

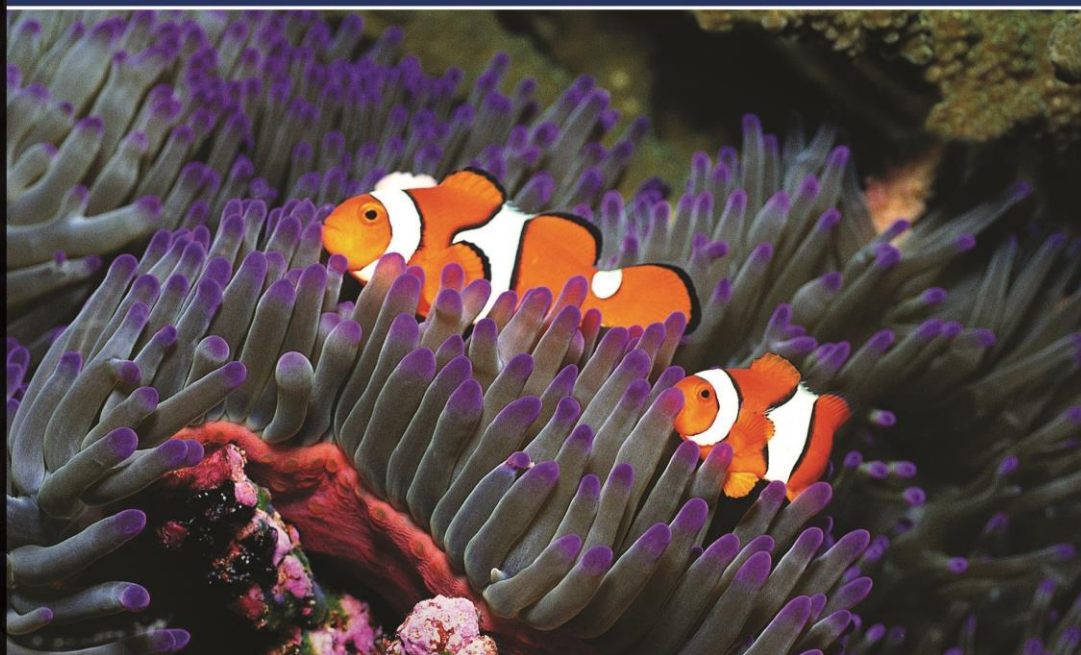
І. М. Шерман
Ю. В. Пилипенко
П. Г. Шевченко

ЗАГАЛЬНА ІХТІОЛОГІЯ

І. М. Шерман Ю. В. Пилипенко П. Г. Шевченко



ЗАГАЛЬНА ІХТІОЛОГІЯ



ЗМІСТ

Передмова	5
Вступ	7
З історії іхтіології	9
Розділ I. Походження та будова рибоподібних і риб	23
1.1. Гідросфера і гідробіонти	23
1.2. Походження та місце рибоподібних і риб у загальній системі тварин	31
1.2.1. Місце рибоподібних і риб у системі тваринного світу	31
1.2.2. Походження рибоподібних і риб	36
1.3. Іхтіологічні дослідження водойм	46
1.3.1. Відбір, фіксація та знаряддя лову риб.....	46
1.3.2. Дослідження іхтіофауни в польових умовах	50
1.3.3. Дослідження риб в лабораторних умовах	57
1.4. Особливості будови рибоподібних і риб та їх використання в систематиці	68
1.4.1. Зовнішня будова й форми тіла рибоподібних і риб	69
1.4.2. Шкірний покрив рибоподібних і риб	86
1.4.3. Внутрішня будова рибоподібних і риб	99
1.4.4. Скелет рибоподібних і риб.....	102
1.4.5. М'язи та електричні органи рибоподібних і риб	109
1.4.6. Нервова система рибоподібних і риб.....	115
1.4.7. Серцево-судинна система та кровообіг рибоподібних і риб	119
1.5. Пристосування рибоподібних і риб до існування у водному середовищі.....	128
1.5.1. Рух рибоподібних і риб	128
1.5.2. Дихання рибоподібних і риб.....	133
1.5.3. Чуття рибоподібних і риб	141
1.5.4. Органи живлення та травлення рибоподібних і риб	158
1.5.5. Виділення та водно-сольовий обмін рибоподібних і риб.....	165
1.5.6. Органи відтворення рибоподібних і риб	171
Розділ II. Спосіб життя (екологія і етологія) рибоподібних і риб	179
2.1. Риби і рибоподібні та абіотичні фактори водного середовища	184
2.2. Біотичні взаємовідносини та екологічні групи рибоподібних і риб.....	204
2.3. Розмноження (відтворення) рибоподібних і риб	215
2.4. Розвиток та життєвий цикл рибоподібних і риб	235
2.5. Розміри, ріст та вік рибоподібних і риб.....	243
2.6. Живлення та харчові взаємовідносини рибоподібних і риб	254
2.7. Добова та сезонна поведінка рибоподібних і риб.....	269
2.7.1. Етологічні реакції риб	269

2.7.2. Міграції рибоподібних і риб	282
2.8. Динаміка чисельності та смертності рибоподібних і риб	290
2.8.1. Динаміки чисельності та біомаси популяцій риб	290
2.8.2. Загальна, природна та промислова смертність риб	301
2.9. Рибопродуктивність та прогнозування вилову риби	309
2.9.1. Рибопродуктивність та вилов риби	309
2.9.2. Прогнозування вилову риби	332
2.10. Охорона рибоподібних і риб	335
Розділ III. Поширення рибоподібних і риб	349
3.1. Поширення морських і океанічних риб	349
3.2. Поширення прісноводних рибоподібних і риб	361
3.3. Поширення рибоподібних і риб у водоймах України	367
3.4. Біологічні інвазії – як поширення рибоподібних і риб	377
Список літератури	383
Англійсько-український іхтіологічний словник	388
Додатки	427

ПЕРЕДМОВА

Підручник "Загальна іхтіологія" за обсягом і змістом відповідає вимогам типової навчальної програми, яка узгоджується із складовими галузевого стандарту напряму підготовки "Водні біоресурси та аквакультура", є першою складовою частиною "Іхтіології", містить інформацію на рівні сучасних уявлень за усіма темами загальної іхтіології, які викладено у 3 главах, що присвячені питанням походження рибоподібних і риб, їх головним морфологічним особливостям, екології і етології, загальним аспектам біологічної продуктивності водойм та особливостям їх поширення. До того ж автори прагнули відійти від традиційної схеми викладання матеріалу, що характерна для широковідомих підручників з іхтіології, приділяючи увагу функціональності дисципліни у зв'язку з наступними курсами, які мають бути запропоновані студентам навчальним планом у процесі навчання.

Поряд з підготовкою фахівців з водних біоресурсів та аквакультури за різними освітньо-кваліфікаційними рівнями (молодший спеціаліст, бакалавр, спеціаліст, магістр), підручник може бути корисним для іхтіопатологів, технологів з виробництва продукції тваринництва, екологів, зоологів, викладачів біології середніх і вищих навчальних закладів.

У процесі підготовки першого в Україні підручника з іхтіології було використано широковідомі російськомовні видання, критично проаналізовано багаторічний досвід викладання авторами курсу "Іхтіологія" в Херсонському державному аграрному університеті і Національному університеті біоресурсів і природокористування України, прийнято до уваги сучасні вимоги щодо підготовки фахівців вищої кваліфікації у галузі іхтіології та рибництва.

Структурно та за змістом автори прагнули зберегти певну спільність із попередніми російськомовними та іншомовними виданнями, але підручник має відповідну оригінальність, в основі якої лежить принцип послідовності викладення матеріалу, пов'язаного з особливостями зовнішньої і внутрішньої будови риб, середовища існування, поведінкових реакцій і біологічної продуктивності водойм, основу якої становить іхтіофауна.

У зв'язку з цим, під час викладення матеріалу у відповідних главах підручника як приклади більшу увагу приділено тим видам риб, які є найбільш розповсюдженими і типовими, мають суттєве промислове значення і використовуються як об'єкти культивування. Певну увагу приділено походженню та географічному розповсюдженню рибоподібних і риб в океанах, морях і континентальних водоймах.

Автори вважають, що підручник буде корисним для викладачів і студентів вищих навчальних закладів усіх рівнів акредитації, які здійснюють підготовку фахівців у галузі іхтіології, рибництва, зоотехнії, ветеринарії, екології і охорони природи, може бути використаний педагогами-біологами і географами, натуралістами широкого профілю. Поряд з цим, сподіваємося, що

підручник викликає зацікавленість у спеціалістів, які працюють у галузі іхтіології і рибництва, охорони і відтворення рибних запасів, здійснюють промисел риб в океанах, морях і континентальних водоймах природного і штучного походження, у екологів і гідробіологів.

Висловлюємо свою подяку рецензентам, які взяли на себе і виконали великий обсяг роботи щодо рецензування матеріалу, зробили цінні зауваження, що були враховані і знайшли своє відображення у процесі доопрацювання підручника із загальної іхтіології.

ВСТУП

Іхтіологія як самостійна галузь знань, наука і навчальна дисципліна відокремилась від зоології хребетних, спрямувавши увагу на окрему групу найбільш низькоорганізованих хребетних тварин, що об'єднуються у класи круглороті (рибоподібні), хрящові і кісткові риби. Переважна більшість авторів дотримуються концепції, зміст якої полягає у тому, що іхтіологія це наука про рибу. Її назва виникла від грецьких слів "ichthys", що у перекладі означає "риба", і "logos", що означає "вчення", "наука", "слово", "розум".

На думку видатного вченого-іхтіолога, академіка Л. С. Берга іхтіологію доцільно розуміти як природну історію риб і рибоподібних. Іхтіологія вивчає зовнішню і внутрішню будову (морфологію та анатомію), відношення до зовнішнього середовища – неорганічного і органічного походження (екологію, яку іноді називають біологією), історію індивідуального розвитку (ембріологію) і розвитку видів, родів, родин, рядів та інших систематичних груп (еволюцію або філогенію), географічне розповсюдження (зоогеографію) рибоподібних і риб. Крім того сучасна іхтіологія вивчає вплив різних екологічних факторів на поведінкові реакції і динаміку фізіолого-біохімічних процесів, на динаміку і чисельність популяцій риб, розробляє методи обліку їх запасів і прогнозування уловів, що у сучасних умовах дозволяє забезпечити науково обґрунтовану і ефективну організацію високопродуктивного і раціонального рибного господарства.

У зв'язку із специфікою об'єкта досліджень, іхтіологія досить тісно пов'язана з галузями знань, спрямованими на вивчення гідрологічних процесів, фізико-хімічного режиму, флори і фауни гідроекосистем, що дозволяє визначити величини, які характеризують рибопродуктивність конкретних акваторій.

Становлення і розвиток іхтіології як науки, накопичення і поглиблення знань про рибу покликали до життя і призвели до виділення окремих самостійних дисциплін, серед яких найбільш диференційовані – біохімія і фізіологія риб, анатомія риб, ембріологія і екологія риб, сировинна база рибної промисловості, рибництво і промислове рибальство, іхтіопатологія і іхтіотоксикологія, селекція і гібридизація риб, технологія рибних продуктів, економіка рибного господарства. Очевидно, що певна частина наведених вище дисциплін належить до галузі знань прикладного характеру і має господарське значення для людства, але окремі дисципліни мають суттєву теоретичну значимість.

З метою покращання якості і розширення асортименту рибної продукції, поряд із подальшим удосконаленням промислу в океанах і морях, передбачається досить перспективним підвищення ефективності використання континентальних водойм різного походження і цільового призначення. Реалізація цього напряму вимагає дійової охорони і оптимізації

умов природного відтворення рибних запасів, що необхідно сполучати із ефективним регулюванням промислу.

В умовах зростального антропогенного впливу на природні і штучні гідроекосистеми, оптимізація природного відтворення риб досить значима, але без штучного розведення низки цінних промислових видів риб і вирощування життєстійкої молоді вирішення загальної проблеми не передбачається реальним.

У цьому зв'язку виправданим і доцільним буде забезпечення риборозведення інтенсивного типу, використання можливостей акліматизації і реакліматизації цінних видів риб і кормових гідробіонтів, що вимагає досить значного обсягу спеціальних теоретичних знань і практичних навичок з іхтіології.

Рибні ресурси й тепер є найголовнішим багатством наших водойм, протягом усієї історії людства потреба у рибній продукції ніколи не зменшувалась. За даними ФАО (комітет Організації Об'єднаних Націй з питань харчування і сільського господарства), світовий улов риби становить понад 96 млн тонн за рік. Отже, перед людиною постає завдання посилення експлуатації водних ресурсів на основі їх раціонального використання. Основна роль у рибному промислі призначена морям та океанам, а частка прісноводного рибальства у світових обсягах рибоздобичі не перевищує 8 відсотків. До того ж прісні водойми сьогодні перебувають під значно більшим негативним антропогенним впливом як на різноманіття риб, так і на обсяги продуктивності водойм.

Сьогодні є очевидною необхідність раціоналізації і оптимізації промислу в океанах, морях і континентальних водоймах. До того ж доцільно враховувати актуальність проблеми переходу від "полювання", яким фактично є сучасний промисел, незважаючи на те, що він має регламентований характер, до керованого рибного господарства. Така трансформація не є реальною без фундаментальних знань у галузі іхтіології, без їх відбиття у теоретичних і прикладних дисциплінах, які прямо або опосередковано визначають сучасний стан і перспективи розвитку рибного господарства у локальному плані та у планетарних масштабах.

Згідно із стратегією розвитку рибного господарства України необхідно ефективно освоїти понад 700 тис. га водосховищ, 400 тис. га лиманів, озер та ставів, нарощувати промислові запаси, поліпшувати видовий склад риб, довести обсяги вилову товарної риби у прісних водах не менше 50 тис. тонн на рік.

З ІСТОРІЇ ІХТІОЛОГІЇ

З появою людини на Землі основним засобом виживання було полювання на диких тварин та добування риби. Людство здавна використовує водні об'єкти й насамперед рибу як найважливіший, а часом і основний компонент харчування. Добування риби та інших тварин і рослин – одне з найдавніших занять людини.

Уже за 300 тис. років до нашої ери людина добувала рибу списом або звичайними стрілами з лука. У "кухонних курганах" стоянок доісторичної людини, як правило, знаходять кістки риби і раковин молюсків. У багатьох країнах світу знайдені різні настінні зображення риби та інших водних тварин, наприклад, наскальні малюнки риби з берегів р. Урал і бухти Ая (Росія), що дозволяють навіть встановити їхню видову приналежність (рис. 1).

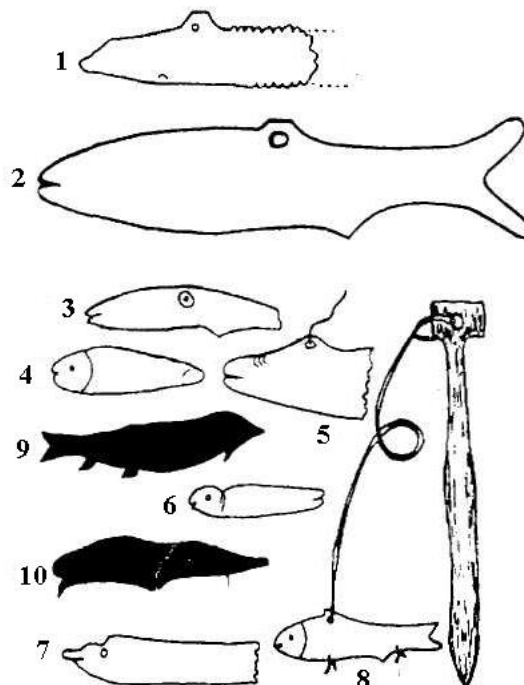
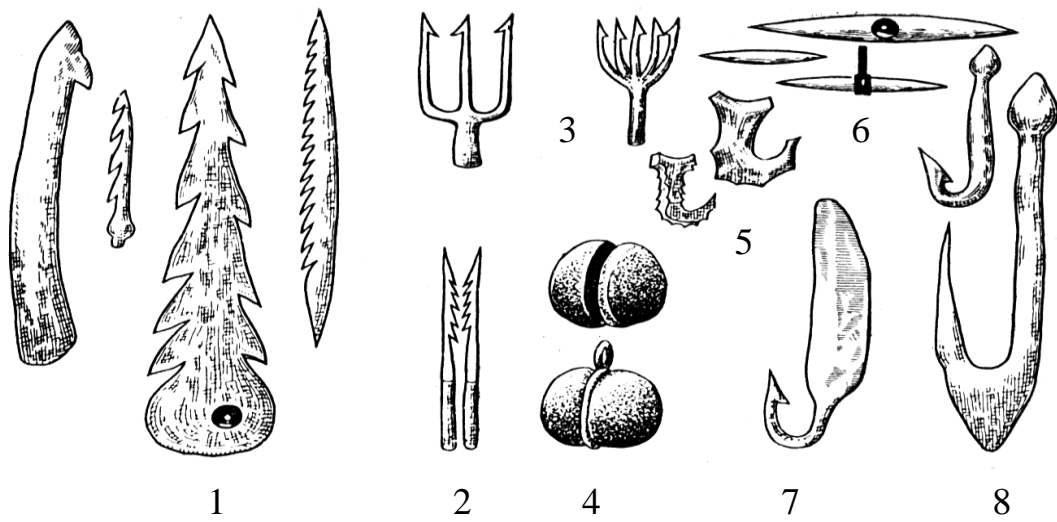


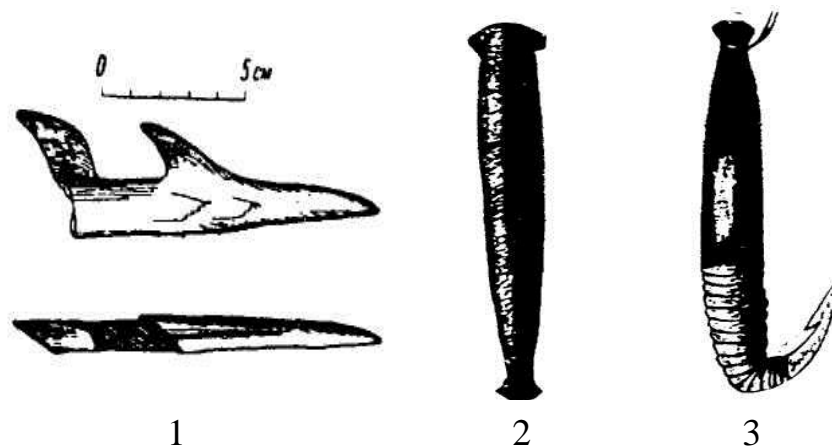
Рис. 1. Наскальні рисунки з берегів р. Урал:

1-8 – кам'яні рибки (вироби древніх риболовів); 9 – висічене на скалі бухти Ая зображення нерти; 10 – зображення осетра (за Козловим В. І., 2002 р.)

Виникнення рибальства як особливої галузі господарської діяльності відбулося в мезоліті приблизно за 9 тис. років до нашої ери. У розкопках цього та більш пізнього періодів постійно зустрічаються різні рибальські пристосування (рис. 2).



а



б

Рис. 2. Древні засоби для ловлі риби:

а – рибальські пристосування в мезоліті за 9 тис. р до н.е. (1 – гарпуни;

2 – наконечники стріл; 3 – ості; 4 – кам'яні важки; 5 – кремінні гачки;

б – давні форми гачків; 7 – бронзова блешня; 8 – кістяні гачки);

б – снасті риболовів новокам'яного віку Східного Сибіру (1 – кістяний наконечник гарпуна з берега р. Урал; 2 – кам'яна рукоятка; 3 – кістяний гачок у зборі) (за Козловим В. І., 2002 р.; Мельником О. П. та ін., 2008 р.)

Починаючи з 3600-3700 рр. до н.е. на папірусах Давнього Єгипту, настінних фресках зображені малюнки риб, де можна спостерігати лов риби, зокрема остями, а також показані процеси їх обробки – різання й сушіння (рис. 3).

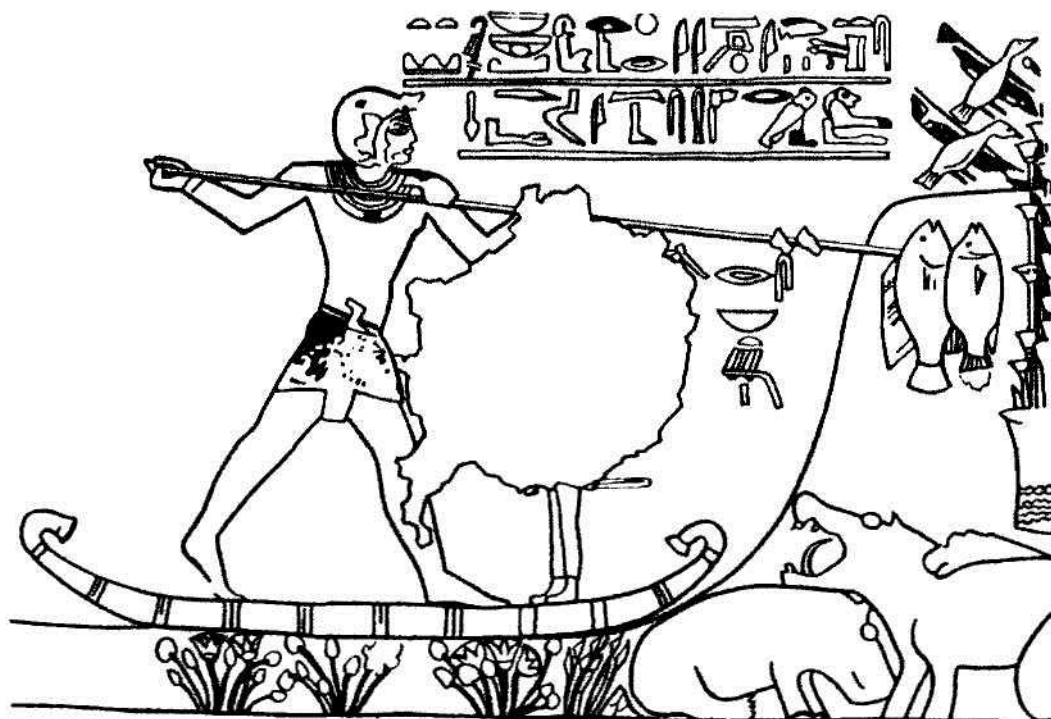


Рис. 3.

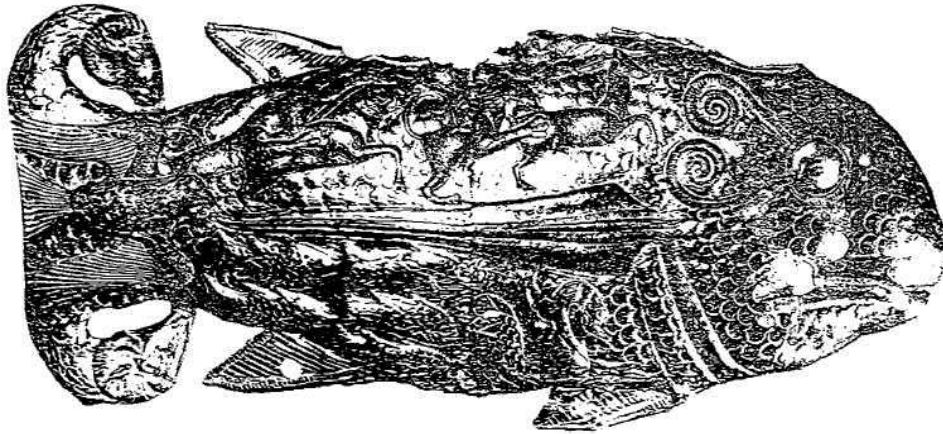
**Добування риби остями на папірусних човнах
у Давньому Єгипті (за Мельником О. П. та ін., 2008 р.)**

Історія багатьох держав, а також причини деяких географічних відкриттів, заселення нових районів, виникнення деяких міжнародних конфліктів стають більш зрозумілими, якщо враховувати прагнення народів ширше використовувати різноманітні водні біологічні ресурси різних районів нашої планети. Свідченням цього є знайдена золота пластинка-пряжка із зображенням риби в одному з численних скіфських курганів великої Скіфії, що знаходилась на території сучасної України (рис. 4).

Риба завжди відігравала велику роль у харчуванні народів, що населяли узбережжя морів, річок та озер. Населення практично всіх країн все більше включає в раціон харчування рибні продукти, а жителі деяких з них, насамперед Японії, значну частину білків тваринного походження одержують від рибного промислу. Добуту рибу люди використовували цілком, дещо в їжу, а дещо для забезпечення своїх побутових потреб. Наприклад, деякі народи Далекого Сходу виготовляли із шкіри риб водонепроникний одяг. Тому природно, що перші пізнання з іхтіології риб людина почала здобувати

завдяки рибальству. Вивчення риб перетворилось на науку дещо пізніше у зв'язку

з

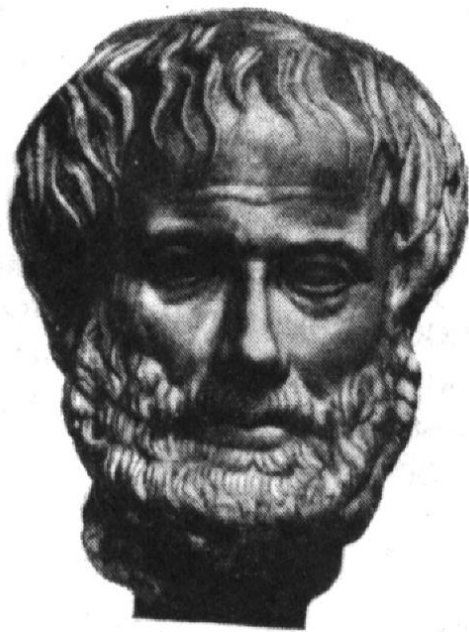


потребами порівняльної іхтіології.

Рис. 4. Золота пластинка-пряжка у вигляді риби, знайдена в одному із скіфських курганів України (за Козловим В. І., 1999 р.)

Рибоподібні і риби вивчалися першими науковцями вже в далекій давнині. Перший етап, з якого можна почати історію іхтіології як науки, що узагальнює знання свого часу про будову та існування риб, – це той період історії Давньої Греції, що пов'язаний з ім'ям великого грецького філософа і натураліста Аристотеля, який жив за три століття (384-322) до початку нашої ери (рис. 5).

Рис. 5. Аристотель (384-322 рр.) (за Мельником О.П. та ін., 2008 р.)



Докладне вивчення риб, цих різноманітних представників тваринного світу, було розпочато Аристотелем тільки 2-3 тис років тому.

До нього деякі філософи Греції згадували про тих чи інших риб і їхні ознаки, але тільки в Аристотеля можна знайти більш-менш систематизоване зведення тих даних про риб, що були доступні природознавству Давньої Греції, тому цілком правильно історію іхтіології, починати саме з Аристотеля. У своїй "Історії тварин" та інших збережених (на жаль, не повністю) творах Аристотель розділяє тварин на вісім груп. До однієї з перших чотирьох груп тварин, що мають забарвлену кров і охоплюють тип хребетних, він відносив і риб. Аристотель мав цілком точне уявлення про риб, яких він відокремлював і від водних хребетних, що дихали легенями (кити, тюлені тощо), і від безхребетних. Характерною ознакою риб він вважав зябра і плавці. Аристотель мав цілком вірні уявлення про скелет і зовнішню форму риб, їхні внутрішні органи, знав, що одні риби (акули і скати) є живородними, а інші – відкладають ікру. Аристотель описав 116 видів риб.

Вплив наукових творів Аристотеля в галузі природничих наук продовжувався близько двох тисяч років. Авторитет Аристотеля був настільки великий, і ним настільки повно були наведені у своїх працях усі дані, які можна було одержати під час вивчення природи і порівняно невисокого стану природничо-наукових знань його епохи, що його послідовники протягом довгого часу після нього зазвичай тільки переказували його праці і внесок у них нового був незначним.

Таким чином, оцінюючи значення Аристотеля в історії вивчення рибоподібних і риб, потрібно сказати, що ним закладено підвалини іхтіології, які протягом багатьох наступних століть після нього використовувались людством.

Незначний свій подальший розвиток іхтіологія отримала в часи Стародавнього Риму і Еллади, коли зросло практичне використання риб – римляни вирощували риб у лагунах і басейнах для кулінарних цілей, жителі грецьких поселень на берегах Чорного моря ловили хамсу й інших риб.

З введенням християнства, як пануючої релігії, створилися такі умови, за яких ніяка вільна думка не могла бути висловлена, усяке безпосереднє вивчення природи припинилося, і всі конкретні науки фактично майже припинили своє існування. Цілих 15 століть від початку християнської ери продовжувався цей застійний період. Наука замінилася схоластиком, за якої те чи інше питання вирішувалося не безпосереднім його вивченням, а шляхом кропіткого дослідження того, що про нього писали ті чи інші визнані тоді церквою авторитети, чи що говорилося про це в книгах "священного писання". Авторитет останнього вважався вирішальним і не підлягав сумніву під страхом спалення на багатті.

Твори Аристотеля, як незгодні з духом християнської догми, піддалися гонінню і знищенню і тільки завдяки арабам деякі списки його праць уникли

вогню, відігравши знову свою роль у наступний період розвитку науки, коли знову пробудився інтерес до безпосереднього вивчення природи.

З початком епохи Відродження (XVI ст.) іхтіологічна наука зробила великий крок уперед, на той період уже склалася багатовікова традиція створювати міжнародну наукову мову – термінологію на греко-латинському мовному матеріалі. Ця традиція була обумовлена значним впливом античних народів на розвиток усєї європейської науки, культури, мови.

Але тільки із середини XVI ст. починають здійснюватися дослідження риб й інших тварин, до того ж з'являються спроби описати зовнішню будову риб і створити їх систематику. Першими, хто в період епохи відродження безпосередньо займалися вивченням риб у природі з метою їх систематики, були Белон, Ронделе і Сальвіані.

Белон у своїй роботі "Про водних тварин" (1553 р.) на підставі власних зібрань описує 110 видів риб, з них багато риб східної частини Середземного моря, і виконує для того часу досить непогані малюнки.

Інший іхтіолог, сучасник Белона, паризький лікар Ронделе публікує майже одночасно з ним свої наукові роботи під заголовками "Книги про морських риб" (1554 р.), "Універсальна історія водних тварин" (1555 р.), у яких він подає опис 197 морських і 47 видів прісноводних риб басейну Середземного моря. Ці роботи відрізняються більш детальним описом, ніж у Белона, введенням в опис анатомічних ознак і кращих ілюстрацій риб.

Інший сучасник Белона римський лікар Сальвіані у своїй роботі "Історія водних тварин" (1554-1557 рр.) описує 92 види риб Італії, супроводжуючи свій опис художніми для того часу малюнками. Його робота, поступається в науковості двом першим, але для свого часу, книга безсумнівно, мала неабияке значення. Протягом сторіччя роботи трьох названих авторів були основними джерелами знань з іхтіології, що значно сприяли її подальшому розвитку.

Розширення міжконтинентальних зв'язків, початок бурхливої колоніальної політики і експансії значно підсилює інтерес до вивчення Америки та інших позаєвропейських країн, і численні колекції риб і інших тварин, настільки відмінних від європейських, стають предметом вивчення і поповнення музеїв приватних осіб, які почали тоді виникати.

Багатюща і своєрідна іхтіофауна нових країн сприяла розширенню світогляду іхтіологів і мала значний вплив на подальший розвиток іхтіології. З іншого боку, на розвиток зоологічних і іхтіологічних знань дуже позитивно впливало відкриття медичних шкіл і академій, де почалося ретельне вивчення анатомії скелету і внутрішніх органів та особливостей біології найбільш важливих представників європейської фауни, в тому числі і риб.

З іхтіологів XVII століття особливо виділяються два медики – Маркграф і Пізо, що жили в Бразилії і написали "Природну історію Бразилії" (1648 р.); четверта книга цієї історії присвячена винятково риbam. З інших іхтіологів заслуговують уваги Уіллуґбі і Рей, попередники реформи системи,

початої Ліннеєм, які написали свою "Історію риб" (1636 р.), де дається опис 420 представників іхтіофауни. В основу системи, створеної ними, певною мірою покладено й анатомічні ознаки.

XVIII століття ознаменоване роботами іхтіологів Петра Артеді, Марка Блоха і Ласепада. Найбільший внесок у розвиток науки про риб внесли роботи шведського іхтіолога Петра Артеді (1705-1734 рр.), особлива увага якого стосувалась систематики і біології риб. Петро Артеді був і товаришем по університету видатного натураліста Карла Ліннея. Незважаючи на своє коротке життя (помер у 29 років), він залишив помітний слід в історії іхтіології. Його книга "Іхтіологія" (рис. 6), яка складається з 5 частин, була першим класичним твором не тільки для свого часу, але і більш пізнього, що зробило величезний вплив на ряд видатних послідовників школи Ліннея і довгий час справедливо розглядалася як найбільш докладне дослідження риб. Таким чином, саме Петра Артеді можна вважати основоположником іхтіології як науки.

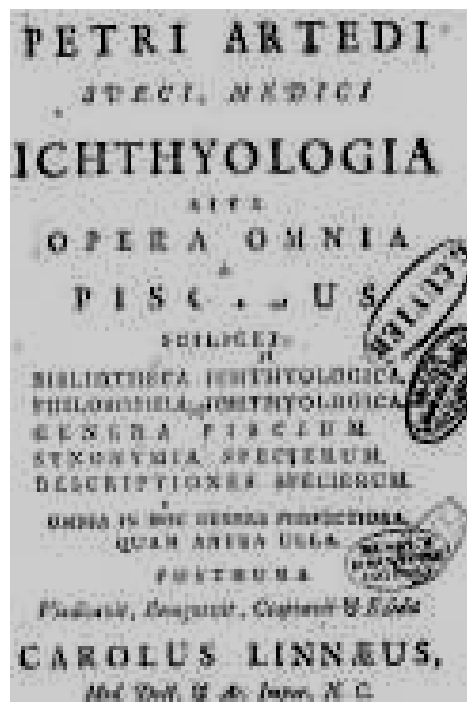


Рис. 6. Іхтіологія Петра Артеді (1705-1734 рр.)

(за Козловим В. І., 2002 р.)

Карл Лінней (1707-1778 рр.) вже після смерті Артеді включив його систему риб з деякими змінами у свою "Систему природи".

Із системи риб Артеді-Ліннея вже викидаються кити, і межі класу риб зовсім точно встановлюються. Роботи Артеді-Ліннея пошвавили дослідницьку роботу як у Європі, так й інших країнах, де численні учні і послідовники Ліннея невтомно стали вивчати флору і фауну. Деякі з них здійснювали подорожі з дослідницькими цілями у маловідомі країни, як

натуралісти входили до складу експедицій при кругосвітніх подорожах. Нагромадився величезний систематичний і зоогеографічний матеріал, опрацювання і зведення якого випало на долю Блоха і Ласепада.

Марко Блох став займатися іхтіологією у віці 56 років, працюючи до того хірургом-практиком. Він не тільки опанував іхтіологію, але і написав роботи, які довгий час вважалися класичними і були переведені на всі культурні мови того часу. Найголовнішою роботою вважається "Іхтіологія", у першій частині якої дається опис риб Німеччини – "Економічна природна історія риб Німеччини" (1782-1784 рр.), у другій – опис риб інших країн – "Природна історія іноземних риб" (1785-1795 рр.). Іхтіологія Блоха ілюстрована чудовими кольоровими малюнками.

Професор Музею природної історії у Парижі Ласепед написав книгу "Історія риб" у 5 томах (1798-1803 рр.). З Блохом і Ласепедом закінчився той період розвитку іхтіології як науки, коли найбільша увага приділялася зовнішньому описанню і систематиці риб.

Наприкінці XVIII сторіччя з'явилися роботи Галлера, Гюнтера і Кампера, об'єктом яких було вивчення нервової системи, органів чуття і електричних органів риб, зокрема і класична робота А. Монро – "Будова і фізіологія риб, порівняно з людиною та іншими тваринами".

XIX століття стало початком потужного розвитку природознавства, іхтіологія протягом цього відрізка часу збільшила свій зміст кількісно і якісно, як ніколи. Одним з найвидатніших іхтіологів, анатомів і натуралістів був француз Жорж Кюв'є (1769-1832 рр.), ідеї якого близько 50 років були панівними в науці. Кюв'є вперше докладно вивчив саме будову риб. У свою систему тваринного світу Кюв'є заклав основи порівняльної анатомії, запропонував принцип співвідношення органів, встановив знамениту теорію типів, що згодом піддалася істотним змінам, але у свій час виявилася дуже плідною для науки. Ж. Кюв'є встановив дивний для свого часу "принцип кореляцій", за яким кожен організм являє собою цілісну систему, до того ж жодну частину цієї системи не можна змінити, не викликавши зміни інших. Усі частини організму залежать у своїх проявах одна від одної, і ця взаємозалежність функцій визначає співіснування частин у середині цілого. Функціональна єдність організму розглядається як необхідна умова, що тільки і уможливорює існування живих істот. Форма і функція пов'язані нерозривно, і саме функція визначає будову органа.

Наступний вчений, після Кюв'є, – це знаменитий натураліст, іхтіолог, анатом і фізіолог Іоганн Мюллер (1801-1858 рр.), який заново переробив систему риб Кюв'є. З праць Мюллера, крім численних робіт з анатомії і систематичного положення рибоподібних і різних риб, найбільш важливими є: "Будова і межі ганоїдних риб", "Порівняльна анатомія міксінових", "Систематичні описи поперечноротих" та багато інших.

Зберігач Британського музею Гюнтер був ученим-іхтіологом, автором класичної праці у 8 томах: "Каталог риб Британського музею", що представив

огляд усіх риб, відомих науці в систематичному відношенні і зробив величезний вплив на розвиток систематичної іхтіології. Ним опрацьовані та описано риби численних морських і суходільних експедицій, а також нові представники дводишних риб. Ним уперше з великою повнотою дається опис іхтіофауни глибин моря і написаний прекрасний посібник з вивчення риб.

Бауленджер Г. був заступником Гюнтера по Британському музею. Його перу належать понад 300 наукових праць, що стосуються морських і прісноводних риб; численні його роботи присвячені іхтіофауні Африки, Південної Америки та інших країн. Ним розпочато переробку описів риб Британського музею і видана класична праця, що стосується колючеперих риб. Його класифікація риб є вдосконаленням і розвитком класифікацій, запропонованих Мюллером і Гюнтером. Г. Бауленджер видав посібник з іхтіології – "Риби", де наводяться основні поняття про рибу, її будову, біологію і систематику.

Наступник Бауленджера – директор Британського музею Ріген, автор численних монографій щодо найрізноманітніших риб різних басейнів як прісноводних, так і морських. Рігену, крім обробки в систематичному відношенні численних колекцій риб Британського музею і багатьох експедицій, належить ревізія найголовніших родин риб, встановлення родинних відносин між ними у світлі новітніх даних з їх будови, ембріології та еволюції.

З іхтіологів, що працювали в ХІХ столітті в Америці, варто згадати Луї Агассіца, автора "Природної історії прісноводних риб Америки" і "Дослідження викопних риб", а також численних робіт з нині існуючих і викопних риб Америки.

Перші наукові дані про риб колишньої царської Росії відносяться до кінця ХVІІІ сторіччя, часів перших академіків Російської академії наук, що описували у своїх подорожах і спеціальних роботах різних представників російської іхтіофауни. Серед них були С. Крашенінников, І. Лепехін, П. Паллас та інші.

Перше велике наукове дослідження риб пов'язане з іменем С. Крашенінникова – учасника Великої північної експедиції (1732-1743 рр.) під керівництвом В. Берінга. За період перебування на Камчатці С. Крашенінников зібрав великий матеріал і видав працю "Опис землі Камчатки", описавши багатьох риб і приділивши увагу їх морфологічним і біологічним особливостям.

Лепехін І., як один з учасників Великої академічної експедиції (1768-1774 рр.) дослідив і описав в "Денних записках подорожі по різних провінціях Російської держави в 1768-1769 рр." й інших роботах іхтіофауну р. Волги, рибний промисел на Білому морі й на Новій Землі, опублікував дані про риб річок Обі й Північної Двіни.

Паллас П., який здійснював мандрівки Сибіром, Забайкаллям і Центральною Росією, описав 300 видів морських і прісноводних риб у своїй

класичній для того часу книзі "Zoographia Rosso-Asiatica". Палласом надруковані "Подорож по різних губерніях російської держави" і низка інших робіт у виданнях Російської академії наук і в закордонних виданнях, у яких описуються риби Росії та даються стислі відомості з їх біології.

З російських учених, що вивчали риб Росії в XIX та на початку XX ст., слід відзначити К. Бера, М. Данилевського, К. Кесслера, М. Кніповича, Г. Нордмана та К. Ейхвальда.

Нордман здійснив у 30-х роках подорож півднем Росії, Закавказзям і навів перший ґрунтовний опис риб водойм вказаної місцевості, супровідний атласом чудових малюнків, під заголовком "Спостереження над фауною Чорного моря".

Бер і Данилевський узагальнили зібрані ними матеріали про іхтіофауну (1851-1870 рр.) у 9-томному виданні "Дослідження стану рибальства в Росії". Їх дослідження стосувались способу життя промислових риб і рибного господарства промислових районів. У результаті було розроблено науково-обґрунтовані заходи щодо охорони рибних запасів і рекомендації з ведення раціонального промислу в річках і прибережних ділянках Каспійського, Азовського, Чорного й інших морів.

Ейхвальд описав каспійсько-кавказьку іхтіофауну, цілу низку викопних риб і опублікував "Описову палеонтологію".

Кесслер зробив вагомий внесок своїми численними працями із систематики і біології риб, переробивши усі відомі на той час джерела з іхтіології в майже сучасному дусі.

Однак провідна роль у створенні науково-промислового напрямку в іхтіології належала саме М. Кніповичу (період досліджень з 1898 по 1927 рр.). Він очолив першу морську Мурманську науково-промислову експедицію (1898-1908 рр.) на науково-промисловому судні "Андрій Первозваний". Учасникам експедиції вдалося обґрунтувати можливість широкомасштабного тралового промислу тріски й камбали в Баренцевому морі, і із цього часу тут почав розвиватися морський промисел. Каспійські (1904, 1912-1913 і 1915 рр.) і вже в радянський час азово-чорноморські (1922-1927 рр.) експедиції, очолювані М. Кніповичем, були визначною іхтіологічною школою для молодих науковців.

Підкреслюючи провідну роль М. Кніповича в розвитку науково-промислового напрямку в іхтіології, створенні рибогосподарської та іхтіологічної науки, варто назвати його видатних послідовників XX ст. – Л. Берга, В. Солдатова, П. Шмідта, О. Державіна, Є. Суворова, І. Правдіна, С. Аверінцева, П. Борисова, Г. Монастирського, С. Крижанівського, В. Лебедева, В. Васнецова, Г. Лінберга, О. Световідова, Т. Расса, Г. Нікольського, П. Мойсеєва, Ю. Марті, С. Зуссер, О. Микулина та багатьох інших.

Найбільший внесок у розвиток іхтіології зробив академік Л. Берг (1976-1950 рр.) (рис. 7).



Рис. 7. Берг Л. С. (1876-1950 рр.)

Його справедливо називають головою радянської іхтіологічної школи, ним опубліковано понад 700 робіт, його праці "Риби прісних вод СРСР і суміжних країн", "Система рибоподібних і риб, що нині живуть, і викопних" і багато інших є настільними книгами кожного іхтіолога. Академіком установлено й уперше описані 17 родів, 38 видів і 51 підвид риб.

Із сучасників і послідовників Л. Берга варто відзначити ще одного видатного іхтіолога Г. Нікольського (1910-1977 рр.), автора багатьох цінних наукових робіт та досліджень із систематики, біології та екології риб (рис. 8).

Рис. 8. Нікольський Г. В. (1910-1977 рр.)

Ним написано низку книг, актуальність яких незаперечна і нині, зокрема "Спеціальна іхтіологія" (1971 р.), "Екологія риб" (1974 р.), "Теорія динаміки стада риб як біологічна основа раціональної експлуатації відтворення рибних ресурсів" (1974 р.) та багатьох інших.

Розвитку іхтіології сприяли також роботи інших великих учених – В. Солдатова, дослідника лососевих і осетрових риб; П. Шмідта, автора багатьох робіт про риб далекосхідних морів; О. Державіна, що описав осетрових й

лососевих Каспійського моря; Є. Суворова, І. Правдіна й С. Аверінцева, що створили підручники й методичні посібники з іхтіології; П. Борисова, який досліджував іхтіофауну річок Сибіру та розробив основи лову каспійської кільки із залученням електричного світла; Г. Монастирського, що розробив методи визначення віку й темпу росту риб, а також виявив закономірності, пов'язані з оцінюванням стану їх запасів.

Україна, перебуваючи в ХХ ст. в складі єдиної радянської держави, мала також значну плеяду видатних іхтіологів, дослідження яких стосувались переважно саме іхтіофауни українських водойм. Серед них слід згадати Д. Белінга, Д. Третьякова, А. Нікольського, В. Владимірова, І. Короткого, П. Павлова, В. Брюзгіна, Г. Мельничука, К. Бугая, В. Пін-чука, П. Сухойвана, І. Дячука, В. Жукінського, М. Ковалю та інших.



Рис. 9. Белінг Д.
(1882-1949 рр.)
(за Мельником О. П.
та ін., 2008 р.)

Особливо слід відзначити дослідника риб України, професора-іхтіолога Д. Белінга (рис. 9), який працював у Київському ветеринарному інституті (1922-1931 рр.), що пізніше увійшов до структури нинішнього Національного університету біоресурсів і природокористування України.

Академік АН України Д. К. Третьяков під час роботи досліджував будову органів чуття риб, зокрема їх сейсмоденситетну систему, написав визначник прісноводних риб іхтіофауни внутрішніх водойм (рис. 10).

Іхтіолог П. І. Павлов (1898-1970 рр.) написав низку робіт, серед яких "Сучасний стан запасів промислових риб Нижнього Дніпра і Дніпровсько-Бузького лиману і їх охорона" (1964 р.).

Слід згадати також про іхтіолога М. Д. Білого (1900-1972 рр.), який встановив закономірності росту прісно-водних риб, залишивши нам книгу "Загальні закономірності росту риб".

Владіміров В. І. (1911-1976 рр.) досліджував умови розмноження риб пониззя Дніпра, Дністра та Дунаю. Уточнив систему біологічної класифікації риб, розробив концепцію різноякісного раннього онтогенезу у риб, описав критичні періоди розвитку їх личинкових стадій та ін. У співавторстві із П. Г. Сухойваном і К. С. Бугайом написав у 1963 р. книгу "Розмноження риб в умовах



Рис. 10. Третьяков
Д. К. (1878-1950 рр.)

зарегульованого стоку річки" тощо
(рис. 11).

Сучасна історія іхтіологічних досліджень вже незалежної України після 1992 р. створюється руками іхтіологів, що проводять дослідження в структурі науково-дослідних установ НАН України (Інститути гідробіології, зоології

ім. І.І. Шмальгаузена та біології південних морів), УААН (Інститут рибного господарства), Держкомрибгоспу (ПівденНІРО та АзЧерНІРО), в університетах аграрного і біологічного спрямування (КНУ ім. Т. Шевченка, НУБіП України, Херсонський ДАУ та інші).



