

А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

Б. В. КРАЮХИН

ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ  
ПРЕСНОВОДНЫХ  
КОСТИСТЫХ РЫБ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР  
МОСКВА . 1963 . ЛЕНИНГРАД

## А Н Н О Т А Ц И Я

В книге обобщены результаты многолетнего изучения интенсивности переваривания и усвоения пищи рыбами, а также рассматриваются механизм регуляции интенсивности пищеварительных процессов и роль нервной системы в этом механизме. Экспериментальная часть исследования выполнена на карповых пресноводных рыбах и основном с применением методики хронических фистул.

Книга рассчитана на биологов (зоологов, физиологов, патологов) научных работников, преподавателей и студентов.

Главный редактор

*В. С. КУЗИН*

Редактор издания

*Б. К. ШТЕГМАН*

## ВВЕДЕНИЕ

Одним из важнейших факторов повышения рыбопродуктивности внутренних водоемов является обеспечение потребности рыб в питательных веществах на всех этапах их развития. Советскими гидробиологами и ихтиологами придается большое значение изучению питания и пищевых взаимоотношений водных животных, в том числе и рыб. При современном способе определения содержания пищеварительного тракта рыб по количеству или весу пищевых организмов их кормовая ценность и степень усвоения остаются неизвестными. При оценке кормовых ресурсов для рыб до сих пор исходят из неграмотного положения о постоянстве пищевой ценности кормов и одинаковом усвоении их рыбами всех видов и всех возрастов в разных условиях существования.

Даже в прудовом рыбоводстве нормы кормления и рационы для карпа устанавливаются не на основании определения потребности рыб в питательных веществах в конкретных условиях существования, а исходя из выхода рыбопродукции с единицы площади или на основании так называемых кормовых коэффициентов (количество единиц корма, необходимое для прироста единицы веса рыбы). Однако на основании подобных данных о питании рыб невозможно составить правильного представления о пищевых потребностях рыб и степени использования ими естественных кормовых ресурсов водоемов. Этих данных недостаточно и для разработки основ рационального кормления рыб в прудах, на рыбозаводах и в нерестово-выростных хозяйствах. Выполнить эти задачи можно только на основе глубокого изучения физиологии питания и пищеварения рыб.

И. П. Павлов (1951б) писал: «Существеннейшей связью животного организма с окружающей природой является связь через известные химические вещества, которые должны постоянно поступать в состав данного организма, т. е. связь через пищу» (стр. 116—117). Исходя из этого, И. П. Павлов (1951а) так определил сущность пищеварения: «Первый этап, через который должны пройти введенные извне пищевые вещества, — это пищеварительный канал; первое жизненное воздействие на эти ве-

щества, или, вернее, объективнее говоря, их первое участие в жизни, в жизненном процессе, образует то, что мы называем пищеварением» (стр. 347).

В результате исследований И. П. Павлова впервые были даны научные обоснования для правильного построения пищевого режима человека и животных, а также открыта возможность дальнейшего исследования важнейшего процесса жизни — обмена веществ. Исследования И. П. Павлова явились базой для разработки учения о физиологической основе кормления и о пищеварительной функции у различных сельскохозяйственных животных. Его научное наследие по физиологии пищеварения высших животных в полной мере сохраняет свое значение и для объективного и глубокого сравнительно-физиологического изучения пищеварительной функции у низших позвоночных животных.

В познании общих закономерностей работы пищеварительного аппарата и их отличительных особенностей у отдельных видов животных большую роль сыграло применение методики хронических фистул.

Современные представления о физиологии пищеварения рыб в значительной мере основываются на старых исследованиях, выполненных на сравнительно небольшом количестве видов рыб и к тому же при помощи различных, иногда несовершенных методов. Несмотря на довольно большое число исследований, на основании имеющегося фактического материала, иногда противоречивого, нельзя составить более или менее полного представления о физиологии пищеварения рыб, тем более, если учесть при этом большое разнообразие в строении пищеварительного тракта рыб и различные условия их существования и питания. Необходимо добавить, что некоторые стороны физиологии пищеварения рыб совсем или почти не изучены.

Очень мало исследований о роли нервной системы в регуляции пищеварительных процессов, что свидетельствует о недооценке значения нервной системы в таком жизненно важном процессе, каким является пищеварение.

Исследования советских ученых (Карзинкин, 1932, 1935а, 1935б, 1952, 1955; Карпевич, 1936, 1941; Карпевич и Бокова, 1936, 1937; Пегель и Попов, 1937; Бокова, 1938, 1940; Пегель, 1939, 1940, 1946, 1947а, 1947б, 1950, 1958, 1959; Карзинкин, Сараева, 1942; Пегель и Шубин, 1955; Пегель и Гутникова, 1956; Пегель, Реморов, Ерошенко, 1961), проведенные на живых рыбах с применением новых методов исследования (экспериментальное кормление рыб и наблюдение за изменением пищи в пищеварительном тракте, проведение балансовых опытов, операции по наложению искусственных свищей на пищеварительный тракт и т. п.), дали возможность более полного познания функции пищеварения рыб.

Вместе с тем разработанная И. П. Павловым методика хронических фистул до настоящего времени почти не использовалась при изучении физиологии пищеварения рыб. Она была применена на рыбах всего лишь в одном исследовании, выполненном А. Ф. Сулимою еще в 1919 г.

Физиология пищеварения рыб привлекает также внимание сравнительных физиологов, которые стремятся выяснить становление функций, отчетливо определившихся у высших позвоночных животных, и вместе с тем ищут специфические функциональные особенности, обусловленные водным образом жизни рыб.

Таким образом, познание основных факторов, определяющих интенсивность пищеварительных процессов, и механизма их регуляции у рыб представляет интерес для сравнительной физиологии и отвечает запросам практики рыбного хозяйства.

Не менее важное значение при этом имеет выявление общих закономерностей физиологии пищеварения, присущих как рыбам, так и высшим позвоночным животным. Перед исследователями в этой области стоят большие и разнообразные задачи, решать которые необходимо не на изолированных органах или в пробирках, а на целом, нормально функционирующем организме.

В настоящей работе обобщены результаты многолетних исследований автора и его сотрудников по физиологии пищеварения костистых пресноводных рыб, в которых использовалась методика хронических фистул, впервые примененная к этим животным. При использовании этой методики мы встретили значительные трудности. Потребуются еще дальнейшие усовершенствования и уточнения этой методики. Мы рассматриваем полученные при помощи этой методики наши новые данные лишь как скромный вклад в изучение одного из разделов физиологии рыб — пищеварения.

Поскольку обстоятельная сводка литературы по физиологии пищеварения рыб дана в монографии В. А. Пегеля (1950), мы в своей работе ограничиваемся литературными источниками лишь в той степени, в какой это необходимо в связи с рассматриваемыми в нашей работе вопросами.

Считаю своим долгом поблагодарить своих товарищей и сотрудников — Н. В. Бодрову, А. Я. Маляревскую, Т. И. Биргер, А. В. Ананичева, О. А. Гомазкова за помощь и участие в работе.

---

# *Г л а в а п е р в а я*

## **МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ФИЗИОЛОГИИ ПИЩЕВАРЕНИЯ РЫБ**

### **I. КРАТКИЙ ОБЗОР МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЯ**

Современные представления о закономерностях пищеварительных процессов у рыб основываются на исследованиях, выполненных самыми разнообразными, иногда несовершенными методами и главным образом в острых опытах и на изолированных органах.

Рассмотрим кратко методы, применявшиеся при изучении физиологии пищеварения рыб.

Остановимся прежде всего на методах извлечения пищевой массы и пищеварительных соков. Основными и наиболее распространенными методами являются до настоящего времени следующие:

- 1) извлечение пищевой массы и соков при помощи сифона у живых рыб;
- 2) извлечение содержимого из пищеварительного тракта в остром опыте.

Первый метод был введен Вейнляндом (Weinland, 1900) еще в 1900 г. и с тех пор неоднократно применялся рядом исследователей, в том числе Херверденом (Herwerden, 1908), Добревым (Dobreff, 1927), Макэй (MacKay, 1929), А. Ф. Карпевич (1936), Войнарович (Woynarovich, 1958) и др.

Вейнлянд при помощи стеклянного сифона извлекал содержимое желудка, главным образом у сельхей, как до искусственного кормления, так и после него.

Херверден таким же путем извлекал желудочный сок у крупных экземпляров голодающих акул, а Макэй — у голодающей бельдюги. Для получения большого количества жидкости Херверден зондом вводил в желудок акулы морскую воду и через несколько часов выкачивал ее обратно.

А. Ф. Сулима (1919) при помощи стеклянной трубки вводил в желудок подопытных рыб (собачьи акулы) пищу (пропущенное через мясорубку или только очищенное от кожи и костей мясо сардинок). С помощью той же трубки он извлекал содержимое желудка. Содержимое кишечника Сулима собирал через фистулу, для чего к фистульной трубке герметически присоединялся специальный резиновый приемник.

А. Ф. Карпевич извлекала пищеварительные соки из желудка некоторых видов морских рыб (бычок, треска и др.) при помощи пипетки.

Недостатки этого метода заключаются в том, что с его помощью можно извлекать только разжиженную пищевую массу и, кроме того, нет гарантии, что при этом извлекается все содержимое того или иного отдела пищеварительного тракта, особенно у безжелудочных рыб.

Второй метод — извлечение содержимого пищеварительного тракта у забитых и вскрытых рыб — также имел и имеет довольно широкое распространение. При помощи этого метода наиболее обстоятельные исследования по физиологии пищеварения рыб проведены Фонком (Vonk, 1927, 1929, 1941, 1955), А. Ф. Карпевич (1936) и др.

В этих исследованиях рыбы, пойманные в естественных водоемах или извлеченные из аквариума, вскрывались, и этап пищеварения определялся тем или иным методом (химическим, макро- и микроморфологическим, весовым и т. п.). Таким способом исследовалась скорость переваривания пищи, ее продвижение, а также изменения рН в отдельных участках пищеварительного тракта. Положительная сторона этого метода заключается в том, что рыбы подвергались исследованию тут же после вылова их из естественных условий обитания и при этом можно полностью извлечь всю пищевую массу и точно определить ее местонахождение в пищеварительном тракте. Вместе с тем при этой методике этап пищеварения может быть определен лишь приблизительно, так как неизвестно, сколько времени прошло после приема пищи.

Кроме этих двух наиболее распространенных методов сбора пищевой массы и пищеварительных соков, отдельными исследователями применялись некоторые другие методы. Так, например, Рише (Richet, 1878a, 1878b) для получения чистого желудочного сока вырезанный и предварительно промытый желудок выдерживал в течение нескольких часов в термостате при температуре 40°, а затем собирал небольшое количество слизи. Декер (Decker, 1887) для определения реакции желудочного сока исследовал слизистую желудка свежевскрытой рыбы (форели).

Следует особо выделить методику наложения хронических фистул на пищеварительный тракт акул (*Scyllium catulus*), примененную А. Ф. Сулимой (1919) и давшую ему возможность про-

вести наблюдения за ходом пищеварения в желудке и кишечнике. Однако несмотря на ценные результаты, полученные Сулимой, в дальнейшем фистульная методика не получила распространения при изучении физиологии пищеварения рыб, что, очевидно, обусловлено трудностями ее применения в связи с водным образом жизни рыб, а также ее недостаточной разработанностью.

При изучении состава и свойств ферментов, выделяемых пищеварительными железами, использовались главным образом два метода:

1) получение вытяжек из соответствующей ткани и определение состава и активности ферментов вне организма;

2) определение состава и переваривающей способности ферментов непосредственно в пищеварительном тракте живой рыбы.

Метод экстрагирования ферментов применялся и применяется очень широко многими исследователями начиная с 1874 г. (Fick и. Murisier, 1874) и до последнего времени (Bondi, Spandorf, 1954). Экстракты приготавливаются из слизистой оболочки или из соответствующей ткани, а иногда даже из всего кишечника в целом (Коржуев, 1936).

Особо стоит метод извлечения ферментов, примененный Гомбургером (Homburger, 1877) и Полиманти (Polimanti, 1912). Они прикладывали к отдельным участкам слизистой оболочки пищеварительного тракта рыб агаровые столбики, которые впитывали в себя отделяемые соки. Затем агаровые столбики растворяли и ферменты, вышедшие в раствор, определяли по их действию на тот или иной субстрат.

Что же касается методов определения состава и переваривающей способности ферментов непосредственно в пищеварительном тракте живой рыбы, то их применение было довольно ограниченным, хотя первая попытка в этом отношении сделана Спалланцани еще в 1783 г. (Spallanzani, 1783). Он вводил через глотку в желудок живых угрей стеклянные трубочки, наполненные мясом, через некоторое время вскрывал рыб и вынимал стеклянные трубочки для анализа.

В последнее время метод введения в пищеварительный тракт живых рыб стеклянных трубочек, наполненных пищевыми веществами (метод Метта), применил В. А. Пегель (1950). При изучении физиологии пищеварения сибирского ельца (*Leuciscus leuciscus baicalensis*) он пропускал меттовские палочки через пищеварительный тракт живой рыбы. Эта методика дает возможность одновременно учитывать двигательную активность и пищеварительную функцию кишечника. В целях изучения влияния пищи на моторику и переваривающую силу ферментов кишечника рыбам за час до введения палочки давалась пища естественным или искусственным путем.



Для выяснения роли желчи в пищеварении у безжелудочных рыб В. А. Пегель перевязывал желчный проток и на фоне прекращения поступления желчи в кишечник пропускал через него палочки.

В. А. Пегелем разработана также методика, позволяющая изолировать отдельные участки кишки с наложением свищей и изучать их функцию отдельно друг от друга в хроническом опыте. В одном случае он налагал два свища полным расчленением кишки и выведением обоих ее концов в кожную рану, а в другом случае — один свищ продольным надрезом (длиной до 1 см) кишки и пришиванием краев надреза к кожной ране.

На таких рыбах В. А. Пегель изучал моторную и ферментативную активность отдельно краниального и каудального отделов пищеварительной трубки. Данная методика, однако, не свободна от некоторых недостатков; основные из них следующие.

1. Сама стеклянная палочка является механическим раздражителем слизистой пищеварительного тракта. Это убедительно показали А. И. Смирнов (1923), а также Н. П. Пятницкий и С. Г. Алексеев (1930) при изучении желудочного пищеварения у лягушки. Пятницкий и Алексеев, применив меттовские палочки в качестве «механического раздражителя», установили, что при таком раздражителе желудочный сок кислой реакции отделяется у лягушки при температуре ниже 4°. При даче же только одного мяса оно сохранялось неизменным при этой температуре даже на шестой день опыта и реакция в желудке была щелочной.

2. Образование свищей, особенно при полной перерезке пищеварительной трубки, нарушает иннервацию и, следовательно, нормальную деятельность кишечника.

При определении реакции (pH) пищеварительных соков и содержимого пищеварительного тракта рыб с давних пор применялась лакмусовая бумажка (Tiedemann et Gmelin, 1827), а почти через столетие эти определения стали производиться электрометрическим методом (Vopk, 1927). Определения реакции производились, как правило, в содержимом пищеварительного тракта, но иногда и в экстрактах из слизистой оболочки.

Для изучения скорости переваривания пищи применялся главным образом описанный выше метод забоя рыб и последующего анализа содержимого пищеварительного тракта. Этот метод применялся в различных вариантах: иногда рыбы питались в аквариуме самостоятельно, а затем их через разные промежутки времени вскрывали; иногда их кормили искусственно и затем забивали (Карпевич и Бокова, 1936, 1937), или через определенное время после кормления рыбы фиксировались в формалине, и уже в дальнейшем изучалось содержимое пищеварительного тракта (Battle, 1935). У живых рыб скорость переваривания

пищи определялась по времени, прошедшему от кормления до появления первой порции экскрементов (Арнольди и Фортунатова, 1941). В последнее время были попытки применить рентгенологический метод для изучения скорости переваривания пищи живыми рыбами. Этот метод использован, например, при исследовании различных стадий желудочного пищеварения судака (Molnár и. Tölz, 1960, 1961).

Для определения степени переваривания, всасывания и усвоения пищи также применяются различные методы: производятся химические анализы корма, пищевой массы и экскрементов (Van Slyke и. White, 1911; Карзинкин, 1932; Mann, 1935; Бокова, 1940; Арнольди и Фортунатова, 1941, и др.), определяется процент потери веса пищи в желудке (Карпевич и Бокова, 1936, 1937), собираются, высушиваются и взвешиваются экскременты, собранные в аквариуме (Scheuring, 1928), производится визуальное определение степени морфологических изменений съеденной пищи (Mann, 1935; Карпевич и Бокова, 1936, 1937).

Изучение степени переваривания отдельных кормов пищеварительными соками довольно часто производилось вне организма — в пробирках (Knauth, 1897, 1900, 1901; Krüger, 1904; Herwerden, 1908, и др.).

Определение скорости продвижения пищи по пищеварительному тракту живых рыб производилось по времени, прошедшему от момента кормления до окончания выхода экскрементов. Подобные исследования проводились главным образом советскими исследователями (Карзинкин, 1932, 1935а, 1935б; Бокова, 1938; Карпевич, 1941; Арнольди и Фортунатова, 1941, и др.). Этим же целям, как мы уже указывали выше, служили методики наложения фистул (Сулима, 1919) и свищей (Пегель, 1950).

В. А. Пегель (1950) налагал искусственные свищи на пищеварительный тракт сибирского ельца и, вводя меттовские палочки, содержащие различный субстрат (белок, крахмал и жир), изучал моторную и ферментативную активность отдельно краниального и каудального отделов. Для изучения краниального участка палочки при помощи пинцета вводились через рот, а для изучения каудального участка — прямо в кишку через свищ.

В некоторых опытах В. А. Пегель за час до введения палочки искусственно давал пищу через рот.

При определении скорости переваривания и всасывания отдельных порций корма применялись следующие методы: окраска пищевых организмов безвредными красками, прикрепление к пищевым объектам окрашенных хлопчатобумажных нитей и метод прокладок (Арнольди и Фортунатова, 1941).

Определений места всасывания и усвоения отдельных пищевых веществ в пищеварительном тракте рыб производилось очень мало, при этом применялись самые разнообразные методы. К числу

этих методов относится в первую очередь химический анализ корма, пищевой массы и экскрементов. Ван-Слайк и Уайт (Van Slyke a. White, 1911) определяли азот в пищевой массе пищеварительного тракта рыб, забитых через разные промежутки времени после кормления. А. Ф. Сулима (1919) для этих целей извлекал пищевую массу у живых рыб при помощи стеклянного сифона через рот и через фистулу желудка и кишечника. Г. С. Карзинкин (1932, 1935а, 1935б) определял содержание сухого остатка. Манн (Mann, 1935) и Е. Н. Бокова (1940) определения производили только в корме и в экскрементах.

Кордые, Морис и Шанель (Cordier, Maurice, Chapel, 1954) изучали всасывание сахаров в кишечнике лягушки путем образования замкнутого участка (накладывались две лигатуры), в который шприцем вводили раствор сахара. О количестве всосавшегося сахара судили по его остатку в кишечнике через определенное время.

Заслуживает внимания методика, примененная Ф. Я. Механиком (1953а, 1953б). Он изучал степень всасывания пищи в различных отделах пищеварительного тракта путем определения уменьшения содержания аминокислот, поступивших с кормом.

Совершенно иной метод был применен Г. С. Карзинкиным (1932). Он изучал место всасывания белка в кишечнике подопытных рыб, помещая их в аквариум, в воде которого растворялась краска цианоль (последняя всасывается одновременно с белком), и кормил рыб вареным белком куриного яйца, также окрашенным цианолем. Определение места всасывания белка производилось после вскрытия рыбы по наиболее интенсивно окрашенному участку кишечника.

Для исследования механизма образования и отделения пищеварительных соков применялись главным образом различные воздействия на нервную систему, а именно: перерезка блуждающих и симпатических нервов, разрушение спинного мозга, раздражение блуждающего и симпатического нервов электрическим током (Babkin a. Friedmann, 1934), воздействие различными фармакологическими веществами, вводимыми в кровь или мышцы, такими, как спорынья (Weinland, 1901), пилокарпин (Dobreff, 1927; Babkin, 1929), адреналин, атропин, гистамин, ацетилхолин (Dobreff, 1927; Babkin a. Friedmann, 1934; Babkin, Chaisson a. Friedmann, 1935; Ungar, 1935), секретин (Maltzan, 1935; Пегель, 1958) и др.

Некоторые вещества вводились непосредственно в пищеварительный канал. Так, например, в пищеварительный канал бельдюги (Maskau, 1929) вводился алкоголь как специфический раздражитель для отделения желудочного сока или раствор соляной кислоты и нейтральный раствор пептона Витте для желчеотделения (Babkin, 1929).

Заслуживает внимания методика изучения механизма сокоотделения поджелудочной железы, примененная В. А. Пегелем (1958). Эта методика заключается в создании небольшого замкнутого отрезка кишки, в который входит проток поджелудочной железы и вводится капилляр (канюля). Все внутреннее пространство этого изолированного участка кишки и часть капилляра заполняются физиологическим раствором. Поступление поджелудочного сока учитывается по изменению высоты столбика жидкости в капилляре.

Краткое изложение методов исследования при изучении физиологии пищеварения рыб показывает следующее.

С одной стороны, наблюдается некоторое постепенное совершенствование методов изучения: стремление перейти от примитивных к более совершенным и объективным методам, главное к методам, позволяющим вести исследование на целых живых рыбах в хроническом опыте. Заслуга введения последних методов принадлежит главным образом отечественным ученым (А. Ф. Сулима, А. Ф. Карпевич, Е. Н. Бокова, Г. С. Карзинкин, В. А. Пегель и др.). Однако ни у А. Ф. Сулимы, ни у В. А. Пегеля подопытные рыбы не питались самостоятельно, а кормились искусственно.

С другой стороны, по разработке новых, более совершенных методов сделано еще мало и они отстают от методов, применяемых, например, при изучении физиологии пищеварения сельскохозяйственных животных.

## **II. ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА НАЛОЖЕНИЯ ХРОНИЧЕСКИХ ФИСТУЛ НА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЙ ТРАКТ РЫБ**

Русский ученый В. А. Басов (1842) впервые осуществил операцию по образованию искусственного отверстия в желудке и тем самым заложил основы оперативного метода в изучении процессов пищеварения. Этот метод получил блестящее развитие в классических работах И. П. Павлова, а также в работах его учеников и последователей. Напомним, что говорил И. П. Павлов о значении методов в исследовании: «Часто говорится, и не даром, что наука движется толчками, в зависимости от успехов, делаемых методикой. С каждым шагом методики вперед мы как бы поднимаемся ступенью выше, с которой открывается нам более широкий горизонт, с невидимыми раньше предметами. Посему нашей первой задачей была выработка методики» ((Павлов, 1951а, стр. 22).

Работы И. П. Павлова посвящены изучению физиологии высших животных. Но павловские принципы и разработанные им методы научного исследования имеют не меньшее значение для

объективного и глубокого изучения пищеварительных функций и у низших позвоночных животных, в том числе у рыб.

Приступая к разработке методики наложения хронических фистул на пищеварительный тракт рыб, мы прежде всего попытались выяснить, что уже было сделано и опубликовано ранее по этому вопросу.

Нам удалось найти только одну вышеупомянутую работу А. Ф. Сулимы (1919). В этой работе Сулима излагает методику наложения хронических фистул очень кратко, совсем не касаясь деталей. Из этой работы мы узнали следующее: Сулима оперировал рыб под хлорэтановым или эфирным наркозом, фистульные трубки (канюли) он ставил металлические (медные, посеребренные), оперированных рыб держал в станке, пищу вводил в желудок искусственно при помощи стеклянной трубки и при помощи этой же трубки извлекал содержимое желудка, содержимое кишечника собирал через фистульную трубку в специальный приемник; операция образования изолированного желудка ему не удалась. Позднее Бабкин (Babkin, 1929) применил стеклянные канюли, соединенные с градуированной трубкой, при изучении секреции панкреатического сока у ската в условиях острого опыта.

Разрабатывая методику хронических фистул, мы прежде всего использовали богатейший опыт создателя этого метода И. П. Павлова, его учеников и последователей. Однако несмотря на использование богатого опыта И. П. Павлова, почти все детали методики нам пришлось осваивать заново. Особенно большие затруднения возникли в связи с водной средой существования рыб. Ввиду того, что метод наложения хронических фистул на пищеварительный тракт рыб опубликован (Краюхин, 1962а), мы излагаем его в данной работе в сокращенном виде.

## **А. Техника операций на пищеварительном тракте рыб**

### **1. Подготовка к операции**

Прежде чем производить операцию, рыбу нужно подготовить к ней. Необходимо несколько дней, иногда одну-две недели, для того чтобы «приучить» рыб к новой обстановке. Особенно важно, чтобы рыбы привыкли самостоятельно питаться в аквариальных условиях. Оперировать рыбу лучше при опорожненном пищеварительном тракте, а поэтому следует прекратить дачу корма за несколько дней до операции.

Непосредственно перед операцией рыба должна быть обездвижена помещением ее в 2%-й водный раствор обычного наркозного эфира. Инструментарий, иглы, шовный и прочие материалы, необходимые при операциях на рыбах, употребляются

обычные. Стерилизации инструментов и материала, а также рук оперирующего не требуется.

В связи с тем, что размеры рыб и строение пищеварительного тракта значительно варьируют, необходимо заблаговременно изготовить набор фистульных трубок различного диаметра, длины и формы.

## 2. Техника операций

### *1) Операция по наложению желудочной фистулы*

Прежде всего решают, на какой стороне тела рыбы будет производиться операция, а затем намечают точное место разреза. Наиболее удобным ориентиром при этом служат грудные плавники.

Кожно-мышечный разрез лучше делать в поперечном к телу рыбы направлении, возможно меньшим по величине, с таким расчетом, чтобы только можно было извлечь через него желудок. Разрезают сначала лишь кожу (она легко захватывается пинцетом), потом мышечный слой и, наконец, висцеральный листок брюшины, а затем желудок осторожно извлекают при помощи тупого крючка.

На извлеченном желудке определяют место разреза, при этом учитывают расположение крупных кровеносных сосудов и нервов. На желудок накладывают кисетный шов, очерчивающий участок будущего разреза. Затем делают разрез, проникающий только до слизистой, отпрепаровывают слегка по краям рассеченный мышечный слой, ножницами рассекают слизистую с подслизистой и накладывают на них второй кисетный шов. Допустимо сделать разрез серозно-мышечного слоя без предварительного наложения на него кисетного шва. В разрез вводят фистульную трубку, затягивают и завязывают хирургическим узлом оба кисетных шва. Затем желудок вместе с фистульной трубкой осторожно вправляют через разрез в брюшную полость. Средний выступ фистульной трубки должен находиться в брюшной полости. Кожно-мышечный разрез зашивают как простыми швами, так и кисетными, одинарными или двойными.

На рис. 1 показан желудок (с частью пищевода) карликового сомика с фистульной трубкой через три месяца после операции. Вокруг фистульной трубки ясно виден мышечный валик.

### *2) Операция образования изолированного желудочка*

После извлечения желудка из брюшной полости на нем прежде всего визуально намечают линии разреза и размеры лоскута. Если желудок небольшой, то лучше лоскут выкроить побольше, иначе изолированный желудочек будет очень маленьким.



Разрез намечают параллельно большой кривизне. Основное внимание при выкраивании лоскута должно быть обращено на сохранение нервных связей и кровеносных сосудов. Во избежание кровотечения все более или менее крупные сосудистые ветви по обе стороны будущей линии рассечения тщательно перевязывают (как на передней, так и на задней стенке). Затем производят разрез обеих стенок желудка. Разрез стенки желудка можно произвести сразу, но лучше его делать послойно: сначала разрезать мышечный слой и немного его отпрепарировать по краям (это значительно облегчит в дальнейшем отпрепарирование слизистой перешейки), а потом слизистый слой с подслизистым. В результате вырезанный из желудка лоскут будет связан с основным желудком лишь небольшим участком, обычно называемым перешейком, в котором проходят основные нервные стволы и сосуды.

Следующий этап операции самый ответственный и трудный. Он заключается в изоляции малого желудочка от основного желудка, формировании стенки и свода из слизистой желудка и желудочка. Для этого слизистый слой с подслизистым перешейка разрезают и отсепааровывают по краям на всем протяжении в стороны основного желудка и изолированного желудочка. Затем сшивают оба края слизистого слоя с подслизистым основного желудка, начиная от свода и до конца разреза. Так же, начиная от свода, сшивают оба края слизистого слоя с подслизистым изолированного желудочка, с той лишь разницей, что на его дистальном конце остается отверстие, в котором впоследствии укрепляется фистульная трубка. Сшивание производят таким образом, чтобы слизистый слой с подслизистым как желудка, так и желудочка загибались бы внутрь их полостей. Далее сшивают мышечный слой желудка и изолированного желудочка, также с загибом краев разреза внутрь.

Своды желудка и желудочка формируют особенно тщательно (налагают два этажа швов).

Приводим в качестве примера один протокол опыта по наблюдению за сомом обыкновенным с изолированным желудочком.

**Опыт № 45.** Начат 19 декабря 1952 г. Закончен 7 февраля 1953 г. Сом обыкновенный. Живой вес 210 г. Длина 31.0 см (от вершины рыла до конца хвостового плавника).

19 декабря. Сделана операция по поводу образования изолированного желудочка.

20—24 декабря. Состояние сома хорошее, окраска его нормальная, плавают, частота дыхания нормальная.

25 декабря. Даны две гуппии (пущены в аквариум), сом их не тронул.

26 декабря. Гуппии не съедены. Сом в хорошем состоянии. Никаких послеоперационных осложнений внешне не заметно.

3 января. В аквариум выпущено несколько гуппий, но сом их в течение дня не тронул.

4—5 января. В связи с тем, что гуппий сом не ест, ему стали давать по-  
мечного трубочника (корм дается в аквариум).

6 января. В аквариуме появилось немного экскрементов (следовательно,  
сом питается). Продолжаем кормить сома трубочником.

7 января. Утром в аквариуме обнаружен экскремент типично трубочни-  
ковый. Это свидетельствует о том, что сом стал питаться.

8—10 января. Сом ежедневно кормился трубочником.

11 января. Осмотр сома показал, что кожно-мышечный разрез вокруг  
фистульной трубки в хорошем состоянии, из малого желудочка через фистуль-  
ную трубку пипеткой набрано 0.5 см<sup>3</sup> сока. Сок слегка мутноватый, pH 2.4.

14 января. Утром между 8—9 час. сому дан трубочник и установлен  
факт его поедания. В 8 ч. 15 м. вечера из изолированного желудочка взято  
0.5—0.6 см<sup>3</sup> совершенно чистого, прозрачного сока. Его pH 2.2; pH воды  
аквариума 6.55.

18 января. В 11 час. утра через рот введена 1 гуппия. Через 2 часа взято  
из желудочка около 0.5 см<sup>3</sup> желудочного сока. Его pH 1.9.

28 января. Прошло 40 дней после операции. Сом самостоятельно гуппий  
не ест, но трубочника берет. Время от времени сому через рот вводились  
гуппии и из изолированного желудочка извлекался сок для определения pH.  
Сому введена в желудок 1 гуппия. Через 3 часа из изолированного желудочка  
извлечено 0.4 см<sup>3</sup> прозрачного сока. Его pH 1.9.

31 января. Сом самостоятельно съел порцию трубочника. Через 2 часа  
из изолированного желудочка взято 0.3 см<sup>3</sup> совершенно чистого, прозрач-  
ного сока. Его pH 2.2.

7 февраля (через 50 дней после операции) сом был забит для проверки  
состояния желудка и желудочка.

Вскрытие установило, что края малого желудочка приросли к стенке  
брюшной полости. Желудочек легко был отсепарирован. Основной желудок  
и малый желудочек имеют нормальную окраску. Боковой край малого же-  
лудочка и место разреза основного желудка хорошо заросли. Проподности  
из малого желудочка в большой нет.

На рис. 2 показано, как выглядел желудок до операции и  
его вид после образования изолированного желудочка.

### *3) Операция по наложению кишечной фистулы*

В зависимости от поставленной цели выбирают соответствующее  
место кишечного отдела для разреза и наложения фистуль-  
ной трубки. После разреза кожно-мышечного слоя тупым крюч-  
ком извлекают наружу кишечную петлю. Наметив место раз-  
реза, прошивают стенку кишки кисетным швом. Охваченный  
швом участок должен быть в виде овала, расположенного вдоль  
кишки, и такого размера, чтобы в его пределах можно было сде-  
лать разрез для введения фистульной трубки. Разрез делают  
сразу через все ткани.

Фистульную трубку вводят в разрез кишки, кисетный шов  
крепко затягивают вокруг трубки, и нитку завязывают хирур-  
гическим узлом. Затем петлю кишечника с укрепленной фистуль-  
ной трубкой осторожно вправляют через разрез в брюшную  
полость.



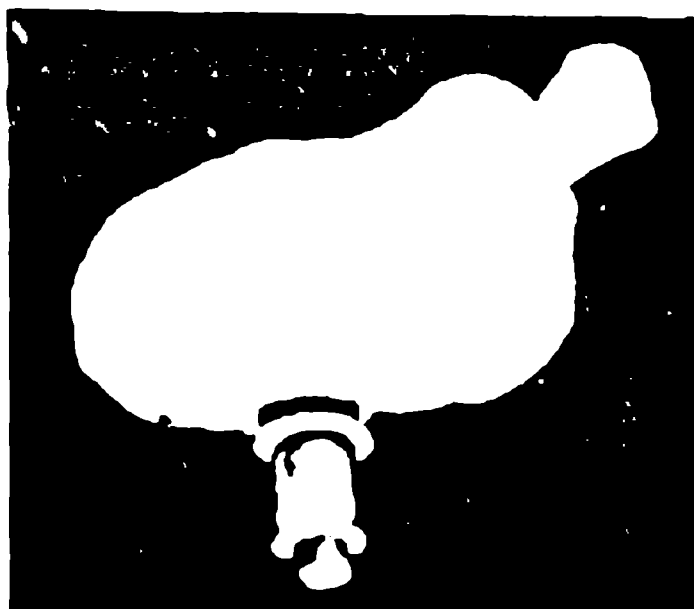


Рис. 1. Желудок карликового сомка с фистульной трубкой (рисунок с желудка, фиксированного формалином).

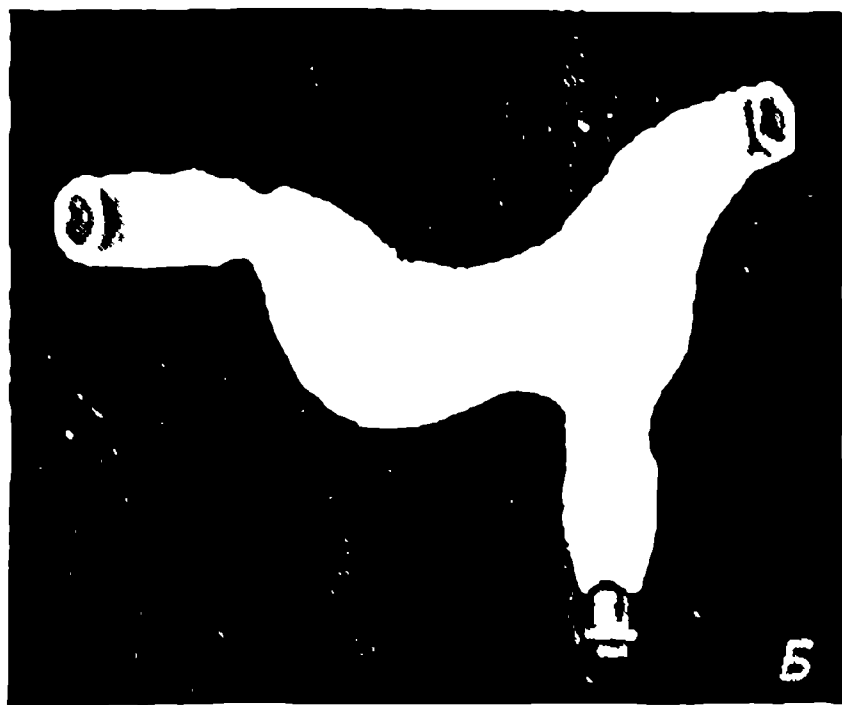


Рис. 2. Желудок сома обыкновенного до и после операции образования изолированного желудочка.

А — желудок до операции (черная линия — место будущего разреза), Б — желудок и желудочек через 25 дней после операции



Рис. 3. Карликовый сомик с фистулами желудка и кишечника.



Рис. 4. Мышечное кольцо вокруг фистульной трубки на кишечнике карпа (рисунок с кишечника, фиксированного формалином).

#### **4) Операция одновременного наложения фистул на желудок и кишку**

Осуществить операцию образования двух хронических фистул можно в один или два приема. В последнем случае сначала накладывается одна фистульная трубка, а через несколько дней, когда рыба оправится после первой операции, — вторая фистульная трубка. При одновременном наложении двух фистульных трубок необходимо примерно в полтора раза увеличить время наркотизирования.

На рис. 3 приводится снимок карликового сомика (живой вес 220 г) с двумя фистулами (желудка и кишечника). Операция сделана одновременно. Двухфистульный сом был использован для опытов в течение 106 дней.

### **Б. Послеоперационное содержание рыб**

Условия содержания оперированных рыб должны отвечать потребностям данного вида рыб (газовый режим, минеральный состав воды, температура, корм и т. д.). Нужно стремиться к тому, чтобы рыба не делала резких движений, а находилась в спокойном состоянии. Наш опыт показал, что некоторые виды рыб, например карп, не переносят длительного обездвижения, поэтому содержать их в станках нельзя. Однако для некоторых видов рыб применение станков, по-видимому, возможно, кроме того, они пригодны для обездвижения рыб на короткое время для проведения физиологических опытов. Для этой цели можно употреблять станки такого же образца, какие употребляли Н. Белоусов (1900) и Баглиони (Baglioni, 1908) при изучении дыхания рыб.

Мы содержали подопытных рыб на обычной рыболовной леске, один конец которой укреплялся под основанием спинного плавника, а другой конец с металлическим колечком одевался на металлическую проволоку, натянутую над аквариумом. Леска может поддерживаться при помощи поплавка. При таком способе рыба свободно передвигается в аквариуме и ее легко вытаскивать из воды, не травмируя оперированный участок.

При удачном проведении операции и, подчеркиваем, внимательном уходе за оперированными рыбами можно добиться длительной и нормальной жизни фистульных рыб. В нашей лаборатории подопытные фистульные рыбы (карпы, сомы обыкновенные и карликовые сомики) жили до 8—12 месяцев и более, хорошо самостоятельно питались и прибавляли в весе.

Показанием хорошего приживания фистульных трубок является образование плотного мышечного кольца на кишечнике карпа вокруг фистульной трубки. Мы наблюдали образование

таких колец неоднократно через 1—1.5 месяца после операции. На рис. 4 показано одно из таких колец (через месяц после операции).

## **1. Кормление рыб с хроническими фистулами**

Для того чтобы оперированные рыбы вскоре после операции начали нормально самостоятельно питаться, необходимы следующие условия. Во-первых, до операции, как указывалось выше, рыбы обязательно должны привыкнуть к самостоятельному питанию в аквариуме. Во-вторых, у них не должно быть никаких послеоперационных осложнений. В-третьих, условия существования рыб в аквариуме должны быть для них нормальными и не угнетать их жизнедеятельности (объем аквариума, температура воды, газовый режим, соответствующее кормление и т. д.).

В тех случаях, когда послеоперационный период по всем данным протекает хорошо, а подопытная рыба все же самостоятельно не питается и истощается, мы начинали подкармливать ее, вводя корм через рот или прямо в пищеварительный тракт через фистульную трубку. По нашим наблюдениям, в ряде случаев это стимулировало пищеварительные процессы и рыбы скорее начинали питаться самостоятельно. Кормить подопытных рыб можно давая корм в аквариум или введением определенной порции пищи через рот или непосредственно в определенный участок пищеварительного тракта через фистульную трубку.

## **2. Сбор пищевой массы и пищеварительных соков**

Сбор пищевой массы и пищеварительных соков можно производить следующим образом.

1. У извлеченной из аквариума подопытной рыбы открывается фистульная трубка и содержимое пищеварительного тракта выливается через трубку в подставленный стаканчик. Такой способ особенно удобен при опытах с крупными рыбами, имеющими фистулу желудка.

2. Пищевая масса и сок через фистулу набираются пипеткой. Этот способ наиболее удобен при извлечении сока и жидкой пищевой массы из желудка хищных рыб.

3. Пищевая масса выбирается через фистулу при помощи тонкого пинцета, желобковатого зонда или специальной маленькой металлической ложечкой. Этот способ наиболее удобен при извлечении пищевой массы из кишечника хищных рыб и из среднего и заднего отделов кишечника безжелудочных рыб.

4. Сбор соков и пищевой массы производится в специальный приемник из тонкой резины, например резиновый баллончик глазной пипетки, который одевается на наружный выступ открытой фистульной трубки и с которым рыба определенное время находится в аквариуме. Этот способ хорош тем, что рыба, находясь в аквариуме, свободно двигается, и тем самым обеспечивается нормальное функционирование пищеварительного аппарата.

5. Наконец, небольшое количество сока и пищевой массы можно извлекать через фистульную трубку при помощи фильтровальной бумажки (заранее взвешенной).

Что же касается сбора чистых пищеварительных соков, не смешанных с пищей, выделяющихся в процессе пищеварения, то данных об этом в литературе найти не удалось, за исключением неудачной попытки А. Ф. Сулимы (1919). Очевидно, в истории науки известна лишь единственная попытка получить чистый пищеварительный сок у рыб путем образования изолированного желудочка. Мы смогли провести некоторые наблюдения за выделением чистого желудочного сока и изменением его реакции (рН) в процессе пищеварения. Более подробно результаты этих наблюдений изложены нами ниже. Здесь лишь отметим, что мы получали его постоянно в малом желудочке при кормлении рыб.

Чистый желудочный сок можно также получить путем механического раздражения слизистой желудка голодной рыбы каким-либо индифферентным раздражителем, например введением в желудок через фистульную трубку стеклянных бус или небольших отрезков резиновой трубки на нитке.

Что же касается чистых кишечных соков, выделяющихся в процессе пищеварения, то методика их получения пока еще не разработана. Особенно трудным и пока еще окончательно не решенным является вопрос о наблюдении за динамикой выделения пищеварительных соков. В этом отношении перспективной является методика, примененная В. А. Пегелем (1958) при изучении механизма сокоотделения поджелудочной железы у сибирского ельца.

При разработке методики хронических фистул мы встретили большие трудности, которые удалось преодолеть упорным трудом. Эта методика нуждается еще в дальнейшем совершенствовании.

Она может быть применена при проведении следующих исследований:

- а) при наблюдении за прохождением пищевых объектов по пищеварительному тракту и их изменениями в процессе пищеварения;
- б) при исследовании химических изменений пищи;
- в) при выяснении места всасывания питательных веществ;

г) при изучении механизма отделения пищеварительных соков и свойств этих соков;

д) при изучении влияния различных факторов на интенсивность пищеварительных процессов.

Мы полагаем, что эта методика может быть использована в исследовании других вопросов физиологии рыб и в том числе патологии пищеварения, паразитологии, а также некоторых фармакологических и токсикологических вопросов.

Такое применение она уже начинает находить. Так, например, Н. Н. Тимофеев (1955а) в сообщении об изучении интерцептивных условных рефлексов у рыб указывает, что при проведении исследования им использован наш метод наложения хронических фистул на пищеварительный тракт рыб.

Описанная методика дает возможность вести исследование длительное время на нормально функционирующем пищеварительном аппарате в условиях свободного нахождения рыбы в аквариуме или в садке и, что очень важно, при самостоятельном питании.

Наш опыт работы с фистульными рыбами показал, что избранные нами виды рыб очень удобны для проведения хронических опытов по изучению физиологии пищеварения. Они хорошо переносят операции и активно питаются в аквариальных условиях.

---

## Г л а в а   в т о р а я

### НЕКОТОРЫЕ СВЕДЕНИЯ ПО АНАТОМИИ, ТОПОГРАФИИ И ИННЕРВАЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА РЫБ

Основными объектами изучения были избраны: карп (*Cyprinus carpio* L.) как представитель безжелудочных рыб и важнейший объект прудового рыбоводства, изучение физиологии пищеварения которого имеет большое значение в связи с широким применением кормления его искусственными кормами, а также обыкновенный сом (*Silurus glanis* L.), карликовый сомик (*Ameiurus nebulosus* Le Sueur) и налим (*Lota lota* L.) как представители рыб, имеющих хорошо выраженный желудок. Учитывалось также, что эти виды рыб хорошо переносят длительное содержание в аквариуме.

Прежде чем приступить к изложению результатов физиологических исследований, мы даем краткое описание анатомии, топографии и иннервации пищеварительного тракта рыб.

Изложению описания иннервации пищеварительного тракта мы уделим несколько большее внимание потому, что эти сведения важны как для проведения операций на пищеварительном тракте, так и для понимания механизма регуляции пищеварительных процессов и роли нервной системы в этом механизме.

Наиболее обстоятельные литературные сведения о строении пищеварительного тракта нам удалось собрать по карпу, очень мало — по карликовому сомику и еще меньше — по обыкновенному сому. Что же касается иннервации пищеварительного тракта указанных видов рыб, то имеющиеся сведения оказались незначительными и фрагментарными. Поэтому мы излагаем все бывшие в нашем распоряжении литературные данные не только по вышеуказанным, но и по другим видам пресноводных рыб.

#### І. АНАТОМИЯ И ТОПОГРАФИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА РЫБ

**К а р п.** По анатомии, гистологии и топографии пищеварительного тракта карпа и карповых вообще имеется ряд работ (Rathke, 1837; Мельников, 1867; Кульчицкий, 1888; Gegenbaur,

1901; Pictet, 1909; Vonk, 1927; W. M. Smallwood a. M. L. Smallwood, 1931; Wunder, 1936; Curry, 1939; Klust, 1940; McVay, Kann, 1940; Ланге, 1948; Al-Hussaini, 1949: Гриб и Красюкова, 1949; Santa, Pollingher, 1956, и др.).

