

вал сохранение гипертиреоидного фона в крови опытных животных (3-я группа), что с позицией внутрисистемной саморегуляции, по-видимому, могло быть опосредовано двумя основными механизмами: повышением «установочного» уровня эндокринной активности центрального звена ГГТС и адаптивной перестройкой процессов метаболизма тиреоидных гормонов в периферических отделах системы. Подтверждением первого предположения являлось высокая концентрация ТТГ в крови животных в «межстрессовом» периоде (3-я группа), а второго – сдвиг соотношения тиреоидных гормонов в крови крыс 3-й группы в сторону избыточного накопления T_3 .

Переход ГГТС с «базального» на более высокий уровень функционирования при хронизации периодического стресса сопровождался изменением реактивности системы. Очередное (пятое) ноцицептивное воздействие вызывало у опытных животных (4-я группа) первичное ослабление гипертиреоидного фона в крови. Плазменная концентрация ТТГ уменьшалась на 15%, T_4 – в 2,5 раза, T_3 – в 1,4 раза в сравнении с исходными показателями (3-я группа). При этом содержание T_3 сохранялось в пределах «стрессорного» уровня, определенного для крыс 2-й группы. Концентрация T_4 была достоверно ниже соответствующего показателя 2-й группы, но на 26% превышала величину у интактных животных (1-я группа).

Иными словами, при пролонгированном ноцицептивном воздействии срочная посттравматическая реакция ГГТС проявляла четкую тенденцию к нормализации активности своих центрального (по показателю ТТГ) и исполнительного (по показателю T_4) звеньев при одновременном сохранении «стрессорного» уровня основного физиологически активного продукта щитовидной железы – T_3 .

Таким образом, описанные выше у крыс два варианта инициальной реакции ГГТС на ноцицептивное воздействие по способу реализации являлись принципиально различными, однако при этом демонстрировали важнейший принцип регуляции биологических систем – принцип исходного состояния. В «базальном» режиме функционирования ГГТС (2-я группа) стрессорный ответ реализовался по «гипертиреоидному» пути, а на повышенном «стресс-индуцированном» фоне (4-я группа) – имел гипотиреоидную направленность. Возможно, в основе этого феномена лежал неодинаковый характер центрально-периферического взаимодействия ГГТС. В первом случае доминировали потенцирующие прямые и обратные связи, усиливающие функциональный потенциал системы, а во втором – ингибирующий механизм отрицательной обратной связи, который ослаблял исходно высокую активность ГГТС и стабилизировал ее параметры в экстремальной ситуации. При этом, как показали наши исследования, гипертиреоидный фон одно-

моментной посттравматической реакции у интактных крыс (2-я группа) опосредовался генерализованным ростом в крови концентрации всех гормональных компонентов ГГТС, тогда как при периодически повторяющихся стресс-воздействиях (4-я группа) он поддерживается периферическим регуляторным контуром через механизм тиреоидного превращения T_4 в T_3 . По нашему мнению, в этом проявлялся «адаптивный» эффект примененной модели пролонгированного стресса, обеспечивающий наиболее экономичное использование возможностей ГГТС в условиях хронизации действия на организм биологически отрицательных факторов.

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ У РЫБ РАЗЛИЧНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

Волкова И.В., Ершова Т.С., Шипулин С.В.
*Астраханский государственный технический
университет
Астрахань, Россия*

В последнее время отмечается усиление интереса к эволюционным и экологическим аспектам пищеварительной функции у рыб разных таксономических групп. Возникла необходимость изучения влияния на экотрофию комплекса экологических факторов среды. Анализ влияния внешней среды на пищеварительно-транспортные функции рыб должен включать различные факторы, такие как композиция пищи, наличие адекватной для каждого этапа развития пищи, трофичность объектов питания, сезон, возраст, абиотические факторы.

Рыбы, будучи самой многочисленной группой позвоночных животных, отличаются исключительным разнообразием характера питания. Использование широкого спектра пищевых объектов, включающих не только представителей всех царств биоты, но также отдельные части животных и растений, детрит, грунты и т. д., обуславливает различие форм пищевого поведения. Разнообразие кормовой базы и варибельность биохимического состава пищи рыб в значительной мере влияют на морфологические и анатомические особенности рыб, в том числе структурную организацию пищеварительной системы.

Информация об особенностях ферментативной активности пищеварительной системы рыб различных трофических групп необходима для создания оптимальных условий выращивания. Понимание общих закономерностей начальных этапов ассимиляции пищи и разработка мероприятий, направленных на увеличение эффективности этих процессов, возможны лишь в результате комплексного исследования гидролазы пищеварительного тракта рыб.