Рис. 11.
**Владіміров В.І. (1911-
1976 рр.)**

З нарису розвитку іхтіології виявляється, що, проникнувши на терени колишньої Росії та України порівняно пізно, і головним чином спочатку за допомогою іноземних учених, іхтіологічні знання надалі нагромаджувалися тими ж шляхами, що і за кордоном. Переважно роботи із систематики і поширення риб, до яких потім приєднуються роботи порівняльно-анатомічні, ембріологічні, біологічні, екологічні та промислово-рибогосподарські, які диктувались розвитком вилову і виробництва рибної продукції в Російській Федерації і Україні.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Дайте визначення іхтіології як науки, її мета і задачі.
2. Назвіть основні етапи розвитку іхтіології і надайте стисло характеристику.
3. Назвіть видатних учених-іхтіологів минулого і охарактеризуйте їх вклад у розвиток науки.
4. Назвіть видатних учених-іхтіологів сучасності і охарактеризуйте їх вклад у розвиток науки.
5. Хто вони провідні вчені-іхтіологи України XIX-XX ст.?

Розділ I

ПОХОДЖЕННЯ ТА БУДОВА РИБОПОДІБНИХ І РИБ

1.1. Гідросфера і гідробіонти

Гідросфера. Риби, що є предметом або об'єктом вивчення, значно відрізняються від інших класів хребетних тварин. Ця обставина зумовлена специфічними особливостями середовища перебування, що безпосередньо вплинуло й визначило характер їх філогенезу й досить чітко проявляється в онтогенезі. Очевидно, що середовищем перебування риб є гідросфера, а це пояснює об'єктивну необхідність певних знань про акваторії планети Земля.

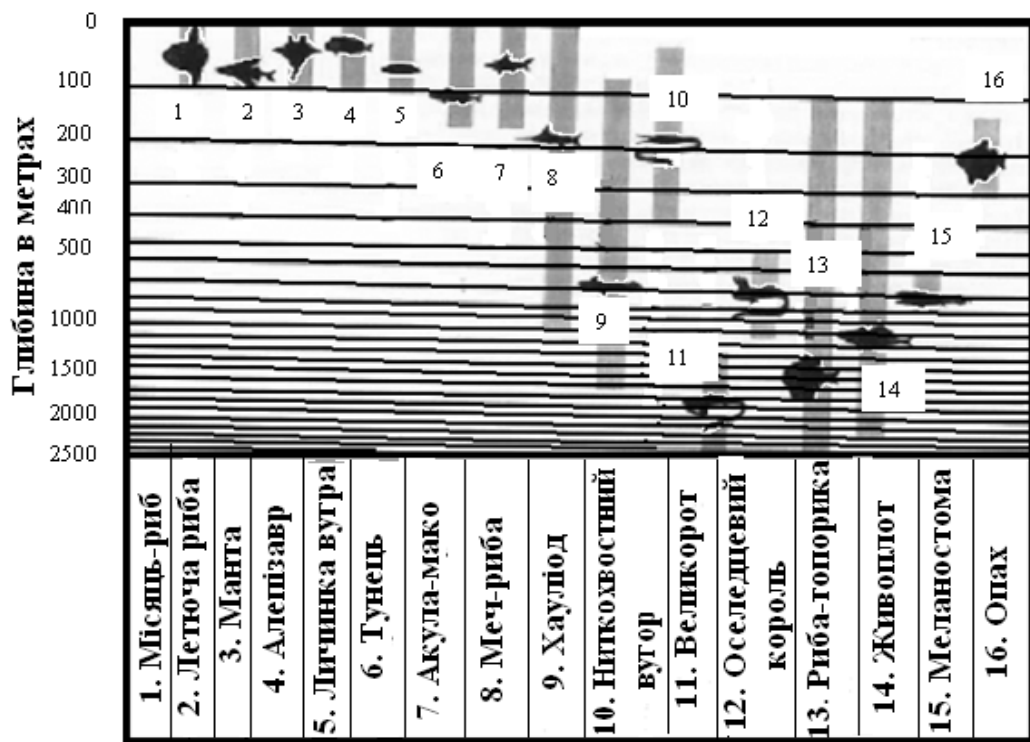
За твердженням різних авторів гідросфера – водна оболонка планети, що покриває сушу, займає 71% її поверхні й представлена Світовим океаном (361 059 тис. км²), континентальними водоймами (391 тис.км²) і підземними водами. Гідросфера населена живими організмами від поверхні до максимальних глибин – флорою й фауною, що належать до різних таксономічних груп рослинного і тваринного світу, серед яких риби домінують і викликають найбільший практичний інтерес. Фізико-хімічні властивості води в різних регіонах планети мають суттєві розбіжності, що забезпечує оптимальні умови перебування певних груп гідробіонтів. Ці особливості води обумовлені високими розчинювальною здатністю та питомою теплоємністю, низькою теплопровідністю, здатністю до опріснення під час замерзання.

Світовий океан складається з відкритих акваторій або власне самого океану і його частин, які по-різному вклинюються в континенти.

Моря, які мають широке сполучення з океанами, називають *окраїнними*, а моря, що глибоко врізаються в сушу й сполучені з океаном протоками, *внутрішніми*.

Поширення різних форм життя у водних екосистемах, зокрема риб, обумовлено різними факторами, серед яких глибини досить значимі (рис.12а), що визначає вертикальну їх стратифікацію.

Периферична частина Світового океану розташована на материковому плато, що визначає досить плавне зниження дна й наростання глибин. У спеціальній літературі поряд з поняттям материкове плато можна зустріти такі терміни: континентальне плато, материкова відмілина (ідентично припускає й мілководну зону до глибини 200-600 м від берега), материковий схил та океанічне ложе (рис. 12б). У геологічному плані це все продовження материка або частина його поверхні, що покрита водою. Ширина цієї області в різних частинах планети коливається від 70 до 1200 км.

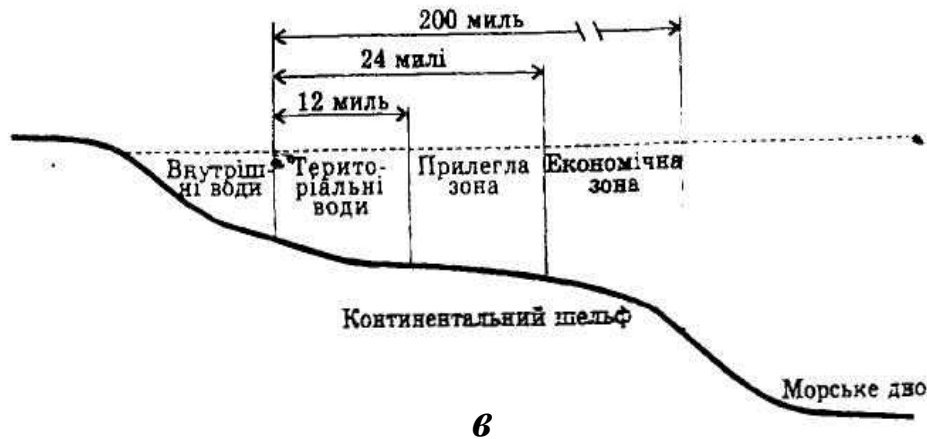


а



б

Рис. 12. Екологічна зональність Світового океану, континентального шельфу морських водойм і розподілу риб за глибиною:
 а – зональність розподілу риб океанічних і морських вод за глибиною існування; б – екологічна зональність океанічних і морських вод
 (за Альбертом Дженсенем, 1994 р.; Романенком В. Д., 2001 р.)



6

Закінчення рис. 12:

в – територіальний поділ континентального шельфу океанічних і морських вод (за Альбертом Дженсенем, 1994 р.; Романенком В. Д., 2001 р.)

Плато у свою чергу досить неоднорідне й умови перебування на різних його ділянках досить своєрідні, що дозволяє виділити характерні зони – супралітораль, літораль, псевдоабісаль.

Супралітораль, що іноді називають зоною прибою – частина берега, розташована вище рівня припливів і зволожуючих бризів, що виникають у результаті вітрових і хвильових явищ. Основні мешканці – земноводні організми, що володіють здатністю тривалий час існувати без води. Фауна представлена личинками хірономід, кліщами, бокоплавами, крабами, деякими видами риб.

Літораль – верхня межа зони визначається рівнем води під час максимального відливу, а нижня – глибинами, нижче яких відсутні зелені, фотосинтезуючі рослини. Тут найбільш інтенсивно розвинена флора й фауна морів, представлені практично всі типи безхребетних і багато рослин. Такий багатий склад прояву життя обумовлено сприятливими умовами для фотосинтетичної діяльності зелених рослин, високим вмістом кисню розчиненого у воді й достатком їжі для тваринних організмів.

Псевдоабісаль – представлена частиною шельфу, де відсутні рослини. Верхня межа проходить на глибинах від 50 до 200 м, а нижня – на 500-600 м. Населення представлено обмеженою кількістю видів, кількісний і якісний склад угруповань досить варіабельний.

Континентальне плато закінчується континентальним гребенем, за яким іде материковий або континентальний схил – *батіаль*, що простирається до глибини від 1,7 до 4,0 км. Особливістю континентального зламування є виражена розчленованість рельєфу.

На глибинах від 6 до 7 км простирається ложе океану або *абісаль*, далі в міру зростання глибин розташована *ультраабісаль* із максимальними глибинами океану.

Стосовно континентальних водних екосистем виділяють традиційно два біотопи: *пелагіаль* фігурально – це товща води й *бенталь* – дно водойм. Біотопи найтіснішим чином поєднані з біоценозами, які являють собою історично сформовані комплекси флори й фауни, пов'язані з певним середовищем і взаємозалежні досить вираженими взаєминами. Біоценози є динамічними системами, тривалість їх існування різна, вони мають добре виражену здатність до трансформацій.

Розглядаючи водні маси океанів і морів у горизонтальному напрямку, виділяють такі дві області: *прибережну* або *неритичну*, що розташована над материковим плато й *океанічну*, прилеглу до материкового схилу й ложа.

За міждержавних стосунків враховується дещо інша зональність водойм. Зокрема застосовують поділ на дві зони: *континентальний шельф*, води над яким належать певним державам, та *морське дно*, води над яким не належать ніяким державам (рис. 12в). Над континентальним шельфом виділяють *внутрішні води*, *територіальні води* (12-мильна зона), *прилеглі води* (24-мильна зона), *виключна економічна зона* (200-мильна).

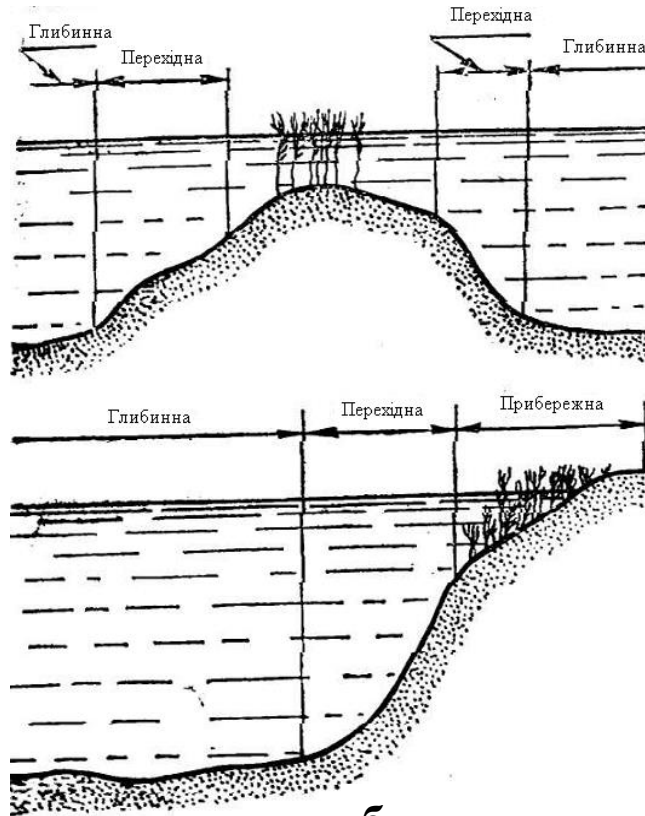
Трохи інша стратифікація характерна для дна озера і його водних мас (рис. 13а). Стосовно озер, то водні маси в межах озерної чаші (узбережжя, підводна тераса, звал і котел) представлені наступними зонами: *прибережною* (узбережжя; узбережжя, що омивається; узбережжя, що затоплюється), *літоральною* (з напівводними, плавучими і заглибленими рослинами), *субліторальною* (перехідною) та *профундальною* (верхньою і нижньою). Окрім названих виділяють також і *пелагічну* зону, що охоплює віддалену від берега акваторію за вертикаллю й горизонталлю.

Більшість авторів для бенталі озера виділяють такі вертикальні зони: *літораль*, *сублітораль*, *профундаль*, кожна з яких має характерні ознаки.

Літораль – ділянка дна покрита водною рослинністю, нижня межа зони обмежена глибинами від 3 до 7 м, характеризується високою чисельністю й досить значними біомасами флори й фауни, що поєднується з високою видовою розмаїтістю рослинного й тваринного світу.



а



б

Рис. 13. Екологічна зональність континентальних водойм:
 а – екологічна зональність озера; б – екологічна зональність водосховища;
 (за Пономарьовим Ю. Б., Линником В. Я., 1983 р.; Романенком В. Д., 2001 р.)



в

Закінчення рис. 13:

в – екологічна зональність річкової системи (за Пономарьовим Ю. Б., Линником В. Я., 1983 р.; Романенком В. Д., 2001 р.)

Сублітораль – ділянка дна із глибинами від 10 до 12 м, характеризується крутим схилом, що пояснює відсутність вищих водяних рослин, що забезпечують значною мірою прозорість води.

Профундаль – ложе водойми, що характеризується максимальними глибинами, слабким перемішуванням водних мас, що визначає відносну сталість основних параметрів середовища. Переважають мулисті відкладення, типово низький вміст кисню й сталість термічного режиму.

Для створених людиною водосховищ додатково виділяють *прибережну*, *перехідну* та *глибоководну* зони (рис. 13б). У річковій системі існують такі поняття як *водозбірна площа*, до якої входить наземна частина (*вододіл*, *плакор*, і *брівка*) та безпосередньо *річкова долина* (*надзаплавні тераси* і *ложе*). В свою чергу ложе річки складається із *заплави* і *корінного русла*, яке включає *ріпаль* і *медіаль* (рис. 13в).

Гідробіонти. Основним компонентом живих організмів, які належать до розглянутої групи, є вода й ця особливість носить загальний, деякою мірою закономірний характер для флори й фауни біосфери, знаходячи своє максимальне вираження в гідробіонтів. Однак для організмів, життя яких пов'язане з гідросферою, це ще й середовище існування. Звідси й узагальнення – *гідробіонти* або представники флори й фауни, які живуть постійно або проводять частину свого життя у воді, і визначають значною мірою умови існування риб, які в свою чергу теж є гідробіонтами.

У зв'язку із наведеним вище диференціюванням і зональністю гідросфери за різними глибинами розрізняють також і окремі біологічні групи організмів.

Планктон – представлений сукупністю організмів рослинного й тваринного походження, які живуть у товщі води. Термін своїм походженням зобов'язаний грецькому *planktos*, що означає ширяючий, а стосовно до гідробіонтів – завислі у товщі води. Для планктонних організмів характерно повна відсутність спеціалізованих органів руху або якщо такі є, то вони дуже погано розвинені й не можуть активно протистояти масам води, що рухаються.

Планктон – це збірне поняття, що містить у собі характерні групи організмів об'єднані не тільки певною схожістю, але й розрізняються між собою. *Фітопланктон* – поєднує рослинні організми, представлені різними водоростями. *Зоопланктон* – це тваринні організми, основу яких становлять певні безхребетні тварини. *Бактеріопланктон*, що очевидно й впливає з терміна, представлений бактеріями, які живуть у водних екосистемах практично всієї гідросфери.

Для забезпечення ширяння в товщі води планктонні організми мають жирові краплі, велику кількість води в складі органів і тканин, відносно малі розміри й велику питому поверхню тіла, що поєднується з наявністю щетинок, шипів, виростів, малою кількістю важких компонентів у скелетних утвореннях, наявністю газових і жирових включень.

В океанах і морях, лиманах і солонуватоводних континентальних водоймах, прісних водах живуть різні планктонні організми. Це обставина, причиною якої є різне відношення планктонних організмів до рівня мінералізації води, призвела до розподілу планктону на прісноводний, солонуватоводний і морський. Поряд із цим планктонні організми розділяють на групи залежно від їх розмірів:

1. Організми довжиною понад 100 см;
2. Організми довжиною від 10 до 100 см;
3. Організми довжиною від 1 до 10 см;
4. Організми довжиною від 50 мкм до 1 мм;
5. Організми довжиною меншою 50 мкм.

У товщі води, поряд із планктоном, у завислому стані перебувають відмерлі рослини, трупи тварин, мінеральні частки. Спільність цих компонентів і планктону отримало загальну назву *сестон*.

Викладене вище переконує в тому, що гідросфера представлена різноякісними водними масами, однак фізично загальним для водних мас є наявність суттєвого поверхневого натягу води. у результаті утворюється поверхнева плівка води, де живуть організми із загальною назвою *нейстон*, поверхня тіла яких не змочується. Організми, що живуть у товщі води глибиною до 5 см від поверхні об'єднані загальним поняттям *гіпонеїстон*. Планктонні організми, частина яких перебуває поза водою, об'єднані поняттям *плейстон*. Риби, ссавці, головоногі молюски з добре розвинутою м'язовою системою, здатні активно переміщатися в товщі води, протистояти рушійним масам води, переборювати значні відстані, утворюють *нектон*.

Дно акваторій або підстильні їх ґрунти, над якими розташовані водні маси, є місцеперебуванням флори й фауни та мають істотне значення в житті іхтіофауни. Ці організми об'єднані загальним поняттям *бентос*, у складі якого розрізняють *фітобентос*, представлений організмами рослинного походження й *зообентос*, представлений організмами тваринного походження.

До складу зообентосу входять прикріплені форми, що ведуть осідлий спосіб життя і не володіють здатністю до переміщення. Завдяки руху водних мас вони одержують принесену водою їжу, їхні яйцеклітини, передличинки й личинки переміщуються з водними масами, освоюючи нові площі. Поряд із цим до складу зообентосу входять організми, які мають слабку рухливість, а також такі, що володіють здатністю до відносно швидкого руху на ґрунті й плавання в придонних шарах.

Матеріали цього розділу переконують у різноманітності гідросфери, умов перебування гідробіонтів і достатній специфіці її мешканців. Іхтіофауна, як один з компонентів біогідросфери, викликає найбільш значний теоретичний і практичний інтерес. Сучасні технології ще далекі від досконалості, а величезна кількість продукованих людством відходів, які прямо або опосередковано акумулюються гідросферою, змінюючи фізико-хімічні характеристики акваторій, негативно впливають на гідробіонтів і, зокрема, на рибу. Необхідна екологізація навчальних видань з метою пізнання можливостей існування певних іхтіоценозів, а також їх біологічної продуктивності за таких умов.

Отже, сучасні іхтіологічні дослідження й підготовка фахівців з іхтіології повинні бути тісно пов'язані з динамікою абіотичних і біотичних параметрів гідросфери, характером антропогенних впливів на водні екосистеми, аналізом результативних показників, придатністю середовища існування вимогам, які визначаються видоспецифічними особливостями риб.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Охарактеризуйте екологічну зональність океанічних і морських водойм.
2. Охарактеризуйте екологічну зональність озера.
3. Охарактеризуйте екологічну зональність річки і водосховища.
4. На які групи розділяють планктонні організми залежно від розміру?
5. Що таке гіпонейстон?

1.2. Походження та місце рибоподібних і риб у загальній системі тварин

1.2.1. Місце рибоподібних і риб у системі тваринного світу

Жива природа планети представлена флорою і фауною, яка перебуває в тісному взаємозв'язку, утворює різного рівня таксономічні угруповання, систематично по-різному визначається, що залежить від критеріїв, покладених в основу віднесення видових та інших угруповань до конкретної таксономічної категорії.

У складі фауни планети, що представлена системою таксономічних груп, виділяють безхребетних і хордових (хребетних), поєднуючи їх загальною назвою – тварини, розглядаючи досить розширено загалом як тваринний світ. Не зупиняючись на тлумаченні й не дискутуючи з цього питання з іншими авторами відзначимо, що риби у системі саме серед хребетних тварин займають найнижче положення, що базується на особливостях їхньої будови.

Таке положення не є результатом суб'єктивного судження, покладеного в основу диференціювання лише для практичної зручності, пов'язаної з визначенням місця рибоподібних і риб у системі тваринного світу. Об'єктивно рибоподібні і риби належать до типу хордових (Chordata), що обумовлено наявністю хорди, як головної систематичної ознаки. Хорда візуально сприймається як еластичний горизонтальний стовп, що виконує функції каналного осевого або внутрішнього кістяка, і для більшості риб заміщується хребтом.

Далі в системі рибоподібних і риб відносять до підтипу хребетних (Vertebrata) або черепних (Craniata). Серед загальної кількості видів хребетних тварин надклали рибоподібних (Marsipobranchii або Cyclostomes) і риб (Pisces) разом становлять 48,1%, класи земноводних (Amfibia) – 6,0%, плазунів (Reptilia) – 14,4%, птахів (Aves) – 20,7% та ссавців (Mammalia) – 10,8% (рис. 14).

Розглядаючи систематичні аспекти сучасної іхтіології, доцільно звернути певну увагу на таке поняття, як вид – основу сучасної систематики взагалі й риб зокрема.

За визначенням Г. Нікольського (1980), під *видом* варто розуміти співтовариство вільно схрещуваних організмів, які володіють здатністю увесь час обновлятися, що відбувається завдяки смертності серед старих особин і народження молодих особин. Для виду характерна відносна стабільність будови (функцій) органів і способу життя особин, які входять до складу виду. Ця особливість виробляється в процесі філогенезу як здатність адаптації до середовища перебування.

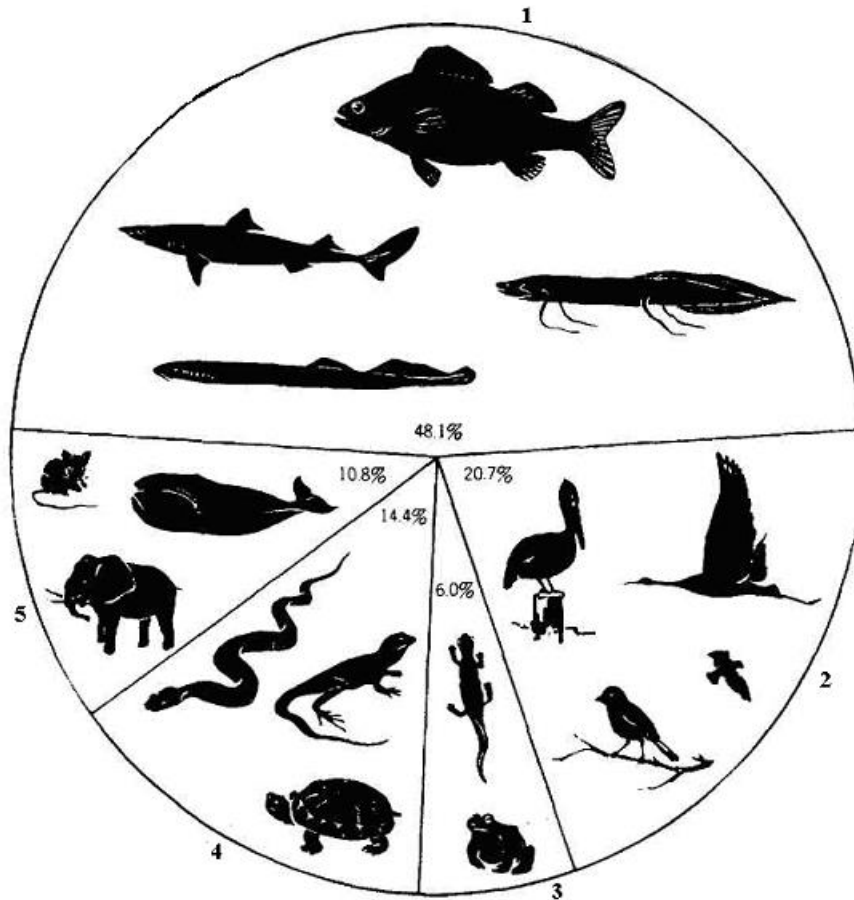


Рис. 14. Питома вага рибоподібних і риб за кількістю видів серед хребетних тварин:
 1 – риби, 2 – птахи, 3 – земноводні, 4 – плазуни, 5 – ссавці
 (за Карлом Леглером та ін., 1977 р.)

Вид і середовище є єдиним цілим, тільки за певних якісних і кількісних параметрів конкретного середовища можливе існування конкретного виду в межах природного ареалу. Таким чином, очевидно, що характерні ознаки виду відбивають пристосування до певних умов існування. До того ж варто підкреслити, що окрема особина, віднесена до певного виду, як правило, не відбиває всіх властивостей, характерних для цього виду.

Вид – це безліч особин, для яких характерна безперервна змінюваність вікових груп, сам характер змінюваності досить динамічний, саме ця обставина визначає тип динаміки стада, будучи істотною видовою ознакою.

Мінливість ознак виду, за умови його філогенезу й сучасного перебування в межах ареалу, що сформувався, означає оптимальну адаптацію

його в процесі становлення, і виключає наявність мінливості, яка виходить за межі видоспецифічних особливостей.

Поряд із цим вид досить пластичний, що не виключає наявності певної мінливості видових ознак. При цьому мінливість може бути більш-менш значною, що обумовлено рівнем адаптації виду до розмаху варіабельності параметрів середовища.

Окремі популяції виду, що живуть у відносно менш мінливих параметрах середовища, відрізняються й меншою мінливістю. Величина мінливості пов'язана з генетичною схильністю виду, виступаючи як пристосувальний механізм, що забезпечує оптимізацію умов функціонування популяції.

Для видів з відносно вузьким, в окремих випадках локальним ареалом, амплітуда мінливості окремих ознак є зазвичай меншою, а для видів із широким ареалом – значно більшою. Ця обставина, що пов'язана з амплітудою мінливості в межах ареалу, забезпечує якісні й кількісні параметри єдності організму, у цьому випадку виду і середовища. При цьому мінливі умови життя виду під дією природних або антропогенних факторів супроводжується зміною величини мінливості і її характеру.

Деякою мірою, попередньо узагальнюючи сказане про вид необхідно відзначити, що вид виражаючись фігурально, фактично прив'язаний до певної області поширення. Ця область характеризується наявністю умов, які необхідні для життя певного виду. Морфологічні, фізіологічні й екологічні властивості виду характеризуються відносною стабільністю в часі. Завдяки наявності у видів пристосувальної мінливості зберігається й забезпечується відносна стабільність існування виду.

Історія флори й фауни планети це своєрідний шлях, що характеризується відносно швидкою зміною видів або динамічним процесом видоутворення. Сам процес видоутворення може бути сприйнятий як результативна величина, в основі якої лежить результат перебудови системи взаємин особин, що утворюють вид з їх середовищем. Зміна умов існування виступає як своєрідний пусковий механізм, що забезпечує процес зміни будови, функцій і способу життя популяції. Процес видоутворення супроводжується адаптацією до абіотичних і біотичних факторів середовища.

У зв'язку з викладеним очевидно, що видоутворення являє собою, як правило, груповий процес, який у деяких випадках захоплює значну частину взаємозалежних видів фауни, що супроводжується своєрідною взаємною адаптацією.

Вид у структурному плані досить складний і представлений внутрішньовидовими угрупованнями, які у свою чергу можуть бути більш-менш відособлені. Для цих угруповань характерні досить виражені відмінності по будові, способу життя, що має пристосувальне значення, визначаючи можливість існування виду. У складі виду існують *підвиди*, які в спеціальній літературі можуть розглядатися як певні *географічних рас*.

Незалежно від прийнятого визначення щодо раси або підвиду ця обставина дозволяє виду демонструвати пластичність, поліпшуючи й забезпечуючи умови існування виду, розширюючи область його поширення. Поряд з географічними расами в структурі виду розрізняють *екологічні раси (форми)*, які забезпечують виду можливість освоєння досить різноманітних місць перебування в межах ареалу.

У межах сезону, що найбільш характерно для широт із чітко вираженою сезонністю, утворюються *сезонні раси* (ярова, озима), які забезпечують можливість освоєння того самого біотопу видом у різні сезони року.

У результаті технічної діяльності сучасного суспільства міняється в деяких випадках якісна характеристика й кількісні параметри природних гідросистем, що може призводити до утворення *тимчасових рас*, обумовлене змінами умов життя.

Зміни, що відбуваються з окремими особинами популяції і виражається поняттям індивідуальна мінливість, є фундаментом або базою групової мінливості популяції, за умови відсутності патологічного аспекту, будучи елементом механізму популяційної адаптації.

Групова мінливість в умовах зміни середовища за межі можливості існування виду може стати відправною крапкою для становлення нової форми й навіть нового виду. Процес буде незворотним за умови утворення виду, внутрішньовидові ж форми можуть бути зворотними під час виникнення об'єктивних передумов.

За даними різних авторів сучасна іхтіофауна охоплює понад 28 тисяч видів рибоподібних і риб, які представлені в прісних, солонуватих, солоних і гіперсолоних водах. При цьому важливо те, що вони живуть у широких діапазонах температур і вмісту кисню розчиненого у воді, на різних глибинах, від бурхливо-текучих до стоячих вод, утворюючи великі або малі концентрації, переміщуючись на величезні відстані або проводячи життя практично на одному місці, маючи специфічність основних життєвих випорожнень, величезне пізнавальне й практичне значення в житті всіх народів і країн планети.

До підтипу хребетних належить надклас мішкозябрових рибоподібних з одним класом круглоротих (Cyclostomata), які тепер представлені підкласами міног (Petromyzones) і міксин (Muxini). Для класу круглоротих характерна досить примітивна будова порівняно із хрящовими й тим більше кістковими рибами. У представників цього класу відсутні щелепи, відсутні парні плавців, форма тіла не є типовою для риб, але не позбавлена певної подібності, що обумовило їхнє визначення в ряді спеціальних робіт, де їх називають мішкозяброві рибоподібні.

У свою чергу надклас риб, щодо нині живучих, диференціюють на дві групи, які представлені самостійними класами: хрящові риби (Chondrichthyes) й кісткові риби (Osteichthyes). Для підвищення ефективності сприйняття інформації щодо положення основних груп рибоподібних і риб (разом з

викопними рибами), кількості їх основних таксономічних категорій (видів, родів, родин і рядів), представляється доцільним акцентувати увагу на Додатку 1.2.1.

В основі вищевикладеної систематики лежить система, розроблена Л. Бергом (1940, 1948 pp.) і Л. Ліндбергом (1971 p.) з деякими уточненнями, доповненнями і змінами, які були запропоновані Матсубарою (1963 p.), Ромером (1966 p.), Нікольським (1971 p.), Мойсеєвим (1981 p.), Рассом (1983 p.), Микулиним (2003 p.), Жуковим (2004 p.), Нельсоном (2006 p.) і Новіцьким та ін. (2007 p.), а також деякі наші особисті уточнення.

Круглороті і риби за своїм різноманіттям серед системи хребетних займають різне положення. Круглороті в загальному різноманітті хребетних становлять усього близько 0,1%, а риби – близько 50 відсотків. Тобто багатство видового різноманіття риб перевищує розмаїття круглоротих в 600 разів. Сучасні круглороті представлені лише одним класом (Cyclostomata), двома підкласами з одним рядом у кожному, шістьма родинами та 41-45 видами.

Риби (Pisces) є найбільшою таксономічною групою хребетних і нині налічують два класи, чотири підкласи, 15 надрядів, 60-80 рядів, 500-700 родин і до 28,5 тис. видів. Наведений список рядів і родин цих тварин дозволяє порівнювати відносне різноманіття цих тварин окремих регіонів зі світовою фауною.

Однак велике різноманіття риб і значні відмінності в їх будові обумовили значні розбіжності і в поглядах на їх систематику. Найбільш близькою до сучасної систематики рибоподібних і риб (з відображенням їх систем в історичному часі) була система, розроблена Л. С. Бергом (1940-1948 pp.). З того часу було відкрито багато нових видів риб, більш детально досліджено їх будову, розроблено більш досконалу систему філогенетичних зв'язків рибоподібних і риб. Це обумовило зміну пріоритетів різних таксонів у своєму статусі і положенні в систематиці риб. До сьогодні погляди на сучасну систематику риб різних дослідників не усталені і далекі від досконалості й завершення. Одним і тим же таксонам надається різний статус, одні й ті ж родини включаються в різні ряди, ряди – в надряди тощо.

Наведемо лише найбільш вагомі із проведених змін. Наприклад, деякі дослідники пропонують розділити клас Кісткових риб на два класи, перетворивши підкласи Лопатеперих (*Sarcopterygii*) і Променеперих (*Actinopterygii*) на самостійні (Nelson, 2006).

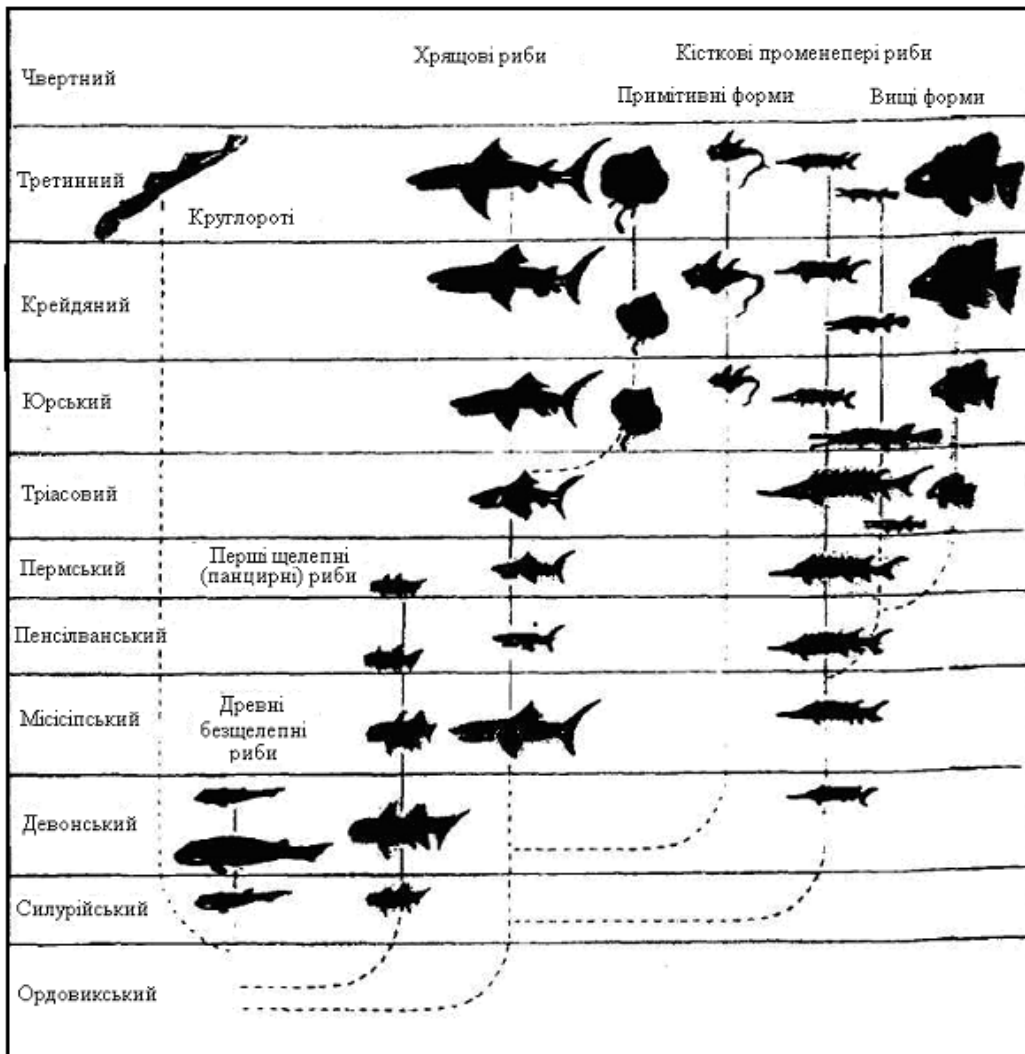
Водночас величезній групі риб – Костистим (*Teleostei*) – не визначається ранг статусу. Спочатку цій групі надавався ранг надряду. Потім, у зв'язку з дійсним значним їх різноманіттям, Костистих Расс і Ліндберг (1983 p.) розділили на вісім самостійних надрядів, залишивши за вихідним надрядом невизначений ранг без назви Лише Нельсон (2006 p.) надає їм новий ранг дивізіону (Division), який у багатьох системах не передбачається.

1.2.2. Походження рибоподібних і риб

Рибоподібні і риби є найбільш древніми за походженням й найбільш примітивними за будовою серед хребетних тварин, а їх природна історія визначається подіями декількох сотень мільйонів років. Вважається, що рибоподібні і риби безпосередньо беруть початок від древніх безщелепних предків, які в процесі еволюції від ордовикського до четвертного періодів дали початок круглоротим рибоподібним, древнім безщелепним риbam, першим щелепним (панцирним) риbam, хрящовим і кістковим (променеперим) риbam (рис. 15).

Рис. 15. Еволюція рибоподібних і риб
(за Альбертом Дженсеном, 1994 р.)

У цьому зв'язку досить доречним є запитання – коли з'явилися предки, що поклали початок рибоподібним і риbam? На жаль, однозначної відповіді на це питання поки що не існує.



Прийнято вважати, що тварина, що дала початок рибоподібним і риbam, а через них і земноводним, плазунам і ссавцям, жила в морській водоймі в

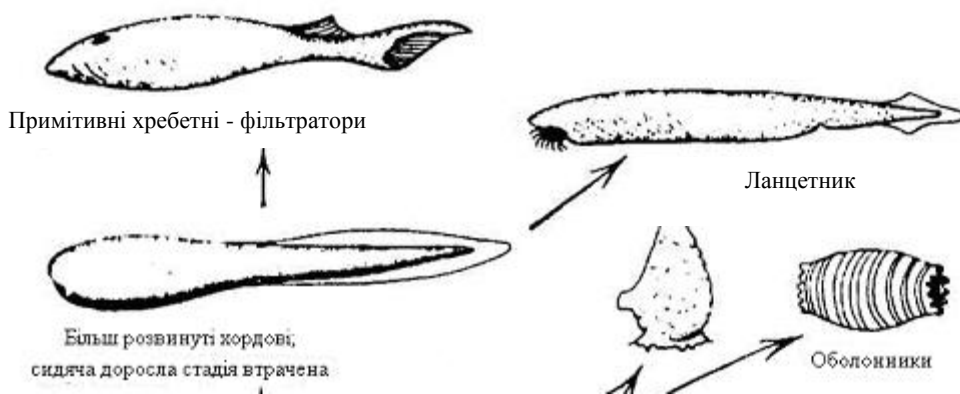
ордовицькому періоді, тобто приблизно 500 млн років тому. Як виглядали ці тварини, як вони існували й були сформовані, можна тільки відгадувати, тому що закам'янілі їх залишки не збереглися, давно зникли, були зруйновані й розмиті. Можливо це далекий предок тіктааліка (Tiktaalik) – риби із шиєю, вік якої вимірюється 375 млн р. до н.е., рештки її знайдені біля о. Елсмір біля Північного полюса у 2004 р., про що писали інформаційні видання України у 2008 році.

Приблизні відбитки на скам'янілих породах, гіпотези вчених, засновані на біохімічних дослідженнях, виконаних комп'ютерних реконструкціях, дозволяють припустити, що цей предок розвився з форм, зовні подібних з личинками голкошкірих, яких ми тепер знаємо як морських зірок і їжаків.

Зрозуміло, він не дуже нагадував рибу. Ця істота, наскільки її можна реконструювати, можливо нагадувала сучасного ланцетника, але знака рівності поставити тут неможливо, тому що ланцетник пройшов занадто довгий шлях еволюції, щоб його можна було вважати прабатьком хордових. У віртуального предка, ймовірно, не було ні справжньої голови, ні мозку, ні розвинених органів чуття, ні зубів, ні щелеп, ні парних плавців. Форму тіла він мав, мабуть, циліндричну (рис. 16а). Але в тілі древнього предка з'явилося те, що зв'язує його напряму не тільки з рибами, але й з усіма хордовим тваринами – пружний опорний стовбур, покритий оболонкою, що одержав назву первинної хорди або нотохорди. Ця тварина плавала на мілководдях, харчувалась детритними масами шляхом їх фільтрування, дихала за допомогою внутрішніх зябер.

Мільйони років пішло на те, щоб нотохорда еволюціонувала в хорду. Безщелепні щиткові знаходяться в основі історії розвитку хребетних тварин. Наступним ланцюгом були існуючі нині міноги і міксини, а також розташовані на щабель вище панцирні риби із наявними щелепами і панциром голови. Їх вважають попередниками костистих риб та інших хребетних тварин (рис. 16б).

Вважається, що справжні безщелепні щиткові рибоподібні могли з'явитися приблизно 440 млн років тому назад. Їх перші зкам'янілі залишки виявлені в силурійських відкладеннях Європи й Америки. Це були свого роду карикатури на риб. Вони не мали щелеп, але були покриті хрящуватим зовнішнім панциром на передній частині тіла у вигляді пластинок і шипиків, мали зачатки спинного й хвостового плавців. За сукупністю відомих ученим ознак вони одержали назву *древні безщелепні щиткові (панцирні) рибоподібні (Agnatha)*.



Більш розвинуті хордові, сидяча доросла стадія втрачена

Оболонники

Предковий оболонник із вільноплавучою личинковою стадією

Баланоглоси

Період від живлення за допомогою щупалець до живлення шляхом фільтрації

Крилозяброві

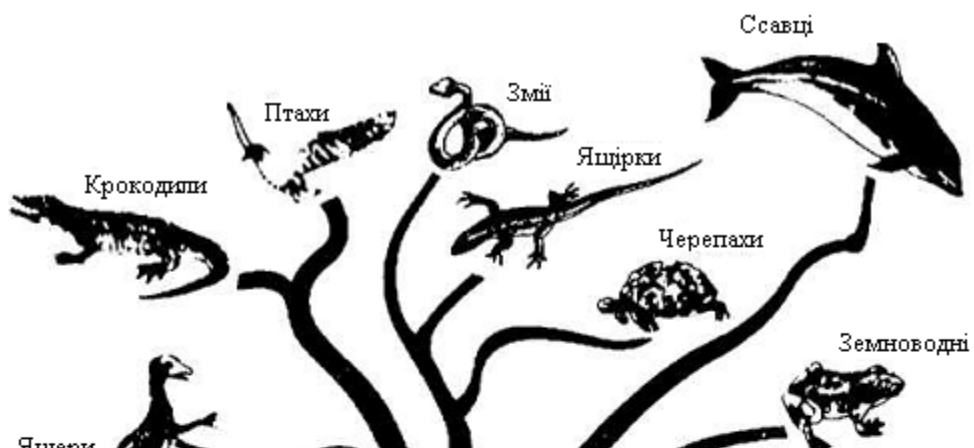
Примітивні голкошкірі

Примітивні сидячі форми,

які живляться за допомогою щупалець

Рис. 16. Схематичне дерево можливої еволюції рибоподібних і риб в системі хордових тварин:

а – від примітивних сидячих форм до примітивних хребетних-фільтраторів (рибоподібних) (за довідником "Прісноводні риби", 2001 р.; Мікулінім Є. О., 2003 р.)



Кісткові риби

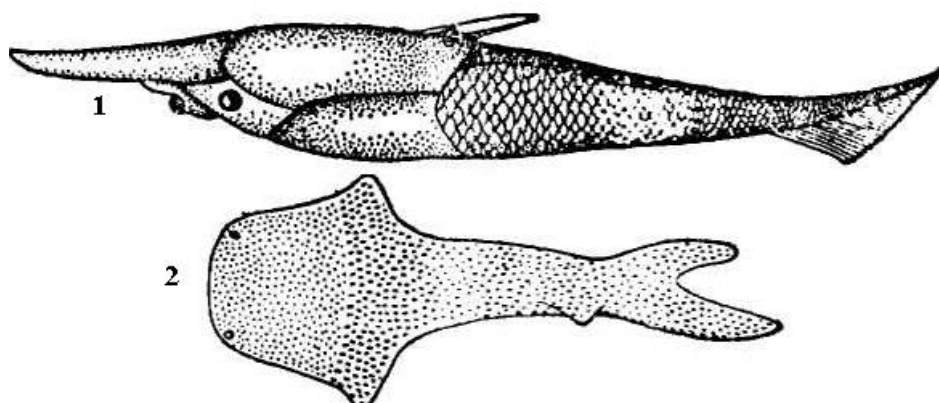
Осетрові

Закінчення рис. 16:

б – від безщелепних щиткових (рибоподібних) до сучасних хребетних та риб
(за довідником "Прісноводні риби", 2001 р.; Мікуліним Є. О., 2003 р.)

Генезис і розподіл у часі найважливіших формоутворювальних груп рибоподібних і риб більш детально наведено у Додатку 1.2.2.

Палеонтологічні дослідження ряду фахівців дозволяють із достатньою вірогідністю стверджувати, що це були дуже примітивні малорухомі тварини, що мають віддалену подібність із рибами, які вели придонний спосіб життя, корм розшукували на мулистому дні, досягали довжини до метра або трохи більше, а їх представниками були птераспиди (рис.17;1,2) і цефаласпиди (рис. 17;3,4).