В этих исследованиях показано положение пищеварительных органов в полости тела, развитие пищеварительного тракта в связи с ростом рыб и увеличение его петлистости, место впадения протоков придаточных пищеварительных желез, а также характер строения слизистой оболочки и мышечных слоев различных отделов и т. д.

Карп принадлежит к всеядным рыбам: он питается мелкими животными организмами, находящимися в толще воды и на дне водоема, семенами растений, отходами сельскохозяйственного производства и т. д.

По типу строения пищеварительного тракта карп принадлежит к безжелудочным рыбам. Пищевод короткий. Проток плавательного пузыря впадает в него с дорзальной стороны, почти на уровне границы между глоткой и пищеводом. Складки слизистой оболочки пищевода всюду продольные. Пищеварительный канал карпа представляет собой длинную, расширенную за пищеводом, а затем постепенно суживающуюся трубку, длина которой превышает длину тела в 1.5—2 раза и длину полости тела в 4—5 раз. Расширенная часть пищеварительной трубки лишь внешне несколько напоминает желудок некоторых хищных рыб, как например щуки. Пищеварительный тракт образует семь параллельных друг другу оборотов с тремя передними и тремя задними изгибами. С увеличением длины тела изменяется длина пищеварительной трубки и ее форма. Общепринятым является деление пищеварительного канала на пищевод, передний, средний и задний отделы кишечника. В основу разграничения отделов кишечника некоторые авторы кладут строение слизистой оболочки (Rathke, 1837; Gegenbaur, 1901; Ланге, 1948). Мы условно делим кишечник карпа на эти же отделы следующим образом: к переднему отделу относим идущую от пищевода расширенную часть до первого изгиба ее вперед, к среднему — следующие за передним отделом пять оборотов пищеварительной трубки, к заднему — последнюю, суженную в диаметре часть кишечника, идущую назад пологой дугой к анальному отверстию (рис. 5).

В качестве примера приводим данные о длине и весе пищеварительных органов карпа весом 472 г, длиной ( $L$ ) 31 см, с длиной полости тела ( $l$ ) 10 см. Длина всего пищеварительного тракта 48.5 см, на пищевод приходится 1.5 см, длина переднего отдела кишечника около 8 см, среднего отдела — около 31 см и заднего отдела — около 8 см. Диаметр пищеварительной трубки от 1.2 (наиболее расширенная часть переднего отдела) до 0.45 см (задний отдел). Вес пищеварительной трубки 10 г, печени — 15 г.



Стенки пищеварительного канала состоят из слизистого, подслизистого и мышечного слоев. Последний в свою очередь состоит из слоя внутренних кольцевых волокон и наружного слоя продольных волокон. Поперечнополосатая мускулатура имеется только в ротовой полости, глотке, передней части пищевода и задней части кишечника. На всем остальном протяжении пищеварительный тракт имеет гладкую мускулатуру.

Ротовая полость, глотка и пищевод выстланы плоским многослойным эпителием. При переходе пищевода в кишечник плоский многослойный эпителий сменяется однослойным цилиндрическим эпителием.

Слизистая оболочка кишечного тракта представляет собой сложную систему складок, образующих сеть перекладин. Как подсчитал Клуст (Klust, 1940), складки слизистой увеличивают всасывающую поверхность кишки трехлетнего карпа в 9 раз.

Печень карпа разделена на семь долек-лопастей. Желчный проток впадает в кишку в начальной части переднего отдела.

**Карликовый сомик.** Эта рыба — всеядна. Пищей ей служат как животные, так и растительные объекты. По данным М. Е. Макушок (1951), в желудках карликовых сомов (из озер БССР) преобладают личинки хирономид, водяной ослик, моллюски, личинки ручейников и стрекоз, харовые и нитчатые водоросли. Карликовые сомики старших возрастов (семи-восемь лет) частично переходят к питанию мелкими рыбами.

Карликовый сомик достигает веса 100 г к концу пятого года жизни при средней длине около 20 см и 500 г на восьмом году жизни при длине 30 см. Измерения пищеварительного тракта и полости тела у 25 особей разных размеров показали, что длина пищеварительного тракта колеблется в довольно широких пределах — от 19 до 32 см при средней длине 24.6 см. В то же время длина полости тела колеблется в пределах от 6.2 до 8.0 см при средней длине 6.8 см. Следовательно, длина пищеварительного тракта превосходит длину полости тела в 3—4 раза.

Расположение пищеварительного тракта в полости тела карликового сомика (с вентральной стороны) показано на рис. 6. Печень лежит в верхней части брюшной полости, иногда несколько более слева. Желчный проток впадает в начальную часть кишечника.

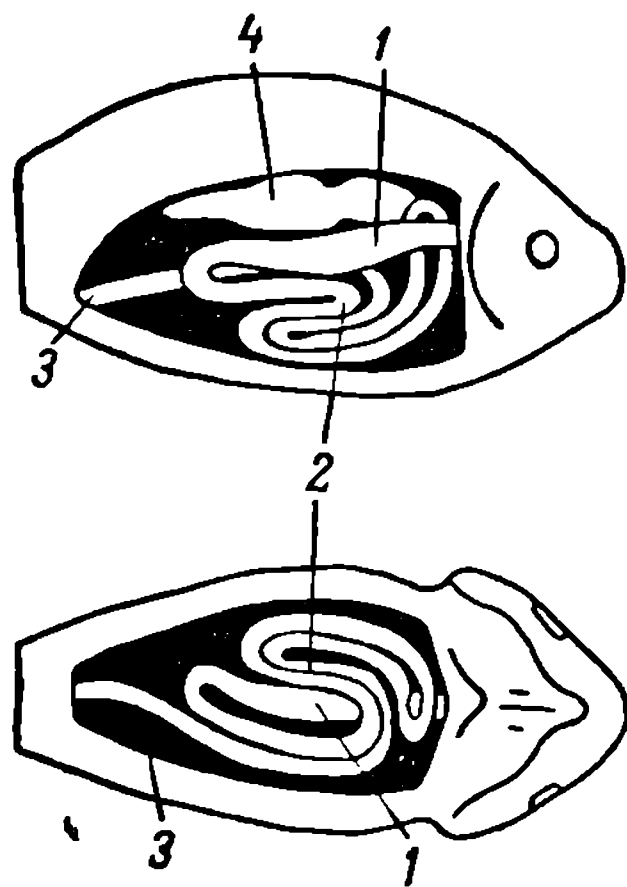


Рис. 5. Пищеварительный тракт карпа с латеральной и вентральной стороны.

1 — передний отдел кишечника; 2 — средний отдел; 3 — задний отдел; 4 — плавательный пузырь.

Кишечник отходит от желудка с левой стороны и идет немного вверх (к голове), а затем располагается на правой стороне брюшной полости, вдоль желудка и ниже его в виде нескольких петель (4—5). Складки слизистой в желудке и кишечнике продольные, слегка извилистые. Желудочный сфинктер хорошо выражен.

С ростом сомика пищеварительный тракт удлиняется непропорционально увеличению длины полости тела, в результате чего показатель его отношения к полости тела возрастает. Это приводит к тому, что изгибов и петель кишечника становится больше.

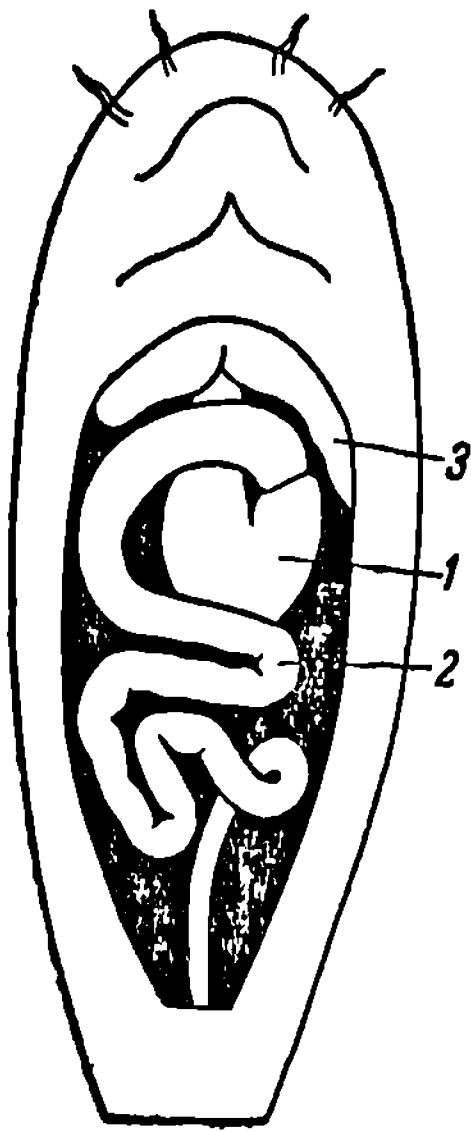


Рис. 6. Пищеварительный тракт карликового сомика с вентральной стороны.

1 — желудок; 2 — петли кишечника; 3 — печень.

В качестве примера приводим данные о размерах и весе пищеварительных органов карликового сомика весом 90 г, с длиной тела 18 см и длиной полости тела 6 см. Длина всего пищеварительного тракта 17.5 см, пищевода 1.0 см, желудка 1.5 см, кишечника 15.0 см. Вес всей кишечной трубки 2.8 г, из них вес желудка 1.0 г, кишечника 1.8 г. Вес печени 2.2 г. Диаметр кишечника 0.3—0.6 см.

Вес желудка (без содержимого) закономерно увеличивается с возрастом и увеличением веса тела. Так, у трехлетних особей средний вес желудка 0.56 г, у четырехлетних — 0.61 г, у пятилетних — 0.86 г. У особей старше пяти лет вес желудка значительно возрастает и достигает к восьми годам 4 г.

**Обыкновенный сом.** Сом является хищной рыбой. Пища его довольно разнообразна, хотя исключительно животная. Уже на первом году жизни сом переходит в значительной степени на питание рыбой.

Некоторые общие данные о строении пищеварительного тракта сома имеются в работе Раутера (Rauther, 1940). По нашим наблюдениям, желудок у сома объемистый. Печень лежит в верхней части полости тела, доходя иногда до половины желудка. Желчный проток впадает в начальную часть кишечника. Стенки пищевода и желудка мускулистые. Складки слизистой оболочки в пищеводе и желудке продольные, слегка извилистые, ясно выраженные, крупные. В кишечнике они сначала высокие, тесно прилегающие друг к другу, затем постепенно становятся все ниже и мельче. Желудочный сфинктер хорошо выражен. Кишечный отдел вначале расширенный (его диаметр почти равен диаметру пилорической части желудка), а затем постепенно суживается (примерно

вдвое по сравнению с начальной частью). Кишечник отходит от желудка с левой стороны и идет сначала немного вверх (к голове), а затем огибает желудок с правой стороны, делая в полости тела несколько изгибов. Пилорических придатков кишечник сома не имеет. На рис. 7 показано расположение печени, желудка и частично кишечного отдела в полости тела сома (вид с вентральной стороны).

В качестве примера приводим данные о размерах и весе пищеварительных органов сома весом 312 г, с длиной тела 32.5 см и длиной полости тела 8.5 см. Длина всего пищеварительного тракта 43.0 см, длина пищевода 2.3 см, желудка 3.8 см, кишечника 36.9 см. Вес пищеварительной трубки 12.7 г, на желудок приходится 6.5 г, а на кишечник — 6.2 г. Вес печени 7.9 г. Диаметр кишечника 0.5—1.4 см. С возрастом и увеличением веса длина пищеварительного тракта увеличивается быстрее, чем длина тела.

## II. ИННЕРВАЦИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА РЫБ

### А. Литературный обзор

Из литературных данных известно, что у пресноводных костистых рыб спинномозговые нервы выходят из спинного мозга или в виде обособленных вентральных и дорсальных корешков, или одним общим стволом, образующимся в результате слияния обоих корешков (Stannius, 1849; Siebold u. Stannius, 1854; Бодрова, 1957). Каждый дорсальный корешок несет ганглий. Второй тип образования спинномозговых нервов характерен для щуки, сома, карпа и некоторых других видов рыб. В составе спинномозговых нервов к пищеварительному тракту идут висцеральные волокна (Третьяков, 1927).

Симпатическая нервная система отличается большим разнообразием строения, степенью развития и характером иннервации внутренних органов. У одних видов, как например у щуки и сома, симпатическая нервная цепочка в основном развита лишь в грудной части, а у других, например у карпа, макроскопически ее обнаружить довольно трудно. Симпатический пограничный ствол связан как со спинным мозгом (через *rami communicantes*), так

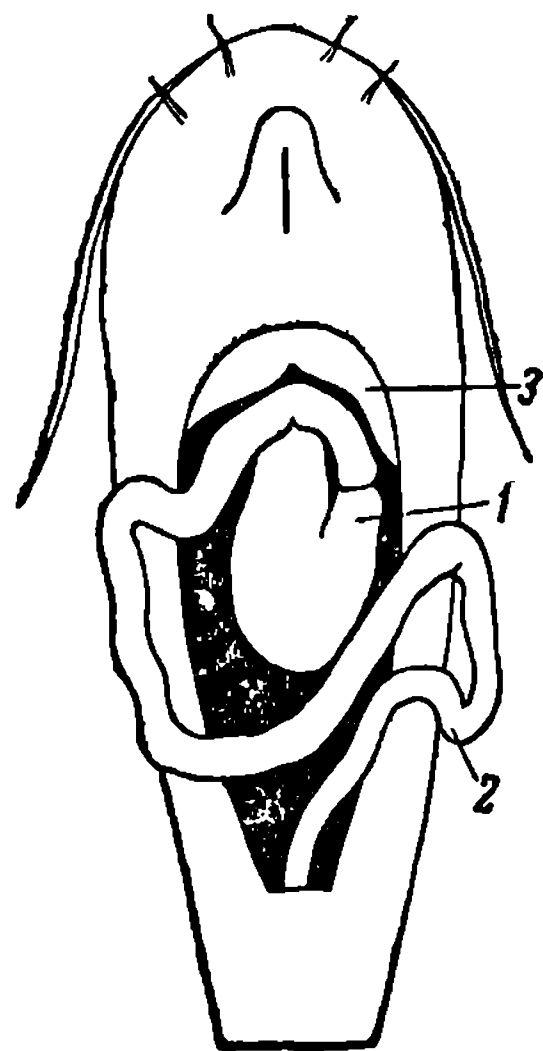


Рис. 7. Пищеварительный тракт обыкновенного сома с вентральной стороны.

1 — желудок; 2 — петли кишечника; 3 — печень.

и с системой блуждающего нерва (Бодрова, 1957). Внутренностный нерв (n. splanchnicus) обычно встречается или с двух сторон, или только с одной — правой. Он чаще отходит от симпатической цепочки на уровне III и IV спинномозговых нервов. Внутренностный нерв можно наблюдать по ходу кишечно-брыжеечной артерии. Дальнейший его ход проследить можно только на гистологических препаратах. Подходя к пищеварительному тракту, внутренностный нерв, например у карпа, полностью сливается с кишечной ветвью блуждающего нерва (Stannius, 1849; Siebold u. Stannius, 1854; Белецкий, 1883).

Кишечная ветвь блуждающего нерва (r. intestinalis n. vagi) у большинства рыб распространяется в пищеводе, желудке, иногда в кишечнике, плавательном пузыре (Stannius, 1849; Siebold u. Stannius, 1854).

Нервные сплетения пищеварительного тракта описаны у ряда рыб: линя (Monti, 1895), окуня (Закусев, 1897; Александрова, 1959), сома (Колосов и Иванов, 1930), налима и щуки (Abraham, 1933), карася (McVay, Kann, 1940), карпа (Бодрова и Краюхин, 1952), форели (Ливен, 1960).

Клеточные элементы в нервных сплетениях были обнаружены большинством цитированных выше авторов. Монти (Monti, 1895) описала мультиполярные нервные клетки в нервном сплетении пищевода щуки. Наиболее подробно они описаны С. С. Закусевым (1897), который делит их на клетки I и II типов согласно классификации А. С. Догеля (1895, 1896). Оба типа нервных клеток, по мнению С. С. Закусева, являются характерными для сплетений пищеварительного тракта окуня. У форели А. Н. Ливен (1960) найдены в основном униполярные нейроны, среди которых встречаются своеобразные мультиполярные нервные клетки, сходные с нейронами I типа Догеля.

Клетки I и II типов Догеля были обнаружены также в пищеварительном тракте линя, налима и щуки (Третьяков, 1927; Abraham, 1933, и др.). Мульти- и униполярные клетки были найдены (Бодрова и Краюхин, 1952) в нервных стволах и сплетениях переднего отдела кишечника карпа.

Большинство авторов считает, что нервные клетки всех типов распространены диффузно, ганглиозных узлов мало и они состоят из нескольких клеток.

Более обстоятельные данные имеются о чувствительных и двигательных нервных окончаниях. По данным Монти (Monti, 1895), у линя от подслизистого кишечного сплетения нервные ветви идут в эпителиальный слой, в котором заканчиваются в виде пуговчатых расширений. Абрахам (Abraham, 1933) обнаружил окончания нервных волокон, отходящих от безмякотных стволов, в межмышечном нервном сплетении линя, налима и щуки. По его мнению, это эфферентные окончания. А. А. Милохин (1956)

показал, что у рыб из семейства карповых с разным характером питания (подуст, красноперка, жерех, карась) афферентные окончания в отличие от эфферентных значительно различаются по своему тонкому строению. Он считает, что афферентные окончания являются начальными, а эфферентные — конечными звеньями некоторых рефлекторных дуг пищеварительного тракта, и относит их к системе блуждающих нервов. Разнообразные кустиковидные рецепторы в стенке пищеварительного тракта судака описаны Г. Н. Кузминской (1958). Она обнаружила, что по длине пищеварительной трубки строение рецепторов варьирует и связано с особенностями различных отделов. В то же время Е. Я. Гилинский (1958) считает, что у судака они однообразны, а у окуня — более сложного строения. По его мнению, в процессе филогенеза происходит усложнение рецепторного аппарата желудка позвоночных.

Из изложенного видно, что исследований по иннервации пищеварительного тракта пресноводных костистых рыб сравнительно немного, причем некоторые из них имеют большую давность. Во многих описываются лишь отдельные элементы нервного аппарата или иннервация отдельных участков пищеварительного тракта.

## Б. Собственные наблюдения

Переходим к изложению результатов собственного изучения иннервации пищеварительного тракта рыб (каarp, сом обыкновенный, налим).

Перед тем как препарировать нервную систему рыб помещали в 2%-й раствор азотной кислоты на 2—3 суток. Препарирование производили под бинокулярной лупой. Гистологическое исследование производили, применяя метод окраски метиленовой синью по Леонтовичу (1939). Использование этого метода применительно к рыбам изложено в работах Н. В. Бодровой (1937, 1938, 1957).

У всех исследованных нами видов рыб последняя, десятая, пара черепномозговых нервов — блуждающий нерв (*n. vagus*) — отходит от продолговатого мозга в виде двух корешков. После выхода из черепной полости (через отверстие затылочной кости) блуждающий нерв образует мощный ганглиозный узел (с правой и левой стороны). Далее он идет несколькими крупными ветвями к органам чувств, боковой линии, жабрам и внутренним органам. К последним направляется одна из крупных ветвей — жаберно-кишечный нерв (*n. branchio-intestinalis*). От него отходят отдельные ветви к жабрам, плечевому поясу, а далее он продолжает свой путь каудально к пищеварительному тракту в виде кишечной ветви (*r. intestinalis*).

В области пищевода (очень короткого у карпа и более длинного у сома и налима) кишечные ветви обоих блуждающих нервов

вступают в пищеварительный тракт. У карпа основная кишечная ветвь идет непосредственно к переднему отделу пищеварительной трубки, а к пищеводу отходит лишь небольшая его ветвь. В переднем отделе кишечная ветвь проходит по поверхности и вполне доступна визуальному наблюдению. Дальнейшее ознакомление с локализацией кишечной ветви блуждающего нерва в среднем и заднем отделах возможно только микроскопическим путем.

Симпатическую цепочку в виде небольших нервных узелков обнаружить у карпа макроскопически, как уже отмечалось, довольно трудно. Внутренностный нерв (*n. splanchnicus*) удавалось видеть лишь у крупных карпов. Он отходит от симпатической цепочки с правой стороны, причем иногда не на уровне III и IV спинномозговых нервов (как это наблюдается чаще у других костистых рыб), а несколько выше — на уровне II спинномозгового нерва.

На гистологических препаратах установлено, что пищевод в основном иннервируется двумя сплетениями — межмышечным (наиболее развитым) и подслизистым. Межмышечное нервное сплетение представляет собой довольно развитую сеть плотных и толстых нервных пучков, древовидно ветвящихся и анастомозирующих между собой. В подслизистом нервном сплетении пищевода нервные пучки значительно меньшего калибра и встречаются реже, чем в мышечном слое. Они проходят в различных направлениях и многократно ветвятся на более тонкие нервы. В сплетении встречаются мягкотные и безмякотные нервные волокна. Нервные пучки в обоих сплетениях располагаются очень часто по ходу кровеносных сосудов, в непосредственной близости к ним.

В переднем отделе пищеварительной трубки карпа удалось наблюдать разветвление кишечной ветви блуждающего нерва на крупные нервные стволы, состоящие из мягкотных (преимущественно) и безмякотных волокон (рис. 8). Нервные стволы расходятся по стенке пищеварительной трубки веерообразно, постепенно уменьшаются в своем диаметре в каудальном направлении и, как удалось наблюдать, достигают ее среднего отдела.

В нервном сплетении кишечника карпа обычно выделяются один-два нервных ствола с отходящими многочисленными ветвями, которые принимают участие в образовании сплетения; отдельные волокна их располагаются между мышцами (рис. 9). Часть волокон, как видно из рис. 9, идет параллельно мышечным пучкам. В сплетении видны мягкотные и типичные ядродержащие безмякотные нервы. Сплетение расположено главным образом в слое кольцевых мышечных волокон кишечной стенки.

В среднем отделе кишечника сеголетка и половозрелого карпа, помимо мышечного сплетения, обнаружено тончайшее под-



Рис. 8. Разветвление кишечной ветви блуждающего нерва в переднем отделе кишечника карпа (латеральная сторона).

Ок. 5, об. 8.



Рис. 9. Нервное сплетение в мышечном слое среднего отдела кишечника карпа-сеголетка.

Ок. 10, об. 50.

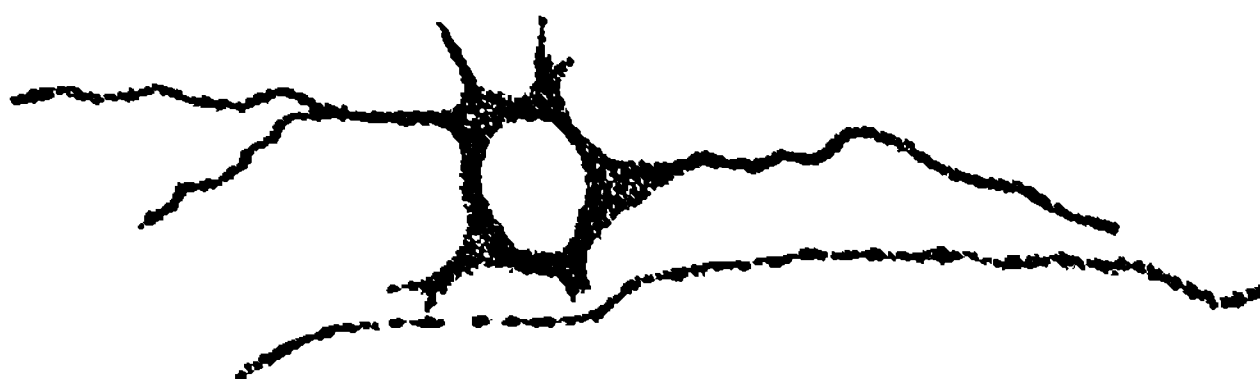


Рис. 10. Мультиполярная клетка из нервного сплетения переднего отдела кишечника карпа сеголетка.

Ок. 7, об. 50.



слизистое нервно-сплетенное, а в заднем отделе лишь подслизистое мелкоячеистое нервно-сплетенное.

Для нас было важно проследить, имеют ли пищеварительный тракт исследованных рыб нейроны и ганглиозные скопления и по возможности выяснить их локализацию, особенно ганглиев, о том, чтобы при наложении фистул стремиться их не травмировать.

Оказалось, что в переднем отделе кишечника карпа сеголетка имеются мультиполярные нервные клетки. Они имеют от трех до семи и даже десяти отростков, встречаются и в нервных стволах, и в нервных сплетениях (рис. 10). В среднем отделе также обнаружены мультиполярные нейроны. Помимо мультиполярных нейронов, в нервных стволах и сплетениях этих двух отделов найдены униполярные клетки (рис. 11). Обычно они как бы висят на своем единственном отростке и чаще имеют грушевидную или несколько округлую форму. Нередко униполярные нервные клетки снабжены Т-образным отростком. Нейроны с такими отростками мы наблюдали по ходу крупных нервных стволов. Их отростки прослеживаются на небольшом расстоянии, поскольку они быстро теряются среди волокон нервного ствола. Нельзя не отметить, что по ходу крупных нервных стволов довольно часто встречаются крупные нейроны.

Рецепторами пищеварительный тракт карпа снабжен обильно, особенно передний отдел кишечника. Мы наблюдали рецепторы двух видов. Одни из них имеют несложное строение наподобие ветви или петли со значительной протяженностью и небольшим количеством терминалей (рис. 12). Другие имеют вид клубочка или сложно извилистых петель, рецепторы этого вида широко известны у высших животных. У рыб клубочки имеют лишь несколько меньшее количество закручивающихся в различном направлении нервных волокон с конечными и окопечными расширениями. Подобные клубочковидные рецепторы мы наблюдали в большом количестве в слизистой оболочке переднего отдела кишечника карпа-сеголетка. Они расположены в разных плоскостях слизистой оболочки (рис. 13). Очевидно, все они происходят от небольшого мякотного ствола, с которым, как видно из рис. 13, связан один из рецепторов. Структура клубочковидного рецептора еще более наглядно выявляется при большом увеличении. Здесь видно, как более толстый приводящий нерв распадается на два волокна, которые образуют рецептор. Подобные рецепторы, помимо пищеварительного тракта, обнаружены в сердце и кожных покровах рыб (Бодрова, 1957, 1960).

Эфферентные окончания пищеварительного тракта в одних случаях выявились как короткие ветви с небольшими расширениями на концах, обычно отходящие от тех или иных волокон нервного сплетения. В других случаях мы наблюдали их в виде

ответвлений по ходу претерминальных волокон, нередко идущих параллельно мышечным волокнам.

Характер иннервации пищеварительного тракта сома и налима по сравнению с карпом несколько сложнее, в основном за счет иннервации желудка.

Кишечные ветви блуждающего нерва вступают в пищевод, и, проходя поверхностно, спускаются на желудок. У налима кишечная ветвь правого блуждающего нерва, спускаясь по пищеводу вместе с кровеносным сосудом, вступает в брыжейку. В области пищевода от нее отходит небольшая ветка, которая спускается на желудок и разветвляется преимущественно в области малой кривизны. Кишечная ветвь левого блуждающего нерва с пищевода также спускается на желудок и разветвляется преимущественно в области большой кривизны. У сома и налима нервные стволы, идущие по большой и малой кривизне (особенно по большой), отдают значительное количество ветвей, разветвляющихся по обеим стенкам желудка. Особенно обильно иннервирован привратник желудка. Как крупные, так и более мелкие нервные стволы проходят по пищеводу и желудку вблизи кровеносных сосудов. Дальнейшее ознакомление с локализацией блуждающего нерва как в желудочной стенке, так и в кишечном отделе возможно только на гистологических препаратах.

Симпатическую цепочку макроскопически при очень тщательном препарировании можно обнаружить у сома в виде тончайшей нити с еле заметными 2—3 ганглиями по обеим сторонам аорты. Внутренностный нерв у сома в отличие от карпа можно видеть с правой и левой стороны. У налима кишечные ветви блуждающего нерва, по нашим наблюдениям, принимают участие в образовании сплетения совместно с симпатическими волокнами (n. n. splanchnici) в области расположения чревно-брыжеечной артерии.

При гистологическом изучении установлено, что пищевод, желудок и кишечный отдел сома и налима, так же как и передний отдел кишечника карпа, в основном иннервируются межмышечным (наиболее развитым) и подслизистым сплетениями. В мышечном слое пищевода и особенно желудка сома и налима имеется значительно более развитое нервное сплетение, чем в пищеводе и переднем отделе кишечника карпа. Наблюдается большое количество отдельных нейронов и их скоплений. То же можно сказать и в отношении подслизистого нервного сплетения.

Отмечается обильная иннервация кровеносных сосудов желудка (рис. 14). Иннервация кишечного отдела пищеварительного тракта сома и налима в основном имеет те же черты строения, какие наблюдаются в среднем и заднем отделах кишечника карпа. В кишечном отделе, так же как и в желудке, мы выявили два нервных сплетения — межмышечное и подслизистое. В межмышеч-

ном сплетении наблюдается сравнительно небольшое количество неплотных нервных пучков, содержащих мякотные и безмякотные волокна. Они образуют широкие петли по направлению продольных мышечных волокон. Ход отдельных нервных волокон легко прослеживается.

Подслизистое нервное сплетение кишечного отдела состоит из тонких нервных пучков более мелкого диаметра, чем в мышечном слое, и одиночных волокон, также более тонких, чем в подслизистом слое желудка.

По характеру иннервации кишечного отдела желудочных рыб нам не удалось выделить морфологически обособленных отделов. Можно отметить лишь более густое расположение нервных волокон и большее количество клеточных элементов в межмышечном сплетении в начале этого отдела.

Клеточные элементы, локализованные в нервных стволах пищеварительного тракта сома и налима, можно встретить всюду, начиная с крупных нервных тяжей пищевода, желудка и их сплетений и кончая более мелкими нервами и сплетениями кишечного отдела. Форма клеток разнообразна. Встречаются уни-, би- и мультиполярные клетки, крупные и мелкие. Клетки располагаются как внутри нервных пучков (интраневрально), так и около них (периневрально).

В пищеводе, в крупных нервных стволах и сплетениях, нами обнаружены лишь одиночные нервные клетки. В желудке их несравнимо больше. Здесь они встречаются не только в виде одиночных нейронов, но и в виде довольно крупных ганглиев. На рис. 15 показан крупный нервный ствол (желудок налима) с включенными в него многочисленными отдельными клетками различной величины и формы. На этом участке нерва в поле зрения микроскопа их более 50. В ганглии, изображенном на рис. 16, из области большой кривизны желудка налима мы насчитали их около 60. На многих из них отчетливо видны перичеселлюляры, или синапсы.

На рис. 17 показана крупная мультиполярная нервная клетка из мышечного слоя пилорической части желудка налима, очевидно I типа Догеля. Встречается некоторое количество малодифференцированных нейронов эмбрионального типа (Леонтович, 1926). Это небольшие клетки овальной формы, без отростков, иногда с двумя ядрами.

В подслизистом нервном сплетении желудка налима нам удалось обнаружить лишь отдельные нервные клетки. На рис. 18 показана одна из таких клеток — униполярная клетка, очевидно II типа Догеля. В кишечном отделе клетки располагаются единично в нервных пучках различного диаметра. Скоплений нейронов мы не наблюдали. В кишечном отделе налима нами обнаружено два типа нервных клеток: мульти- и униполярные. На рис. 19 пока-

зана одна из таких мультиполярных клеток, вероятно I типа Догеля.

Рецепторами пищеварительный тракт сома и налима снабжен обильно, особенно желудок. Строение их почти такое же, как у карпа. На сосудах пищевода налима нами обнаружены своеобразные образования в виде гроздей, являющиеся, очевидно, чувствительными нервными окончаниями (рис. 20).

Эфферентные окончания мы также наблюдали у обоих видов рыб или в виде коротких ветвей с небольшими расширениями на концах, или в виде ответвлений по ходу претерминальных волокон (идущих нередко параллельно мышечным пучкам) также с конечными расширениями, т. е. подобные тем, какие найдены у карпа.

В эксперименте при перерезках блуждающего нерва мы постоянно обнаруживали дегенерирующие волокна не только в нервных магистральных стволах желудка (сом, налим) или в переднем отделе кишечника карпа, но и в собственно кишечном отделе, в его нервных сплетениях. Так, в среднем отделе кишечника карпа-сеголетка спустя 3 суток после односторонней ваготомии отчетливо прослеживаются распадающиеся нервные волокна (рис. 21).

После перерезки кишечной ветви левого блуждающего нерва мы наблюдали в желудке налима значительное количество дегенерирующих волокон. На рис. 22 показаны дегенерирующие мякотные волокна из пилорической части желудка, среди волокон находится униполярная нервная клетка с распадающимся приводящим волокном и перицеллюляром. Дегенерирующие волокна мы обнаружили в кишечном отделе налима; спустя 6 суток после односторонней перерезки блуждающего нерва отчетливо видны распадающиеся нервные волокна (рис. 23). Рис. 23 дает также представление о характере иннервации этого отдела пищеварительного тракта налима.

Полученные нами анатомические, топографические и гистологические данные позволяют составить общее представление о строении пищеварительного тракта в целом и его иннервации у исследованных пресноводных костистых рыб. Вместе с тем они дополняют наблюдения предшествовавших исследователей как об анатомии и топографии пищеварительных органов, так и об общей картине иннервации и распределении нервных элементов в различных отделах пищеварительного тракта безжелудочных (карп) и желудочных рыб (сом, налим).

Общепринятое мнение об отсутствии в пищеварительном тракте рыб крупных ганглиев требует уточнения. В пилорической части желудка налима и в области большой кривизны нами обнаружены не только мелкие ганглии, но и крупные ганглии, состоящие из большого числа клеток. Наличие таких крупных нервных узлов в желудке свидетельствует о более совершенном нервном регуля-

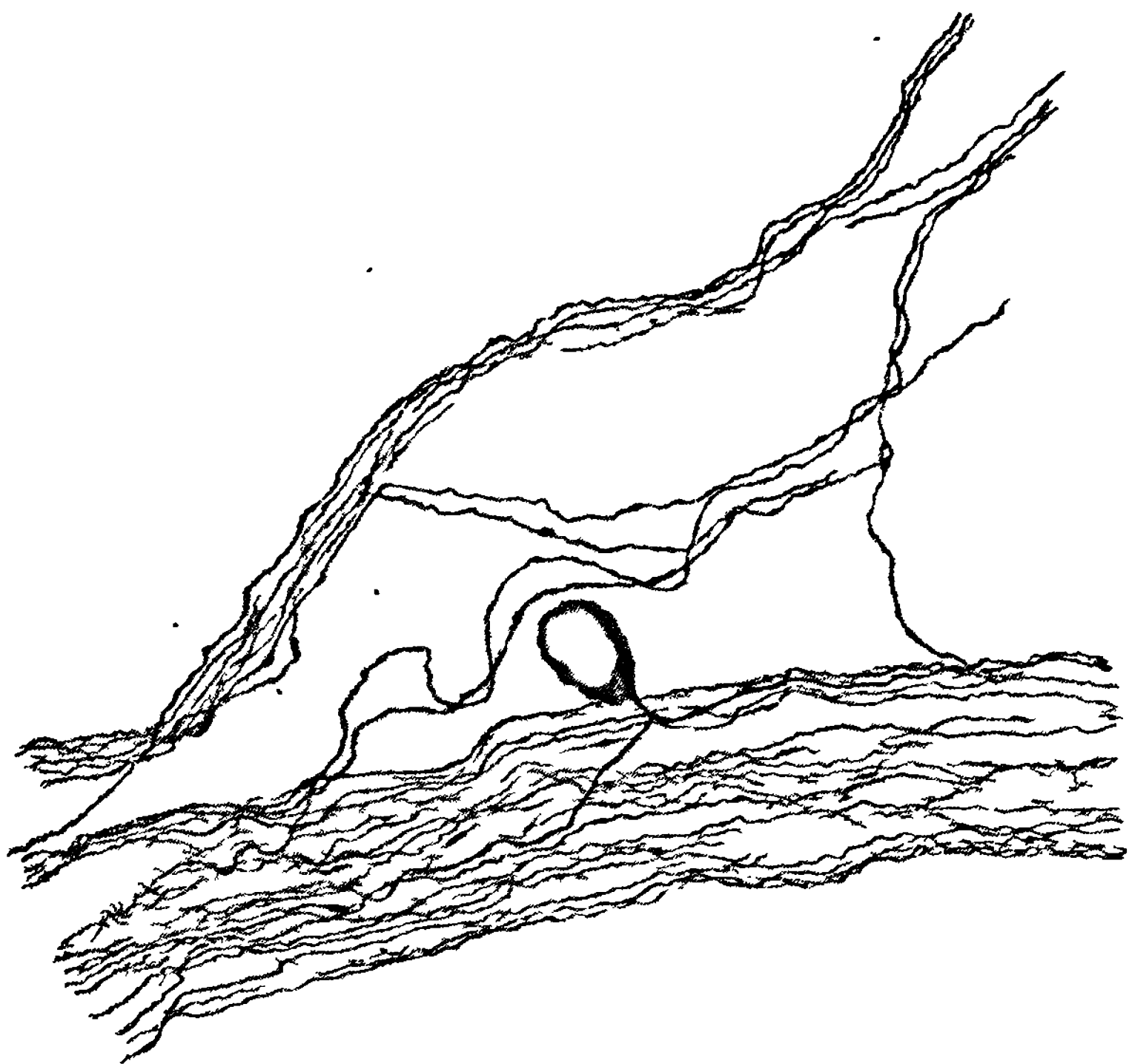


Рис. 11. Униполярная нервная клетка из нервного сплетения кишечника карпа-сеголетка.

Ок. 7, об. 50.



Рис. 12. Рецептор в виде несложной петли из переднего отдела кишечника карпа-сеголетка.

Ок. 7, об. 50.



**Рис. 13. Общее расположение клубочковидных рецепторов в слизистой оболочке переднего отдела кишечника карпа-сеголетка.**  
Ок. 7, об. 8.

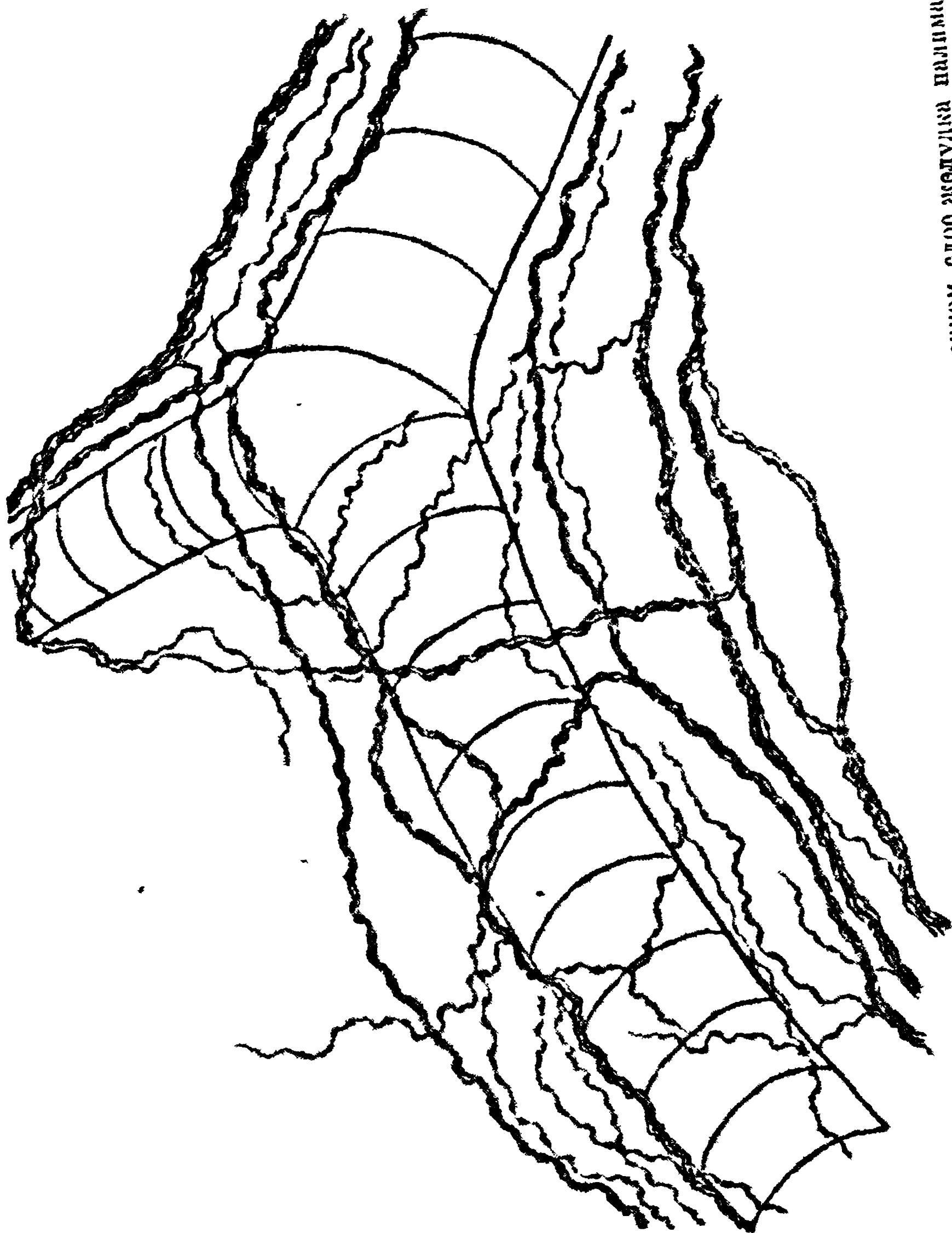


Рис. 14. Первое сплетение около кровеносного сосуда в мышечном слое желудка палима  
Ок. 7, об. 10.



Рис. 15. Крупный нервный ствол с большим количеством нервных клеток из мышечного слоя области большой кривизны желудка налива.  
Ок. 7, об. 10.



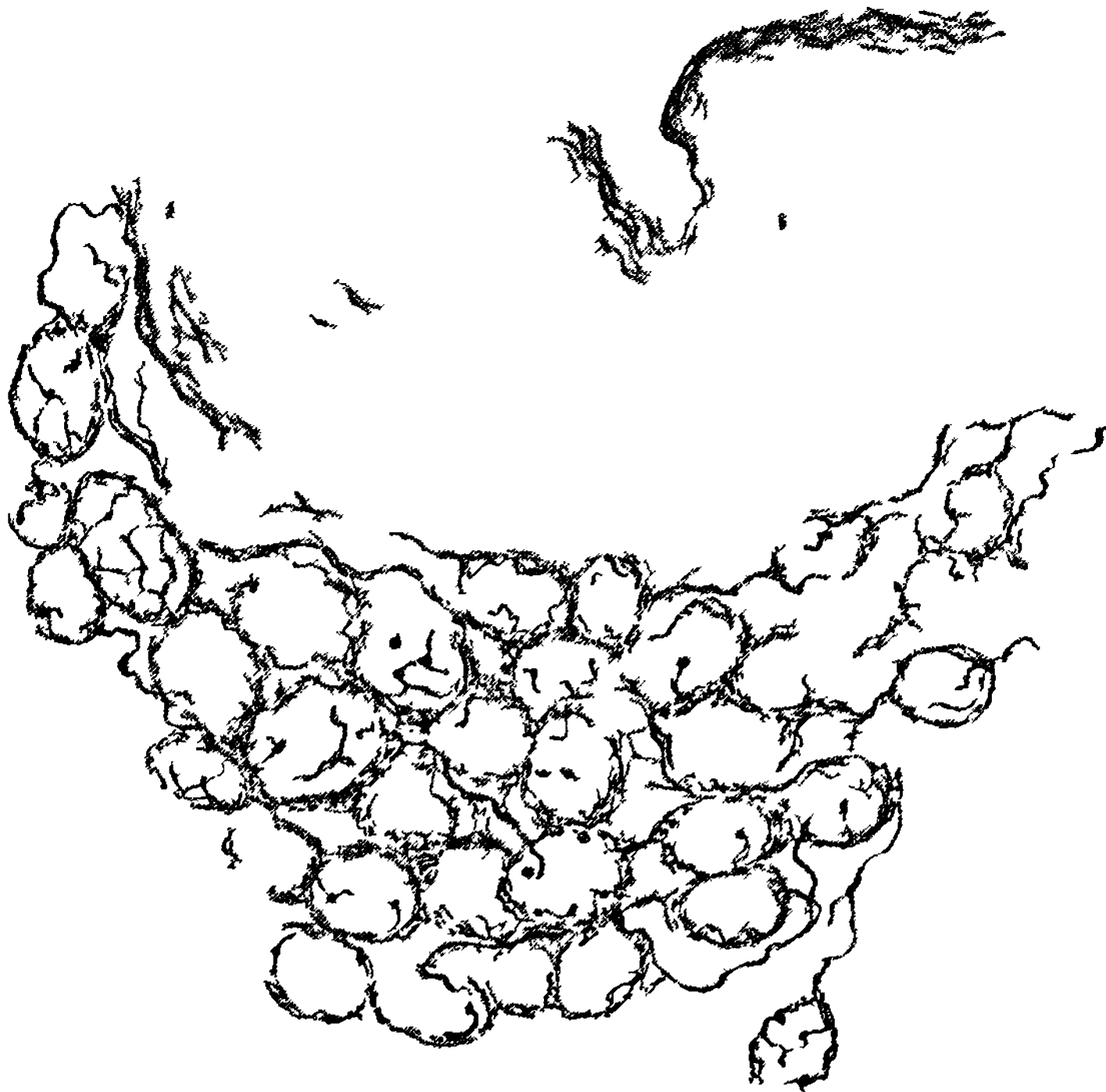


Рис. 16. Крупный ганглий около нервного ствола из мышечного слоя желудка налима в области большой кривизны.