Большое внимание в наших исследованиях уделено активности пищеварительных ферментов на всех этапах личиночного и малькового периодов некоторых видов лососевых (черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax* Pallas), стальноголового лосося (*Salmo gairdneri* Rich.) и карповых рыб (белого амура (*Stenopharyngodon idella*), белого толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix*) и пестрого толстолобика (*Aristichthys nobilis*)).

Как известно, рыбы в своем развитии проходят ряд этапов, которые в основном исследованы на основании внешнего строения рыб (Васнецов, 1953). Как показывают результаты, полученные в ходе наших экспериментов и экспериментов ряда исследователей (Васнецов, 1948 и др.), развитие органов, связанных с питанием, также характеризуется этапностью и тесно связано с периодами развития морфологических и экстерьерных показателей рыбы. У большинства видов рыб в эмбриональный период не происходит окончательного формирования пищеварительного аппарата, развитие и совершенствование которого продолжается на последующих этапах постэмбриогенеза (Остроумова, Дементьева, 1981). Темп и сроки формирования как структуры пищеварительной системы, так и ее функций имеют видовые особенности (Ильина, 1983). Однако, функциональный ответ пищеварительных желез, как показано, зависит не только от генетически закрепленной программы развития ферментных систем, но и от структуры объектов питания организма (Ильина, 1983). На протяжении жизни рыб, особенно на первом году, происходит поэтапное изменение объектов питания, связанное с физиологическим состоянием рыб, а также сезонными изменениями видового состава кормовых организмов. При этом осуществляется адаптивная перестройка ферментных систем пищеварительного тракта рыб.

Так, на ранних этапах онтогенеза у растительноядных рыб наблюдаются значительные изменения спектра питания, что связано с переходом от потребления личинок зоопланктона к пище, свойственной тому или иному виду во взрослом состоянии. У лососевых видов рыб на ранних стадиях развития молодь потребляет представителей бентофауны, зоопланктон (Шустов, Хренников, 1976), тогда как взрослые особи – хищники и в их рационе встречаются не только рыбы, но и земноводные, а в определенных условиях наблюдается каннибализм (Канидьева, 1984). Одновременно происходит становление пищеварительной функции, которое можно проследить на примере перестройки активности пищеварительных ферментов, осуществляющих гидролиз компонентов пищи.

Поскольку состав пищи взрослых рыб, относящихся по типу питания к разным экологическим группам, различен, а у молоди, питающейся зоопланктоном, близок, можно ожидать

разнонаправленных возрастных перестроек ферментативного спектра у рыб разных видов. При этом интересно отметить, что личинки карповых видов рыб предпочитают одинаковый вид корма, независимо от того, какую экологическую нишу займет взрослое животное. Несмотря на то, что у рыб семейства лососевых существует четкая возрастная изменчивость в качественном и количественном составе пищи, молодь всех представителей данного семейства питается исключительно сходной пищей – беспозвоночными организмами (Леванидов, 1969). Содержание белка в пище является характерной чертой питания молоди подавляющего большинства рыб, как в естественных, так и в искусственно созданных условиях существования. Наличие определенного количества белковых структур в корме определяет развитие соответствующих ферментных систем. Поскольку нерастворимые белки являются балластным компонентом корма на ранних личиночных этапах, синтез необходимых пищеварительных ферментов на этих этапах в первую очередь регулируется низкомолекулярными и высокомолекулярными белковыми субстратами, входящими в определенных пропорциях в растворимую фракцию корма. Мелкие формы зоопланктона, служащие кормом личинкам рыб на начальных этапах, содержат близкое соотношение белковых структур, что обуславливает равный ход развития их пищеварительных ферментных систем. Это подтверждает гипотезу А.М. Уголева о детерминированном развитии пищеварительных желез, что является следствием эволюционно и генетически обусловленной приспособленности к питанию определенно структурированными организмами.

Молодь большинства видов рыб обладает чрезвычайно коротким пищеварительным трактом, сравнимым с длиной тела. Это свидетельствует об адаптации в раннем постэмбриогенезе к питанию легкоусвояемой животной пищей и неспособности эффективно перерабатывать трудноперевариваемую растительную (Остроумова, 1983). У молоди исследуемых нами карповых видов рыб после выклева кишечник короткий, что также соответствует потребляемой в этот период животной пище — мелкому зоопланктону. Пищеварительный канал лососевых рыб в начале личиночного периода уже относительно дифференцирован на отделы, но совершенно не подготовлен к восприятию экзогенной пищи. Анализ состояния пищеварительной системы лососевых на ранних стадиях развития показал, что и к моменту перехода ее всецело на этап экзогенного питания строение пищеварительного тракта значительно отличается от дефинитивного, и прежде чем достигнуть организации, свойственной взрослым особям, пищеварительный канал должен пройти в онтогенезе еще долгий путь усложнения своей структуры. По мере роста рыб происходят количественные изменения в

строении отделов пищеварительного тракта. Предполагается, что уровень развития пищеварительной системы связан, прежде всего, с длиной тела, а не с возрастом молоди (Воронина, 1997).