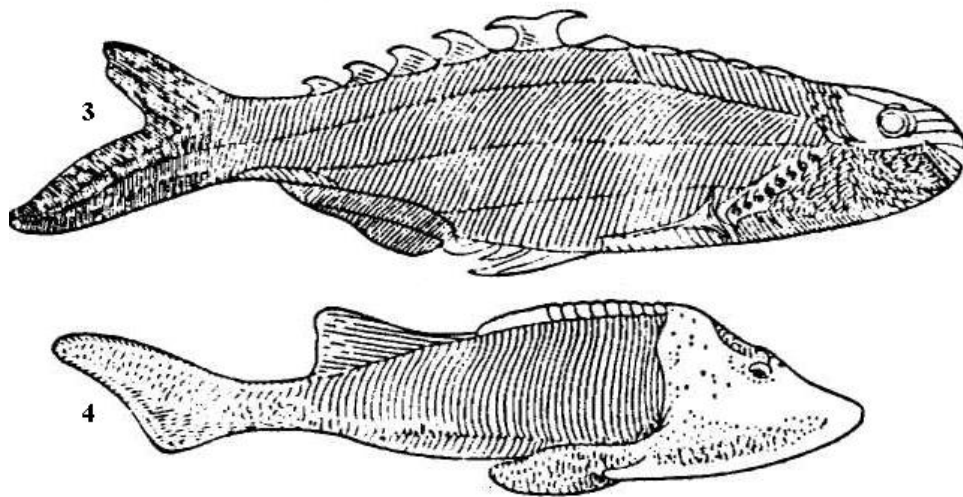
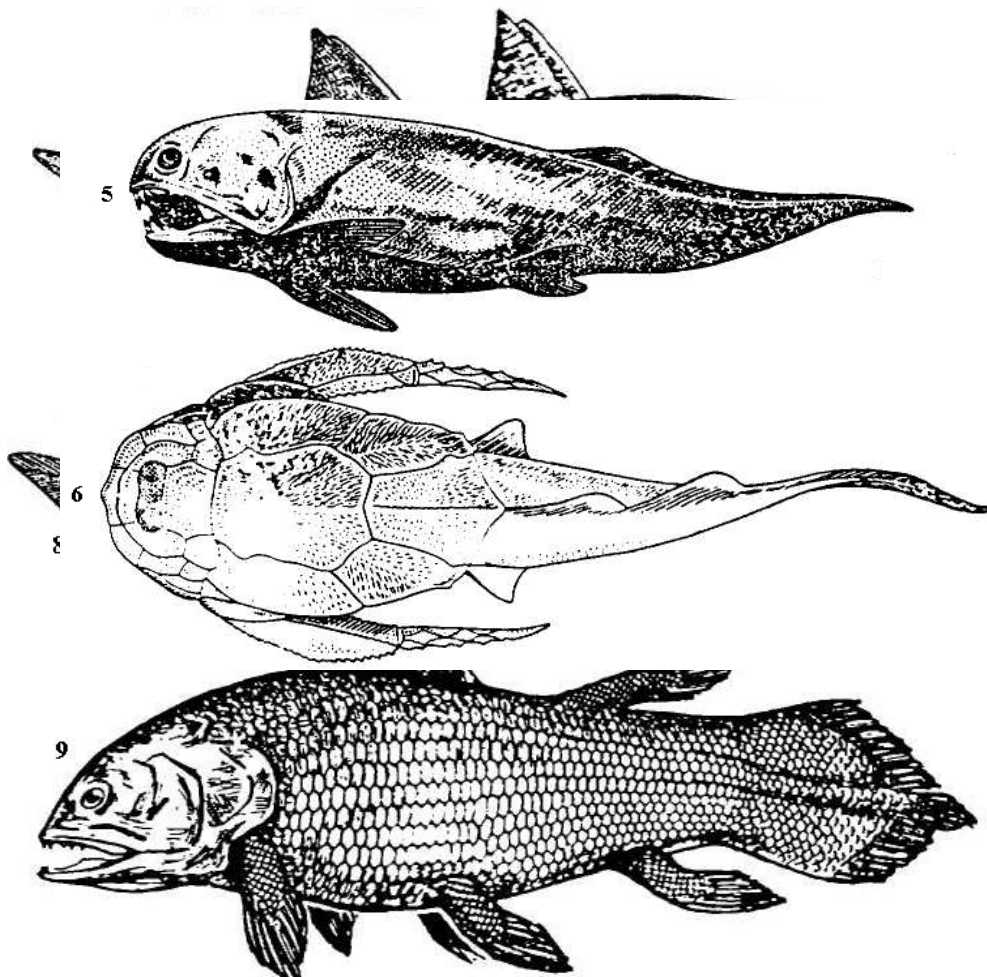


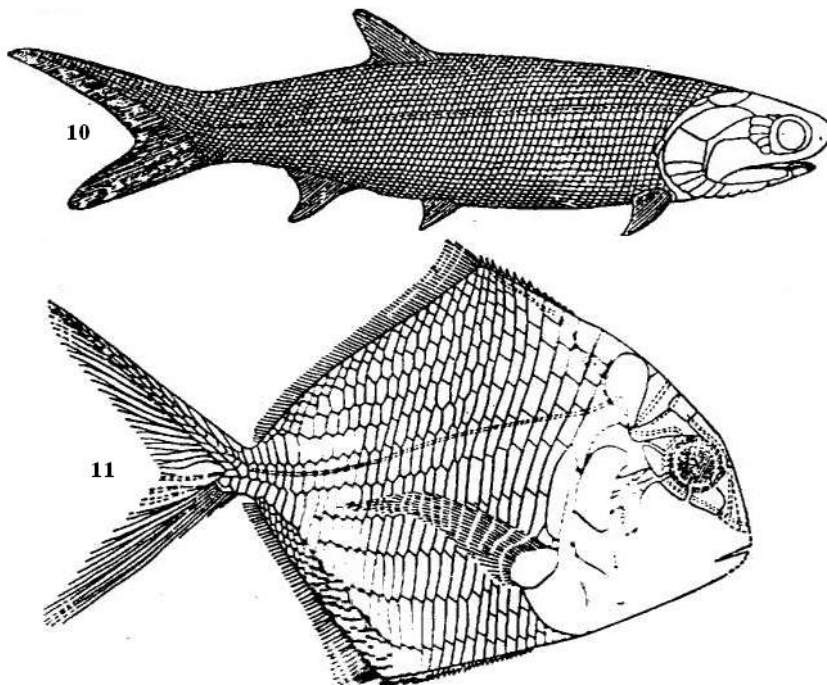
Рис. 17. Різні групи древніх рибоподібних і риб:
 1, 2 – щиткові панцирні рибоподібні (птераспіди); 3, 4 – щиткові панцирні рибоподібні (цефаласпіди; 5, 6 – щелепнороті риби (артродіри і птерихтіси)
 (за Мікуліним Є. О., 2003 р.)



Закінчення рис. 17:

7 – щелепнозяброві риби (акантодії); 8, 9 – кистепері риби (вимерлий остеолепсіс, латимерія); 10, 11 – первинні променепері (палеоніски)
(за Мікуліним Є. О., 2003 р.)

Проіснували вони близько 100 млн років і вимерли, залишивши про себе живу пам'ять тільки у вигляді висхідних від них форм по прямій лінії, що втратили під час еволюції зовнішні хрящові щитки (панцир), у вигляді



примітивних рибоподібних – міксин і міног. У цих прямих нащадків безщелепних щиткових (панцирних) рибоподібних не залишилося ніяких слідів від зовнішнього панцира й масивних хрящових черепних елементів.

Близько 400 млн років тому з'явилися перші щелепні панцирні риби (Gnathostomata). Цю подію можна вважати потужним проривом в еволюції. Придбання щелепного апарату дозволило риbam відірватися від дна, перейти до активного пошуку їжі, її захоплення, відкушування, дроблення. Учені їх назвали щелепнороті панцирні риби або, за їхній пластинчастий панцир, пластинчастошкіряні (Palaeoniscii). Вони були досить важкуваті й незграбні, деякі досягали довжини 10 м і більше. Мали твердий панцир із багатьох пластин, що покривали голову й передню частину тулуба. З ними зв'язаний перший спалах формоутворення – поява парних плавців, кісткових хребців, зябрових кришок, тобто характерних ознак сучасних риб. Щелепнороті панцирні риби бурхливо розвивалися протягом 60 млн років – їх типовими представниками були артродіри і птеріхтиси (рис. 17;5,6). Невдовзі вони вимерли, послуживши основою для розвитку представників древньої гілки – щелепнозяброві риби (Acanthodii), які трохи нагадували мініатюрних акул (рис. 17;7). Їхні зкам'янілі залишки дають відповідь на походження парних плавців (замість них шипи) і розвиток щелеп із зябрових дуг (рис. 18).

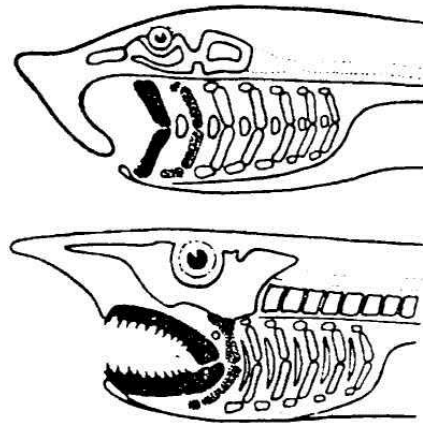


Рис. 18. Схема перетворення зябрових дуг риб у щелепний апарат
(за Мікуліним Є. О., 2003 р.)

Щелепнозяброві риби, які зникли в нижньопермському періоді, тобто близько 280-290 млн років тому, поєднують у собі низку ознак, характерних усім наступним представникам риб.

Вертаючись трохи назад, у кінець девонського періоду (380 млн. років) необхідно відзначити вичленовування із щелепнозябрових двох груп риб, які далі розвивались іншими, ніж існуючі на той час, шляхами розвитку:

- *хрящовий* (утворився клас хрящових риб, до нього належать сучасні акули й скати, що не мають у своєму організмі кісткової тканини);
- *кістковий* (розвивався й удосконалювався кістковий скелет).

До того ж еволюційний розвиток хорди розвивався до її проміжних елементів від хрящових і хрящоганоїдних риб (хорда зберігається суцільним стовбуром) до костистих риб (хорда суцільним стовбуром не зберігається), у яких з'являються окремі хребці (рис. 19). Обидві ці групи мали низку переваг перед великоваговими щелепнозябровими й щелепноротими панцирними рибами, які поступово зникли.

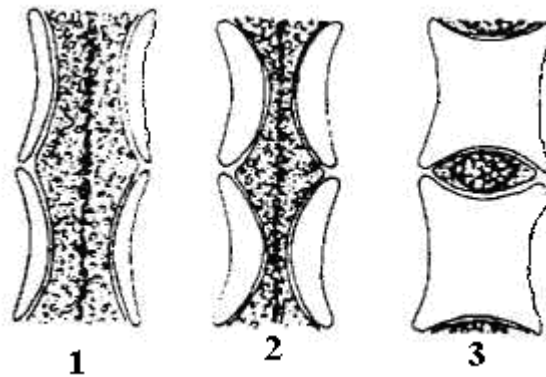


Рис. 19. Інволюція суцільної хорди до її проміжних елементів у риб:
1 – хрящова риба (акула), 2 – хрящоганоїдна риба (осетер) і 3 – костиста риба (окунь) (за довідником "Прісноводні риби", 2001 р.)

Коли відбувся поділ риб на два основні класи – хрящових (Chondrichthyes) і кісткових (Osteichthyes), з повною вірогідністю сказати важко. Чому їх розвиток пішов різними шляхами? За однією з найбільш аргументованих версій причиною цього була розбіжність місць існування.

Хрящові риби здавна пристосувалися до життя в морській воді, що є більш стабільною і щільною. Тоді як кісткові риби безроздільно панували у прісних водоймах, а вже значно пізніше освоїли і морські водойми. в усякому разі, ці дві групи представляють різне вирішення проблеми життя у водному середовищі і кісткові риби вирішили це завдання успішніше.

Виникнення хрящових риб пов'язують у часі із закінченням палеозойської і початком мезозойської ер. Вони процвітали й були широко представлені в карбонський і пермський періоди палеозойської ери й на початку мезозойської, що по часу може бути віднесено до тріасового і юрського періодів. Приблизно через 85 млн років починається деградація хрящових риб, група поступово згасає. У наш час залишилося лише трохи більше 700 видів акул, скатів і глибоководних химер. Це вважається закритий шлях еволюції. Але хрящові риби не тільки "дотягли" до наших днів, але є досить розповсюдженими в морському середовищі. Дивно, що вони за останні 200 млн років практично не змінили свій зовнішній і внутрішній вигляд. Деякі

з них є гігантами серед риб, досягаючи довжини 18-20 м і маси до 14 т (китова акула). У сучасному світі риб хрящові риби становлять меншість.

Навпаки, кісткові риби – переважний клас риб нашої планети в сучасних умовах, це він є найбільш життєздатним за весь еволюційний період. Як же відбувалась еволюція кісткових риб?

З початку із цієї групи виділяються дводишні риби (Dipnoimorpha). Вони панували протягом 125 млн років, але вже в пермському періоді (285 млн років тому) почали згасати й до сьогодні збереглися тільки окремі види: лепідосирен (Південна Америка), протоптерус (Центральна Африка) і рогузуб (Австралія).

Після дводишних почало підсилюватись процвітання кистеперих риб (Crossopterygimorpha), які панували близько 150 млн років. Окремі із представників кистеперих, що жили на мілководдях, на певному етапі своєї еволюції ризикнули вийти на сушу. Ніхто не знає, які обставини змусили їх це зробити. Але що із цього вийшло, всім відомо: з'явилися земноводні тварини тощо. Древні кистепері і дводишні риби в середньому девоні представляються досить чисельними і розповсюдженими в прісних водах.

Довгий час вважалось, що кистепері риби давно вимерли, ще наприкінці палеозойської ери (як остеолепсіс), тобто 230-250 млн років тому. Але в 1938 році в Індійському океані біля узбережжя Коморських островів (між Мадагаскаром і Африканським материком) було виловлено перший екземпляр "живого викопного", описаного Д. Смітом як целокант, якому було дано видову назву – латимерія (Latimeria chalumne) (рис. 17;8,9). Нині знайдено ще один вид кистеперих риб, близькоспоріднений із відомою латимерією.

Найбільш пристосованими до життя у водному середовищі з кісткових риб виявилися древні променепері риби (Actinopterygii), які розвинули добре нам знайомі віялоподібні плавці із колючих і м'яких променів, з'єднаних м'якими перетинками (Palaeonisci) (рис. 17;10,11). У мезозойській ері древні променепері риби, освоївши прісноводні водойми, починають проникати в солонуваті й солоні води, переходячи в моря.

Вони дивують іхтіологів не тільки своєю чисельністю, але й різноманіттям форм, різною пристосованістю до різних умов існування:

- від термальних джерел з температурою близько +50⁰С до водойм із температурами, близькими до замерзання (-2⁰С);
- від відкритих водойм до підземних печер;
- від високогірних ключових джерел до глибинних океанських западин (7 578 м);
- від прісних вод до сильно солоних (60-80%).

Основу сучасним променеперим риbam заклали древні палеоніски. Вони дали початок хрящовим ганоїдам (Chondrosteimorpha), понад 250 млн років тому; кістковим ганоїдам (Holosteimorpha), 230 млн років тому; костистим риbam (Teleosteimorpha), 210 млн років тому.

До початку кайнозойської ери (50-60 млн років тому) костисті риби за розмаїтістю видів далеко обігнали всіх інших риб і наземних хребетних.

Цьому сприяла більш досконала будова тіла:

- скелет і луска виявилися ідеально пристосованими до швидкого й маневреного пересування у воді;
- череп і щелепний апарат звільнилися від громіздких кісток;
- скелет, форма й місце розташування плавців створили оптимальні умови для пересування.

Із сучасних костистих риб найбільш древніми, тобто найбільш близькі до кісткових ганоїдів є клюпеїдні риби (Clupeomorpha), які прямо або побічно виступають як вихідна форма для всіх інших. Клюпеїдні близько 137 млн років тому утворили безліч різноманітних форм із сучасних оселедцеподібних, лососеподібних, щукоподібних, вугреподібних.

Від древніх клюпеїдних відбрунькувалася група ціпріноїдних (Cyprinomorpha), які спочатку з'явилися в прісних тропічних водах, звідки вони розселилися по всіх континентах і вийшли в море.

Наприкінці крейдового періоду (близько 70 млн років тому) кісткові ганоїди, що жили в арктичних морях, дали початок гадоїдним (Gadomorpha). Одночасно із гадоїдними з'явилися перкоїдні (Percomorpha) риби. Найбільш масовий спалах видоутворення костистих риб відбувся у період 67-25 млн років тому. Останній спалах видоутворення спостерігався 7-4 млн років тому, коли вже остаточно сформувалася сучасна іхтіофауна Світового океану.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Сучасна система хордових тварин та їх поділ на класи.
2. Сучасна система рибоподібних і риб та їх поділ на класи.
3. Поділ риб на основні підкласи.
4. Клас кісткових риб та їх поділ на надряди та ряди.
5. Поняття виду в іхтіології та видоутворення риб.
6. Які гіпотези походження рибоподібних і риб ви знаєте?
7. Які риси риб, як первісних хребетних тварин, ви знаєте, їх значення у еволюції тваринного світу?
8. Наведіть схему походження хрящових риб.
9. Наведіть схему походження кісткових риб.
10. Розкажіть про філогенетичний зв'язок у розвитку рибоподібних і риб.

1.3. Іхтіологічні дослідження водойм

1.3.1. Відбір, фіксація та знаряддя лову риб

Загальна характеристика. Розпочинаючи вивчення іхтіофауни, необхідно спочатку встановити та описати характеристику водойм як середовища існування риб, а саме схему водойми, морфометричні показники, тип, місцезнаходження, проточність, береги, ґрунти, рівні води, течії, прозорість, льодовість, газовий та сольовий режими, водяну рослинність, тваринне населення та інші відомості. Серед інших відомостей про водойму можуть бути наявність гідротехнічних споруд, судноплавства, лісосплавів, сільськогосподарських та побутових підприємств, об'ємів їх скидів тощо.

Безпосереднє вивчення іхтіофауни водойми розпочинається із складання списку всіх видів риб, які в ній зустрічаються. Для цього користуються, як власними матеріалами обловів, так і літературними джерелами, уловами місцевих рибалок, аматорів, опитуванням населення. За кожним видом риб визначається таксономічна назва, місцеві назви, які зустрічаються у водоймі. Також збираються дані про те, в яких місцях тримається той чи інший вид у різні сезони року, протягом доби, особливо під час зимівлі (для встановлення зимувальних ям).

Занотовуються дані про промислове значення окремих видів риб, їх максимальні і середні розміри (довжину і масу), місця концентрації, строки нересту, розташування основних нерестовищ, акліматизацію і риборозведення.

Усі отримані в такий спосіб матеріали записують у польовий щоденник досліджень, який є первинним документом для подальшого вивчення іхтіофауни.

Під час планування досліджень залежно від завдань, які необхідно вирішити, визначають характер відбору проб (їх кількість, сезони збору, інтервали), форми обробки даних, кінцеві результати.

Обробка даних розпочинається із аналізу улову, де визначальним є біологічний аналіз. До того ж встановлюється видовий склад уловів, розміри риб, віковий склад, співвідношення статей, стадії статевої зрілості, вгодованість, жирність та інші показники.

На основі зібраних у польових умовах матеріалів можливо в подальшому дослідити ступінь зрілості статевих залоз і плодючість риб, їх вік та темп росту, живлення і харчові стосунки, особливості поведінки і міграції, чисельність і біомасу популяції, смертність та рибопродуктивність.

Кінцевим результатом досліджень іхтіофауни водойми є оцінювання їх рибогосподарських якостей і водойми загалом. У підсумку за сумою усіх даних встановлюють критерії оцінювання та проводять рибогосподарську класифікацію різних водойм.

Відбір проб. Під час відбору проб і обробки іхтіологічних матеріалів для наукових досліджень необхідна акуратність та висока вірогідність отриманих результатів. Розмір проби не завжди постійний, навіть для одного і того ж виду риб, через динаміку показників, що досліджуються. Особливо це необхідно враховувати для проб, метою яких є визначення середніх розмірів і маси тіла риб. Репрезентативність проб повинна забезпечувати вивчення розподілу, складу і чисельності риб, відносного значення кожного окремого виду, оцінювання стану запасів та обґрунтування прогнозів їх вилову.

Існують три основні типи відбору іхтіологічних проб:

1. Систематичний (спрямований) за наперед складеним планом.
2. Випадковий (рандомізований) – проводиться простою і стратифікованою випадковими вибірками.
3. Комбінований (сполучення систематичного та випадкового).

Іхтіологічні матеріали відбираються на спостережних пунктах, на промислових і науково-дослідних судах, під час стандартних розрізів. Головне джерело цих матеріалів – контрольні та промислові улови, їх наступний аналіз. Величина середніх проб, які забезпечують необхідну точність, залежить від кількості розмірних і вікових груп риб. Наприклад, для визначення вікового складу тріски необхідно зібрати луску 150-200 риб, а хамси – луску з 30 екземплярів. Промислові риби, які в улові представлені поодинокими екземплярами, досліджують усі без винятку. Під час вивчення іхтіофауни необхідно збирати та фіксувати всіх риб із змінами видових ознак, каліцтвом, нетиповою пігментацією тіла і плавців, пухлинами, паразитами, іншими хворобами, а також тих, що зустрічаються у водоймі випадково або досить рідко.

Виміри і підрахунок морфологічних ознак риб необхідно проводити в польових умовах (на свіжому матеріалі), а за відсутності такої можливості – в лабораторних умовах на консервованому (фіксованому) матеріалі. Риби, що залишені для обробки в лабораторії або для зберігання в колекції, не повинні бути зім'ятими, зберігати загалом зовнішній вигляд, цільні плавці, луску, бути ретельно законсервованими.

Для статистичної вірогідності отриманих результатів досліджень іхтіофауни мінімальна кількість риб має становити в середньому 25 екземплярів кожного виду і кожної, окремо взятої, вікової групи з різних екологічних ділянок водойми. З урахуванням вікової структури риб для досліджень відбирається середня проба кількістю не менше 100 екземплярів кожного виду, що дозволяє отримати вірогідні дані для кожної окремої ознаки.

За великої кількості риб в улові для проби відбирають лише по 25 екземплярів кожного виду риб. До того ж спочатку проводять повний аналіз видового складу, підрахунок чисельності, необхідні виміри (масові) та зважування риб тощо.

Фіксація риби. Для фіксації риби, зазвичай, використовують формалін (36-40%-й розчин формальдегіду у воді). Консервацію риби проводять в 2-4%-му розчині формальдегіду.

Для отримання 4%-го розчину формальдегіду необхідно додати до 1 частини 40%-го формальдегіду 9 частин води, а для 2%-го – 19 частин води. Інколи для довготривалого зберігання іхтіологічних матеріалів рибу зберігають у суміші формаліну і спирту (5-10 частин формаліну, 20 частин спирту (90⁰) і 75-80 частин води).

Консервувати рибу необхідно наступним чином: в скляну або металеву банку з широким горлом (спеціальні оцинковані ящики чи алюмінієві бідони) заливають 4%-й розчин формаліну. В цей розчин опускають рибу, бажано ще живою. При цьому риба заковтує у нутрі частину формаліну, консервуючи внутрішні органи. Для консервації снулих та великих риб з правого боку тіла роблять надріз, крізь який проникає в середину риби. Фіксація риби відбувається протягом 6-8 годин перебування в розчині.

Під час фіксації кожен окрему рибу супроводжують етикеткою в яку вписують назву риби, дату і місце вилову, порядковий номер запису в щоденнику, знаряддя лову, назву судна чи спостережного пункту, прізвище дослідника. Кожну окрему середню пробу, що знаходиться в посуді, супроводжують загальною етикеткою до якої заносять такі відомості: дату вилову, місце відбору, знаряддя вилову, назву видів і кількість риб, номер проби, назву водойми, назву судна чи спостережного пункту, прізвище дослідника.

Етикетку підписують на пергаментному папері простим олівцем.

Опрацювання формалінних проб має відбуватись після вимочування їх у воді протягом 1-1,5 год під витяжною шафою.

Знаряддя лову для відбору іхтіологічних проб. Знаряддя лову якими користуються для відбору іхтіологічного матеріалу чи для промислового лову, із якого теж беруть проби на аналіз, специфічні для кожної із водойм. Конструкція і принципи роботи знарядь лову помітно впливають на якість зібраного матеріалу.

Пасивні знаряддя лову (сітки) відбирають із водойми рибу певної величини, що відповідає розміру вічка, тоді як активні (трали, неводи) – мають малопомітну відбиральну властивість. З іншого боку, для проведення окремих досліджень (живлення риб) необхідне використання лише активних знарядь лову, щоб отримати репрезентативні достовірні матеріали.

Усі наявні знаряддя лову можна розділити на промислові та контрольні (останні переважно використовують у наукових цілях).

Промислові знаряддя лову. До промислових знарядь лову відносять різноманітні ставні сітки, неводи (берегові закидні, обкидні, рівнокрилі, дрібновічкові та кошелькові), волокуші (неводи без кутця), трали (пелагічні, близнюкові), сітки (поріжні, дрифтерні), пастки (ятірі, мережі, канавні жаки,

ставні неводи) та гачкові знаряддя лову (Додаток 1.3.1).

Відбір проб із промислових знарядь лову проводять під час офіційного промислу. До того ж аналіз улову може носити як вибірковий характер, так і повний (тотальний), залежно від величини улову та чисельності риб.

Контрольні знаряддя лову. До таких знарядь лову належать сачки, скребки, драги, іхтіопланктонні сітки, ікорні сітки, пелагічні і донні трали, різноманітні пастки, тканки, малькові волокуші, лампари, дрібновічкові неводи тощо (Додаток 1.3.1).

Іхтіопланктонні сітки. Зазвичай для лову ікри і личинок риб використовують сітки іхтіопланктонні конічні (ІКС). Зворотньо-конічні сітки (ЗКС) – відрізняються довжиною, діаметром вхідного отвору (56,5-80см) та його площею – 0,25-0,5м².

Малькові трали. Для лову пелагічної молоді риб застосовують мальковий трал конструкції АзЧерНІРО, різноглибинний трал Айзекса-Кіда, нейстонний трал, полозковий донний трал, бімтрал Жадіна, бімтрал Раса та ін.

Малькові волокуші. Для лову передличинок і личинок риб рекомендуються малькові волокуші з газу № 15 відповідно довжиною 3,50 м і 6,15 м і висотою 0,9 м. Для лову більш підрослої молоді риб доцільно застосовувати комбіновані малькові волокуші, загальний розмах яких від 15 до 50 м, крила з делі з комірками 5 мм; мотня завдовжки 3 м з крупнокомірчатого газу. Крила за висотою скошені біля нижньої підбори від 3 до 1 м ближче до кляч (Додаток 1.3.1).

Пастки для лову молоді риб. На мілководних ділянках та у заростях рослин молодь риб відловлюють пастками різних конструкцій.

Крім вищезгаданих, можна використовувати й інші знаряддя лову з урахуванням цілей та завдань конкретного етапу робіт і матеріальних можливостей.

Устаткування для іхтіологічних досліджень. Мінімальний перелік необхідних приладів і устаткування для іхтіологічних досліджень (вимірювальні дошки різних конструкцій, рейки, стрічки, рулетки, лінійки, штангенциркулі, біокуляри, скальпелі, пінцети, ножиці, щупи та ін.) наведено у Додатку 1.3.1.

1.3.2. Дослідження іхтіофауни в польових умовах

У польових умовах, зазвичай, проводять відбір та первинну обробку іхтіологічних матеріалів. Залежно від завдань наукового дослідження побутових та інших умов (наявність обладнаної лабораторії), часу проведення експедиційного виїзду, глибина первинної обробки може бути різною.

Однак, обробка неодмінно повинна включати повний аналіз улову, який передбачає наступні обов'язкові етапи:

1. Встановлення видового складу (визначення видів) та співвідношень кількості і маси риб окремих видів в улові (видовий аналіз);

2. Визначення довжини якомога більшої кількості риб серед тих, які не будуть відібрані до середньої проби та не розтинаються (масові проміри довжини тіла);

3. Визначення статі, стадії зрілості, довжини, маси тіла загальної і без нутрощів, маси статевих продуктів, жиру, ступеня візуального наповнення кишково-шлункового тракту кожного окремого екземпляра самців і самок риб (повний біологічний аналіз);

4. Відбір матеріалів для подальшого визначення в лабораторних умовах віку риб різних видів і розмірів, їх живлення, плодючості, темпу росту, жирності, вгодованості, різноманітних біологічних індексів (гонадо-соматичного, печінкового, наповнення, тілобудови тощо).

Видовий аналіз улову. На спостережних пунктах аналіз проводиться через облік усіх видів риб, які входять до улову протягом доби, а також через аналіз середньої проби, відібраної з улову.

Щоденно для аналізу улову береться середня проба риб у кількості 150-200 екземплярів кожної промислової категорії, результати досліджень якої заносяться до промислової картки аналізу видового складу риб. Первинна обробка матеріалів, що відібрані для видового аналізу, передбачає наступне:

1. Підрахунок середнього загального улову, середнього улову за видами на одиницю знарядь лову. Під час лову сітками отриману масу риб ділять на кількість та множать на 100 (середня кількість сіток в сітному порядку). Під час лову неводом улов розраховують на одне його витягання, а тралом – на одну годину тралення.

2. Щоденні обраховані статистичні дані в абсолютних показниках заносять до спеціальної картки, в якій підсумовують матеріали за певний період (п'ятиденку, декаду, місяць тощо).

У разі використання сіток аналіз улову проводять, розділивши їх на окремі категорії (17-26 мм, 28-32 мм, 34-50 мм тощо). Результати аналізу улову заносять до картки аналізу улову вічкуватих знарядь лову. Середня проба при цьому має становити не менше 300 екземплярів риб. Середній улов розраховують на одиницю знаряддя лову або на 100 сіток окремої категорії.

Під час проведення контрольних ловів риби різними знаряддями лову отримані дані заносять до журналу аналізу контрольних ловів. У подальшому

на основі промірів та визначення віку встановлюють розмірний склад риби з контрольних уловів і розмірно-вікову структуру риб.

Аналіз складу улову молоді риб включає встановлення видової приналежності та підрахунок цьоголіток (цьогорічок) і старших особин в улові, окремо в пробі, а також перерахунок чисельності на 100 м² облову чи іншу площу (екз/225 м²; екз/м² тощо).

Біологічний аналіз улову. Залежно від кількості вимірюваних біологічних показників він може бути повним або неповним. Останній отримав назву масових промірів риби, коли вимірюється переважно довжина, зрідка ще і маса окремих екземплярів.

У вимірах риб окремих таксономічних груп є певні відмінності. У більшості видів риб мала довжина тіла (ℓ) вимірюється від початку рила до кінця лускового покриву, в оселедцевих, лососевих, сомових, скумбрієвих та інших – до виїмки хвостового плавця через наявність крилоподібних лусок, у осетрових – також до виїмки (рис. 20).

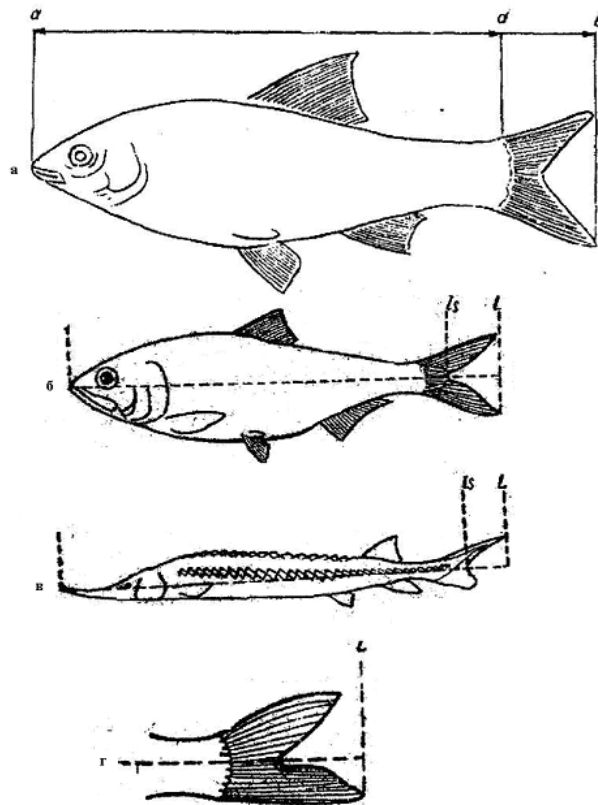


Рис. 20. Вимірювання довжини у риб:

а – коропових, б – оселедцевих, в – осетрових, г – виміри великої (зоологічної) довжини (за Арсаном О. М. та ін., 2006 р.)

У камбалових і бичкових риб довжину тіла риб вимірюють до кінця хребта, а у скатових замість довжини – ширину тіла між кінцями самих довгих променів грудних плавців.

Велику (абсолютну), або зоологічну, довжину тіла риб вимірюють до кінця лопатей хвостового плавця, як показано на рисунку.

Промислову довжину вимірюють від середини ока риби до кінця найбільш довгого (переднього чи заднього променя анального плавця – “червоного пера”).

Точність вимірів риби залежить від конкретних завдань і від довжини риби. Усі риби, розміри яких більше 10-15 см, вимірюють з точністю до 1 см, а дрібні види риби – до 0,5-0,1 см. Личинки риби під біноклем вимірюються ще з більшою точністю (до 0,01 мм). Вищевикладене стосується і вимірювання ікри риби.

Для швидких масових вимірів використовують дошку з точністю 1-0,5 см, а для більш точних – до 1 мм. Розміри вимірювальних дошок, як правило, не перевищують довжини 60-110 см. Конструктивно вимірювальна дошка має 2 бортики (завширшки та поздовжньо) для упору риби, а також нанесені вздовж сантиметрові поділki, пофарбовані в різні кольори (чорні – непарні десятки, червоні – парні, а також коротші – 5 см, довші – 10 см).

Використовують також мірні корита на промислових судах, а для осетрових, сомових та інших великих риби – мірну рейку із двох дерев'яних брусків (короткого і довгого), що скріплені ребром жорсткості.

Для біологічного аналізу проводять зважування риби. Спочатку зважують весь улов або його частку (середню пробу), потім кожен окрему групу видів.

Під час видового аналізу у разі взяття наважки та встановлення співвідношення статей і масових вимірів, кількість риби більших розмірів (тріска, оселедець, лясц) має бути не менше 200 екземплярів, а дрібних риби (хамса, тюлька, верховодка) – до 400 екземплярів.

Під час проведення біологічного аналізу кількість риби кожного виду в середній пробі має становити не менше 100 екземплярів. Зважування, як і виміри довжини, проводять індивідуально для кожної окремої риби, роздільно для самців і самок до розтину і після розтину без нутрощів. Окремо зважують внутрішні органи та складові нутрощів (жир кишечний тощо).

Для визначення співвідношення довжини та маси тіла риби проводять групове зважування шляхом утворення окремих груп (по 20-25 екземплярів) приблизно однакової довжини, в яких встановлюють середню масу риби. Таких групових зважувань за вегетаційний сезон необхідно провести не менше п'яти.

Зважування риби проводять на різноманітних вагах (від механічних до електронних) з точністю вимірів від 100 г (масові проміри великих риби) і з більшою точністю. Існує правило, що під час індивідуального зважування необхідна точність має становити не менше 1% маси тіла риби. Найвищою точністю зважування є для ікри, личинок і мальків риби (0,1-0,001 мг). Таке зважування можливе на чутливих торзійних (ВТ 100, 500, 1000) та електронних вагах.

Для визначення статі, ступеня зрілості статевих продуктів риби, їх маси без нутрощів і самих нутрощів, як правило, необхідно зробити повздовжній розтин черевця риби від анального отвору до голови.

Отримані результати біологічного аналізу риби заносять до журналу біологічного аналізу риби та на картку біологічного обліку.

Під час масових вимірів довжини без визначення статі кількість риби окремих довжин заносять до бланку аналізу довжини середньої проби. До того ж визначають кількість самців і самок, їх масу, масу 1000 риби, середню довжину та частку у пробі.

Варіаційні ряди кожного виду риби у кінці заносять до бланку якісного складу улову. Потім ці ряди розносяться за статтю і сумують в один загальний ряд. Сказане стосується і рядів стадій зрілості риби. Окрім цього, встановлюють масу риби за статтями, вираховують наважки, для кожного ряду – кількість екземплярів, середній розмір риби, відсоткове співвідношення статей та різних стадій зрілості в пробі.

Методика збору матеріалів та польових досліджень для визначення віку і росту риби.

Послідовність відбору луски:

1. Заготовити лускові книжки різного зразка та для окремих видів риби.
2. Очистити екземпляри риби, в яких буде відбиратись луска від бруду, слизу і приліплених чужих лусок.
3. Виміряти рибу. Дрібну рибу розміром до 50 см вимірюють з точністю до 1 мм, а велику (понад 50 см) – з точністю до 0,5 см.
4. Зважити рибу. Рибу масою понад 250 г зважують з точністю до 2-3 г, від 40 до 250 г – до 1 г, якщо маса менша – до 0,5 г.
5. Правильно визначити для кожної риби місце взяття луски.
6. Взяти пробу луски.
7. Після взяття проби протерти їх від слизу або промити у слабому розчині аміаку (якщо одразу продивляться або монтувати у препарати), або скласти в лускову книжку без обробки.

Послідовність відбору отолітів (інших реєстраційних структур):

1. На головах риби, яких аналізують, знайти отоліти, зробивши повздовжній розріз, поперечний чи з-під зябрової кришки (рис. 21).
2. Промити отоліти в розчині аміаку і гарячій воді. Скласти зібрані отоліти в лускову книжку, записати дані.
3. На крупних екземплярах риби акуратно вирізати промені плавців, у дрібних риби – плавці.
4. Скласти промені і плавці риби у лускову книжку.
5. Зробити написи та приготувати етикетки лускової книжки з препаратами.

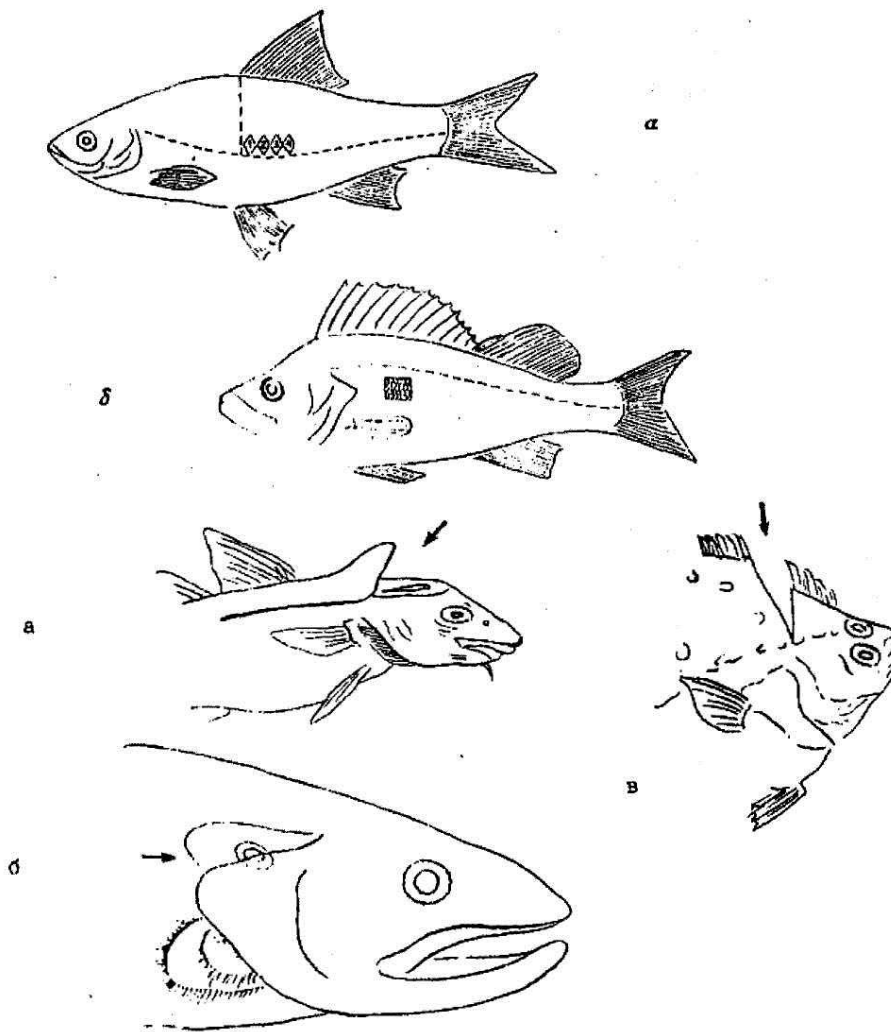


Рис. 21. Місця взяття луски та отолітів у різних видів риби: луски:
 (а – у корошових, б – у окуневих); отолітів (а – у тріскових, б – у лососевих,
 в – у камбалових) (за Арсаном О. М. та ін., 2006 р.)

Приклад записів та написів на етикетках лускової книжки: а) номер лускової книжки, назва риби, дата, місце збирання, номер станції, знаряддя лову; б) номер риби, довжина велика, довжина мала, маса, стать, стадія статевої зрілості, жирність, наповнення кишечника.

Методика збору матеріалів та польових досліджень для визначення плодючості та живлення риби. Матеріали з визначення плодючості риби і характеру їх живлення відбирають під час взяття проб на встановлення віку і росту. Номери проб визначення віку, живлення і плодючості, усі інші дані записів та етикеток мають збігатися.

Однак кількість взятих проб, особливо з вивчення живлення, буде значно меншою, через що номери можуть набиратись не за порядком (з пропусками). Після вимірів і взяття луски (чи іншого структурного елемента

визначення віку) риба розтинається для визначення статі, взяття проб щодо плодючості і живлення.

Послідовність відбору ікри самок і молок самців риб:

1. Добути яєчник чи сім'яник із розітнутої риби, видалити з нього жир.
2. Зважити яєчники самок і молоки самців риб, яєчники і молоки масою понад 1000 г зважують з точністю до 1 г, 500-1000 г – до 0,5 г, менше 500 г – до 0,1 г.

3. Наважку для підрахунку ікри беруть із середини гонади, а її маса залежить від розміру ікри. За діаметра ікри 0,4-0,7мм (миньок) наважка становить 0,25-0,50 г, за діаметра 1-2 мм (лящ, окунь) – 0,5-1,0 г, (500-700 ікринок у наважці), за діаметра майже 5 мм (лососі) – 10-20 г (50-200 ікринок у наважці).

4. Наважку у порційно-нерестових риб (тюлька, верховодка) беруть з кожної порції. За діаметра ікри 1 мм з першої порції беруть наважку 0,5-1,0 г, з другої – наважку зменшують до 0,3-0,5 г (маса яєчників зношується).

5. Яєчники і молоки риб необхідно зважувати з точністю до 0,1 г. Наважку з яєчників – з точністю до 0,001 г. У великих риб наважку зважують з точністю до 0,005 г.

6. Наважку етикетують з відповідними записами, завертають у марлю і поміщають в ізотонічний розчин 4%-го формаліну (100 мл формальдегіду, 900 мл води і 7 л NaCl).

Загальні застереження і послідовність відбору кишково-шлункових трактів риб:

1. Проби щодо живлення методично правильно відбирати із активних знарядь лову.

2. Для точної характеристики живлення проби необхідно брати в різних частинах водойми, різні сезони року та періоди доби;

3. Молодь риб невеликих розмірів фіксується в формаліні цілком (без розтину).

4. Живлення хижих риб необхідно досліджувати відразу під час розтину в польових умовах. За неможливості швидкого визначення компонентів їжі, вміст шлунку фіксують.

5. Під час відбору необхідно акуратно виїняти із риби шлунково-кишковий тракт, не допускати розтікання його вмісту, очистити його від жиру.

6. Завернути його в марлю, помістивши етикетку. На етикетці потрібно записати назву риби, місце і дату лову, знаряддя лову і номер риби в лусковій книжці.

7. Помістити запаковану пробу в посудину з розчином 2-4%-го формаліну на зберігання.

Методика визначення зрілості статевих продуктів риб. Для визначення стадії зрілості статевих продуктів краще користуватись універсальною шкалою Г. Нікольського, яка є зручною і за польових умов.

I стадія. Ювенальна. Молоді, нестатевозрілі особини.

II стадія. Підготовки (або спокою). Статеві залози дуже дрібного розміру, ікра простим оком майже непомітна.

III стадія. Дозрівання. Ікра помітна простим оком, спостерігається надзвичайно швидке збільшення маси статевих залоз, молочко із прозорого стає блідо-рожевим.

IV стадія. Зрілість. Ікра і молочко дозрівають, статеві залози досягають максимальної ваги, але в разі легкого надавлювання статеві продукти ще не витікають.

V стадія. Розмноження (текучість). Статеві продукти витікають вже у разі найлегшого дотику до черевця, маса гонад від початку ікрометання до його закінчення зменшується.

VI стадія. Вибій. Статеві продукти витекли, і статевий отвір гіперемований, статеві залози у вигляді пустих мішків, звичайно у самок з поодинокими ікринками, що залишилися, а у самців із залишками сперми.

Методика визначення жирності риб. Жирність риби встановлюють за кількістю ожирків на кишечнику. Оцінювання жирності проводять візуально в балах.

Шкала М. Прозоровської для оцінювання жирності, балів:

0 – жиру на кишечнику немає;

1 – тонка шнуроподібна смужка жиру між другим та третім відділами кишечника;

2 – неширока безперервна смужка досить щільного жиру між другим і третім відділами кишечника;

3 – широкі смужки жиру вздовж відділів кишечника від початку до анального кінця;

4 – кишечник майже цілком вкритий жиром за винятком маленьких просвітів, де видно кишку;

5 – весь кишечник залитий товстим шаром жиру. Немає ніяких просвітів.

Методика визначення ступеня наповнення шлунково-кишкового тракту. Оцінювання ступеня наповнення шлунково-кишкового тракту також роблять в балах. Розроблено декілька шкал для визначення ступеня наповнення шлунково-кишкового тракту.

Нижче пропонується шкала М. Лебедева, балів:

0 – пусто;

1 – поодинокі;

2 – невелике наповнення;

3 – середнє наповнення;

4 – багато, повний шлунок або відділ кишечника;

5 – велика кількість, розтягнутий шлунок або кишечник.

Методика визначення перетравності їжі рибами. Ступінь перетравності їжі в різних відділах шлунково-кишкового тракту, визначається візуально за схемою К. Фортунатової.

1. Кормові організми добре зберігалися, без будь-яких ознак порушення.

2. Кормові організми трішки перетравлені, визначення видів та їх підрахунок не викликає труднощів.

3. Кормові організми напівперетравлені частково, визначення і підрахунок за окремими частинами можливі.

4. Кормові організми дуже перетравлені, зовсім але визначення і підрахунок за окремими частинами тіла (кістки, очі, кінцівки, панцер, частини ротового отвору, отоліти тощо) можливі.

5. Кормові організми зовсім перетравлені, у вигляді гомогенної маси. Їх визначення і підрахунок неможливі.

1.3.3. Дослідження риб у лабораторних умовах

Методика проведення морфометричного аналізу риб. Повний морфологічний аналіз передбачає вимірювання великої кількості пластичних і меристичних ознак (Додаток 1.3.2.). Ці виміри оформлюють у вигляді протоколу морфометричного аналізу.

Пластичні ознаки – це ті, які змінюються у риб з віком під впливом умов зовнішнього середовища. Ці ознаки встановлюють шляхом вимірювання (довжини тіла, голови, висота тіла, маса тощо).

Меристичні ознаки – це видоспецифічні сталі ознаки, що характерні для окремих видів і популяцій риб. Їх встановлюють шляхом підрахунків (кількість хребців, променів, пілоричних придатків лусок у бічній лінії тощо).

Для прикладу в Додатку 1.1.4 наведено схему вимірів, пластичні і меристичні ознаки, формули плавців коропових риб.

Важливою складовою морфометричного аналізу риб є математична обробка його результатів. Результатом цієї обробки є знаходження середньої арифметичної (\underline{M}), яку визначають діленням суми значень варіант (x_i) на їх кількість (n):

$$\underline{M} = x_i / n.$$

Окрім середньої арифметичної (\underline{M}) розраховують середнє квадратичне відхилення (σ), середню похибку вимірів ($^+ m$) та коефіцієнт відмінностей Майра (CD).