Ок. 5, об. 10.

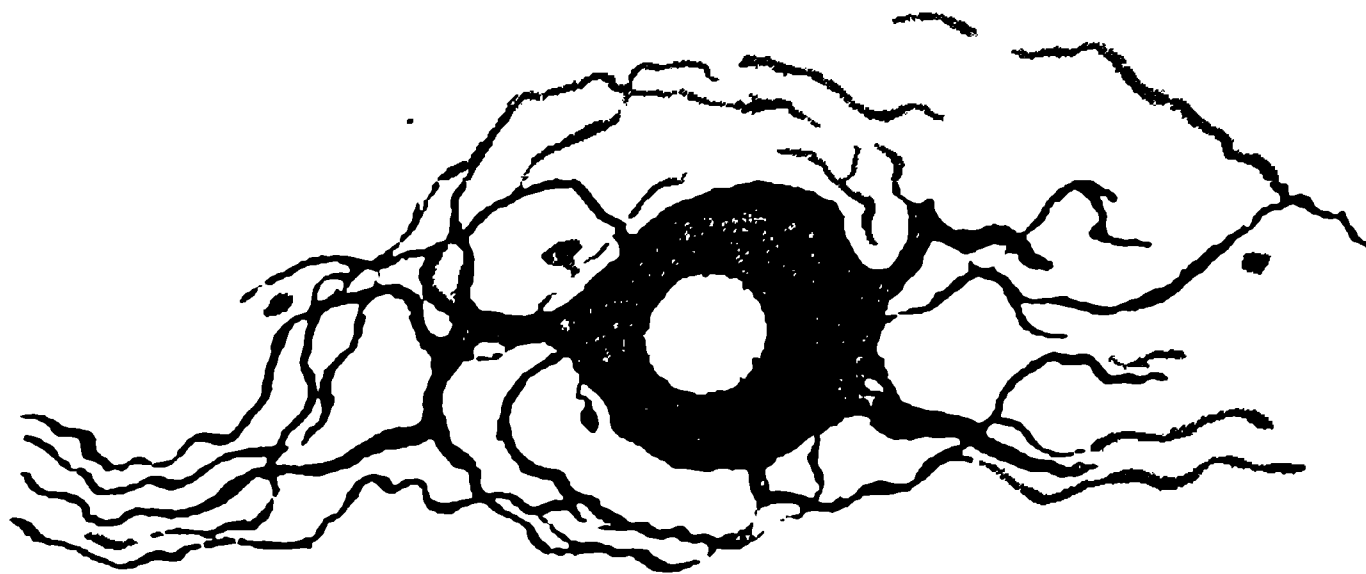
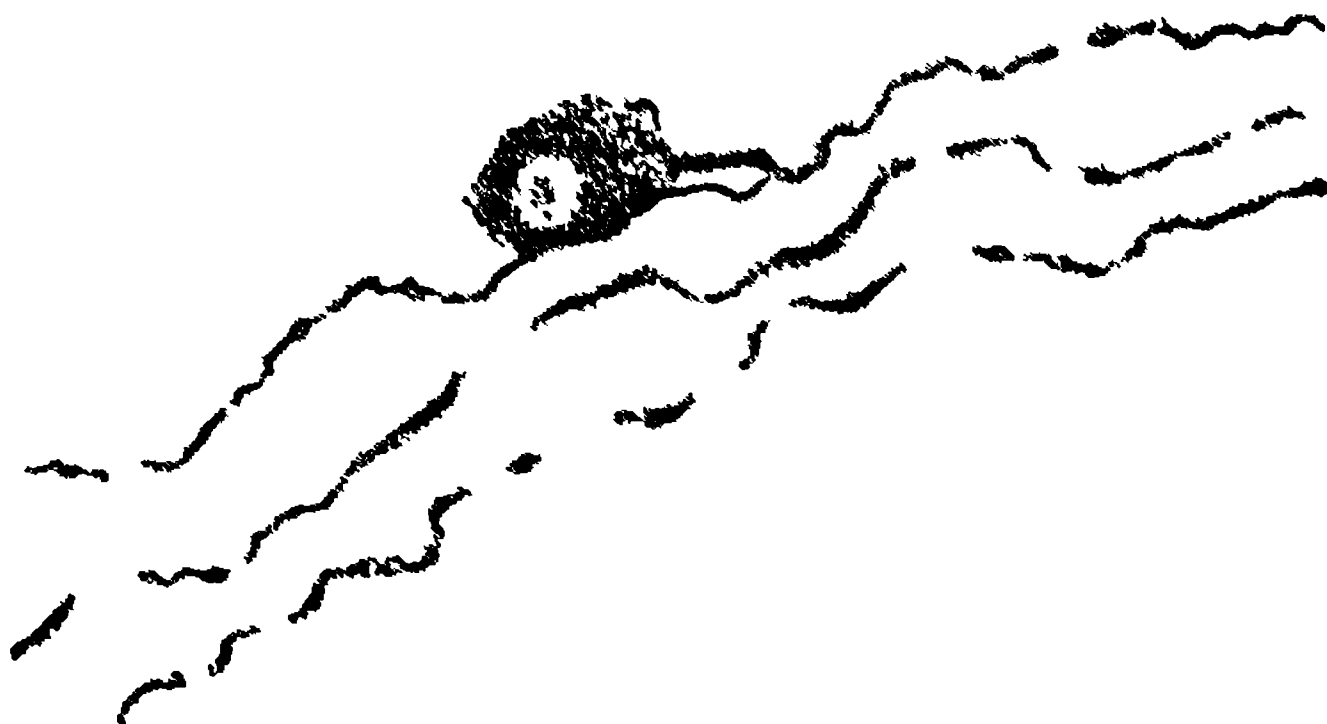
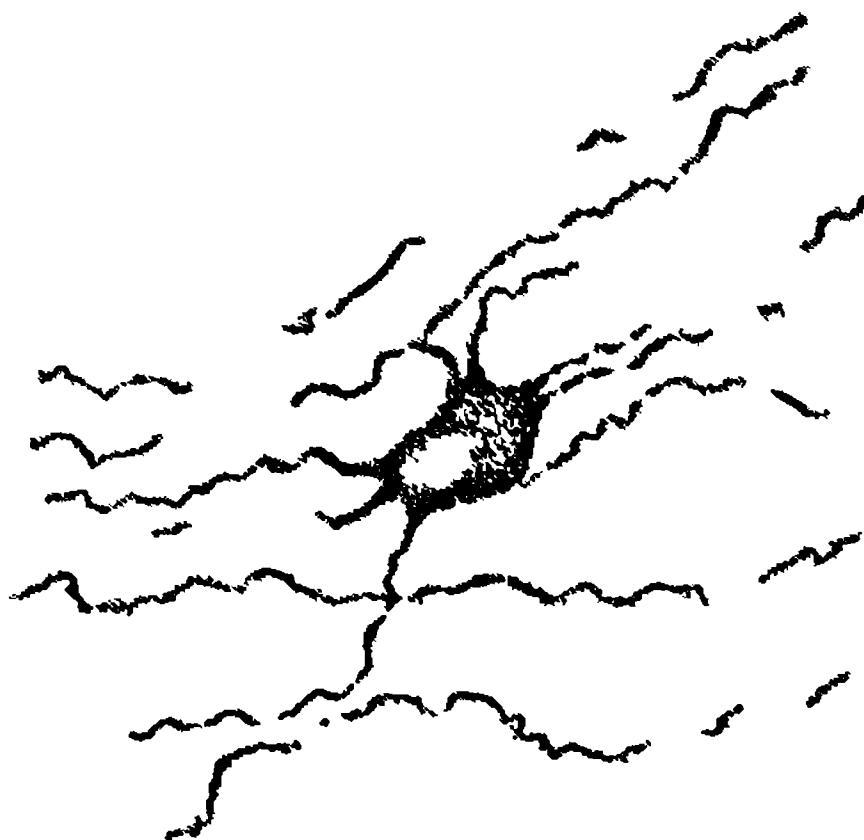


Рис. 17. Крупная мультиполярная нервная клетка из мышечного слоя пилорической части желудка налима.



**Рис. 18. Небольшой нервный ствол с униполярной клеткой в слизистой оболочке в области малой кривизны желудка налима.**

**Ок. 7, об. 10.**



**Рис. 19. Мультиполярная первная клетка из мышечного слоя начальной части кишечника налима.**

**Ок. 7, об. 10.**



Рис. 20. Нервные окончания на кровеносном сосуде пищевода налива.  
Ок. 7, об. 20.

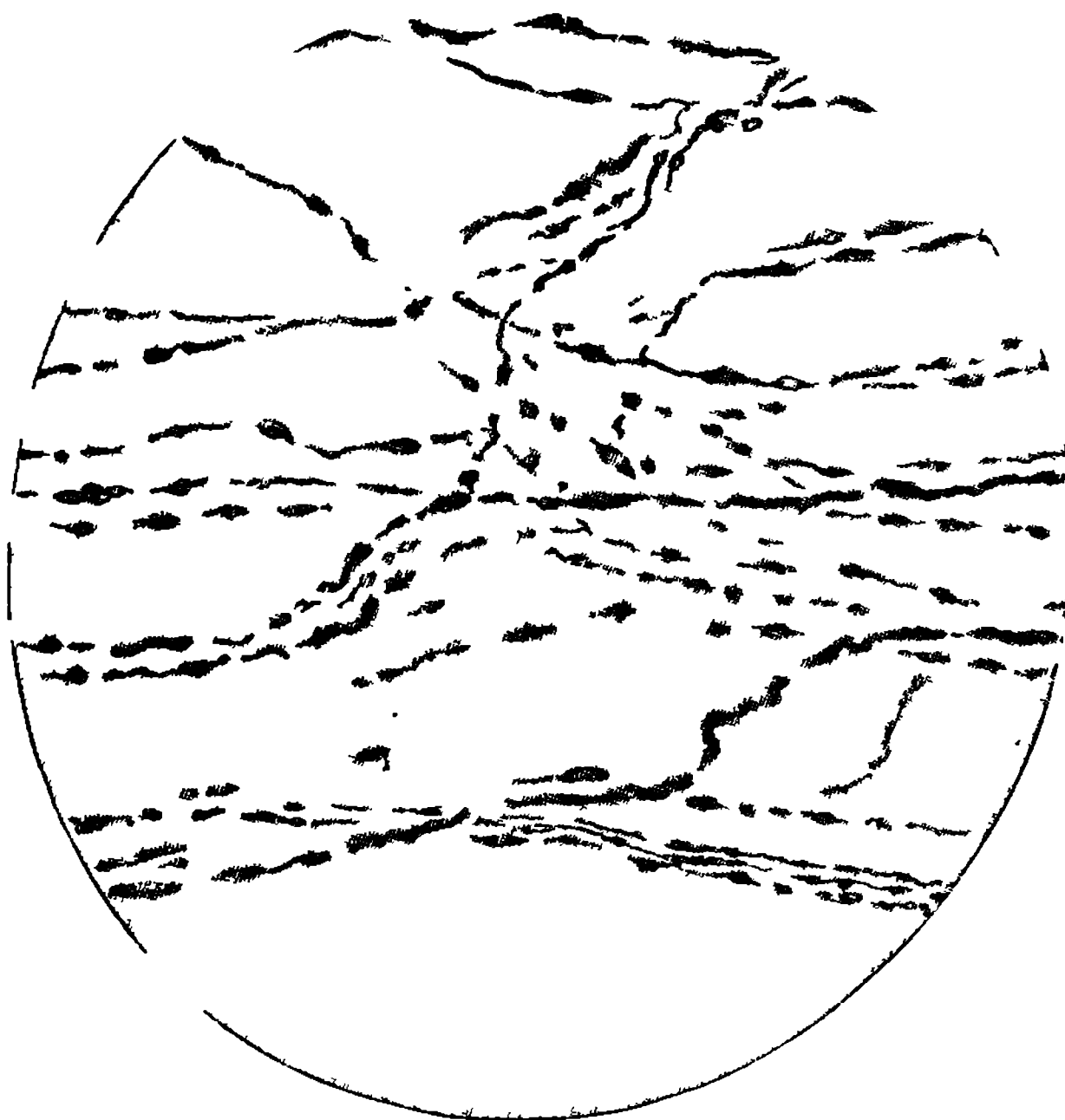


Рис. 21. Нервное сплетение из среднего отдела кишечника карпа-сеголетка с дегенерирующими волокнами и клетками после односторонней ваготомии.  
Ок. 7, об. 20.



Рис. 22. Дегенерация нервных волокон и синапса в мышечном слое пилорической части желудка налима после односторонней ваготомии.

Ок. 7, об. 60.



**Рис. 23. Дегенерация нервных волокон в мышечном слое начальной части кишечника налима после односторонней ваготомии.**

Ок. 7, об. 10.

торном аппарате желудка рыб. При наложении фистул и других оперативных вмешательствах следует учитывать, что области большой и малой кривизны должны оставаться интактными. Нами обнаружены также обильные нервные окончания на сосудах пищевода налима, являющиеся, по-видимому, чувствительными. Повреждение таких сосудов, очевидно, в какой-то степени нарушает и нервную регуляцию.

В пищеварительном тракте исследованных рыб выявлены все элементы иннервации (рецепторы, клеточные элементы с межнервальными синапсами, или перичеселлюлярами, и эфферентные окончания), являющиеся морфологическим субстратом нервной регуляции пищеварения рыб.

Некоторые авторы высказывают мнение, что у животных, находящихся на разном уровне филогенетического развития, степень распространения блуждающего нерва по пищеварительному тракту различна. Например, указывается, что у амфибий его распространение заканчивается желудком (Лаврентьев, 1946), а у млекопитающих — кишечником (Коротков, 1949). Наши опыты с перерезкой блуждающего нерва у карпа и налима дают основание заключить, что у этих видов рыб блуждающий нерв участвует в иннервации кишечника.

Ознакомление со строением пищеварительного тракта, его расположением в полости тела, а также особенностями иннервации каждого изучаемого вида рыб позволяет определить возможные места наложения фистул, проекцию внутренних органов на поверхность тела и наметить ориентиры для выбора мест разреза кожно-мышечной ткани в целях проведения операции на том или ином участке пищеварительного тракта.

Так, у обыкновенного сома и карликового сомика операцию по наложению желудочной фистулы можно производить как с правой, так и с левой стороны, а кишечной фистулы в начальной, наиболее расширенной части кишечника — с правой или левой стороны, в средней части — с правой стороны, в задней — с левой.

Учитывая, что желудок налима лежит с левой стороны брюшной полости за объемистой печенью, а с правой стороны за петлями кишечного отдела и пилорическими придатками, наложение хронической фистулы желудка лучше производить с правой стороны. Кожно-мышечный разрез для извлечения желудка на поверхность тела следует делать немного отступя от конца грудного плавника. Операции на кишечнике можно производить только с правой стороны туловища.

У карпа наложение хронической фистулы лучше делать: на переднем отделе кишечника — с правой стороны туловища, на среднем — с правой или левой стороны, на заднем — с левой стороны.

При проведении операций по наложению фистул необходимо учитывать, что наиболее крупные сосудисто-нервные пучки проходят в желудке в области большой и малой кривизны. В остальных частях желудка, особенно в пилорической части, имеются более густая сеть тонких нервных волокон и ганглии.

Следует избегать перерезки не только крупных нервных стволов, но, повторяем, и крупных кровеносных сосудов, поскольку, как указывалось выше, около них, как правило, не только проходят нервные пучки, но и стенки самих сосудов обильно иннервированы.

---



## *Г л а в а   т р е т ь я*

### **ИНТЕНСИВНОСТЬ ПИЩЕВАРЕНИЯ У РЫБ И ВЛИЯНИЕ НА НЕЕ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ**

Интенсивность пищеварения определяется скоростью продвижения пищи по пищеварительному каналу, степенью ее переваривания и всасывания питательных веществ.

На эти процессы в свою очередь оказывают влияние физико-химические условия среды, т. е., экологические факторы, такие, как температура, концентрация водородных ионов, минеральный и газовый состав воды и некоторые другие.

Для интенсивности пищеварительных процессов имеют также значение возраст рыб, строение пищеварительного аппарата (желудочные и безжелудочные рыбы), количество съеденного корма, его качество, реакция среды в пищеварительном канале, физиологическое состояние и прежде всего степень упитанности и длительность голодания рыб и некоторые другие факторы.

С давних пор внимание исследователей привлечено к изучению скорости и степени переваривания различного корма и влияния на эти процессы некоторых экологических факторов и прежде всего температуры.

Познанию внутренних факторов, оказывающих влияние на интенсивность пищеварения, уделено значительно меньшее внимание. Исключение составляют многочисленные исследования пищеварительных ферментов рыб.

Реакция среды, в которой происходит переваривание корма, является одним из важнейших факторов, определяющих активность пищеварительных ферментов. В связи с этим изучению реакции содержимого пищеварительного тракта рыб уделено большое внимание, но исследования проводились, как правило, в острых опытах. Длительных наблюдений за изменением реакции содержимого пищеварительного тракта живых рыб в процессе переваривания корма почти не проводилось. Совершенно нет наблюдений за реакцией чистых пищеварительных соков, выделяющихся в процессе пищеварения.

Переваривание корма находится в обратной зависимости от скорости его продвижения по пищеварительному тракту: чем быстрее продвигается корм, тем хуже он переваривается. В свою очередь на скорость продвижения корма существенное влияние оказывает его количество. На основании работ, посвященных изучению скорости переваривания корма, можно сделать следующий вывод: чем меньше корма, тем медленнее он продвигается по пищеварительному тракту и лучше переваривается и, наоборот, чем больше корма, тем быстрее он продвигается и хуже переваривается. Однако при этом, как правило, не учитывается интенсивность переваривания корма, т. е. количество переваренного корма в единицу времени. Высказывалось мнение (Карпевич и Бокова, 1936, 1947), что независимо от величины пищевого комка (имеется в виду однородный корм) количество переваренного корма в единицу времени приблизительно одно и то же. Авторы объясняют это тем, что количество выделяющихся пищеварительных соков имеет свой максимум независимо от количества съеденного корма. Отмечается также, что продолжительность переваривания корма зависит от его качества и от физико-химических свойств.

В последнее время уделяется внимание определению биохимического состава и калорийности естественных и искусственных кормов. Получаемые при этом данные несомненно нужны для оценки пищевых ресурсов в водоеме. Однако для познания пищевой ценности различных кормов только этих определений недостаточно, так как остается неизвестной степень усвоения их рыбами. Для этого нужно знать способность пищеварительных органов рыб переварить эти корма и всосать содержащиеся в них питательные вещества.

Из литературных данных известно, что различные беспозвоночные и тем более искусственные корма перевариваются и усваиваются одним и тем же видом рыб по-разному. Выяснилось, например, что иногда наиболее калорийный корм оказывается самым плохим по усвоению. Один и тот же сорт корма различными видами рыб также переваривается и усваивается по-разному.

Следовательно, пищевая ценность для рыб как естественных, так и искусственных кормов определяется не только содержащимися в них питательными веществами, но и возможностью переваривания кормов и всасывания содержащихся в них питательных веществ. В свою очередь физические и химические свойства корма влияют на интенсивность его переваривания.

Экспериментальных исследований степени и места всасывания питательных веществ в пищеварительном тракте рыб выполнено также немного. Высказывалось мнение, что всасывание питательных веществ в желудочно-кишечном тракте рыб существенно не отличается от такового у высших позвоночных животных. Наибольшее число работ посвящено изучению усвоения азота корма,

однако большинство из них не дает конкретного ответа на вопрос о месте и интенсивности всасывания азота в пищеварительном тракте.

Что же касается минерального обмена у рыб, то он изучен еще в меньшей степени, чем азотный. По вопросу о поступлении кальция в организм рыб непосредственно из воды через покровы тела и жабры имеются как старые, так и новые исследования и в том числе с применением меченого кальция. Что же касается вопроса о всасывании и экскреции кальция в пищеварительном тракте рыб, то прямых экспериментальных доказательств совершенно нет. Имеются лишь предположения, основанные на том, что при повышении содержания кальция в корме количество его в теле рыб повышается. В то же время знание степени усвоения кальция корма рыбами важно для обеспечения рационального кормления рыб, так как в некоторых естественных (например, трубочнике) и искусственных (некоторые жмыхи) кормах очень мало кальция.

В настоящей главе мы излагаем результаты экспериментального изучения влияния реакции содержимого пищеварительного тракта, количества и качества корма на интенсивность пищеварения.

## **І. ИЗМЕНЕНИЕ РЕАКЦИИ (рН) СОДЕРЖИМОГО ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА В ПРОЦЕССЕ ПИЩЕВАРЕНИЯ**

### **А. Литературный обзор**

Реакция среды, в которой протекает пищеварение животных и в том числе рыб, является одним из важнейших факторов, определяющих активность пищеварительных ферментов и, следовательно, интенсивность переваривания пищи.

На необходимость выяснения рН-оптимумов для пищеварительных ферментов рыб обращал внимание еще Фонк (Vonk, 1929). Он указывал, что изучение активности ферментов рыб нередко производится без учета реакции среды, что снижает качество этих исследований.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что реакция среды в пищеварительном тракте рыб менее благоприятна для ферментов, чем у высших позвоночных животных (Vonk, 1929). Однако, несмотря на это, у рыб все же наблюдается высокая активность пищеварительных ферментов, обеспечивающая переваривание пищи, заглоченной целиком, без пережевывания.

Изменение реакции содержимого пищеварительного тракта в процессе пищеварения может происходить как под влиянием пищи и продуктов ее расщепления, так и под влиянием выделяющихся пищеварительных соков. Однако имеющиеся литературные данные не всегда дают возможность определить значение того и другого фактора.

Кислотность выделяющихся пищеварительных соков представляет также интерес с точки зрения приспособления пищеварительных желез к качеству пищи. Известно, что высокая кислотность желудочного сока благоприятствует гидролизу животных белков, а низкая кислотность — гидролизу растительных белков. Наблюдаемое повышение кислотности при длительных мясных и ее снижение при длительных растительных диетах носит ясно выраженный приспособительный характер (Коштоянц, 1928, и др.). Приспособление пищеварительных желез к качеству пищи за счет изменения кислотности выделяющихся пищеварительных соков широко распространено в животном мире и наблюдается также у низших позвоночных — рыб.

Реакция среды в пищеварительном тракте имеет значение и для всасывания питательных веществ. Так, всасывание глюкозы в кишечнике пресноводных костистых рыб наиболее интенсивно происходит при концентрации водородных ионов, соответствующей нормальной реакции содержимого кишечника рыб [Cordier, Worbe, 1957; Cordier, Barnoud, Brandon, 1957 (1958)].

Реакция кишечного содержимого, очевидно, имеет значение и для интенсивности всасывания кальция, подобно тому как это установлено у высших позвоночных животных.

Из литературных данных следует, что реакция пищеварительных соков и пищевой массы наиболее подробно изучена у морских рыб. Учитывая, что подробная сводка этих работ дана в монографии В. А. Пегеля (1950), изложим литературные данные в виде краткого обобщения.

Рассмотрим прежде всего данные о реакции пищеварительных соков, выделяющихся при голодании. У голодных рыб реакция желудочного сока неодинакова у разных видов. У некоторых видов рыб она нейтральная или щелочная, так у *Trachinus* (Vonk, 1927) реакция щелочная (pH 8.2), у *Zoarces anguillaris* (Maskay, 1929) — нейтральная или щелочная (до pH 8.5), у *Esox lucius* (Vonk, 1927) — слабощелочная или нейтральная. У других видов рыб реакция кислая. Это установлено у *Raja* (Babkin, Chaisson a. Friedmann, 1935), *Scyllium catulus*, *Scorpaena scrofa*, *Gobius paganellus* и других рыб (Herwerden, 1908). Наблюдаются колебания реакции голодного желудочного сока в довольно широких пределах. Это отмечено у *Cottus scorpius* в пределах pH 5.77—7.67 (Карпевич, 1936), *Raja erinacea*, *Clupea harengus*, *Cottus grönländicus* и других рыб в пределах pH 4.0—7.4 (Maskay, 1929).

Высказывается мнение, что у костистых рыб в противоположность хрящевым желудочный сок при голодании вообще не выделяется и слизистая желудка имеет нейтральную реакцию (Карпевич и Бокова, 1936, 1937; Пучков, 1954).

Определения реакции содержимого кишечника у желудочных рыб при голодании показали некоторые отличия в реакции пе-

переднего и заднего отделов, причем у одних видов рыб (например, *Cottus scorpius*) в заднем отделе она сдвинута немного в кислую сторону, а у других видов (например, *Gadus virens*, *Pleuronectes flesus*) — в щелочную. У *Gadus virens* отмечены также колебания реакции в пределах каждого отдела кишечника: pH 6.95—7.93 в переднем отделе и pH 7.47—8.07 — в заднем (Карпевич, 1936).

Данных о реакции содержимого пищеварительного тракта у безжелудочных рыб при голодании в литературе мы не обнаружили, хотя факт непрерывной «голодной» секреции пищеварительных соков (желчи и поджелудочного сока) в полость кишечника у безжелудочной рыбы — сибирского ельца — установлен (Пегель, 1950; Пегель, Гутникова, 1956).

После приема пищи реакция содержимого желудка у всех указанных выше видов рыб сдвигается в кислую сторону, за исключением *Zoarces anguillaris* (Mackay, 1929), у которой она остается, как и при голодании, нейтральной или щелочной. Макэй объясняет это забрасыванием в желудок щелочного содержимого двенадцатиперстной кишки. Сдвиги реакции в кислую сторону достигают максимума на наиболее интенсивном этапе пищеварения и у разных видов рыб имеют различную величину. Так, например, у *Esox lucius* (Vonk, 1927) эти колебания происходят в пределах pH 4.5—5.8, у *Cottus scorpius* при рыбной пище в пределах pH 3.5—5.53 (Карпевич, 1936), у *Raja erinacea*, *Clupea harengus*, *Cottus grönlandicus* и других рыб — в пределах pH 2.2—5.5 (Mackay, 1929). По мнению ряда исследователей, изменения реакции связаны с процессом пищеварения и зависят в первую очередь от качества пищи.

При определении реакции содержимого кишечника желудочных рыб в процессе пищеварения установлено, что кислая реакция, имеющая место в желудке, сменяется на слабокислую или щелочную. Это установлено у *Esox lucius* (Vonk, 1927), у которой реакция сдвигается от pH 6.4 до 7.32, у *Scyllium*, *Acanthias* и *Raja* (Richet, 1878a, 1878b и др.) и у *Scyllium catulus* (Сулима, 1919). Отмечается вместе с тем, что у этих видов рыб реакция в кишечнике иногда бывает и нейтральной или слабокислой.

В отношении реакции содержимого пищеварительного тракта в процессе пищеварения у безжелудочных рыб также отмечается, что она близка к нейтральной или щелочная. Это установлено у *Cyprinus carpio*, *Abramis brama* и других карповых, а также у *Fundulus heteroclitus*, *Pleuronectes flesus* (Vonk, 1927; Карпевич, 1936). Отмечаются колебания реакции в разных отделах пищеварительного тракта, а также влияние на нее качества пищи и примеси желчи.

При проведении вышеуказанных исследований применялись самые разнообразные приемы взятия проб содержимого пищева-

рительного тракта. Определения производились иногда в остром опыте, а также после выкачивания содержимого при помощи зонда. При определении реакции не всегда учитывались стадии пищеварения, характер корма, степень наполнения желудка и т. д. Длительные наблюдения за изменением реакции желудочного и кишечного содержимого в процессе пищеварения на одних и тех же экземплярах рыб производились только А. Ф. Сулимою (1919) на акулах.

Методы определения реакции содержимого пищеварительного тракта также были разнообразными и иногда несовершенными, в результате чего многие из имеющихся данных дают лишь качественное представление о характере реакции (кислая, щелочная, нейтральная).

Нам не удалось найти в литературе работ, посвященных изменению реакции чистых пищеварительных соков в процессе пищеварения и их влиянию на реакцию содержимого пищеварительного тракта рыб. Мнение, высказанное Вейнлянд (Weinland, 1901) и поддержанное Бидерманом (Biedermann, 1911), о выделении в желудке ската желудочного сока кислой или щелочной реакции в зависимости от специфических составных элементов пищи (гаммарусы или рыба), не разделяется А. Ф. Карпевич (1936). Она считает, правда, на основании наблюдений на других видах морских рыб, что сдвиги в реакции желудочного сока объясняются не изменением реакции самого сока, а поступлением в желудок вместе с кормом (гаммарусы) щелочной морской воды. Карпевич, может быть, и права, но ее наблюдения касаются частного случая и не дают ответа на вопрос о том, изменяется ли и в какой степени реакция самих пищеварительных соков в зависимости от рода пищи.

Что же касается приспособительных изменений реакции пищеварительных соков к роду пищи у рыб, то имеющиеся литературные данные указывают, что высокая кислотность желудочного сока наблюдается у хищных рыб и в то же время очень низкая у растительноядных рыб. Среднее положение занимают всеядные рыбы. Данных о приспособительных изменениях реакции пищеварительных соков при длительных рационах мы не обнаружили.

## **Б. Собственные наблюдения**

### **1. Реакция (рН) содержимого пищеварительного тракта**

Нами изучена реакция (рН) содержимого пищеварительного тракта карпа и обыкновенного сома в процессе пищеварения при кормлении разными кормами. Определения рН производились



у рыб с хроническими фистулами различных отделов пищеварительного тракта, вполне оправившихся после операции и живших в лаборатории длительное время. В установленные промежутки времени после дачи рыбам определенной навески корма через фистульные трубки извлекалась пищевая масса и производились определения рН. В зависимости от величины рыбы и этапа пищеварения объем извлекаемой пищевой массы колебался от 0.3 до 5.0 см<sup>3</sup>. У голодных рыб по возможности собирался чистый пищеварительный сок. В некоторых опытах определено рН слизи различных отделов пищеварительного тракта.

Измерения рН производились при помощи лампового потенциометра, главным образом с хингидронными и частично со стеклянными электродами. Во всех случаях для контроля производились определения рН воды аквариума. Все определения сделаны при комнатной температуре на карпах весом 200—500 г и на сомах весом 100—400 г.

В опытах на карпах установлено следующее. У голодных карпов не всегда можно добыть пищеварительный сок через фистулу переднего отдела кишечника. Чаще всего мы находили чистый пищеварительный сок в переднем отделе через некоторое время после прекращения питания, когда пищевая масса перешла в средний отдел кишечника. В одном из таких случаев у карпа весом 400 г было взято 0.5 см<sup>3</sup> чистого, прозрачного пищеварительного сока (рН 7.5).

В пищеварительном тракте голодных карпов как в острых, так и в хронических опытах (у фистульных рыб) мы довольно часто, особенно зимой, находили много густой слизи. Не касаясь вопроса о роли этой слизи в процессе пищеварения и в обмене веществ, приведем данные о ее количестве и содержании в ней общего азота. По определениям, сделанным в июле, у карпов весом 100—126 г в пищеварительном тракте длиной 29—30 см находилось слизи в среднем (из 8 определений) 0.71 г у каждого. Из этого общего количества слизи находилось в переднем отделе кишечника 0.3 г, в среднем отделе — 0.3 г и в заднем — 0.11 г. Содержание общего азота в пересчете на сухое вещество составляло: в переднем отделе — 3.3%, в среднем — 3.1%, в заднем — 1.8%. По определениям, сделанным в ноябре, рН слизи колебалось в переднем отделе в пределах 7.5—7.8, а в среднем отделе в пределах 8.0—8.5.

При кормлении карпов трубочником извлечь пищевую массу через фистулу переднего отдела очень легко. Пищевая масса представляет собой коричневато-красноватый сок с более или менее переваренным трубочником: чем больше проходит времени после приема пищи, тем окраска сока темнее и тем в большей степени переварен трубочник. При активном пищеварительном про-

цессе пищевую массу легко вылить через фистульную трубку.

Интересны данные о количестве пищевой массы, извлекаемой через фистульную трубку из переднего отдела через различные промежутки времени после питания. Карпу весом 437 г ежедневно давалась порция трубочника (корм съедался самостоятельно) весом 2.0 г, и через установленные сроки извлекалась пищевая масса. Кормление осуществлялось через день. Извлекалось: через 1—2 часа после кормления (5 определений) 3.5—4.0 см<sup>3</sup> сока, перемешанного с пищей (трубочник при этом частично переварился); через 3—4 часа — 2.0—3.0 см<sup>3</sup> сока и полупереваренного трубочника (5 определений); через 5—6 час.— 0.1—1.0 см<sup>3</sup> сока и остатков пищи (5 определений); через 12 час. — 0.5—0.7 см<sup>3</sup> сока с очень небольшим остатком пищи (5 определений). Таким образом, наиболее обильное отделение пищеварительных соков наблюдается в первые 1—2 часа после приема пищи.

Реакция пищевой массы переднего отдела кишечника после кормления трубочником колеблется в пределах рН 7.25—7.60 (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Реакция (рН) содержимого переднего отдела кишечника карпа после кормления

Корм	Количество определений	рН пищевой массы		
		через 1—2 часа	через 4—6 час.	через 10—12 час.
Трубочник..	36	7.40 (7.25—7.60)	7.47 (7.30—7.65)	7.45 (7.30—7.60)
Рапсовый жмых ....	50	7.20 (7.00—7.30)	7.30 (7.25—7.35)	7.45 (7.30—7.60)

П р и м е ч а н и е. В скобках указаны пределы колебания концентрации водородных ионов.

При кормлении карпов рапсовым жмыхом извлечь пищевую массу через фистульную трубку несколько труднее, чем при кормлении трубочником: ее количество не превышает 0.5—2.0 см<sup>3</sup>. Через различные промежутки времени после приема пищи реакция пищевой массы изменялась (рН 7.0—7.6). Таким образом, при кормлении рапсовым жмыхом реакция пищевой массы в переднем отделе кишечника несколько менее щелочная, чем при питании трубочником, особенно в первое время после приема пищи.



В среднем отделе кишечника карпа чистый пищеварительный сок нам удавалось извлечь иногда только спустя 1—2 суток после кормления. Сока извлекалось немного, около 0.3 см<sup>3</sup>, его рН 8.0, рН слизи вскрытых кишечника 8.0—8.5.

При кормлении трубочником и рапсовым жмыхом количество пищевой массы, извлекаемой через фистулу среднего отдела, меньше, чем из переднего отдела (0.3—1.0 см<sup>3</sup>). При кормлении карпов трубочником рН пищевой массы колеблется в пределах 8.2—8.65, а при кормлении рапсовым жмыхом — в пределах 8.1—8.6. Чем дольше пищевая масса находится в пищеварительном тракте, тем заметнее сдвиг ее реакции в щелочную сторону (табл. 2).

Таблица 2

Реакция (рН) содержимого среднего отдела кишечника карпа после кормления

Корм	Количество определений	рН пищевой массы		
		через 1—2 часа	через 4—6 час.	через 12—18 час.
Трубочник..	42	8.25 (8.20—8.30)	8.40 (8.30—8.50)	8.60 (8.55—8.65)
Рапсовый жмых ....	43	8.20 (8.10—8.30)	8.30 (8.20—8.40)	8.50 (8.40—8.60)

Примечание. В скобках указаны пределы колебания концентрации водородных ионов.

Таким образом, пищеварение в среднем отделе кишечника происходит в более щелочной среде, чем в переднем, причем колебания рН пищевой массы менее значительны.

Определение реакции содержимого заднего отдела кишечника карпа (18 определений) показало, что рН колеблется в пределах 8.0—8.6.

Концентрация ионов водорода желчи у голодных карпов оказалась равной 6.3—7.3, а у питающихся — 6.5—7.8. При питании жмыхом отмечается сдвиг реакции в щелочную сторону (рН 7.3—7.8).

Таким образом, пищеварение у карпа происходит в нейтральной и слабощелочной среде, причем реакция содержимого пищеварительного тракта у одной и той же рыбы и даже в одном и том же отделе кишечника непостоянна и зависит от ряда факторов, основными из которых являются: а) качество корма; б) интенсивность питания, обуславливающая различную степень на-

полнения и скорость продвижения пищи по пищеварительному тракту, а также ее переваривание; в) влияние пищеварительных соков, в том числе желчи.

Основным фактором, определяющим реакцию содержимого пищеварительного тракта, является пища, ее качество и количество. Вместе с тем мы имеем основание считать, что пища в свою очередь оказывает определенное влияние на качество и количество выделяемых пищеварительных соков. Об этом свидетельствуют наши опыты длительного кормления карпов однообразным кормом, результаты которых изложены в главе «Влияние однообразных кормовых рационов на пищеварительный аппарат и обмен у карпа». Эти опыты показали, что у карпов, питавшихся длительное время только трубочником, реакция содержимого пищеварительного тракта по мере его продвижения по пищеварительному тракту изменяется очень незначительно в кислую сторону (до pH 6.9). В то же время у карпов, питавшихся длительное время одним жмыхом, она сдвигается более значительно в щелочную сторону (до pH 7.8). Сдвиги в реакции содержимого пищеварительного тракта вызваны не прямым влиянием корма, а выделяющимися пищеварительными соками, прежде всего желчью. Определения показали, что при питании рапсовым жмыхом концентрация ионов водорода желчи равнялась 7.4, а при питании трубочником — 6.8.

Таким образом, под влиянием длительного кормления однообразным кормом произошли сдвиги в реакции выделяющихся пищеварительных соков. Это влияние особенно заметно сказалось при питании жмыхом.

В опытах на сомах установлено следующее. Желудочный сок у голодного речного сома получить через фистулу можно не всегда, и его мало (0.2—0.3 см<sup>3</sup> у сомов весом 100—300 г). Иногда же сока довольно много (0.5—1.0 см<sup>3</sup>), сок прозрачный. После кормления количество сока, смешанного с пищей, увеличивается значительно, и в зависимости от стадии пищеварения и веса сома (100—400 г) его можно получить до 2.0—3.0 см<sup>3</sup>.

Реакция голодного желудочного сока сильноокислая (pH 2.1—2.7). Иногда сок имеет менее кислую реакцию.

Как видно из табл. 3, после кормления сомов рыбой реакция сока, смешанного с переваренной пищей, менялась в процессе пищеварения (pH 2.2—3.2), причем вначале (через 10—12 час.) наблюдался небольшой сдвиг в сторону уменьшения кислотности (в пределах сильноокислой реакции). В дальнейшем (через 20—24 час.) этот сдвиг становится более значительным (pH 3.22). Через 48—50 час. реакция начинает сдвигаться в кислую сторону и через 70—80 час. достигает исходной величины.

При кормлении сомов трубочником уже в первые часы после кормления наблюдается сдвиг в сторону уменьшения кислот-

ности (до рН 3.4), но уже через 10—12 час. реакция приближается к исходной.

Реакция (рН) содержимого кишечника при кормлении рыбой и трубочником была слабощелочной и колебалась в незначительных пределах — рН 8.1—8.4 (16 определений). Отмечается небольшой сдвиг ее в кислую сторону в переднем отделе кишечника.

Нами определена также реакция желудочного сока, выделяющегося при раздражении слизистой введением в желудок через фистулу резиновых «бус». «Бусы» представляли собой кусочки резиновой трубочки, нанизанные на шелковую нитку, вес их 0.5 г. Для сравнения вводилось 0.5 г трубочника. Введение «бус» и трубочника чередовалось. Опыты проведены на 5 фистульных сомах. Сделано 42 определения. Перед опытом сомы двое суток не кормились. Определение реакции производилось через 12 час. после введения «бус» и корма. Оценка реакции производилась с помощью индикатора — метилоранжа. За стандарт было принято окрашивание 0.5%-го раствора НСl, которое оценивалось как кислое. Более слабое окрашивание оценивалось как слабокислое, а более яркое — как сильнокислое.

Результаты определений показали, что при введении «бус» сильнокислая реакция наблюдалась в 11 случаях из 21 (54%), кислая — в 10 случаях (46%). При введении трубочника сильнокислая реакция наблюдалась в 1 случае из 21 (4%), кислая — в 13 случаях (61%) и слабокислая — в 7 случаях (35%).

Таким образом, пищеварение в желудке сома происходит в кислой среде (при рН 2.15—3.40), а в кишечнике — в щелочной среде (при рН 8.1—8.4). Изменения реакции происходят в первую очередь под влиянием принятой

Таблица 3

Реакция (рН) содержимого желудка обыкновенного сома после кормления

Корм	Количество определений	рН пищевой массы				
		через 2—4 час.	через 10 час.	через 12—14 час.	через 18—20 час.	через 48—50 час.
Трубочник . . . Рыба . . .	42	3.23 (3.07—3.40)	2.44 (2.26—2.62)	2.30 (2.15—2.45)	—	—
	65	2.31 (2.20—2.42)	2.73 (2.52—2.95)	—	3.13 (3.05—3.22)	2.65 (2.36—2.94)
						2.38 (2.27—2.49)

Примечание. В скобках указаны пределы колебания концентрации водородных ионов.

пищи и зависят от ее количества и качества. Механическое раздражение слизистой желудка (введение «бус») вызывает отделение желудочного сока более кислой реакции, чем введение такого же количества (по весу) трубочника.

## 2. Реакция (pH) чистого желудочного сока, выделяющегося при пищеварении

Современные представления о химизме пищеварения рыб базируются исключительно на исследовании пищеварительных соков, смешанных с пищей, а также на изучении экстрактов из слизистой оболочки пищеварительного тракта.

Освоив технику операции изолированного желудочка, мы смогли на удачно оперированных сомах провести некоторые наблюдения за выделением чистого желудочного сока в процессе пищеварения и его реакцией (pH).

Изучение реакции (pH) желудочного сока и пищевой массы производились нами параллельно на двух сомах: на одном с фистулой желудка и на другом с изолированным желудочком. Сомов кормили одновременно. Пищевая масса и чистый сок извлекались также в одно время.

Для опытов использовано три пары карликовых сомов (три сома с изолированным желудочком и три с фистулой желудка) живым весом 350—400 г. Кормились сомы искусственно (через рот) во избежание разницы во времени поедания корма. Им давали гупий (0.3—0.4 г) или трубочника (0.5 г). Сделано 83 определения реакции, из них 40 определений содержимого желудка и 42 — чистого желудочного сока, выделившегося в изолированном желудочке. Жидкое содержимое желудка и чистый желудочный сок извлекались пипеткой. Чистый желудочный сок до кормления сомов удавалось извлечь не всегда и в очень небольшом количестве (0.1—0.2 см<sup>3</sup>). Через 10—20 час. после кормления извлекалось жидкого содержимого желудка от 0.4 до 0.6 см<sup>3</sup>, а чистого желудочного сока из изолированного желудочка от 0.2 до 0.3 см<sup>3</sup>. Максимум количества содержимого желудка и чистого сока в изолированном желудочке наблюдался через 20—48 час. после кормления.

По окончании опытов проверялось общее состояние изолированных желудочков, а также осуществлялся гистологический контроль за сохранением их иннервации. Последний показал, что во всех случаях основные нервные проводники были сохранены.

Проведенные нами определения показали, что при голодании реакция сока желудка и изолированного желудочка была почти одинаковой и колебалась у обоих сомов в пределах pH 2.0—2.3 (20 определений). После кормления реакция содержимого желудка и сока изолированного желудочка уже была неодинаковой.

Реакция желудочного содержимого в процессе пищеварения сначала сдвигалась немного в сторону меньшей кислотности, оставаясь сильнокислой, и достигала через 10—20 час. рН 3.0—3.3. В дальнейшем реакция начинает сдвигаться в кислую сторону, достигая через 48 час. рН 2.5—2.7, а через 70—80 час. — исходной величины. В то же время реакция чистого желудочного сока, полученного из изолированного желудочка, за это же время колебалась лишь в пределах рН 1.9—2.4, т. е. была более кислой, чем реакция пищевой массы в желудке.

Таким образом, изменение реакции (рН) желудочного содержимого в процессе пищеварения происходит прежде всего и главным образом за счет принятой пищи и продуктов ее расщепления, которые и сдвигают эту реакцию.

### 3. З а в и с и м о с т ь   а к т и в н о с т и   ф е р м е н т о в о т   р е а к ц и и   ( р Н )   с р е д ы

В нашей лаборатории изучались сезонная изменчивость активности ферментов у некоторых пресноводных костистых рыб и зависимость ферментативной активности пищеварительных ферментов от рН среды (Ананичев, 1959). Исследовались пищеварительные ферменты (пепсин, трипсин, амилаза и липаза) налима, судака и леща, различающихся характером питания и строения пищеварительного тракта. Зависимость ферментативной активности от рН изучали при трехчасовом инкубировании в термостате при 30° путем расчета процента расщепления субстрата.

Результаты определения зависимости ферментативной активности от концентрации водородных ионов представлены в табл. 4. Как видно из табл. 4, у исследованных видов рыб оптимальная концентрация водородных ионов для пепсина соответствует рН 2.0—2.5, для трипсина — рН 6.5—7.0, для амилазы — рН 7.0—7.5, для липазы — рН 7.5—8.0. Приведенные в табл. 4 данные убедительно свидетельствуют о громадном значении реакции среды для активности пищеварительных ферментов.

Сдвиги реакции от оптимальной как в кислую, так и в щелочную сторону даже на 0.5 рН в 2—3, а иногда и в 4—5 раз и более снижают активность ферментов. Например, у леща максимальная активность трипсина установлена в июле при рН 7.0. При сдвиге рН до 6.5 активность трипсина снижается почти в 5 раз, а при сдвиге до рН 7.5 — в 4.6 раза. У судака максимальная активность липазы в мае установлена при рН 8.0. При сдвиге рН до 7.5 активность липазы снижается в 3.4 раза, а при сдвиге рН до 8.5 — в 3.1 раза. У налима максимальная активность трипсина установлена в феврале при рН 7.0. При сдвиге рН до 6.5 активность трипсина снижается в 2.4 раза.