В дальнейшем рост кишечника растительноядных рыб опережает линейный рост, что соответствует переходу на трудноперевариваемую пищу, тогда как у лососевых отношение длины пищеварительной трубки к длине рыб составляет 0,7-0,8 (Воронина, 1997). При этом размеры кишечника подвержены колебанию в зависимости от условий питания, что отражает адаптацию пищеварительных органов к характеру питания (растительная, животная пища). Причем эти изменения происходят в сравнительно короткое время. Особенности пищевых потребностей личинок рыб определяются не только их потенциальной к чрезвычайно высокой скорости роста, но и степенью развития пищеварительной функции в момент перехода к дефинитивному питанию. Активность пищеварительных ферментов у исследованных рыб после вылупления низка и зачастую не обнаруживается на начальных этапах личиночного периода развития. Это связано с тем, что в момент вылупления пищеварительный тракт слабо дифференцирован на отделы, а железы, не полностью сформированы. Характерной особенностью изменения как общей амилолитической так и общей протеолитической активностей у стальноголового лосося, белого амура, белого и пестрого толстолобиков на протяжении личиночного периода явилось наличие четко выраженного минимума на I этапе (начальной стадии) развития. Это связано с адаптацией пищеварительной системы рыб к экзогенному питанию. Подобные результаты были получены и для других видов рыб (Уголев, Кузьмина, 1993).

На этапе смешанного питания на фоне обеспечения организма запасным белком происходит «тренировка» и подготовка пищеварительной системы к активному функционированию пищеварительной системы к активному функционированию. При переходе личинок лососевых и карповых рыб на смешанное питание происходит заметное увеличение скорости гидролиза некоторых пищеварительных ферментов. Так, у черноморской кумжи, стальноголового лосося подобная тенденция выявлена 12-18 сутки, а у растительноядных рыб (белый амур, белый толстолобик, пестрый толстолобик) наиболее значительное увеличение общей амилолитической активности отмечено на 21 сутки после вылупления, когда личинки начинают активно потреблять крупные формы фито- и зоопланктона. Аналогичная динамика гидролиза белковых и углеводных компонентов пищи была выявлена ранее при исследовании некоторых видов хищных рыб (Уголев, Кузьмина, 1993). По всей вероятности у хищных рыб, достигших этого возраста, происходит окончательное формирование желудка,

желез гепатопанкреаса и дифференцировка пилорических придатков.

Строение пищеварительного аппарата определяет размеры и, в конечном счете, тип пищевых объектов, которыми может питаться молодь рыб. Переход к мальковому периоду развития в кишечниках лососевых рыб сопровождается значительным повышением протеолитической активности (в 43 раза - у черноморской кумжи, в 86 раз - у стальноголового лосося). У зоопланктофага пестрого толстолобика на протяжении малькового периода наблюдаемое возрастание общей протеолитической активности происходит на фоне снижения скорости гидролиза углеводных компонентов пищи, что демонстрирует наличие интегративных адаптационных перестроек ферментов в зависимости от композиции пищи.

Особенности развития пищеварительной системы у рыб состоит в том, что условия, в которых происходит формирование системы, неодинаковы для разных видов рыб. У одних видов становление функции пищеварительных органов практически завершается в период эндогенного и смешанного питания, у других - продолжается после резорбции желтка на фоне внешнего питания, что мы и наблюдаем в случае со стальным лососем.

При сравнительном анализе данных по протеолитической и общей амилолитической активностям в слизистой оболочке кишечника пяти исследуемых видов рыб, обращает на себя внимание тот факт, что максимальные значения скорости гидролиза углеводных компонентов пищи отмечены у растительноядных рыб, тогда как белковых составляющих рациона - у лососевых. Этот факт свидетельствует о наличии тонких механизмов адаптации ферментной системы рыб к характеру пищи.

Таким образом, нами было выявлено, что на ранних этапах онтогенетического развития у исследованных видов растительноядных и лососевых рыб присутствуют все исследованные пищеварительные ферменты. Активность этих ферментов в ходе развития претерпевает значительные изменения. При этом их характер зависит от вида рыб и функции фермента. Изменение активности ферментов к концу личиночного периода обусловлены переходом личинок на тип питания, характерный для взрослых рыб. Выявленные нами видовые различия в расщеплении белковых и углеводных составляющих рациона характеризуют реализацию пищеварительной функции организмов, принадлежащих к различным экологическим группировкам, и являются характерными показателями для данных видов.