Для порівняння мінливості ознак, що виражаються в різних ознаках, необхідно обчислити відносний показник варіації, коефіцієнт варіації (CV):

$$CV = (\sigma / \underline{M}) \times 100\%.$$

Реальність відмінностей морфометричних показників риб з різних виборок визначають за t – критерієм Стьюдента:

$$t = (M_1 - M_2) / (\sqrt{m_1 + m_2}).$$

Методика визначення віку та росту риб. Виготовлення препаратів для визначення віку риб:

Виготовлення препаратів луски.

1. Відібрану луску витримати протягом 1-10 хв. в слабому розчині нашатирного спирту.

2. Потерти луску між пальцями або протерти її м'якою ганчіркою для видалення слизу і плівки епідермісу.

3. Подивитись луски у разі невеликого збільшення мікроскопа і відібрати 5-8 лусок правильної форми і з незруйнованими краями.

4. З відібраних лусок відокремити 3-4 з найбільш чіткими річними кільцями.

5. Не даючи висохнути лусці, помістити її між двома предметними скельцями.

6. Оформити на препарат етикетку, закріпити скельця. Порядок розміщення запису на етикетці препарату має бути таким: назва риби, номер риби, дата, місце збирання, номер станції, довжина L , довжина ℓ , маса W а.

7. Укласти препарат в коробку для зберігання, прилаштувавши загальний номер за журналом реєстрації.

Виготовлення препаратів отолітів:

1. Приклеїти цілий отоліт на предметне скло канадським або смерековим бальзамом.

2. Зробити шліф отоліта. Для цього підшліфувати отоліт на дрібнозернистому точильному камені, притримуючи його м'якою пробкою. Можна попередньо помістити отоліт у краплю розтопленої каніфолі, а після того, як він застигне, шліфувати.

3. Приклеїти шліф отоліта на предметне скло.

4. Шліф отоліта накрити покривним склом, оформити на препарат етикетку.

5. Укласти препарат у коробку для зберігання, прилаштувавши порядковий номер за журналом реєстрації.

Виготовлення препаратів променів плавців:

1. Розпиляти промінь плавця, розташовуючи пилку ближче до зчленованої голівки променя (рис. 22).

2. Відшліфувати поверхню розпилу, розташовуючи промінь перпендикулярно до поверхні, що шліфується.

3. Закріпити виготовлений шліф променя в кубику з пластиліну, вколівши в нього вістря променя.
4. Заготовити ще один екземпляр розпилу променя і після шліфування приклеїти його відшліфованою поверхнею до предметного скла за допомогою розтопленої каніфолі.
5. Після застигання каніфолі обломити промінь біля каніфолі.
6. Відшліфувати другу поверхню променя.
7. Наклеїти шліф на предметне скло за допомогою канадського бальзаму.
8. Шліф накрити покривним склом, оформити на препарат етикетку.
9. Укласти препарат в коробку для зберігання, прилаштувавши до нього порядковий номер за журналом реєстрації.
10. Використовуючи для виготовлення розрізу паралельно встановлені пилки для металу, зробити розріз цілого плавця дрібної риби і оформити його в препарат (рис. 22).
11. Виготовлені препарати визначення віку риб заносяться до журналу реєстрації препаратів (табл. 1)

Таблиця 1

Журнал реєстрації препаратів

Номер препарату	Вид риби	Номер риби	Дата вилову	Назва препарату	Хто готував препарат

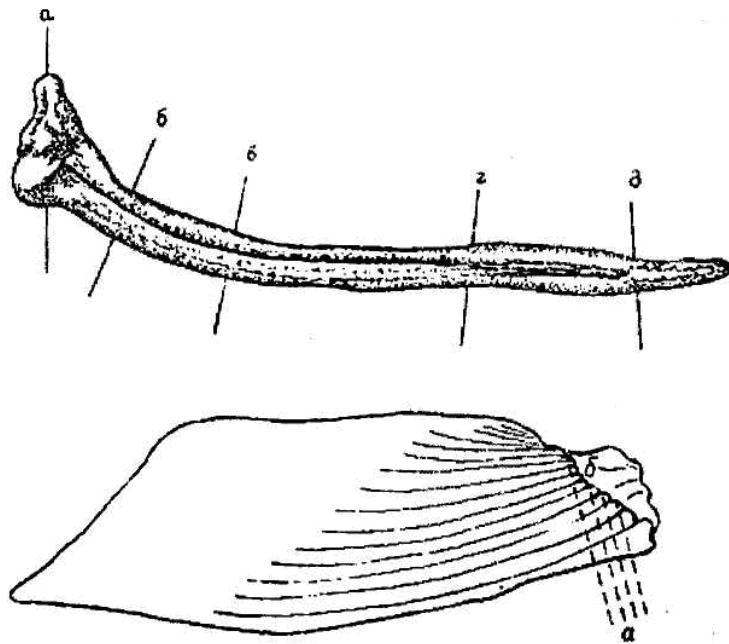


Рис. 22. Розпили променів і плавців риб:

1 – правильне визначення віку дають розпили за лініями а, б, в; неправильне – за лініями г, д; 2 – правильний напрямок розпилу плавця а, б
(за Арсаном О. М. та ін., 2006 р.)

Визначення віку риб за лускою, отолітами і плавцевими променями:

1. Користуючись схемами будови луски, отолітів і променів плавців, вивчити будову цих облікових структур на препаратах (рис. 23).
2. Навчитись на готових препаратах (на яких вже вказаний вік риб) розрізняти річні і додаткові кільця.
3. Спробувати покращити за допомогою барвників, рідин що прояснюють видимість річних відміток на лусці, отолітах, променях плавців.
4. Визначити вік риб за лускою, отолітами, розпилем променя плавця:
 - візуально;
 - під бінокулярним мікроскопом;
 - за допомогою діапроектора.
5. Записати одержані дані у таблицю (табл. 2).
6. Для уточнення правильності визначення підрахувати кількість склеритів у кожній річній зоні луски і записати одержані дані в таблицю (табл. 3).
7. Такі підрахування склеритів провести за кількома лусками однієї й тієї ж риби, порівняти одержані дані.
8. Визначені вікові групи риб позначаються таким чином, залежно від сезону року (табл. 4).

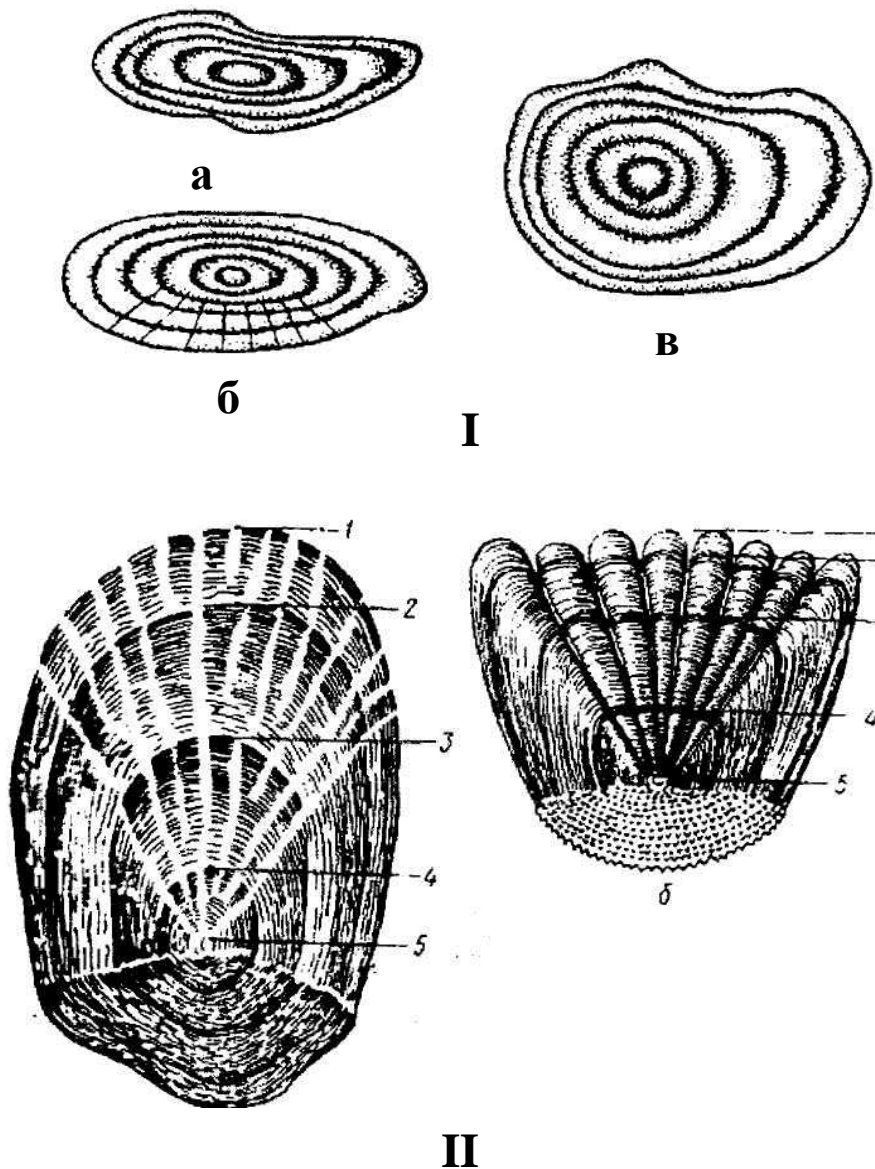


Рис. 23. Відшліфовані зломи отолітів:

I (а – 5-річного минька; б – 6-річної тріски; в – 6-річної камбали) та кісткова луска
 риб – II (а – циклоїдна; б – ктеноїдна): 1 – вершина луски; 2,3,4 – межі річних
 кілець; 5 – центр луски (за Арсаном О. М. та ін., 2006 р.)

Таблиця 2

Результати визначення віку риб і вимірювань річних відміток на різних облікових структурах

№ з/п	Облікова структура	Вид риби	Вік	Вікова група	Спосіб визначення	Розмір річних кілець			
						1	2	3	4

Таблиця 3

Результати підрахування склеритів у річних кільцях різних лусок у однієї й тієї ж риби

№ з/п	Вид риби	Номер луски	Кількість склеритів в річних кільцях											
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	

Таблиця 4

Схема позначення вікових груп риб

Вікова група	Число річних кілець	Позначення	
		Весна	Осінь
Личинка, мальок	немає	0	-
Цьоголітка	немає	-	0+
Однорічка	одне	1	-
Дволітка	одне	-	1+
Дворічка	два	2	-
Трилітка	два	-	2+
Трирічка	три	3	-

Послідовність вираження показників росту риб:

Ріст риб. Ріст риб – це збільшення маси їх лінійних розмірів тіла: лінійний ріст (**Ir**) та ріст маси (ваговий) (**Pr**).

Абсолютні прирости довжини (**Rl**) та маси (**Rw**) тіла риб – це різниця між кінцевою і початковою довжиною і масою протягом сезону (періоду спостережень):

$$Rl = I_n - I_{n-1}; \quad Rp = P_n - P_{n-1}.$$

Відносні прирости довжини (**Cl**) і маси (**Cr**) тіла риби – це відношення річного приросту довжини і маси тіла до загальної довжини і маси:

$$Cl = \frac{ln - ln - 1}{l} = \frac{Re}{e}; \quad Cr = \frac{Pn - Pn - 1}{p} = \frac{Rp}{p}.$$

Характеристика росту риби – це відносні прирости довжини і маси риби виражені у відсотках:

$$Clr = Cl \times 100\% = \frac{Re}{e} \times 100\%; \quad Cpr = Cr \times 100\% = \frac{Rp}{p} \times 100\%.$$

Темп росту довжини (**Vl**) та маси (**Vp**) тіла риби – це ріст довжини і маси тіла за певний проміжок часу (доба, місяць, рік).

$$Vl = \frac{Re}{tj(m, a)}; \quad Vp = \frac{Rp}{tj(m, a)};$$

де J – доба; m – місяці; a – рік.

Методика визначення плодючості риби.

Підрахунок ікринок. Ікринки розділяють препарувальними голками і рахують в чашці Петрі з темним дном або на спеціальному столику з канавками. Кількість ікринок у наважці записують, а у 20 шт. проміряють діаметр. Для визначення сирої маси ікри 100 ікринок підсушують та зважують торзійними вагами з точністю до 0,0005 г. Для порційно-нерестуючих риби від першої (основної) наважки відділять її частину (наважка), а потім з неї беруть 1/2-1/5 частину для промірів.

Під бінокулярним мікроскопом (МБС-10) за допомогою окуляр-мікрометра проміряють підряд 200 ікринок, інші підраховують, але не більше ніж 500-1000 шт. Ікра, що залишається після підрахунку 1000 шт. підсушується, зважується і прораховується ваговим методом (через середню вагу ікринок).

Після підрахунку кількості ікринок в наважці визначають загальну кількість ікринок у гонадах, або *індивідуальну абсолютну плодючість (ІАП):*

$$ІАП = \frac{\text{кількість ікринок у наважці}_2, \text{ шт.} \cdot \text{наважка, г}}{\text{наважка}_2, \text{ г} \cdot \text{наважка, г}} \cdot \text{маса гонад, г};$$

ІАП (*індивідуальна абсолютна плодючість*) – це кількість ікринок, підготовлених до відкладання однією самкою.

АП (*абсолютна плодючість*) – це середня кількість ікринок у самки якоїсь групи (розмірної, вікової тощо).

РП (робоча або фізіологічна плодючість) – кількість ікринок дійсно відкладених самкою за нерестовий сезон (у рибництві її вимірюють кількістю ікри в 1 г або см³ для конкретної самки). Всі інші показники плодючості є похідними до абсолютної.

Методика визначення живлення та харчових стосунків риб.
Вивчення живлення риб у лабораторних умовах має декілька етапів:

1. Щоб видалити їжу із кишечника (шлунку) риб, його розрізають і за допомогою препарувальних голوک відділяють вміст, що називається харчовою грудкою.

2. Харчову грудку обсушують фільтрувальним папером до зникнення слідів вологи і зважують на аптекарських чи торзійних вагах. Масу грудки заносять до картки обробки матеріалу.

3. Визначають по можливості, видову приналежність організмів у харчовій грудці. Для цього харчову грудку переносять на підрахункову пластинку, де визначають і підраховують окремі види кормових організмів. А також за допомогою окуляр-мікрометра вимірюють для подальшої реконструкції та встановлення маси тіла. За значної перетравності їжі підрахунки проводять за фрагментами. Дані також заносять до картки.

4. Підрахунки частоти зустрічності, кількості екземплярів, об'єму та маси харчових компонентів.

Частота зустрічності – це питома вага (у %) кількості шлунково-кишкових трактів, в яких знайдено кормовий організм, до загальної кількості досліджених.

Кількість екземплярів – це підрахунок кількості окремих організмів у харчовій грудці, де вся кількість приймається за 100% і знаходиться питома вага кожної групи організмів (у відсотках).

Об'єм харчових компонентів – це візуальний підрахунок кожного компонента їжі (у %) до всієї харчової грудки, маса якої приймається за 100 відсотків.

Маса харчових компонентів – встановлення загальної маси харчової грудки шляхом зважування, а окремих кормових організмів – через реконструювання маси. Відновлену масу усіх харчових компонентів сумують, і за відношенням до встановленої суми вираховують питоме значення кожного компонента за живою масою. При цьому маса відновлена (реконструйована) завжди більша ніж фактична (враховуючи, що частина їжі перетравлена).

5. Встановлення загальних і спеціальних індексів наповнення
Загальний індекс наповнення визначається як відношення маси їжі до маси самої риби збільшене в 10 000 разів і позначається в продецимілях (‰):

$$\text{Ін.} = \text{Р х.г. (мг)} / \text{Р риби (мг)} \times 10\,000 (\text{‰}).$$

Спеціальний індекс наповнення – відношення маси окремого компонента до маси риби, виражене в процентилях.

6. Підрахунки споживання їжі рибами і їх раціонів.

Індекс споживання їжі (загальний і спеціальний) – це відношення компонентів у харчовій грудці з даними про швидкість перетравлювання їжі з урахуванням інтервалів у харчуванні риб. Використовується під час розрахунків раціонів.

Раціон риб – це кількість їжі, яку з'їдає риба за одиницю часу (добу, місяць, рік):

$$R = a ((24 - T) / n),$$

де **T** – час протягом якого риба не живиться (в годинах). **A** – середньодобове наповнення шлунково-кишкового тракту (у % від маси тіла); **n** – тривалість перетравлювання їжі (в годинах). Раціон вимірюється у відсотках від сирової маси тіла риби.

Низка показників визначає харчові стосунки риб – індекс вибирання їжі, ступінь харчової схожості їжі та інші.

Визначення окремих біологічних показників риб.

1. *Коефіцієнт вгодованості риб:*

$$K_{\Phi} \text{ (за Фультоном)} = (P \times 100) / l^3,$$

де **P** – загальна маса, г; **l** – довжина риби, см.

$$K_k \text{ (за Кларком)} = ((P-p) \times 100) / l^3,$$

де **P** – маса нутрощів риби, г;

$$K_y \text{ (за Сальниковим, Кравченком)} = (P \times 100) / l^x H^x O,$$

де **H** – найбільша висота тіла, см; **O** – обхват риби, см.

2. *Коефіцієнт жирності риб:*

$$K_{ж} = \frac{a100}{P};$$

де **a** – маса жиру на внутрішніх органах, г; **P** – загальна маса тіла риби, г.

3. *Індекс печінки риб* (печінково-соматичний індекс) ПСІ:

$$ПСІ = \frac{Pn100}{P};$$

де **Pn** – маса печінки риб, г; **P** – загальна маса риб, г.

4. *Гонадо-соматичний індекс (ГСІ) або індекс зрілості:*

$$\text{ГСІ} = (P_r \times 100) / P;$$

де P_r – маса гонад самок і самців риби; P – загальна маса риби, г.

5. *Індекс висоти тіла риби:*

$$\text{ІВТ} = \frac{e}{H};$$

де e – довжина тіла риби, см; H – висота тіла риби, см.

6. *Індекс відносної товщини тіла риби:*

$$\text{ІТТ} = \frac{m}{e} \cdot 100\%;$$

де m – найбільша товщина тіла риби, см; E – довжина тіла риби, см.

7. *Індекс великоголовості риби:*

$$\text{ІВ} = \frac{C}{e} \cdot 100\%;$$

де C – довжина голови риби, см; e – довжина тіла риби, см.

8. *Індекс компактності риби:*

$$\text{ІК} = \frac{O}{e} \cdot 100\%;$$

де O – обхват тіла риби, см; e – довжина тіла риби, см.

9. *Індекс м'ясистості риби:*

$$\text{ІМ} = \frac{e}{P};$$

де e – довжина тіла риби, см; P – маса тіла риби, г.

10. *Середній індекс смертності риби:*

$$\text{Rd (IC)} = m/N;$$

де m – кількість особин риби, які загинули за певний період на певній акваторії у відношенні до умовної кількості особин (N) у популяції (до 100 або 1000).

11. *Коефіцієнт масонакопичення риби:*

$$\text{К}_m = 3 (M_k^{1/3} - M_o^{1/3}) / t;$$

де M_k – кінцева маса риби, г; M_o – початкова маса риби, г; t – період спостережень (доба).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які основні способи відбору проб риби ви знаєте ?
2. Охарактеризуйте поняття середньої проби риби.
3. Що записується на етикетці проби риби ?
4. Охарактеризуйте промислові знаряддя лову риби.
5. Охарактеризуйте контрольні знаряддя лову риби.
6. Що таке видовий аналіз улову риби ?
7. Що таке біологічний аналіз улову риби ?
8. Яка послідовність відбору луски риби для визначення віку?
9. Які складові відбору ікри самок риби для визначення плодючості?
10. Охарактеризуйте методику перетравності їжі рибами.
11. Охарактеризуйте складові математичної обробки даних морфометричного аналізу риби.
12. Назвіть послідовність виготовлення препаратів і визначення віку за лускою риби.
13. Наведіть формули відносних приростів довжини і маси риби.
14. Дайте визначення і запишіть формулу раціону риби.
15. Запишіть формулу вгодованості риби за Сальниковим і Кравченком.

1.4. Особливості будови рибоподібних і риб та їх використання в систематиці

Морфологія, стосовно біології взагалі й іхтіології зокрема, є наукою про форму й будову рибоподібних і риб. Морфологія найтіснішим чином пов'язана із зоологією, фізіологією й екологією, що істотно впливає на процес формоутворення. Предметом вивчення морфології рибоподібних і риб як галузь спеціальних знань є зовнішня й внутрішня їх будова, топографія, зовнішня й внутрішня будова окремих органів і систем організму, їх тканинна організація, будова клітин і клітинних структур. До того ж основне завдання морфології рибоподібних і риб зумовлене необхідністю пізнань форми на всіх рівнях у статиці й динаміці. У класичній морфології тварин розрізняють морфологію функціональну, екологічну, вікову й еволюційну, що повною мірою може бути віднесене до морфології рибоподібних і риб.

У зв'язку з тим, що в процесі підготовки фахівців у галузі іхтіології й рибництва викладаються спеціальні курси (гістологія, ембріологія і фізіологія риб), ці питання висвітлюються в обсязі, необхідному для цілісного сприйняття матеріалу певних розділів іхтіології.

Риби – древня група тварин, що живе на Землі сотні мільйонів років. У системі хребетних рибоподібні і риби в морфоанатомічному плані є найбільше низько організованими тваринами.

На думку авторів широковідомих публікацій сучасна іхтіофауна представлена досить широко й включає понад 28 тисяч видів риб (інколи називають 30 тис. видів риб), що живуть у гіперсолоних, солоних, солонуватих і прісних водах, практично на всій акваторії планети. Риби живуть у стоячих водоймах, у швидкоплинних ріках і струмках, у морях і океанах тропічних, помірних і полярних зон. Відзначено риб у гірських водоймах на висотах до 6 тис. м, на великих глибинах океанів, у підземних озерах печерних утворень. Умови перебування риб у гідросфері планети досить специфічні, що визначило за відомої спільності зовнішнього вигляду й внутрішньої будови риб, наявність певних, іноді досить різко виражених видоспецифічних особливостей.

Поряд з вищевикладеним абсолютна більшість видів риб за своїм зовнішнім виглядом й внутрішньою будовою дозволяє віднести їх до іншого класу хребетних. Практично без спеціальної підготовки будь-яка людина буде стверджувати, що перед ним риба. Така констатація цього факту базується на характерній схожості основних особливостей, які досить чітко, в абсолютній більшості випадків, відрізняють рибу від інших класів хребетних тварин.

У такий спосіб очевидно, що зовнішня подібність різних систематичних груп риб поєднується з наявністю індивідуальних особливостей, які полягають в основі визначення і диференціювання риб, визначення їх видової приналежності та віднесення до відповідних таксономічних груп.

1.4.1. Зовнішня будова й форми тіла рибоподібних і риб

Риби виявили дивну пристосувальну здатність до перебування в більш "в'язкому" і щільнішому, чим повітря водному середовищі. Специфічні пристосування риб досить різноманітне й це різноманіття склалось протягом років еволюції.

Форма тіла риб є своєрідним біологічним продуктом, що утворився в процесі еволюції взаємин між організмами й середовищем перебування, виступає зовнішнім виразом пристосувальних особливостей риб до навколишнього середовища, тобто їхнього відношення до гідрологічних і гідрохімічних факторів, умов харчування й розмноження, наявності хижаків. Це дозволяє, беручи в руки рибу, навіть не знаючу, і за зовнішньою будовою "прочитати" основні її екологічні особливості.

Перебування в досить специфічному середовищі, яким є вода, і необхідність активного переміщення, що пов'язане з подоланням значного опору, сформували тіло риб, що добре адаптоване до такого способу життя і враховує основні особливості гідродинаміки.

У тілі рибоподібних і риб розрізняють головний, тулубний і хвостовий відділи, між якими немає чітких меж, що робить такий розподіл деякою мірою умовним. За межу між головою й тулубом приймають задній край зябрової кришки (без зябрової перетинки), а між тулубом і хвостом анальний отвір. У хвостовому відділі розрізняють хвостове стебло, що розташоване між анальним отвором і хвостовим плавцем.

Обтічність поверхні тіла риб і відсутність чітких меж між окремими частинами тіла не випадкова. Така будова, сформована в процесі філогенезу, значно забезпечує перебування різних видів риб у водному середовищі в межах ареалів.

Однак варто враховувати, що твердження про спільність будови тіла більшості видів риб справедливе тільки в першому наближенні. За професійного розгляду очевидно, що зовнішня будова рибоподібних і риб досить різноманітна і це визначається таксономічною приналежністю конкретних груп. Не вдаючись у докладний розгляд усіх можливих пристосувальних варіацій у формі й будові цієї групи гідробіонтів, необхідно розглянути набір стрижневих, типових "архітектурних" елементів, наявність яких дозволило виділити риб у більшу самостійну групу тварин.

Який би зовнішній вигляд не набув той або інший вид риб у процесі еволюції, перше, що властиве формі їх тіла – це обтічність. Вода – щільна й досить важка порівняно з повітрям рідина. Їй властива нестисливість, і пересуватися в ній не так-то просто: потрібно ніби розсунути її, відштовхнути по обидва боки, після чого вода неминуче зімкнеться за тілом знову. Риби чудово перебороли пов'язані із цим труднощі. Більшість риб мають загострену голову, за якою в них розташована найбільш об'ємиста частина тіла – тулуб, який потім звужується до хвоста. Завдяки такій будові тіла, вода не тільки

більш плавно й з найменшими завихреннями обтікає із двох боків тіло пливучої риби, але й надає йому деякий додатковий поштовх.

Оптимально використовували риби й переваги водного середовища, що впливають із закону Архімеда – підтримувати вагу власного тіла у воді. Маючи приблизно однакову з нею щільність протоплазми клітин організму, їм куди простіше, ніж сухопутним хребетним. У цьому випадку в них у важкому й ускладненому скелетному каркасі відпала необхідність.

Таким чином, гладке, обтічне, без виступів тіло риб, покрите слизом, полегшує переміщення у воді, а система парних і непарних плавців визначає рух у потрібному напрямку.

Абсолютну більшість видів риб можна розмежувати за найбільш типовими формами тіла й віднести за цією ознакою до певного типу, який еволюційно визначився місцем існування кожного виду, характером руху, складом їжі та способом її добування, впливом міжвидових взаємовідносин. Відповідно до умов існування й пересування специфічним водним середовищем виділяють такі типи форм тіла риб (Додаток 1.4.1):

Торпедоподібна (веретеноподібна) – загострена голова (рило), добре обтічне і округле у поперечному розрізі тіло, іноді дещо стиснене з боків, витончене хвостове стебло, яке іноді несе додаткові плавці. Риби з такою формою тіла характеризуються високими плавальними здібностями, здатні до тривалих переміщень. Як правило, це мешканця пелагіалі – тунці, скумбрії, лососі, оселедці, кефалі, більшість акул, судаки. Необхідно зазначити, що така форма тіла властива морським ссавцям (дельфіна, косаткам).

Стрілоподібна – близька до торпедоподібної, але тіло більш витягнуте, має приблизно однакову висоту і рівномірно округлене, дещо стиснене з боків, кістки рила витягнуті та загострені, хвостове стебло коротке і відносно могутнє, спинний та анальний плавці зміщені до сильного і короткого хвостового плавця, що імітує оперення стріли.

Риби з такою формою тіла не здатні переміщуватися на великі відстані, вони переважно тримаються у засідці, проте розвивають високі кидкові швидкості на проміжок часу, миттєво кидаючись за здобиччю, або уникаючи загрози. Така форма тіла характерна для засадних хижаків (щука, таймень, панцирна щука), деяких мешканців пелагіалі (сарган, сайра).

Змієподібна (вугреподібна) – дуже видовжене тіло, закруглене на поперечному розрізі у передній і середній частинах, дещо сплюснене з боків у задній, з довгим спинним й анальним плавцями та маленьким хвостовим плавцем, з іноді відсутніми черевними плавцями. Риби з такою формою тіла є досить повільними плавцями, зустрічаються переважно біля дна серед заростей водоростей, пересуваються латерально згинаючи тіло – круглороті (міноги, міксини) та вугреподібні.

Стрічкоподібна – видовжене тіло, яке на відміну від вугреподібної форми, сильно стиснене з боків. Спинний та анальний плавці видовжені, хвостовий скорочений, іноді редукований. Риби з такою формою тіла погані

плавці, які пересуваються латерально згинаючи тіло, мешкають у пелагіалі та переважно на великих глибинах (риба-шабля, риба-ремінь, оселедцевий король).

Сплющена (стиснена) форма, яка має 3 різновиди:

а) *симетрично стиснена з боків* – високе тіло за відносно невеликою довжиною мають риби, які здатні легко маневрувати серед перепон та швидко змінювати своє положення у водному просторі для дезорієнтації хижаків. Таку форму тіла, яку іноді називають *лящеподібною*, мають чисельні придонні риби (лящ, плоскирка, скалярія), мешканці коралових рифів (скалозуб, спиноріг, риба-хірург) та деякі пелагічні риби (риба-місяць, сонцевик, вомер).

б) *несиметрично стиснена з боків* – високе тіло, зміщені на один бік очі, що створює асиметрію тіла. Асиметрію доповнюють зміщені на один бік разом з очима і грудні плавці. Риби з такою формою тіла мають добре розвинені спинний (окантовує верхню частину тіла) та анальний (окантовує нижню частину тіла) плавці, хвилеподібні ундулюючі коливання яких відіграють вирішальну роль у пересуванні. Така форма не забезпечує швидкого плавання, вона характерна для малорухливих придонних риб ряду камбалоподібних.

в) *симетрично стиснена у спинно-черевному (дорзовентральному) напрямі* – сильно сплющене тіло, з добре розвинутими грудними плавцями. Таку форму мають малорухливі риби, що ведуть переважно придонний спосіб життя (скати, морський чорт). Виняток становлять невелика група скатів, що мешкають у пелагіалі (скат-манта, хвостокіл Кука).

Кулеподібна – тіло майже округле, у вигляді кулі. Таку форму тіла періодично, під час небезпеки набувають представники ряду голкочеревоподібні (риба-їжак, риба-куля), які роздувають міхури кишечника, заповнюючи їх водою, що призводить до розправлення наявних на тілі голок та шипів, якими вони захищаються від хижаків. Риби з такою формою тіла є поганими плавцями, здатні переміщуватися лише на короткій відстані за рахунок ундулюючого руху непарних плавців.

Астеролепідна (кузовкоподібна) – пірамідально-кубічна, з чисельними варіаціями форма тіла, яка закрита кістковим панциром, захищає від хижаків та від ударів твердих предметів (каміння, корали) під дією хвиль. Така форма тіла характерна для представників родини кузовкових, які мешкають серед коралових рифів та у прибережній хвильовій зоні. Панцир позбавляє тіло рухливості, переміщення риб з такою формою тіла можливе лише за рахунок ундулюючої дії непарних плавців.

Голкоподібна – сильно витягнуте, видовжене тіло, яке може бути частково поміщене у кістковий панцир. Таку форму мають морські голки, які ведуть слаборухливий спосіб існування і переміщуються лише за рахунок ундулюючої дії спинного плавця.

Макрусоподібна – з масивним головним відділом тіло, яке поступово звужується до хвостового плавця. Таку форму тіла мають малорухливі, глибоководні риби ряду макрусоподібних та хімероподібних.

Наведені вище форми не вичерпують всього різноманіття "конституцій" тіла риб, які їм подарувала еволюція. Чисельні види риб мають тіло з проміжними формами або займають проміжне положення між декількома типами:

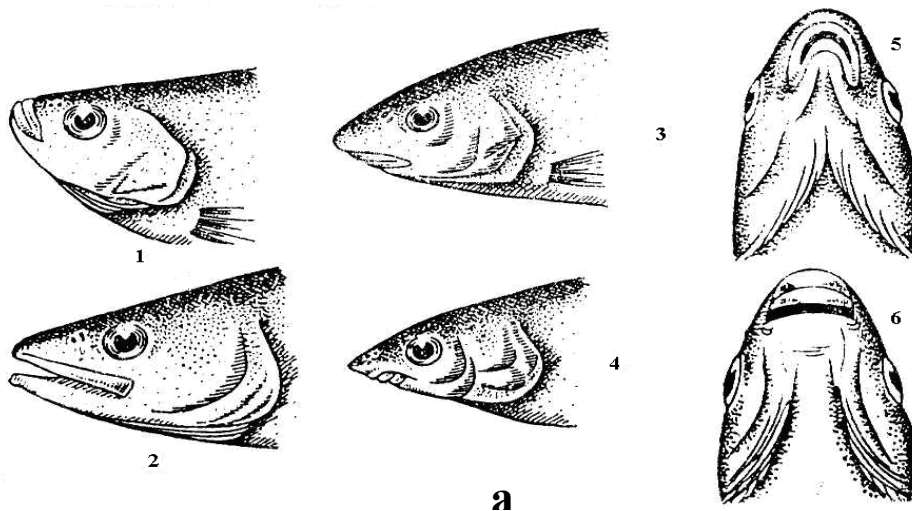
- торпедоподібно-сплюснена (плітка, жерех);
- змієподібно-стрічкоподібна (зубатка, мурена, в'юн).

Крім того, існують деякі види риб, тіло яких неможливо класифікувати, тобто важко віднести до будь-якого з наведених вище типів (морські коники, морський бекас, риба-флейта та багато ін.) .

Головний відділ. У головному відділі риб виділяють рило, що простирається від початку голови до переднього краю ока; заочноямковий простір – від заднього краю ока до дистального кінця зябрової кришки; щоку – від задньої вертикалі ока до заднього краю передкришки; чоло або міжочний простір – відстань між очами.

Переходячи до нижньої частини голови, необхідно звернути увагу на зяброві перетинки – шкіряні складки, що облямовують зяброву кришку. У нижній частині голови розрізняють підборіддя – ділянка голови від початку нижньої щелепи до місця прикріплення зябрових перетинок; далі простирається міжзябровий проміжок (горло) – ділянка між зябровими щілинами дощенту грудних плавців. Поряд із цим у нижній частині голови перебуває симфіз – місце з'єднання кісток у нижній частині щелепи (рис. 24в).

За загальної для всіх або практично всіх видів рибоподібних і риб будови, головний відділ або голова різних систематичних груп характеризується достатньою різноманітністю. Ця різноманітність насамперед обумовлена будовою ротового апарату. Навіть систематична приналежність рибоподібних і ряду риб, їх назва, пов'язана з його видозмінами (круглороті, зрослощелепні, трубкороти).



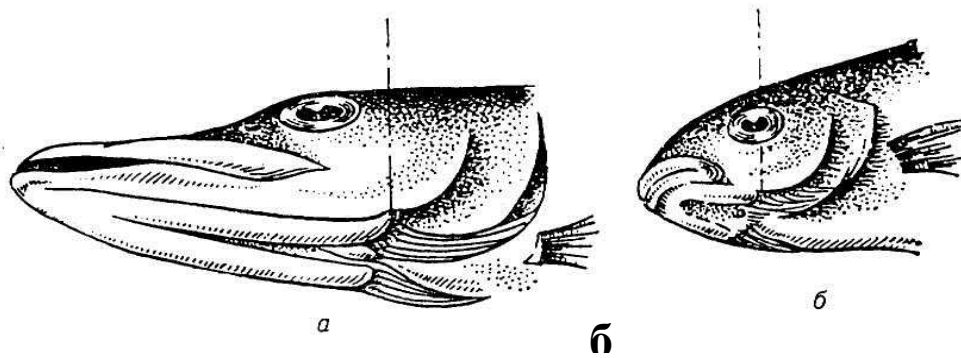
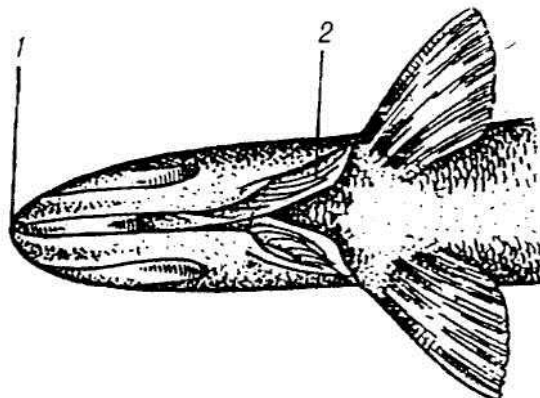


Рис. 24. Головний відділ та рот риби:

а – за розміщенням (1 – верхній у чехоні; 2 – кінцевий у лосося; 3,5 – нижній косий у рибаця; 4,6 – нижній поперечний у підуста); б – за розміром (а – великий у щуки; б – малий у плітки); в – нижня сторона голови риби (1 – зяброві перетинки; 2 – симфізи) (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Особливості розташування, розмірів і будови рота в риби визначаються специфікою добування їжі та характеру харчування. У цьому зв'язку розрізняють і виділяють три основні положення рота: верхній, кінцевий, нижній (див. рис. 24а).

Верхній рот – нижня щелепа довшя верхньої, а сам ротовий отвір спрямований догори. Таке положення рота характерне для риби, які добувають харчові організми з верхніх шарів води. Це переважно риби, основу раціону яких становить планктон. Сюди можуть бути віднесені шпрот, чехоня, білий і



В

строкатий товстолобик. Поряд із цим таке розташування рота мають деякі придонні засадні хижаки, зокрема звичайний сом, морський чорт, зіздар, морський дракончик.

Кінцевий рот – обидві щелепи мають однакову довжину. Таке положення рота мають переважно риби, основу раціону яких становлять кормові організми, що живуть у товщі води. Сюди можуть бути віднесені лососі, окунь, судак, тунець, пеламіда, скумбрія.

Нижній рот – верхня щелепа довша нижньої, а ротовий отвір спрямований донизу. Нижній рот характерний для риб, основу раціону яких становить бентос. Сюди можуть бути віднесені підуст, рибець, пічкур, вусач, барабуля. В окремих видів риб нижнє розташування рота не обов'язково пов'язане з характером харчування. Наявність рострума, що виступає над щелепним апаратом, визначає розташування рота, що характерно для акул, скатів, осетрообразних.

Пропонована класифікація риб за розташуванням рота не є універсальною, що в деяких випадках не дозволяє віднести окремі види риб за цією ознакою до певної групи (Додаток. 1.4.2). У цьому зв'язку розрізняють проміжні положення рота – *напівнижній* (тараня, лящ, сазан) і *напівверхній* (верховодка, краснопірка).

Поряд з розташуванням рота в риб формуються різні його розміри, що визначається довжиною нижньої щелепи. У великоротих кінець нижньої щелепи заходить за вертикаль заднього краю ока, у малоротих риб кінець нижньої щелепи не доходить до вертикалі заднього краю ока (див. рис. 24б). Розміри рота в риб функціональні й залежать від величини об'єктів харчування, їхньої твердості, щільності розподілу, особливості захоплення їжі.

У цьому зв'язку очевидно, що невеликий рот властивий, як правило, макрофагам, фітопланктофагам, перифітонофагам, зоопланктофагам і бентофагам, основу раціону яких становить дрібний бентос, детритофагам. До цієї групи можуть бути віднесені білий амур, краснопірка, кефалі, верховодка, тюлька, кільки, шемая, лящ, лин, плоскирка.

Великий рот характерний переважно для хижих риб (щука, сом) і риб, основу раціону яких становить великий бентос (зубатка). Великий рот спостерігається в окремих видів риб-планктофагів, що виконує функції своєрідної пастки. Сюди може бути віднесений анчоус, строкатий товстолобик, веслоніс. За інших рівних умов великий рот більше характерний для хижаків, які підстерігають здобич, перебуваючи в засідці, а маленький рот – у хижаків, що переслідують жертву відносно тривалий час. У першому випадку це морський чорт, щука, сом, окунь, панцирник, а в другому випадку – тунець, скумбрія, судак.

На розміри рота безпосередній вплив у процесі еволюції виду впливала доступність їжі або її концентрація. За низької концентрації їжі рот більший, а за високої концентрації харчових об'єктів на одиницю площі або об'єму води рот у риб менший. Твердість харчових об'єктів також впливає на розміри рота. До того ж, чим жорсткіше й твердіше їжа, чим більше зусиль потрібно для її захоплення, утримання, відривання, здрібнювання, тим розмір рота менший. Іншими словами, чим більше зусиль необхідно для стискування щелеп і закривання рота, тим менші його розміри. У цьому плані цікаві види, основу раціону яких становлять корали – спиногогові, скалозубі, губанові риби, що володіють дуже маленьким ротом.

У деяких видів риб міжщелепні кістки рухомо з'єднані із черепом, що уможливорює своєрідне висування рота й утворення ротової трубки. У переважної більшості видів риб міжщелепні кістки з'єднані нерухомо або майже нерухомо із черепом, що виключає можливість висування рота. У цьому випадку за цією ознакою розрізняють у риб висувний і невисувний рот.

Висувний рот – верхня щелепа рухомо з'єднана із черепом, завдяки чому під час розкриття рота верхня щелепа може викидатися й висуватися вперед, що дає можливість захоплювати порівняно дрібні кормові організми. Такий тип рота характерний для риб, які харчуються відносно великими планктонними організмами, зокрема оселедцевим, або дрібним бентосом – сазан, лящ, лин, сріблястий карась, осетрові. Сюди ж можуть бути віднесені кефалі, основу раціону яких становить перифітон і детрит.

Невисувний рот – верхня щелепа практично нерухомо з'єднана із черепом. Такий тип рота характерний для риб, основу раціону котрих становить твердий бентос, який необхідно подрібнювати, застосовуючи при цьому значні зусилля; для риб, що харчуються великими кормовими об'єктами (хижаки), для риб, що живляться дрібним планктоном (веслоніс, білий і строкатий товстолобики).

На думку Г. Нікольського доцільна класифікація ротового апарату риб у зв'язку з особливостями його будови й функціонування на шість типів:

- *хвотальний рот* – великий, з гострими зубами як на щелепах, так і часто на сошнику й піднебінних кістках, при цьому зяброві тичинки короткі, гострі і рідкі (судак, сом, щука, камбала-калкан, миньок, акули);
- *всмоктувальний рот* – у вигляді трубки, часто висувний, як правило без зубів, служить для добування донних безхребетних (лящ, сазан, плоскирка, риба-голка);
- *дробильний рот* – з потужними зубами у вигляді пластин або шипів, служить для роздроблення коралів і твердих панцирів безхребетних (кузовкові, зубаткові, скалозубі, голкочеревні, скатові);
- *рот у вигляді присоски* – ротова лійка без щелеп, зуби у вигляді ороговілих епітеліальних горбків (міксіни, міноги);
- *рот планктоноїдів* – великий невисувний або невеликий висувний, зуби дрібні або часто відсутні, зяброві тичинки довгі й густі, утворюють щось на зразок сита (веслоніс, білий і строкатий товстолобики, анчоус, оселедець, ряпушка);
- *рот перифітоноїдів* – розташований на нижній частині голови у вигляді поперечної щілини, нижня губа несе гострий ріжучий край, іноді обрамлений роговим чохлаком, зубів, як правило, немає (підуст, кефалі, храмуля).

Окремі види риб ведуть паразитичний спосіб життя, що призвело до редукції ротового апарату, а найбільш яскраве вираження це отримало в самців глибоководних вудильників.

Крім ротового апарату на голові рибоподібних і риб розташовані очі, зяброві і носові отвори, бризкальця. Для рибоподібних (міксин, міног) характерна наявність від 1 до 15 пар *зябрових отворів*, для більшості хрящових риб (акули, скати) – від 5 до 7 пар *зябрових щілин*, для кісткових риб – 1 пара зябрових щілин. Хрящові химери мають 4 пари зябрових щілин, які прикриті шкірястою складкою за аналогією із зябровою кришкою кісткових риб.

Зяброві кришки, що є характерною ознакою кісткових риб, мають шкірясту облямівку – *зяброві перетинки*, які можуть бути вільними, що типово для оселедцевих або прикріпленими до міжзябрового проміжку, що типово для коропових. В окремих видів риб (білуга, калуга) зяброві перетинки зростаються між собою, утворюючи своєрідну складку.

В абсолютної більшості видів риб, крім круглоротих, на передній частині голови є парні *носові отвори*, які топографічно розташовані симетрично поперед очей по обидва боки голови. Ці отвори в більшості видів риб не мають сполучення з глоткою, виняток становлять деякі види рибоподібних (міксини) і низькоорганізованих риб (дводишні, кистепері), які мають внутрішні ніздрі – *хоани*. Розташування, форма й величина носових отворів варіюють за досить широких меж для різних видів риб, що зумовлено видоспецифічними особливостями у зв'язку з умовами існування. Чим краще зір у риби, тим ближче до очей розташовані носові отвори, чим слабший зір – тим ближче до ротового отвору. У хрящових риб вони зміщені на нижню частину голови.

Розміри носових отворів певним чином залежать від швидкості плавання. Так, у повільно плавучих риб вони більші і, як правило, мають шкірясту перегородку, що ділить їх умовно на передню й задню ніздрю. У швидко плавучих риб носові отвори маленькі і, як правило, перегородка відсутня, тому вода проникає в них досить інтенсивно.

Для круглоротих характерний непарний носовий отвір, що у міксин розташований на передньому кінці риля, а у міног – в міжочному просторі.

У пластинчастозябрових і в деяких видів, що відносять до хрящових ганоїдів (осетер, білуга), за очима є парні отвори, названі *бризкальцями* (spiraculum), які генеративно є рудиментарними залишками нефункціонуючих зябрових щілин. Для скатів бризкальця мають функціональне значення, беручи участь у диханні.

Голова риб починається від кінця риля й закінчується зябровими щілинами або отворами, кількість яких не однакова в різних систематичних груп. У багатьох видів риб на голові є вусики, що є органами дотику й смаку, що характерно для сомів, в'юна, тріски, барабулі. Голова деяких видів риб оснащена шипами й колючками, шкірястими виростами, що мають захисне значення, слизовідільними порами, фрагментами каналу бічної лінії й геніпорами, зі своїми специфічними функціями.

Плавці. Однією з характерних рис рибоподібних і риб є наявність плавців (pinna). За своїм генезисом плавці є шкірястими виростами, які опираються на хрящові або кісткові плавцеві промені. Будова, кількість, форма, розміри, розташування й функції плавців різні. Плавці риб бувають парні й непарні. Парні плавці, які відсутні в рибоподібних і властиві тільки рибам, відповідають кінцівкам вищих хребетних тварин, а для непарних, з огляду на їх функцію і будову, аналогію знайти важко.

У зв'язку з наведеною відповідністю до парних плавців відносять грудні (р. pectoralis) і черевні (р. ventralis), а до непарних – спинний (р. dorsalis), анальний (р. analis) і хвостовий (р. caudalis). У деяких видів риб (лососеві, сигові, корюшкові, харацинові, деякі сомові) зустрічається додатковий непарний лжеплавець – жировий плавець (р. adiposa), що являє собою шкірясту складку без променів, розташовану за спинним плавцем над анальним (Додаток 1.4.3).