Таблица 4

Сезонная зависимость ферментативной активности от рН среды  
(в % расщепившегося субстрата)  
Из работы А. В. Ананичева (1959)

	% расщепившегося субстрата при pH											
	1.5	2.0	2.5	6.5	7.0	7.5	6.5	7.0	7.5	7.5	8.0	8.5
	пепсин			трипсин			амилаза			липаза		
	С у д а к											
Февраль	8.0	12.6	23.0	17.2	40.0	13.6	14.8	36.0	11.6	1.4	3.6	1.6
Май . .	13.0	15.4	23.4	12.2	41.2	12.0	14.8	43.0	13.2	18.0	62.2	20.0
Июль	6.8	11.8	12.0	12.0	40.0	12.0	17.2	27.0	14.8	16.8	56.2	27.0
Октябрь	4.5	6.1	7.2	8.6	17.4	10.2	20.0	52.8	15.0	17.2	50.0	29.0
	Л е щ											
Февраль	4.3	13.3	24.1	18.0	24.0	11.2	19.6	57.0	17.2	2.0	7.6	2.8
Май . .	16.7	24.3	41.8	17.8	45.2	12.4	13.2	40.0	12.8	27.2	36.8	17.2
Июль	13.7	33.8	42.3	11.3	56.0	12.0	14.0	21.0	17.0	20.0	35.8	18.8
Октябрь	10.8	12.4	15.6	11.6	20.0	11.4	11.6	42.0	14.2	16.0	40.8	11.4
	Н а л и м											
Февраль	10.2	26.2	25.2	16.8	40.0	11.6	17.6	28.0	18.2	19.6	31.2	17.2
Май . .	8.6	16.0	31.0	13.0	20.0	10.2	15.8	42.0	31.6	24.8	58.8	31.2
Июль	0.4	0.6	1.6	1.4	18.2	0.2	22.4	40.6	17.2	5.0	7.8	3.6
Октябрь	2.3	11.5	12.3	0.6	4.4	0.8	27.2	42.3	16.3	2.0	3.0	2.2

Определения величины рН содержимого пищеварительного тракта на 3-й день после кормления (табл. 5) показали, что она немного превышает оптимальные значения рН для всех пищеварительных ферментов, за исключением липазы (для нее величина рН является оптимальной).

Однако на поверхности слизистой пищеварительного тракта концентрация водородных ионов, возможно, более благоприятна для ферментативной активности. Величина рН желчи у исследованных видов рыб меньше, чем у млекопитающих.

4. Зависимость интенсивности  
переваривания пищи от реакции (рН)  
среды

С целью выяснения значения химических условий пищеварения для интенсивности переваривания корма нами были проведены опыты по искусственному изменению реакции среды в желудке

Т а б л и ц а 5

Реакция (рН) содержимого желудка, переднего отдела  
кишечника и желчи рь б

	Реакция содержи мого		Реакция желчи
	желудка	переднего отдела кишечника	
	П а л и м		
Февраль . . . . .	3.8	7.1	5.8
Май . . . . .	3.9	7.6	6.0
Июль . . . . .	3.1	8.1	4.3
Октябрь . . . . .	3.0	8.0	4.2
	С у д а к		
Февраль . . . . .	3.4	7.1	7.1
Май . . . . .	3.3	6.8	5.3
Июль . . . . .	3.1	7.3	5.4
Октябрь . . . . .	3.5	8.1	7.2
	Л е щ		
Февраль . . . . .	—	8.3	6.4
Май . . . . .	—	8.3	6.4
Июль . . . . .	—	8.2	6.5
Октябрь . . . . .	—	7.4	6.7

сомов обыкновенных. Для этого в желудок сомов через фистульную трубку вместе с кормом (мясо карпа), а затем через каждые 12 час. после кормления вводился 1%-й раствор кислоты (рН 1.2—1.4) или соды (рН 7.8—8.0) в количестве 0.5 см³. По окончании опыта остатки мяса извлекались из желудка, обсушивались и взвешивались.

В контрольных опытах (норма) в желудок сома вводилось через фистулу такое же количество корма и воды нейтральной реакции. Результаты опытов приведены в табл. 6.

Из данных табл. 6 следует, что интенсивность переваривания корма по сравнению с контролем изменялась следующим образом. При добавлении раствора кислоты через 24 часа после кормления переваривание корма увеличилось в среднем на 7.4%, а через 48 час. — на 6.0%, т. е. очень незначительно. Реакция (рН) содержимого желудка при этом сдвигалась в кислую сторону очень незначительно (на 0.25—0.40 рН). При добавлении раствора соды через 24 часа после кормления переваривание корма снизилось в среднем на 20.2%, а через 48 час. — на 29.8%, т. е. довольно значительно, реакция (рН) содержимого желудка при этом сдвига-

Т а б л и ц а 6

## Влияние добавления растворов кислоты или соды на переваривание корма

Условия опыта	Число опытов	Количество переваренного корма, в %	
		за 24 часа	за 48 час.
Норма . . . . .	8	41.8 (35.0—49.6)	64.2 (59.4—67.6)
Добавлена кислота . . . . .	6	49.2 (46.2—56.4)	70.2 (61.0—79.5)
Добавлена сода . . . . .	6	21.6 (21.4—21.9)	34.4 (28.3—40.5)

Примечание. В скобках указаны пределы колебаний.

лась в щелочную сторону на 1.6—2.2. Аналогичные результаты были получены при кормлении сома группами и при наблюдении за активностью переваривания корма в течение 72 час.

Опыты показали, что при добавлении к пище раствора кислоты в примененной нами концентрации реакция содержимого желудка сдвигалась в кислую сторону очень немного, при этом почти не изменилась интенсивность переваривания корма. В то же время при добавлении раствора соды реакция желудочного содержимого заметно сдвигалась в щелочную сторону, что оказало отрицательное влияние на интенсивность переваривания корма.

Определения реакции (рН) содержимого пищеварительного тракта, проведенные нами на одних и тех же экземплярах рыб с хроническими фистулами (камп, сом обыкновенный) в течение длительного времени, дали возможность составить представление о пределах изменений реакции содержимого различных отделов пищеварительного тракта как при голодании, так и в процессе пищеварения, а также уточнить имеющиеся представления о причинах, влияющих на изменение реакции.

Нами установлены факты наличия голодного сока в пищеварительном тракте обследованных рыб, причем сок бывает не всегда и в разном количестве. Реакция голодного сока в желудке сома обыкновенного непостоянна и колебалась в пределах рН 2.15—2.70, а в переднем отделе пищеварительного тракта карпов — в пределах рН 7.5—7.8.

Нами установлено также наличие слизи в пищеварительном тракте длительно голодающих карпов. Реакция слизи колебалась в пределах рН 7.5—8.5, причем щелочность немного увеличивалась в среднем и более значительно в заднем отделах.

Отмеченные нами и другими авторами (Маскау, 1929; Карпевич, 1936, и др.) колебания кислотности голодного сока и слизи,



очевидно, зависят от свойств секрета, выделяемого железами, в частности от содержания в них белка.

Изменение реакции содержимого пищеварительного тракта в процессе пищеварения в значительной мере зависит от пищи: от ее реакции, а также от активности питания, скорости продвижения и переваривания пищи.

На основании полученных данных можно сделать вывод, что чем активнее (чаще) питается рыба, тем быстрее продвигается пища по пищеварительному тракту и тем больше заметно ее прямое влияние на реакцию содержимого пищеварительного тракта. Это влияние наиболее заметно в желудке и в переднем отделе кишечника безжелудочных рыб.

Следовательно, интенсивность питания определяет сдвиги реакции в ту или другую сторону. В зависимости от состава рациона в пищеварительном тракте могут создаваться различные условия пищеварения. В связи с этими условиями определяется характер и уровень отделения пищеварительных соков.

Сдвиги реакции от оптимальной как в кислую, так и в щелочную сторону даже на 0.5 рН значительно снижают активность ферментов. Значение реакции среды для интенсивности переваривания корма было подтверждено опытами с искусственным изменением концентрации водородных ионов в желудке сомов.

Наблюдается некоторое несоответствие реакции содержимого пищеварительного тракта с оптимумами рН ферментов. Однако в пристеночном слое пищеварительного тракта эти условия, возможно, более благоприятны. Это тем более вероятно, если учесть данные А. М. Уголева (1961) о существовании пристеночного (контактного) и полостного пищеварения.

Ранее на более активное переваривание пищи в пристеночном слое в желудке щуки указывал Фонк (Vopk, 1929). Он высказал мнение, что неблагоприятные условия среды для пепсина в желудке щуки (рН 4.5—4.7) сглаживаются более низкой величиной рН слоя пищи, примыкающего к стенкам желудка.

Нам удалось получить из изолированного желудочка обыкновенного сома чистый желудочный сок и определить его реакцию и ее изменения в процессе пищеварения. Эти наблюдения показали, что реакция пищевой массы в желудке изменяется в первую очередь под влиянием принятой пищи.

Нами установлено, что реакция желчи также непостоянна и при питании изменяется, причем на изменение ее реакции определенное влияние оказывает качество пищи. Так, опыты длительного кормления карпов одним рапсовым жмыхом показали, что реакция желчи сдвигалась в щелочную сторону (рН 7.4), а при длительном кормлении одним трубочником — в кислую (рН 6.8).

Таким образом, реакция содержимого пищеварительного тракта рыб определяется, с одной стороны, реакцией принятой пищи

(прямое влияние), а с другой стороны, реакцией пищеварительных соков, как имеющих в пищеварительном тракте до питания, так и выделяющихся в процессе питания и пищеварения (косвенное влияние). В результате этих влияний в пищеварительном тракте создается среда, определяющая течение биохимических процессов и, следовательно, интенсивность переваривания пищи.

## II. ИНТЕНСИВНОСТЬ ПЕРЕВАРИВАНИЯ КОРМА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЕГО КОЛИЧЕСТВА И КАЧЕСТВА

### А. Литературный обзор

Важнейшими факторами, определяющими скорость переваривания и усвоения корма, являются его количество и качество. Зависимость скорости переваривания корма от его количества и качества у рыб исследовалось многими авторами (Knauth, 1897, 1901; Wohlgemuth, 1915; Vonk, 1927; Scheuring, 1928; Карзинкин, 1932, 1935а, 1935б; Scholz, 1932; Mann, 1935; Maltzan, 1935; Яблонская, 1935; Карпевич и Бокова, 1936, 1937; Бокова, 1938, 1940; Пегель, 1940; Карпевич, 1941; Подболотова, 1954; Биргер, 1959; Липская, 1959, и др.).

Большинство авторов пришло к заключению, что меньшее количество пищи переваривается быстрее как у желудочных, так и безжелудочных рыб. Укажем на некоторые из этих работ. Шейринг (Scheuring, 1928) установил, что у вьюна (*Misgurnus fossilis* L.) одним из основных факторов, влияющих на скорость переваривания пищи, является степень наполнения пищеварительного тракта. По его данным, при прочих равных условиях 0.148 г пищевого вещества переварилось за 11 ч. 30 м., а 0.064 г — за 8 ч. 15 м. Из этих данных видно, что при большем весе пищи она переваривается дольше, но вместе с тем и интенсивнее. Так, если в первом случае переварилось в среднем за 1 час 0.0126 г, то во втором случае — 0.0078 г, т. е. почти на 40% меньше.

Такую же зависимость установил Шольц (Scholz, 1932) для желудочного пищеварения щуки.

В работе А. Ф. Карпевич и Е. Н. Боковой (1936, 1937), изучавших темпы переваривания у морских рыб (бычок, сайда, треска), также показано, что у рыб одной возрастной категории переваривание всей порции корма проходит быстрее при меньшем наполнении желудка. Так, например, у двух примерно одинаковых по размеру бычков (одинакового возраста), получавших различные количества пищи, переваривалось за одно и то же время при весе пищевого объекта 78 г — 18.8%, а при весе 17 г — 77.6% корма.

Авторы считают, однако, что при средних и близких процентах наполнения желудка эта зависимость выступает не всегда резко,

она стирается другими факторами: разной степенью кислотности желудочного сока в момент питания, различной упитанностью пищевого объекта и индивидуальными колебаниями.

Авторы пришли к выводу, что количество извлекающегося сока имеет свой максимум, а количество пищи, перевариваемой за единицу времени, приблизительно одно и то же. Разрушение пищевого комка в целом, по их мнению, происходит тем медленнее, чем комок больше, и наоборот.

Многие исследователи пришли к выводу, что количество пищи существенно или совсем не влияет на скорость ее переваривания. Так, Е. Н. Бокова (1940) при изучении скорости переваривания при различной степени наполнения пищеварительного тракта пищей у вольты (при максимальном — 8–10% к весу тела, средним — 2–5%, минимальном — 0.7%) не получила существенных различий в скорости переваривания.

Ранее к такому же выводу пришел Мани (Mann, 1935), изучавший пищеварение у ряда костистых пресноводных рыб.

В. А. Пегель (1959) установил, что при температуре воды 8–15° чем больше однородной пищи в кишечнике ельца, тем медленнее она продвигается и тем интенсивнее переваривается. Однако при более высоких температурах (16–19°) изменения в количестве скармливаемой пищи (в пределах 50–200 мг) не дали существенных различий во времени пребывания метровой палочки, но различие в интенсивности переваривания сохранялось. Последнее связано, по мнению В. А. Пегеля, или с усилением секреции, вызываемым нарастанием химических раздражителей, или же с повышением концентрации ферментов, адсорбируемых пищей.

И, наконец, Г. С. Карзинкин (1935а) нашел, что при малом количестве корма у длительно голодавшего зеркального карпа пища задерживается в пищеварительном тракте значительно дольше, чем при нормальном кормлении, и, следовательно, лучше переваривается.

Ускоренный выход первых порций пищевых организмов в полупереваренном виде, а иногда сохранивших даже окраску и признаки жизни при обильном кормлении рыб описывается в работах Е. Н. Боковой (1940), А. П. Сушкиной (1940) и др.

Из приведенных кратких литературных данных видно, что единого мнения о влиянии количества однородной пищи на скорость ее переваривания не существует. Составить представление об интенсивности переваривания пищи, т. е. о количестве переваренной пищи в единицу времени, на основании этих работ не всегда можно. Оценка скорости переваривания дается по разным показателям (вссу, сухому остатку, калорийности, азоту), определяемым разными методами. Совершенно нет данных о динамике переваривания пищи.

Большинство исследователей, изучавших продолжительность переваривания пищи, отмечает также ее зависимость от качества корма. Эта зависимость установлена как на желудочных, так и на безжелудочных рыбах. Она находит свое выражение в различной моторной активности пищеварительного аппарата, сокоотделении и переваривающей силе ферментов. Лишь Мальтзан (Maltzan, 1935) установлено, что существенной разницы в скорости переваривания различных кормов нет.

Различный характер пищеварения в зависимости от рода пищи у желудочных морских рыб (треска, бычок, сайра) установили А. Ф. Карпевич и Е. Н. Бокова (1936, 1937). По их данным, рыбная пища переваривается дольше и вызывает образование большого количества свободного и резко кислого сока, гаммарусы перевариваются быстрее при менее кислой реакции и при отсутствии свободного сока; еще быстрее, чем гаммарусы, перевариваются моллюски. По мнению А. Ф. Карпевич и Е. Н. Боковой, на скорость переваривания влияют упитанность пищевого объекта, его химический состав и калорийность. Влияние качества корма на скорость его переваривания наблюдалось также Е. Н. Боковой при изучении скорости переваривания воблой дрейссены, гаммарусов и мизид.

Зависимость скорости переваривания пищи от ее качества у безжелудочной пресноводной рыбы (сибирского ельца) изучал В. А. Пегель (1959). Он пришел к выводу, что причина различного влияния на интенсивность пищеварительных процессов различной пищи зависит от содержания в ней плотных веществ. Такой вывод делается им на основании опытов по кормлению ельца хлебом и червями в таком количестве, что содержание в них плотных веществ было равным. Опыты показали, что в этом случае наблюдается приблизительно одинаковая скорость пищеварения.

## **Б. Собственные наблюдения**

### **1. Влияние количества корма на интенсивность его переваривания**

Нами исследовалось влияние количества пищи на интенсивность ее переваривания в желудке карпиковых сомов. Кусочки мяса разного веса вводились в желудок через фистульную трубку на нитку, которая пробкой удерживалась в трубке. Мясо находилось в желудке в большинстве опытов 24 или 48 час., а затем извлекалось за нитку и взвешивалось на торсионных весах. В некоторых опытах мясо извлекалось через 12 или 72 часа. Опыты проводились при температуре воды 18—20° на сомах, оправившихся после операции наложения желудочной фистулы. Вес сомов 150—250 г. В качестве корма были использованы: моллюск (*Vivipara vivipara*,

без раковины), гуппии (целые), мясо рыб (карпа, карликового сомика) и для сравнения как неадекватный корм — воловье и кроличье мясо.

Таблица 7

Переваривание кусочков мяса разного веса в желудке карликового сомика

Корм	Число опытов	Вес пище- вого кусоч- ка, в мг	Переварилось мяса		
			всего		за 1 час, в мг
			в мг	в %	
24 - часовое перевари- вание					
Моллюски . . . . .	4	240	110.2	45.9	4.8
	4	474	278.4	58.7	11.6
Гуппии . . . . .	3	350	105.5	30.1	4.4
	3	776	273.6	35.2	11.4
Мясо рыб:					
карликового сомика . . . . .	4	236	86.5	36.6	3.6
	4	470	230.4	49.0	9.8
карпа . . . . .	3	240	81.6	34.0	3.4
	3	490	201.7	41.1	8.4
48 - часовое перевари- вание					
Моллюски . . . . .	4	394	300.2	76.1	6.2
	4	750	576.4	76.8	12.0
Гуппии . . . . .	5	220	105.6	48.0	2.2
	5	410	220.8	53.8	4.6
Мясо рыб:					
карликового сомика . . . . .	5	326	226.3	69.4	4.6
	5	638	470.4	73.7	9.8
карпа . . . . .	3	420	220.8	52.5	4.6
	3	684	403.2	58.9	8.4

В табл. 7 приводятся данные об интенсивности переваривания кусочков мяса разного веса за 24 и 48 час.

Из табл. 7 видно, что при большем весе кусочков количество переваренного мяса (в весовых единицах и в процентах) возросло во всех без исключения случаях.

С увеличением веса кусочков возросло как количество всего переваренного мяса за время опыта, так и в среднем за 1 час.

Такая же картина наблюдалась и при 48-часовом переваривании.

Таким образом, количество переваренного мяса в единицу времени при разном весе кусочков мяса оказалось различным.

Таблица 8

Интенсивность переваривания кусочков мяса разного веса  
в желудке и при союого сомика

Карм	Средний вес и по- ного ку- сочка, в мг	По переварено- сти за 1 ч на 100 мг мяса, в мг	Средний вес и по- ного ку- сочка, в мг	Переварено- сти за 1 ч на 100 мг мяса, в мг
24 часовое пороваривание				
Моллюски . . . . .	240	3.8	474	4.8
Гушнии . . . . .	350	2.5	776	2.9
Мясо рыб:				
карликового сомика . . . . .	236	3.0	470	4.1
карпа . . . . .	240	2.8	490	3.4
48 часовое пороваривание				
Моллюски . . . . .	394	3.1	750	3.2
Гушнии . . . . .	220	2.0	410	2.2
Мясо рыб:				
карликового сомика . . . . .	326	2.8	638	3.0
карпа . . . . .	420	2.2	684	2.4

Данные по интенсивности переваривания кусочков мяса раз-  
ного веса, количеству пороваренного мяса за 1 час в поросчете  
на 100 мг мяса приведены в табл. 8.

Данные, приведенные в табл. 8, показывают, что с увеличением  
веса кусочков мяса при 24 часовом пороваривании интенсивность  
переваривания больших кусочков наиболее значительно увели-  
чилась при даче мяса сомика, моллюска, карпа и менее значитель-  
но при даче гушнии. При 48 часовом переваривании интен-  
сивность переваривания с увеличением веса кусочков немного поз-  
росла при даче гушнии, мяса карпа и мяса сомика и почти не  
изменилась при даче мяса моллюска.

Обращает на себя внимание тот факт, что наиболее заметные  
отклонения в интенсивности переваривания при увеличении веса  
кусочков мяса наблюдались в первые 24 часа.

Экспериментальные данные, полученные при определении ве-  
совых количеств переваренной в желудке пищи при разной вели-  
чине кусочков мяса, показали, что общее количество переваре-  
ного мяса (в абсолютных цифрах) будет тем больше, чем больше  
кусочек мяса. Такие результаты получены во всех без исключения  
опытах как при 24 часовом, так и при 48 часовом пороваривании  
и при кормлении любым мясом. Пересчет количества пороваре-  
ного мяса на единицу веса и времени, т. е. определение интен-  
сив-

пости переваривания, показывает, что возрастание интенсивности пищеварения при большом увеличении веса пищевого объекта наиболее значительно и через сутки после поступления пищи в желудок. Во вторую же сутки и при небольшом отличии в весе кусочка мяса разница сглаживается.

Более интенсивное переваривание больших кусочков мяса мы объясняем увеличением площади соприкосновения пищевого объекта с рецепторами слизистой оболочки желудка. Наличие в желудке и кишочнике рыб соответствующих рецепторов, воспринимающих раздражение от поступающей пищи, рассмотрено нами при описании иннервации пищеварительного тракта рыб.

Таким образом, у рыб, так же как и у амфибий (Смирнов, 1921, 1923; Тимфеев, 1936), механическое раздражение рецепторов слизистой оболочки желудка имеет существенное значение в регуляции интенсивности желудочного пищеварения.

Вместе с тем нами установлено, что интенсивность переваривания мяса различных животных увеличивалась не во всех случаях пропорционально увеличению веса кусочка мяса. Если интенсивность переваривания мяса одних животных увеличивалась примерно во столько же раз, во сколько был больше кусочек мяса, то интенсивность переваривания мяса других животных увеличилась в меньшей или в большей степени.

## 2. Влияние качества корма на интенсивность его переваривания

Поскольку результаты изучения переваривания мяса показали, что интенсивность переваривания зависит не только от величины кусочка мяса, но также и от его качества, мы проанализировали с этой точки зрения фактический материал, изложенный в предыдущем разделе, а также провели дополнительные опыты, в том числе с кормлением карликовых сомов неадекватным кормом (половое и кроличье мясо).

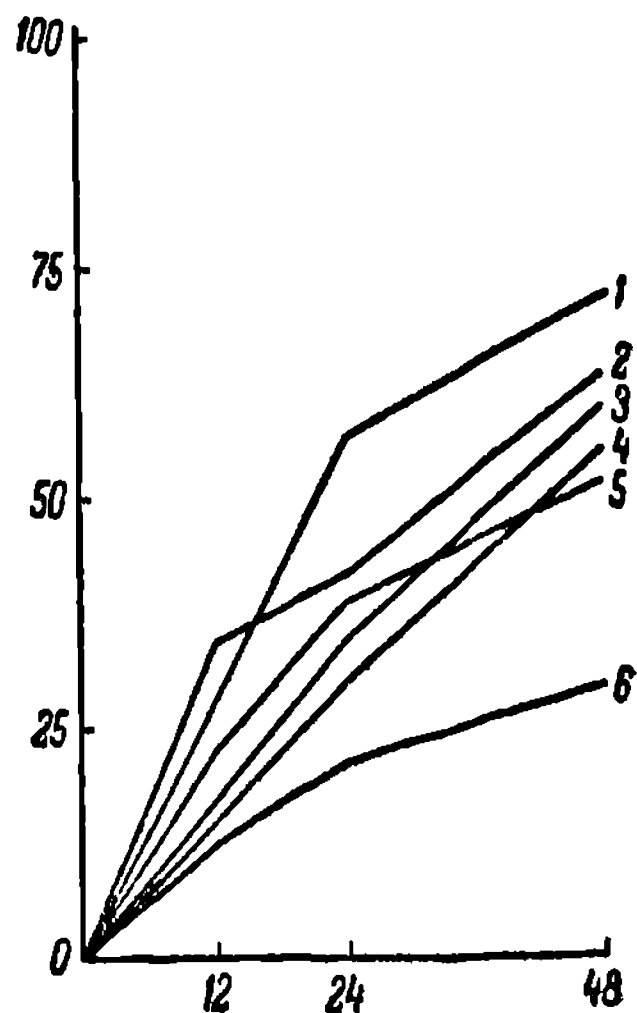


Рис. 24. Переваривание различного корма в желудке карликового сома.

1 — мясо моллюска; 2 — мясо карпа, 3 — мясо сома, 4 — гуппи, 5 — мясо плот, 6 — мясо кролика. По оси абсцисс — время переваривания, в час., по оси ординат — количество переваренного корма, в %.

Из рис. 24 видно, что степень переваривания мяса различных животных за одно и то же время неодинакова и колеблется довольно значительно.

Разница в степени переваривания приблизительно одинаковых навесок различного мяса доходит до 20—40% и более.

Т а б л и ц а 9

Переваривание мяса различных животных  
в желудке карликового сомика  
(сводная таблица средних данных)

Корм	Количество переваренного корма, в %		
	за 12 час.	за 24 часа	за 48 час.
Моллюски . . . . .	—	55.1	74.8 (19.4)
Гуппии . . . . .	—	31.8	58.9 (27.1)
Мясо:			
карликового сомика . .	—	38.5	62.8 (24.3)
карпа . . . . .	29.8	40.3	64.2 (23.9)
вола . . . . .	22.7	38.9	55.7 (16.8)
кролика . . . . .	13.3	21.6	31.2 (9.6)

Примечание. В скобках указаны данные о переваривании корма за вторые сутки отдельно.

На основании данных, приведенных в табл. 9, можно составить приблизительное представление о степени переваривания мяса различных животных за каждые сутки в отдельности.

Следовательно, в зависимости от времени нахождения в желудке степень переваривания одного и того же мяса меняется. Степень переваривания за первые сутки колеблется в зависимости от качества мяса от 21.6 до 55.4%, а за вторые сутки — от 9.6 до 27.1%. Обращает на себя внимание, что в первые сутки наиболее интенсивно переваривается мясо моллюска, карпа, воловье (особенно мясо моллюска) и наименее интенсивно — целые гуппии и кроличье мясо. В течение вторых суток картина меняется: наиболее интенсивно перевариваются гуппии, сомовое мясо и наименее интенсивно — воловье и кроличье мясо.

Таким образом, полученные нами данные показывают, что мясо различных животных переваривается с различной интенсивностью, причем разница в некоторых случаях довольно значительна.

Обращает на себя внимание тот факт, что при обычной для рыб пище (рыба, моллюски) чем больше кусочек, тем он быстрее переваривается, а при необычной пище (кроличье и воловье мясо) интенсивность переваривания с увеличением размера кусочка увеличивается очень незначительно.



Следовательно, к механическому раздражению слизистой оболочки желудка присоединяется влияние каких-то иных факторов и в первую очередь, очевидно, качества мяса. Разница в скорости переваривания мяса некоторых животных оказалась довольно значительной, например для моллюска и кроличьего мяса — 43.7% (при 48-часовом переваривании).

Интенсивность переваривания мяса различных животных в зависимости от времени нахождения в желудке также оказалась неодинаковой. Мясо различных животных более интенсивно переваривалось в течение первых суток, причем наиболее интенсивно переваривалось мясо моллюска (55.4%) и наименее — целые гуппии (31.8%) и кроличье мясо (21.6%). В течение вторых суток интенсивность переваривания всех видов мяса снижается, причем наиболее значительно — мяса моллюска, карпа, воловьего мяса и наименее значительно — целых гуппий.

Неодинаковая интенсивность переваривания мяса различных животных указывает, что на нее влияют, очевидно, физические и химические свойства мяса, по-разному стимулирующие пищеварительный процесс. Более медленное переваривание гуппий в течение первых суток скорее всего объясняется перевариванием покровов их тела.

На основании наших опытов мы не можем согласиться с мнением А. Ф. Карпевич и Е. Н. Боковой (1936, 1937) о том, что количество переваренной пищи за единицу времени одинаково при любом объеме принятой пищи. Наши экспериментальные данные показывают, что это не так: интенсивность переваривания корма различного качества и разного количества неодинакова, причем динамика переваривания мяса различных животных также неодинакова.

При проведении опытов по определению скорости переваривания мяса различных животных мы попутно определяли интенсивность переваривания в желудке сома мяса сома. Мы сделали это для проверки правильности утверждений В. А. Мовчана (1953) о якобы установленной им вредности для рыб «собственного» белка. Как видно из приведенных выше данных, мясо сома переварилось лучше, чем гуппии, почти так же хорошо, как мясо карпа, и уступало только мясу моллюска, т. е. что оно переваривается не хуже, а в некоторых случаях даже лучше, чем мясо других животных. Никаких вредных последствий при питании «собственным» белком мы не обнаружили.

Полученные нами данные согласуются с выводом О. А. Ключаревой (1956), установившей на основании данных Шольца (Scholz, 1932), что скорость переваривания щукой мяса щуки выше, чем мяса форелей. Мы присоединяемся к ее мнению, что родственные белки перевариваются рыбами не хуже, а в некоторых случаях лучше, чем неродственные, и не можем согласиться с мнением В. А. Мовчана.

### 3. Влияние экстрактивных веществ мяса на интенсивность его переваривания

Имеют ли значение химические свойства пищи, в том числе экстрактивные вещества мяса, для интенсивности его переваривания в желудке рыб?

Известно, что И. П. Павлов и его сотрудники установили значение химических свойств питательных веществ для интенсивности их переваривания в желудке собак. И. П. Павлов указывал, что при переваривании мясной пищи действуют два фактора — аппетитный сок и химическое раздражение слизистой, вызываемое мясом, что и ведет к скорейшему его перевариванию и сокращению времени пребывания в необработанном виде в пищеварительном канале.

В опытах доктора И. О. Лобасова (1896) было показано, что если к вываренному мясу добавлялся мясной (либиховский) экстракт, то интенсивность переваривания, свойственная сырому мясу, восстанавливалась.

Что же касается значения экстрактивных веществ мяса для интенсивности его переваривания в желудке рыб, то экспериментальных данных, посвященных этому вопросу, в литературе мы не обнаружили.

Представляют интерес данные А. Ф. Сулимы (1919), который при изучении желудочного пищеварения у акул кормил их сырым и вареным мясом сардин. Он установил, что вареное мясо сардин переваривается гораздо медленнее сырого и что лишь на третий день, когда пища обильно пропитается желудочными соками, количественные данные переваривания вареного мяса приближаются к найденным при опытах с сырым мясом.

По данным А. Ф. Сулимы, при взятии пробы из желудка через 12 час. после кормления сырое мясо переварилось (по азоту) на 76%, вареное — 20%; через 1 сутки после кормления сырое мясо переварилось на 87%, вареное — на 70%; через 2 суток после кормления сырое мясо переварилось на 93%, вареное — на 88%. Причины этого явления, по мнению А. Ф. Сулимы, следующие: во-первых, гораздо более быстрое пропитывание соком и набухание сырого мяса, чем вареного, и во-вторых, самопереваривание, или аутолиз сырого мяса, вызываемый его эндоферментами.

С целью выяснения влияния экстрактивных веществ мяса на интенсивность его переваривания нами проведены две серии опытов.

В первой серии опытов сравнивалась интенсивность переваривания сырого и вываренного карпового и воловьего мяса (при продолжительности его переваривания 24 и 48 час.), а во второй серии опытов сравнивалась интенсивность переваривания сырого и вываренного воловьего мяса, а также вываренного мяса с до-

бавлением мясного (либиховского) экстракта (при продолжительности переваривания 24 и 48 час.).

Опыты проводились на карликовых сомиках с хроническими фистулами желудка. Пища вкладывалась в желудок через фистульную трубку и удерживалась на нитке. Интенсивность переваривания определялась по уменьшению веса мяса (взвешивание производилось на торсионных весах). Каждый вариант опыта (переваривание сырого, вываренного и вываренного мяса с добавлением мясного экстракта) проводился на одном и том же сомике.

Таблица 10

Переваривание сырого и вываренного мяса в желудке карликового сомика

Корм	Средний вес кусочка, в мг	Количество переваренного мяса, в %
24-часовое переваривание		
Мясо карпа:		
сырое . . . . .	370	40.4 (35.0—45.6)
вываренное . . . . .	361	11.2 (8.7—14.4)
Мясо вола:		
сырое . . . . .	360	37.8 (33.6—40.5)
вываренное . . . . .	367	13.8 (11.4—16.6)
48-часовое переваривание		
Мясо карпа:		
сырое . . . . .	329	62.6 (54.3—67.8)
вываренное . . . . .	325	38.2 (35.5—39.3)
Мясо вола:		
сырое . . . . .	400	55.7 (49.5—60.8)
вываренное . . . . .	370	38.8 (34.6—42.2)

Примечание. С каждым видом мяса проведено 8 опытов. В скобках указаны пределы колебаний.

Как видно из табл. 10, вываренное мясо переваривается менее интенсивно, чем сырое. Разница составила для мяса карпа при переваривании его в течение 24 и 48 час. в среднем 29.2 и 24.4% (а в отдельных случаях и более), а для воловьего мяса соответственно 24.0 и 16.9% (а в отдельных случаях и более).

Какие же факторы могли обусловить худшее переваривание вываренного мяса? Только ли разрушение ферментов и коагуляция белка при варке, как это считал А. Ф. Сулима? Невольно возникает вопрос: не влияет ли отсутствие экстрактивных веществ мяса, которые извлекаются из него при варке? Влияние экстрактивных веществ мяса на интенсивность его переваривания иссле-

довалось во второй серии опытов. В этих опытах к введенному в желудок вываренному мясу через фистульную трубку добавлялось 0.5 см<sup>3</sup> мясного экстракта. Опыты ставились только с воловьим мясом и проведены на трех сомиках с хроническими фистулами желудка. При даче сырого и вываренного мяса (в тех опытах, когда не вводился мясной экстракт) через фистулу одновременно вводилось 0.5 см<sup>3</sup> воды. Всего проведено 43 опыта, результаты которых представлены в табл. 11.

Т а б л и ц а 11

Влияние мясного экстракта на переваривание вываренного мяса в желудке карликового сомика

Корм	Количество переваренного мяса, в %	
	за 24 часа	за 48 час.
Мясо вола:		
сырое . . . . .	37.0 (34.6—42.5)	56.5 (52.5—57.8)
вываренное . . . . .	12.7 (10.0—15.8)	35.9 (30.6—38.8)
вываренное с добавлением мясного экстракта . . . . .	30.3 (28.2—32.4)	50.6 (46.2—53.0)

Примечание. В скобках указаны пределы колебаний.

Из табл. 11 видно, что, если вываренное мясо переваривалось менее интенсивно, чем сырое (разница за 24 и 48 час. переваривания составила в среднем соответственно 24.3 и 20.6 %), то после добавления к вываренному мясу мясного экстракта интенсивность его переваривания увеличилась соответственно на 17.6 и 14.7%.

Результаты опытов дают основание сделать вывод, что при варке мяса в нем не только разрушаются ферменты и коагулируется белок, как это считал А. Ф. Сулима, но из него при этом извлекаются экстрактивные вещества, которые являются, очевидно, химическими раздражителями для нервных окончаний слизистой оболочки пищеварительного тракта.

#### 4. Степень усвоения искусственного корма в зависимости от подготовки его к скармливанию

В последнее время выполнены работы, в которых показано, что пищевая ценность естественных кормов определяется в значительной степени возможностью их переваривания и усвоения в пищеварительном тракте рыб, а не только содержанием в них питательных веществ (Карзинкин, 1952; Биргер, 1959, и др.).

Различная степень усвоения естественных кормов сеголетками карпа установлена Е. А. Яблнской (1935). Например усваивалось при питании *Daphnia pulex* по весу 73.4%, а по калорийности 63.1%, при питании *Gammarus pulex* по весу 73.65%, а по калорийности 90.43%, при питании *Tubifex* по весу 90.6%, а по калорийности 88.67%.

Т. И. Биргер (1959) установила, что рыбы одного и того же вида переваривают разных беспозвоночных и усваивают содержащиеся в них питательные вещества по-разному. Так, например при кормлении сеголетков осетра трубочником (калорийность 1 г сухого вещества 4.9 ккал.) усваивалось заключенных в корме калорий 44%, при кормлении мизидами (4.12 ккал) — 62% и при кормлении гаммаридами (3.77 ккал.) — 68.70%. У осетрят, питавшихся олигохетами, на пластический обмен пошло 26.3%, а у питавшихся мизидами — 35.4% общего количества калорий съеденного корма. Процент неусвоенных калорий (определенный по калорийности корма и экскрементов) при питании трубочником был значительно выше, чем при питании мизидами и особенно гаммаридами.

У судаков пошло на пластический обмен (отложилось в теле) при питании бычками — 43.4% калорий съеденного корма, при питании мизидами — 39.1%, при питании гаммаридами всего 9.1%.

Из этих данных вытекает, что усвоение питательных веществ различного корма неодинаково. Неодинакова также степень переваривания и усвоения различных искусственных кормов. Но данных о том, какова степень переваривания и усвоения одного и того же корма в зависимости от его подготовки к скармливанию, мы в литературе не обнаружили. Между тем известно, что в животноводстве на подготовку кормов к скармливанию, особенно грубых, обращается большое внимание. Различные методы подготовки кормов значительно повышают степень усвоения содержащихся в них питательных веществ.

Исследование влияния низких температур на питательность питания, пищеварения и газообмена сеголетков карпа показало, что при температуре воды 3—5° жмых поедается и усваивается очень плохо (Краюхин, 1962б; Бодрова, 1962). При этой температуре сеголетки, питавшиеся рапсовым жмыхом (дробленым и смоченным водой), теряли в весе больше, чем сеголетки, совсем не питавшиеся. Это, очевидно, связано с тем, что они затрачивали энергии на переваривание жмыха больше, чем извлекали ее из корма.

Из этих опытов следовало, что в данных условиях кормление сеголетков жмыхом, приготовленным обычным способом, целесообразно. Учитывая, что вопрос о значении подготовки искусственного корма для его усвоения рыбами имеет большое практическое значение, а также отсутствие физиологических данных по

этому вопросу, мы провели несколько серий опытов по определению степени усвоения карпами некоторых жмыхов при различной подготовке их к скармливанию (Бодрова, Краюхин, Малайревская, 1955).

Первая серия опытов была проведена при температуре воды 4—5°. Для опытов были взяты две группы сеголетков по 5 экземпляров в каждой, из которых одна группа кормилась рапсовым жмыхом, приготовленным обычным способом (дробление и замачивание водой), а другая — тестом из жмыховой рапсовой муки, замешанной на воде. Жмых растирался в ступке и просеивался через мелкий сито № 13. Опыт длился 20 дней.

Мы получили следующие результаты. Поседаемость корма составила в первом аквариуме (жмых) 22—24%, а во втором аквариуме (жмыховое тесто) — 36—43%, т. е. на 14—19% выше. Лучшая поедаемость жмыха в виде муки подтвердилась и при вскрытии пищеварительных трактов сеголетков после окончания опыта.

Об интенсивности питания и пищеварения свидетельствовало время появления экскрементов. У сеголетков, получавших жмыховое тесто, экскременты появлялись на третий день после дачи корма и в дальнейшем выделялись регулярно; при кормлении же обычным жмыхом экскременты появились лишь в конце первой декады и в дальнейшем выделялись нерегулярно.

Живой вес подопытных рыб к концу опыта в первом аквариуме в среднем составил 89.5% (88—91%) от исходного, а во втором аквариуме — 99.5% (96—103%), т. е. на 10% выше. Большинство сеголетков первого аквариума потеряло в весе, а у нескольких вес немного повысился.

Для характеристики интенсивности обмена у сеголетков при голодании и при кормлении различно приготовленным кормом было определено потребление кислорода. Определение потребления кислорода производилось методом замкнутых сосудов. Кислород определялся обычным йодометрическим методом (Алекин, 1954).

Интенсивность потребления кислорода (за 1 час на 1 кг живого в са) в среднем равнялась: при кормлении жмыхом 31.5 см<sup>3</sup> (31.3—31.7 см<sup>3</sup>), при кормлении мукой 29.3 см<sup>3</sup> (29.2—30.4 см<sup>3</sup>), в контроле (совсем без корма) 24.9 см<sup>3</sup> (24.6—25.3 см<sup>3</sup>). Если принять потребление кислорода в контроле за 100%, то при кормлении мукой оно было больше на 17.6%, а при кормлении жмыхом — на 26.5%. Таким образом, при кормлении мукой потреблялось кислорода на 22 см<sup>3</sup>, или на 8.9% меньше, чем при кормлении обычным жмыхом. Более высокое потребление кислорода при кормлении жмыхом по сравнению с кормлением мукой свидетельствует о более высоком расходе энергии на переваривание жмыха.

Дальнейшие опыты проведены при обычной, комнатной температуре воды. В отличие от опытов с низкими температурами рапсовый жмых скармливался в трех видах:

1) в том виде, как он задается обычно, — раздробленный и смоченный водой (аквариум № 1);

2) в виде густого теста из жмыховой муки, замешанной на водопроводной воде (аквариум № 2);

3) в виде густого теста, замешанного на кипятке (аквариум № 3).

Опыт продолжался 40 дней. В каждой группе было по 5 сеголетков. Кормили рыб вволю, но давали им только искусственный корм, без добавления живого корма. Температура воды в аквариумах колебалась в пределах 14—18°. Результаты опыта приведены в табл. 12.

Т а б л и ц а 12

Изменение живого веса сеголетков карпа  
при кормлении различно приготовленным жмыхом

Корм	Средний живой вес одной рыбы		
	исходный, в г	конечный	
		в г	в % к исходному
Дробленный жмых . . . . .	9.75	9.52	97.6
Жмыховое тесто . . . . .	10.61	11.81	111.0
Заварное жмыховое тесто . . .	10.64	12.20	115.7

Из табл. 12 видно, что к концу опыта живой вес рыб в аквариуме № 2 превысил исходный вес на 11.0%, а живой вес рыб в аквариуме № 3 — на 15.7%, в то время как живой вес рыб аквариума № 1 снизился на 2.4%.

К этому следует добавить, что в аквариуме № 1 к концу опыта рыбы стали погибать от истощения. Очевидно, и при этих температурах (14—18°), несмотря на лучшее переваривание, рапсовый жмых при обычном его приготовлении не обеспечивает организм необходимыми питательными веществами, а энергетические затраты сеголетков на переваривание этого корма довольно велики.

Следующая серия опытов была проведена с годовиками карпа, которых кормили различно приготовленным подсолнечным жмыхом.

Опыт проводили с тремя группами годовиков (по 5 экземпляров в каждой группе), причем одну группу (аквариум № 1) кормили подсолнечным жмыхом, приготовляемым как обычно (дробление и смачивание водой), другую группу (аквариум № 2) — тестом из жмыховой муки, замешанной на воде, и третью (аквариум № 3) —

заварным тестом из той же муки. Корм давали с избытком. Температура воды за время опыта колебалась в пределах 19—24°. Опыт продолжался 40 дней. Результаты опыта приведены в табл. 13.

Т а б л и ц а 13

Изменение живого веса подопытных годовиков карпа при кормлении различно приготовленным жмыхом

Корм	Исходный, в г	Средний живой вес одной рыбы			
		через 30 дней		через 40 дней	
		в г	в % к исходному	в г	в % к исходному
Дробленый жмых . .	24.9	28.7	115.4	30.1	120.9
Жмыховое тесто . .	26.5	31.4	118.5	33.5	126.4
Заварное жмыховое тесто . . .	21.4	25.9	121.0	27.5	128.6

Из табл. 13 видно, что к концу опыта средний вес годовиков, кормившихся жмыховым тестом, превысил исходный вес на 26.4%, а кормившихся заварным жмыховым тестом — на 28.6%, в то время как вес кормившихся дробленым жмыхом — на 20.9%.

Степень использования карпами-годовиками различно приготовленного искусственного корма показана в табл. 14.

Т а б л и ц а 14

Использование карпами-годовиками различно приготовленного корма  
(расчет сделан по сухому остатку)

Корм	Количество корма		
	съеденного, в % к задан- ному	усвоенного, в % к съеденному	неусвоен- ного, в % к съеденному
Дробленый жмых . . . . .	48.0	87.9	12.1
Жмыховое тесто . . . . .	72.6	90.0	10.0
Заварное жмыховое тесто . . .	68.4	95.4	4.6

Таким образом, в аквариумах №№ 2 и 3 рыбы лучше поедали и усваивали корм, что и обусловило более высокий прирост живого веса.



По окончании опыта все рыбы были забиты и в них определен сухой остаток, который оказался равным у рыб аквариума № 1 24.6%, у рыб аквариума № 2 25.8% и у рыб аквариума № 3 25.1% от веса тела.

У мальков и сеголетков карпа был изучен также азотный обмен при кормлении различно приготовленным искусственным кормом.

Опыт с мальками продолжался 30 дней. В каждой группе (аквариум емкостью 96 л) было по 24 малька 25-дневного возраста.

