тоді як третя, головна частина, функціонально зовсім не пов'язана з мозком; вона займає найбільш ростральне положення і складається із залозистої паренхіми, що виділяє свої продукти у прилеглі кровоносні судини; це справжня залоза внутрішньої секреції, складається з щільної залозистої тканини і походить від випинання передньої кишки. Гіпофіз особливо посилено розвивається в період перетворення личинкової форми на дефінітивну, тобто під час метаморфозу. Гіпофіз виділяє два гормони: один сприяє росту, інший – розвитку статевих залоз. При видаленні гіпофіза тварина залишається карликовою, вторинні статеві ознаки не розвиваються.

Гіпофіз впливає своїм гормоном на забарвлення тіла, пігментні

клітини риб регулюються цим гормоном. Гормон, що виробляється проміжною частиною гіпофіза розширює червоні пігментні клітини.

Аналогічно з явищами акромегалії і гігантизму у людини, можна вважати, що і у риб ненормальний розвиток плавців, у сенсі їх надмірного подовження, повинен пояснюватися у зв'язку з гіперфункцією передньої частки гіпофізу, такі випадки описувалися у коропа, окуня та вобли.

Щитоподібна залоза. Розвивається на черевній стінці глотки шляхом випинання в ділянці другої вісцеральної дуги. Пізніше вона може перетворюватися на орган значної величини, що складається з фолікулів, оточених сполучною тканиною. У пластинозябрових залоза представлена компактним об'ємним утворенням поблизу переднього кінця черевної аорти. У костистих риб орган може бути парним; у окуня складається з маси червонуватих лопатей, розташованих поблизу черевної аорти. У вугра непарна залоза лежить у ділянці розгалуження 1-ї або 2-ї зябрових артерій. Ця залоза складається з ряду фолікулів, кількість яких із ростом личинки збільшується від 6 до 60 на момент перетворення на склоподібного вугра; всю порожнину фолікула заповнює колоїд, який у значній мірі спорожнюється в період метаморфоза, але пізніше знову відновлюється. Щорічна циклічність змін у структурі щитоподібної залози відбувається не тільки на величині всього органу, але також на величині і формі фолікулів, у диференціюванні епітелію, в кількості сполучної тканини і в постачанні кров'ю. Найбільшого розвитку фолікули досягають під час метаморфозу і на стадії склоподібного вугра; повне спорожнення фолікулів від колоїду відбувається на стадії вугра, що пігментується, і при його переході у прісну воду; таке ж спорожнення фолікулів спостерігається і при метаморфозі амфібій. Щитоподібна залоза грає велику роль у період перетворення личинки, можливо, і під час переходу вугра з морської води у прісну. Пізніше фолікули обростають капілярами і надалі змін мало. Коли вугор досягає 15 – 20 см, залоза ділиться на дві лопаті, пігментується; навколо неї відкладається жирова тканина. Щитоподібна залоза відіграє надзвичайно важливу роль при метаморфозі морської камбали. У мулистого стрибуну – риби, що виходить на сушу, щитоподібна залоза розвинена значно сильніше.

Вилочкова залоза (зобна). У щуки її можна знайти, видаливши верхній край зябрової кришки; залоза представлена у вигляді трикутного потовщення медіальної стінки зябрової порожнини.

Під час метаморфозу залоза сильно збільшується, в неї вростає сполучна тканина і кровоносна судина, і залоза розділяється на дві лопаті. Пізніше залоза ділиться на частини і обростає жировою тканиною.

Вилочкова залоза спочатку складається з двох частин – епітеліальних і дрібних залозистих клітин. У такому вигляді з двох типів клітин, оточених капсулою, залоза представлена у вугра на стадії личинки. До кінця

метаморфозу в залозі ясно диференціюються кірковий і мозковий шари; в останньому можна відрізнити ще міоїдні клітини і тільця Гассаля. Залоза оточена капсулою з колагенових волокон. Сезонність функціонування залози позначається в тому, що весною число дрібних клітин збільшується, а восени – зменшується.