Кісткові плавцеві промені, що є функціонально опорою плавців, можуть бути гіллястими й негіллястими. Для гіллястих променів характерне розчленовування верхньої частини променя й утворення своєрідного пензлика віялоподібного типу. Ці промені м'які й розташовані ближче до хвостового кінця плавця. Ближче до головного відділу у плавцях розташовуються негіллясті промені, які можуть бути диференційовані на дві групи. До першої групи променів відносять членисті, друга група представлена нечленистими променями. Останні досить тверді, вершина променя гостра, в окремих видів риб краї променів можуть бути гладкими або мати пілкоподібні вирости. Членисті промені, як видно з назви, представлені члениками, що забезпечує їм м'якість і гнучкість (Додаток 1.4.3).

Під час віднесення риб до певних систематичних груп, кількість променів є досить істотною систематичною ознакою. До того ж особливу значимість мають непарні плавці, зокрема спинний і анальний. В іхтіології, у зв'язку із будовою плавців, існує таке поняття як "формула плавців", у якій кількість колючих, твердих променів позначають римськими цифрами, а м'яких, гіллястих – арабськими. Так, для річкового окуня формула його спинних плавців буде мати такий вигляд D^1 XIII-XVII, D^2 I-III 12-16. Зміст цієї формули зводиться до того, що всі представники цього виду мають два спинних плавці й перший з них представлений твердими променями, кількість яких коливається від 13 до 17, а другий у своєму складі має тверді (від 1 до 3) і м'які промені (від 12 до 16). У судака формула його анального плавця буде мати такий вигляд: A II-III 11-14, а це свідчить про те, що всі представники виду в анальному плавці мають від 2 до 3 твердих променів і від 11 до 14 м'яких променів (Додаток 1.1.4).

Грудні плавці є у всіх риб, за винятком мурен, що є результатом більш пізньої їх втрати, і відсутні в рибоподібних, що є первинним явищем. Вони розташовані за зябровими щілинами, але їх форма й функції можуть бути різними.

В акул і хрящових ганоїдів (осетроподібних) їм характерна мала рухливість і розташування в горизонтальній площині. У розтині грудні плавці нагадують крило літака, що під час руху створює піднімальну силу і дозволяє підтримувати важку голову й рострум у горизонтальному напрямку.

У скатів грудні плавці одержали потужний розвиток, облямовують їх тіло й виконують функцію головних двигунів під час плавання.

Костисті риби мають добре рухливі грудні плавці, які мають виражене вертикальне розташування, що дозволяє їм робити гребні рухи (вперед та назад) уздовж тулуба. Основна функція грудних плавців костистих риб – моторна функція на малих швидкостях пересування, що дозволяє точно маневрувати під час пошуків корму, розмноження, руху в заростях і між перешкодами (рифами, каменями). Разом із черевними й хвостовими плавцями грудні плавці забезпечують рибі можливість зберігати рівновагу тіла в нерухомому стані.

Грудні плавці в костистих риб дуже різноманітні, що пов'язане з певними функціями. Найбільш розвинені вони в летючих риб, по довжині складають до 80% від довжини тіла, що дозволяє цим риbam мати планерну здатність ширяти в повітрі. Серед риб є представники, що демонструють справжній політ, аналогічний птахам. За рахунок змахів збільшених грудних плавців прісноводні риби кілебрюшки (род. Харацинові) здатні пролітати над водою до 3-5 м.

У морських півнів (род. Триглові) три промені грудних плавців перетворилися у своєрідні пальцеподібні вирости, які вони використовують як опору під час пересування (повзання) дном і як органи дотику. У деяких видів риб (вудильники) грудні плавці мають розвинену м'язову основу, що дозволяє їм переміщатися дном, закопуватись у ґрунт. Окуні-повзуни, використовуючи грудні плавці й інші пристосування, рухаються сушею від однієї водойми до іншої, інколи на відстань до сотні метрів.

Своєрідний спосіб пересування демонструють мульні стрибуни, грудні плавці яких забезпечені спеціальною мускулатурою й мають вигин, що нагадує ліктьовий суглоб – це дозволяє їм зображувати стрибок. Вони використовують грудні плавці не тільки для переміщення сушею, але й піднімаються нагору стеблами рослин, допомагаючи собі хвостовим плавцем.

У деяких окунеобразних (кам'яний окунь, губани) грудні плавці широкі, закруглені, віялоподібні. Їх роботою створюється переміщення води донизу і риба піднімається вертикально вгору на зразок гелікоптера.

Своєрідна функція грудних плавців у риб рядів голкочерево-подібних (риба-їжак, фугу, кузовки) і пучкозяброво-подібних (морські коники, морські голки), які мають дуже маленькі зяброві щілини й рухами плавців створюють відтік води від зябрового апарату, що має життєво важливе значення для цих риб. У разі ампутації грудних плавців, ці риби гинуть від задухи (асфіксії).

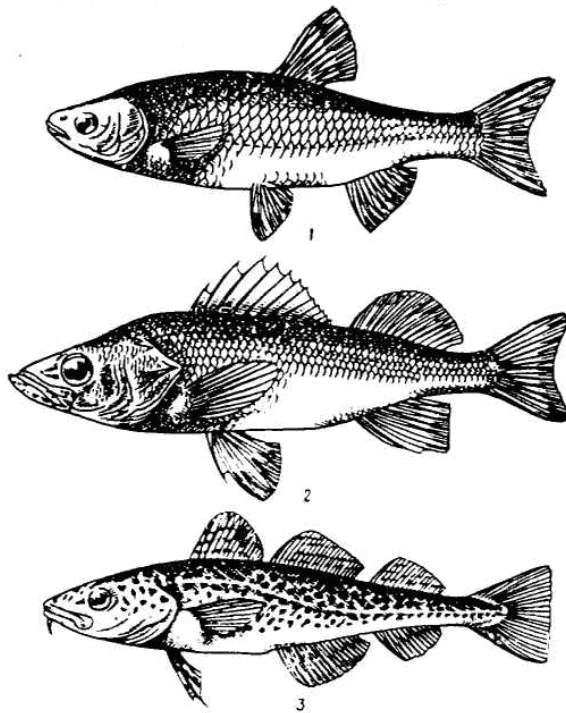
Черевні плавці функціонально забезпечують рибі нормальне положення в товщі води, тому що розташовуються в безпосередній близькості від центра

ваги, забезпечуючи рівновагу. Положення черевних плавців у різних видів риб піддається істотним розбіжностям, що зумовлено місцезнаходженням центра ваги.

У риб положення черевних плавців буває трьох типів – абдомінальне, торакальне і югулярне (рис. 25).

У низькоорганізованих риб (акули, осетроподібні, оселедцеподібні, коропоподібні) має місце некомпактне розташування внутрішніх органів, що займають витягнуте положення всередині великої внутрішньої порожнини тіла. Центр ваги цих риб перебуває на череві. Черевні плавці розташовані далеко за грудними – *абдомінальне положення*.

У більш високоорганізованих риб (кефалеподібні, більшість окунеподібних, скорпеноподібні) спостерігається ущільнення внутрішніх



органів, компактність їхнього розташування. Внутрішня порожнина із внутрішніми органами зменшується й наближається до головного відділу. У результаті збільшується й підсилюється хвостовий відділ, що дає вигравш у маневреності й швидкості руху. У цьому випадку черевні плавці зміщуються наперед і розташовані ближче до грудного або під ними – *торакальне положення*.

Рис. 25. Положення черевних плавців:

1 – абдомінальне (плітка); 2 – торакальне (йорж); 3 – югулярне (тріска)
(за Шатуновським М. І. та ін., 1988 р.)

У деяких високоорганізованих риб таких, як тріскоподібні, нототенієві й собачкові з окунеподібними, черевні плавці розташовані поперед грудних, зміщуючись на горло – *югулярне положення*.

Відсутність черевних плавців властива рибоподібним, що є первинним явищем, і спостерігається в деяких видів риб зі змієподібною (вугреподібні) або сильно витягнутою (зубаткові, муренові, бельдюгові) формою тіла, що є результатом більш пізньої їх втрати.

Черевні плавці деяких видів риб здатні видозмінюватися, трансформуючись і утворюючи причіпний диск (пінагорові, слимакові) або присисну лійку (бичкові), які дозволяють риbam фіксувати своє тіло на кам'янистому ґрунті (рис. 26а). Для деяких видів риб (колючкові) характерне перетворення черевних плавців у колючки й шипи, що є засобом захисту від нападу хижаків.

Особливо необхідно відзначити видозміну останніх, внутрішніх променів черевних плавців у самців хрящових риб (акул, скатів) у подобу витягнутих "трубочок". Вони перетворені в копулятивні органи самців – *птерігоподії*, за рахунок яких здійснюється внутрішнє запліднення самок.

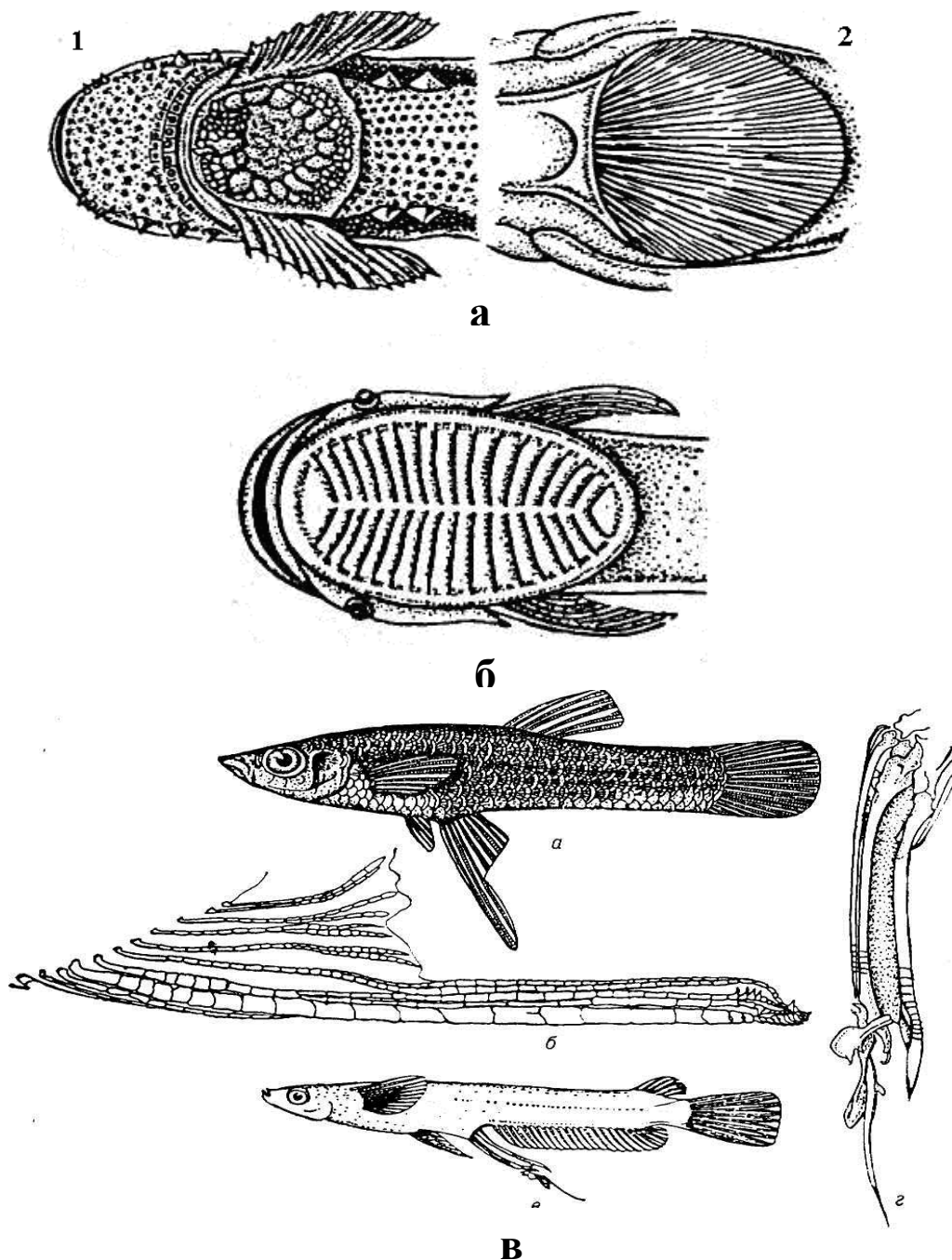


Рис. 26. Видозміни плавців у різних риб:
 а – черевних плавців у причепу в пінагора (1) і бичка-кругляка (2);
 б – спинного плавця в причепі у риби-причепи; в – анального плавця
 в гоноподії різних видів риб (а, б – самець і гоноподій гамбузії; в, г – самець
 і гоноподій *Horaichthys setnai*) (за Нікольським Г. В., 1974 р.; Шерманом І. М.,
 Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Спинний і анальний плавці непарні й малорухомі, їх основна функція зводиться до стабілізації положення тіла під час роботи хвостового плавця, що є основним рушієм риб, тобто запобігають їх "завалюванню", інакше кажучи, бічному зсуву тіла риби при русі.

Поряд із цим, у деяких видів риб спинний плавець може виступати як кермо, підвищуючи маневреність у разі різких поворотів. У деяких риб ці плавці є локомоторними, синхронна їхня робота забезпечує переміщення. Так, ундулюючий (хвилеподібний) рух цими плавцями дозволяє пересуватися риbam, які не здатні згинати корпус (кузовки, риба-місяць, морська голка, морський коник). Ці плавці допомагають пересуватися камбалоподібним і сонцевикоподібним як додаток до хвилеподібних згинань тіла. Допомагають риbam з вугреподібною і стрічкоподібною формами тіла, що плавають змієподібно, вигинаючись тілом.

Спинний плавець деяких видів риб (скупбрія, тунці), що розвивають великі швидкості руху, може занурюватись у своєрідне поглиблення на спині жолобоподібної форми, що знижує опір водних мас під час руху.

Окремі систематичні групи риб мають по одному спинному й анальному плавцях, у деяких кількість спинних плавців збільшується до двох або трьох, а анальних до двох. І тут необхідно відзначити наступну залежність – чим більш висока "організація" риби в еволюційному плані, тим коротший спинний і анальний плавці та збільшується їх кількість.

Так, низькорганізовані оселедцеподібні, лососеподібні, коропоподібні, сарганоподібні мають один спинний плавець. У більш високоорганізованих окунеподібних і кефалеподібних, зазвичай, два спинних плавці, перший з яких складається з колючих променів для більшої міцності цього "керма" за швидкого плавання, що, імовірно, і спричинило об'єднання їх у групу колючеперих. Окремі систематичні групи риб, зокрема тріскоподібні, мають три спинних плавці й два анальних, у той час, як у більшості видів риб тільки один анальний плавець.

Створюється враження, що спинний і анальний плавці – обов'язкові компоненти риби. Тим часом, у деяких видів риб ці плавці відсутні або видозмінені. Спинного плавця немає тільки в електричних вугрів і скатів-хвостоколів, анальний плавець відсутній у деяких видів скатів і акул, у морських коників і морських голок.

Традиційний спинний плавець у деяких видів риб набув значних змін не тільки щодо свого зовнішнього вигляду, але й цільового призначення. Перший спинний плавець риби-причепи змістився на голову й трансформувався в причіпний еліпс (рис. 26б).

У своєрідну вудку (*ilicium*), що служить для приманювання жертви в зону ефективного захоплення щелепним апаратом, видозмінилися перші роз'єднані промені першого спинного плавця у вудильщикоподібних риб. Спинний плавець колючок і риби-курка представлений різноспрямованими шипами, що захищають від ворогів. Деякі види акул за рахунок подовжених

задніх ділянок спинних плавців, збільшують свою плавучість. Могутніший, але аналогічний за принципом дії, ефект спостерігається в сома за рахунок роботи довгого анального плавця.

У самців коропазубоподібних (гамбузія та *Noraichthys setnai*) перші промені анального плавця видозмінилися й перетворилися в копулятивний орган – *гоноподій* (рис. 26в).

Хвостовий плавець заслуговує на особливу увагу, тому що з ним пов'язані основні локомоторні функції, це головний двигун у більшості риб, що забезпечує їм поступальний рух у поєднанні з ефективним маневруванням. Його відсутність зустрічається вкрай рідко, виняток складають тільки скати-хвостоколи. Будова хвостового плавця в різних видів риб досить різноманітна, але всі розбіжності можна представити певною спільністю, диференціюючи її на типові форми, в основі яких лежить положення останніх елементів хребта (Додаток 1.4.4).

Протоцеркальний, або первинно рівнолопатевий (симетричний). Має вигляд облямівки й підтримується тонкими хрящовими променями. Закінчення хорди входить до центральної частини плавця й поділяє його на дві рівні симетричні половини. Така форма плавця властива древнім викопним видам риб. З нині живучих властивий круглоротим, а також спостерігається на пізніх стадіях ембріогенезу й ранніх стадіях постембріогенезу сучасних риб.

Гетероцеркальний, або нерівнолопатевий і внутрішньо несиметричний. Верхня лопать значно більша нижньої, кінець хребта утворює вигин і входить у верхню лопать. Такий плавець типовий для хрящових риб і хрящових ганоїдів, зустрічається в деяких кісткових ганоїдів (рис. 27а).

Дифіцеркальний, або зовні й внутрішньосиметричний. Хребет розташований у центрі рівних лопатей. Така форма плавця характерна для викопних риб, для сучасних дводишних і кистеперих риб. Із сучасних костистих риб такий тип хвостового плавця спостерігається в сарганових і тріскових (рис. 27б).

Гомоцеркальний, або несправжньосиметричний і зовні рівнолопатевий. За формою такий плавець має зовнішню симетрію, але осьовий скелет у лопатях представлений неоднаково, останній хребець (уростиль) заходить у верхню лопать. Така будова хвостового плавця найпоширеніша й найбільш типова для абсолютної більшості костистих риб (рис. 27в).

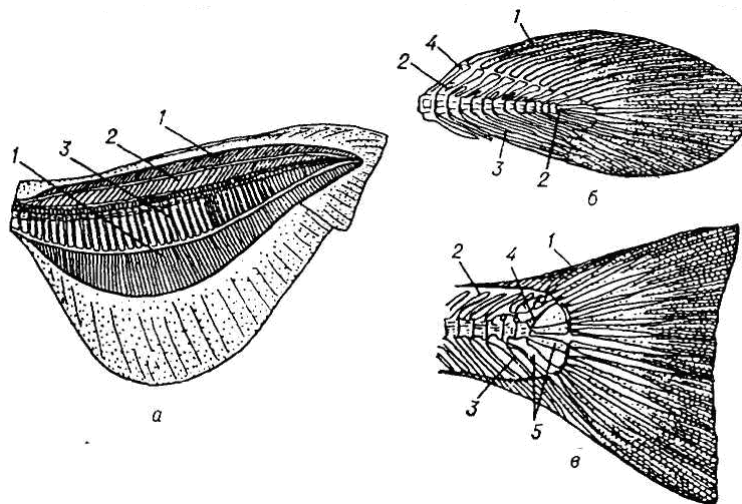


Рис. 27. Будова хвостового плавця риб:

а – гетероцеркальний акули; б – діфіцеркальний багатопера; в – гомоцеркальний костистої риби): 1 – шкіряні промені; 2 – неавральні відростки; 3 – гемальні відростки; 4 – радіалії; 5 – гіпуралії (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Поряд із запропонованою загальною типізацією хвостових плавців існує їх розподіл за принципом співвідношення верхніх і нижніх лопатей. Це пов'язано з особливостями обтікання тіла риб зустрічними струменями води, що викликає доцільність розгляду цієї системи (Додаток 1.4.4).

Епіцеркальний (епібатний) плавець – верхня лопать значно довша й більше нижньої. Спостерігається у риб з асиметричним тілом, зі сплющеною черевною стороною й опуклою спиною (акули, осетрові), а зона завихрень і шари тертя зміщуються догори щодо поздовжньої осі тіла.

Гіпоцеркальний (гіпобатний) плавець – верхня лопать значно коротша й менша нижньої. Спостерігається у риб, що мають більш опуклий нижній контур профілю тіла (чехоня, летючі риби).

Ізоцеркальний (ізобатний) плавець – обидві лопаті мають однакову довжину й розміри. Спостерігається у риб, що мають симетричний профіль тіла (оселедець, лососі). У швидкоплавних видів риб (тунці, вітрильники, риба-меч, скумбрія) для виходу із зони завихрень і шарів тертя лопаті сильно подовжуються, але рівною мірою.

Існує загальна, певна й досить виражена залежність між величиною лопатей хвостового плавця й висотою тіла риби. У міру збільшення висоти тіла у риб лопаті хвостового плавця подовжуються й, навпаки, зниження висоти тіла спричиняє укорочування хвостового плавця. Така залежність не випадкова, вона обумовлена законами гідродинаміки, які в процесі еволюції видів визначили оптимальні форми й співвідношення у зв'язку з видоспецифічними особливостями риб.

З огляду на велику розмаїтість гомоцеркальних хвостових плавців, серед них виділяють такі форми: вилчастий (оселедець, ставриди) і

півмісяцевий (тунці, скумбрія, лососі) – характеризують сильних плавців серед риб; виїмчастий (кефалі, судак, окунь) і усічений (тріска, сонцевики) – характеризують задовільних плавців; заокруглені плавці (миньок, вугор) і загострений (бельдюга, мінога) – властиві слабким плавцям (Додаток 1.4.4).

Окремих систематичним групам риб, поряд з основними, притаманна наявність додаткових плавців, якщо можна прийняти таке формулювання. Сюди може бути віднесений жировий плавець, що розташований за спинним над анальним у представників лососеподібних і деяких сомоподібних, що відіграє роль гасника завихрень, що виникають під час руху риби. На хвостовому стеблі, за спинним і анальним плавцями в окремих швидкоплавних видів риб (тунці, скумбрії, макрелешуки) зустрічаються маленькі плавці, які забезпечують трансформацію турбулентних потоків води, що обтікає рибу, у ламінарні, що призводить до підвищення коефіцієнта корисної дії м'язових зусиль за високих швидкостей плавання.

На хвостовому стеблі і основі хвостового плавця окремих видів риб є своєрідні бічні шкірясті складки-кілі (акули, тунець, пеламіда) або подовжені крилоподібні лусочки (оселедець), що підвищують стійкість і обтічність тіла, підсилюють локомоторні функції хвоста, забезпечують зниження опору води.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які основні форми тіла існують у риб?
2. Які основні елементи будови головного відділу риб ви знаєте?
3. Назвіть розташування носових отворів, очей і зябрових щілин.
4. Що таке бризгальця? Наведіть приклади риб, які мають бризгальця.
5. Скільки пар зябрових отворів к міксин, міног, акул і скатів?
6. Який ротові отвори, їх типи, розміри і положення залежно від характеру живлення риб, ви знаєте?
7. Який рот вважається великим і від яких факторів залежить величина рота?
8. Що таке висунутий та не висунутий рот? Наведіть приклади.
9. Яке розташування рота характерне для осетрових?
10. Які плавці є у риб, їх будова і функції? Формула плавців.
11. Які плавці входять до групи парних та непарних? Дати їх латинське позначення.
12. У яких риб є жирові плавці?
13. У яких риб не має черевних і грудних плавців?
14. Що таке епібатний, гіпобатний, ізобатний, хвостовий плавець?
15. У яких риб усічений і загострений тип хвостового плавця?

1.4.2. Шкірний покрив рибоподібних і риб

Шкірні покриви властиві всім хребетним тваринам, їх будова й функції в різних класів хребетних мають багато спільного. Поряд із цим шкірний покрив рибоподібних і риб несе в собі й досить специфічні особливості, що потребують вивчення.

Шкіра (cutis) – поверхневий покрив рибоподібних і риб, розташовуючись на межі зовнішнього й внутрішнього середовища організму, відділяє їхнє тіло від водного середовища і разом з похідними виконує низку функцій (захисну, видільну, чутливу, секреторну), які є досить різноплановими.

У першу чергу, шкірні покриви виконують захисну функцію, тобто захищають тіло від шкідливих впливів зовнішнього середовища, від механічних ушкоджень. Крім цього, шкіра бере активну участь в обміні речовин, крізь неї йде поглинання й виведення води, крізь шкірні покриви всмоктуються солі й виводяться продукти метаболізму, поглинається кисень. Існують такі поняття як "осморегуляція" і "шкірне дихання", які нерозривно пов'язані зі шкірними покривами. Шкіра є своєрідним чутливим органом, їй властива наявність різних чутливих клітин, які функціонально пов'язані із системою органів чуття. Досить значима роль шкіри в захисті риби від проникнення в неї паразитів і речовин, у складі яких є токсини.

Значну роль відіграє шкіра в зниженні гідродинамічного опору, тому що здатна знижувати коефіцієнт тертя води й тіла, надавати тілу обтічної форми. Швидкості плавання деяких видів риб (марлін, риба-меч, тунець, скумбрія) настільки високі, а енергетичні витрати риб при цьому настільки низькі, що ускладнює ученим-фізиком опис руху риб класичними законами для неживих фізичних тіл. Тіло риб завдяки шкірі під час руху у воді робить менший гідродинамічний опір порівняно з неживим тілом такої ж форми, маси й щільності.

Шкірний покрив рибоподібних і риб, у структурному плані, представлений двома шарами (рис. 28).

Верхній (зовнішній) шар шкіри – *багаторядний епідерміс*, представлений епітеліальними клітинами; нижній (внутрішній) шар – *коріум (дерма)*, що складається із з'єднувально-тканинних клітин мезодермального походження, і є власне шкірою. Межею між зовнішнім і внутрішнім шарами шкіри служить досить проникна *базальна мембрана*. Знизу шкіра підстиляється з'єднувально-тканинним пухким прошарком, що у різних спеціальних літературних джерелах іменується підшкірною сполучною тканиною або підшкірною клітковиною, де локалізуються жирові клітини. Ця обставина пояснює наявність значних жирових відкладень під шкірою в окремих видів риб.

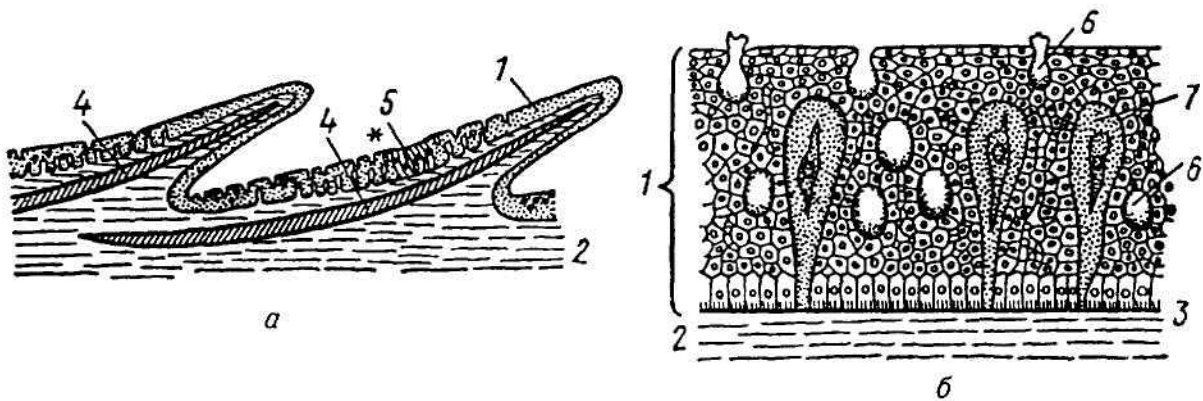


Рис. 28. Шкіра костистої риби:

а – поздовжній розріз через ділянку з двома лусками; б – місце відмічене на лівому малюнку зірочкою дуже збільшено): 1 – епідерміс; 2 – коріум; 3 – базальний шар епідермісу; 4 – кісткова луска; 5 – чутлива кінцева нирка; 6 – слиновидільна одноклітинна залоза; 7 – колоподібна одноклітинна залоза (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Багаторядний епідерміс м'який, пластичний і порівняно тонкий, що складається з декількох шарів епітеліальних клітин, кількість яких в різних видів риб варіює в широких межах (від 2 до 15). Верхні, зовнішні шари клітин у процесі життєдіяльності поступово сплющуються, роговіють і постійно відторгаються. Особливо інтенсивне зроговіння й відторгнення відбувається у весняний період, коли з'являється маса дрібних білих горбків ("перлинна висипка"), що надають шкірі шорсткості, як наприклад, у плітки чи кутума (Додаток 2.3.1). Відбувається постійна заміна верхніх шарів клітин шляхом витиснення розташованими нижче. Ця ротація забезпечується найнижчим рядом клітин (*мальпігієвим шаром*), які інтенсивно розмножуються й формують зону росту.

В епідермісі риб широко представлені різні чутливі клітини й вільні нервові закінчення, але кровоносні судини тут відсутні.

В епідермісі закладені різні залозисті клітини, які поєднуються в три більші групи: *бокалоподібні*, що відкриваються на поверхню; *овальні* (серозні, зернисті, округлі), що лежать у середніх шарах епідермісу; *колбоподібні*, що лежать у нижніх шарах і не мають прямого зв'язку з поверхнею шкіри. Однак всі три типи клітин одночасно присутні лише в певних видів риб: у швидкопливних в епідермісі представлені тільки овальні клітини; у пелагічних, що плавають із середніми швидкостями, крім овальних представлені бокалоподібні клітини; у донних і інших малорухомих риб виявляються всі три типи клітин.

Всі ці залозисті клітини виробляють слизовий секрет, що відрізняється за своїм хімічним складом, але значимість якого в житті риб важко

переоцінити. Змазуючи поверхню тіла риби, слиз певним чином знижує тертя об воду, забезпечує механічний захист і підвищує коефіцієнт корисної дії м'язових зусиль під час руху. Слиз наділений бактерицидними й бактеріостатичними властивостями, захищає організм від збудників небезпечних захворювань, прискорює згортання крові у разі механічних ушкоджень, сприяє виведенню з організму продуктів метаболізму, регулює проникнення води й солей, осаджує зважені частки й забезпечує виділення видоспецифічних запахів.

Відзначено, що колбоподібні клітини, що не мають безпосереднього зв'язку з поверхнею шкіри, виробляють феромон тривоги, або "речовину переляку" – іхтіоптерин, виділюваний тільки у разі поранення й розриву шкіри, викликаючи при цьому почуття небезпеки й страху, попереджаючи інших риб, що особливо характерно для мирних зграйних риб. У свою чергу шкіра хижих риб виділяє низькомолекулярні з'єднання – кайромони, які сигналізують про їхню присутність у водоймі.

Крім того встановлено, що в період розмноження ці клітини утворюють особливі речовини – феромони, що володіють специфічним запахом. Потрапляючи у воду, вони мають здатність бути сприйнятими іншими рибами, передаючи, таким чином, певну інформацію. Імітуючи запах самки або самця, феромони стимулюють шлюбну поведінку риб і сигналізують про готовність їх до нересту.

Розподіл слизових залозистих клітин у шкірі риб уздовж тіла відбувається нерівномірно. У повільно плаваючих риб вони розосереджені по тілу більш-менш рівномірно. Чим швидше плаває риба, тим більша кількість клітин зміщується до середньої й хвостової частин її тіла, що сприяє зменшенню гідродинамічного опору у вихрових зонах.

Кількість виділюваного слизу в різних видів риб істотно варіює. У риб, лусковий покрив яких досягає розвитку, кількість продукованого слизу значно менша, ніж у риб, які не мають луски або її кількість значно зменшена. Кількість слизу позитивно корелюється з рівнем розвитку шкірного дихання риб.

Дерма або коріум, що виконує опорну функцію й розташовується під епідермісом, представлена трьома шарами: тонким *верхнім* з волокнистих з'єднувально-тканинних волокон, товстим середнім *сітчастим* з великою кількістю колагенових і еластинових волокон, нижнім тонким *базальним* з високих призматичних клітин, що дають початок двом верхнім шарам. На відміну від епідермісу дерма пронизана як нервовими закінченнями, так і кровоносними судинами, які підживлюють мальпігієвий шар клітин.

У цьому шарі виникають покривні кісткові елементи – луска. Вона утворюється завдяки появі в кісткових риб спеціалізованих залозистих клітин *склеробластів*, що виділяють секрет, який, застигаючи, утворить луску (шкірний скелет).

У дермі концентрується основна маса пігментних клітин, які забезпечують специфічну для кожного виду риб різноколірність. Незначна частина цих клітин у деяких видів риб розкидана в розмежувальних шарах епідермісу (в мальп'євому шарі).

У риб, що плавають повільно, дерма розвинена недостатньо, волокна шарів розташовуються нещільно й не утворюють міцних шарів. У швидкопливних риб дерма товщає й ущільнюється, особливо у хвостовому відділі.

Під дермою розташовується підшкірний шар, що складається з пухкої сполучної тканини з жировими включеннями (підшкірна клітковина). Цей шар добре розвинений у повільнопливних костистих риб (сазан, зубатка, нототенія) і хрящових ганоїдів (білуга, осетри), практично відсутній у швидкопливних костистих (тунець, риба-меч) і хрящових риб, мускулатура яких прямо стикається з дермою.

Розглядаючи й порівнюючи шкіру рибоподібних і риб очевидні виражені відмінності в її будові. Шкіра рибоподібних гола, покрита тонким шаром кутикули, луска відсутня, епідерміс представлений значною кількістю спеціалізованих клітин, які виділяють слиз.

Шкіра, аналогічно всім органам і тканинам, адаптована до умови перебування конкретних видів риб, її особливості зв'язні зі специфікою виду в ареалі.

Луска. Переважна більшість хрящових і кісткових риб характеризуються тим, що їхнє тіло покрите захисним утворенням – лусковим покривом, однак розвиток цієї ознаки в різних видів відбувається по-різному й специфічно. Візуально одні риби мають лусковий покрив, а інші його не мають. У другому випадку необхідно розглядати це явище під наступним кутом зору: є види, які раніше володіли лусковим покривом, але втратили його в процесі еволюції й це явище носить вторинний характер. Виключення становлять тільки рибоподібні, які ніколи не мали лускового покриву.

У риб луска виконує низку специфічних функцій: забезпечує гладкість поверхні й гарну обтічність тіла; запобігає утворенню складок на шкірі за швидкого руху; захищає м'язові волокна, прикріплені до дерми, а також внутрішні органи від тиску води; забезпечує механічний захист тіла від ушкоджень.

Луска за своїм генезисом є похідним шкіри й розглядається як своєрідні шкірні утворення. Характер лускового покриву риб визначається їх етолого-екологічним статусом. Розміри луски в різних видів риб характеризуються істотними розходженням: від мікроскопічних у вугрів, до декількох сантиметрів в індійських вусачів. Не тільки розміри луски в різних видів риб досить різноманітні, сама луска характеризується різною конфігурацією й матеріалом, з якого вона утворена, що спричинило виділення трьох основних типів луски в риб.

Хімічний аналіз луски риб показує, що вона на 50% складається з органічної речовини, представленого переважно сполучною тканиною. Мінеральну частину утворить головним чином фосфат кальцію (близько 40%), у менших кількостях представлений карбонат кальцію й натрію, фосфат магнію. Залежно від хімічного складу й форми розрізняють наступні три типи луски – плакоїдна, ганоїдна, кісткова: ктеноїдна і циклоїдна (Додаток 1.4.5).

Плакоїдна луска – складається з ромбічної пластини, що розвивається й залягає в дермі, і шипа, що виступає назовні (рис. 29а).

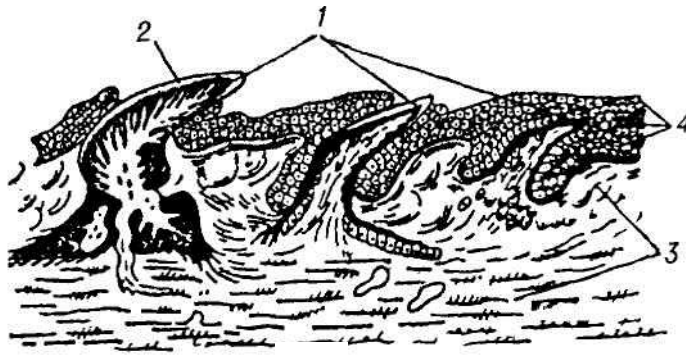
У спеціальній літературі такий тип луски називають "шкірними зубами", що обумовлено специфікою її будови. У середині луски є порожнина, заповнена зубною м'якоттю (пульпою), що являє собою пухку сполучну тканину, просякнуту кровоносними судинами, які живлять луску. Міцність і твердість плакоїдної луски пояснюється наявністю шару твердої органічної речовини, своєрідного сплаву із солями кальцію, названого дентином. Зовні "шкірний зуб" покритий щільною емалеподібною речовиною вітродентином. Кожна луска такого типу вільно розташовується в дермі, не стикаючись із сусідніми, утворюючи діагональні ряди та забезпечуючи достатню рухливість риби. Ці лусочки щільно лежать у шкірі, не є постійними, протягом життя піддаються періодичному скиданню або, іншими словами, неодноразово змінюються.

Трансформації плакоїдної луски можуть бути представлені колючками в спинних плавцях деяких видів акул. Окремі із плакоїдних лусок сильно розростаються, утворюючи плакоїдні бляшки на тілі скатів.

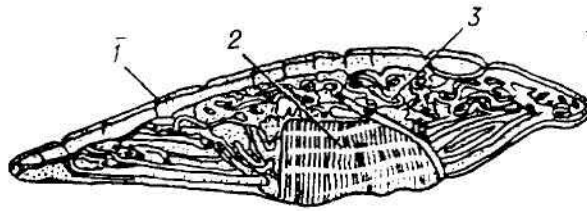
Цей тип луски є найдавнішим у філогенетичному плані, вона властива багатьом викопним риbam і сучасним хрящовим риbam, її видозміною є зуби скатів і акул. Вістря шкірного зуба вигнуте й спрямовано убік хвоста, що забезпечує оптимальний характер обтікання водних мас на високих швидкостях руху.

Ганоїдна луска складається з товстої пластини ромбічної форми, що має бічний виступ у вигляді зуба, за допомогою якого луски з'єднуються в кістковий панцир (Додаток 1.4.5). Така луска з'явилася на більш пізніх стадіях філогенезу риб, була характерна для багатьох видів викопних риб, покриває тіло сучасних кісткових ганоїдів і багатоперів, зберігається на верхній лопаті хвостового плавця в хрящових ганоїдів (фулькри). Характерні ряди бляшок на тілі осетрових не що інше, як своєрідна видозміни ганоїдних лусок, які в процесі еволюції цих видів злилися разом й значно модифікувалися.

Ганоїдна луска має тришарову будову: верхній ущільнений шар складається з дентиноподобного речовини – ганоїну; середній шар, що містить численні каналці й має пухку структуру, складається з видозміненого дентину – косміну; в основі луски лежить кісткова пластинка, що складається з кісткової речовини ізопедину (рис. 29б).



а



б

Рис. 29. Поздовжній розріз крізь шкіру та луску риб:

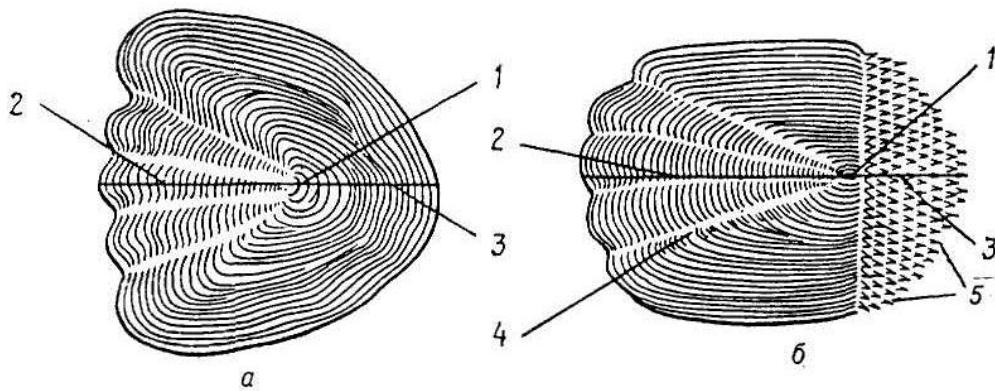
а – плакоїдну луску акули (1 – плакоїдні луски на різних стадіях розвитку; чорним – дентин, білим – внутрішня порожнина луски, заповнена м'якоттю, пульпою; 2 – шар емалі; 3 – коріум; 4 – епідерміс); б – ганоїдну луску (1 – ганоїн; 2 – кісткова пластинка; 3 – космін) (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Різновид ганоїдної луски – *космоїдна луска*, від якої відрізняється відсутністю верхнього шару ганоїну. Властива багатьом викопним видам риб, з нині живучих зустрічається на тілі представника кистеперих риб – латимерії. Поверхня космоїдної луски оснащена шипиками й порами, що надає їй шорсткуватого вигляду.

Кісткова луска – представлена тонкими кістковими пластинками овальної форми, які лежать на тілі риби у своєрідних шкірних карманчиках.

Властива сучасним костистим рибам, у яких під час філогенезу луска втратила шари ганоїну й косміну, зберігши тільки кісткову речовину.

Кісткова луска може мати різну форму, що дозволило виділити два її основні типи: *циклоїдна*, що має гладкий, округлений задній край, і *ктеноїдна*, задній край якої наділений гострими шипиками, або ктеніями, що



робить тіло риб із ктеноїдною лускою шорсткуватим (рис. 30). Циклоїдна луска характерна для низькоорганізованих рядів кісткових риб, а саме для типових оселедцеподібних, шукоподібних, лососеподібних й коропоподібних. Ктеноїдною лускою покриті високоорганізовані риби, зокрема представники камбалоподібних, окунеподібних, скорпеноподібних.

Рис. 30. Кісткова луска:

(а – циклоїдна; б – ктеноїдна): 1 – центр луски; 2 – передній радіус; 3 – задній радіус; 4 – канали живлення; 5 – ктенії
(за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Викладена концепція не є загальноприйнятою, бо у цих рядах є види, що виключають абсолютність такого твердження. Полярна камбала демонструє дивне явище – самки несуть на тілі циклоїдну луску, а самці – ктеноїдну. Для окремих видів морських окунів характерна наявність на спині ктеноїдної луски, а на череві – циклоїдної. У звичайного річкового окуня на тілі ктеноїдна луска, а на щоках – циклоїдна.

Передній закріплений кінець кісткової луски зароджується в дермі завдяки функціонуванню спеціалізованих залозистих клітин – склеробластів. У міру росту луска висувається з кишеньок і заднім вільним кінцем налягає на сусідню луску, нагадуючи черепичний дах. Такий тип лускового покриву легкий, не обмежує рухливості й маневреності риби, істотно знижує загальну масу тіла. Кісткова луска утворює гладку добре обтічну поверхню і виключає можливість утворення вертикальних складок.

Структурно кісткова луска, що виходить з назви, представлена основною кістковою пластинкою, що складається з паралельних волокон і твердого мінералізованого верхнього гіалодентинового шару. Для гіалодентинового шару характерна шорсткувата поверхня у вигляді концентричних кілець, своєрідних підвищень, названих склеритами. Ріст луски здійснюється за рахунок самого нижнього, підстильного шару – під

першою пластинкою, що має мінімальний діаметр. Через рік закладається друга пластинка більшого діаметра, і цей процес триває протягом всього життя риби. На виступних краях пластинки, утвореної в попередньому році, формується гіалодентиновий шар, представлений склеритами.

У багатьох риб у нижніх шарах луски лежить прошарок кристаліків сріблястого пігменту (гуаніну), що підсилюють блискуче забарвлення риб.

Дивлячись на кісткову луску в оптичні прилади можна спостерігати картинку, аналогічну з концентричними кільцями на зрізах дерев, що відповідають відповідному віку, але ця аналогія видима. Фактично перед нами лежить сильно сплюснена піраміда з усіченою вершиною, кільце мінімального діаметра є першим і найбільш старим, котре відповідає мальковому віку. Далі щорічно закладається нова пластинка більшого діаметра, що підстилає попередню й сприймається нами візуально як чергове річне кільце.

Поряд із цим, трохи забігаючи вперед, необхідно відзначити особливість росту риби – вона росте протягом всього свого життя, і ця особливість належить кістковій лусці. Однак ріст для більшості кісткових риб не є рівномірним, має місце чергування прискореного й уповільненого росту, що відбивається на лусці. У період уповільненого росту, що може бути обумовлено сезоном року або фізіологічним станом, склерити можуть не закладатись або закладаються дуже близько один від іншого, а у період прискореного росту склерити закладаються далеко друг від друга. Відстань або межа між дуже близько розташованими склеритами і є *річним кільцем*. Крім річних кілець, що характерно для періодів уповільненого росту, можуть закладатись додаткові кільця, але вони менш чіткі, іноді переривчасті.

Розрізняють передній край кісткової луски, що закріплений у дермі, він трохи хвилеподібний і сприяє поліпшенню його фіксації, та задній, на межі яких перебуває центр луски. Від центра відходить група радіальних смуг – каналів живлення луски. В окремих випадках спостерігається зсув каналів живлення луски до її заднього краю.

На поверхні тіла риби кісткова луска розташовується рядами, а кількість лусок і кількість рядів залишаються незмінними в процесі всього життя риби, що робить цю особливість важливою ознакою для визначення систематичної приналежності конкретної особини. У разі втрати луски від механічних ушкоджень вона досить швидко (через 20-50 днів) регенерується, але чіткість "малюнка" лускового покриву в цьому місці втрачається.

Розміри луски мають виражений взаємозв'язок зі способами руху й швидкостями, які розвивають різні види риб у процесі переміщення. Стрічко-й вугреподібна форми тіла деяких видів риб визначають необхідність потужних згинань тіла під час руху в товщі води. Для таких риб характерна дуже дрібна луска, або вона цілком редукується. Як приклад можна навести річкового вугра з дуже дрібною лускою й мурен, які луску повністю втратили. Дрібна луска спостерігається в риб, плавання яких супроводжується й

забезпечується за рахунок великої частоти поперечних згинань тулуба, вона тим дрібніша, чим вище частота поперечних згинань (скумбрія, ліхія, ставрида, тунець). У деяких рухливих риб спостерігається повне зникнення луски на окремих ділянках тіла. Найбільш велика луска зустрічається у риб, які ведуть малорухомий спосіб життя, живуть у стоячій або повільно текучій водах (сазан, лящ, карасі).

Забарвлення тіла риб. У дермі розташовані великі пігментні клітини дископодібної і зірчастої форми, комбінації яких визначають забарвлення рибоподібних і риб. Забарвлення тіла риб має істотний біологічний зміст і видоспецифічне, але навіть у межах одного виду не є постійним. Воно може варіювати в досить широких колірних межах, що обумовлено широким спектром впливу внутрішніх і зовнішніх факторів. Серед цих факторів найбільш вивченими є забарвлення ґрунту, колір і температура води, освітленість водойми, вік і стать риби, наявність стресової ситуації, нерест, голодування. Деяким видам риб властива зміна забарвлення протягом декількох хвилин (камбали, деякі бички, скорпена).

Забарвлення, як ми вже відзначали, обумовлене наявністю в дермі пігментних клітин, які бувають двох типів – гуанофори й хроматофори.

Гуанофори (лейкофори, іридоцити) не містять складних пігментних зерен, але несуть у собі дрібні кристалики гуаніну, які здатні переломлювати світло на зразок дзеркалець, що надає шкірі риб сріблястого забарвлення.