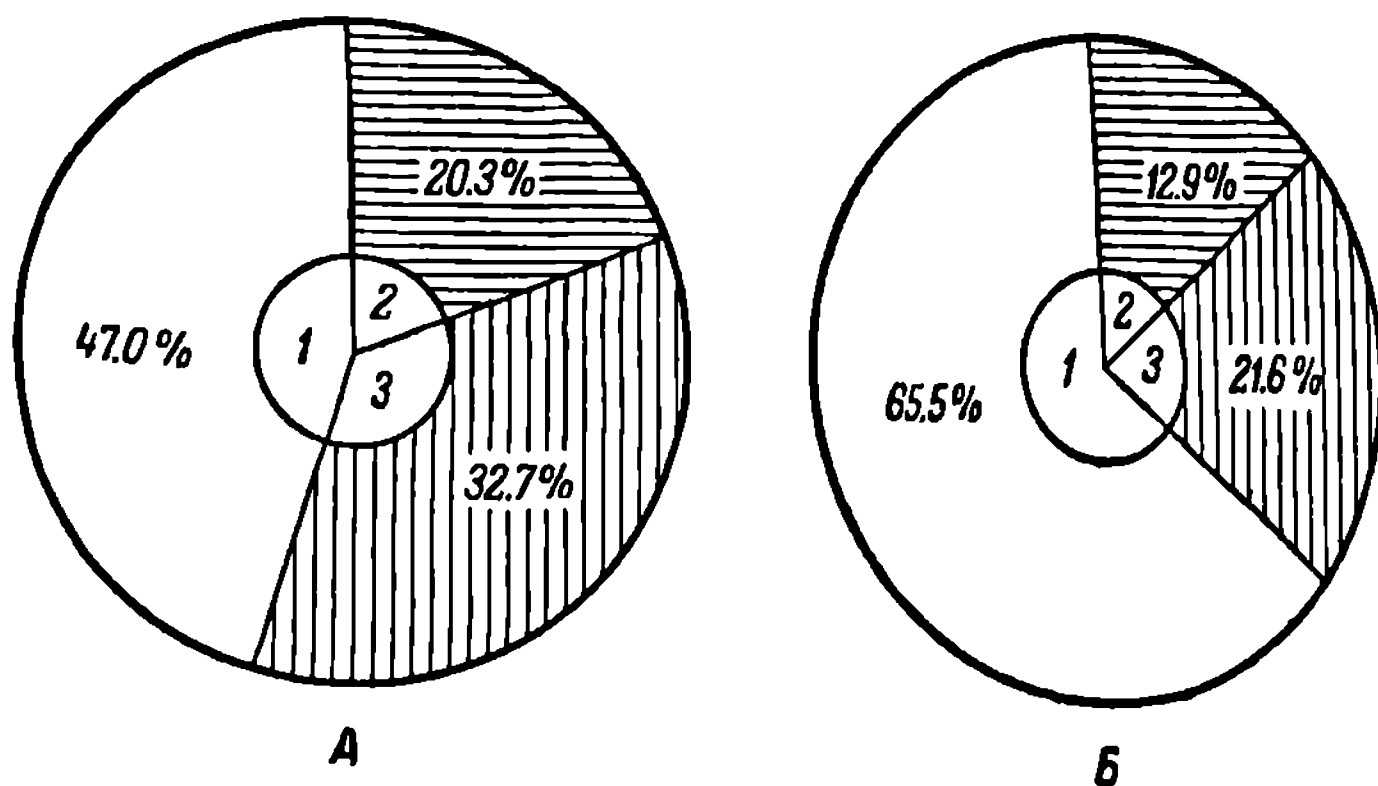


Рис. 25. Азотный обмен у мальков карпа при различном кормлении.

А — кормление дробленным жмыхом и трубочником; Б — кормление жмыховым тестом и трубочником. 1 — азот, отложенный в теле; 2 — неусвоенный азот (выделенный с экскрементами); 3 — азот, израсходованный на энергетический обмен.

Температура воды колебалась в пределах 17—20°, содержание кислорода — в пределах 4.9—7.4 мг/л (по Винклеру). Концентрация водородных ионов (по микрометоду Михаэлиса) в течение всего опыта оставалась неизменной и равнялась 7. За время опыта дважды определялась интенсивность азотного обмена (балансные опыты). Азот определялся по методу Конвея (Conway а. Вугне, 1933).

В качестве корма применялись для одной группы мальков (аквариум № 1) — рапсовый жмых, приготовленный обычным способом, пополам с трубочником (по весу), а для второй группы (аквариум № 2) — размолотый в муку рапсовый жмых, замешанный на воде в виде густого теста, также пополам с трубочником (по весу). Обе группы получали одинаковое количество (по весу) корма.

Живой вес подопытных рыб к концу опыта увеличился в аквариуме № 1 на 39.1% (с 2.25 до 3.13 г), а в аквариуме № 2 —

на 51.8% (с 2.16 до 3.28 г), т. е. больше, чем в аквариуме № 1, на 12.7%. Содержание сухого вещества в теле рыб аквариума № 2 было выше на 0.67%, а азота в сухом веществе — на 0.81% по сравнению с таковыми в теле рыб аквариума № 1.

Данные об азотном обмене приведены на рис. 25. Как видно из диаграммы, у мальков, получавших жмыховое тесто из муки и трубочника, отложилось азота в теле на 18.5% больше, чем у мальков, получавших дробленый жмых и трубочник, что объясняется лучшим усвоением азота корма и снижением энергетических затрат на переваривание корма (энергетические затраты снизились на 11.1%).

Опыт с сеголетками также продолжался 30 дней. В каждой группе (помещенной в аквариум емкостью 28 л) было взято по 9 сеголетков. Температура воды колебалась в пределах 14—17°, содержание кислорода — в пределах 4.8—7.4 мг/л.

Кормление было организовано так же, как и в опыте с мальками: рыбы аквариума № 1 получали рапсовый жмых пополам с трубочником (по весу), а рыбы аквариума № 2 — жмыховое тесто пополам с трубочником (по весу). Обе группы получали одинаковое количество (по весу) того и другого корма.

К концу опыта живой вес подопытных рыб увеличился в аквариуме № 1 на 1.2% (с 26.7 до 27.9 г), а в аквариуме № 2 — на 4.9% (с 25.8 до 27.1 г). Содержание сухого вещества в теле рыб аквариума № 2 было выше на 0.14%, а азота в сухом веществе — на 0.17% по сравнению с таковыми в теле рыб аквариума № 1.

Этот опыт также показал преимущества корма из жмыховой муки. Живой вес, усвоение азота и среднесуточное отложение азота у сеголетков аквариума № 2 превышали аналогичные показатели у сеголетков аквариума № 1.

Изучение степени усвоения питательных веществ искусственного корма (рапсового жмыха), приготовленного различно, так же как изучение усвоения питательных веществ различных беспозвоночных, проведенное другими авторами, убедительно показывает, что пищевая ценность всякого корма зависит от возможности его переваривания в пищеварительном тракте рыб. Чем больше в корме трудноперевариваемых компонентов (в частности, хитина и клетчатки), тем меньше из него извлекается питательных веществ и тем выше энергетические затраты организма на его переваривание. Это установлено нами на примере кормления мальков, сеголетков и годовиков карпа различно приготовленным жмыхом (как одним, так и пополам с живым кормом).

Определение интенсивности обмена показало, что энергетические затраты молоди карпа были выше при кормлении ее жмыхом, чем тестом из жмыховой муки, что можно объяснить расходом энергии на переваривание жмыха, содержащего более 15% клетчатки. Подобное повышение обмена при кормлении карпа грубым

кормом, содержащим много клетчатки, было отмечено еще Кнауте (Knaute, 1901).

Корм, приготовленный из жмыховой муки, лучше поедался, быстрее переваривался и лучше усваивался, чем дробленый жмых. Это установлено как прямыми определениями съеденного корма и прироста живого веса, так и при изучении интенсивности потребления кислорода и азотного обмена на мальках и сеголетках. Опыты показали, что переработка жмыха в муку значительно улучшает использование азота корма, что выражается в лучшем переваривании и усвоении содержащегося в корме азота, в увеличении его отложения в теле и снижении интенсивности обмена.

При таком способе предварительной подготовки корма улучшаются условия контакта пищеварительных ферментов с субстратом.

Применение жмыховой муки имеет особенно большое значение при кормлении молоди карпа, пищеварительный аппарат которой еще не в состоянии переварить грубый корм. Такая подготовка искусственного корма, повышающая степень его усвоения, позволяет значительно повысить эффективность кормления рыб в прудовом рыбоводстве.

---

## *Г л а в а ч е т в е р т а я*

### **ВСАСЫВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОМ ТРАКТЕ РЫБ**

#### **I. ВСАСЫВАНИЕ АЗОТА КОРМА**

##### **А. Литературный обзор**

Исследований, посвященных изучению всасывания питательных веществ в пищеварительном тракте рыб, выполнено очень мало. Наибольшее число работ посвящено изучению всасывания азота (Herwerden, 1908; Van Slyke a. White, 1911; Сулима 1919; Карзинкин, 1932, 1952; Яблонская, 1935; Бризинова, 1953; Механик, 1953а, 1953б).

На основании литературных данных можно прийти к выводу, что в желудке рыб всасывания азота корма не происходит. Однако это, по-видимому, верно не для всех видов рыб. Так, Херверден (Herwerden, 1908) установил, что у сельхозий всасывательная способность слизистой желудка развита лучше, чем у других позвоночных. Он объясняет это наличием у сельхозий сравнительно короткой спиральной кишки и сильно развитого желудка, в котором пища задерживается продолжительное время. К подобному же заключению пришли Ван-Слайк и Уайт (Van Slyke a. White, 1911). Скармливая акулам определенные количества мяса и вскрывая их через разные промежутки времени, они установили, что через 6 час. в желудке оставалось только 75% азота, поступившего с кормом, а остальные 25%, по их мнению, успели всосаться. В кишечнике через 24 часа исчезает до 70% азота пищи. В то же время, по данным А. Ф. Сулимы (1919), азотистые вещества в желудке акулы не всасываются.

О степени всасывания азота корма в желудке пресноводных костистых рыб мы не обнаружили данных в литературе.

Несколько исследований по определению места и степени всасывания азотистых веществ корма выполнены на безжелудочных рыбах (Карзинкин, 1932; Бризинова, 1953; Механик, 1953а).

Г. С. Карзинкин скармливал рыбам (плотва, карась, верховка) вареный белок куриного яйца, окрашенный цианолем. По интенсивности окраски слизистой кишечника у вскрытых рыб устанавливалась степень всасывания белка. Автор пришел к выводу, что местом наиболее интенсивного всасывания является последнее колено кишечника. Вверх от этого участка интенсивность окрашивания уменьшалась. Передняя часть кишки и пищевод совсем не окрашивались.

П. Н. Бризинова (1953) определила, что у гибрида амурского сазана и карпа уменьшение количества аминокислот в химусе начинается во второй петле кишечника и продолжается во все время перемещения химуса по кишечнику до конца пищеварительного тракта. В то же время Ф. Я. Механик (1953а) на леще и плотве установил, что уже с первых часов процесса пищеварения, когда пища находится еще в пределах переднего отдела, наблюдается всасывание аминокислот, содержащихся в корме. В среднем отделе по мере расщепления белка до полипептидов и последних до аминокислот происходит дальнейшее их всасывание. Наиболее интенсивное всасывание происходит в заднем отделе кишечника.

В последнее время в Советском Союзе азотный обмен у рыб определяется методом балансных опытов, который дает возможность косвенно установить степень всасывания азота корма. Этот метод на рыбах был подробно разработан Г. С. Карзинкиным (1952) и его сотрудниками.

Изложенное выше свидетельствует, что количественных данных о всасывании азота корма в различных отделах пищеварительного тракта рыб очень мало. Это и побудило нас попытаться выяснить место и степень всасывания азота корма в пищеварительном тракте желудочных и безжелудочных рыб, используя для этой цели методику хронических фистул.

## Б. Собственные наблюдения

Изучение места и степени всасывания азота корма производилось на карпах и сомах обыкновенных и было организовано следующим образом.

Карпам-двухлеткам (живой вес 200—250 г) с хроническими фистулами переднего и среднего отделов кишечника (вполне оправившимся после операции и самостоятельного питающимся) после освобождения кишечника давалась навеска корма — 1 г рапсового жмыха. Корм рыбы съедали самостоятельно, но в ряде случаев он вводился искусственно во избежание его потерь в воде аквариума. Содержание сухого остатка в жмыхе составляло 850 мг (85% от веса корма), а общего азота — 40.8 мг (4.8% от веса сухого остатка). Определение содержания общего азота в корме и пищевой массе производилось по методу Конвея (Con-

way а. Вугне, 1933). Опыты проводились в декабре—марте при температуре воды в аквариумах 12—14°.

Через определенные промежутки времени через фистульные трубки извлекалась часть пищевой массы, высушивалась и в ней определялось содержание общего азота. Экскременты собирались тут же после их выделения, высушивались, и в них также определялось содержание общего азота.

Параллельно с этими опытами карпы с таким же весом, содержащиеся в аналогичных условиях, получали такие же навески корма и через те же промежутки после кормления забивались. Устанавливалось местонахождение пищевой массы, и в содержимом каждого отдела кишечника определялось общее содержание сухого остатка.

Острые опыты проводились с целью установить местонахождение пищевой массы в пищеварительном тракте через различные промежутки времени и определить общее количество сухого вещества в пищевой массе каждого отдела. Эти данные использовались затем при подсчете степени усвоения азота в различных отделах кишечника карпа на основании определения азота в пробах, собранных через фистульные трубки переднего и среднего отделов кишечника в хронических опытах.

Данные об изменении содержания сухого вещества в пищевой массе разных отделов кишечника карпа в процессе пищеварения (через различные промежутки времени) при кормлении жмыхом приведены в табл. 15.

Изучение всасывания азота в пищеварительном тракте карпа позволило установить следующее. Приводим прежде всего резуль-

Т а б л и ц а 15

Содержание сухого вещества в пищевой массе  
при кормлении карпов рапсовым жмыхом

Время, прошедшее после кор- мления, в час.	Содержание сухого вещества, в %					Усвоено сухого вещества, в %
	в пищевой массе в отделах кишечника			в экскре- ментах	всего	
	перед- нем	сред- нем	зад- нем			
6—8	50	40	—	—	90	10
12	25	45	5	—	75	25
18	5	45	10	5	65	35
24	—	25	15	15	55	45
36	—	10	15	25	50	50

П р и м е ч а н и е. Содержание сухого вещества корма  
принято за 100%.

таты определений содержания азота в навесках пищевой массы переднего и среднего отделов кишечника карпа, извлеченной через фистульную трубку, и в экскрементах при кормлении карпов рапсовым жмыхом.

Содержание азота в пищевой массе переднего отдела в среднем составило 4.69% (15 определений). В ряде случаев, особенно в первые 2 часа после кормления, содержание азота было немного выше, чем в корме.

В пищевой массе среднего отдела содержание азота составило в среднем 4.46% (16 определений), причем процент содержания азота уменьшался по мере увеличения срока пребывания пищевой массы в среднем отделе с 4.7 до 4.12%.

В экскрементах содержание азота составило в среднем 2.35% (30 определений).

На основании данных о содержании сухого остатка в пищевой массе через различные промежутки времени после кормления полученных в параллельных острых опытах (табл. 15), было определено содержание общего количества азота в пищевой массе в процессе пищеварения и в экскрементах, а также степень всасывания азота в разных отделах кишечника.

Определения показали, что через 1—2 часа после кормления пищевая масса находится в переднем отделе. Общее содержание азота в пищевой массе переднего отдела равнялось в среднем 37.8 мг, т. е. уменьшилось на 3.0 мг, или 7.3%.

В средний отдел пищевая масса поступает в основном через 6—18 час. после приема корма. Общее содержание азота в пищевой массе среднего отдела равнялось в среднем 25.0 мг, т. е. уменьшилось на 15.8 мг, или 38.7% от общего количества азота, поступившего с кормом.

Общее содержание азота в экскрементах составило 7.99 мг, т. е. уменьшилось на 32.8 мг, или 80.5% от общего количества азота, поступившего с кормом.

Таким образом, можно считать, что при данных условиях опыта при кормлении карпа рапсовым жмыхом из общего количества азота 40.8 мг всосалось в кишечнике 32.8 мг (80%), из них в переднем отделе (округленно) — 3.0 мг (9.0%), в среднем — 12.8 мг (39.0%) и в заднем — 17.0 мг (52.0%).

Следовательно, наиболее интенсивное всасывание азота происходит в заднем отделе кишечника. Вместе с тем наши данные показывают, что в среднем отделе также наблюдается довольно интенсивное всасывание азота.

Опыты по определению всасывания азота при кормлении карпов трубочником были организованы так же, как и при кормлении рапсовым жмыхом. Карпам давалось по 2 г трубочника, ко-

торый они съедали самостоятельно. Содержание сухого остатка в трубчатнике составляло 400 мг (20% от веса корма), а общего азота — 29.5 мг (7.37% от веса сухого остатка).

При кормлении карпов трубчатником содержание азота в пищевой массе переднего отдела составило 7.17% (47 определений). Так же как и в предыдущей серии опытов, в ряде случаев, особенно в начале пищеварения, содержание азота было несколько выше, чем в корме.

В пищевой массе среднего отдела содержание азота составило в среднем 6.56% (47 определений), причем процент содержания азота уменьшался по мере увеличения срока пребывания пищевой массы в среднем отделе до 5.58%.

В экскрементах содержание азота составило в среднем 3.79% (72 определения). Произведя соответствующие подсчеты, так же как и в опытах с кормлением рапсовым жмыхом, мы устанавливаем, что содержание азота в пищевой массе переднего отдела составило в среднем 27.24 мг, т. е. уменьшилось на 2.26 мг, или 7.6%.

Содержание азота в пищевой массе среднего отдела составило в среднем (через 16—18 час. после приема корма) 19.7 мг, т. е. уменьшилось на 9.9 мг, или 33.5%.

В экскрементах, собранных по окончании пищеварения (через 24—32 часа), содержание азота составило 2.28 мг, т. е. уменьшилось на 27.2 мг, или 92.2% от общего количества азота, поступившего с кормом. Таким образом, можно считать, что при данных условиях опыта при кормлении карпов трубчатником в кишечнике всосалось азота 92%. Из общего количества всосавшегося азота (27.2 мг) в переднем отделе всосалось (округленно) 2 мг (7.3%), в среднем — 8 мг (29.4%), в заднем — 17.2 мг (63.3%).

Опыты по изучению всасывания азота корма сомами обыкновенными были организованы так же, как с карпами. Сомам (живой вес 350—400 г) с хроническими фистулами желудка давалось по 3 живых гупий средним весом 2 г каждая. Сомы поедали гупий самостоятельно. Содержание сухого остатка в гупиях оказалось равным 1560 мг (26% от веса гупий), а общего азота — 135.7 мг (8.7% от сухого остатка). Опыты проводились при температуре воды в аквариумах 14—17°.

Через 6—8 час. после кормления часть пищевой массы извлекалась из желудка через фистульную трубку, высушивалась и в ней определялось содержание общего азота. Все экскременты собирались тут же после их появления, высушивались, а затем в них также определялось содержание азота.

Параллельно с этими опытами сомы с таким же средним весом, содержащиеся в аналогичных условиях, получали такие же навески корма и через те же промежутки времени после кормле-



ния забивались. Вся пищевая масса извлекалась из желудка, и в ней определялось общее содержание сухого остатка.

Опыты с обыкновенными сомами при кормлении их гуппиями показали следующее. Через 6—8 час. после кормления содержание азота в пищевой массе желудка в среднем равнялось 8.43% (в ряде случаев содержание азота было немного выше, чем в корме). В экскрементах содержание азота равнялось в среднем 3.54%.

На основании данных о содержании сухого остатка в пищевой массе, полученных в острых опытах, и данных о содержании азота в сухом остатке, полученных в хронических опытах, нами определено общее количество азота в пищевой массе и в экскрементах.

Из общего количества азота, поступившего с кормом (135.7 мг), в пищевой массе через 6—8 час. оказалось 131 мг (96.4%), а в экскрементах — 28 мг (20.6%), т. е. всосалось 107.7 мг, или 79.3%. Из общего количества всосавшегося азота всосалось в желудке 4.7 мг (4.4%) и в кишечнике 103.0 мг (95.6%).

Полученные нами данные о степени всасывания азота при кормлении карпов трубочником в основном подтверждают данные других исследователей (Яблонская, 1935).

Уменьшение содержания азота в пищевой массе переднего отдела кишечника карпа и в желудке сомов указывает, что здесь, по-видимому, происходит некоторое всасывание азота корма.

Вместе с тем в ряде случаев мы наблюдали более высокое содержание азота, чем в корме. Причина этого явления пока еще неясна. Можно лишь предполагать, что увеличение содержания азота в пищевой массе связано с выделением белка с пищеварительными соками.

Всасывание азота у карпа продолжается в среднем отделе и достигает максимума в заднем отделе кишечника.

Таким образом, всасывание азота корма происходит у карпа во всех отделах кишечника. По мере увеличения содержания свободных аминокислот в пищевой массе, очевидно, увеличивается и степень всасывания азота корма, достигая максимума в заднем отделе, когда расщепление белка, по-видимому, уже закончено.

В отличие от результатов исследований других авторов нами были получены данные о количестве всосавшегося азота корма в процессе пищеварения [1) во времени, 2) в различных отделах кишечника]. Однако и этих данных еще недостаточно для суждения об интенсивности всасывания, так как площадь всасывающей поверхности разных отделов кишечника различна.

Представление об этом мы можем получить, если рассчитаем количество всосавшегося азота на единицу длины или поверхности кишечника. Допустим, что кишечник карпа имеет одинаковый диаметр. При общей длине его 30 см на долю переднего от-

дела приходится приблизительно 5 см, на долю среднего — 20 см и заднего — 5 см. В таком случае получим, что на 1 см длины кишечника всосалось азота: в переднем отделе — 0.4—0.6 мг, в среднем — 0.4—0.7 мг, в заднем 3.4 мг.

Если же внести поправку на диаметр пищеварительной трубки, которая в переднем отделе примерно вдвое шире, чем в среднем, а в заднем немного уже, чем в среднем, то можно составить более точное представление об интенсивности всасывания азота в различных отделах кишечника.

Наши приблизительные подсчеты показывают, что в среднем отделе всасывание азота происходит примерно вдвое интенсивнее, чем в переднем, а в заднем отделе в 10—12 раз интенсивнее, чем в среднем.

Нами установлено также значение качества корма для всасывания азота. Как следует из наших опытов, при кормлении трубочником процесс пищеварения заканчивается быстрее, азот корма всасывается лучше, чем при кормлении жмыхом.

Что же касается результатов наших опытов на сомах, то они, во-первых, подтверждают существующее мнение о всасывании азота корма в кишечнике у желудочных рыб, а во-вторых, дают представление о скорости переваривания и степени всасывания азота при питании сомов живой рыбой.

Наблюдаемые нами колебания содержания азота в пищевой массе и в степени его всасывания в отдельных опытах обусловлены, по-видимому, индивидуальными особенностями рыб и различным их физиологическим состоянием.

## II. ВСАСЫВАНИЕ КАЛЬЦИЯ КОРМА

### А. Литературный обзор

Литературные данные позволяют считать, что кальций поступает в организм рыб двумя путями: непосредственно из воды и с пищей. На поступление кальция из воды непосредственно в организм рыбы указывалось еще в работах С. Я. Капланского и Н. А. Болдыревой (1933, 1934) и Крога (Krogh, 1938).

С. Я. Капланский и Н. А. Болдырева экспериментально установили, что у некоторых пресноводных рыб (карась, сазан) содержание минеральных веществ в мышцах находится в зависимости от концентрации катионов в воде и что при избытке в воде иона кальция содержание его в тканях рыб увеличивается.

Из исследований Крога, изучавшего осморегуляцию у пресноводных костистых рыб и установившего абсорбцию жабрами неорганических веществ из воды, следует, что кальций может поступать в организм рыб через жабры.

Проведено экспериментальное изучение значения кальция для молоди карпа (Бодрова и Краюхин, 1962). Исследование показало, что отсутствие или очень низкое содержание кальция в воде (ниже 10—15 мг%) приводит к замедлению роста и полной или значительной гибели личинок и мальков. Наиболее чувствительна к недостатку кальция в воде молодь карпа в течение первых двух месяцев жизни, особенно в первый месяц, когда потребность растущего организма в минеральных элементах особенно высока.

При выращивании мальков и сеголетков карпа в воде с высоким содержанием кальция (80—93 мг%) расход корма на единицу привеса ниже, чем при выращивании в водопроводной воде (с содержанием 30—48 мг% кальция): у первых — на 12%, а у вторых — почти на 30%.

Установлено, что при определенных условиях кальций положительно влияет на содержание золы и сухого остатка, а также на усвоение азота корма (Биргер, 1962; Маляренская, 1962).

О роли кальция в питании рыб имеется ограниченное количество работ. Укажем прежде всего на работу Кнауте (Knauthe, 1907). Согласно его данным, при прибавлении к пище карпов золы, полученной от сжигания мышц, улучшается использование углеводов и белков.

В последнее время ввиду широкого применения кормления карпов искусственными кормами и в связи с искусственным выращиванием молоди осетровых рыб вопрос о роли кальция в питании рыб привлек внимание советских исследователей (Суховерхов, Королева и Писаренкова, 1950; Петренко, 1951; Гордиенко и Тарковская, 1952). Опыты, проведенные И. Н. Петренко, а также О. Л. Гордиенко и О. И. Тарковской, по выращиванию молоди осетровых показали, что повышение содержания кальция в корме способствовало лучшему росту и более высокому содержанию в их теле белка и зольных элементов.

По вопросу о выделении кальция из организма рыб имеются противоречивые мнения. Г. С. Карзинкин (1955) считает, что введенный меченый кальций в течение нескольких месяцев прочно удерживается организмом и выделяется в весьма малых количествах. В. С. Кирпичников, А. Н. Световидов и А. С. Тропин (1958) придерживаются противоположного мнения. Они считают, что в растущих организмах происходит не только накопление, но и постоянный обмен минеральных веществ, находящихся в теле рыб, на соответствующие минеральные вещества окружающей среды. По их мнению, эти вещества поступают в организм с пищей или благодаря непосредственному обмену через ткани, соприкасающиеся с окружающей водной средой.

Учитывая важную физиологическую роль кальция, а также теоретическое и практическое значение изучения путей поступ-

ления его в организм рыбы, мы попытались выяснить, в какой мере кальций, содержащийся в корме, всасывается в пищеварительном тракте карпа и происходит ли его экскреция кишечником подобно тому, как это наблюдается у высших позвоночных животных.

### Б. Собственные наблюдения

Опыты по всасыванию и экскреции кальция проводились нами на двухлетках и сеголетках карпа и были организованы так же, как и при изучении всасывания азота. Кормились карпы рапсовым жмыхом с добавлением 0.5 или 1.0% мела (к весу корма). С кормом вводилось в среднем 950 мг сухого вещества. Содержание кальция в корме, пищевой массе и экскрементах определялось по методу Крамера—Тисдаля (Асатиани, 1939).

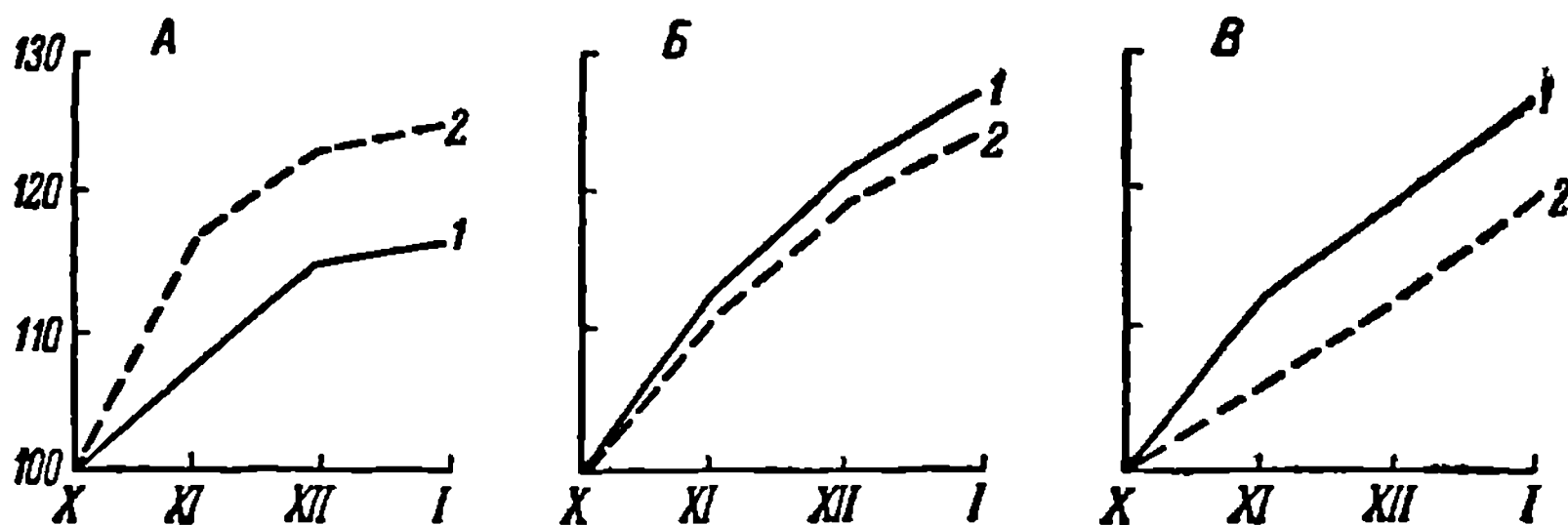


Рис. 26. Влияние добавления мела к корму при различном содержании кальция в воде на рост сеголетков карпа.

А — вода с низким содержанием кальция; Б — водопроводная вода; В — вода с высоким содержанием кальция. 1 — корм без добавления мела; 2 — корм с добавлением мела. По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат — прирост длины, в % (исходная длина принята за 100%).

Прежде всего мы выяснили, усваивается ли кальций, даваемый с кормом. Были проведены опыты с целью выяснить влияние кальция на рост, на усвоение корма и на повышение содержания кальция в теле.<sup>1</sup> Опыты проводились как при различном содержании кальция в воде, так и при одинаковом содержании, но при различном количестве добавляемого к корму мела.

В опытах с сеголетками, продолжавшимися 3 месяца, при выращивании их в воде с различным содержанием кальция (корм — рапсовый жмых и трубочник в соотношении 2 : 1 по весу) установлено, что добавление к корму 1% мела (по весу), наиболее эффективным оказалось при выращивании сеголетков в воде с низким содержанием кальция. Так, если без добавления мела к корму прирост длины составил через месяц 108.9%, через два

<sup>1</sup> Эта часть исследования проведена совместно с Н. В. Бодровой.

месяца 115.0‰ и через три месяца 115.4‰ к исходной, то при добавлении мела к корму он составил, соответственно 118.3, 122.0 и 124.4‰. У них установлено также более высокое (на 8—10%) содержание сухого и органического вещества и кальция в теле. Добавление мела к корму при выращивании сеголетков в водопроводной воде эффекта не дало, а в воде с высоким содержанием кальция дало отрицательный результат: сеголетки росли хуже, чем без добавления мела. Результаты этих опытов показаны на рис. 26.

Добавление к корму разного количества мела (0.5, 1.0, 2.0% к весу корма) при содержании годовиков в водопроводной воде показало, что наиболее низкие затраты корма на 1 г привеса имели место при добавлении 0.5% мела, а именно на 22% меньше, чем в контроле.

Установив, что при добавлении мела к корму содержание кальция в теле рыб увеличивается, т. е. кальций корма усваивается, мы исследовали место и степень его всасывания и экскреции в пищеварительном тракте карпа. Результаты определений содержа-

Таблица 16

Содержание кальция в пищевой массе кишечника карпов

Возраст рыб	Характер опытов	Содержание кальция, в мг на 1 г сухого остатка			
		в корме	в пищевой массе отделов кишечника		
			переднего	среднего	заднего
Двух- летки. Сеголет- ки.	Хрониче- ские . .	10.43	7.35 (5.02—9.04)	8.04 (7.05—8.73)	14.45 (13.85—14.75)
	Острые. .	10.65	8.59 (7.57—9.32)	8.83 (7.83—9.43)	14.18 (13.34—14.86)
	Острые. .	8.02	5.54 (4.19—8.00)	6.24 (5.14—7.02)	12.74 (12.04—13.16)

Примечание. В скобках указаны пределы колебания.

ния кальция в пробах пищевой массы различных отделов кишечника, полученные в острых и хронических опытах, приводятся в табл. 16.

Из данных табл. 16 следует, что в переднем отделе кишечника содержание кальция по сравнению с содержанием его в корме снижается, а в среднем и особенно в заднем отделах повышается. Обращают на себя внимание большие колебания содержания кальция в пробах переднего отдела. В среднем отделе они несколько меньше, а в заднем — значительно меньше.

На основании данных, приведенных в табл. 16, и данных о содержании сухого вещества в пищевой массе разных отделов кишеч-

ника в процессе пищеварения (табл. 15) можно подсчитать общее количество кальция, содержавшегося в пищевой массе и в экскрементах через разные промежутки времени, и таким образом определить степень его усвоения.

В табл. 17 приведены результаты этих подсчетов и показано содержание кальция в пищевой массе и в экскрементах через различные промежутки времени.

Т а б л и ц а 17

Изменение содержания кальция в пищевой массе кишечника карпов в процессе пищеварения

Возраст рыб	Характер опытов	Общее содержание кальция, в мг						Количество усвоенного кальция	
		в корме	в пищевой массе и экскрементах через определенное время (часы)					в мг	в %
			6—8	12	18	24	36		
Двух-летки.	Хронические . . .	9.91	5.54	5.86	5.82	6.01	6.25	3.66	36.9
	Острые . .	10.12	7.43	6.22	6.12	6.22	6.51	3.61	35.6
Сеголетки . .	Острые . .	7.62	5.00	4.58	4.73	5.10	5.44	2.18	28.6

Данные, приведенные в табл. 17, показывают, что общее количество кальция в пищевой массе в процессе пищеварения не остается неизменным. Оно сначала довольно значительно уменьшается, а затем несколько увеличивается. Минимальное содержание кальция наблюдалось у двухлеток через 18 час., а у сеголетков через 12 час. после приема корма. Спустя 36 час. после начала пищеварения, когда пищевая масса в основном прошла через пищеварительный тракт, общее содержание кальция в пищевой массе и в экскрементах уменьшилось у двухлеток на 35—37%, а у сеголетков на 28%.

В каком же отделе пищеварительного тракта происходит всасывание кальция, и о чем говорят изменения его содержания в пищевой массе в процессе пищеварения?

Анализ полученных данных показывает, что значительное уменьшение содержания кальция происходит в первые часы после начала пищеварения, когда пищевая масса находится в переднем и среднем отделах кишечника. Это свидетельствует о том, что здесь происходит всасывание кальция, причем наиболее интенсивно в первые часы пищеварения, когда пищевая масса находится еще в переднем отделе. В дальнейшем, по мере продвижения пищевой массы, интенсивность всасывания значительно снижается и, вероятно, полностью прекращается. По мере продвиже-

ния пищевой массы в среднем и особенно в заднем отделах кишечника общее содержание кальция возрастает, что можно объяснить только его экскрецией. Так, если минимальное содержание кальция, когда пищевая масса еще не прошла средний отдел, составило 4.5—5.0 мг (от общего количества кальция 9—10 мг, поступившего с кормом), то в заднем отделе и в экскрементах его количество увеличилось до 5.5—6.5 мг. Таким образом, если допустить, что в заднем отделе всасывания кальция не происходит, то наши экспериментальные данные показывают, что в заднем отделе выделяется кальция примерно 10—15% от общего количества кальция, усвоенного организмом.

Из приведенных выше данных видно, что фактически в пищеварительном тракте усваивается как двухлетками, так и сеголетками в среднем до 40% кальция, поступившего с кормом. Между тем в кишечнике карпа пищеварение происходит в слабощелочной и нейтральной среде.

Известно, что у млекопитающих всасывание кальция находится в прямой зависимости от реакции кишечного сока. Чем больше сдвинута эта реакция в щелочную сторону, тем меньше при прочих равных условиях всасывается кальция, и наоборот. Установлено также громадное влияние желчных кислот на всасывание кальция.

Можно допустить, что в пищеварительном тракте рыб, так же как и у теплокровных животных, под влиянием корма создаются условия, при которых кальций усваивается организмом. В частности, можно допустить, что под влиянием желчи, содержащей ряд кислот, в кишечнике рыб образуются соединения кальция, усваиваемые организмом. Вполне возможно также, что и сама пища (например, растительные белки) может сдвинуть реакцию кишечного содержимого в кислую сторону.

Эти соображения мы высказываем на основании наших экспериментальных данных об изменении реакции (рН) содержимого пищеварительного тракта карпа при кормлении его различными кормами, а также опытов по изучению влияния длительного кормления карпов однообразными кормовыми рационами.

По мере продвижения пищевой массы через задний отдел кишечника содержание в ней кальция увеличивается, что свидетельствует о его экскреции.

Из наших данных следует, что сеголетки интенсивнее, чем двухлетки, усваивают кальций из воды. Это дает нам основание считать, что более интенсивная экскреция кальция кишечником сеголетков, а также меньшее усвоение его из корма обусловлены вероятнее всего более интенсивным поступлением кальция из воды. Высказывая эти соображения, мы исходим также из наших данных, показавших, что молодь карпа очень чувствительна к недостатку кальция в воде.



## *Г л а в а   п я т а я*

### **ВЛИЯНИЕ ОДНООБРАЗНЫХ КОРМОВЫХ РАЦИОНОВ НА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ И ОБМЕН У КАРПА**

#### **I. ЗАВИСИМОСТЬ СТРОЕНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО КАНАЛА ОТ РОДА ПИЩИ У РЫБ**

##### **А. Литературный обзор**

Зависимость строения пищеварительного канала от рода пищи у высших позвоночных животных хорошо известна. Установлено также, что содержание животных одного и того же вида на качественно различных пищевых режимах вызывает изменение размера и веса кишечного канала или его отдельных частей, а также приводит к изменениям функциональной деятельности пищеварительных органов и сдвигам в обмене веществ. Приспособительные процессы, сопутствующие нормальной деятельности пищеварительных желез, и их эволюция у животных обстоятельно рассмотрены в монографии А. М. Уголева (1961).

Что касается рыб, то у них изучались главным образом видовые отличия в строении пищеварительных органов (преимущественно длины кишечника) и в составе ферментов, выделяемых пищеварительными железами (у представителей семейств, питающихся различным кормом), а также возрастные изменения длины кишечника.

Установлено, что рыбы, питающиеся растительной пищей, имеют, как правило, более длинный кишечник и что с ростом рыб увеличивается относительная длина кишечника<sup>1</sup> (Кульчицкий, 1888; Vonk, 1927; Klust, 1940; Турпаев, 1941; Al-Hussaini, 1946, 1947, 1949; Ланге, 1948; Гриб и Красюкова, 1949; Дас и Моитра, 1958, и др.).

Имеются также данные, показывающие, что не только у представителей различных семейств, но иногда и у рыб, близких в систематическом отношении, но питающихся различным кормом,

---

<sup>1</sup> Отношение длины кишечника к длине тела.



например у осетровых (Белогуров, 1939), наблюдаются отличия в степени развития пищеварительного тракта. По мнению автора, относительно большая масса кишечника у осетра (4.5% от веса тела) по сравнению с белугой и севрюгой (3% от веса тела) зависит, по-видимому, от того, что осетр в отличие от них питается еще и моллюсками.

Экспериментальных данных о влиянии длительного питания однообразным кормом на строение и физиологические особенности пищеварительных органов и интенсивность обмена у рыб одного вида очень мало. В этих немногих исследованиях установлено, что отмечается зависимость длины кишечника от характера корма (Vonk, 1927; Hukes et Moravek, 1933; Klust, 1940; Турпаев, 1941; Ланге, 1948; Pillay, 1953, и др.): пищеварительный канал при питании растительной пищей длиннее, чем при питании мясной пищей.

Имеются данные, указывающие, что состав ферментов, выделяемых пищеварительными железами, зависит от рода питания и что под влиянием длительного питания однородным кормом у рыб происходят приспособительные изменения в активности пищеварительных ферментов (Vonk, 1927; Турпаев, 1941; Broussy, Serfaty, 1958). Т. М. Турпаев нашел, что высокая активность ферментных вытяжек у сазана по сравнению с другими карповыми (красноперка, густера, жерех, уклейка) является результатом приспособления его кишечного тракта к пище. Он нашел, что красноперка, питающаяся растительной пищей, имеет высокую активность амилазы и относительно низкую активность трипсина, а жерех, относящийся к хищным рыбам, — высокую активность трипсина и низкую — амилазы. Густера и уклейка, питающиеся смешанной пищей, по активности амилазы и трипсина занимают среднее положение. По данным Брусси, Серфати (Broussy, Serfaty, 1958), общее количество фосфатазы в пищеварительном тракте связано с пищевым рационом данного вида, у всеядных рыб ее больше, чем у хищных.

## Б. Собственные наблюдения

С целью выяснения влияния пищи на строение и функцию пищеварительных органов нами был проведен опыт длительного кормления карпов одним рапсовым жмыхом (растительный корм, содержащий много клетчатки) и одним трубочником (животный, легкоусвояемый корм). Длительное кормление рыб однообразным кормом не могло не оказать влияния на направленность и интенсивность метаболических процессов в организме, так как известно, что у теплокровных животных изменение состава пищевых рационов влияет не только на секрецию желез пищеварительной системы, но и вызывает определенные сдвиги в обмене веществ

**Изменение живого веса подопытных рыб (средний вес 1 экземпляра) при кормлении различным кормом**

Изменение веса рыб в течение опыта, в г														
Группа рыб	1953 г.			1954 г.								1955 г.		
	исходный вес (август)	декабрь	январь	апрель	июнь	июль	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	конечный вес (апрель)
Трубочниковые . . . . .	11.4	17.8	20.4	30.4	37.2	43.4	58.2	67.8	74.6	76.1	84.8	88.5	97.2	95.7
Жмыховые . . . . .	11.4	10.7	10.6	13.2	16.5	19.6	29.2	32.9	34.1	36.8	40.1	40.6	42.8	45.2

организма животного. Поэтому для характеристики интенсивности обмена веществ нами была определена интенсивность потребления кислорода и выделения азота в воду у подопытных рыб. Мы исходили при этом из положения, что интенсивность обмена непосредственно связана с газообменом и в первую очередь — с потреблением кислорода. Определение интенсивности общего обмена и энергетических затрат организма только по поглощению кислорода довольно широко применяется в физиологической практике при изучении обмена у рыб (Винберг, 1956).

Опыт продолжался 20 месяцев. Для опыта были взяты сеголетки карпа с исходным средним весом 11.4 г. В каждой группе было по 5 экзemplяров. Корм давался вволю. Систематически производили взвешивание и измерение подопытных рыб.

С целью получения данных, характеризующих сдвиги в интенсивности обмена при различном кормлении, последние семь месяцев опыта ежемесячно производили определения интенсивности потребления кислорода и содержания в воде азота, выделенного из организма (для этого всех рыб каждой группы помещали на 2 часа в банки с определенным объемом воды, параллельно ставили контроль). После этих определений рыб временно (в течение 5—7 суток) кормили другим кормом и снова производили те же определения.

Кислород определялся по методу Винклера, азот — по микрометоду Кьельдаля в модификации Парнас.

По окончании опыта все рыбы были забиты, а их пищеварительные органы взвешены и измерены, а так-

же была определена реакция (рН) желчи и содержимого различных отделов кишечника.

В дальнейшем изложении для краткости рыбы, кормившиеся жмыхом, называются нами жмыховыми, а кормившиеся трубочником — трубочниковыми.

Приводим прежде всего данные об изменении живого веса карпов за время опыта (табл. 18).

Из табл. 18 видно, что длительное кормление карпов различными кормами привело к значительной разнице в их весе. К концу опыта живой вес увеличился у трубочниковой группы в 8.39 раза, а у жмыховой — только в 3.96 раза, т. е. карпы, которых кормили рапсовым жмыхом, значительно отстали в весе от питавшихся трубочником.

Кормление карпов различным кормом оказало также существенное влияние на вес и размеры пищеварительных органов (табл. 19).

Таблица 19

Влияние различного корма на размеры пищеварительных органов карпов

Группа рыб	Вес рыб, в г	Длина, в см			Вес органов			
		тела		кишечника	общий вес пищеварительных органов, в г	кишечника, в г	печени, в г	желчного пузыря, в мг
		L	l					
Трубочниковые . . .	95.7	17.6	14.1	24.3	6.30	2.78	3.40	113.8
Жмыховые . . . . .	45.2	14.0	11.9	22.8	4.13	2.07	1.94	119.0

Из анализа данных, приведенных в табл. 19, видно, что к концу опыта у жмыховых рыб все показатели (за исключением одного — веса желчного пузыря) оказались меньшими, чем у трубочниковых рыб, а именно по живому весу на 52.8%, по длине тела (L) на 15.6%, по длине кишечника на 6.2%, по весу кишечника на 25.6%, по весу печени на 43.0%, по общему весу всех пищеварительных органов на 34.5%. И только один показатель — вес желчного пузыря — жмыховых рыб оказался выше на 4.4%.

Следует отметить, что у жмыховых рыб при весе тела, меньшем на 52.8%, вес кишечника оказался меньшим только на 25.6%, а при длине тела, меньшей на 15.6%, длина кишечника оказалась меньшей только на 6.2%.

Поскольку размеры и вес рыб обеих групп значительно различались, более правильное представление о степени развития их пищеварительных органов могут дать не абсолютные данные, а относительные величины.

Т а б л и ц а 20

Степень развития пищеварительных органов карпов при различных кормлениях

Показатель	Группа рыб	
	трубочниковые	жмыховые
<b>Отношения:</b>		
веса всех пищеварительных органов к весу тела . . . . .	0.065	0.091
веса кишечника к весу тела . . . . .	0.029	0.043
длины кишечника к длине тела . . . . .	1.72	1.91
длины кишечника к весу тела . . . . .	0.26	0.50
веса желудка к весу тела . . . . .	0.035	0.042
веса желчного пузыря к весу тела . . . . .	0.0012	0.0026
веса желчного пузыря к весу кишечника . . . . .	0.041	0.060
веса желчного пузыря к весу печени . . . . .	0.031	0.061

В табл. 20 приводятся относительные величины, показывающие степень развития пищеварительных органов у обеих групп рыб. Как видно из табл. 20, относительная длина кишечника и относительный вес пищеварительных органов в целом и по всем приведенным отдельным показателям выше у рыб жмыховой группы. Обращает на себя внимание большой вес желчного пузыря у рыб жмыховой группы. Он превышает вес такового у рыб трубочниковой группы не только по относительным показателям, но, как это видно из данных табл. 19, даже по абсолютному весу, несмотря на то, что вес рыб трубочниковой группы в среднем более чем вдвое превышает вес рыб жмыховой группы.