Велика кількість лейкоцитів у залозі багатьма авторами трактується скоріше як їх міграція із залози, ніж як перетворення їх в дрібні клітини. Вилочкова залоза – залоза внутрішньої секреції; проте до цих пір не встановлено, які її функції. У вищих тварин ця залоза після народження збільшується, росте до статевої зрілості, потім поступово зменшується, але все таки зберігається до старості.

При видаленні вилочної залози ріст зупиняється, тварина залишається карликовою, кістки розм'якшуються, наступають явища порушень обміну речовин. Із залози отриманий препарат тимокресцин, стимулюючий ріст.

Міжниркові і надниркові залози. У вищих тварин надниркові залози грають значну роль, оскільки їх видалення безумовно смертельне. Вони утворені з двох шарів – кіркового, що виникає з мезодермального зачатка, загального із статевою залозою і мозкового, який походить із нервових елементів симпатичного ганглія і служить місцем утворення адреналіну; останній нині виготовляють також синтетично.

У такому вигляді, як у вищих тварин, названі залози ніколи не зустрічаються у риб. Вони представлені окремими між- і наднирковими залозами. Міжниркові, відповідають кірковій речовині ссавців і розвиваються за рахунок перитонеального епітелію, тоді як надниркові, що відповідають мозковій речовині ссавців, утворюються за рахунок симпатичної нервової системи. Що стосується костистих риб, то у них за міжниркові залози приймають тільця Станніуса, занурені у вигляді горохоподібних вузликів у тулубову нирку; вони є капсулами, розбитими септами на окремі осередки, заповнені паренхімою. У головній нирці немає тілець Станніуса, але в ній є острівці тканини сітчастої структури, різко відмінної від навколишньої лімфоїдної тканини. Її також визнають за інтерренальну тканину.

Ультимобранхіальні тіла (підстравохідні тіла) були спочатку виявлені у личинок та дорослих вугрів в ділянці венозного синуса. Пізніше ці залози були знайдені у багатьох прісноводних і морських риб. У лососевих і щуки – це парний орган, симетрично розташований по обидва боки від стравоходу, у інших прісноводних – непарний. У нормі ця залоза не має фолікулярної будови і не містить секрету, але при ін'єкції риби тиреотропним гормоном починається утворення фолікулів і з'являється секрет, що нагадує колоїд щитоподібної залози. Значення і роль описаного органу невідомі.

Острівкова тканина підшлункової залози (рис. 11.1) представлена клітинами Лангерганса, які у кісткових риб розкидані по всій паренхімі залози, в області жовчного міхура, селезінки і тонкої кишки. Головні гормони острівкової залози – інсулін і глюкагон.

Інсулін спричиняє вплив на вуглеводний обмін: сприяє утворенню в печінці і м'язах глікогену із глюкози, понижує вміст цукру у крові, полегшує утворення жиру із вуглеводів. Глюкагон являється антагоністом інсуліну: він стимулює розпад глікогену у печінці та виділення глюкози у кров. Секреція інсуліну і глюкагону регулюється вмістом цукру в крові, під час його збільшення (гіперглікемії) відбувається секреція інсуліну, а при його зменшенні (гіпоглікемії) – секреція глюкагону.