Розходження в колірній гамі досягається сполученням трьох видів хроматофорів (носіїв кольору): *меланофорів*, які містять дуже стійкі від руйнування зерна чорного пігменту меланіну; *ксантофорів*, які містять нестійкі зерна жовтого пігменту ксантину; *еритрофорів*, що містять нестійкі зерна червоного пігменту еритрину.

Пігментна клітина відрізняється особливою будовою (Додаток 1.4.5) цитоплазма в ній неоднорідна: зовнішній шар (ектоплазма) нерухливий і пронизаний особливими твердими органелами – радіальними фібрилами, а внутрішній шар (кіноплазма) рухливий і містить зерна пігменту. Кіноплазма має здатність концентруватися в центрі клітини або розтікатися по всій клітині. При цьому відбувається або концентрація пігменту в єдину краплю (клітина світлішає), або розподіл пігменту по всій площі клітини (клітина забарвлюється). Синхронна дія, специфічні комбінації хроматофорів і відбивної поверхні іридоцидів забезпечують виняткова розмаїтість забарвлення у риб. Формування й зміна забарвлення тіла риб відбувається під впливом нервової й гуморальної системи. Вирішальне значення в запуску реакції пігментації й стратегії забарвлення тіла у риб має зорова рецепція.

За всією своєю розмаїтістю колірної гами, яка властива риbam, що належать до різних, іноді досить віддалених систематичних груп, прийнято виділяти наступні типи забарвлення риб.

Пелагічне забарвлення – синювата або зеленувата спина, сріблясті боки й черево – характерні для риб, основний період життя яких проходить у товщі

води (лососі, оселедці, анчоуси, ставриди, тюлька). Таке забарвлення робить їх малопомітними для ворогів, які перебувають у верхньому шарі води, а сріблясті боки й черево зливаються з поверхнею води, що дезорієнтує хижаків, які живуть у нижніх шарах води, а також ускладнює їхній напад.

Зграйне забарвлення – найчастіше аналогічне пелагічному, але припускає наявність одної або декількох плям на боках тіла або на спинному плавці, чи смуг уздовж тіла – характерно для риб, що ведуть зграйний спосіб життя (сардина, пікша, мерланг, оселедець, пузанки), і дозволяє їм зберігати своє розташування в зграї завдяки орієнтації на плями й смуги сусідніх особин.

Заросливе забарвлення – коричнювата, зеленувата або жовтувата спинка, поперечні або повздовжні смуги по тілу – характерні для риб, основний період життя яких проходить серед водної рослинності або серед коралових рифів. Характерні для багатьох засадних хижаків (річковий окунь, щука, змієголов, миньок) поперечні або поздовжні смуги на тілі, які на тлі макрофітів, сполучаючись із достатньою освітленістю, візуально розчленовують тіло риби на окремі фрагменти, при цьому губляться знайомі обриси й жертва із запізненням реагує на хижака. У тропічних риб заросливе забарвлення може бути дуже строкатим.

Таке забарвлення – темна спинка й боки, світле черевце – характерні для риб, основний період життя яких проходить у придонних шарах води, на кам'янистому ґрунті (сазан, сом, горбілі). Залежно від кольору ґрунту забарвлення спини й боків може бути мозаїчним або мармуровим, що забезпечує гарне маскування. У риб, що живуть у прозорих річках на галькових ґрунтах, на боках тіла з'являються темні або світлі плями (харіус, голянь, голець, палія, форелі, молодь сьомги – пістрявка).

Глибоководне забарвлення – тіло повністю забарвлене в темні (чорні, коричневі, фіолетові) або червоні колірні тони (червоний колір на глибині сприймаються як чорний і погано помітний для хижаків), характерне для риб існуючих на великих глибинах, куди не проникають сонячні промені (вугільна риба, зубатки, глибоководні вудильники, глибоководні окуні).

Сигнальне забарвлення – строкате, з яскравими плямами й смугами, характерне для мешканців тропічних вод і коралових рифів (риби-метелика, риби-ангела, риби-папуги, риби-хірурга). Таке забарвлення носить стратегію відлякування хижаків, забезпечуючи надійний захист риbam, або харчових конкурентів. Одним із різновидів сигнального забарвлення є "шлюбне забарвлення", що виникає внаслідок гормональних перебудов і проявляється в деяких видів риб у нерестовий період, будучи приваблюючим сигналом для особин протилежної статі, засвідчуючи про готовність до нересту. Наприклад, самці деяких видів бичків (кругляки) темніють у шлюбний період, набуваючи практично чорного забарвлення; змінюють забарвлення тіла колючки, а колірні гама далекосхідних лососів у період нерестового ходу відомі практично усім.

Окремі види риб здатні змінювати забарвлення тіла у зв'язку з певними обставинами, у разі загрози й небезпеки (скорпена, морський півень, бійцівські рибки). Забарвлення риб може змінюватись протягом індивідуального розвитку риб, під час переміщення з одного місцеперебування в інше (камбали, лососі). На півдні, у тропічних водах, де освітленість водного середовища значно більша, забарвлення риб більш яскраве й різноманітне, ніж на півночі, у полярних водах. Необхідно відзначити той факт, що осліплена риба втрачає здатність до зміни забарвлення.

Похідні залозистого епідермісу. Крім слизових і пігментних клітин у деяких видів риб у шкірному покриві утворюються додаткові функціональні – світні органи й отруйні залози, які є похідними залозистих клітин.

Світні органи (фотофори) – складаються із спеціалізованих світних клітин – *фотоцитів*, які містять особливий фосфоресцентний секрет *люцефєрін*. За рахунок енергії хімічних реакцій відбувається ферментативне окиснювання люциферіну, що починає генерувати слабе, "холодне" світло.

Деякі риби світяться завдяки спеціальним формам симбіотичних люмінесцентних бактерій, які поселяються в бокалоподібних клітинах шкіри.

Видиме світіння від блакитного до червоного, котре демонструють деякі види глибоководних риб (макруруси, світні анчоуси, глибоководні вудильники), що пов'язане із процесами їхньої життєдіяльності, одержало узагальнену назву – *біоломінесценція*.

Отруйні (отрутновидільні) залози – спеціалізовані утворення в багатьох риб (понад 350 видів), які є похідними залозистих клітин епідермісу. Отруйні залози в риб пов'язані з апаратом, що ранить: у скатів-хвостоків розташовані в основі великого шипа-голки; у мурени – на піднебінні й пов'язані із зубами; у морських дракончиків – біля основи шипів зябрової кришки й колючих променів плавців. Наявність отруйних залоз дозволяє риbam ефективно добувати їжу й захищатися від ворогів.

Для одних видів риб характерно постійне функціонування отруйних залоз, а в інших видів це явище спостерігається винятково в період нересту. Розрізняють три типи отруйних залоз у риб (рис. 31):

а) окремі клітини епідермісу, у складі яких є отруйний секрет, розташовані навколо основи колючок, колючих променів плавців і шипів зябрової кришки;

б) комплекс отруйних клітин, які сконцентровані в епідермісі біля основи шипів і колючок (скат-хвостоків);

в) утворення самостійної багатоклітинної отруйної залози біля основи шипів і колючок, яка виділяє сильнодіючу отруту (морський дракончик).

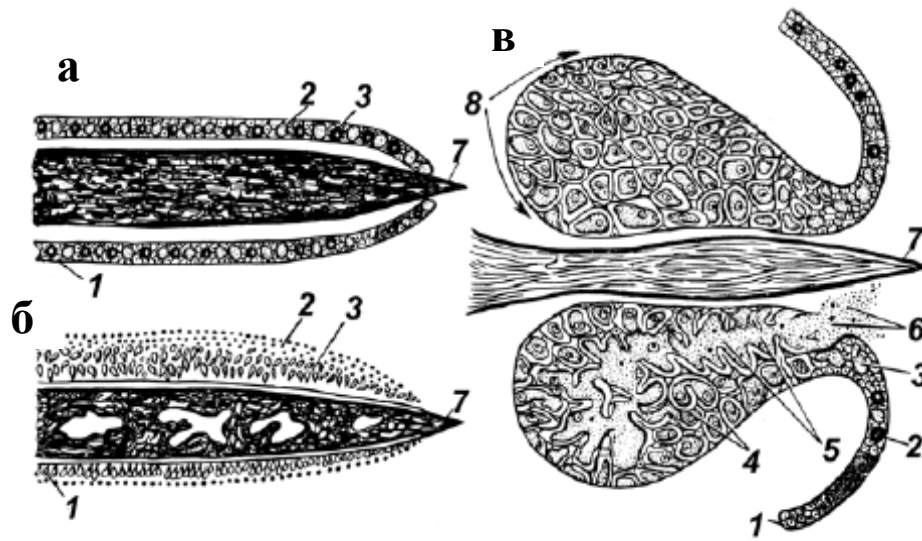


Рис. 31. Головні типи отруйних залоз у риб:

- а – одноклітинні залози епідермісу плавцевої колючки; б – комплекс одноклітинних залоз епідермісу хвостового шипа ската-хвостокола;
 в – компактна багатоклітинна залоза зябрової кришки морського дракончика): 1 – епідерміс; 2 – слизові клітини; 3 – залозисті клітини; 4 – опорні клітини; 5 – несправжня вивідна протока; 6 – виділювана назовні отрута; 7 – шип; 8 – отруйна залоза (за Ільмастом М. В., 2005 р.)

Серед видів, що володіють здатністю виділяти отруту і відрізняються отруйними властивостями, прийнято розрізняти дві групи риб – отрутоносні й отруйні.

Характерною рисою *отрутоносних* риб є наявність спеціалізованого отруйного апарату – отруйної залози. Риби, що мають тканини або окремі органи, які за своїм хімічним складом отруйні, належать до *отруйних*.

Отрутоносні риби становлять небезпеку у разі безпосереднього контакту з ними, що не виключає можливості їх споживання як продукту харчування. Отруйні риби не можуть бути використані в їжу через те, що до складу їхніх тканин або органів входить отрута, небезпечна для життя й здоров'я людини. При цьому отруйні риби можуть не представляти небезпеки на відміну від отрутоносних, за безпосереднього контакту з ними. Отрутоносність має активний характер, а отруйність за своєю природою пасивна.

У зв'язку з вищевикладеним наводимо інформацію про види, які можуть бути віднесені до отрутоносних і отруйних риб.

Отруйні види риб найбільш широко представлені в тропічних водах. Так, у деяких видів акул отруйна печінка, у скалозуба – ікра і яєчники. Маринка й осман мають отруйну шкіру і черевце, до слабоотруйних, під час

вживання в їжу ікри, можуть бути віднесені вусач і храмуля. Отрута риб, що належать до отруйних, не руйнується під час термічної обробки. Деякі види риб мають отруйну кров, що досить широко поширено серед риб (вугор). Найбільш отруйними вважаються представники ряду скалозубоподібних (голкочеревоподібних), в гонадах, печінці, кишечнику і шкір яких знаходиться нейротоксин (тетродотоксин), здатний викликати важкі отруєння і смерть, тому що він у десятки разів більш токсичний ніж відома отрута кураре. Не менш небезпечна й бородавчатка страшна (родина бородавчаткові), що живе в тропічних водах Індійського і Тихого океанів, спинний плавець якої несе 13 колючих променів з отруйними залозами, секрет яких у разі потрапляння в рану викликає параліч кінцівок людини, серцеву недостатність, розлад психіки, а в деяких випадках і смерть.

На практиці широко відомі випадки, коли після вживання різних видів риб наступало харчове отруєння, проте не у всіх випадках ці види можна відносити до отруйних. У разі пошкодження риби, порушення правил її зберігання й переробки риба може бути уражена токсичними мікроорганізмами, що і буде причиною харчових отруєнь. Іншими словами необхідно виключити вживання несвіжої риби й пов'язаних із цим негативних наслідків.

У результаті життєдіяльності певних видів бактерій у свіжій доброякісній рибі може утворюватися так звана "рибна отрута". Дія цієї отрути може виявитися у разі вживання сирової або солоної риби, під час термічної обробки дія отрути нейтралізується.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Будова шкіри та її функції.
2. Які утворення зустрічаються на тілі риб?
3. Що таке фулькри і де вони знаходяться?
4. Які типи луски виділяють у риб?
5. У яких риб збереглась ганоїдна луска?
6. Як росте кісткова луска?
7. Які пігментні клітини зустрічаються у риб, їх функція?
8. Які органи, що світяться у риб ви знаєте? Наведіть приклади.
9. Наведіть приклади риб, які мають отруйні залози, їх функція.
10. Які отруйні залози у риб? Отруйні і отрутні риби.

1.4.3. Внутрішня будова рибоподібних і риб

Внутрішня будова рибоподібних і риб пов'язана із особливостями розташування, наявністю або відсутністю внутрішніх органів (Додаток 1.4.6).

Круглороті. Черевна порожнина, або вторинна порожнина тіла – целом – *coelom*, простирається від заднього кінця зябрової ділянки до анального отвору. У статевозрілих міног вона майже цілком заповнена статевою залозою, що відтискує до країв всі інші органи. У передній частині черевної порожнини лежить трикутна печінка. Вздовж вентральної стінки черевної порожнини тягнеться кишка, більша частина довжини якої оточена лопатями статевої залози. Стрічкоподібні нирки, займають дорсальну частину задньої половини черевної порожнини. За їх вентральним краєм тягнеться тонкий білий канал – сечовід. Нирки підвішені до дорсальної стінки на тонкому листку очеревини.

Хрящові риби. Вся черевна порожнина акул вистелена блискучою плівкою – очеревиною, у скатів вона сильно пігментована на спинному боці. Велику частину черевної порожнини займає трилопатева печінка. Під її лопатями простежується широкий стравохід і не різко відмежований від нього U-подібно вигнутий шлунок. В акул на місці вигину до його дна тісно прилягає фіолетово-бура загострена на задньому кінці селезінка. У скатів остання розташовується між гілками петлі шлунка.

Помітним перехватом шлунок відокремлюється від початкової частини кишечника – тонкої кишки, що носить назву дванадцятипалої. До вентральної стінки дванадцятипалої кишки щільно прилягає черевна частина підшлункової залози. Далі йде розширений відділ кишечника – товста кишка. На її стінці добре помітні поперечні смуги – місця прикріплення спіральної складки. Ще далі знаходиться більш вузький відділ – пряма кишка, від дорсальної стінки якої відходить пальцеподібна, або ректальна, залоза. Пряма кишка впадає в клоаку, що відкривається назовні клоакальним отвором. Задній відділ стравоходу, шлунок, селезінка, дванадцятипала кишка і передня половина товстої кишки підвішені до спинної стінки тіла за допомогою широкого мезентерію.

В акул нирки, прикриті очеревиною, тягнуться вздовж всієї черевної порожнини, розширюючись у задній частині, у скатів мають часточкову будову і займають задню половину черевної порожнини. На рівні переднього краю печінки, з боків від неї і частково з'єднуючись з нею за допомогою брижів, містяться статеві органи самця – сім'яники, або самки – яєчники. У котячої акули сім'яники і яєчники лежать у середній частині черевної порожнини на рівні каудального кінця шлунку.

Хрящові ганоїди. Черевна порожнина тіла або целом тягнеться від перикардіальної порожнини каудально до анального отвору, у ній містяться всі внутрішні органи. Стінки черевної порожнини вистелені з внутрішнього боку, як і у попередніх представників шаром очеревини.

Серцева сорочка – обмежує перикардіальну порожнину з розташованим у ній серцем – розміщується ближче до голови, у трикутнику між кістками

плечового поясу. Перикардiальна порожнина відокремлюється від розташованої каудально черевної порожнини тіла поперечною перегородкою очеревини.

Печінка – займає передню ділянку черевної порожнини і являє собою залозу, що охоплює шлунок спереду і з боків.

Шлунок – прикритий з боків печінкою так, що видно тільки його задню частину – товстостінний пілоричний відділ. На місці переходу шлунку в кишкову трубку міститься часточкова пілорична залоза, що має бобоподібну форму.

Кишкова трубка опускається донизу до середини черевної порожнини тіла і утворює спадну петлю кишкової трубки. Загинаючись догори до нижнього краю правої частини печінки, вона знову утворює петлю і повертає назад, де переходить у товсту (спіральну) кишку, крізь стінки якої просвічуються косо розташовані брижі спіральної складки. На задньому кінці кишкова трубка відкривається самостійним анальним отвором.

Селезінка – має V-подібну форму і лежить праворуч і ліворуч від спадаючої петлі кишечника.

Яєчники – парні статеві залози самки – заповнюють бічні відділи черевної порожнини, закриваючи собою всі інші органи. Біля яєчника є скупчення жирової тканини.

Сім'яники – парні органи самця – займають бічні відділи цілома праворуч і ліворуч від травної системи. Сім'яники починаються спереду, дещо відступаючи від передньої межі печінки, і тягнуться назад майже до заднього кінця порожнини тіла.

Плавальний міхур займає центральну частину тулуба на спинному боці черевної порожнини тіла. Нирки і їх вивідні протоки розташовуються в задній частині черевної порожнини на спинній частині цілома.

Костисті риби. Всі внутрішні органи знаходяться у порожнині тіла – ціломі, що тонкою поперечною перегородкою, яка лежить в ділянці пояса грудних плавців, розділяється на дві нерівні частини: невелику передню – серцеву сумку, де міститься серце, і задню – черевну, у якій лежать всі інші внутрішні органи. Поперечна перегородка складається з двох листків, що розділяються біля стінок тіла. Передній листок вистилає стінки перикардiальної, задній – черевної порожнини.

Листок, що вистилає стінки черевної порожнини, називається парієтальний листок і має вигляд тонкої блискучої плівки. Його легко знайти, розглядаючи внутрішню поверхню вирізаної стінки тіла. На дорсальній стінці черевної порожнини тіла листок переходить на внутрішні органи, які він обгортає, і з його допомогою органи підвішені до стінки тіла. Тут він вже називається вісцеральний листок.

Вся верхня частина черевної порожнини зайнята плавальним міхуром. З боків і дещо нижче плавального міхура тягнуться статеві залози – гонади. Залежно від пори року вони можуть бути або невеликими стрічкоподібними

утвореннями, або (у період розмноження) величезними мішками, що займають, особливо в самок, майже весь простір черевної порожнини.

Під статевою залозою лежить довгий відносно вузький шлунок, що тягнеться від передньої верхньої частини черевної порожнини до її нижнього заднього кінця. Шлунок риб може дуже сильно розтягуватися, тому форма його залежить від ступеня наповнення їжею. Нижче шлунку в черевній порожнині лежать петлі кишечника. Далі кишечник тягнеться назад уздовж вентральної стінки черевної порожнини і закінчується анальним отвором.

У петлі між шлунком і початком кишечника лежить жироподібне тіло – підшлункова залоза.

До заднього кінця шлунку прилягає бурувато-червона селезінка. Вона має трикутну форму і сплюснута у дорсовентральному напрямку. Передня і нижня частини черевної порожнини заповнені печінкою. Сечовий міхур лежить між каудальним кінцем плавального міхура і каудальною частиною кишечника.

В окуня на відміну від щуки шлунок більш короткий і має вигляд сліпого виросту, тому що місця впадання стравоходу і виходу кишечника лежать поруч. Безпосередньо біля шлунка від кишки відходять три сліпих вирости – пілоричні придатки.

Сам кишечник має більшу кількість вигинів і довший, ніж у щуки.

Печінка розташовується не знизу, а ліворуч від шлунка. Бурувата селезінка лежить у петлі кишечника під шлунком. Підшлункова залоза розсіяна по брижах у вигляді мікроскопічних часточок. Статева залоза у самців парна, а в самок – непарна. Сечовий міхур лежить у лівій половині задньої частини черевної порожнини, збоку від статевої залози.

У сазана (коропа) внутрішні органи покриті великою кількістю жиру, який доводиться видаляти, щоб їх розглянути. У верхній частині порожнини тіла видно плавальний міхур, вентральна частина якого прикрита великим жировим тілом. З-під останнього виступає нижній край гонади. Статева залоза може бути по-різному розвинута залежно від віку риби і сезону. Вентральна частина порожнини заповнена петлями порівняно довгого в коропових риб кишечника, між ними лежать білуваті скупчення жиру. Від білуватого жиру відрізняються бурувато-червоним кольором частки печінки. Печінка включає в себе також тканину підшлункової залози і тому називається гепатопанкреас, вона має значні розміри і кілька лопатей. Дві лопаті печінки, що мають вертикальний напрямок, видно на поверхні кишечника в передній частині порожнини і одна – велика, що йде горизонтально, – у середній частині кишечника під гонадою. Простежити весь хід кишечника через велику кількість жиру, що його покриває, важко.

Особливу увагу під час розтину сазана (коропа) варто звернути на головну нирку. У дорослої риби вона є лімфоїдним органом. Це тіло темно-червоного кольору, що лежить поза порожниною тіла під парієтальним листком очеревини. Передня частина нирки знаходиться під плечовим поясом, спускається майже до рівня верхнього краю грудного плавця і розташовується

дорсальніше перикардіальної порожнини, тому її добре видно під час розтину серця.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. В якій частині тіла лежить печінка міног?
2. Скільки лопатей має печінка хрящових риб?
3. Яким отвором відкривається назовні пряма кишка хрящових риб?
4. Яку форму має пілорична залоза хрящових ганоїдних риб?
5. Як називаються сліпі вирости кишечника костистих риб?

1.4.4. Скелет рибоподібних і риб

Скелет являє собою сукупність твердих тканин (хрящових або кісткових) в організмі рибоподібних і риб. Основні функції скелета: опорна (формує форму тіла риб, кріплення сухожиллями м'язів); захисна (захищає внутрішні органи й м'язову тканину від ушкоджень); рухова (разом з м'язами утворює рухову систему: кістки скелета відіграють роль важелів, а м'язи – активну роль, вони рухають важелі).

У більшості риб скелет подвійний:

- внутрішній, що складається з осьового скелета, скелета голови (черепа), скелета непарних плавців, скелета парних плавців і їх поясів (Додаток 1.4.7);

- зовнішній (шкірний, лусковий) – може бути відсутнім, але якщо є, то завжди кістковий. Його наявність можна розглядати як ознаку еволюційного застою.

Осьовий скелет. Може бути представлений хордою або хребтом. У рибоподібних, осетрових і дводішних хорда зберігається протягом всього життя. В інших риб вона має місце на ранніх етапах розвитку (личинкові форми), а в дорослих риб замінюється хребтом.

Хорда – еластичний стрижень із міцною зовнішньою оболонкою, заповнений особливими пухирчастими клітинами у вигляді драглистої желеподібної речовини.

Отже, доцільно розглянути, як відбувалась еволюція осьового скелета.

У рибоподібних хорда у вигляді щільного несеgmentованого тягу тягнеться від головного відділу до хвоста. У них починають утворюватися над хордою хрящові зачатки верхніх дуг, нижні дуги відсутні.

У хрящових утворюється хребетний "стовп", що складається з окремих хребців, кількість яких коливається від 100 до 365 шт. Хребет формується за рахунок збільшення хрящової тканини й просякання вапном зовнішнього покривного шару хорди. Це надає хребцям більшу міцність. Хребці сучасних хрящових риб мають верхні й нижні дуги. В акул у тулубній частині від хребців відходять короткі ребра, у скатів вони відсутні.

У хрящових ганоїдів (осетрових) зберігається примітивний осьовий скелет. У них все життя зберігається хорда, обгорнута хрящем як футляром. Тіла хребців відсутні. Уздовж хребетного стовпа проходять, злегка окостенілі верхні і нижні дуги, їх відростки й короткі ребра.

У костистих риб осьовий скелет повністю костеніє, хребет складається з окремих хребців. В основі хребця лежить циліндричне тіло (хрящове або кісткове), за будовою якого розрізняють три типи хребців: а) амфіцільні (двовігнуті) – у більшості риб; б) опістоцільні (вигнутовігнуті) – панцирна щука; в) процільні (прямовігнуті) – вугор (рис. 32).

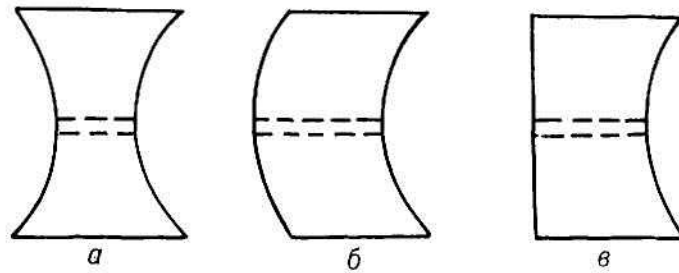


Рис. 32. Типи хребців риб:

а – амфіцільний; б – опістоцільний; в – процільний
(за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

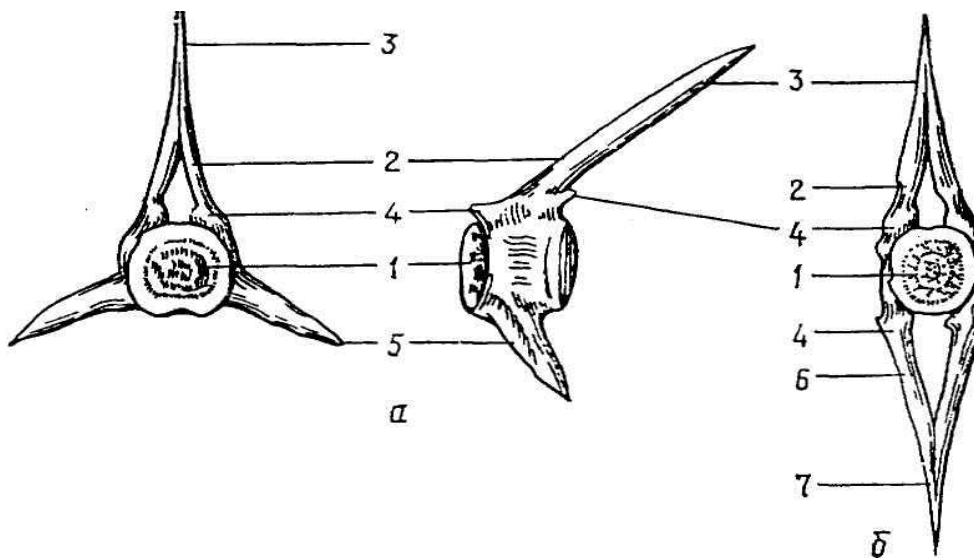


Рис. 33. Будова тулубового (а) і хвостового (б) хребців костистої риби:

1 – тіло хребця; 2 – неавральна дуга; 3 – верхній остистий відросток;
4 – зчленований відросток; 5 – парапофіз; 6 – гемальна дуга; 7 – нижній остистий
відросток (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

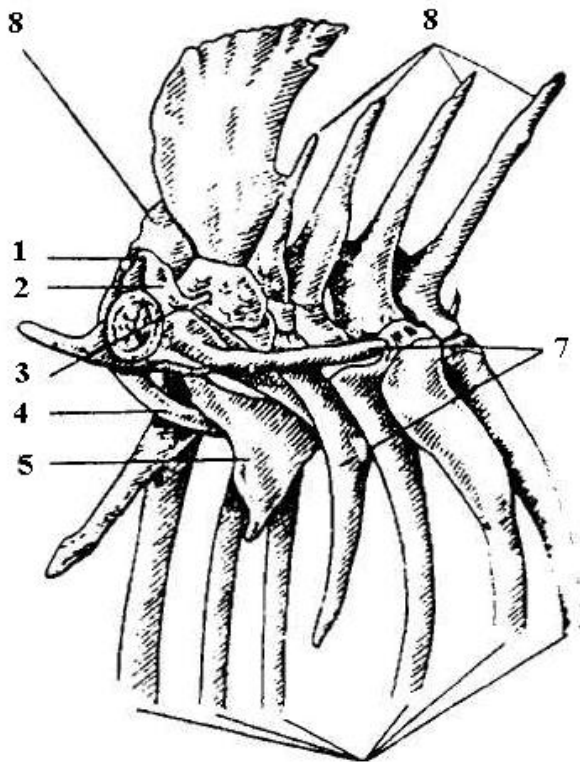
У тілі хребця є отвір. У середині хребта зберігається хорда, що пронизує хребці через отвори й заповнює простір між ними. У верхній частині хребців є верхня неавральна дуга з остистим відростком. У середині дуги вздовж хребта проходить канал (спинномозковий), у якому проходить спинний мозок (рис. 33).

Залежно від розташування й будови нижньої частини хребців їх підрозділяють на тулубні й хвостові. На тулубних хребцях утворюються потужні бічні відростки (парапофізи), до яких кріпляться ребра (рис. 33а). У хвостових хребців бічні остисті відростки замикаються внизу, утворюючи нижню гемальну дугу, від якої відходить нижній остистий відросток (рис. 33б). У гемальному каналі проходять хвостова артерія й вена.

Останній хребець хребта (уростиль) спрощений, має розширену основу для прикріплення променів хвостового плавця. Верхня частина цього хребця подовжується й загинається кінцем догори.

Хребет не є однією цільною кісткою. Завдяки наявності між хребцями залишків хорди, свого роду буфера, та їх з'єднання один з одним за допомогою суглобних відростків біля основи верхніх дуг і еластичних зв'язок, він рухливий, що дає рибі можливість згинати тіло в горизонтальній площині й полегшує плавання. Виняток становить нерухоме з'єднання 3-4 передніх хребців у деяких видів риб (коропові, сомові) у зв'язку з утворенням Веберів апарату, який з'єднує органи слуху із плавальним міхуром (рис. 34).

Кількість хребців буває різною. Більше їх в акул і скатів (від 100 до 365), у костистих риб їх менше – рідко більше 100, винятки становлять вугреподібні (до 200 хребців).

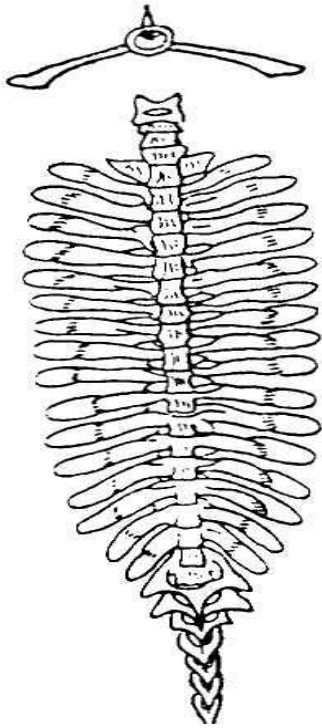


Кількість хребців є важливою систематичною ознакою, особливо в оселедців. Невеликі коливання їх кількості можуть спостерігатися в особин одного і того самого виду, що залежить від екологічних умов у період нересту й раннього постембріогенезу.

В осетрових і акул з'являються короткі ребра (у скатів їх немає), що не охоплюють черевної порожнини, в інших риб вони довгі, практично повністю охоплюють черевну порожнину й утворюють гарний захисний каркас для внутрішніх органів. Деякі види тріскоподібних у тулубних хребцях не мають ребер. Парапофізи (нижні відростки) у тріскових риб (навага) видовжені і утворюють здуття (рис. 35).

Рис. 34. Веберів апарат риб:

- 1 – запор; 2 – чашоподібна кістка;
- 3 – вставна кістка; 4 – тринога кістка;
- 5 – остання кістка;
- 6 – ребра 5-7-го хребців;
- 7 – парапофізи 2-го і 4-го хребців;
- 8 – верхні остисті відростки 2-7-го хребців (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)



**Рис. 35. Парапофізи
тріскової риби
(наваги)**
(за Шерманом І. М.,
Пилипенком Ю. В.,
1999 р.)

Крім ребер опорну функцію в деяких костистих риб (коропові, окуневі) виконують "мускульні" або "тулубні" кісточки, що пронизують м'язову тканину, які утворилися в результаті окостеніння сухожилів.

Скелет голови (черепа). *Скелет голови або череп* може бути розчленований на два відділи, що його складають: нейральний (черепна коробка) і вісцеральний (скелет щелепного й зябрового апаратів). Особливості будови скелета черепів рибоподібних круглоротих (мінога), хрящових (акула) і кісткових (судак) риб наведено у Додатку 1.4.8.

Нейральний призначений для захисту головного мозку, що є продовженням осьового скелету. Слугує опорою вісцеральному скелету.

Виділяють два типи черепної коробки (Додаток 1.4.8):

платібазальний – із широкою основою й великою відстанню між очницями, де розташований головний мозок (круглороті, хрящові риби, дводишні, хрящові й кісткові ганоїди, нижчі костисті риби);

тронібазальний – звужена основа, очниці зближені й мозок перебуває в задній частині черепної коробки (вищі костисті риби).

Беручи до уваги, що ротова порожнина є початком травного тракту в риб, вісцеральний скелет певним чином формує ротову порожнину, оточує її. Він представлений декількома парами вісцеральних дуг, передні з яких у риб перетворилися в щелепний і під'язичний апарати. Останнім елементом вісцерального апарату є нижньоглоткові (глоткові) зуби. Залежно від з'єднання вісцерального скелету із черепною коробкою розрізняють три типи черепів (Додаток 1.4.8):

- *амфістилічний* – щелепний апарат кріпиться до черепної коробки в передній частині за допомогою двох відростків, а в задній частині – за допомогою спеціального підвіска гіомандибуляра (giomandibulare) – древні акули, кісткові ганоїди;

- *гіостилічний* – щелепний апарат кріпиться до черепної коробки тільки за допомогою підвіска – сучасні акули, хрящові ганоїди й костисті риби;

- *аутостилічний* – верхня щелепа зростається з бічними стінками основи черепної коробки (суцільноголові, дводишні).

Скелет плавців і поясів кінцівок. Непарні плавці (спинний та анальний) складаються з радіалій та плавцевих променів, що причленовуються до радіалій, розташованих зовні і підтримуючих плавцеву складку (рис. 36а,б).

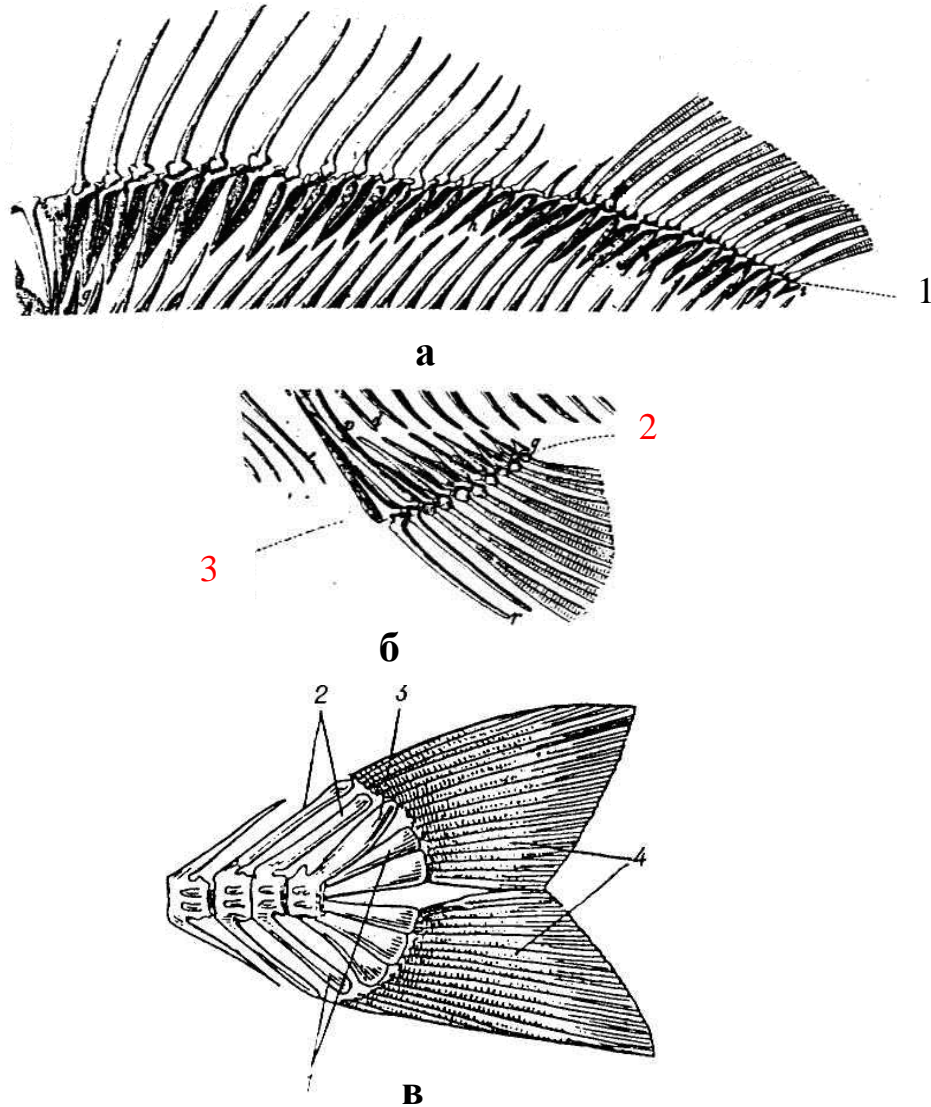


Рис. 36. Скелет непарних плавців риб:

спинного (а); анального (б): 1 – гіпуралії; 2 – уронеуралії; 3 – уростиль;
4 – промені плавця (лепідотрихії); хвостового плавця костистої риби (в):
1 – гіпуралії; 2 – уронеуралії; 3 – уростиль; 4 – промені плавця (лепідотрихії)
(за Мельником О. П. та ін., 2008 р.)

У хрящових риб радіалії хрящові, а плавцеві промені представлені або шкірними еластичними утвореннями (еластотрихії), або кістковими променями (лепідотрихії). У решти кісткових риб усі елементи складаються з кісток. Хвостовий плавець у хрящових риб представлений еластотрихіями, а у кісткових – лепідотрихіями і підтримуються перетвореними задніми хребцями (рис. 36в).

Парні плавці у риб мають плечовий (грудні) та задній (черевні) – тазовий пояс. У хрящових риб плечовий пояс представлений хрящовою дугою, яка охоплює передню частину тулуба з черева і з боків. У ній виділяють лопаткову (дорсальну) і коракоїдну (черевну) частини. Скелет вільної кінцівки складається з 3 хрящових базальних елементів, радіалій та еластотрихій, які підтримують шкірясту лопать. Усі елементи топографічно розташовані у формі віяла (рис. 37а,І).

В осетрових пояс грудних кінцівок складається з хряща і покривних кісток. До хрящового відділу входять коракоїдний, мезокоракоїдний, лопатковий і надглотковий хрящі. Кістяковий відділ має ключицю і клейтрум, яким передній пояс прикріплюється до задньоскроневих кісточок. У решти кісткових риб плечовий пояс кістяковий, клейтруми на череві з'єднуються між собою, а на спині приєднуються до черева по його боках (в області скроневих кісточок), що укріплює скелет пояса (рис. 37б,І).

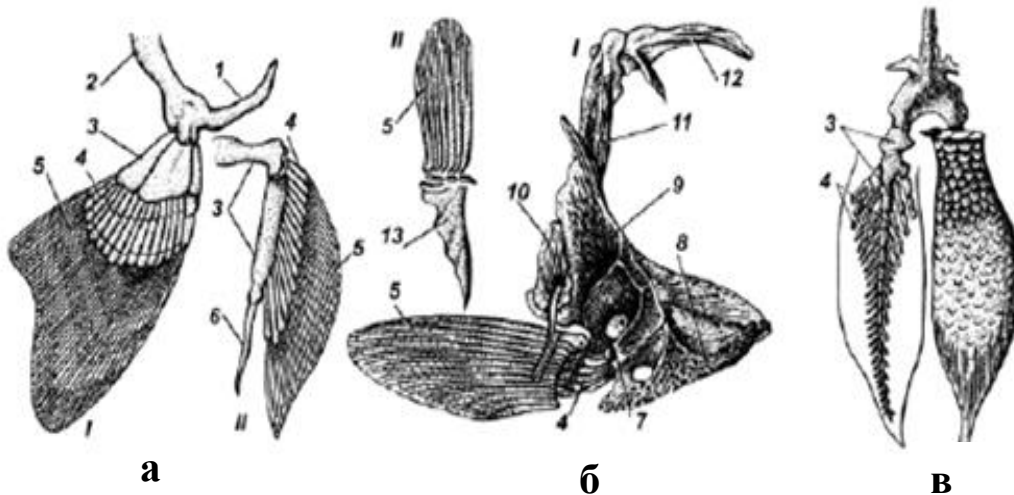


Рис. 37. Скелет парних плавців та їх поясів:

- (а – хрящова риба; б – костиста риба; в – черевні плавці бісеріального типу. І – грудний плавець з плечовим поясом; ІІ – черевний плавець з тазовим поясом): 1 – лопаточний відділ; 2 – коракоїдний відділ; 3 – базалії; 4 – радіалії; 5 – промені плавців; 6 – птеригоподії; 7 – хрящова пластинка; 8 – коракоїд; 9 – клейтрум; 10 – задній клейтрум; 11 – надклейтрум; 12 – задньовисочна кістка; 13 – тазова кістка (за Ільмастом М. В., 2005 р.)

Тазовий пояс з основним скелетом не зв'язаний. У хрящових риб він представлений хрящовою пластинкою. Скелет вільної черевної кінцівки складається з тих же елементів, що і передня, але базальні елементи зчленовуються не вільно, а послідовно, де проксимальний базальний елемент прикріплюється до хрящової пластинки, радіалії з еластотрихіями – до середнього базального елемента, а дистальний у самців перетворюється на

птеригоподій – копулятивний орган (див. рис. 37а,II). В осетрових тазовий пояс представлений парою хрящових пластинок, а у костистих – парою трикутних кісток.

У костистих риб у скелеті грудних плавців розвиваються лише декілька радіалій, базалії відсутні. В черевних плавцях немає базалій і радіалій, а до тазового поясу безпосередньо прикріплюються лепідотрихії (див. рис. 37б,II).

Парні плавці бувають унісеріального типу, в якому базальні елементи розташовані віялоподібно, і бісеріального (дводишні риби), в якому базальні елементи розташовані послідовно, а з дистального кінця охоплюються радіаліями і лепідотрихіями (див. рис. 37в). У кистеперих риб плавці займають проміжну позицію і утворюють ускладнений бісеріальний плавець, у якого один базальний елемент прикріплюється до поясу кінцівок, а решта два займають відносно першого дистальне положення паралельно один до одного. Такий плавець характеризує проміжну форму для утворення наземних рукопалих кінцівок (хіроптеригій).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. На які частини поділяється внутрішній скелет риби?
2. Із яких дуг складається вісцеральний апарат?
3. Опишіть скелет тулуба.
4. Опишіть скелет черепа.
5. Охарактеризуйте скелет парних і непарних плавців.
6. Який тип з'єднання щелепного апарату з черепною коробкою у кісткових риб?
7. У яких риб (щука, сазан, миньок, окунь) череп платібазального, а у яких тропібазального типу?
8. Чим відрізняються хребці тулубового відділу від хребців хвостового відділу?
9. Які особливості будови хвостового плавця у судака і минька?
10. Опишіть будову непарних і парних плавців кісткових риб.

1.4.5. М'язи та електричні органи рибоподібних і риб

М'язова система. М'язова система являє собою сукупність скорочувальних елементів м'язової тканини, об'єднаних у м'язи й зв'язаних між собою сполучною тканиною. Вона забезпечує рухову активність риб (у тісному зв'язку із скелетом), транспортування їжі й крові усередині організму. У м'язовій системі відбувається перетворення хімічної енергії в механічну й теплову.

Діяльність м'язової системи регулюється нервовою системою, до кожного м'язового волокна підходить нервове волокно, кожний м'яз інервується певним нервом. Живлення м'язів здійснюється кров'ю в з'єднувально-тканинних прошарках – міосептах.

Основу мускулатури становить м'язова тканина, що здійснює її скорочувальну функцію. За будовою розрізняють *поперечносмугасту* й *гладку* м'язові тканини.

Поперечносмугасті м'язи – складаються із багатоядерних м'язових волокон – *симпластів*, які з'єднані в м'язові пучки (сегменти) – *міомери*, відділені один від одного з'єднувально-тканинними прошарками – *міосептами* (рис. 38,39). Мають видиму почленованість (або покресленість – звідси й назва) і становлять основу соматичної мускулатури.

Гладкі м'язи – складаються з окремих сильновитянутих веретеноподібних клітин (довжиною близько 0,1 мм) – *міоцитів*, які оточені волокнами з'єднувально-тканинної тканини, що утворюють щільний "футляр". Вони не мають поперечної покресленості. Їм характерна здатність до повільного скорочення, довгого перебування в стані скорочення, затрачаючи порівняно мало енергії й не піддаючись стомленню. Гладкі м'язи становлять основу вісцеральної мускулатури (стінок кишечника, шлунку, кровоносних судин, сечостатевого каналів).

Звідси м'язова система риб ділиться на соматичну (парієтальну) і вісцеральну мускулатуру.

Вісцеральна мускулатура – мускулатура внутрішніх органів риб, якими є м'язи шкіри, стінок кровоносних судин, серця, вивідних проток сечостатевої системи, кишечника й глотки. Вісцеральна мускулатура риб переважно представлена гладкими м'язами, виняток становлять м'язи глотки й серця, де мають місце поперечносмугасті м'язи.

Соматична (парієтальна) мускулатура – це м'язова система тіла риб, що носить назву скелетна мускулатура, у якій виділяють: осьову, мускулатуру плавців і голови. Соматична мускулатура складається тільки з поперечносмугастих м'язів.

Найбільш розвинена в риб *осьова* мускулатура, що забезпечує рух риб. Вона чітко сегментована на міомери, розділені міосептами. Кількість міомерів відповідає кількості хребців (рис. 40).

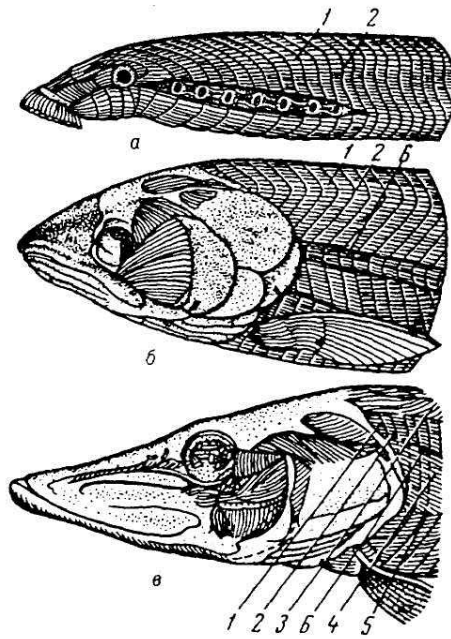


Рис. 38. Мускулатура круглоротих і риб:

(а – міноги, б – лосося, в – щуки): 1 – міомери; 2 – міосепти; 3 – найдовший м'яз спини; 4 – зовнішній косий м'яз живота; 5 – внутрішній м'яз живота; 6 – горизонтальна перегородка (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

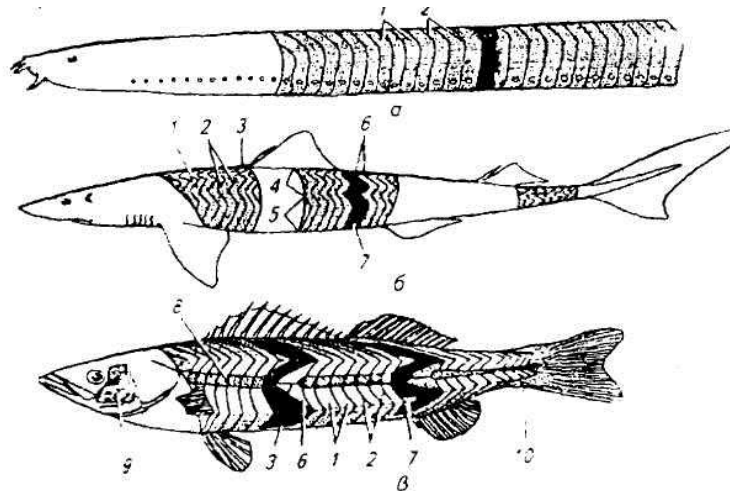


Рис. 39. Осьова м'язова система риб:

(а – круглороті; б – пластинчатозяброві; в – кісткові риби): 1,2 – міомери; 3 – міосепти; 4 – спинна мускулатура; 5 – латеральна мускулатура; 6,7 – м'язові конуси; 8,9 – червоні м'язи; 10 – мускулатура хвостового плавця (за Івановим О. О., 2003 р.)