## II. ВЛИЯНИЕ КОРМОВЫХ РАЦИОНОВ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБМЕНА У РЫБ

### А. Литературный обзор

Вопрос о зависимости интенсивности обмена у рыб от питания подробно рассмотрен в монографии Г. Г. Винберга (1956). Им приведены литературные данные, свидетельствующие о том, что большинство авторов установило повышение интенсивности обмена у рыб при питании и снижение обмена при голодании (Knauth, 1897; Pütter, 1909a, 1909b; Lindstedt, 1914; Пожитков, 1939; Свиренко, 1948; Мичц, 1952; Богданов и Стрельцова, 1953, и др.). Из новых данных следует отметить работу А. Ф. Карпевич (1958), которая установила, что у накормленных морских рыб потребность в кислороде всегда выше, чем у голодных. По мере переваривания пищи потребление кислорода постепенно уменьшается.

Максимальное потребление кислорода отмечается при охоте за жертвой, несколько меньше — в часы «эффективного переваривания» пищевого комка и очень малое — в часы «остаточного переваривания» пищи. По окончании переваривания потребление кислорода достигает «голодной нормы». На значительное повышение интенсивности обмена у рыб после приема пищи, по мнению Кнаута (Knauthe, 1897), оказывают влияние, кроме специфически динамического действия белков, трудноперевариваемые корма, содержащие много хитина и клетчатки. Он связывает это с большими энергетическими затратами организма на их переваривание.

Вместе с тем некоторые авторы не обнаружили снижения интенсивности обмена у рыб при голодании (Ege a. Krogh, 1914; Новикова, 1939, и др.).

### Б. Собственные наблюдения

Переходя к изложению физиологических данных, остановимся прежде всего на интенсивности потребления кислорода.

Результаты определений интенсивности потребления кислорода подопытными рыбами приводятся в табл. 21.

Таблица 21  
Интенсивность потребления кислорода карпами  
при различном кормлении

Дата определения	Температура воды, в °С	Группа рыб			
		жмьховые		трубочниковые	
		средний вес 1 экземпля- ра, в г	потребление О <sub>2</sub> в мг за 1 час на 1 г живого веса	средний вес 1 экземпля- ра, в г	потребление О <sub>2</sub> в мг за 1 час на 1 г живого веса
1954 г.					
5 X	14	32.9	0.261	67.7	0.071
10 XI	17	34.1	0.187	74.5	0.117
14 XII	14	36.8	0.212	76.1	0.106
1955 г.					
15 I	17	38.1	0.179	84.8	0.113
17 II	16	40.6	0.152	88.5	0.105
18 III	17	42.8	0.140	97.2	0.091

Из табл. 21 видно, что потребление кислорода за 1 час на 1 г живого веса колебалось у трубочниковых рыб в пределах 0.071—

0.117 мг, а у жмыховых — в пределах 0.14—0.26 мг, т. е. у жмыховых рыб было выше более чем вдвое.

Сравнение данных об интенсивности потребления кислорода в октябре 1954 г. и в марте 1955 г. показывает, что в жмыховой группе при увеличении живого веса на 30% интенсивность потребления кислорода уменьшилась на 47%, а в трубочниковой группе при увеличении живого веса на 43% интенсивность потребления кислорода увеличилась на 28%. Несомненно, что некоторое влияние на интенсивность потребления кислорода в той или другой группе оказал различный вес рыб. Однако не только это обстоятельство определило отмеченные выше различия. Основным фактором, без сомнения, явилось кормление рыб различным кормом.

Представлялось интересным проследить, какое влияние на интенсивность потребления кислорода окажет временная перемена корма. В табл. 22 приводятся результаты определений интенсивности потребления кислорода при временной перемене корма.

Т а б л и ц а 22

Влияние перемены корма на интенсивность  
потребления кислорода карпами

Дата определения	Интенсивность потребления O <sub>2</sub> рыбами, в мг за 1 час на 1 г живого веса			
	жмыховыми при питании		трубочниковыми при питании	
	жмыхом	трубоч- ником	трубоч- ником	жмыхом
1954 г.				
5—9 X	0.261	0.279	0.071	0.080
10—16 XI	0.187	0.255	0.117	0.128
14—20 XII	0.212	0.258	0.106	0.123
1955 г.				
15—21 I	0.179	0.245	0.113	0.115
18—24 III	0.140	0.183	0.091	0.102

Как видно из табл. 22, кормление жмыховых рыб трубочником (в течение 5—7 дней) приводит к повышению интенсивности потребления кислорода на 6.8—36.8% (в среднем повышение составляло 26.4%). Кормление же трубочниковых рыб жмыхом также приводит к повышению потребления кислорода, но в меньшей степени, а именно на 1.7—16.0% (в среднем на 10.6%).

Необходимо отметить, что если жмыховые рыбы ели трубочник с большой охотой и прибавляли в весе за время опыта (за 5—7 дней по 1—2 г каждая), то трубочниковые рыбы ели жмых очень плохо и за время опыта теряли в весе (по 1—4 г каждая).

Влияние питания на интенсивность обмена у сеголетков карпа определялось нами специально в другом исследовании. В одной из серий опытов, продолжавшейся 20 дней при температуре воды 18—20°, одна группа сеголетков кормилась рапсовым жмыхом, а другая — трубочником. Рыбы получали одинаковое количество калорий с кормом. Интенсивность потребления кислорода определялась в дыхательных камерах (типа Крюга). Результаты этой серии опытов приведены в табл. 23.

Как видно из табл. 23, до кормления сеголетков интенсивность потребления кислорода в обеих группах и в контроле (непитавшиеся сеголетки) была почти одинаковой, к концу же опыта она сильно изменилась. Более высокое потребление кислорода наблюдалось у сеголетков, питавшихся рапсовым жмыхом (увеличение к концу опыта на 129.4% к исходному), тогда как у сеголетков, питавшихся трубоч-

ником, это увеличение составило 95.5%. У контрольных сеголетков потребление кислорода к концу опыта снизилось на 12.1%.

Более интенсивное потребление кислорода сеголетками, питавшимися рапсовым жмыхом, по нашему мнению, вызвано затратами организма на переваривание этого корма, содержащего более 15% клетчатки. Этот вывод мы делаем на основании сравнения интенсивности потребления кислорода сеголетками при кормлении их рапсовым жмыхом и жмыховым тестом. В последнем случае потребление кислорода было ниже (более подробно этот вопрос мы рассматриваем в разделе «Степень усвоения искусственного корма в зависимости от подготовки его к скармливанию»).

На основании данных, полученных при изучении влияния питания на интенсивность обмена, мы определили долю энергетических затрат, связанных с питанием, в общем обмене энергии. Оказалось, что при кормлении рапсовым жмыхом при температуре воды 18—20° энергетические затраты, связанные с питанием, составляют 57%, т. е. они довольно велики.

Определения содержания общего азота в воде, в которой находились рыбы при определении интенсивности потребления

Таблица 23  
Потребление кислорода сеголетками при температуре 18—20°

Группа сеголетков	Потребление O <sub>2</sub> , в см <sup>3</sup> на 1 г живого веса за 1 час	
	В начале опыта	В конце опыта
Голодные (контроль)	0.0804	0.0707
Питавшиеся трубоч- ником . . . . .	0.0814	0.1600
Питавшиеся жмыхом	0.0824	0.1891

кислорода, позволяют составить представление об интенсивности белкового обмена у рыб той и другой группы. Эти определения показали, что жмыховые рыбы выделяли по 0.0084 мг азота в час на 1 г живого веса (среднее из всех определений), а трубочниковые — по 0.0070 мг, т. е. на 16.7% меньше, чем жмыховые.

При переходе жмыховых рыб на временное питание трубочником интенсивность выделения азота повышалась и составляла 0.0115 мг (увеличение на 36%), при переводе же трубочниковых рыб на питание жмыхом она повышалась более значительно и составляла 0.0128 мг (увеличение на 82%).

Таким образом, если интенсивность азотного обмена у жмыховых рыб по сравнению с трубочниковыми была выше лишь на 17%, то смена корма у тех и у других рыб вызывала более значительное повышение азотного обмена.

Несмотря на худшее поедание жмыха трубочниковыми рыбами, выделение азота увеличивалось у них при этом на 82%. Переход жмыховых рыб на питание трубочником также сопровождался повышением азотного обмена на 36%, очевидно в результате более усиленного поедания трубочника, чем жмыха.

Более высокие энергетические затраты организма на переваривание рапсового жмыха по сравнению с другими видами корма также убедительно показаны А. Я. Маляревской (1955). По ее данным, мальки карпа при питании рапсовым жмыхом выделяли азота в воду с жидкими выделениями 32.7% от среднесуточного азотного рациона, а при питании жмыховой мукой — 21.6%, т. е. на 11.1% меньше.

Полученные данные характеризуют влияние различной пищи на интенсивность азотного обмена, в том числе на энергетические затраты организма, связанные с поиском корма, его захватыванием и перевариванием.

Определение рН желчи и содержимого пищеварительного тракта произведено нами суммарно по группам ввиду малых их количеств у отдельных рыб (определения сделаны ламповым потенциометром с хингидроном, табл. 24).

Из данных табл. 24 видна значительная разница величины рН желчи трубочниковых и жмыховых рыб. Эти данные согласуются с другими нашими определениями реакции желчи карпов. Они также показали, что концентрация водородных ионов желчи при питании жмыхом более щелочная (рН 7.3—7.6), чем при питании естественной пищей (рН 6.5—6.8). Отметим, что реакция смоченного водой рапсового жмыха более кислая (рН 5.2—6.0), чем реакция измельченного ножницами трубочника (рН 7.0—7.2).

Обращает на себя внимание также то, что реакция содержимого пищеварительного тракта трубочниковых карпов по мере его продвижения изменяется очень незначительно, в то время



как реакция содержимого пищеварительного тракта жмыховых рыб сдвигается в щелочную сторону более значительно. Реакция воды, в которой содержались подопытные карпы, была почти одинаковой как у жмыховых (рН 6.8—7.0), так и у трубочниковых рыб (рН 6.6—6.8).

Таким образом, под влиянием пищи изменяется не только количество желчи (о чем свидетельствует вес желчного пузыря), но и ее реакция, а именно при питании жмыхом она сдвигается в щелочную сторону, а при питании трубочником — в кислую.

Реакция содержимого пищеварительного тракта также несколько отличалась и оказалась немного более щелочной у жмыховых рыб.

Длительное кормление карпов однородной пищей дало возможность установить четко выраженное влияние рода корма на формирование пищеварительного аппарата и некоторые физиологические показатели.

Кормление карпов одним жмыхом способствовало формированию более мощного пищеварительного аппарата по сравнению с таковым у карпов, кормившихся легче усвояемым кормом — трубочником.

Может возникнуть предположение, что полученные результаты обусловлены не разным кормлением, а неодинаковым развитием пищеварительных органов в связи с разным весом подопытных рыб. Рассмотрим прежде всего данные о соотношении длины кишечника и длины тела (см. табл. 20).

Как следует из табл. 20, конечные данные показывают, что отношение длины кишечника к длине тела у жмыховых рыб в среднем равнялось 1.91, а у трубочниковых — 1.72, т. е. относительная длина кишечника была большей у жмыховых рыб.

Из литературных источников (Klust, 1940; Гриб и Красюкова, 1949) следует, что молодые (имеющие меньшую длину тела) карпы имеют кишечник относительно более короткий, чем карпы старших возрастов. В нашем случае у жмыховых карпов, имеющих более чем вдвое меньший вес и меньшую длину тела, чем трубочниковые, была бо́льшая относительная длина кишечника.

Следовательно, в данном случае для развития кишечника имели значение не только вес и размеры рыб, но главным образом влияние корма — жмыха. Этот вывод подтверждается также данными об относительном весе пищеварительных органов у жмыховых рыб, в том числе данными об относительном весе кишечника.

Таблица 24

Реакция (рН) желчи и содержимого кишечника карпов при различном кормлении

Группа рыб	рН желчи	рН содержимого отделов кишечника		
		переднего	среднего	заднего
Трубочниковые	6.8	7.1	7.0	6.9
Жмыховые . .	7.4	7.3	7.6	7.8

Вес кишечника по отношению к весу тела составил у трубчатых карпов 2.9%, а у жмыховых — 4.3%. Относительный вес печени у жмыховых карпов немного превышал таковой у трубчатых. Однако относительный вес желчного пузыря оказался значительно выше и составил 6.1% к весу печени, а к весу тела — 0.26% соответственно против 3.0% и 0.12% у трубчатых. Даже абсолютный вес желчного пузыря был выше у жмыховых карпов, несмотря на их вдвое меньший общий вес. Такое значительное увеличение веса желчного пузыря у жмыховых карпов, по нашему мнению, обусловлено усиленным образованием и выделением желчи, необходимой для растворения жирных кислот и эмульгирования жира, содержащихся в рапсовом жмыхе (по нашим определениям, содержание жира в рапсовом жмыхе составляет 7—8%, а в трубчатике — 1.2—1.5%).

Реакция (рН) желчи у сеголетков, питавшихся рапсовым жмыхом, оказалась более щелочной, чем у питавшихся трубчатиком. Сдвиг реакции желчи в щелочную сторону вызван, очевидно, тем, что выделяющаяся желчь наряду с другими пищеварительными соками нейтрализует кислую пищевую кашицу. Благодаря этому в пищеварительном тракте создаются оптимальные условия для действия ферментов и, следовательно, интенсивного переваривания корма.

О приспособительных механизмах пищеварительного аппарата рыб свидетельствует также проведенное в нашей лаборатории исследование физиологии пищеварения у холоднолюбивой рыбы — налима. Налим, как известно, активно питается зимой при низких температурах воды, когда активность пищеварительных ферментов у многих видов рыб значительно снижается. Установлено, что у налимов активность пищеварительных ферментов при низких температурах не снижается и, кроме того, значительно увеличивается количество выделяемых ферментов, что и обеспечивает переваривание пищи (Ананичев, 1959; Гомазков, 1959).

Интенсивность потребления кислорода жмыховыми рыбами примерно вдвое превышала таковую у трубчатых, что мы относим как за счет меньшего их веса (и, следовательно, более интенсивного обмена), так и за счет больших энергетических затрат организма на переваривание жмыха и специфически динамического действия его белков.

При перемене корма наблюдалось более высокое потребление кислорода жмыховыми карпами при кормлении их трубчатиком, что мы относим за счет более интенсивного питания их трубчатиком (по сравнению со жмыхом) и соответственно более высокого уровня обмена при этом.

Следовало ожидать более значительного повышения потребления кислорода трубчатыми рыбами при переходе их на питание грубым кормом — жмыхом. Однако это увеличение оказа-

лось очень небольшим (всего лишь на 10.6%), что обусловлено, по-видимому, плохим поеданием жмыха и какими-то глубокими изменениями в обмене веществ, вызвавшими потерю в весе рыб при перемене корма в процессе опыта. Об этом свидетельствует также значительное повышение интенсивности азотного обмена (выделение азота у этих рыб при питании жмыхом повышалось на 82%).

Обращают на себя внимание различия в реакции (pH) содержимого пищеварительного тракта. У трубчатых карпов реакция содержимого пищеварительного тракта по мере его продвижения изменяется очень незначительно в кислую сторону (в пределах 0.2), в то время как у жмыховых рыб она сдвигается более значительно в щелочную сторону (в пределах 0.5). Эти сдвиги в реакции содержимого пищеварительного тракта вызваны, по-видимому, не столько прямым влиянием корма, сколько влиянием выделяющихся пищеварительных соков, в том числе желчи, у жмыховых рыб.

Таким образом, при продолжительном однородном питании происходят существенные приспособительные изменения в строении пищеварительного аппарата рыб, и в деятельности пищеварительных органов.

Длительное пребывание карпа на однородном пищевом режиме обуславливает также определенные сдвиги в интенсивности обмена веществ.

---

## **Г л а в а   ш е с т а я**

### **К ВОПРОСУ О МЕХАНИЗМЕ РЕГУЛЯЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У РЫБ**

#### **1. АКТИВНОСТЬ ПИТАНИЯ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ ПИЩЕВОГО ЦЕНТРА**

##### **А. Литературный обзор**

Вопрос о физиологических механизмах возникновения чувства голода и регуляции пищевого поведения животного является сложным и до конца еще невыясненным.

В ихтиологической литературе накопилось довольно много данных, указывающих на значительную изменчивость пищевой активности рыб и зависимость ее от ряда факторов. Между тем физиологический механизм регуляции пищевой активности рыб еще не объяснен.

И. П. Павловым (1951б) высказано мнение о существовании в головном мозгу человека и высших позвоночных животных специального пищевого центра, который «есть отдел нервной системы, регулирующий химическое равновесие тела» (стр. 155). Пищевой центр, по И. П. Павлову, является функциональным объединением всех клеточных элементов центральной нервной системы (и в том числе коры), воспринимающих раздражения, связанные с актом еды и перевариванием пищи. Все эти клеточные элементы связаны между собой и с теми группами нервных клеток в разных частях центральной нервной системы, которые посылают эфферентные импульсы к рабочим исполнительным органам, железам и мышцам, участвующим в питании и в обработке пищи в пищеварительном тракте.

Деятельность пищевого центра, по И. П. Павлову, регулируется изменениями химического состава крови, раздражителями, связанными с приемом пищи, и агентами, действующими на рецепторы пищеварительного тракта.

В последнее время в некоторых исследованиях показано, что у высших позвоночных животных решающим фактором, воздействующим на пищевой центр, является не химизм крови, а рефлекторные влияния, идущие от рецепторов желудка (Баранов, 1952; Усиевич, 1952, и др.).

Что же известно о деятельности пищевого центра у рыб?

По этому вопросу имеется только высказывание В. А. Пегеля (1950). В. А. Пегель считает, что «аппетит» у рыб определяется ослаблением механического раздражения, вызываемого растяжением пищей переднего отдела кишечника. Чем дольше он находится в растянутом или наполненном состоянии, тем продолжительнее время отсутствия потребности в питании. Опираясь на теорию И. П. Павлова о пищевом центре, физиологическую причину прекращения приема пищи В. А. Пегель объясняет торможением рефлекторным путем соответствующих участков центральной нервной системы, вызванным механическим раздражением пищей переднего отдела кишечника. Что же касается торможения и возбуждения пищевого центра химическими пищевыми веществами крови, то, по мнению В. А. Пегеля, у рыб пищевой центр к этим раздражителям остается еще мало или совсем нечувствительным. Такой вывод им делается на основании строгого совпадения появления потребности питания у рыб с определенным уменьшением объема пищи в переднем отделе кишечника.

В. А. Пегель (1950) делает вывод, что «на той стадии развития центральной нервной системы, на которой находится она у рыб, пищевой центр наиболее чувствителен только к раздражениям рефлекторного характера, поступающим от механических агентов из переднего отдела кишечника» (стр. 70).

Одновременно В. А. Пегель указывает, что пищевой центр рыб, воспринимающий механические раздражения, выражен недостаточно хорошо. Торможение пищевого центра не всегда легко достигается у рыб даже при значительном наполнении желудка, о чем свидетельствуют наблюдаемые факты чрезмерной жадности рыб.

## Б. Собственные наблюдения

Нами исследовалось влияние температуры, степени упитанности и голодания на скорость пищевой реакции сеголетков карпа (по методике Пегеля, 1950).

Подопытных сеголетков помещали в аквариум (по 5 экземпляров в каждый) и предварительно приучали брать при комнатной температуре воды пищу, брошенную на поверхность воды. Затем по секундомеру устанавливали скорость пищевой реакции, т. е. время, прошедшее от момента падения корма на поверхность

воды в аквариуме (корм всегда давался в определенном месте) до схватывания его рыбой.

Установив «фон», т. е. скорость пищевой реакции при комнатной температуре воды (17—20°), воду в аквариуме постепенно (в течение 50—60 мин.) сменяли на более холодную. Затем в продолжение нескольких часов периодически определяли скорость пищевой реакции сеголетков при новой температуре. Как правило, в один день испытывали одну температуру (не считая предварительного установления фона). Опыты проводили в декабре—марте. Кормили рыб хирономидами.

Нами получены следующие результаты. В воде с температурой от 17 до 20° рыбы быстро плавали по всему аквариуму, гоняясь

за хирономидами. Схватив корм, плавающий на поверхности или в средних слоях воды, сеголетки опускались на дно и быстро подбирали одну за другой упавших хирономид. Съев всех хирономид, рыбы плавали по всему аквариуму и искали корм. Скорость пищевой реакции при этой температуре оказалась равной в среднем 1.4 сек. (колебания от 0.8 до 2.2 сек).

Установив скорость пищевой реакции при температуре воды 17—20°, т. е. фон, мы провели опыты с кормлением сеголетков

в более холодной воде. При температуре воды 10° скорость пищевой реакции оказалась равной в среднем 3 сек. (колебания от 2 до 4.5 сек.), при 5°—15 сек., при 4°—25 сек., при 3° сеголетки не проявляли никакой реакции на корм (результаты этого исследования опубликованы нами ранее: Краюхин, 1955).

Обращают на себя внимание значительные колебания скорости пищевой реакции. Эти колебания были нами установлены не только при температуре 17—20°, но и при других температурах, в том числе при низких.

Несмотря на длительность опытов и многочисленность (свыше 500) определений скорости пищевой реакции, мы не смогли установить резкой границы между температурной зоной, в которой наблюдалась бы только пищевая реакция, и зоной, в которой наблюдалось бы только реальное питание, подобно тому, как это установил В. А. Пегель. Наоборот, при одной и той же температуре мы наблюдали и полное отсутствие реакции, и положительную пищевую реакцию, и реальное питание. Это хорошо видно из результатов опытов при температуре воды от 3 до 5° (табл. 25).

Т а б л и ц а 25  
Пищевая реакция сеголетков карпа при низкой температуре

Температура воды, в °С	Количество случаев, в %		
	отсутствия реакции на пищу	положительной реакции	реального питания
3	100	—	—
4	56	19	25
5	25	22	53

Оказалось также, что в длительных опытах с повторными дачами корма (до 5—6 раз с перерывами по 10 мин.) скорость пищевой реакции при одной и той же температуре изменяется, но по-разному при разных температурах (табл. 26).

Т а б л и ц а 26

Изменяющиеся скорости пищевой реакции сеголетков карпа при многократной даче корма

Температура, воды, в °С	Скорость пищевой реакции в сек.				
	при 1-й даче	при 2-й даче	при 3-й даче	при 4-й даче	при 5-й даче
20	1.3	1.2	1.1	1.1	1.0
19	1.4	1.4	1.3	1.3	1.2
18	1.6	1.6	1.5	1.4	1.3
10	3.0	3.0	3.1	3.0	3.1
5	15.0	19.0	26.0	—	—
4	25.0	31.0	48.0	62.0	—

Из табл. 26 видно, что в течение опыта (50—60 мин.) при высокой температуре (18—20°) скорость пищевой реакции при каждой последующей даче корма немного уменьшается, а при низкой температуре (4—5°) значительно увеличивается.

Затем мы провели специальные опыты по определению скорости пищевой реакции сеголетков различной упитанности (упитанность определялась по Фултону), а также у голодных и сытых рыб.

Результаты этих определений скорости пищевой реакции у сеголетков разной упитанности приводятся в табл. 27.

Т а б л и ц а 27

Скорость пищевой реакции у сеголетков карпа разной упитанности

Температура воды, в °С	Число сеголетков	Упитанность	Число определений	Скорость пищевой реакции, в сек.
16	8	1.58 (1.54—1.63)	42	1.49 (1.32—1.70)
16	6	1.38 (1.36—1.40)	36	1.16 (1.17—1.32)
5	8	1.58 (1.54—1.63)	40	Отсутствовала.
5	6	1.38 (1.36—1.40)	30	14.8 (10.0—18.0)

П р и м е ч а н и е. В скобках указаны пределы колебаний.

Из табл. 27 видно, что при температуре 16° менее упитанные сеголетки реагируют на корм быстрее и при температуре 5° они

продолжают еще питаться, хотя пищевая реакция при этом значительно замедлена. В то же время у более упитанных сеголетков при температуре 5° пищевая реакция отсутствует, они не питаются.

Изучение скорости пищевой реакции у голодных и сытых сеголетков было проведено на рыбах одинакового веса и упитанности. Группу «сытых» рыб в течение недели кормили вволю (корм — хирономиды), а группу «голодных» в течение этого же времени не кормили. Результаты определений скорости пищевой реакции у голодных и сытых сеголетков приводятся в табл. 28.

Т а б л и ц а 28  
Скорость пищевой реакции у голодных и сытых сеголетков карпа

Температура воды, в °С	Число сеголетков	Скорость пищевой реакции, в сек.	
		у голодных	у сытых
16	5	1.2 (1.0—1.3)	1.6 (1.3—1.9)
5	5	10.0 (8.5—14.0)	18.0 (16.3—22.4)

Примечание. Число определений в каждом случае — 50. В скобках указаны пределы колебаний. У сытых сеголетков при температуре 5° пищевая реакция иногда отсутствовала.

Таким образом, проведенные нами опыты позволили установить следующее.

1. Скорость пищевой реакции сеголетков карпа, характеризующая интенсивность питания, находится в прямой зависимости от температуры, увеличиваясь при повышении и уменьшаясь при ее понижении.

2. При одной и той же температуре скорость пищевой реакции у разных рыб неодинакова и колеблется довольно значительно, например при температуре 17—20° от 0.8 до 2.2 сек.

3. При одной и той же температуре (особенно при низкой) наблюдается различное отношение сеголетков к пище, а именно реальное питание, положительная реакция и отсутствие реакции на пищу.

4. При повторных дачах корма в течение одного опыта при температуре 18—20° скорость пищевой реакции при каждой последующей даче немного увеличивается, а при температуре 4—5° значительно уменьшается.

5. Менее упитанные и голодные сеголетки быстрее реагируют на корм и питаются при более низкой температуре, чем упитанные и сытые.



Более интенсивное питание менее упитанных и голодных рыб установлено рядом авторов как в естественных, так и в экспериментальных условиях.

По данным А. К. Щербины и В. М. Ильина (1950), в естественных условиях истощенные сеголетки питаются осенью вплоть до ледостава, при понижении температуры воды до 2.5—3.0°, в то время как упитанные сеголетки при этой температуре не питаются.

Влияние упитанности и голодания на активность и нижний температурный порог питания экспериментально установлено на других видах рыб — щуке, севрюге, окуне, пикше (Карзинкин, 1932, 1952; Білый, 1938; Кривобок и Пупырникова, 1951; Цееб, 1962, и др.).

Значение уровня пищевой возбудимости для пищевого поведения рыб убедительно показал Дзян Яо-цин (1959), который исследовал предпочитаемую температуру у некоторых видов осетровых рыб при различном уровне пищевого насыщения. Им установлено, что при повышении пищевой возбудимости, вызванной голоданием, рыбы питаются при более низкой температуре, а при понижении пищевой возбудимости (при насыщении) — при более высокой.

Убедительные данные о влиянии длительности голодания на активность питания пикши приведены в работе Р. Я. Цееб (1962). Ею экспериментально установлено, что после голодания в течение 1/2 суток пикшей было съедено 3.938 г пищи, после голодания в течение 3—4 суток — 5.169 г, а после голодания в течение 5—6 суток — 9.931 г (во всех случаях корм давался вволю).

Имеются также данные, указывающие, что после голодания усвоение питательных веществ пищи повышается (Карзинкин, 1952).

Установленные нами факты и литературные данные показывают, как меняется пищевое поведение рыб в зависимости от температуры воды, их упитанности, степени голодания, а также от достигнутого насыщения. Они свидетельствуют, что потребность в поглощении пищи возникает в результате раздражения специальных центров головного мозга, регулирующих пищевое поведение рыб, т. е. пищевого центра, и зависит от его функционального состояния.

Мы рассматриваем двигательную пищевую активность рыб как форму проявления нервной деятельности. Эта форма нервной деятельности выражает функциональное проявление тех отделов центральной нервной системы, которые И. П. Павлов объединил под понятием пищевого центра.

Как же регулируется деятельность пищевого центра рыб? С мнением В. А. Пегеля о чувствительности пищевого центра к рефлекторным раздражениям, поступающим от рецепторов

переднего отдела кишечника, мы полностью согласны. Наше исследование и литературные данные по иннервации пищеварительного тракта рыб и некоторые физиологические наблюдения (Тимофеев, 1955б) показывают, что рыбы обладают хорошо развитой рецепцией желудка и переднего отдела кишечника.

Очевидно, со стороны пищеварительного тракта во время его деятельности в высшие отделы центральной нервной системы поступают афферентные импульсы, которые оказывают угнетающее влияние на пищевой центр и существенно изменяют пищевое поведение рыб.

Вместе с тем мы считаем возможным высказать мнение, что пищевой центр рыб чувствителен также и к пищевым (химическим) раздражителям крови. На это указывают следующие наши наблюдения:

1) менее упитанные сеголетки быстрее схватывают корм и более активно питаются, чем упитанные, хотя пищеварительный тракт у тех и у других перед опытом был пустым;

2) менее упитанные и голодные сеголетки питаются при более низкой температуре, чем голодные, но упитанные.

Объяснить установленные факты можно тем, что пищевой центр менее упитанных и голодных сеголетков находится в более возбужденном состоянии под влиянием голодного состава крови, изменений в химизме тела.

О глубоких сдвигах в химизме тела и крови рыб при голодании свидетельствуют данные ряда авторов. Н. С. Строганов (1957) установил, что во время зимнего голодания у осетров, выращиваемых в прудах Московской области, произошли значительные изменения в химизме тела. Например, за время зимовки сеголетки потеряли в среднем 27% общего азота, а трехлетки — более 60%. Во время зимовки произошли глубокие изменения в аминокислотном составе белков мышц туловища и внутренних органов. Трехлетки, голодавшие в течение 3 месяцев в лабораторных условиях, потеряли более 30% общего азота. По данным Кордые, Барно и Брандон [Cordier, Barnoud, Brandon, 1957 (1958)] у морского кота (*Scyllium canicula*) после 15-дневного голодания общее содержание белков в сыворотке крови уменьшилось в среднем на 44%, причем содержание альбуминов уменьшилось на 57.5%, а глобулинов — на 36%. Аналогичные изменения в крови и мышцах карпа во время зимнего голодания установил К. Ф. Сорвачев (1959). Вполне возможно, что «сытость» крови и химизм тела оказывают влияние на центральную нервную систему и в какой-то степени определяют уровень пищевой возбудимости, на фоне которой импульсы из переднего отдела кишечника в разной степени влияют на возбуждение пищевого центра.

Установленные нами факты изменений скорости пищевой реакции при многократной даче корма при разной температуре

можно объяснить следующим образом. При понижении температуры возбудимость нервной системы, в том числе пищевого центра, угнетается, интенсивность обмена снижается. В этих условиях торможение пищевого центра, рефлекторно вызываемое механическим раздражителем (пищей), у упитанных сеголетков наступает уже при незначительном наполнении пищей переднего отдела кишечника. У менее упитанных сеголетков это угнетение пищевого центра выражено слабее. Потребность в питании (чувство голода) сохраняется у них и при низких температурах, и рефлекторное торможение пищевого центра при поступлении пищи в кишечник наступает не так быстро.

При высокой температуре обмен веществ повышается, пищевой центр активизируется и его торможение наступает лишь после значительного наполнения кишечника пищей.

Начиная с акта поисков пищи, ее заглатывания и начальной стадии пищеварения большое значение имеет состояние возбудимости пищевого центра, а последнее в свою очередь определяется, кроме внешних факторов (температуры и др.), исходным состоянием организма к моменту питания (степень упитанности, продолжительность голодания и др.).

Наблюдаемые факты чрезмерной жадности рыб могут быть объяснены не только слабостью тормозного процесса в центральной нервной системе рыб (В. А. Пегель), но и состоянием повышенной возбудимости пищевого центра. Можно думать, что в таких случаях возбудимость пищевого центра определяется не только импульсами, поступающими из желудка, а и «сытостью» крови. Несмотря на поступление пищи в желудок, пищевой центр продолжает оставаться возбужденным, поскольку при медленно идущем пищеварении пища еще не переварилась и питательные вещества не поступили в кровь.

Возбуждение же центральной нервной системы, вызванное «голодной» кровью, настолько сильно, что его не могут заглушить импульсы, поступающие рефлекторно от растянутых стенок желудка, и рыба продолжает питаться.

Влияние пищеварительных изменений крови на возбудимость центральной нервной системы холонокровных животных показано А. Н. Магницким (1927). Им исследовалась рефлекторная возбудимость (скрытый период рефлекса) у лягушек, которым перфузировалась «голодная» и «сытая» кровь собаки. Установлено, что под влиянием «голодной» крови имеет место ослабление тормозного процесса, а под влиянием «сытой» крови — усиление его.

Исходя из данных А. Н. Магницкого, наблюдаемые факты чрезмерной жадности рыб могут быть объяснены не только слабостью тормозного процесса в центральной нервной системе как такового (Пегель, 1950), но и повышенной возбудимостью пищевого центра и функциональным ослаблением тормозного процесса

под влиянием «голодной» крови. Той же повышенной возбудимостью пищевого центра следует объяснить наблюдаемые факты заглатывания детрита рыбами.

В условиях Рыбинского водохранилища отмечается плохая упитанность леща. Объясняется это неудовлетворительным состоянием кормовых ресурсов в водоеме. Рыбинский лещ, особенно в период уменьшения запасов хирономид в водохранилище, усиленно заглатывает детрит. Очевидно, во время недостатка корма и голодания пищевая возбудимость леща очень высока, и он в поисках пищи перестает тщательно выбирать из детрита бентические организмы, а заглатывает его целиком. Подобное заключение находит некоторое подтверждение в биохимических анализах детрита Рыбинского водохранилища, проведенных в нашей лаборатории, а также в исследованиях Сабо (Szabó, 1959) пищевой ценности детрита оз. Балатон. Как показали эти исследования, детрит не может являться пищей ввиду очень незначительного содержания в нем питательных веществ.

Таким образом, состояние организма является фоном, определяющим интенсивность процессов питания и, очевидно, пищеварения.

Изложенное дает нам основание прийти к выводу, что пищевой центр рыбы возбуждается и тормозится рефлекторно и пищевыми (химическими) веществами крови.

## II. ЗНАЧЕНИЕ АКТА ЗАГЛАТЫВАНИЯ КОРМА ДЛЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ

### А. Литературный обзор

Оказывает ли влияние акт заглатывания корма на интенсивность пищеварительных процессов у низших позвоночных животных? Литературные данные определенного ответа на этот вопрос не дают. А. И. Смирнов (1923), изучавший механизм желудочной секреции у лягушек (*R. esculenta*) с хронической фистулой желудка, пришел к заключению, что скрытый период желудочного сокоотделения одинаков как при введении кусочков пробки через рот, так и при вкладывании их непосредственно в желудок через фистулу. В обоих случаях он равен 45—50 мин. Но в опытах А. И. Смирнова имел место методический недостаток, заключающийся в том, что кусочки пробки вводились через рот искусственно, а не самостоятельно проглатывались лягушкой.

Что касается рыб, то у них значение акта заглатывания корма специально, по-видимому, никем не изучалось, так как соответствующих работ обнаружить не удалось. Лишь Г. С. Карзинкин (1932, 1935а) и А. Ф. Карпевич и Е. Н. Бокова (1936,

1937), изучая скорость прохождения пищи у некоторых видов рыб, попутно затронули этот вопрос.

Г. С. Карзинкин установил, что частота захвата пищи (интенсивность питания) безжелудочными рыбами (плотва, сеголетки карпа) влияет на продолжительность прохождения отдельных порций корма. При малом количестве корма средняя продолжительность прохождения его через пищеварительный тракт равнялась 30 час., а при обильном — только 10 час., причем первые порции корма проходят через кишечник быстрее последних. По мнению Г. С. Карзинкина, последующее принятие отдельных порций пищи усиливает перистальтику, под влиянием чего первые порции проходят через кишечник быстрее последующих. Полученные Карзинкиным данные свидетельствуют о связи моторики пищеварительного тракта с актом захвата и заглатывания пищи.

Высказывается мнение, что у желудочных рыб моторика желудка изменяется в зависимости от частоты его наполнения пищей (Jančaičik, 1956). В то же время А. Ф. Карпевич и Е. Н. Бокова при естественном и искусственном кормлении подопытных рыб (треска, бычок) разницы в скорости переваривания корма не обнаружили.

## Б. Собственные наблюдения

При изучении интенсивности переваривания различного мяса в желудке карликовых сомов мы применяли искусственное кормление. В тех случаях, когда подопытным рыбам искусственно вводился через фистульную трубку корм (мясо рыб или других животных) и к тому же они самостоятельно питались трубочником, введенный через фистульную трубку корм переваривался интенсивнее и сокоотделение было обильнее. Создавалось впечатление, что при этом имел значение акт заглатывания корма.

Представляло интерес проверить эти наблюдения экспериментально.

Мы провели серию опытов с карпами, чтобы сравнить скорость продвижения пищевой массы по пищеварительному тракту при естественном и искусственном кормлении. В этих опытах навеска корма (рапсовый жмых, смоченный водой) съедалась самостоятельно или вводилась в пищевод искусственно при помощи стеклянной трубки. Навеска корма во всех опытах равнялась 1 г. Карпов весом 250—300 г до опыта несколько дней не кормили. При самостоятельном питании во всех случаях корм съедался довольно быстро. Опыты велись при температуре воды 14—16°. После кормления или введения корма искусственно через установленное время (2, 4, 6—8, 10—12, 16—18, 22—24, 26—28 час.) карпов забивали, пищеварительный тракт извлекали и в нем

определяли местонахождение пищевой массы. При определении местонахождения пищевой массы кишечник расправляли на миллиметровой бумаге, измеряли длину, устанавливали границы отделов и в них измеряли участки, заполненные пищевой массой. Сделано более 70 вскрытий. Результаты определений, полученные на основании произведенных измерений, приведены в табл. 29. Они показывают, в каком из отделов пищеварительного тракта находится основная масса пищи через различные промежутки времени после кормления.

Т а б л и ц а 29

Местонахождение пищевой массы в пищеварительном тракте карпов

Время, прошедшее после кормления, в час.	Местонахождение пищевой массы	
	при естественном питании	при искусственном питании
2	В переднем отделе.	В пищеводе и частично в переднем отделе.
4	В переднем и частично в среднем отделах.	Частично в пищеводе и в переднем отделе.
6—8	В среднем отделе.	В основном в переднем и частично в среднем отделах.
10—12	В среднем отделе.	Частично в переднем и в основном в среднем отделах.
16—18	В среднем и частично в заднем отделах.	Иногда частично в переднем и в основном в среднем, иногда (очень немного) в заднем отделах.
22—24	Частично в среднем и в основном в заднем отделах.	В основном в среднем, частично в заднем отделах.
26—28	В заднем отделе.	В среднем и заднем отделах.

Как видно из табл. 29, при искусственном введении корма пищевая масса продвигалась по пищеварительному тракту медленнее, чем при естественном питании.

Задержка жмыха при искусственном кормлении имела место главным образом в переднем отделе и в первой половине среднего отдела кишечника.

Опыты с карликовыми сомиками дали следующие результаты.

Для опытов использовались сомики с хроническими фистулами желудка. В первой серии опытов рыб искусственно кормили сырым мясом карпа или целыми гуппиями. Кусочки мяса или гуппии определенного веса прошивали шелковой ниткой и вводили в желудок через фистульную трубку (нитка укреплялась пробкой в фистульной трубке). После этого в аквариум, в котором находился подопытный карликовый сомик, вносили трубочника

и устанавливали факт его поедания. Через определенный промежуток времени введенный искусственно корм извлекался за нитку из желудка и по уменьшению веса определялась степень его переваривания.

Полученные данные сравнивали с данными по интенсивности переваривания того же корма без дополнительного кормления трубочником естественным путем. Опыты проводились в сентябре—октябре при температуре воды 16—18°.

Опыты с введением в желудок сомоиков сырого мяса карпа показали, что при одновременном самостоятельном питании трубочником оно переварилось за 24 часа (в среднем по восьми определениям) на 54.2% (колебания от 48.0 до 57.4%). Мясо карпа без одновременного самостоятельного питания трубочником переварилось за это же время (в среднем по восьми определениям) на 40.3% (колебания от 35.0 до 49.6%), т. е. на 13.9% меньше, чем в первом случае.

Целые гуппии, введенные в желудок сомика, переварились за 48 час. (в среднем по восьми определениям) на 69.2% (колебания от 61.1 до 74.5%). Гуппии без одновременного самостоятельного питания трубочником переварились на 56.9% (колебания от 46.5 до 68.8%), т. е. на 12.3% меньше, чем в первом случае.

Опыты показали, что искусственно введенный корм при одновременном самостоятельном поедании трубочника переваривался в среднем на 12.0—14.0% интенсивнее, а в отдельных случаях и больше.

Во второй серии опытов сомикам с хроническими фистулами желудка навески корма (волово́е мясо и целые гуппии) в одном случае давались в аквариум, где съедались самостоятельно, а во втором случае вводились непосредственно в желудок через фистульную трубку. Эти опыты дали следующие результаты.

Волово́е мясо переварилось за 12 час. при введении его через фистульную трубку в среднем на 20.7% (колебания от 18.6 до 23.7%), а при самостоятельном питании на 28.9% (колебания от 25.3 до 32.5%), т. е. на 8.2% больше. То же мясо за 24 часа переварилось в первом случае в среднем на 36.9% (колебания от 34.6 до 40.5%), а во втором случае на 46.0% (колебания от 42.8 до 49.2%), т. е. на 9.1% больше.

Гуппии переварились за 24 часа при введении их через фистульную трубку в среднем на 29.8% (колебания от 27.2 до 32.2%), а при самостоятельном питании на 37.6% (колебания от 36.4 до 38.6%), т. е. на 7.8% больше. Те же гуппии за 48 час. переварились в первом случае на 56.9% (колебания от 54.5 до 60.8%), а во втором случае на 66.8% (колебания от 64.8 до 69.0%), т. е. на 9.9% больше.



Таким образом, акт заглатывания корма оказывает положительное влияние на ход пищеварительного процесса у рыб. Это влияние в наших опытах сказывалось в несколько более интенсивном переваривании пищи в желудке карликовых сомов и в ускорении продвижения пищи по пищеварительному тракту карпов.

Полученные факты дают основание присоединиться к мнению Г. С. Карзинкина о том, что акт заглатывания корма у рыб не является только механическим этапом в пищеварении. Очевидно, при самостоятельном схватывании и заглатывании корма возбуждаются нервные механизмы, активирующие моторную и, возможно, секреторную деятельность пищеварительного аппарата. При захвате и заглатывании корма, очевидно, возбуждаются рецепторы ротовой полости и глотки. Гистологические исследования, проведенные в нашей лаборатории (Бодрова, 1960), установили, что в слизистой ротовой полости и глотки они имеются в большом количестве.

### III. ОБ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ФАЗЕ ОТДЕЛЕНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ СОКОВ

#### А. Литературный обзор

Вопрос об условнорефлекторной секреции пищеварительных соков у рыб остается до сих пор открытым. Как мы отмечали ранее, некоторые исследователи отрицают участие нервной системы рыб в регуляции желудочной секреции (Dobreff, 1927; Babkin a. Friedmann, 1934; Babkin, Chaisson a. Friedmann, 1935).

Добрев при изучении влияния нервной системы на секрецию желудочного сока у акул не обнаружил выделения «аппетитного сока». В его опытах у акул, содержащихся в аквариуме и пытавшихся в течение 20 мин. ловить рыбу, извлекалось желудочного сока (сок извлекался зондом) не больше, чем у спокойных, голодающих рыб.

Из работ А. Ф. Карпевич и Е. Н. Боковой (1936, 1937) следует, что отделение желудочного сока у некоторых видов морских рыб начинается только после значительного наполнения желудка пищей (когда он туго набит пищей), причем количество отделяемого сока имеет свой максимум, независимо от количества и качества принятой пищи.

Что же касается «голодных» пищеварительных соков, секреция которых установлена рядом авторов (Herwerden, 1908; Vonk, 1927; Mackay, 1929; Babkin a. Friedmann, 1934; Babkin, Chaisson a. Friedmann, 1935; Петель, 1958, и др.), то их роль и механизм отделения вне пищеварения пока еще не выяснены.



При рассмотрении вопроса о реакции (рН) содержимого пищеварительного тракта рыб мы указывали, что нами был установлен факт наличия «голодного» сока в желудке обыкновенного сома и карликового сомика. Наблюдения показали, что голодный сок выделяется не всегда, а, как правило, в тех случаях, когда имелись какие-либо пищевые раздражители и, в частности, когда рыба пытается схватить пищу. Обнаружилось также, что сок чаще и обильнее выделялся у голодных сомов при групповом их содержании и очень редко и в меньшем количестве у сомов, содержащихся изолированно (в аквариумах с закрытыми стенками).

### Б. Собственные наблюдения

Получив возможность доступа в желудок рыб через хроническую фистулу, мы смогли вести наблюдения за желудочным сокоотделением. Мы установили, что в желудках обыкновенных сомов и карликовых сомиков довольно часто происходит весьма обильное отделение желудочного сока на незначительное количество только что самостоятельно съеденной пищи (живой трубочник).