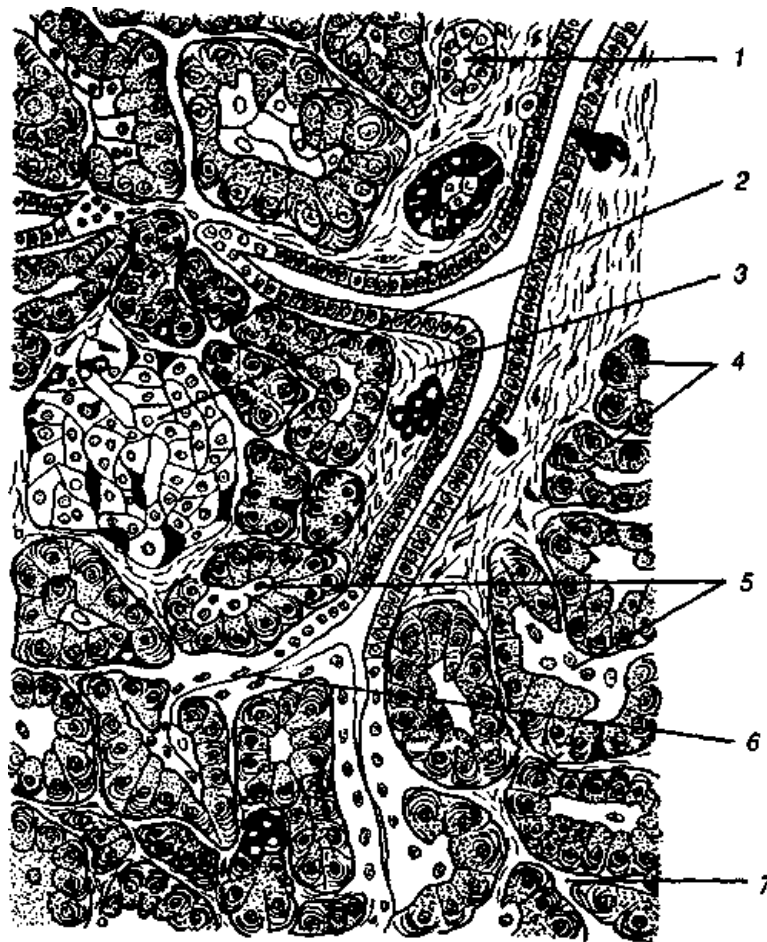


Рис. 11.1 Гістроструктура підшлункової залози:

1 — міжчасточкові протоки (поперечний і поздовжній зрізи); 2 — панкреатичні острівці (Лангерганса); 3 — міжчасточкова сполучна тканина; 4 — панкреатичні ацини, 5 — центроацинарні клітини; 6 — вставні протоки; 7 — міжаценарна сполучна тканина.

Урофіз і статеві залози. Урофіз розміщений в каудальному відділі спинного мозку костистих риб. У ньому знаходяться нейросекреторні клітини, які виробляють гормон, подібний окситоцину. Цей гормон приймає участь в осморегуляції і зманює артеріальний тиск крові.

Жіночі статеві гормони синтезуються в яєчниках і представлені естрогенами і прогестероном. Естрогени можуть вироблятися і в сім'яниках, а також тканиною наднирників. Естрогени в невеликих концентраціях стимулюють розвиток фолікулів, а у великих дозах уповільнюють цей процес. Прогестерон стимулює виділення фолікулостимулюючого гормону і припиняє секрецію лютеїнотропного гормону.

У сім'яниках виробляються гормони андрогени, з яких найбільш активним є тестостерон. Від андрогенів залежать вторинні чоловічі ознаки, розвиток статевих залоз і сперматогенез, час нерестової статевої готовності. Андрогени можуть також вироблятися і в яєчниках та наднирниках риб.

Питання для самоперевірки

1. Що таке залози внутрішньої секреції?
2. Значення гіпофіза і епіфіза.
3. Функція щитоподібної залози.
4. Будова і функція вилочкової залози.
5. Значення міжниркових і надниркових залоз.
6. Що таке ультимобранхіальні тіла?
7. Характеристика гормонів підшлункової залози.
8. Характеристика гормонів яєчника.
9. Характеристика чоловічих статевих гормонів.

ЛІТЕРАТУРА

Основна

1. Аминова В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. – 200 с.
2. Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. – 184 с.
3. Пучков Н.В. Физиология рыб. – М.: Пищепромиздат, 1954. – 372 с.
4. Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб. – М.: Изд. Московского ун-та, 1962. – 444 с.

Додаткова

1. Мельник О.П. та інші. Анатомія риб. – К.: Центр учб. літ., 2008. – 621 с.

Навчальне видання

Хохлов Сергій Михайлович

ФІЗІОЛОГІЯ РИБ

Конспект лекцій

Підписано до друку 20.12.2010. Формат 60x84 / 16. Папір офсетний.
Друк офсетний. Ум. друк. арк. 9,0
Тираж 50 прим. Зам. №

Надруковано з готового оригінал – макета

Одеський державний екологічний університет
65016, м. Одеса, вул. Львівська, 15.