Послідовне скорочення міомерів лівої й правої сторони, за такого типу їх з'єднання із хребцями, викликає хвилеподібні вигини тіла. У результаті вздовж тіла проходить мускульна (локомоторна) хвиля, що створює певну силу для поступального руху риби (Додаток 1.5.1).

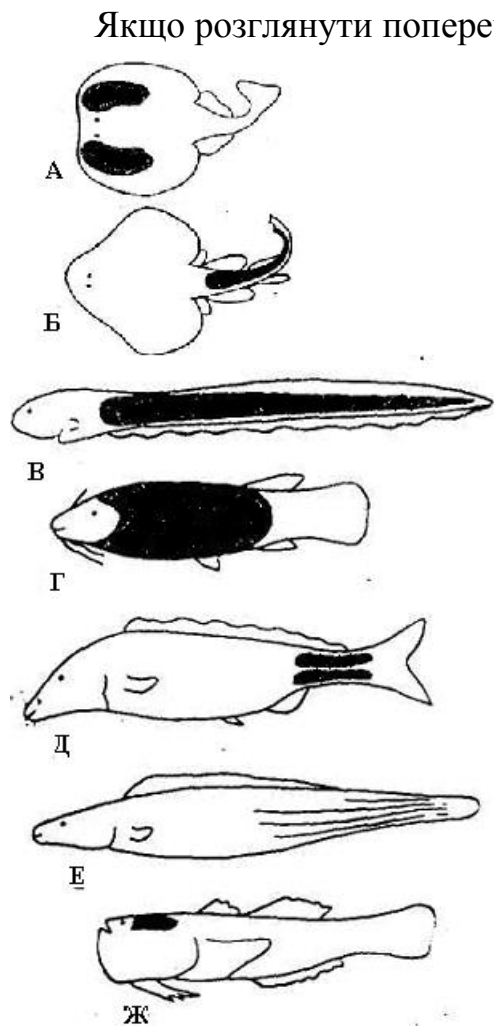


Рис. 40. Розташування електричних органів у риб:
 А – електричний скат (*Torpedo*);
 Б – звичайний скат (*Raja*); В – електричний вугор (*Electrophorus*);
 Г – електричний сом (*Malapterurus*);
 Д – риба-ніж (*Gymnotus*); Е – гімнарх (*Gymnarchus*); Ж – зіркогляд (*Astroscopus*)
 (за Нікольським Г. В., 1974)

утримується значна кількість глікогену, виявляються скупчення інших жирів. Скорочуються вони з меншою силою, але здатні до тривалої роботи. Вуглеводний (окисний) обмін відбувається інтенсивно, чому сприяє достаток ферментів аеробного обміну. Червоні м'язи постійно діють (серце, зябровий апарат, глотка), вони забезпечують тривалу роботу органів.

Якщо розглянути поперечносмугасті м'язи, то перше, що звертає на себе увагу, різний їх колір. За цією ознакою виділяють *червоні й білі* м'язи, які відрізняються між собою за функціональними характеристиками, що помітно під час їх порівняння (див табл. 5).

Колір м'язової тканини обумовлений наявністю *міоглобіну* – білка, що легко поглинає кисень. За рахунок цього білка забезпечується "м'язове дихання" – фосфорилю-вання, що супроводжується виділенням енергії, яку забезпечують скорочувальні функції м'язових волокон. Крім кольору червоні й білі м'язи розрізняються низкою морфо-фізіологічних характеристик: формою, розміщенням, механічними і біохімічними властивостями (інтенсивністю дихання, концентрацією глікогену – енергетичних жирів).

Білі м'язи мають більш широкі, товсті волокна, у них утримується менше глікогену й дихальних ферментів. Вуглеводний (окисний) обмін відбувається переважно в анаеробних умовах, кількість енергії, що виділяється, порівняно невелика. Ці м'язи здатні до сильних скорочень, забезпечують коротко-часні різкі кидки риб, але дуже швидко стомлюються. Лежать вони більш глибоко в м'язовій системі. Містять більше вологи й білка.

Червоні м'язи мають вузькі, тонкі волокна, інтенсивно забезпечуються кров'ю, розташовані більш поверхнево, зміщені частіше до хвоста, у них

Функціональні характеристики червоних і білих м'язів

<i>Червоні м'язи</i>	<i>Білі м'язи</i>
Характеризуються <i>повільним</i> скороченням	Характеризуються <i>швидким</i> скороченням
Домінують <i>аеробні</i> процеси	Домінують <i>анаеробні</i> процеси
<i>Багаті</i> глікогеном	<i>Бідніші</i> глікогеном (у 2 рази)
Функціональні навантаження <i>слабко</i> впливають на рівень глікогену – практично не змінюється під час швидкого плавання	Функціональні навантаження <i>надто</i> впливають на рівень глікогену – різко знижується під час швидкого плавання
<i>Багаті</i> жиром (велика кількість)	<i>Бідні</i> жиром (невелика кількість)
<i>Багаті</i> міоглобіном	<i>Відсутній</i> міоглобін

У разі швидких кидків працюють білі м'язи, тривалого (рейдерного) плавання – червоні. Наявність або співвідношення білих і червоних м'язів залежить від рухливості риб:

- засадні хижаки, "спринтери" володіють майже винятково білими м'язами;
- риби, що роблять тривалі міграції мають добре розвинені червоні бічні м'язи.

Тулубна мускулатура утворює основу м'яса риби, вихід якого різний у різних видів та в особин одного виду залежно від статі, сезону, умов існування. М'ясистість риб – найважливіший господарський показник.

Осьова мускулатура представлена наступними основними м'язами:

- *спинний м'яз* (musculus dorsalis), або найдовший м'яз спини, що проходить від потиличної частини голови до хвоста.
- *великий бічний м'яз* (musculus lateralis magnus), що проходить уздовж тіла від голови до хвоста й розділений горизонтальною чітко видимою з'єднувально-тканинною перегородкою на спинний (дорсальний) і черевний (вентральний) м'язові тяжі;
- *прямий бічний поверхневий м'яз* (musculus lateralis superficialis), що покриває черевний тяж великого бічного м'яза і пролягає від плечового пояса до хвоста. Міосепти утворюють ламану лінію у вигляді W, середній кут приблизно розміщений посередині і вершиною спрямований уперед;
- *прямий черевний м'яз* (musculus rectus ventralis), що проходить уздовж черевної частини тіла;
- *косі м'язи* (musculus obliquus), розміщені між прямим черевним м'язом і вентральним тяжем великого бічного м'яза.

Мускулатура плавців представлена групою м'язів, що забезпечують такі типи їх руху: *абдукцію* (підняття); *аддукцію* (опускання); *протракцію* (висування); *ретракцію* (відтягування назад). Ці типи руху й відповідно велика розмаїтість м'язів характерна для парних плавців. Для непарних властиво два типи руху абдукція й аддукція.

М'язи голови пов'язані з роботою щелеп, зябрового апарату, з рухом очей.

За очима в потиличній частині голови, у вершині зябрової кришки розташовані м'язи, що відкривають і закривають зяброву кришку і забезпечують дихання риб.

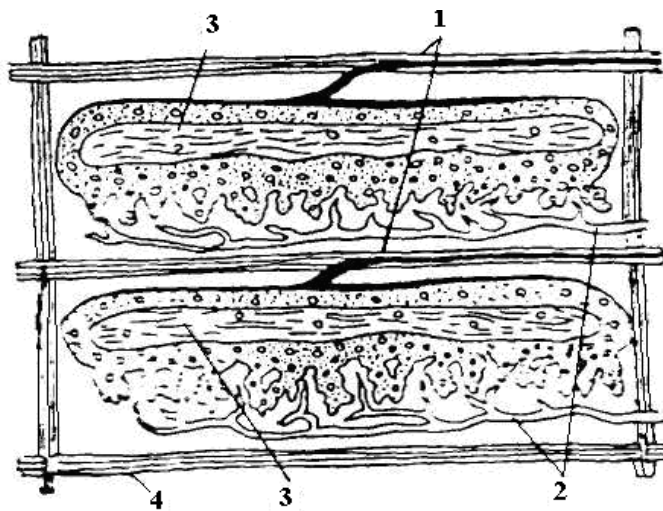
Спереду від зябрової кришки лежить мускулатура, пов'язана з рухом щелепного апарату, що утворює так звані щоки риб.

В області очниць розміщено 6 коротких очних м'язів (4 прямі й 2 косі), що втримують очне яблуко й забезпечують його функціональні рухи.

Електричні органи. Існують риби (близько 300 морських і прісноводних видів), у яких у процесі еволюції сформувались високоспеціалізовані електричні органи, які забезпечують електромагнітну рецепцію або генерують електроімпульси різної величини. Електричні органи є своєрідною видозміною м'язової тканини, що розвиваються із зачатків поперечносмугастої мускулатури, і розміщені в різних частинах тіла риб (рис. 41).

Рис. 41. Будова електричного органа (дві електричні пластини):

1 – кровоносні судини; 2 – нерви, що підходять до органа; 3 – центральний шар; 4 –



оболонка з драглистичної сполучної тканини
(за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

М'язові волокна перетворюються в електричні пластинки, відділені одна від одної студенистою сполучною тканиною. До кожної пластинки підходить знизу гілочка нерва, а зверху розгалужені кровоносні судини. Нижня частина

пластинки електрично негативна, а верхня – позитивна. Електричні пластинки (скупчення по 35-40 рядів) утворюють призми, які у свою чергу компонуються в електричний орган (рис. 39). Наприклад, в електричного ската кожний орган (а він парний) містить до 600 призм, а в сукупності до 100-200 тис. електричних пластинок.

У процесі окисного обміну в електричних пластинках електрика накопичується за принципом дії акумулятора і за сигналом від довгастого мозку відбувається розряд. В електричних скатів він досягає 60-300 вольт, за сили струму до 5 ампер. Вони здатні генерувати з інтервалом у частки секунди до 100 таких розрядів.

Залежно від здатності генерувати електричне поле різної потужності розрізняють 3 групи риб:

1. *Сильноелектричні* риби – мають об'ємні (великі) електричні органи, що генерують розряди від 20 до 600 вольт. Електричні вугри, електричні скати, електричні соми. Призначення – напад, оборона.

2. *Слабоелектричні* риби – мають невеликі електричні органи, генерують розряди до 17 вольт. Деякі скати, соми, мешканці каламутних вод.

3. *Неелектричні* риби – не мають спеціальних електричних органів, але мають електричну активність, Деякі окуневі, ставридові, скумбрієві (ставрида, скумбрія, атеріна, окунь). Ці риби здатні генерувати дуже слабкі розряди (від декількох мікрвольт до сотень мілівольт), які чутливі на віддалі до 10-15 метрів у морській та до 2 метрів у прісній воді. Електричні імпульси цієї групи риб генеруються скелетною мускулатурою й серцем. Основне призначення цих імпульсів – орієнтація, міжгрупова комунікація, сигналізація, локація. Найбільш помітні електроімпульси неелектричні риби генерують у стані найбільшого напруження: під час кидків на жертву (щука, судак), агресивно-захисних реакцій (окунь, карась, форель), нересту (більшість риб).

Біотоки у тварин – явище загальнобіологічне, але тільки в гідробіонтів, і, зокрема у риб, воно отримало потужний розвиток, що є цікавим фактом у теоретичному та практичному значеннях.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Назвіть основні групи м'язів у риб.
2. Які м'язи найбільш розвинуті у риб і чому?
3. Яка будова тулубних м'язів?
4. На якій частині тіла риби найбільш складна будова м'язів?
5. Які функції виконують м'язи плавців?
6. Опишіть будову і функцію електричних органів, наведіть приклади.

1.4.6. Нервова система рибоподібних і риб

Нервова система рибоподібних і риб являє собою морфофункціональну сукупність структур нервової тканини, що поєднує діяльність всіх органів і систем організму у його постійно взаємодії із зовнішнім середовищем.

Нервова система сприймає всі зовнішні й внутрішні подразники, аналізує й переробляє інформацію, що надійшла, і відповідно регулює й координує функції організму в підтриманні гомеостазу, адекватного змінам, що відбуваються в зовнішньому середовищі.

У процесі ембріогенезу на спинній стороні зародка закладається система клітин – нервова пластинка, що занурюється під шкіру і згортається в нервову трубку.

У процесі ембріогенезу нервова трубка диференціюється на головний і спинний мозок. У передній її частині утвориться невелике здуття (головний міхур), з якого послідовно утворюються три мозкові міхури: передній, середній і задній.

Головний мозок і спинний мозок утворюють так звану *центральну нервову систему* (ЦНС). Нерви, які відходять від головного і спинного мозку, формують *периферичну нервову систему*, що підрозділяється на:

соматичну, або *тулубну*, до якої належать нерви, що відходять від спинного мозку й іннервують тулубну мускулатуру та забезпечують чутливі органи тіла;

вегетативну, представлену нервами, що відходять від головного і спинного мозку, які іннервують внутрішні органи. У вегетативну включено й так звану *симпатичну нервову систему*, представлену двома протяжними вздовж хребта нервовими стовбурами, що з'єднуються зі спинним мозком гангліями.

Еволюційний розвиток призводить до утворення у рибоподібних (мінога: а – вид зверху, б – вид знизу) 4 відділів головного мозку і у риб (форель: а – вид зверху, б – вид знизу) – 5 відділів (рис. 42; I, II).

Передній мозковий пухирець поступово розростається й утворює передній мозок. У риб він розділяється поздовжньою борозенкою на дві частки. Задня частина переднього пухирця перетворюється в проміжний мозок. Передній мозковий пухирець перетворюється в середній мозок. Передній відділ заднього мозкового пухирця розростається й утворює "задній" мозок, що виступає нагору і який частіше називають мозочком. Залишкова частина заднього мозкового пухирця розростається в довгастих мозок, переходячи без різкої межі у спинний мозок.

У круглоротих рибоподібних мозочок недорозвинений і прийнято вважати, що головний мозок складається з 4-х відділів.

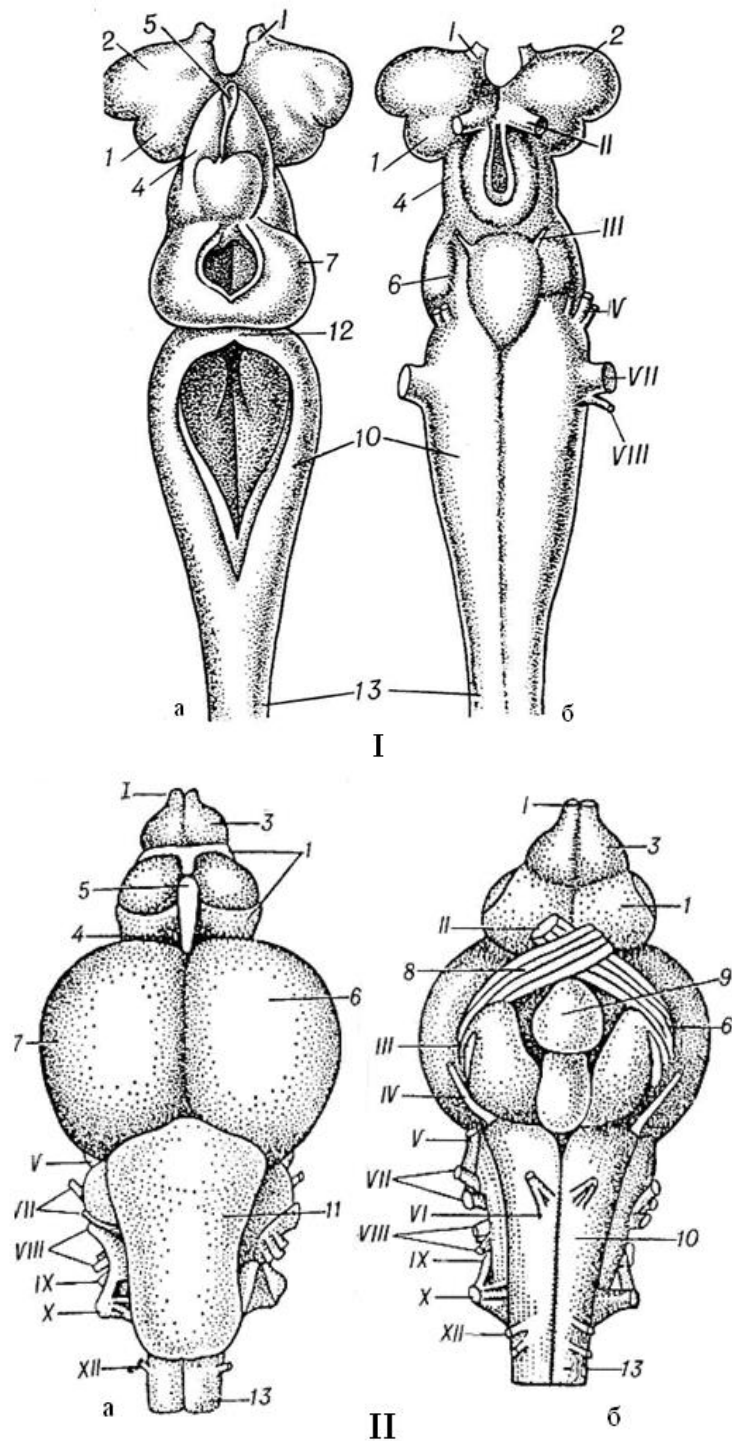
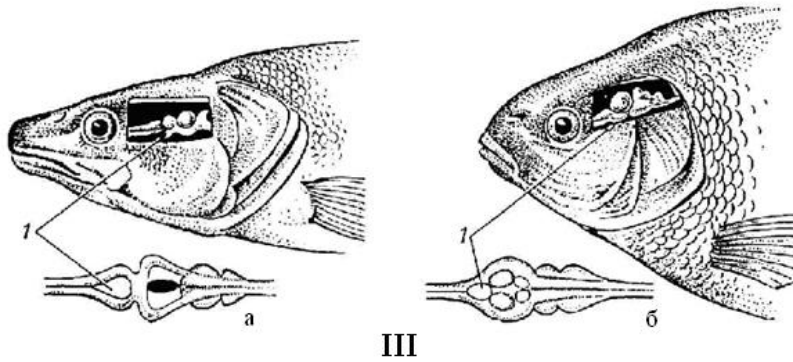


Рис. 42. Головний мозок рибоподібних і риб:

I – у міноги вид зверху (а) і знизу (б), II – у форелі вид зверху (а) і знизу (б)
 (1 – передній мозок; 2 – нюхові частки; 3 – нюхові цибулини; 4 – проміжний мозок;
 5 – епіфіз; 6 – середній мозок; 7 – зорові частки середнього мозку;
 8 – перехрест зорових нервів; 9 – гіпофіз; 10 – довгастий мозок; 11 – мозочок; 12 –
 зачатковий мозок; 13 – спинний мозок; I-XII – головні нерви)
 (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)



Закінчення рис. 42:

III – розміщення гіпофізу (1) у риб (а – **судака**; б – ляща)
(за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Передній мозок (telencephalon) – порівняно невеликий, його розміри залежать від досконалості, нюху й ступеня його участі в зовнішній рецепції різних видів риб. Вирости переднього мозку утворюють нюхові частки (у рибоподібних), або нюхові цибулини (у риб), від яких відходять I пара головних нервів – *нюховий нерв* (nervus olfactorius). Це зовнішній центр переробки інформації, отриманої від органів нюху.

Проміжний мозок (diencephalons) – досить великий, масивний. На його спинній стороні утвориться епіфіз, на черевній – гіпофіз. У костистих риб (судака і ляща) розміщення гіпофізу в головному відділі в розрізі матиме такий вигляд (рис. 42,III).

Знизу проміжного мозку проходить II пара головних нервів – *зорові* (nervus optici), які в риб утворюють *хіазму* (*перехрест*). Цей відділ головного мозку служить первинним зоровим центром, бере участь у переробці інформації від інших органів чуття, відіграє роль у координації руху, а через залози внутрішньої секреції бере участь у регуляції метаболізму.

Середній мозок (mesencephalon) – у більшості риб за розмірами перевищує інші відділи й прикриває зверху проміжний мозок. Зверху він розділений на дві зорові частки, у яких закінчуються волокна зорових нервів (II пара). Тут відбувається обробка зорового сприйняття.

У нижній частині середнього мозку зосереджений центр зв'язку з мозочком, довгастим і спинним мозком. Від середнього мозку відходять дві пари головних нервів, що іннервують м'язи ока: III пара – *окомоторний* (nervus oculomotorius) і IV пара – *блоковий* (nervus trochlearis).

Мозочок (cerebellum) – у риб досить великий і прикриває довгастий мозок. Його розміри визначаються руховою активністю того або іншого виду риб. Він підтримує м'язовий тонус, рівновагу й загальну координацію руху. Тут замикаються рефлексії, пов'язані з рецепторами органів бічної лінії.

Довгастий мозок (myelencephalon) – один з основних відділів головного мозку. Він сполучна ланка зі спинним мозком і від нього відходять V-X пари головних нервів:

V пара – *трийчастий нерв* (nervus trigeminus), що іннервує роботу щелепного апарату;

VI пара – *відвідний нерв* (nervus abducens), котрий іннервує м'язи ока;

VII пара – *лицьовий нерв* (nervus facialis), який іннервує шкіру голови, рецептори ротової порожнини;

VIII пара – *слуховий нерв* (nervus acusticus), що іннервує внутрішнє вухо;

IX пара – *язикоглотковий нерв* (nervus glossopharyngeus), котрий іннервує роботу глотки й частково зябрового апарату;

X пара – *блукаючий нерв* (nervus vagus), який іннервує зябровий апарат, роботу серця, кишечника, плавального міхура, легенів у дводішних, органи бічної лінії й органи виділення.

Довгастий мозок є центром регуляції рефлекторної діяльності спинного мозку й вегетативної нервової системи, що координує роботу скелетно-м'язової, кровоносної, дихальної, травної й видільної систем. В електричних риб тут перебуває центр регуляції діяльності електричних органів.

Спинний мозок (medulla spinalis) – має форму стрічки (у рибоподібних) або округлого тяжу (у риб). Від спинного мозку метамерно відходить густа мережа спинномозкових нервів. Тут замикаються рефлекторні дуги, що забезпечують елементарні оборонні безумовні рефлекси. Однак основна робота всього спинного мозку підлегла контролю з боку головного мозку. Певну автономність спинний мозок має тільки в рибоподібних і хрящових риб, у разі обезголовлювання яких ще продовжують функціонувати скелетно-м'язові системи й відбуваються рухові дії (плавання).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Відмінності центральної, периферичної і вегетативної нервових систем.
2. Які відділи виділяють у головному мозку кісткових риб, де розташований гіпофіз?
3. Функції відділів головного мозку та головних нервів.
4. Назвіть органи чуття осетрових риб.
5. Які функції бічної лінії і сенсорних каналів риб?
6. Як складається формула бічної лінії риб?
7. Будова і функція органів зору.
8. Будова і функція органів рівноваги і слуху.
9. Будова і функція органів нюху, смаку та дотику.
10. Які є рецептори у риб і круглоротих?

1.4.7. Серцево-судинна система та кровообіг рибоподібних і риб

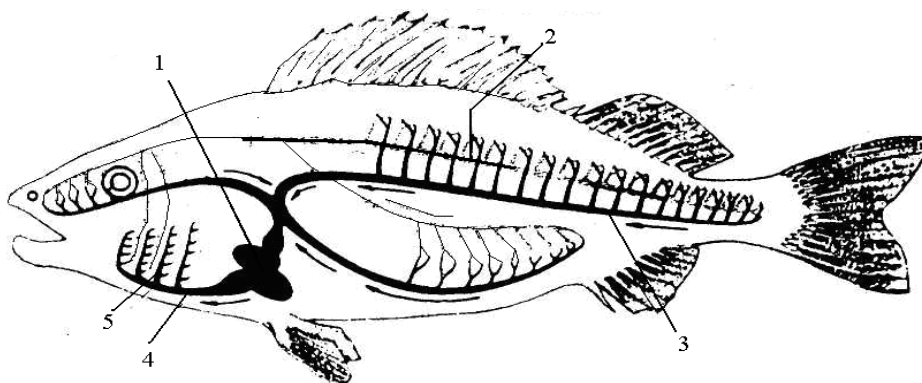
Серцево-судинна (кровоносна) система має винятково важливе значення в забезпеченні життєдіяльності риб, виконуючи найважливіші функції:

- *транспортно-поживну* – необхідна для перенесення білків, вуглеводів й інших живильних речовин, що відіграють важливу роль в енергетичному й пластичному обміні;
- *дихальну* – забезпечує доставку кисню до тканин і органів, видалення вуглекислого газу й транспортування його до органів дихання;
- *видільну* – звільнення клітин від кінцевих продуктів обміну й винесення їх до органів виділення;
- *регуляторну* – шляхом перенесення гормонів й інших біологічно активних речовин від залоз внутрішньої секреції до органів і тканин;
- *захисну* – містить протимікробні речовини й антитіла, що володіють фагоцитарною здатністю;
- *осморегуляційну* – підтримує необхідний осмотичний тиск внутрішнього середовища організму риб стосовно навколишнього середовища.

У риб, як і в інших хребетних тварин, кровоносна система замкнута. Вона складається із серця й кровоносних судин, представлених трубчастими венами і артеріями, численною мережею тонкостінних капілярів (рис. 43а). Серце й судини заповнені рідинною тканиною – кров'ю.

Кров разом з лімфою й міжклітинною рідиною становлять внутрішнє середовище організму. У різних видів риб кількість крові неоднакова: у малорухомих видів крові не більше 2%, в активних – до 5% маси тіла. Загалом кількість крові в риб менша, ніж у всіх інших хребетних тварин, що пов'язано із горизонтальним розташуванням тіла (немає необхідності проштовхувати кров нагору) і меншими енергетичними витратами у зв'язку з життям у воді, що є гіпогравітаційним середовищем (сила земного тяжіння практично не позначається на організмах). Її кількість у тілі риб варіює залежно від умов існування, фізіологічного стану, видової приналежності, віку.

Кров у риб ділиться на циркуляційну й депоновану. Роль депо в них виконують нирки, селезінка, зябра й м'язи. Питома вага крові (у % до всього об'єму крові) в організмі риб найбільш висока в нирках і судинах (до 60%), у менших кількостях утримується в зябрах (8%), червоних (6%) і білих (16%) м'язах.



а

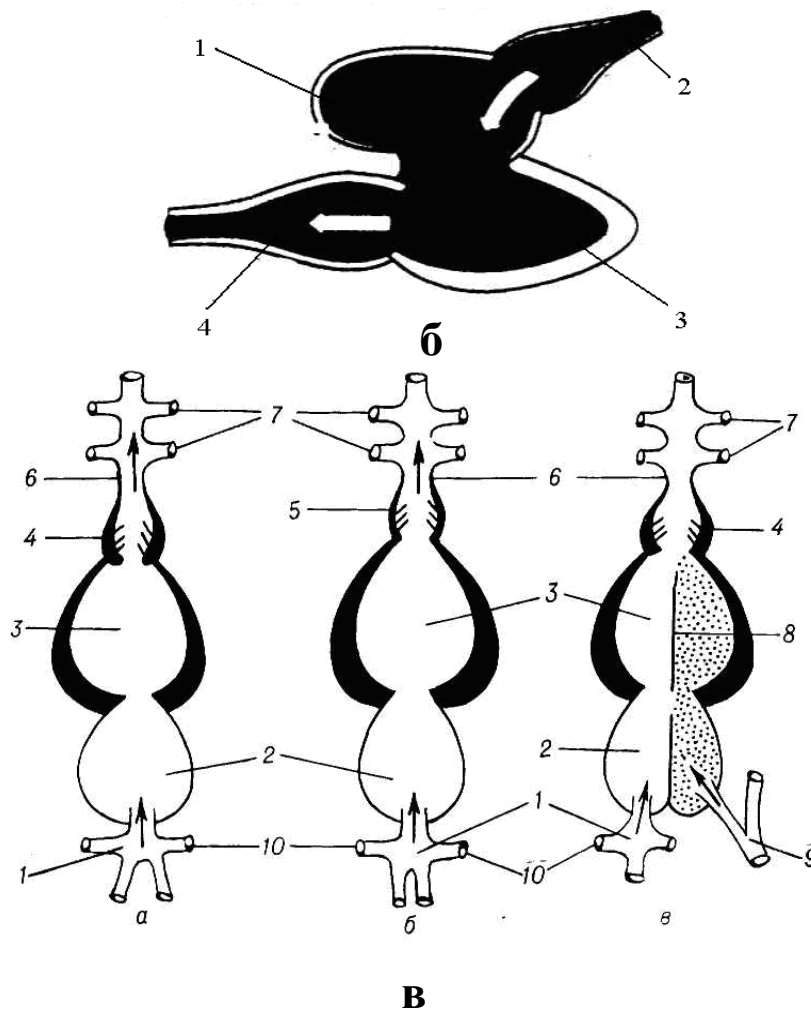


Рис. 43. Будова кровоносної системи і серця риб:

а – кровоносна система риб (1 – серце; 2 – спинна аорта; 3 – хвостова аорта; 4 – черевна аорта; 5 – зяброві судини); б – загальна будова серця (1 – передсердя; 2 – вена; 3 – шлуночок; 4 – черевна аорта); в – схема серця різних риб (а – хрящових; б – костистих; в – дводишних): 1 – венозний синус (пазуха); 2 – передсердя; 3 – шлуночок; 4 – артеріальний конус з клапаном; 5 – цибулина аорти з клапанами; 6 – черевна аорта; 7 – приносні зяброві артерії; 8 – перегородка (неповна); 9 – легенева вена; 10 – Кюв'єрова протока (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.; Дольником В. Р., Козловим М. О., 2000 р.)

Кров риби має яскраво-червоний колір, маслянисту на дотик консистенцію, специфічний запах риб'ячого жиру. Морфологічна й біохімічна характеристики крові в риб мають видоспецифічні особливості і пов'язані із систематичним положенням, особливостями середовища перебування й способом життя. Крім того, показники крові риб коливаються у окремо взятого виду залежно від сезону року, умов перебування, віку, статі, фізіологічного стану особин.

Складається кров із кров'яної рідини, або плазми, і формених елементів, представлених групою червоних (*еритроцитів*) і білих (*лейкоцитів*) кров'яних тілець. Крім того, у крові є довгасті клітини з великим ядром – *тромбоцити*. Плазма, що на 90% складається з води, містить різні неорганічні речовини, білки і вуглеводи, а також залоз внутрішньої секреції.

Червоні кров'яні тільця, або еритроцити, мають овальну форму й містять ядро. В 1 мл крові риб утримується від 0,87 до 3 млн еритроцитів, у крові прісноводних костистих риб їх вдвічі менше, ніж у крові морських риб. До того ж кількість еритроцитів коливається в широких межах залежно від рухливості риб (у коропа – від 0,84 до 1,89 млн/мм³, у щуки – до 2,08 млн/мм³, у пеламіди – до 4,12 млн/мм³). Характерною рисою червоних кров'яних тілець риб є їх поліморфізм, тобто одночасна присутність у крові еритроцитарних клітин різного ступеня зрілості. Наявність у крові незрілих форм еритроцитів (еритробласт, нормобласт) пов'язане із сезонними посиленнями обміну речовин, крововтратами, віковими й статевими особливостями риб.

Еритроцити містять насичену залізом речовину – гемоглобін, що здатний зв'язувати розчинений у воді кисень і адсорбувати на своїй поверхні різні речовини. Тому червоні кров'яні тільця, визначаючи колір крові, є безпосередніми переносниками кисню в тілі риб. Водночас, кров багатьох арктичних і антарктичних риб (льодяна риба, білокровна щука) не містить гемоглобіну й безбарвна, що свідчить про дублювання функцій еритроцитів іншими кров'яними структурами. Крім того еритроцити риб причетні до транспортування низькомолекулярних органічних сполук і механізму дезінтоксикації організму.

Характеристика червоної крові залежить від факторів зовнішнього середовища. Установлено, що концентрація гемоглобіну в крові визначається температурою води. Перебування риб в умовах зниженого вмісту розчиненого у воді кисню супроводжується збільшенням загального обсягу крові й плазми, що підвищує ефективність газообміну.

Білі кров'яні тільця, або лейкоцити, за формою, способом живлення й розмноження нагадують одноклітинну тварину – амебу. В 1 мм³ крові в різних видів риб утримується від 15-30 до 120-180 тис. лейкоцитів, які характеризуються більшою розмаїтістю форм (міелоцити, лімфобласти, лімфоцити, моноцити). Переважною лейкоцитарною формою є лімфоцити, на частку яких доводиться 80-95% клітин. Вони рухаються головним чином уздовж стінок судин і виконують в організмі риб захисну фагоцитарну роль, виділяючи особливі речовини, що паралізують дію бактерій. Погіршення умов перебування риб (гіпоксія, забруднення водойми, голодування) викликає посилення продукування лейкоцитарних клітин.

Тромбоцити, або клітини-пробки, легко злипаються одна з одною і здійснюють процес згортання крові, що дозволяє надійно захищати організм риб від великих крововтрат. У риб час згортання крові є досить нестабільним показником, що залежить від факторів зовнішнього середовища й

фізіологічного стану організму. Стрес-фактори (напад хижака, вплив знаряддя лову) підвищують швидкість згортання крові в риб, що свідчить про вплив на цей процес центральної нервової системи.

Для риб характерною є наявність різних груп крові. Нині встановлено, що в риб широко розповсюджене групове антигенне диференціювання еритроцитів. Виявлено 14 систем груп крові, які включають понад 40 еритроцитарних антигенів. За допомогою імуносеріологічних методів вивчають мінливість риб на різних рівнях: виявляють відмінності між видами й підвидами, між внутрішньовидовими угрупованнями.

Кров здатна виконувати численні функції тільки тоді, коли вона рухається судинами. Обмін речовин між кров'ю й іншими тканинами організму риб відбувається в капілярній мережі, що має велику довжину й розгалуженість, чим чинить істотний опір струму крові. Тиск, необхідний для подолання опору судин, створюється роботою серця.

Серце (cor) у рибоподібних і риб є центральним органом кровоносної системи, завдяки скороченням якого відбувається циркуляція крові судинами тіла. Воно невелике, набагато менше й слабкіше, ніж у наземних хребетних тварин. Маса його коливається від 0,1 (сазан) до 2,5% (летюча риба), у середньому становлячи 1% маси тіла, коли в ссавців воно досягає 4,6%, а в птахів 16% маси тіла. Серце, яке виникло як розширення черевної аорти, у рибоподібних і риб (за винятком дводишних) двокамерне, складається з товстостінного мускулистого шлуночка й тонкостінного передсердя (рис. 43б).

У дводишних риб, порівняно із хрящовими і костистими, у передсерді з'являється неповна перегородка, що формує зачаток третьої камери, яка обумовлена розвитком „легеневого” дихання (рис. 43в).

Крім того, для серця риб характерні додаткові частини. Перед передсердям розташоване мішкоподібне розширення з тонкими стінками, що має поперечносмугасті м'язи – *венозна пазуха*, або *синус*. У нижчих риб (акул, скатів, осетрових) є продовження шлуночка – *артеріальний конус* із декількома рядами карманоподібних клапанів, що мають здатність додаткової пульсації, як і серце, полегшуючи просування крові. У більш досконалих вищих (костистих) риб замість артеріального конуса формується *цибулина аорти*, що являє собою розширену частину черевної аорти й позбавлена пульсації. Кожний із цих відділів серця має приміжні клапани, що спрямовують кров в один бік, а у зворотному потоці щільно закриваються.

Серце риб розташоване в передній частині тіла під головою, поблизу зябрового апарату й відділено від черевної порожнини еластичною пружною оболонкою, що утворює *навколосерцеву сумку*. Між серцем і стінками сумки перебуває особлива порожнинна рідина, що послабляє тертя його об стінки сумки.

Стінки серця пронизані досить розгалуженою мережею кровоносних судин і нервових закінчень. Це забезпечує активне постачання м'язів серця

необхідними живильними речовинами й швидке видалення продуктів розпаду, а достатня кількість нервових закінчень сприяє точному регулюванню роботи серця.

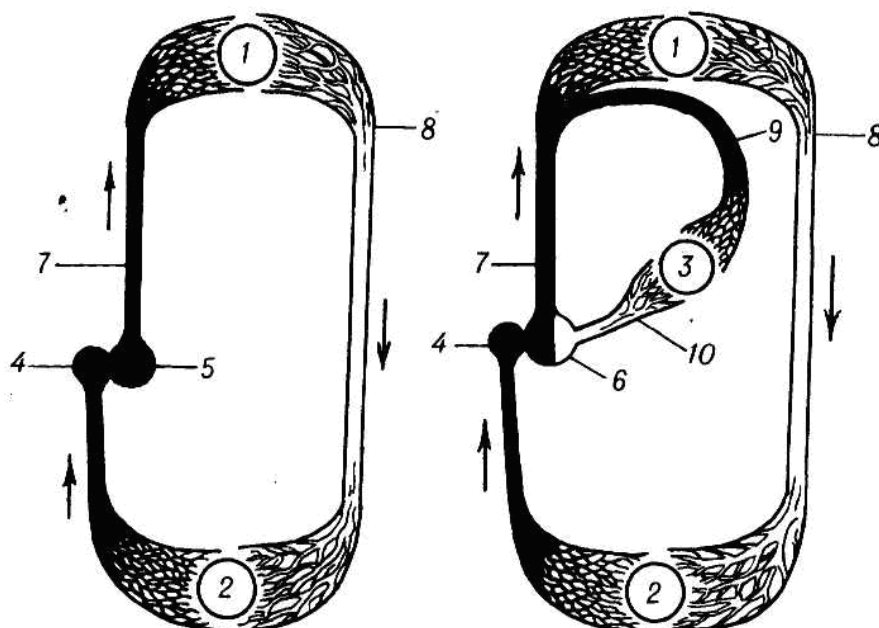
Серце в риб працює ритмічно й, залежно від різних причин, скорочується до 20-50 разів на хвилину. За підвищення температури води частота скорочень серця збільшується, а зниження – зменшується. У деяких риб (сазан, лящ, лин), що впадають у зимову сплячку, серце скорочується лише 1-2 рази на хвилину. Підвищена частота серцевих скорочень спостерігається у риб на ранніх стадіях розвитку. Так, наприклад, частота серцевих скорочень (ударів на хвилину) у різних вікових груп сазана (коропи) за температури +20°C становить:

1. Личинка – 120;
2. Молодь риб масою 0,02 г – 80;
3. Цьоголітки масою 25 г – 40;
4. Дволітки масою 500 г – 30.

Передсердя відіграє роль резервуара, що регулює надходження крові до шлуночка, що шляхом скорочення потужної мускулатури виштовхує кров із серця в аорту й дає початок руху крові кровоносною системою тіла риби.

Судини, що несуть кров від серця й зябер по організму, називаються артеріями, а до серця – венами. Найбільш великі за діаметром судини перебувають біля серця. Артерії мають товсті й пружні стінки, вени – тонкі, **спадні**. У рибоподібних і риб може бути одне або два (лише дводишні риби) кола кровообігу (рис. 44).

У дводишних риб з'являється два кола кровообігу: мале й велике. У зв'язку з легеневим диханням у них замість однієї задньої кардинальної вени з'являється нижня порожня вена, яка несе окиснену артеріальну кров у лівий відділ венозної пазухи й передсердя (рис. 45).



а

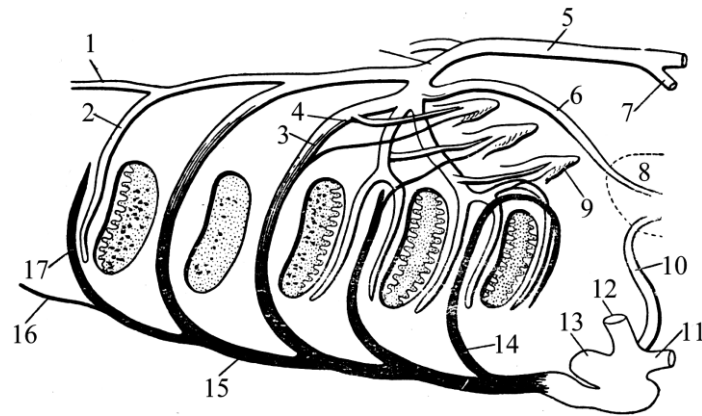
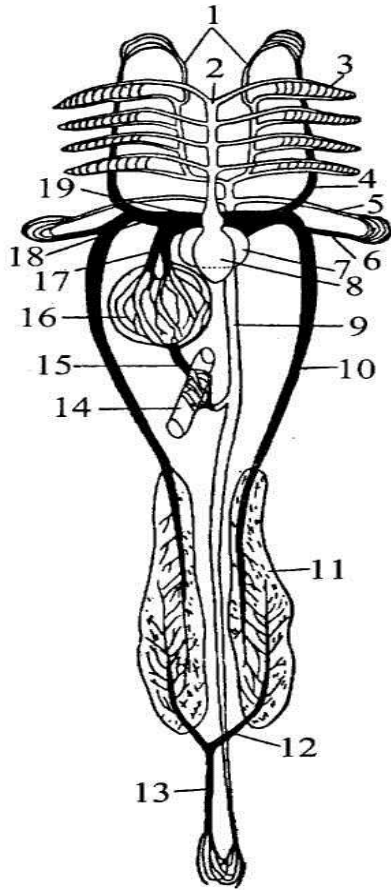
б

Рис. 44. Схема кровообігу у круглоротих і риб:

а – одне коло кровообігу; б – два (велике і мале)

кола кровообігу:

1 – зябра; 2 – тіло; 3 – легені; 4 – передсердя; 5 – шлуночок;
6 – шлуночок з перегородкою; 7 – черевна аорта; 8 – спинна аорта;



9 – легенева аорта; 10 – легенева вена (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Рис. 46. Схема кровоносної системи костистої риби:

1 – сонні артерії;
2 – черевна аорта;
3 – зяброві артерії; 4 – передня кардинальна вена;
5 – підключична артерія;
6 – підключична вена;
7 – передсердя; 8 – шлуночок;
9 – спинна аорта;
10 – задня кардинальна вена;
11 – нирка;
12 – ворітна вена нирок;
13 – хвостова вена;
14 – кишка;
15 – ворітна вена печінки;
16 – печінка;
17 – печінкові вени;
18 – протока Кюв'є;
17 – венозна пазуха (за Мельником О. П. та ін., 2008 р.)

Рис. 45. Зябровий кровообіг дводишної риби протоптера:

1 – сонна артерія; 2 – виносна гіюїдна артерія; 3 – приносна артерія зовнішньої зябри; 4 – виносна артерія зовнішньої зябри; 5 – спинна аорта; 6 – легенева артерія; 7 – черевна артерія; 8 – легеня; 9 – зовнішня зябра; 10 – легенева вена; 11 – задня порожниста вена; 12 – протока Кюв'є; 13 – серце; 14 – приносна зяброва артерія; 15 – черевна аорта; 16 – язикова артерія; 17 – приносна гіюїдна артерія (за Мельником О. П. та ін., 2008 р.)

У серце костистих надходить тільки венозна кров. Скорочуючись, серце проштовхує кров у черевну аорту, що у зябрах розгалужується на парні приносні зяброві артерії (за кількістю зябрових дуг). У зябрах ці судини розгалужуються на капіляри, де

відбувається газообмін. У результаті насичення киснем кров з венозної (темно-червоної) перетворюється в артеріальну (яскраво-червону). Капіляри знову з'єднуються й утворюють *виносні зяброві артерії*, які поєднуються у два надзябрових стовбури (рис. 46).

Від передньої частини цих стовбурів відходять *сонні артерії*, що живлять мозок, а задні стовбури, зливаючись, утворюють єдину велику судину – *спинну аорту*, що тягнеться по тілу під хребтом і забезпечує артеріальний кровообіг. Від аорти відгалужуються декілька артерій (*підключична, брижова, шлунокова, печінкова, сегментарна*), що постачають кров'ю кишечник, шлунок, печінку, плавці, м'язову тканину, нирки й статеві органи. Зменшуючись у діаметрі після відгалуження зазначених артерій, спинна аорта перетворюється у *хвостову артерію*. Артерії всіх органів і тканин розгалужуються на капіляри, через найтонші стінки яких кров віддає клітинам кисень, поживні речовини, гормони й забирає від них продукти обміну.

Венозну частину кола кровообігу починають капіляри м'язів і внутрішніх органів, де відбувається активний взаємообмін між кров'ю й виділенням клітин, тканин і органів. Віддавши тому або іншому органу необхідні йому поживні речовини й кисень і одержавши в обмін від нього відпрацьовані й піддані переробці або виведенню речовини, артеріальні капіляри переходять у капіляри венозні.

Хвостова артерія шляхом злиття дрібних вен, що утворилися з *капілярів*, перетворюється у хвостову вену, що входить у нирки. Одна з гілок хвостової вени розгалужується в нирках на мережу капілярів і утворює ворітну систему нирок. Капіляри нирок, зливаючись, утворюють *ниркові вени*, які, з'єднавшись із венами статевих органів і далі з венами стінок тіла й плавального міхура, перетворюються у великі венозні судини – *парні задні кардинальні вени*. На рівні розташування серця задні кардинальні вени зливаються в *к'ювьєрові протоки* із судинами, що несуть кров від голови й мозку, – *передніми кардинальними венами*.

Вени кишечника входять у печінку, розгалужуючись на капіляри, і утворюють другу ворітну систему. З печінки кров потрапляє у венозний синус, сюди ж відкриваються й черевні вени. З *к'ювьєрових* проток кров надходить у венозну пазуху й далі в передсердя.

Таким чином, серце риб (за винятком дводишних) нагнітає й втягує тільки венозну кров, а всі органи й тканини одержують артеріальну кров.

Із кровоносною системою тісно зв'язана *лімфатична система*, що на відміну від кровоносної системи є незамкнутою. Лімфатична система починається з міжклітинних просторів, переходить у лімфатичні капіляри й більші судини, що впадають у вени.

Лімфа ("біла" кров), що є живильною рідиною, у міжклітинних просторах перебуває в більш тісному зв'язку із клітинами, ніж капіляри

кровоносної системи. За своїм складом лімфа близька до плазми крові, вона не має кольору та складається із формених елементів крові лише лімфоцитів.