Отделение желудочного сока, как установили специальные опыты, имело место у сомов с хроническими фистулами желудка (длительное время живших в лаборатории) уже тогда, когда трубочник еще не начинал перевариваться. В то же время и механическое раздражение слизистой желудка ввиду незначительного количества съеденной пищи, очевидно, также не могло оказать существенного влияния на сокоотделение.

Каков же в таком случае механизм секреции желудочного сока?

Рассматривая вопрос о значении акта заглатывания корма, мы высказали предположение, что повышение интенсивности пищеварительных процессов при этом может быть объяснено возбуждением нервных механизмов, активизирующих моторную и, возможно, секреторную деятельность пищеварительного аппарата. В таком случае отделение желудочного сока в результате раздражения рецепторов полости рта является безусловным рефлексом, однако не исключено, что при этом проявляются и условные рефлексy, связанные с влиянием пищи на тактильные, зрительные, обонятельные и вкусовые рецепторы, хорошо развитые у рыб.

Учитывая изложенные выше наблюдения и установленные факты голодной секреции желудочного сока, мы провели специальные опыты по выяснению наличия у карликовых сомиков условнорефлекторной фазы отделения желудочного сока. В опытах было использовано 4 карликовых сомика с хроническими фистулами в кардиальной части желудка, живших в лаборатории

длительное время. Опыты заключались в следующем. В одну из половин аквариума со стеклянной перегородкой посредине помещался подопытный сомик и длительно приучался схватывать бросаемый ему около перегородки корм (небольшие навески трубочника). Затем сомика несколько дней не кормили, и с ним производили опыт. На открытую фистульную трубку одевали резиновый сокоприемник для сбора желудочного сока, после чего в течение 30—50 мин. с интервалами в 4—5 мин. в другую половину аквариума (тут же за стеклянной перегородкой) бросали небольшие порции трубочника. Сомик приходил в состояние сильного возбуждения и в течение опыта несколько раз пытался схватить корм и патыкался при этом на стеклянную перегородку. По окончании опыта в сокоприемнике обнаруживалось в среднем 0.2—0.3 см<sup>3</sup> (26 определений) чистого желудочного сока. Иногда количество сока доходило до 0.5 см<sup>3</sup> и даже больше, причем он вытекал через фистульную трубку после снятия сокоприемника. Определения реакции (pH) сока показали, что она кислая или сильнокислая, но никогда она не была нейтральной.

У контрольных сомиков, находящихся в таких же условиях, но не кормившихся, сокоприемники были пустыми.

Таким образом, наши предварительные наблюдения, указывавшие на вероятность наличия у наших подопытных сомиков условнорефлекторной фазы желудочного сокоотделения, были подтверждены экспериментально. Условный рефлекс на дачу корма мог вполне выработаться у этих рыб, так как они длительное время кормились экспериментатором. Как правило, при появлении экспериментатора в белом халате, подопытные сомики немедленно подплывали к опущенному в воду пинцету с трубочником и хватали последний. Эти рыбы брали корм из рук.

Способность рыб образовывать условные рефлексy на световые раздражители доказана давно (Фролов, 1926). В настоящее время убедительно доказано, что, несмотря на отсутствие коры головного мозга, у рыб возможна сложная условнорефлекторная деятельность. Накоплен большой фактический материал, свидетельствующий, что условная, приобретенная в индивидуальной жизни деятельность играет большую роль в общем поведении рыб.

Теперь уже признано, что у рыб условные рефлексy образуются значительно быстрее и являются сравнительно более стойкими, чем у амфибий. Высказано мнение, что условные рефлексy у рыб с высокой моторной активностью замыкаются в мозжечке, который регулирует функциональное соотношение других отделов центральной нервной системы (Карамян, 1956).

Способность к образованию временных связей, их характер и интенсивность обуславливаются уровнем филогенетического развития рыб, экологическими особенностями и уровнем возбудимости центральной нервной системы (Ведяев и Фанарджян, 1958).

Удалось образовать интероцептивные условные рефлексy у рыб на раздражение плавательного пузыря (Соколов, 1953) и на механическое раздражение (при помощи резинового баллончика) переднего отдела кишечника (Тимофеев, 1955а, 1955б). Имеются наблюдения, свидетельствующие об участии центральной нервной системы рыб в регуляции интенсивности газообмена (Shlaifer, 1939; Штефан, 1957), при этом не отрицается в принципе возможность участия временных связей в механизме регуляции газообмена.

В. А. Пегель (1950) в результате изучения физиологии пищеварения сибирского ельца пришел к выводу, что основой механизма реакции рыб на пищу является условнорефлекторная деятельность. Он исходит при этом из наличия у рыб хорошо развитых органов чувств и способности их нервной системы образовывать временные связи.

Установленные нами факты условнорефлекторной секреции желудочного сока противоречат наблюдению Добрева (Dobreff, 1927), не обнаружившего выделения «аппетитного» сока у акул. Трудно без знания деталей постановки опыта сказать, почему Добревым получен такой результат. Возможно, это объясняется физиологическим состоянием рыб во время опыта и в первую очередь степенью сытости или голодания или коротким латентным периодом. Но очень может быть, что такой результат объясняется неточным учетом количества выделившегося сока (сок извлекался из желудка при помощи стеклянного зонда).

Мы уже отмечали выше, что пищевая активность рыб зависит от степени сытости или голодания. Для проявления условнорефлекторной секреции желудочного сока, очевидно, также имеет большое значение степень возбудимости пищевого центра, обусловленная длительностью голодания. На это неоднократно обращал внимание И. П. Павлов.

#### **IV. РОЛЬ БЛУЖДАЮЩЕГО НЕРВА В РЕГУЛЯЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У РЫБ**

##### **А. Литературный обзор**

Участие блуждающего нерва в регуляции желудочного сокоотделения установлено не только у теплокровных (Павлов и Шумова-Симановская, 1889), но и у некоторых холоднокровных животных — черепах, лягушек (Тимофеев, 1936; Ковырев, 1938). Что же касается роли нервной системы, в том числе вагуса, в механизме возбуждения пищеварительных желез у рыб, то по этому вопросу определенной точки зрения нет. Большинство исследователей придерживается мнения, что у рыб нервная система регулирует только моторику пищеварительного тракта (Dobreff,

1927; Babkin a. Friedmann, 1934; Babkin, Chaisson a. Friedmann, 1935; Пегель и Шубин, 1955; Barrington, 1957, и др.).

До последнего времени лишь в одном исследовании (Ungar, 1935) было показано, что нервная система участвует в регуляции секреции желудочного сока у хрящевых рыб. И только недавно В. А. Пегель с сотрудниками (Пегель, Реморов, Ерошенко, 1961) установил, что при односторонней перерезке блуждающего нерва у сибирского ельца наблюдается задержка в кишечнике меттовской палочки в течение 2—3 дней, после чего функция пищеварительного тракта возвращается к исходному состоянию. При двухсторонней перерезке вагуса не только ухудшается перистальтика кишечника (время пребывания меттовской палочки увеличилось более чем вдвое), но и понижается секреция пищеварительных соков.

### Б. Собственные наблюдения

Нами совместно с О. А. Гомазковым проведено изучение роли блуждающего нерва в регуляции пищеварения у налима в условиях хронических опытов.

Опыты проводились на налимах (*Lota lota* L.) весом 400—600 г, которые находились в больших аквариумах с проточной водой при температуре 6.5—7° и содержании кислорода 6.0—6.6 мг/л. Налимы выдерживались голодными 7 суток, после чего делились на контрольную и опытную группы. В опытной группе было 30 налимов, в контрольной — 12.

У налимов опытной группы производилась перерезка самой крупной ветви, идущей к желудку от г. *intestinalis n. vagi sinistri*, при этом в нижней части пищевода вырезался участок нерва длиной около 0.5 см.

Через 6 суток после операции всем налимам обеих групп искусственно вводили в желудок одинаковые порции корма — куски рыбы, сырой вес которых равнялся 25 г, а сухой — 6.65 г. Через установленные промежутки времени налимов забивали и содержимое желудка и кишечника извлекали отдельно. В обеих порциях определяли сырой и абсолютно сухой вес (последнее только в содержимом желудка), рН, суммарную активность протеаз желудка — по Ансону (в миллиэквивалентах тирозина) и кишечника — по Вилльштеттеру (в миллилитрах израсходованной на титрование щелочи) (Самнер и Сомерс, 1948). Производилось по 3—4 определения, и выводилась средняя величина. Некоторые определения в контроле сделаны через 3, 9 и 21 час. после кормления. Правильность перерезки блуждающего нерва проверялась. Проведен также гистологический контроль за состоянием дегенерации нервных элементов в желудке и кишечнике (см. рис. 22, 23). Получены следующие результаты.

В норме переваривание пищи в желудке налимов длится 5—6 суток (табл. 30). Первые следы переваривания корма наблюдаются в желудке через 9 час., и уже через сутки сырой вес принятого корма уменьшается на 7%, а сухой вес — на 7.2%. На 5-е сутки корм переваривается почти полностью и сока в желудке оказывается очень мало. Максимум сока выделяется в 1-е сутки (водный коэффициент — количество жидкой фракции на единицу сухого веса химуса — равен 3.9), а затем его количество уменьшается.

Таблица 30

Переваривание корма контрольными налимами  
(средние данные из всех определений)

Время перевари- вания, в сутках	Содержимое желудка				Содержимое кишеч- ника		Сырой вес хими- са всего пищевари- тельного тракта, в г
	вес химуса, в г		водный коэффи- циент	протеоли- тическая актив- ность, в γ тиро- зина	сырой вес хими- са, в г	протеоли- тическая актив- ность, в мл 0.1 н. КОН	
	сырой	абсолют- но сухой					
1	23.48	4.81	3.9	270	4.88	16.25	28.36
2	16.75	3.72	3.5	300	2.83	8.75	19.58
3	7.13	1.75	3.1	350	9.14	12.60	16.27
4	6.45	2.66	1.4	230	6.17	8.75	12.62
5	4.24	0.99	2.1	100	3.99	11.00	8.23

Реакция (pH) желудочного содержимого через 3 часа после кормления начинает сдвигаться в кислую сторону, достигая наименьшего значения (pH 3.5) через сутки. Затем реакция постепенно сдвигается в щелочную сторону, достигая исходной величины на 5—6-е сутки.

Протеолитическая активность содержимого желудка в течение первых 3 суток возрастает, после чего значительно снижается и на 5-е сутки доходит до нормы.

В кишечнике первые порции жидкого химуса обнаруживаются уже через 9 час. после кормления, Химус кишечника приобретает густую консистенцию через 2 суток. Протеолитическая активность содержимого кишечника значительно ниже, чем желудка, она колеблется в процессе пищеварения от 16 до 9, имея максимум через сутки после начала пищеварения.

Пищеварение у оперированных налимов (табл. 31) носит иной характер. Переваривание корма в желудке длится более 11 суток. Первые следы гидролиза пищи наблюдаются через 31 час., к этому же времени в кишечнике появляются первые

порции химуса. В течение всего срока пищеварения желудок содержит значительное количество сока, причем количество его в процессе пищеварения даже повышается. Если через сутки после кормления водный коэффициент был равен 3.4 (при этом сырой вес желудочного содержимого увеличился на 17%), то через 11 суток он достиг 5.7.

Т а б л и ц а 31

Переваривание корма оперированными налимами  
(средние данные из всех определений)

Время перевари- вания, в сутках	Содержимое желудка				Содержимое кишеч- ника		Сырой вес химуса всего пи- щевари- тельного тракта, в г
	вес химуса, в г		водный коэффи- циент	протеоли- тическая актив- ность, в γ тирозина	сырой вес хими- са, в г	протеоли- тическая актив- ность, в мл 0.1 н. КОН	
	сырой	абсолют- но сухой					
1	29.42	6.70	3.4	75	0.85	3.5	30.27
2	27.64	5.91	3.7	400	4.52	—	32.16
4	28.81	5.45	4.3	550	2.89	3.5	31.70
5	30.36	5.78	4.3	400	0.88	2.0	31.24
6	22.24	5.48	3.1	250	1.60	8.0	23.84
8	22.17	4.34	4.2	300	2.71	4.5	24.88
11	10.50	1.58	5.7	390	2.21	—	12.71

Таким образом, перерезка желудочной ветви левого блуждающего нерва привела к следующим изменениям пищеварительных процессов у налима. Первые следы переваренного корма в желудке наблюдаются через 31 час (при 9 час. в контроле). Время переваривания всей порции корма увеличивается примерно вдвое. В течение всего периода пищеварения отмечается более высокий водный коэффициент. У оперированных налимов он колеблется в пределах 3.1—7.3 (при 1.4—3.8 у контрольных).

Вес химуса всего пищеварительного тракта у контрольных налимов повышался только в течение 1-х суток (на 11% к весу корма), а затем постепенно уменьшался, что свидетельствует о переваривании пищи и всасывании питательных веществ. Вес пищи уменьшался через 2 суток на 22, через 3 — на 35, через 4 — на 50 и через 5 суток — на 68%.

В то же время у оперированных налимов вес химуса в течение первых 5 суток намного превышал вес принятой пищи (на 21—28% к весу корма) и начал несколько уменьшаться только на 6-е сутки. Наиболее значительное уменьшение веса химуса наблюдалось лишь на 11-е сутки (на 50%).

На рис. 27 показано изменение общего веса химуса в процессе пищеварения у контрольных и опытных налимов. Подобное изменение веса химуса в процессе пищеварения можно объяснить менее интенсивным перевариванием корма и всасыванием продуктов его расщепления, а также более интенсивной секрецией пищеварительных соков

Суммарная активность протеаз содержимого желудка в течение всего периода пищеварения в 1.5—2 раза выше, чем в кон-

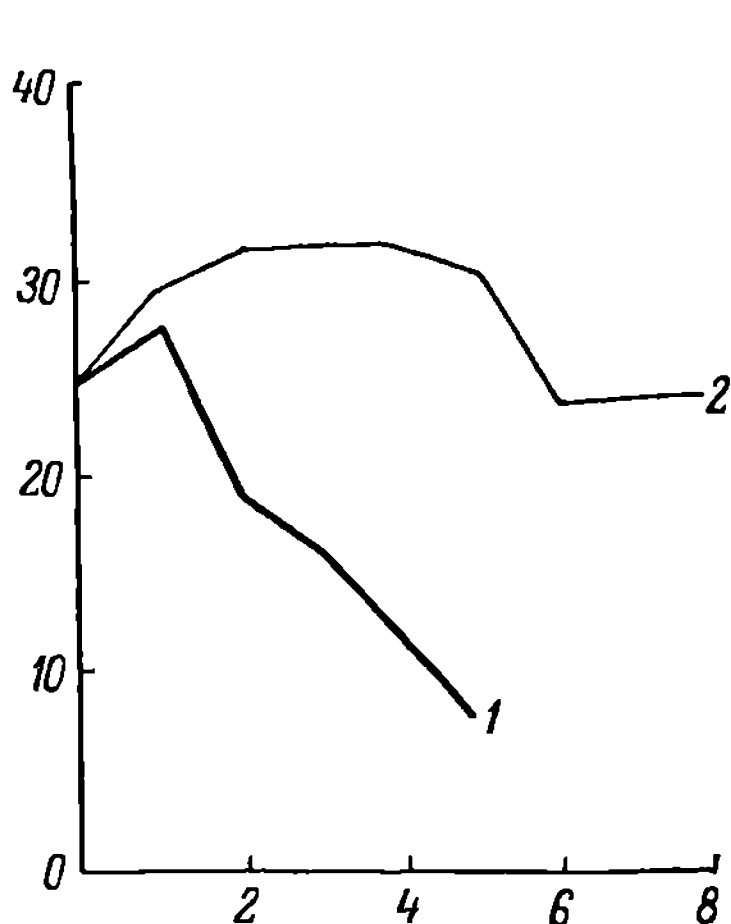


Рис. 27. Изменение общего веса химуса в процессе пищеварения налимов.

1 — у контрольных; 2 — у опытных. По оси абсцисс — сутки после кормления; по оси ординат — вес химуса, в г.

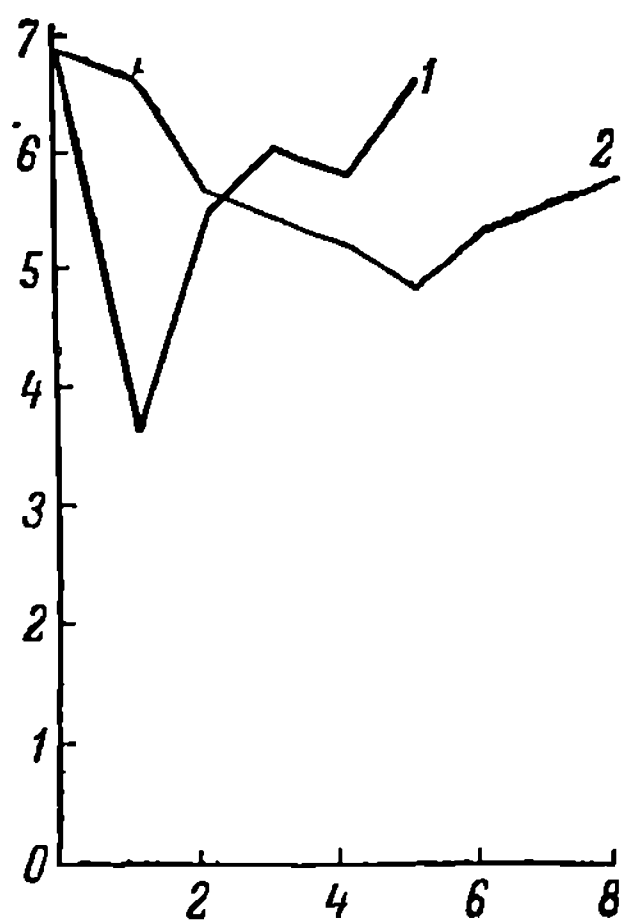


Рис. 28. Изменение реакции (pH) содержимого желудка налима в процессе пищеварения.

1 — у контрольных; 2 — у опытных. По оси абсцисс — сутки после кормления; по оси ординат — pH.

троле. Реакция (pH) содержимого желудка у оперированных налимов в процессе пищеварения очень медленно сдвигается в кислую сторону (через 5 суток pH 4.8), после чего опять медленно сдвигается в щелочную сторону, не достигая исходной величины даже через 11 суток. В то же время в контроле уже через 3 часа после кормления реакция содержимого желудка начинает сдвигаться в кислую сторону (через сутки pH 3.5).

На рис. 28 показано изменение реакции (pH) желудочного содержимого в процессе пищеварения у контрольных и опытных налимов. Через 8 суток после кормления оперированные рыбы выделяют жидкие экскременты, в то время как у контрольных налимов уже через 2 суток содержимое нижнего отдела кишечника приобретает густую консистенцию. У оперированных голодных налимов наблюдается спонтанное желудочное сокоотделение.



Спонтанное отделение желудочного сока у оперированных голодных налимов, а также более высокое значение водного коэффициента и общий вес химуса, намного превышающий вес корма, дают основание считать, что блуждающий нерв у рыб, так же как и у теплокровных животных, принимает участие в регуляции деятельности желудочных желез.

Самопроизвольное отделение желудочного сока, установленное нами у голодных оперированных налимов, напоминает «паралитическую» секрецию, описанную Бабкиным с сотрудниками (Babkin a. Friedmann, 1934; Babkin, Chaisson a. Friedmann, 1935) у скатов после разрушения спинного мозга. Следует отметить, что самопроизвольное отделение желудочного сока после выключения блуждающих нервов характерно также для высших животных (Быков, 1959).

Механизм регуляции сокоотделения блуждающим нервом у рыб остается пока еще неясным. Поскольку, как это общепризнано, блуждающий нерв является смешанным нервом, вполне возможно предположить, что в него входят волокна двух родов — возбуждающие и задерживающие. Их влияние в таком случае осуществляется таким же путем, как указывал И. П. Павлов (1949) в отношении секреторных нервов пищеварительного тракта собаки.

Существенные изменения функции кишечника, а также наличие в нем дегенерирующих нервных волокон после перерезки желудочной ветви блуждающего нерва показывают, что последний принимает участие в регуляции деятельности кишечника.

Известным советским гистологом Б. И. Лаврентьевым (1946) было высказано мнение, что распределение парасимпатических волокон по пищеварительной трубке менялось в филогенезе и блуждающий нерв в процессе эволюции распространялся в каудальном направлении, захватывая все новые области. В пользу этого говорят сравнительно-физиологические и сравнительно-гистологические данные. У лягушки, например, распространение волокон блуждающего нерва заканчивается, по-видимому, в желудке.

Однако вопрос об участии блуждающих нервов в иннервации кишечника даже теплокровных животных до последнего времени не имел морфологических доказательств, хотя многочисленные физиологические данные указывали на это. И только сравнительно недавно были получены морфологические доказательства участия блуждающих нервов в иннервации кишечника кролика (Коротков, 1949). Было установлено, что после перерезки блуждающего нерва в стенке кишечника наблюдаются дегенерирующие нервные волокна.

Интересной особенностью является выделение оперированными налимами жидких экскрементов. Этот факт указывает, с одной



стороны, на возможное обильное сокоотделение, а с другой — на возможное ухудшение всасывающей способности кишечника. Установленные нами изменения активности протеаз содержимого пищеварительного тракта скорее всего связаны с нарушениями секреторного процесса и изменением реакции среды.

Между двигательной деятельностью желудка и секрецией желудочного сока у теплокровных животных в нормальных условиях имеется тесная связь — в периоды наибольшей секреторной деятельности увеличивается моторная активность. «В основе этой взаимосвязи у теплокровных лежит общность механизмов, регулирующих секрецию и моторику желудка» (Быков, 1959, стр. 637). Роль блуждающего нерва в регуляции моторики пищеварительного тракта как хрящевых, так и костистых рыб является общепризнанной (Babkin a. Friedmann, 1934; Maltzan, 1935; Young, 1936; Пучков, 1954; Пегель и Шубин 1955, и др.).

Наши данные показывают, что у рыб после перерезки блуждающего нерва между моторной и секреторной активностью желудка взаимосвязи нет. Несмотря на наблюдаемое обильное сокоотделение и несколько более высокую активность протеаз, процесс переваривания в желудке протекает менее интенсивно. Последнее можно объяснить только замедлением моторной деятельности желудка, а также менее благоприятной реакцией (рН) среды для деятельности пищеварительных ферментов (реакция содержимого желудка в течение первых 2 суток значительно менее кислая, чем в контроле).

## **V. О МЕХАНИЗМЕ РЕГУЛЯЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У РЫБ**

### **A. Литературный обзор**

Механизм регуляции интенсивности пищеварительных процессов у рыб изучен совершенно недостаточно. Анализируя литературные данные, нельзя не отметить, что подобные исследования носили разрозненный характер и только частично объясняли этот механизм.

К числу работ, в той или иной степени затрагивающих вопросы регуляции пищеварительных процессов, относятся исследования Рише (Richet, 1878a, 1878b, 1882), Вейнлянда (Weinland, 1900, 1901), Хервердена (Herwerden, 1908), Бидермана (Biedermann, 1911), А. Ф. Сулимы (1919), Добрева (Dobreff, 1927), Макзй (Maskay, 1929), Бабкина с сотрудниками (Babkin a. Bowie 1928; Babkin, Chaisson a. Friedmann, 1935), Г. С. Карзинкина (1932, 1935a, 1935b), Юнгара (Ungar, 1935), А. Ф. Карпевич (1936), А. Ф. Карпевич и Е. Н. Боковой (1936, 1937), В. А. Пегеля с сотрудниками (Пегель и Попов, 1937; Пегель, 1939, 1940, 1946,

19476, 1950; Пегель и Шубин, 1955; Пегель, Гутникова, 1956; Пегель, Реморов, Ерошенко, 1961) и некоторых других авторов.

По вопросу о нервной регуляции двигательной активности пищеварительного тракта высказывается почти единодушное мнение, что она осуществляется в основном, так же как у теплокровных животных, т. е. регулируется нервной системой, в том числе вагусом (Müller a. Liljestrand, 1918; Lutz, 1930; Babkin a. Friedmann, 1934; Nicholls, 1934; Maltzan, 1935; Ungar, 1935; Young, 1936; Пучков, 1954 и др.).

Анализируя литературные данные, Н. В. Пучков (1954) указывает следующее: «Основные элементы двигательной деятельности кишечника рыб сходны с теми, которые имеются у высших позвоночных. . . Движения желудочно-кишечного тракта рыб управляются нервами вегетативной системы. Исследования о влиянии вегетативных нервов на движение кишечника у рыб показали, что оно отлично от того, что известно по поводу нервной регуляции у теплокровных. Было отмечено, что как у хрящевых, так и у костистых рыб раздражение блуждающего и симпатического нервов вызывает появление или усиление движений желудочно-кишечного тракта и не дает тормозного эффекта. По отношению же к влиянию симпатикотропных и парасимпатикотропных ядов были получены противоречивые данные: некоторые авторы и от тех, и от других получали лишь стимулирующее действие на двигательную деятельность кишечника рыб, другие иногда наблюдали тормозящий эффект от адреналина» (стр. 138).

Пора и Рошка (Pora și Roșca, 1954) при исследовании моторики желудочно-кишечного тракта ставриды и других черноморских рыб установили, что ацетилхолин и пилокарпин повышают тонус желудочно-кишечного тракта у всех исследованных видов рыб. Чувствительность к ацетилхолину повышается в следующем порядке: пищевод, желудок, передняя кишка, средняя кишка (наиболее чувствительная) — и сильно понижается в задней кишке. Чувствительность к ацетилхолину исследованных видов рыб снижается в следующем порядке: *Trachurus*, *Crenilabrus*, *Gobius*, *Scomber*, *Belone*, *Acanthias*, *Acipenser*. Адреналин расслабляет желудочно-кишечные сегменты у *Trachurus*, *Scomber*, *Crenilabrus* и *Gobius*, а у *Belone* и *Acanthias* вызывает повышение мышечного тонуса, так же как и ацетилхолин и пилокарпин. Авторы пришли к заключению, что, судя по чувствительности к ацетилхолину и адреналину, у *Trachurus* и других исследованных *Teleostei* желудочно-кишечный тракт имеет ацетилхолиновое и парасимпатикотропное преобладание, а у *Acanthias vulgaris* — адреналиновое симпатикотропное преобладание.

Иначе обстоит дело с изучением механизма регуляции сокоотделения. Даже по вопросу о регуляции желудочного сокоот-

деления, исследованию которого посвящено большинство немногочисленных работ, рассматривающих в том или ином аспекте вопросы регуляции желудочного пищеварения у рыб, высказываются противоречивые мнения. Особенно слабо изучена роль нервной системы, в том числе центральной нервной системы, в этом механизме и особенно в регуляции сокоотделения у пресноводных костистых рыб.

Ознакомление с работами, посвященными изучению регуляции сокоотделения, показывает, что подавляющее большинство исследователей отрицает роль нервной системы, в том числе вагуса, в регуляции сокоотделения и высказывает об этом механизме различные точки зрения. Так, например, высказывается мнение, что регуляция желудочного сокоотделения осуществляется гуморальным путем или изменением циркуляции крови в сосудах брюшной полости (Weinland, 1901; Dobreff, 1927; Babkin a. Friedmann, 1934; Babkin, Chaisson a. Friedmann, 1935).

Вейнлянд (Weinland, 1901) вспыскивая спорыню, вызывающую сокращение сфинктеров вен подслизистой желудка ската, экспериментально изменял кислую реакцию желудочного сока на щелочную (сокращение сфинктеров приводит к застою крови в сосудах и выделению желудочного секрета). Расслабление сфинктеров, улучшающее кровообращение, способствовало выделению кислого сока. Бабкин с сотрудниками установили, что у скатов (*Raja*) сокоотделение происходит и при отсутствии пищи в желудке. При голодании происходит непрерывная, но очень незначительная секреция поджелудочного сока и желчи. Введение соляной кислоты повышает секрецию. На голодную секрецию не оказывают влияния перерезка блуждающего и симпатического нервов и инъекция атропина и гистамина. В то же время у фундулюса (*Fundulus heteroclitus*) введение соляной кислоты и механическое раздражение кишечника (питание пробкой) на секрецию желчи влияния не оказывают.

Введение пилокарпина вызывает выделение желчи и щелочной слизи. Секреция голодных пищеварительных соков установлена также другими авторами и на других видах рыб (Herwerden, 1908; Vonk, 1927; Маскау, 1929; Пегель и Гутникова 1956, и др.). Как Вейнлянд, так и Бабкин пришли к выводу, что желудочная секреция у скатов не находится под влиянием нервных и гуморальных факторов.

И только один автор пришел к выводу что регуляция сокоотделения в желудке селяхий осуществляется при участии нервной системы, сходно с регуляцией у млекопитающих (Ungar, 1935).

По вопросу о роли центральной нервной системы в регуляции пищеварительных процессов, в том числе сокоотделения, у рыб известно также очень мало.

Выяснению роли центральной нервной системы для пищеварительной функции безжелудочной рыбы — ельца — посвящены исследования В. А. Пегеля с сотрудниками (Пегель, Реморов, Ерошенко, 1961). После удаления переднего мозга он пропускал метловские палочки через пищеварительный тракт и получал не очень четкие результаты. Им отмечается лишь небольшое торможение перистальтики (в начале опыта) и активности ферментов.

При исследовании влияния условных раздражителей на моторную и ферментативную функции кишечника установлено, что процессы возбуждения в центральной нервной системе, вызванные положительным условным рефлексом, увеличивают время пребывания содержимого в кишечнике и тем самым способствуют перевариванию пищи. Столкновение процессов возбуждения и торможения вызывало невротическое состояние: у рыб исчезали выработанные условные рефлексы и даже прекращалась реакция на пищу.

Некоторые исследователи отмечают, что у рыб отсутствует выделение «аппетитного» сока (Dobreff, 1927) и нет разницы в интенсивности переваривания корма при искусственном кормлении и при естественном питании (Карпевич и Бокова, 1936, 1937).

На основании анализа литературных данных по физиологии питания и пищеварения складывается следующее представление о механизме регуляции пищеварительных процессов, в том числе сокоотделения, у рыб.

При пустом пищеварительном тракте, когда возбудимость пищевого центра у рыб повышена, наблюдается только положительная двигательная пищевая реакция (Пегель, 1950). Чувство голода и акт еды, являющиеся первыми и могущими возбудителями секреторных нервов у высших позвоночных животных, у рыб не играют никакой роли в подготовке пищеварительного аппарата к приему пищи и в секреции пищеварительных соков (Dobreff, 1927; Карпевич и Бокова, 1936, 1937; Пегель, 1950, и др.).

При наполнении желудка пищей у рыб будто бы затухает только положительная двигательная пищевая реакция, а отделение пищеварительных соков только начинается (Карпевич и Бокова, 1936, 1937; Пегель, 1950). В частности, у желудочных рыб поступление пищи в желудок определяет начало отделения желудочного сока, причем пища является либо механическим, либо химическим раздражителем.

Однако при этом остается неясным, вызывают ли механическое и химическое раздражения пищей рецепторов пищеварительного тракта рефлекторное отделение пищеварительных соков или оно осуществляется гуморальным путем, или же изменением циркуляции крови в сосудах брюшной полости.

Следовательно, в голодном состоянии у рыб возбуждены только клетки пищевого центра, регулирующие двигательную пищевую реакцию, а не все клетки пищевого центра, как у высших позвоночных животных.

При наполнении пищеварительного тракта пищи у рыб наступает рефлекторное торможение клеток пищевого центра, регулирующих двигательную пищевую реакцию, и одновременно возбуждается группа клеток, регулирующая сокоотделение. В связи с этим интересно отметить, что в литературе имеются указания на наличие в составе пищевого центра высших позвоночных животных (собака) обособленных функциональных единиц для двигательных и для секреторных реакции (Ваколюк, 1962).

## **Б. Обсуждение литературных данных и собственных наблюдений**

Анализ литературных данных и собственных наблюдений дает нам основание высказать некоторые соображения по вопросу о механизме регуляции пищеварительных процессов у рыб. Мы почти не рассматриваем вопроса о регуляции моторики пищеварительного тракта. По этому вопросу, несмотря на очень небольшое число исследований (Babkin a. Friedmann, 1934; Maltzan, 1935; Пегель и Шубин, 1955, и др.), существует мнение, что «основные элементы двигательной деятельности кишечника рыб сходны с теми, которые имеются у высших позвоночных» (Пучков, 1954, стр. 138). Мы рассматриваем главным образом вопросы регуляции секреции пищеварительных соков, преимущественно желудочного сока. Наш анализ вопроса о механизме регуляции секреции пищеварительных соков мы рассматриваем как попытку обобщить литературные данные и собственный фактический материал, отнюдь не претендуя на исчерпывающее разрешение данного вопроса.

Прежде всего необходимо отметить значение общего «фона», т. е. состояния возбудимости пищевого центра, для интенсивности всех реакций, связанных с добыванием и перевариванием пищи. В зависимости от «фона», обусловленного в свою очередь степенью упитанности рыбы и длительностью ее голодания, определяется и интенсивность питания и пищеварительных процессов, особенно в начальный период пищеварения, который обычно не прослеживается в острых опытах.

Значение степени голодания животного для интенсивности пищеварительных процессов было установлено И. П. Павловым (1949). Он указывал, что у голодного животного пища вызывает сильный безусловный пищевой рефлекс и условный рефлекс в таком случае образуется скоро и тоже значительный, а у постоянно накормленного экспериментального животного безусловный рефлекс будет меньшим и условный или совсем не получится, или

образуется очень нескоро. Для повышения возбудимости пищевого центра в лаборатории И. П. Павлова прекращали давать еду животному.

Наши экспериментальные данные о большей скорости пищевой реакции у менее упитанных и голодных сеголетков карпа и о питании их при низких температурах, а также литературные данные о влиянии голодания и степени упитанности на интенсивность питания (Білый, 1938; Кривобок и Пупырникова, 1951; Цееб, 1962, и др.) дают основание считать, что и у рыб при голодании возбудимость пищевого центра повышается. На это указывают также наши данные об изменении скорости пищевой реакции при многократной даче корма сеголеткам карпа. В начале опыта, когда сеголетки голодны и их пищевой центр находится в состоянии повышенной возбудимости, скорость пищевой реакции была высокой. По мере наполнения пищеварительного тракта скорость пищевой реакции уменьшалась. Это свидетельствует об изменении возбудимости пищевого центра, наступившем под влиянием импульсов, исходящих от рецепторов кишечника при поступлении в него пищи. Изменение пищевого поведения сеголетков происходит сравнительно быстро (когда пища еще не успела перевариться), что указывает на рефлекторную природу регуляции активности пищевого центра.

Вместе с тем более высокая пищевая активность голодных рыб дает основание считать, что пищевой центр рыб чувствителен не только к импульсам из переднего отдела (желудка) пищеварительного тракта, но и в какой-то степени к химизму крови.

На интенсивность пищеварительных процессов оказывает влияние комплекс раздражителей, связанных с захватом и заглатыванием пищи. Как установлено нами, это влияние сказывается в несколько более интенсивном переваривании пищи в желудке карликовых сомиков и в ускорении ее продвижения по пищеварительному тракту карпов (степень переваривания корма в последнем случае мы не учитывали). Установленные нами факты, а также данные Г. С. Карзинкина (1932, 1935а, 1935б) о связи моторики пищеварительного тракта рыб (плотва, сеголетки карпа) с актом захвата и заглатывания пищи дают основание считать, что при захватывании и заглатывании корма включаются нервные механизмы, активизирующие моторную и, по-видимому, секреторную деятельность пищеварительного аппарата. Последнее подтверждается нашими данными о большей интенсивности переваривания при самостоятельном заглатывании корма карликовыми сомиками. Она обусловлена, очевидно, раздражением «ротового анализатора» и является безусловным рефлексом. Однако не исключено, что при этом проявляются и условные рефлексy.

Значение акта питания (заглатывания корма), особенно на фоне повышенной возбудимости пищевого центра, для интенсив-

ности желудочного сокоотделения подтверждается нашими наблюдениями обильного выделения желудочного сока у голодных сомов при очень незначительном количестве самостоятельно съеденной пищи (трубочника). Это было отмечено вскоре после заглатывания трубочника, когда последний еще не начал перевариваться и, следовательно, ни механический, ни химический факторы не могли иметь значения. Вполне возможно также допустить, что акт еды повышает возбудимость нервного аппарата, регулирующего пищеварительные процессы.

Поступившая в желудок пища оказывает основное влияние на дальнейший ход пищеварительных процессов. Пищевые вещества, приходя в тесное соприкосновение в полости пищеварительного тракта с чувствительными нервными элементами, приводят в действие сложный механизм, регулирующий пищеварительные процессы, в том числе моторику и сокоотделение. Наши экспериментальные данные об интенсивности желудочного пищеварения у карликового сомика подтвердили общее мнение других исследователей о том, что с момента поступления пищи в пищеварительный тракт наблюдается усиление секреции пищеварительных соков (Карпевич и Бокова 1936, 1937; Пегель, 1950, и др.).

Нами установлено, что на интенсивность переваривания пищи оказывает определенное влияние вес (масса) пищевого объекта, причем эта зависимость наиболее заметно проявляется главным образом в течение первых суток переваривания пищи и при значительном увеличении пищевого объекта. Более интенсивное переваривание больших кусочков мяса мы объясняем прежде всего увеличением площади соприкосновения пищи с рецепторами, заложенными в слизистой оболочке желудка. Значение механического раздражения слизистой для отделения желудочного сока было нами показано в опытах по введению в желудок стеклянных или резиновых «бус». При этом выделяется сок сильно-кислой реакции.

Наши данные противоречат мнению А. Ф. Карпевич и Е. Н. Боковой (1936, 1937) о том, что количество отделяемых пищеварительных соков у рыб имеет свой максимум независимо от количества принятой пищи и что в связи с этим количество переваренной пищи в единицу времени одинаково при любом количестве съеденной пищи.

Механизм желудочной секреции при механическом раздражении слизистой желудка пищей пока еще неясен. Можно лишь считать, что секретция обуславливается не непосредственным раздражением железистого аппарата, а осуществляется рефлексно. На это указывают наши опыты, в которых был получен чистый желудочный сок из изолированного желудочка при поступлении пищи в желудок, а также некоторые литературные данные (Richet, 1882; Пегель, 1950, и др.). Однако эти данные не дают ответа



на вопрос о физиологической связи секреторного аппарата рыб с центральной нервной системой. К этому вопросу мы вернемся несколько позднее.

Дальнейшим возбудителем секреции пищеварительных желез, выступающим на более поздней стадии пищеварения, являются всосавшиеся и циркулирующие в крови химические вещества. Об этом свидетельствуют данные В. А. Пегеля и М. Н. Гутниковой (1956) о влиянии растительных секретинотоксинов на интенсивность отделения поджелудочного сока у ельца. Это же подтверждают и наши опыты по сравнению интенсивности переваривания в желудке сома мяса различных животных и опыты с добавлением к вываренному мясу экстрактивных веществ, а также опыты по одновременной даче корма, состоящего из мяса и трубочника. В последнем случае трубочник переваривался быстрее мяса и, очевидно, всасывание продуктов его переваривания стимулировало пищеварительный процесс, что и обусловило более быстрое переваривание основного корма (мяса).

Влияние качества пищи на секрецию пищеварительных соков и некоторые другие физиологические показатели у рыб ярко проявились в наших опытах с длительным кормлением карпов качественно различным кормом. Эти опыты показали, что при кормлении карпов одним жмыхом резко увеличилось образование желчи, по сравнению с количеством ее, образующимся при кормлении трубочником. Установлены также различия в реакции (рН) содержимого пищеварительного тракта и желчи.

В настоящее время имеется много данных, указывающих на более значительную, чем это принято было думать, роль центральной нервной системы в регуляции жизненно важных функций рыб и на наличие у них сложной условнорефлекторной деятельности. Была установлена возможность выработки условных пищевых рефлексов у мальков при выращивании их в искусственных условиях на те кормовые объекты, которыми они будут питаться в естественных условиях, а также необходимость выработки у них защитных реакций против хищника (Попов, 1953). Получены данные, указывающие на условнорефлекторную регуляцию газообмена (Штефан, 1957) и обмена веществ (Рога și Reșca, 1959). Было высказано мнение, что основой реакции рыб на пищу является условнорефлекторная деятельность (Пегель, 1950). Установлено, что способность рыб к образованию временных связей, характер этих связей и интенсивность обуславливаются уровнем филогенетического развития рыб, экологическими особенностями и уровнем возбудимости центральной нервной системы (Ведяев и Фанарджян, 1958; Карамян, 1958). Выяснено, что отдельные условные рефлексы у рыб образуются так же быстро, как у амфибий и даже у высших позвоночных (Воронин, 1954, 1958). По мнению Л. Г. Воронина, у рыб вырабатываются все



виды внутреннего торможения, выраженные хотя и в различной степени, но достаточно отчетливо. Вместе с тем Воронин указывает, что у рыб отмечается некоторая слабость внутреннего торможения по сравнению с животными более высокого уровня филогенеза. Высказывается также мнение, что развитие функций не всегда идет параллельно филогенезу (Лобашев, 1955), например, указывается что у некоторых рыб имеется цветное зрение, в то время как у амфибий его нет (Hurst, 1953; Parker, 1954).

Вместе с тем мы еще ничтожно мало знаем о том, какое значение имеют условные рефлексy в деятельности пищеварительных органов, в частности в отделении пищеварительных соков. Отдельные попытки некоторых исследователей дать ответ на этот вопрос (Сулима, 1919; Dobreff, 1927) оказались неудачными.

Обнаруженная нами секреция желудочного сока у голодных сомов, обусловленная, по нашему мнению, пищевыми раздражителями, привела нас к необходимости выяснить возможность условнорефлекторного отделения желудочного сока у рыб. Опытами было установлено, что при длительном и систематическом кормлении у опытных сомов при активной двигательной пищевой реакции и попытке схватить пищу происходит отделение желудочного сока.

Наши и литературные данные об иннервации пищеварительного тракта рыб показывают наличие у них всех элементов иннервации, являющихся морфологическим субстратом нервной регуляции пищеварения. Наиболее обильно и сложно иннервирован желудок. Наличие в нем крупных ганглиозных узлов (налим) свидетельствует о более развитом регуляторном механизме.

Спонтанное отделение желудочного сока у голодных налимов после перерезки блуждающего нерва и более высокий водный коэффициент и общий вес химуса, намного превышающий вес корма, дают основание считать, что в составе блуждающего нерва рыб имеются нервные волокна, принимающие участие в регуляции деятельности желудочных желез. Поскольку блуждающий нерв является смешанным нервом, возможно предположить, что в него входят волокна двух родов — возбуждающие и задерживающие секрецию. Их влияние в таком случае осуществляется таким же путем, о котором говорил И. П. Павлов (1949) в отношении секреторных нервов пищеварительного тракта собаки.

Нельзя не отметить, что наличие желудка у хищных рыб является значительным усложнением пищеварительного аппарата по сравнению с довольно примитивной пищеварительной трубкой безжелудочных рыб.

Сложная роль желудка в процессе пищеварения естественно вызвала и усложнение кровоснабжения и иннервации желудка.

Мы не располагаем еще физиологическими данными, позволяющими судить об усложнении иннервации пищеварительного тракта и способов регуляции пищеварения рыб в процессе филогенеза.

Однако имеются некоторые гистологические данные, указывающие на усложнение иннервации пищеварительного тракта рыб (Милохин, 1956; Ливен, 1960). Так, А. А. Милохин (1956) при сравнительно-гистологическом изучении иннервации пищеварительного тракта позвоночных убедительно показал, что в процессе филогенеза и у рыб происходило усложнение афферентной иннервации пищеварительного аппарата. Сравнение степени развития афферентной иннервации в тканях пищеварительного тракта костнохрящевых (стерлядь) и костистых рыб (подуст, красноперка, карась, жерех и речной окунь) показало, что у последних наблюдается большее разнообразие рецепторов и увеличение их общего количества. Вместе с тем у этих рыб отмечается объединение морфологически однородных рецепторов в системы — чувствительные, или афферентные. Наиболее сложная картина афферентной иннервации установлена у желудочной рыбы (окунь).

Как мы указывали ранее, по вопросу о механизме секреции голодного пищеварительного сока у рыб единого мнения нет. Признается, что у костистых рыб он не выделяется (Пучков, 1954), однако в отдельных исследованиях установлено, что и при отсутствии пищеварения наблюдается незначительное отделение пищеварительного сока. Отделение пищеварительного сока усиливается при поступлении пищи в пищеварительный тракт (Пегель, 1958). Вполне вероятно, что такой характер секреции пищеварительных соков свойствен рыбам с непрерывным типом питания.

Подобное усиление выделения пищеварительных соков во время питания и ослабление или полное прекращение их выделения при голодании свидетельствуют о существовании у рыб специальных нервных механизмов, регулирующих деятельность пищеварительных желез при поступлении пищи в желудок.

Интересно отметить, что между двигательной активностью желудка и секрецией желудочного сока у теплокровных животных имеется тесная связь: в периоды наибольшей секреторной деятельности увеличивается моторная активность. «В основе этой взаимосвязи у теплокровных лежит общность механизмов, регулирующих секрецию и моторику желудка» (Быков, 1959, стр. 637). Мы не исследовали моторику желудка и можем судить об ее изменении у налимов после перерезки блуждающего нерва лишь по косвенным показателям (длительная задержка пищи в желудке). Поскольку роль вагуса в регуляции моторики пищеварительного тракта рыб является общепризнанной, мы имеем основание высказать предположение, что после перерезки вагуса связь между моторикой и секрецией желудочного сока у рыб нарушается: при ослаблении моторики наблюдается усиление секреции сока.

Таким образом, если у животных, стоящих на низшей ступени эволюционного развития, пищевая связь организма со средой осуществляется непосредственным соприкосновением пищи с те-

лом животного, то у более высокоорганизованных животных, в том числе и у рыб, эта связь становится все более сложной и разнообразной.

Очевидно, у всех животных механический раздражитель является универсальным, однако в процессе филогенеза его значение в регуляции секреторной функции пищеварительного аппарата снижается. Вместе с тем возрастает значение нервно-рефлекторного и гуморально-химического механизмов, что тесно связано с эволюцией нервной системы и кровообращения. Пищеварительные органы получают при этом возбуждающие или тормозящие импульсы из центральной нервной системы, а возбуждение в последней возникает вследствие рефлекторных раздражений, возникающих в окончаниях афферентных нервов.

В механизме возбуждения пищеварительных желез у рыб, возможно, так же как и у высших позвоночных животных, существуют две фазы, взаимно связанные между собой: первая, осуществляемая посредством нервных влияний, и вторая (гуморально-химическая), обусловленная веществами, поступающими в кровь во время пищеварения.

---

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подытоживая результаты наших исследований по физиологии пищеварения пресноводных костистых рыб, остановимся на вопросе о значении методики наложения хронических фистул и на вопросе о роли первой системы в регуляции деятельности пищеварительных органов рыб.

В изучении физиологии пищеварения, как и в любом научном исследовании, важнейшее значение имеет методика. Однако, несмотря на некоторое постепенное совершенствование, методики, применяемые при изучении физиологии пищеварения рыб, имеют существенные недостатки и не всегда позволяют познать сложные процессы пищеварения при нормальном функционировании пищеварительного аппарата и организма в целом. В связи с подобным положением мы поставили перед собой задачу прежде всего выяснить возможность применения на пресноводных костистых рыбах хронической фистульной методики, детально разработать технику проведения операций на пищеварительном тракте желудочных и безжелудочных рыб, а также применить эту методику для исследования некоторых сторон физиологии пищеварения рыб. Фистульная методика была применена нами при изучении изменения реакции (рН) содержимого пищеварительного тракта в процессе пищеварения, для сбора чистого пищеварительного сока, выделяющегося в процессе пищеварения, и определения некоторых свойств этого сока, при изучении интенсивности переваривания корма в зависимости от его количества и качества, при выяснении механизма отделения пищеварительного сока и значения акта захвата и заглатывания корма для интенсивности его переваривания, при определении места и степени всасывания азота и кальция корма.

Как при разработке, так и при применении хронической фистульной методики все детали нам пришлось разрабатывать и осваивать практически заново. Единственная опубликованная работа о применении фистульной методики при изучении физиологии пищеварения рыб (Сулима, 1919) не давала конкретного ответа почти ни на один вопрос, вставший перед нами.

При разработке методики наложения хронических фистул мы уделили значительное внимание изучению строения, топографии и особенно иннервации пищеварительного тракта подопытных видов рыб. Это дало нам возможность удачно оперировать рыб и, что очень важно, не травмировать при этом основных нервных проводников.

Разработанная нами методика, как мы уже указывали выше, позволяет проводить исследование длительное время (в наших опытах до года) на нормально функционирующем пищеварительном аппарате в условиях свободного нахождения рыбы в аквариуме и при самостоятельном питании.

Вместе с тем мы считаем необходимым отметить, что методика нуждается в дальнейшем совершенствовании, так как не все вопросы, связанные с ее применением, нам удалось разрешить до конца. Это в первую очередь относится к технике сбора чистого пищеварительного сока, особенно кишечного, выделяющегося в процессе пищеварения, и наблюдению за динамикой его отделения.

Литературные данные и собственные исследования показали, что стенка пищеварительного тракта, особенно у желудочных рыб, обильно снабжена нервными элементами, являющимися морфологическим субстратом нервной регуляции пищеварения. Обнаруженные нами крупные ганглиозные узлы в желудке налима, обильная иннервация сосудов, дегенерация нервных волокон в кишечнике после перерезки вагуса дополняют наблюдения других авторов об общей картине иннервации и распределении нервных элементов в пищеварительном тракте рыб.

Морфологические данные, а также экспериментальные исследования, касающиеся нервной регуляции пищеварительных процессов у рыб, дают нам основание подчеркнуть, что роль нервной системы в этих процессах, в том числе в отделении пищеварительных соков, более значительна, чем это принято считать.

Роль нервной системы в регуляции моторики пищеварительного тракта рыб является общепризнанной: считается, что моторная функция регулируется в основном так же, как и у высших позвоночных животных. Что же касается роли нервной системы в регуляции отделения пищеварительных соков, то, как мы уже указывали выше, единого мнения нет. Большинство исследователей дает отрицательный ответ на этот вопрос.

В процессе экспериментального изучения физиологии пищеварения рыб нами было установлено следующее:

- 1) различные скорость пищевой реакции и активность питания голодных (и истощенных) и сытых (упитанных) рыб, свидетельствующие о различном функциональном состоянии пищевого центра;

- 2) изменение пищевого поведения рыб по мере насыщения, что также обусловлено изменением функционального состояния

пищевого центра под влиянием импульсов, исходящих от рецепторов желудка (переднего отдела кишечника);

3) выделение голодного пищеварительного сока при наличии пищевых раздражителей и наличие условнорефлекторной фазы желудочного сокоотделения;

4) влияние акта захвата и заглатывания корма на интенсивность его переваривания;

5) участие блуждающего нерва в регуляции не только моторики, но и сокоотделения;

6) значительное усиление сокоотделения после поступления пищи в пищеварительный тракт и ослабление или прекращение сокоотделения вне пищеварения.

Эти наблюдения, а также данные о выделении желудочного сока из изолированного желудочка, свидетельствующие о рефлекторном механизме сокоотделения, позволяют нам высказать мнение о более значительной роли нервной системы в регуляции пищеварительных процессов у рыб. Наши экспериментальные данные указывают, что не только моторика, но и секреция пищеварительных соков осуществляются в первую очередь под контролем нервной системы.

Рассматривая вопрос об общей схеме механизма регуляции интенсивности пищеварительных процессов у рыб, мы пришли к выводу, что этот механизм в основных чертах сходен с таковым высших позвоночных животных. Признавая принципиальную общность закономерностей регуляции пищеварения у рыб и высших позвоночных животных, мы вместе с тем отмечаем и различия в этом механизме, заключающиеся в том, что значение отдельных элементов этого механизма у тех и других неодинаково. Прежде всего это относится к роли центральной нервной системы, в том числе пищевого центра.

Вместе с тем нельзя не признать, что о роли центральной нервной системы рыб в регуляции такой жизненно важной функции, какой является пищеварение, мы знаем еще ничтожно мало.

Наличие противоречивых мнений по многим, даже основным вопросам физиологии пищеварения рыб, свидетельствует о том, что познание законов физиологии пищеварения рыб является еще делом будущего. Публикуемые материалы мы рассматриваем лишь как скромный вклад в этот интересный и важный вопрос.

---

## Л И Т Е Р А Т У Р А

- А л е к и н О. А. 1954. Химический анализ вод суши. Гидрометеониздат, Л.
- А л е к с а н д р о в а Н. А. 1959. Некоторые данные об иннервации начального отдела пищеварительного тракта у речного окуня. Сб. научн. тр. Пермск. мед. инст., вып. 29.
- А н а н и ч е в А. В. 1959. Пищеварительные ферменты рыб и сезонная изменчивость их активности. Биохимия, т. 24, вып. 6.
- А р н о л ь д и Л. В. и К. Р. Ф о р т у н а т о в а. 1941. К экспериментальному изучению питания рыб (по материалам 1935—1936 гг.). Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. VII, вып. 2.
- А с а т и а н и В. С. 1939. Руководство по биохимической методике. Грузмедгиз, Тбилиси.
- Б а р а н о в А. И. 1952. О функциональном взаимоотношении между пищевым центром и желудочными железами. Бюлл. экспер. биол. и мед., т. XXXIII, вып. 1.
- Б а с о в В. А. 1842. Образование искусственного пути в желудок животных. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, т. XV, № 4.
- Б е л е ц к и й Н. Ф. 1883. Физиология воздушного пузыря рыб. Изв. Харьковск. унив.
- Б е л о г у р о в А. К. 1939. К вопросу о различии пищеварительного тракта у осетровых рыб в связи с питанием. Докл. АН СССР, т. XXII, № 1.
- Б е л о у с о в Н. 1900. О дыхательных движениях у рыб. Харьков.
- Б і л ь и й М. Д. 1938. Вплив температури на живлення і ріст окуня. Тр. Гідробіол. станції, № 16.
- Б и р г е р Т. И. 1959. Пищевая ценность для рыб массовых форм беспозвоночных р. Днепра и Днепровско-Бугского лимана. Автореф. канд. дисс., Киев.
- Б и р г е р Т. И. 1962. Изменение калорийности сеголетков карпа в зависимости от кормления естественными и искусственными нормами при низких температурах. Сб. «Некоторые вопросы физиологии пищеварения и обмена веществ у рыб», Изд. АН УССР, Киев.
- Б о г д а н о в Г. Н. и С. В. С т р е л ь ц о в а. 1953. Посезонное изменение дыхания рыб. Изв. ВНИОРХ, т. XXXIII.
- Б о д р о в а Н. В. 1937. Материалы по иннервации сердца карпа (*Cyprinus carpio*) и лягушки (*Rana esculenta*). Сообщ. 1. Мед. журн., т. VII, вып. 3.
- Б о д р о в а Н. В. 1938. Иннервация электрического органа *Raja clavata*. Мед. журн., т. VIII, вып. 3.
- Б о д р о в а Н. В. 1957. Сравнительные данные по иннервации сердечно-сосудистой системы ланцетника, рыб, амфибий и рептилий. Автореферат докт. дисс., М.
- Б о д р о в а Н. В. 1960. Периферические нервные аппараты химического чувства налима. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).



- Б о д р о в а Н. В. 1962. Влияние температуры на интенсивность питания сеголетков карпа. Сб. «Некоторые вопросы физиологии пищеварения и обмена веществ у рыб», Изд. АН УССР, Киев.
- Б о д р о в а Н. В. и Б. В. К р а ю х и н. 1952. К методике применения хронических фистул на пищеварительном тракте рыб. Физиол. журн. СССР, т. XXXVIII, вып. 5.
- Б о д р о в а Н. В., Б. В. К р а ю х и н. 1962. О значении кальция для молоди карпа. Сб. «Некоторые вопросы физиологии пищеварения и обмена веществ у рыб», Изд. АН УССР, Киев.
- Б о д р о в а Н. В., Б. В. К р а ю х и н, А. Я. М а л я р е в с к а я. 1955. Повысить эффективность кормления карпа искусственными кормами. Соц. животноводство, № 8.
- Б о к о в а Е. Н. 1938. Суточное потребление и скорость переваривания корма воблой. Рыбн. хозяйство, № 6.
- Б о к о в а Е. Н. 1940. Потребление и усвоение корма воблой. Тр. ВНИРО, т. XI, ч. II.
- Б р и з и н о в а П. Н. 1953. Интенсивность переваривания и усвоения белкового корма у гибрида амурского сазана и карпа при разной температуре. Изв. ВНИОРХ, т. XXXIII.
- Б ы к о в К. М. 1959. Регуляция работы пищеварительных желез. Физиол. журн. СССР, т. XV, вып. 6.
- В а к о л ю к Н. И. 1962. К физиологии пищевого центра. Физиол. журн. СССР, т. XLVIII, № 11.
- В е д я е в Ф. П. и В. В. Ф а н а р д ж я н. 1958. Особенности рефлекторной деятельности миног и карповых рыб. Тр. Совещ. по физиологии рыб, Изд. АН СССР, М.
- В и н б е р г Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд. Белорусск. гос. унив., Минск.
- В о р о н и н Л. Г. 1954. Некоторые итоги сравнительно-физиологического изучения высшей нервной деятельности. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5.
- В о р о н и н Л. Г. 1958. Материалы к физиологии высшей нервной деятельности рыб. Тр. Совещ. по физиологии рыб, Изд. АН СССР, М.
- Г и л и н с к и й Е. Я. 1958. Материалы по морфологии рецепторного аппарата желудка позвоночных (сравнительно-морфологическое исследование). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Г о м а з к о в О. А. 1959. О влиянии температуры на интенсивность пищеварения налима. Бюлл. Инст. биол. водохр., № 5.
- Г о р д и е н к о О. Л. и О. И. Т а р к о в с к а я. 1952. Применение фосфорнокальцевой муки при выращивании молоди белуги. Рыбн. хозяйство, № 10.
- Г р и б А. В. и З. В. К р а с ю к о в а. 1949. Пищеварительный канал карповых рыб. Учен. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, вып. 23, № 126.
- Д а с С. М. и С. К. М о и т р а. 1958. О вариациях пищеварительного тракта в зависимости от пищи у пресноводных рыб Индии. Вопр. ихтиологии, вып. 10.
- Д з я н Я о - ц и н. 1959. Изменение предпочитаемых температур у некоторых видов осетровых рыб при разном уровне пищевого насыщения. Научн. сообщ. Инст. физиол. АН СССР, вып. 1.
- (Д о г е л ь А. С.) Dogiel A. S. 1895. Zur Frage über den feineren Bau des sympatischen Nervensystems bei den Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46.
- (Д о г е л ь А. С.) Dogiel A. S. 1896. Zwei Arten sympatischer Nervenzellen. Anat. Anz., Bd. 11, № 22.
- З а к у с е в С. С. 1897. Окончания нервов в пищеварительном канале рыб. Тр. СПб. общ. естествоиспыт. т. 27.



- Капланский С. Я. и Н. А. Болдырева. 1933. К вопросу о регуляции минерального обмена у гомоосмотических рыб при различном минеральном составе воды. Сообщ. I. Физиол. журн. СССР, т. XVI, вып. 1.
- Капланский С. Я. и Н. А. Болдырева. 1934. К вопросу о регуляции минерального обмена у гомоосмотических рыб при различном минеральном составе воды. Сообщ. II. Физиол. журн. СССР, т. XVII, вып. 1.
- Карамян А. И. 1956. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. Медгиз, М.
- Карамян А. И. 1958. О физиологии и патологии высших отделов центральной нервной системы у рыб. Тр. Совещ. по физиологии рыб, Изд. АН СССР, М.
- Карзинкин Г. С. 1932. К изучению физиологии пищеварения рыб. Тр. Лимнол. станции в Косине, вып. 15.
- Карзинкин Г. С. 1935а. К познанию рыбопродуктивности водоемов. Сообщ. II. Изучение физиологии питания сеголеток зеркального карпа. Тр. Лимнол. станции в Косине, вып. 19.
- Карзинкин Г. С. 1935б. К познанию рыбопродуктивности водоемов. Сообщ. IV. Продолжительность прохождения пищи и усвоение ее мальками. Тр. Лимнолог. станции в Косине, вып. 20.
- Карзинкин Г. С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. Пищепромиздат, М.
- Карзинкин Г. С. 1955. Шире внедрять методику радиоактивных изотопов в рыбохозяйственную науку и практику. Рыбн. хозяйство, № 11.
- Карзинкин Г. С., М. Н. Кривобок. 1955. Методика изучения физиологии питания и потребности рыб в кормах. Тр. Совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР, № 6.
- Карзинкин Г. С., М. Ф. Сараева. 1942. Выращивание молоди севрюги на искусственном корме. Зоол. журн., т. XXI, вып. 4.
- Карпевич А. Ф. 1936. Об изменении реакции пищеварительных соков во время пищеварения у морских рыб. Физиол. журн. СССР, т. XXI, вып. 1.
- Карпевич А. Ф. 1941. Скорость переваривания у некоторых рыб Черного моря. Зоол. журн., т. XX, вып. 2.
- Карпевич А. Ф. 1958. Потребление кислорода морскими рыбами при различном их физиологическом состоянии. Вопр. ихтиологии, вып. 10.
- Карпевич А. Ф. и Е. Н. Бок ова. 1936. Темпы переваривания у морских рыб, ч. I. Зоол. журн., т. XV, вып. 1.
- Карпевич А. Ф. и Е. Н. Бок ова. 1937. Темпы переваривания у морских рыб, ч. II. Зоол. журн., т. XVI, вып. 1.
- Кирпичников В. С., А. Н. Световидов и А. С. Трошин. 1958. Мечение рыб радиоактивными изотопами фосфора и кальция. Тр. Совещ. по физиологии рыб, Изд. АН СССР, М.
- Ключарева О. А. 1956. О некоторых вопросах внутривидовых отношений у рыб. Зоол. журн., т. XXXV, вып. 2.
- Ковырев И. Г. 1938. Материалы к сравнительной физиологии пищеварения. Сообщ. VII. Гуморальный и нервный механизм желудочного сокоотделения черепах. Физиол. журн. СССР, т. XXV, вып. 4.
- (Колосов Н. Г. и И. Ф. Иванов). Kolosow N. G. u. I. F. Iwanow. 1930. Zur Frage der Innervation des Verdauungstraktes einiger Fische (Acipenser ruthenus, Silurus glanis). Z. f. mikr.-anat. Forsch., Bd. 22, H. 4.
- Коржув П. А. 1936. Влияние высокой температуры на трипсин теплокровных и холоднокровных позвоночных животных. Физиол. журн. СССР, т. XXI, вып. 3.

- Коротков А. Г. 1949. Об участии блуждающих нервов в иннервации стевки кишечника. Сб. «Вопросы морфологии», под ред. Терновского, М.
- Коштоянц Х. С. 1928. Влияние различных длительных пищевых режимов на секреторную деятельность желудочных желез. Журн. exper. мед., т. I, вып. 1.
- Краюхин Б. В. 1955. Влияние низких температур на пищевую реакцию сеголетков карпа. Вопр. ихтиологии, вып. 5.
- Краюхин Б. В. 1962а. Методика наложения хронических фистул на пищеварительном тракте рыб. Руководство по методике исследования физиологии рыб. Изд. АН СССР, М.
- Краюхин Б. В. 1962б. Влияние температуры и питания на интенсивность потребления кислорода карпом. Сб. «Некоторые вопросы физиологии пищеварения и обмена веществ у рыб». Изд. АН УССР, Киев.
- Кривобок Н. М. и А. В. Пупырnikова. 1951. Компенсация роста у молоди щуки. Тр. ВНИРО, т. XIX.
- Кузминская Г. Н. 1958. Аfferентная иннервация пищеварительного тракта судака. Вестн. ЛГУ, № 9.
- Кульчидкий Н. 1888. Материалы для изучения кишечного канала рыб. Зап. Новоросс. общ. естествоиспыт., т. 12, вып. 2.
- Лаврентьев Б. И. 1946. Морфология автономной нервной системы. Медгиз, М.
- Ланге Н. О. 1948. Развитие кишечника сазана (*Cyprinus carpio* L.), воблы [*Rutilus caspicus* (Jakowlew)] и леща (*Abramis brama* L.). Сб. «Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития», Изд. АН СССР, М.—Л.
- Леонтович А. В. 1926. Plexus nervosus autonomicus periphericus. Журн. exper. биол. и мед., № 9.
- Леонтович А. В. 1939. Современная методика прижизненного окрашивания нервов метиленовой синькой и другими красителями. Изд. АН УССР, Киев.
- Ливен А. Н. 1960. Иннервация пищевода в сравнительно-гистологическом аспекте. Тр. Научн. конф. по пробл. физиол. и патол. пищеварения, посвящ. памяти акад. К. М. Быкова, Иваново.
- Липская Н. Я. 1959. Продолжительность переваривания пищи барабулей (*Mullus barbatus ponticus* Essipov). Тр. Севастопольск. биол. станции АН СССР, т. II.
- Лобасов И. О. 1896. Отделительная работа желудка собаки. Дисс., СПб.
- Лобашев М. Е. 1955. Изучение приспособления животных методом условных рефлексов. Журн. общ. биол., т. 16, № 2.
- Магницкий А. Н. 1927. Влияние пищеварительных изменений крови на рефлекторную возбудимость. Журн. exper. биол. и мед., т. IV, № 14.
- Макушок М. Е. 1951. Карликовый сомик, его хозяйственное значение и биологические особенности. Изд. АН БССР, Минск.
- Малыревская А. Я. 1955. Азотистый обмен у карпа и его изменение с возрастом и условиями выращивания. Автореф. канд. дисс., Днепропетровск.
- Малыревская А. Я. 1962. Азотистый обмен у карпа при различном содержании кальция в воде и корме. Сб. «Некоторые вопросы физиологии пищеварения и обмена веществ у рыб», Изд. АН УССР, Киев.
- Мельников Н. М. 1867. Микроскопические исследования кишечного канала рыб. Дисс., Казань.
- Межаик Ф. Я. 1953а. К физиологии пищеварения у безжелудочных рыб. Тр. Барабинск. отд. ВНИОРХ, т. VI, вып. 2.
- Межаик Ф. Я. 1953б. К физиологии пищеварения рыб. Изв. Научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., т. XXXIII.

- М и л о х и н А. А. 1956. Афферентная иннервация пищеварительного тракта у некоторых низших позвоночных. (Сравнительно-гистологическое исследование). Автореф. дисс., Л.
- М и н ц А. Г. 1952. Приспособляемость молоди рыб к изменениям кислородного режима. Автореферат канд. дисс., Л.
- М о в ч а н В. А. 1953. О внутривидовых отношениях у рыб. Агробиология, № 3.
- Н о в и к о в а Т. В. 1939. Влияние активной реакции среды на дыхание карпа и окуня. Учен. зап. МГУ, вып. 33.
- П а в л о в И. П. 1949. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. Лекция 2-я. Изд. АН СССР, М.—Л.
- П а в л о в И. П. 1951а. Полн. собр. соч., изд. 2-е, доп., т. II, кн. 2, Изд. АН СССР, М.—Л.
- П а в л о в И. П. 1951б. Полн. собр. соч., изд. 2-е, доп., т. III, кн. 1, Изд. АН СССР, М.—Л.
- П а в л о в И. П. и Е. О. Ш у м о в а - С и м а н о в с к а я. 1889. Отделительный нерв желудочных желез собаки. Врач, № 15.
- П е г е л ь А. В. 1939. Моторная функция пищеварительной системы рыб в условиях различной температуры среды. Тр. Биол. научно-исслед. инст. при Томск. унив., т. VI.
- П е г е л ь В. А. 1940. Некоторые данные о влиянии количества и качества пищи на пищеварение рыб. Тр. Биол. научно-исслед. инст. при Томск. унив., т. VII.
- П е г е л ь В. А. 1946. К вопросу о физиологии питания рыб. Тр. Томск. гос. унив. им. В. В. Куйбышева, сер. биол., т. 97.
- П е г е л ь В. А. 1947а. Новые методы и данные в изучении физиологии пищеварения рыб. Докл. VII Всесоюзн. съезда физиол., биохим., фармакол., Медгиз, М.
- П е г е л ь В. А. 1947б. К физиологии пищеварения рыб. Докл. АН СССР, т. LVI, № 7.
- П е г е л ь В. А. 1950. Физиология пищеварения рыб. Тр. Томск. гос. унив. им. В. В. Куйбышева, сер. биол., т. 108.
- П е г е л ь В. А. 1958. К изучению механизма отделения поджелудочного сока у рыб. Тр. Совещ. по физиологии рыб, Изд. АН СССР, М.
- П е г е л ь В. А. 1959. О приспособительном механизме реакции рыбы на температурный фактор. Сб. «Биологические основы рыбного хозяйства», изд. Томск. гос. унив. им. В. В. Куйбышева.
- П е г е л ь В. А., М. Н. Г у т н и к о в а. 1956. К сравнительной физиологии действия растительных секретиннов на голодную секрецию панкреатического сока у позвоночных животных. Тр. Томск. гос. унив. им. В. В. Куйбышева, сер. биол., т. 143.
- П е г е л ь В. А. и Ф. Г. П о п о в. 1937. Влияние температуры на пищеварение холоднокровных позвоночных. Тр. Биол. научно-исслед. инст. при Томск. унив., т. IV.
- П е г е л ь В. А., В. А. Р е м о р о в, К. А. Е р о ш е н к о. 1961. Влияние пищевых условных раздражителей на моторную и ферментативную функцию кишечника у ельцов. Сб. докл. II научн. конф. физиол., биохим. и фармакол. Зап.-Сиб. объедин., посвящ. XXII съезду КПСС, изд. Томск. гос. унив. им. В. В. Куйбышева.
- П е г е л ь В. А. и И. Г. Ш у б и н. 1955. О значении вегетативной нервной системы в регуляции пищеварительной функции рыб. Тр. Томск. гос. унив. им. В. В. Куйбышева, сер. биол., т. 131.
- П е т р е н к о И. Н. 1951. Физиологическая оценка олигохет (род энхитреус) и низших ракообразных как корма для молоди осетра. Тр. Саратовск. отд. Каспийск. фил. ВНИРО, т. 1.
- П о д б о л о т о в а Т. И. 1954. Экспериментальное исследование питания и пищеварения мальков рыба и шемаи. Сб. научн. работ студентов Карело-Финск. унив., № 2.

- П о ж и т к о в А. Т. 1939. Окислительно-восстановительный потенциал крови. Учен. зап. МГУ, вып. 33.
- П о п о в Г. В. 1953. Материалы к изучению оборонительных условных рефлексов у мальков рыб. Журн. высш. нервн. деят., т. III, № 5.
- П у ч к о в Н. В. 1954. Физиология рыб. Пищепромиздат, М.
- П я т н и ц к и й Н. П. и С. Г. А л е к с е е в. 1930. К вопросу о желудочном пищеварении у лягушки. Журн. exper. биол. и мед., сер. А, т. 14, № 40.
- С а м н е р Д. Б. и Г. Ф. С о м е р с. 1948. Химия ферментов и методы их исследования. Изд. иностр. лит., М.
- С в и р е н к о Е. Г. 1948. Материалы к изучению физиологии и экологии осетровых рыб. Автореферат канд. дисс., М.
- С м и р н о в А. И. 1921. К вопросу о пищеварении у холонокровных (механизм желудочной секреции у лягушки). Кубанск. научно-мед. вестн., № 1.
- С м и р н о в А. И. 1923. К сравнительной физиологии пищеварения. Механизм желудочной секреции у лягушки. Тр. Кубанск. с.-х. инст., т. I, вып. 1.
- С о к о л о в В. А. 1953. Условный рефлекс при раздражении плавательного пузыря рыб. Тр. Инст. физиол. им. И. П. Павлова, т. II.
- С о р в а ч е в К. Ф. 1959. Белки сыворотки крови и азотсодержащих веществ мышц карпа во время зимовки. В кн.: IX съезд Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов. Изд. АН СССР, М.—Минск.
- С т р о г а н о в Н. С. 1957. Эколого-физиологические исследования по выращиванию осетровых рыб в прудах Московской области. Тр. Совещ. по рыбоводству, Изд. АН СССР, М.
- С у л и м а А. Ф. 1919. К пищеварению у рыб. Русск. физиол. журн., т. II, вып. 1—3.
- С у х о в е р х о в Ф. М., В. М. К о р о л е в а и А. С. П и с а р е н к о в а. 1950. Снижение затрат корма и улучшение качества мяса карпа при кормлении его жмыхами. Сов. зоотехния, № 10.
- С у ш к и н а А. П. 1940. Питание личинок проходных сельдей в р. Волге. Тр. ВНИРО, т. XIV.
- Т и м о ф е е в Н. В. 1936. Материалы к сравнительной физиологии пищеварения. Сообщ. I. К вопросу о гуморальном механизме секреции желудочного сока лягушки. Физиол. журн. СССР, т. XXI, вып. 4.
- Т и м о ф е е в Н. Н. 1955а. Методика изучения интероцептивных условных рефлексов у рыб. Физиол. журн. СССР, т. XLI, вып. 2.
- Т и м о ф е е в Н. Н. 1955б. К сравнительно-физиологической характеристике интероцепторов желудка. Ежегодн. Инст. exper. мед. АМН СССР.
- (Т р е т ь я к о в Д.) T r e t j a k o f f D. 1927. Das periphere Nervensystem des Flussenhauses. Z. f. Wiss. Zool., Bd. 129.
- Т у р п а е в Т. М. 1941. К вопросу о приспособлении пищеварительной системы рыб к роду пищи. Бюлл. exper. биол. и мед., т. XII, вып. 1—2.
- У г о л е в А. М. 1961. Пищеварение и его приспособительная эволюция. Изд. «Высшая школа», М.
- У с и е в и ч М. А. 1952. Учение И. П. Павлова о пищевом центре и экспериментальная интерпретация этого учения. Тр. Всесоюзн. общ. физиол., биохим. и фармакол., т. I.
- Ф р о л о в Ю. П. 1926. О дифференцировании световых условных раздражителей у рыб. Русск. физиол. журн., т. IX, вып. 1.
- Ц е в б Р. Я. 1962. Питание и пищевые миграции пикши Баренцева моря. Автореф. канд. дисс., ЗИН АН СССР, Л.
- Ш т е ф а н М. 1957. Сравнительно-физиологическое исследование «группового эффекта» у рыб. Автореф. канд. дисс., М.

- Щербина А. К. и В. М. Ильин. 1950. Ветеринарно-рыбоводные меры борьбы с хилодониазисом. Рыбн. хозяйство, № 9.
- Яблонская Е. А. 1935. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщ. V. Усвоение естественных кормов зеркальным карпом и оценка с этой точки зрения кормности водоемов. Тр. Лимнол. станции в Косине, вып. 20.
- Абрахам А. 1933. Über die Innervierung des Verdauungstrakts einiger Knochenfische. Arb. d. Ung. biol.forsch. Inst., Bd. 6.
- Ал-Хуссани А. Н. 1946. The anatomy and histology of the alimentary tract of the Bottomfeeder, *Mulloidés auriflanma* (Forsk.). J. Morphol., v. 78, № 1.
- Ал-Хуссани А. Н. 1947. The anatomy and histology of the alimentary tract of the plankton-feeder, *Atherina forskali* (Rüpp.). J. Morphol., v. 80, № 2.
- Ал-Хуссани А. Н. 1949. On the functional morphology of the alimentary tract of some fish in relation to differences in their feeding habits: anatomy and histology. Quart. J. Microscop. Sci., v. 90.
- Бабкин Б. П. 1929. Studies on the pancreatic secretion in skates. Biol. Bull., v. LVII, № 5.
- Бабкин Б. П. a. D. I. Bowie. 1928. The digestive system and its function in *Fundulus heteroclitus*. Biol. Bull. Woods Hole, v. 54, № 3.
- Бабкин Б. П., A. F. Chaisson a. M. F. Friedmann. 1935. Factors determining the course of the gastric secretion in elasmobranchs. J. Biol. Board Can., v. 1, № 4.
- Бабкин Б. П. a. M. H. Friedmann. 1934. The relation of the autonomic nervous system to the mobility and secretion of the stomach in Elasmobranchs. Amer. J. Physiol., v. 109, № 1.
- Баглиони С. 1908. Der Atmungsmechanismus der Fische. Z. f. allg. Physiol., Bd. VII.
- Баррингтон Е. 1957. The alimentary canal and digestion. In: M. Brown's Physiology of Fishes, v. 1. New York.
- Баттл Н. F. 1935. Digestion and digestive enzymes in the herring (*Clupea harengus* L.). J. Biol. Board. Can., v. 1, № 3.
- Бидерманн В. 1911. Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Elfter Teil. Die Ernährung der Fische. Handb. d. vergleich. Physiol., Bd. 2, H. 1.
- Бонди А., А. Спандорф. 1954. The action of the digestive enzymes of the carp. Brit. J. Nat., v. 8, № 3.
- Бруасси Л., А. Серфаты. 1958. Au sujet de l'absorption intestinale des lipides et de sa localisation cher la carpe miroir (*Cyprinus carpio*). Bull. Soc. histoire natur. Toulouse, t. 93, № 1—2.
- Конвей Е. a. A. Byrne. 1933. An absorption apparatus for the micro-determination of certain volatile substances. Bioch. J., v. 27, № 2.
- Кордьер Д., R. Barnoud, A. M. Brandon. 1957 (1958). Etude sur la proteinemie de la roussette (*Scyllium canicula* L.). Influence du jeune. Comp. rend. Soc. biol., t. 151, № 11.
- Кордьер Д., A. Maurice, J. Chanel. 1954. Influence de la temperature sur l'absorption intestinale des oses chez la tanche (*Tinca vulgaris*). Compt. rend. Soc. biol., t. 148, № 15—18.
- Кордьер Д., I. F. Worbe. 1957. Influence du pH du milieu intestinal sur l'absorption du glucose cher la rascasse (*Scorpaena porcus* L.). Compt. rend. Soc. biol., t. 151, № 1.
- Курри Е. 1939. The histology of the digestive tube of the carp (*Cyprinus carpio communis*). J. Morfol., v. 65, № 1.
- Деккер F. 1887. Zur Physiologie des Fischdarmes. Festschr. f. v. Kölliker, Leipzig.

- Dobreff M.** 1927. Experimentelle studien über die vergleichende Physiologie der Verdauung. 1. Magenverdauung der Haifische nobst einer Bemerkung über die Hungerausdauer derselben Fische. Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 217.
- Ege R. a. A. Krogh.** 1914. On the relation between the temperature and the respiratory exchange in fishes. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph., Bd. 7. H. 1.
- Fick A. u. Murisier.** 1874. Ueber das Magenferment Kaltblüttiger Tiere. Würzl. verhandl. d. Phys.-med. Ges., N. F., Bd. 3.
- Gegenbaur C.** 1901. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 2. Leipzig.
- Herwerden M.** 1908. Zur Magenverdauung der Fische. Z. phys. Chem. (Hoppe-Seylers), Bd. 56, H. 5/6.
- Homburger L.** 1877. Zur Verdauung der Fische. Ctbl. f. d. med. Wiss., № 31.
- Hurst P.** 1953. Colour discrimination in the bluegill sunfish. J. Compar. a. Physiol. Psychol., v. 46, № 6.
- Hykes O. V. et F. Moravek.** 1933. Influence du alimentaire sur la longueur du tube digestif des Poissons. Compt. rend. Soc. biol., t. 113, № 27—28.
- Jančářík A.** 1956. Über die Verdauung des Karpfens. Arch. Tierernährung. Bd. 6, № 6.
- Klust G.** 1940. Ueber Entwicklung, Bau und Function des Darmes beim Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph., Bd. 39, H. 5/6; Bd. 40, H. 1/2.
- Knauth K.** 1897. Untersuchungen über Verdauung und Stoffwechsel der Fische. Z. Fischerei, Bd. V.
- Knauth K.** 1900. Neuere Erfahrungen in der Fischfütterung. Fisch. Zeit., Bd. III, № 22—23.
- Knauth K.** 1901. Die Karpfenzucht. Neudamm.
- Knauth K.** 1907. Das Süßwasser. Chemische, biologische und bakteriologische Untersuchungsmethoden. Neudamm.
- Krogh A.** 1938. The active absorption of ions in some frechwater animals. Z. vergleich. Physiol., Bd. 25, H. 3.
- Krüger A.** 1904. Untersuchungen über das Pankreas der Knochenfische. Diss., Kiel.
- Lindstedt P.** 1914. Untersuchungen über Respiration und Stoffwechsel von Kaltblütern. Z. Fischerei, Bd. 14.
- Lutz B. R.** 1930. The innervation of the heart of the elasmobranch, *Scylium canicula*. Biol. Bull., v. 59, № 2.
- Lutz B. R.** 1931. The innervation of the stomach and rectum and the action of adrenaline in elasmobranch fishes. Biol. Bull., v. 61, № 1.
- Mackay M.** 1929. The digestive system of the eel-pont (*Zoarces anguillaris*). Biol. Bull. of the Marine Biol. Labor., v. LVI, № 1.
- Maltzan M.** 1935. Zur Ernährungsbiologie und Physiologie des Karpfens. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. u. Physiol. d. Tiere, Bd. 55, H. 2.
- Mann H.** 1935. Untersuchungen über die Verdauung und Ausnutzung der Stickstoffsubstanz einiger Nährtiere durch verschiedene Fische. Z. Fischerei, Bd. XXXIII, H. 2.
- McVay J. A., H. W. Kann.** 1940. The digestive tract of *Carassius auratus*. Biol. Bull. Woods Hole, v. 78, № 1.
- Molnár G. u. I. Tölg.** 1960. Untersuchungen der Dauer der Magenverdauung des Zanders (*Lucioperca lucioperca* L.) mittels einer röntgenologischen Methode. Acta Biol. Acad. Sci. Hung., v. 11, № 2.
- Molnár G. u. I. Tölg.** 1961. Röntgenologiai módszer a fogassüllő (*Lucioperca lucioperca* L.) gyomoremésztésének vizsgálatára. Allatt. kozl., v. 48, № 1—4.



- Monti R.** 1895. Contribution à la connaissance des nerfs du tube digestif des poissons. Arch. ital. biol., v. 24.
- Müller E. a. G. Liljestrånd.** 1918. Anatomische und experimentelle Untersuchungen über das autonome Nervensystem der Elasmobranchier. (Nebst Bemerkungen über die Darmnerven bei den Amphibien und Säugetieren.). Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anatomische Abteilung).
- Nicholls J. V. V.** 1934. Reaction of the stomach muscle of the gastrointestinal tract of the skate to stimulation of autonomic nerves in isolated nerve-muscle preparation. J. Physiol. (Engl.), v. 83, № 1.
- Parker J.** 1954. Colour vision in animals. Australas. J. Optom., v. 37, № 37.
- Pictet A.** 1909. Contribution à l'étude histologique du tube digestif des poissons cyprinoides. Rev. suisse zool., t. 17.
- Pillay T. V. R.** 1953. Studies on the food, feeding habits and alimentary tract of the grey mullet, *Mugil tade* Forskal. Proc. Nat. Inst. Sci. India, v. XIX, № 6.
- Polimanti O.** 1912. Untersuchungen über die Topographie der Enzyme im Magen. Darmrohr der Fische. Biochem. Z., Bd. 38.
- Pora E. și T. Persăca.** 1959. Cresterea metabolismului pestilor sub actiunea excitantului alimentar. Studia Univ. Babes. Bolyai, ser., II, fasc. 2, Biologie.
- Pora E. și D. Roșca.** 1954. Biologia stavridului din marea Neagra. VIII. Motricitatea tractului gastro-intestinal. Bul. stiint. Acad. R. P. R. Sec. biol. agron., geol. si geogr., t. VI, № 4.
- Pütter A.** 1909a. Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der gewässer. Jena.
- Pütter A.** 1909b. Die Ernährung der Fische. Z. f. allgem. Physiol., Bd. 19.
- Rathke H.** 1837. Zur Anatomie der Fische. Zweite Abtheilung. Ueber den Darmkanal. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissenschaft. Med., H. 3.
- Rauther M.** 1940. Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Echte Fische. Bd. 6, Abt. 1, Buch. 2.
- Richet Ch.** 1878a. Des proprietes chimiques et physiologiques du suc gastrique chez l'homme et les animaux. J. de l'Anat. et de la Physiol., t. 14.
- Richet Ch.** 1878b. Sur l'acide du suc gastrique. Compt. rend. Soc. biol., t. 86.
- Richet Ch.** 1882. Quelques faits relatif a la digestion chez les poissons. Arch. de Physiol. norm. et path., 2 ser., t. 10.
- Santa V., U. Pollinger.** 1956. Anatomia macro- și microscopică a glandelor anexe ale tubului digestiv la carp. Ann. Inst. cercetări piscic., № 1 (4).
- Schouring L.** 1928. Beziehungen zwischen Temperatur und Verdauungsgeschwindigkeit bei Fischen. Z. Fischerei, Bd. XXVI, H. 2.
- Scholz C.** 1932. Experimentelle Untersuchungen über die Nahrungsverwertung des ein-und zweisömmerigen Hechtes. Z. Fischerei, Bd. XXX, H. 4.
- Shlaifer A.** 1939. An analysis of the effect of numbers upon the oxygen consumption of *Carassius auratus*. Physiol. Zool., v. 12, № 4.
- Siebold V. u. H. Stannius.** 1854. Handbuch der Zootomie. 2. Theil. Die Wirbeltiere. 1. Heft. Zootomie der Fische. Berlin.
- Smallwood W. M. a. M. L. Smallwood.** 1931. The development of the carp, *Cyprinus carpio*. 1. The larval life of the carp, with special reference to the development of the intestinal canal. J. Morphol. a. Physiol., v. 52, № 1.
- Spallanzani L.** 1783. Expériences sur la digestion de l'homme et de différentes espèces d'animaux. Geneve.
- Stannius H.** 1849. Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock.

- S z a b ó E.** 1959. Balatoni fenéküledőkek enzim tevékenységének vizsgálata. Hidrol. közl., v. 39, № 6.
- T i e d e m a n n F.** et **L. G m e l i n.** 1827. Recherches experimentelles sur la digestion considerée dans les quatres classes d'animaux vertebres traduit par Tourdan, tt. 1—2. Paris.
- U n g a r C.** 1935. Perfusion de l'estomac des Sélaciens; étude pharmacodynamique de la sécrétion gastrique. Compt. rend. Soc. biol., t. 119.
- V a n S l y k e D. a. G. W h i t e.** 1911. Digestion of protein in the stomach and intestine of the dogfish. J. Biol. Chem., v. 9.
- V o n k H. J.** 1927. Die Verdauung bei den Fischen. Z. vergleich. Physiol., Bd. 5, H. 3.
- V o n k H. J.** 1929. Das Pepsin verschiedener Vertebraten. 1. Die pH Optima u. d. Wasserstoffionenkonzentration des Mageninhaltes. Z. vergleich. Physiol., Bd. 9, H. 5.
- V o n k H. J.** 1941. Die Verdauung bei den niederen Vertebraten. In: Advances in enzymology and related Subjects, of biochemistry, v. I. Ed. by F. F. Nord and C. H. Werkman. New York.
- V o n k H. J.** 1955. Comparative physiology: nutrition, feeding, and digestion. Ann. Rev. of Physiol., ed. V. E. Hall, v. 17.
- W e i n l a n d E.** 1900. Ueber das Auftreten zweier verschiedener Verdauungssekrete im Magen der Rochen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morpbol. u. Physiol., Bd. 16, H. 1.
- W e i n l a n d E.** 1901. Zur Magenverdauung der Haifische. Z. Biol., Bd. 41, H. 1.
- W o h l g e m u t h R.** 1915. Untersuchungen über die Verdaulichkeit verschiedener Blutfuttermittel. Allgem. Fischerei-Zeitung, Bd. 40, № 18.
- W o y n a r o v i c h E.** 1958. Ein Gerät zur quantitativen Prüfung des Mageninhaltes von Raubfischen. Z. Fischerei, Bd. VII, № 7—8.
- W u n d e r W.** 1936. Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. Handb. d. Binnenfischerei Mitteleuropas, Hrsg. Demoll und Mayer, Bd. III.
- Y o u n g J.** 1936. The Innervation and Reactions to Drugs of the viscera of Teleostean Fish. Proc. Roy. Soc., B, v. 120, № 818.
-



	Стр.
<b>О Г Л А В Л Е Н И Е</b>	
В в е д е н и е . . . . .	3
<i>Г л а в а п е р в а я.</i> Методы исследования физиологии пищева- рения рыб . . . . .	6
I. Краткий обзор методов исследования . . . . .	6
II. Применение метода наложения хронических фистул на пи- щеварительный тракт рыб . . . . .	12
<i>Г л а в а в т о р а я.</i> Некоторые сведения по анатомии, топо- графии и иннервации пищеварительного тракта рыб . . . . .	21
I. Анатомия и топография пищеварительного тракта рыб . .	21
II. Иннервация пищеварительного тракта рыб . . . . .	25
<i>Г л а в а т р е т ь я.</i> Интенсивность пищеварения у рыб и влияние на нее некоторых факторов . . . . .	35
I. Изменение реакции (рН) содержимого пищеваритель- ного тракта в процессе пищеварения . . . . .	37
II. Интенсивность переваривания корма в зависимости от его количества и качества . . . . .	52
<i>Г л а в а ч е т в е р т а я.</i> Всасывание некоторых питательных веществ в пищеварительном тракте рыб . . . . .	70
I. Всасывание азота корма . . . . .	70
II. Всасывание кальция корма . . . . .	76
<i>Г л а в а п я т а я.</i> Влияние однообразных кормовых рационов на пищеварительный аппарат и обмен у карпа . . . . .	82
I. Зависимость строения пищеварительного канала от рода пищи у рыб . . . . .	82
II. Влияние кормовых рационов на интенсивность обмена у рыб . . . . .	86
<i>Г л а в а ш е с т а я.</i> К вопросу о механизме регуляции пищева- рительных процессов у рыб . . . . .	94
I. Активность питания как показатель функционального состояния пищевого центра . . . . .	94
II. Значение акта заглатывания корма для интенсивности пищеварительных процессов . . . . .	102
III. Об условнорефлекторной фазе отделения пищевари- тельных соков . . . . .	106
IV. Роль блуждающего нерва в регуляции пищевари- тельных процессов у рыб . . . . .	109
V. О механизме регуляции пищеварительных процессов у рыб . . . . .	115
З а к л ю ч е н и е . . . . .	126
Л и т е р а т у р а . . . . .	129

**Борис Владимирович Краюхин**

**ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ  
ПРЕСНОВОДНЫХ КОСТИСТЫХ РЫБ**

*Утверждено к печати  
Институтом биологии внутренних вод  
Академии наук СССР*

Редактор издательства Л. Ф. Пухальская  
Художник Д. А. Андреев  
Технический редактор Н. Ф. Виноградова  
Корректоры Г. М. Гельфер, Ж. Д. Панкратова  
и В. А. Пузилов

Сдано в набор 13/V 1963 г. Подписано к печати 23/VIII  
1963 г. РИСО АН СССР № 120-40В. Формат бумаги  
 $60 \times 90^{1/16}$ . Бум. л.  $4^{3/8}$ . Печ. л.  $8^{3/4} = 8.75$  усл. печ. л. +  
7 вкл. Уч.-изд. л.  $8.94 + 7$  вкл. (0,52). Изд. № 1985.  
Тип. зак. № 213. М-19397. Тираж 1200.

*Цена 64 коп.*

Ленинградское отделение Издательства Академии наук СССР  
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

---

1-я тип. Издательства Академии наук СССР  
Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12