Судинами лімфа рухається дуже повільно під впливом м'язів різних відділів тіла. Однак у деяких видів риб є пульсуючі лімфатичні серця. Рух лімфи спрямований лише в одному напрямку – до серця, тобто лімфатичною системою здійснюється відтік тканинної рідини, яка доповнює функції венозної системи.

Сама лімфа являє собою живильну рідину, у яку просочуються з кишечника перетравлені речовини, а через стінки капілярів – плазма крові, що містить тільки білі кров'яні тільця. Рух лімфи проходить у багато разів повільніше, ніж рух крові, що сприяє більш якісному обміну.

Для риб характерно досить інтенсивне кровотворення (гемопоез), локалізація якого є в різних органах (селезінка, нирки, печінка, серце, зябровий апарат, кишечник). Місця кровотворення розташовані в зябровому апараті (ендотелій судин і ретикулярний синцитій, який сконцентрований біля основи зябрових пелюсток), у слизистій кишечнику, в епітеліальному шарі серця й ендотелію кровоносних судин, у нирках (ретикулярний синцитій між каналцями в передніх їх частинах), у селезінці, у лімфоїдному органі (скупчення кровотворної тканини або ретикулярного синтицію під кришкою черепної коробки).

У процесі утворення білої крові основну роль відіграють тимус і лімфоїдний орган, які в риб функціонують протягом всього життя. Інтенсивність гемопоезу в риб залежить від низки зовнішніх і внутрішніх факторів. Так, у разі дефіциту кисню спостерігається посилення формування еритроцитів; зниження температури води і її забруднення органічними речовинами, інфікованість риб стимулюють утворення лейкоцитових клітин.

Кровоносна система підпорядкована нервовій (блукаючий нерв) і гуморальній (гормони, іони Са, К) регуляціям. Центральна нервова система риб, одержуючи інформацію про роботу серця від барорецепторів зябрових судин, координує його роботу.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Опишіть особливості будови крові у риб та головні функції.
2. Опишіть особливості кровоносної системи хрящових та дводишних риб.
3. Опишіть особливості кровоносної системи кісткових риб.
4. Назвіть органи кровотворення осетрових.
5. Назвіть відділи серця осетрових.
6. Опишіть схему будови кровоносної системи кісткової риби.
7. У якій частині тіла у риб розташоване серце і з яких відділів воно складається?

8. Опишіть особливості будови лімфатичної системи рибоподібних і риб.

1.5. Пристосування рибоподібних і риб до існування у водному середовищі

1.5.1. Рух рибоподібних і риб

Способи руху та плавання риб. У риб відомі три способи руху – плавання, повзання й політ. Можна було б додати й стрибок.

Типовим є плавання, що здійснюється переважно за рахунок бічних вигинів тіла й хвоста. Згинання тіла є результатом м'язових скорочень риби. Сильніше згинаються риби з великою кількістю хребців. У деяких хрящових риб їх може бути понад 300 (365 – морська лисиця), у вугра – 117, в оселедців, лососів понад 50. У місяця-риби всього 17 хребців і згинатись її тіло не може. У такій же ситуації перебувають риби, тіло яких заховане в кістковий панцир (кузовки, голка-риба, спиноріг). У цьому випадку вони можуть плавати тільки за рахунок ундулюючого (хвилеподібного) руху плавців (скати, камбала) (Додаток 1.5.1).

У більш-менш нормальних тулубних плавців розрізняють два типи плавання (за допомогою бічних вигинів тіла):

1. *Вугреподібний (змісподібний, ундулюючий)* – хвилеподібно вигинаючись тілом. Це найбільш економічний тип пересування, але швидкості при цьому невеликі (вугор, шабля-риба, в'юн, міноги).

2. *Скомброїдний* – часте хвилеподібне згинання тільки задньої, хвостової частини тіла. Передня частина – розтинач, клин. Основне значення має потужний хвіст, на його частку доводиться до 40% всієї рушійної сили. За його допомогою риба нібито відштовхується від води й просувається вперед. Але за більших швидкостей робота хвостового плавця стає малоефективною. У цьому зв'язку у швидкоплавних риб змінилися кінцеві форми хвостового плавця.

Швидкість руху риби залежить від форми тіла, фізіологічного стану, температури води, наявності слизу (меч-риба – до 33 м/сек, тунець – до 20 м/сек, лосось – до 5 м/сек).

Швидкість руху перебуває в певній залежності й від довжини тіла. У зв'язку із цим визначається *коефіцієнт швидкості плавання* риб (K_c) – частка від розподілу абсолютної швидкості плавання риби на корінь квадратний від її довжини, тобто ця кількість довжин корпусу риби, які вона пропливає за секунду:

$$K_c = \frac{V}{\sqrt{L}}$$

Залежно від швидкості руху розрізняють наступні групи риб:

- а) дуже швидкоплавні (меч-риба, тунці, деякі акули) – коефіцієнт швидкості плавання до 70;
- б) швидкоплавні (лосось, скумбрія) – коефіцієнт швидкості плавання до 30-60;

в) помірно швидкоплавні (кефалі, оселедця, тріску) – коефіцієнт швидкості плавання до 20-30;

г) нешвидкоплавні (сазан, лящ, плотва) – коефіцієнт швидкості плавання до 10-20;

д) повільноплавні (бички) – коефіцієнт швидкості плавання до 5-10;

е) дуже повільноплавні (місяць-риба, кузовок, колючка) – коефіцієнт швидкості плавання менший 5.

Необхідно також враховувати, що риби одного і того ж виду плавають із різною швидкістю, у зв'язку із чим, розрізняють основні кидкову й крейсерську швидкості. Прийнято також максимальні та проміжні швидкості риб.

Кидкову швидкість (burst speed) риби розвивають під час кидків на здобич або в першу секунду втечі від хижака. Так, щука, кидаючись на жертву, за 1 секунду прискорюється до 100 км/год. Тривалість кидкової швидкості вкрай невелика – частка секунди, секунда, після чого "включається" максимальна швидкість ($K_c = 30-70 \text{ L/c}$).

Максимальна швидкість розвивається рибами під час сильного переляку або втечі від переслідування хижака. Цю швидкість вони витримують недовго, від 20 секунд до декількох хвилин, але після цього зберігають здатність до більш повільного руху.

Крейсерська швидкість (cruising speed) залишається незмінною досить довго (мінімум протягом години). Водночас риба ще здатна робити короткі швидкі ривки ($K_c = 1-4 \text{ L/c}$). З такою швидкістю здійснюють сезонні міграції прохідні риби (наприклад, лососі). Так, під час міграції атлантичного лосося з Баренцового моря в Біле середня крейсерська швидкість риби в морі досягає 20 км/добу, у ріках – знижується до 8-12 км/добу.

Проміжна швидкість це та з якою рухаються риби обмежений час і їх працездатність, наприклад, можливість здійснення різких кидків, поступово знижується. Така швидкість характерна для риб, які протягом доби розшуковують їжу на різних за умовами ділянках водойми.

Зони можливих швидкостей риб схематично мають наступний вигляд (рис. 47).

Найбільш повільними рибами водойм України можна визнати ляща й сазана. За відсутності у дорослих особин природних ворогів їх крейсерська та проміжна швидкість плавання становить 12-14 км/год. Трохи швидше пересувається окунь – 17 км/год, під час переслідування здобичі його швидкість збільшується до 20 км/год, кидкова швидкість – до 25 км/год. Судак звичайний за жертвою може гнатися, розвиваючи швидкість до 27 км/год, але довго так рухатися не має фізичної можливості (табл. 6).



Рис. 47. Схема зміни здатності риби плавати на різних швидкостях:

t – тривалість плавання; V – швидкість плавання; I – максимально доступна швидкість (за Булаховим В. Л. та ін., 2007 р.)

Таблиця 6

Швидкості руху деяких видів риби (за Булаховим В.Л. та ін., 2007 р.)

Вид риби	Довжина (вага) риби, см або г	Швидкість, яку розвиває риба, см/с
Щука	16-38 см	148-209
	40-44 см	279 (в разі переляку)
Плітка	20-24 см	122 (в разі переляку)
Краснопірка	22 см	130 (кидок)
	24 см	94 (в разі переляку)
Лящ	–	12,6 (протягом 1 хв)
Плоскирка	1,8-2,6 см (мальок)	33
Судак	39-44 см	60-100 (протягом 1 хв)
		191 (в разі переляку)
Окунь	3-24 см	42 (максимальна)
		126 (в разі переляку)
		165 (у зграї в разі переляку)
Бичок-кругляк	10-15,5 см	100 (максимальна)

Рух риби у водному середовищі забезпечують такі гідростатичні особливості її тіла:

1. *Плавучість* – здатність триматися в товщі води, не докладаючи особливих зусиль. Риби набули відносну невагомість у воді шляхом вирівнювання щільності тіла й навколишньої води. Здебільшого це характерно для пелагічних і нектонних риби, які в зграї швидко плавають.

Показник плавучості (відношення щільності тіла риби до щільності води) дорівнює нулю в акул, осетра, головня й багатьох інших пелагічних риб.

У донних риб він стає негативним, що дозволяє їм утримуватися на дні, не затрачаючи мускульних зусиль (у камбали – 0,06; ската – 0,07; у деяких глибоководних навіть – 0,12).

Відносна невагомість досягається серед риб різними способами.

Хрящові риби вирішили його шляхом нагромадження жиру, переважно в печінці, рідше в інших тканинах. В акул маса печінки досягає 14-25% загальної маси тіла, а в кісткових риб 1-8 відсотків. Важливу роль відіграє й склад жирів, які мають різною "піднімальною силою".

Кісткові риби вирішили питання плавучості за рахунок утворення спеціального гідростатичного органу – плавального міхура, порожній виріст спинної або черевної сторони початкової частини стравоходу.

2. Виникненням під час руху гідродинамічних сил, які зумовлюються формою тіла й деяких його частин: парних і непарних плавців, хвоста тощо (Додаток 1.5.1).

Таким чином, тіло риби є складною системою гідродинамічних пристосувань, що працюють комплексно, забезпечують плавання та відповідають життєвим потребам виду.

Крім різних видів плавання багатьом риbam властиві політ, повзання, іноді стрибки. Політ у риб може бути різним. Наприклад, у летючих риб – це ширяння. Звичайно йому передують розвиток великої швидкості під час руху під кутом до поверхні. Під час наближення до поверхні риба починає енергійно працювати нижньою частиною гіпобатного хвоста і вискакує з води, пролітаючи відстань до 200-400 м на висоті 18 м за 15 секунд.

До нетривалого польоту здатні риби роду кілечеревних, у яких в основі грудних плавців особливі м'язи, завдяки яким кілечеревні можуть здійснювати нетривалий політ на 3-5 м, за допомогою помахів плавців (Додаток 1.5.1). Це риби пересохлих африканських водойм (харацінові).

Багатьом риbam властивий так званий паразитичний рух. За паразитичної форми руху найпоширенішим є лоцманування – рух у шарі води, утвореному навколо іншого великого тіла, що рухається.

Під час руху у воді риби переборюють гідродинамічний опір двох типів: форми тіла та тертя. Опір форми тіла є різницею гідродинамічного тиску на передньому й задньому кінцях риби й супроводжується виникненням вихрів, що перешкоджають змиканню потоку, який обтікає тіло риби. Чим більш обтічна форма тіла риби, тим менше завихрень і відповідно менше опір її форми.

Опір тертя пов'язаний з тертям потоку, що обтікає, об поверхню тіла, що рухається, і його величина залежить від характеристик так званого дотичного шару. Під час руху тіла дотичному шару надається деяка додаткова швидкість, і він утворює разом з тілом приєднувальну масу води.

Розрізняють два стани дотичного шару:

1. *Ламінарний* – коли частки рідини рухаються прямолінійними траєкторіями.

2. *Турбулентний* – рух рідини носить пульсуючий характер, частки рухаються непрямолінійними траєкторіями.

Опір тертя залежить від того, у якому стані перебуває дотичний шар, ламінарний стан більш економічний і вигідніший.

У риб існує декілька пристосувань ламінаризації дотичного шару:

- збереження ламінарного потоку в головній частині шляхом згладжування поверхні (наприклад утворення жирових повік у риб родів *Alosa*, *Mugil*);

- притискання спинних, черевних і грудних плавців під час руху;
- спинний плавець іноді укладається в спеціальну виїмку (тунець, пеламіда);

- у разі пасивного дихання вода проходить через рот у зяброві щілини й у разі виходу відбувається розбивання вихрів;

- у риб, що мають рострум під час руху з більшими швидкостями струмені води охоплюють голову, утворюючи газову порожнину, наповнену повітрям і парами води, завдяки чому більша частина опору тертя доводиться на повітря, а не на воду.

Велике значення має змащення тіла слизом. Слід зазначити на так званий *ефект Томпса*. Розмір луски і її розподіл по тілу тісно пов'язаний зі ступенем рухливості. У риб з великою частотою биття хвостом наявність луски затрудняє рух і згинання тіла. Зменшення розмірів луски або повне зникнення у хвостовій частині тіла риб, із збереженням корсету з луски лише біля грудних плавців, призводить до згладжування ламінарного потоку. Слід зауважити, що додаткові плавці в задній частині тіла також розбивають вихри.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Якими засобами рухаються риби у воді?
2. Які типи плавання виділяють у риб? Наведіть приклади зв'язку типу плавання з формою тіла.
3. Які типи плавання притаманні мінозі, міксині, вугру?
4. Від чого залежить швидкість плавання риб?
5. Що таке коефіцієнт швидкості плавання риб? Напишіть формулу.
6. На які групи розподіляють риб за коефіцієнтом швидкості плавання? Наведіть приклади.
7. Які гідростатичні особливості будови тіла притаманні ридам?

1.5.2. Дихання рибоподібних і риб

Рибоподібні мають дуже примітивні органи дихання, представлені зябровими мішками, внутрішня поверхня яких вистелена складчастим слизовим епітелієм (звідси й інша їх назва мішкозяброві). У міксин нараховують від 5 до 16 пар бобоподібних зябрових мішків, у міног – 7 пар. Будова дихальної системи у двох систематичних груп рибоподібних дещо відрізняється.

Так, у міксин зяброві мішки відкриваються в глотку внутрішніми отворами, які перехоплені м'язовим *сфінктером*, що перешкоджає потраплянню до них їжі під час живлення (рис. 48а).

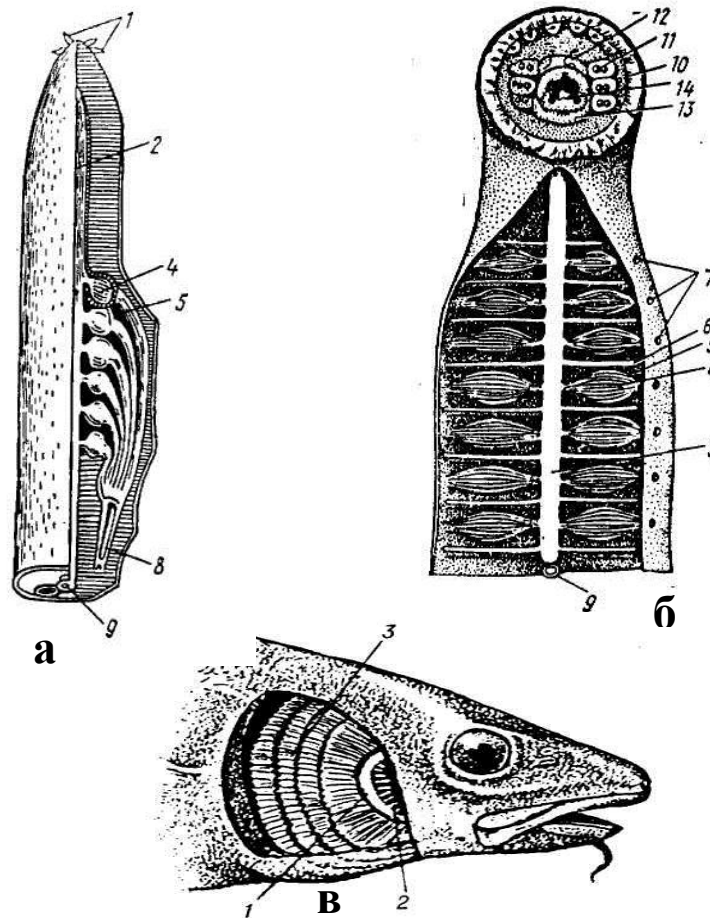


Рис. 48. Органи дихання рибоподібних і риб:

а – міксини (1 – шупальця; 2 – глотка; 3 – дихальна трубка; 4 – зябровий мішок; 5 – загальний зябровий канал; 6 – стравохід); б – міноги (1 – дихальна трубка; 2 – зябровий мішок; 3 – навколозябровий синус; 4 – міжзяброва перегородка; 5 – зовнішні отвори зябрових мішків; 6 – стравохід; 7 – шкіряна ба-хрома; 8 – бокові зуби; 9 – верхньощелепна зубна пластинка; 10 – нижньощелепна зубна пластинка; 11 – зубна пластинка язика); в – зябровий апарат костистої риби (1 – перша зяброва дуга; 2 – зяброві тичинки; 3 – зяброві пелюстки (за Мойсеевим П. О. та ін., 1981 р.;

Шерманом І. М.,
Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Назовні зяброві мішки відкриваються одним загальним зовнішнім отвором, розташованим на певній відстані від початку ротового апарату. Якщо міксина живиться, то її дихання здійснюється через зовнішній отвір, вода надходить у кожний зябровий мішок, а потім знову виводиться назовні.

Міноги мають досконало побудований дихальний апарат. Глотка в них розгалужується на два канали: верхній для живлення, який переходить у стравохід; нижній – дихальний, сліпий, куди відкриваються внутрішні отвори зябрових мішків (7 пар). Роботу верхнього і нижнього каналів глотки регулює шкірястий клапан – "вітрило". Кожний зябровий мішок відкривається назовні індивідуальним зовнішнім отвором (див. рис. 48б). Коли мінога живиться, "вітрило" перекидає дихальну трубку й дихання здійснюється через зовнішні зяброві отвори.

Мінога, яка не живиться, дихає через ротовий отвір. Вода надходить у глотку, з неї в дихальну трубку, потім у зябровий мішок і виводиться назовні.

До кожного зябрового мішка рибоподібних підходить приносна зяброва артерія, що розгалужується на капіляри, у яких кров насичується киснем і віддає вуглекислоту. Капіляри зливаються у виносні зяброві артерії, що впадають у непарну спинну аорту.

У риб головним органом дихання, що забезпечує вилучення кисню з води, є зябра. Основним робочим елементом зябер є пелюстки – складки слизової оболонки. Будова зябер, розміри, форма залежать від виду риб, тобто від екології їх існування.

Зяброві пелюстки кріпляться на зябрових дугах (хрящових або кісткових), які є опорними елементами. Опуклою стороною вони спрямовані назад, увігнутою до рота риби (рис. 47б). Уперше зяброві дуги з'явилися в хрящових риб.

У хрящових риб хрящові опорні елементи підтримують стінки зябрових "мішків", які відкриваються назовні зябровими щілинами в кількості 5-7 пар (Додаток 1.5.2). Зяброві пелюстки основою кріпляться до зябрової дуги, а іншою бічною до міжзябрової перегородки. Сукупність зябрових пелюсток з одного боку перегородки утворюють напівзябру. Двоє напівзябер із двох боків перегородки складають зябру. У більшості акул і скатів 4 або 5 зябер. Кожна зяброва щілина прикривається попередньої міжзябровою перегородкою.

У хрящових риб поперед зябрових щілин є бризкальце – рудиментарна зяброва щілина, усередині якого розташована рудиментарна зябра. Особливо добре бризкальце розвинено в скатів, у яких зяброві щілини відкриваються на нижню частину тіла, а бризкальце розташовується на спинній частині тіла й забезпечує доступ води до зябрових пелюсток, коли скати перебувають у лежачому стані на дні. При цьому бризкальце працює на зразок нагнітального насоса.

Під час плавання рот у хрящових відкритий, вода проникає в ротову порожнину й омиває зяброві пелюстки, де здійснюється газообмін. Через

наявність міжзябрової перегородки й приростання до них одним боком зябрових пелюстків, робоча поверхня зябер порівняно невисока.

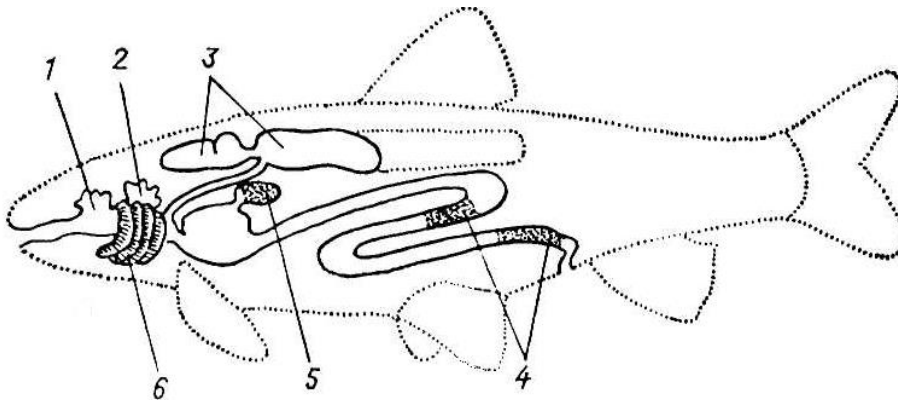
Більш досконалим виглядає зябровий апарат химер, у яких зникають вирости міжзябрової перегородки, і збільшилася корисна поверхня зябрових пелюстків (Додаток 1.5.2). Зябра прикриваються шкірястою складкою.

Аналогічно влаштовані зябра й у хрящових ганоїдів, але в зябровій складці з'являється кістковий елемент – справжня зяброва кришка.

Головним елементом дихання костистих риб є зябра, однак у них існує ціла система інших органів дихання: вирячування у ротовій порожнині, надзябровий (лабіринтовий) орган, плавальний міхур, ділянки кишечника, вирячування у шлунку тощо (рис. 49).

У зябрах костистих риб міжзяброва перегородка зникає, пелюстки повністю звільняються й значно збільшується їх корисна площа, зберігається тільки 4 окостенілі зяброві дуги (див. рис. 48б). Зяброві кришки не тільки захищають зябра, але й відіграють важливу роль у процесі дихання. Маючи шкірясту складку, що облямовує зовнішній край зябрової кришки, роботою м'язів створюється розріджений тиск у ротовій і зябровій порожнині. Вода через рот спрямовується до зябер і обмиває зяброві пелюстки (рис. 50,І).

Рис. 49. Схема органів водного і можливого



повітряного дихання у риб:

- 1 – вирячування у ротовій порожнині; 2 – надзябровий (лабіринтовий) орган;
- 3 – плавальний міхур; 4 – ділянки, можливого поглинання O_2 у кишечнику;
- 5 – вирячування у шлунку; 6 – зябра (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

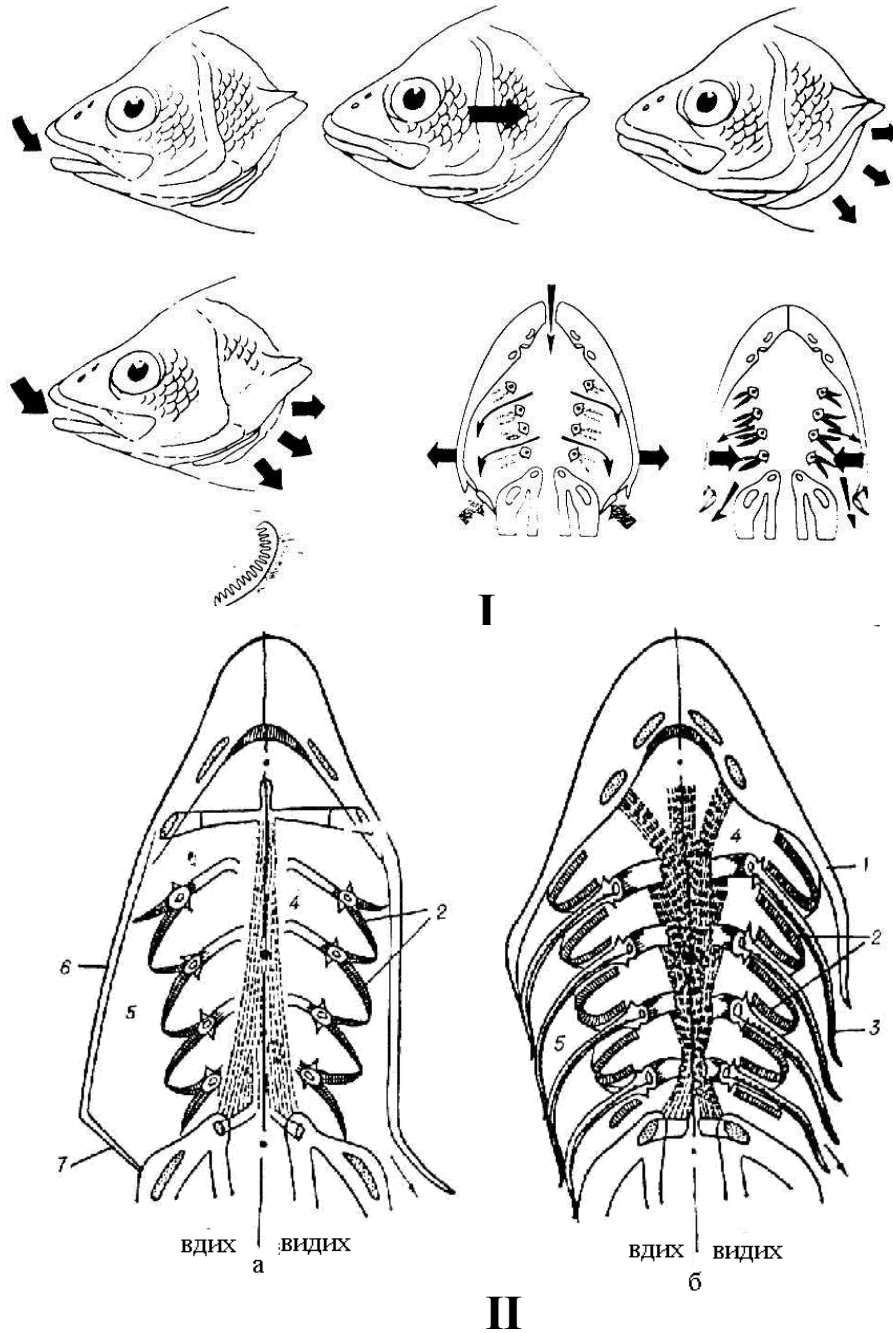


Рис. 50. Схема дихання риб:

I – загальна схема дихання риб); II – схема дихання костистої риби (а) і акули (б): 1 – гюїдний клапан; 2 – зяброві пелюстки; 3 – міжзяброва перегородка; 4 – ротова порожнина; 5 – зовнішні зяброві порожнини; 6 – зяброва кришка; 7 – зяброва перетинка (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.; Дольником В. Р., Козловим М. О., 2000 р.)

Біля основи зябрових пелюсток проходять приносні і виносні артерії, які розгалужуються на капіляри. У пелюстках відбувається газообмін. Для посилення газообміну рух крові капілярами іде назустріч струменю води.

Розчинений кисень шляхом осмосу й дифузії проникає в зяброві пелюстки й зв'язується дихальним пігментом крові – гемоглобіном. Риби здатні засвоювати до 85% розчиненого у воді кисню.

Схему і особливості дихання костистих (а) та хрящових риб представлено на рис. 50,II.

Кількість пелюсток у риб залежить від їх рухової активності (кількість на 1 мм зябрової дуги): у щуки – 15, судака – 42. Таким чином, в активних риб корисна площа зябер вища, ніж у тих, що повільно плавають. Наприклад, у тунця: в 13 разів площа більша, ніж у плітки; в 26 разів більша, ніж у вугра; в 15 разів більша, ніж у карася; в 1,5 рази більша, ніж в окуня.

За добу через зябра риб прокачується понад 1 м³ води на 1 кг маси тіла риби. У процесі дихання беруть участь м'язи ротового апарату й зябрової кришки, забезпечуючи прокачування води й вентиляцію зябер.

Будучи основним органом дихання, зябра виконують і низку інших функцій: беруть участь у водносолевому обміні (осморегуляції) морських риб, маючи солевидільні клітини; беруть участь у хеморецепції, маючи на своїй поверхні чутливі клітини, що реагують на хімічний склад води.

Дихання в ембріональний період. У процесі ембріонального й раннього постембріонального періодів дефінітивні органи дихання з'являються на пізніх стадіях личинкового розвитку. Поки зябровий апарат не сформувався у всіх вільних ембріонів і личинок має місце шкірне дихання у сукупності з розгалуженою мережею кровоносних судин.

У риб, розвиток личинок яких відбувається в умовах певної недостатності кисню, утворюються личинкові органи дихання – *зовнішні зябра* (вирости шкіри, рясно пронизані кровоносними судинами). Зовнішні зябра мають личинки дводишних риб, багатопери, деякі соми, в'юн (Додаток 1.5.2). З утворенням дійсних внутрішніх зябер вони зникають.

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

Шкірне дихання – властиве практично всім риbam і рибоподібним. Навіть риби, що живуть у багатих киснем водоймах або покритих льодовим панциром, забезпечують 4-6% своєї потреби в кисні крізь шкіру.

У середньому вважається, що частка шкірного дихання складає приблизно 10 відсотків. Але риби, що часто зіштовхуються з дефіцитом кисню, за рахунок шкірного дихання можуть забезпечувати до 20-30% потреби кисню (короп, карась, сом), а окремі види (в'юн, вугор, мультний стрибун) – до 40-85 відсотків. Якщо шкірне дихання важливе для риб, вони втрачають луску або вона дрібна і не утворює суцільного покриву.

Всі інші додаткові органи дихання пов'язані з використанням атмосферного кисню, зокрема випинання ротової порожнини в піднебінній частині. Риба аерує воду в ротовій порожнині, захопивши пухирець повітря, утримуючи його у випинанні піднебіння. Частково кисень поглинається

слизовою оболонкою піднебінного поглиблення, а переважно вилучається зябрами після аерації.

Надзябровий (лабіринтовий) орган є в лабіринтових риб (бризкун, макрופоди, гурами), деяких оселедців, сомів, змієголова, окунів (Додаток 1.5.2). Являє собою кишеньковоподібні вирости, порожні, що мають складчасті стінки, густо насичені капілярами. Пухирець повітря потрапляє сюди й відбувається газообмін.

Деякі риби за рахунок цього органу забезпечують на 50-70% свої потреби в кисні. Особливе значення цей орган має в риб, які живуть певний час без води або в дуже бідних на кисень водоймах (окунь-повзун).

Кишкове дихання – забезпечують риbam 1-2 ділянки кишечника, де немає травних залоз. Риба заковтує пухирець повітря, перистальтикою проштовхує його в ці ділянки, де й здійснюється газообмін (до 50% кисню вилучається). Насичений вуглекислим газом пухирець виводиться через анус. Кишкове дихання розвинене й у в'юнів, пічкурів, щіпавок, деяких сомових. В окремі періоди за дефіциту кисню у воді, кишкове дихання становить 40-50 відсотків.

Плавальний міхур – бере участь у газообміні в багатьох риб. Особливо добре виражений цей спосіб дихання у дводишних та кистеперих риб.

Слід зауважити, що плавальні міхури риб можуть бути однокамерними (з'єднані з кишечником або з лабіринтом внутрішнього вуха і кишечником), а також двокамерними – з'єднані з кишечником або ізольовані (рис. 51а).

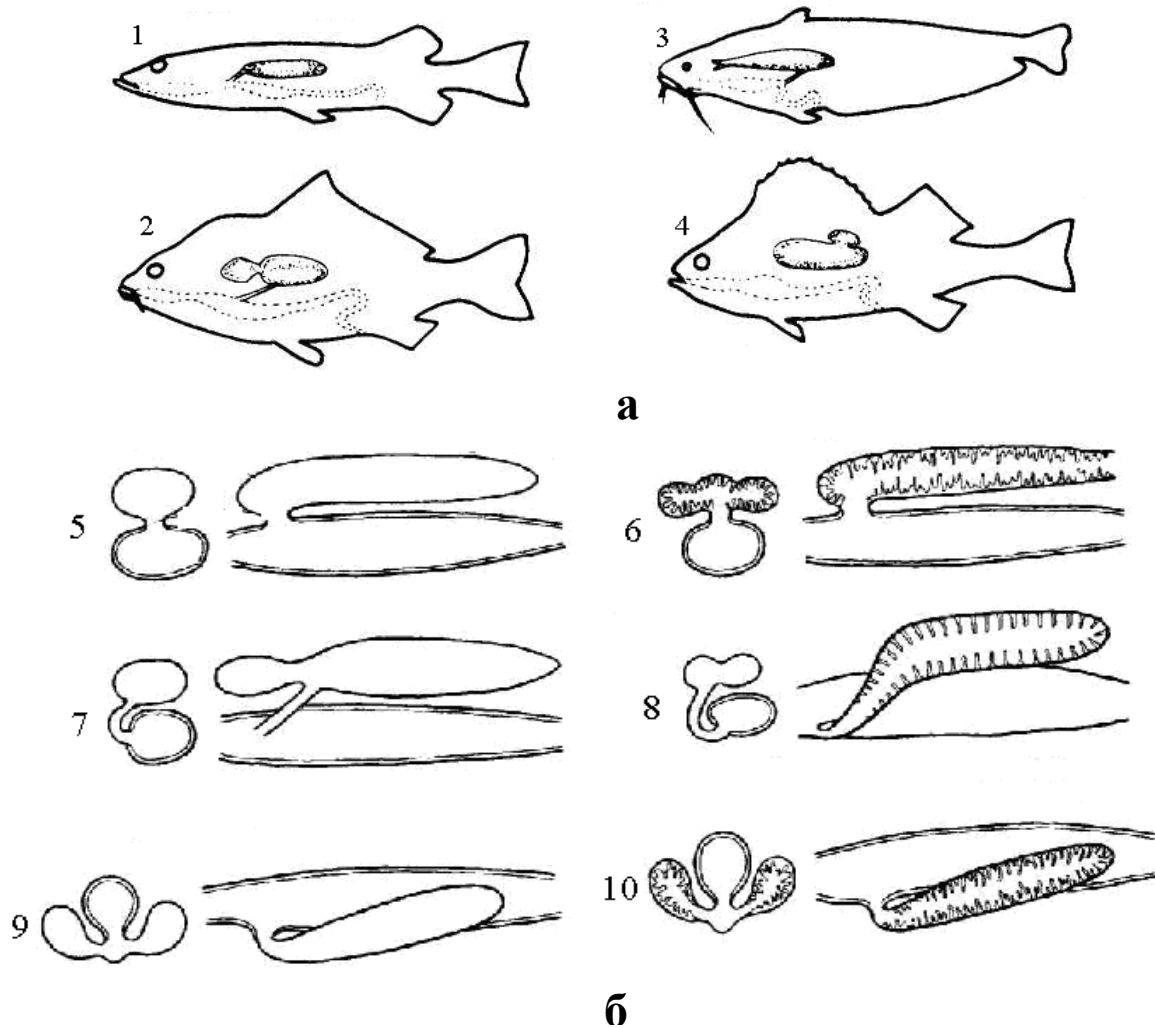


Рис. 51. Форми та будова (поперечний і повздовжній розріз) плавального міхура риб:

а (1 – однокамерний з'єднаний протокою з кишечником (щукові); 2 – однокамерний з'єднаний з лабіринтом внутрішнього вуха і кишечником (сомові); 3 – двокамерний з'єднаний протокою з кишечником (коропові); 4 – двокамерний ізольований (окуневі); б (5 – плавальний міхур у риб роду *Acipenser*; 6 - плавальний міхур у риб роду *Lepisosteus* і *Amia*; 7 – плавальний міхур у риб роду *Erythrinus*; 8 – плавальний міхур у риб роду *Neoceratodus*; 9 – плавальний міхур у риб роду *Polypterus* і *Calamoichthys*; 10 – плавальний міхур у риб роду *Protopterus* і *Lepidosiren*) (за Карлом Леглером та ін., 1977 р.; довідник "Прісноводні риби", 2001 р.)

Поперечний і повздовжній розрізи плавального міхура зображено на рис. 51б.

Плавальний міхур перетворюється в парну або непарну легеню, що сполучається з верхньою частиною стравоходу. Стінки плавального міхура мають комірчасту структуру для збільшення внутрішньої (робочої) поверхні й густо пронизані капілярами. При цьому утворюється "легенева" коло кровообігу.

Використання для дихання плавального міхура характерно значній кількості видів риб (вугор, в'юн, сазан, лин).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Охарактеризуйте будову органів дихання.
2. Функції дихальної системи.
3. Охарактеризуйте додаткові органи дихання риб.
4. Які риби (щука, короп, миньок, окунь) відкритоміхурні, а які закритоміхурні?
5. Скільки води прокачується рибою через зябра за добу на 1 кг?
6. Охарактеризуйте будову і функції плавального міхура риб.
7. Які риби використовують для дихання плавальний міхур?
8. Роль шкірного дихання у риб.

1.5.3. Чуття рибоподібних і риб

Загальною властивістю для всіх живих організмів, у тому числі й риб є реакція на зовнішні подразники. Ця реакція, точніше сприйняття цих подразників, здійснюється за допомогою органів чуття або вірніше буде сказати через *рецептори* – спеціалізовані чутливі утворення у риб, що сприймають і перетворюють подразнення в певну активність нервової системи.

Умовно розрізняють дві групи рецепторів: екстерорецептори, які сприймають подразнення із зовнішнього середовища (зір, органи слуху і нюху, органи чуття бічної лінії); інтерорецептори, сприймаючі подразнення від внутрішніх органів.

Органи чуття риб мають змогу сприймати електромагнітні поля у видимій (зір) та інфрачервоній (температурна чутливість) областях спектра; механічні збурювання, або звукові хвилі (слух), силу тяжіння (вестибулярна та гравітаційна чутливість), механічний тиск (дотик); різні хімічні сигнали – сприймання речовин у рідкій фазі (смак) та у газовій фазі (нюх).

Залежно від виду сприймального подразнення рецептори також поділяють на:

- *механорецептори* (органи слуху, вестибулярний апарат, бічна лінія, органи дотику);
- *хеморецептори* (органи смаку і нюху);
- *фоторецептори* (органи зору);
- *електрорецептори* (електрочутливі клітини бічної лінії).

Органи чуття системи бічної лінії (*linea lateralis*). Це органи механічної рецепції – сейсмодосенсорні шкірні органи чуття, які одержали розвиток тільки в рибоподібних, риб і земноводних, й призначені для сприйняття коливань і потоків води.

Риби можуть орієнтуватися за течією, сприймаючи коливання води, тобто хвилі від рухомих "тіл" або відбиті від водних "предметів" у результаті власного руху. В результаті вони виявляють наближення хижака або жертви, плывуть не натикаючись у темряві на підводні предмети тощо.

Бічна лінія виступає як видова ознака і її зовнішній вигляд у різних видів риб характеризується достатньою розмаїтістю. У цьому зв'язку розрізняють риб з повною і неповною бічною лінією. Повна бічна лінія характеризується тим, що проходить із боків тіла риби від голови до хвостового плавця. У деяких риб бічна лінія перервана на певних ділянках тіла (гольяни, верховодки, корюшки, теляпії) або займає всього кілька лусочок (піщанки), така бічна лінія називається неповною. Для деяких видів риб (чехоня, ставрида, горбиль, камбала-калкан) характерний досить виражений вигин бічної лінії, розташування бічної лінії на спині (морські дракончики) або череві (шемая), наявність декількох пар (від 2 до 5) бічних ліній (цихлові, білокровні риби, терпугові). За відсутності бічної лінії в

області голови отримують гарний розвиток сенсорні канали й геніпори (бички, оселедці), які виконують функцію бічної лінії. Деякі види риб для посилення рецепції (навага, тріска) поєднують наявність бічної лінії з геніпорами й сенсорними каналами в області голови.

У зв'язку з тим, що бічна лінія може виступати як діагностична ознака під час робіт в галузі систематики риб, існує таке поняття як "формула бічної лінії", що дозволяє представити короткий її опис. Для складання формули необхідно підрахувати кількість лусок, пронизаних каналами бічної лінії й кількість лусок, розміщених над і під бічною лінією.

Наприклад, у бічній лінії пічкара мінімальна кількість лусок 40, а максимальна – 45. При цьому над бічною лінією пічкарів мінімальна кількість рядів лусок 5, а максимальна – 6, під бічною лінією зазвичай проходить 4 ряди лусок, але може бути й 3 ряди.

Аналогічно для в'язя: кількість лусок у бічній лінії може коливатися від 56 до 61, до того ж над бічною лінією рядів лусок може бути 8 або 9, а під бічною – 4 або 5. Під час підрахунку рядів лусок над і під бічною лінією можливі похибки, що орієнтує на певне спрощення запису, коли формула може бути представлена в такому вигляді: для пічкара – $LL = 40-45$, а для в'язя – $LL = 56-61$.

В осетрових формула бічної лінії заміняється кількістю бічних бляшок. Основним елементом органів чуття системи бічної лінії – є волоскова чутлива клітина грушоподібної форми із щетинкою (джгутиком). У рибоподібних ці клітини концентруються в дрібних шкірних ямках, розкиданих по тілу, мають вигляд світлих цяток.

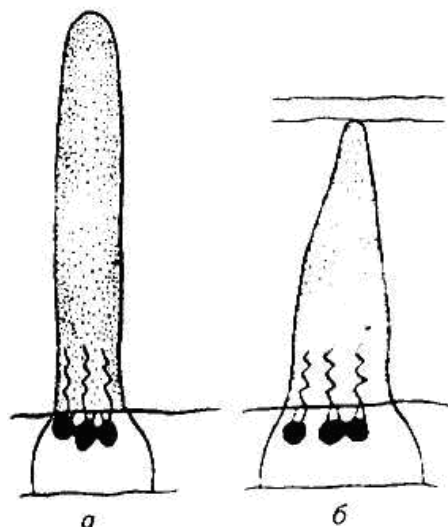


Рис. 52. Будова невромаста риб:

а – відкритий, б – канальний
(за Івановим О. О., 2003 р.)

У риб чутливі клітини утворюють бруньку – *невромаст*, що складається із групи клітин, волоски яких укриті холоцеподібним чохликом – *купулою*, що дуже легко рухлива під потоками води (рис. 52).

До невромаста підходить нервеве закінчення. У примітивних риб невромасти можуть розташовуватися на поверхні тіла або в ямках, в інших – у відкритих або закритих каналах.

У хрящових риб невромасти розташовуються в коротких відкритих і закритих каналах, а також у вигляді окремих трубочок – ампул Лоренціні, розкиданих по тілу. Хрящові риби мають слабкий зір і ці

чутливі органи мають велике значення, чим пояснюється їхня велика кількість.

У хрящових ганоїдів (осетроподібних) невромасти розміщуються в коротких шкірних каналах по спині й на передній риловій частини голови.

У костистих риб невромасти концентруються в спеціальному підшкірному каналі, що має численні отвори, які тягнуться уздовж усього тіла або його частини у вигляді темних цяток (рис. 53а,б).

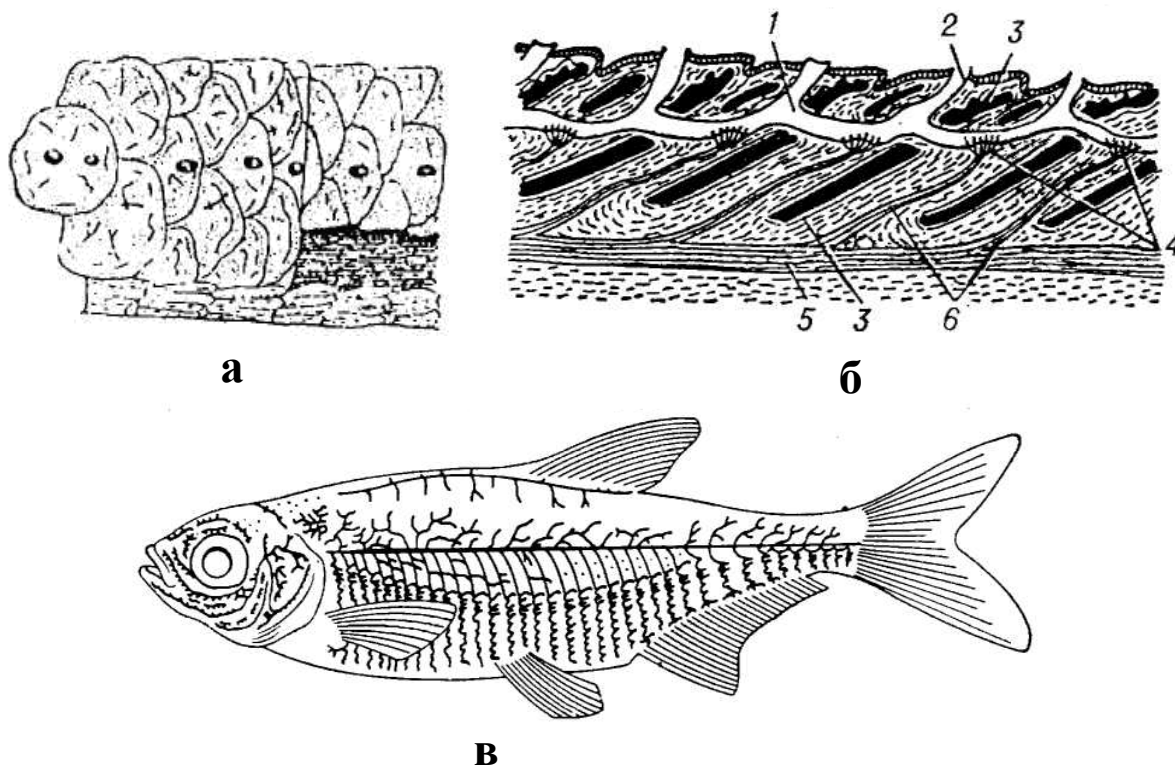


Рис. 53. Бічна лінія риб:

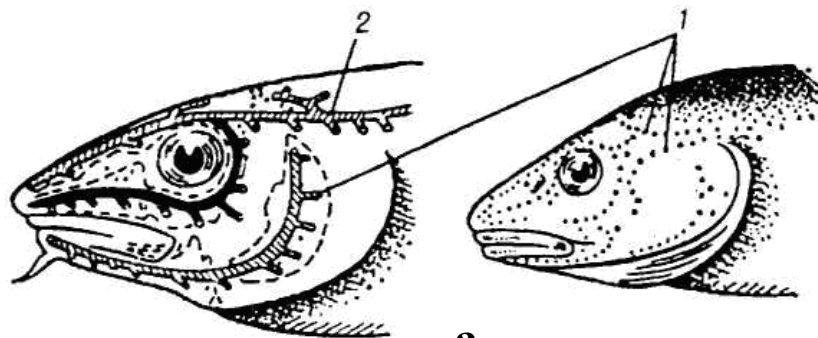
а – отвори каналу бічної лінії у лусці риб; б – у розрізі; в – схема розгалуження бічної лінії костистих риб): 1 – канал; 2 – зовнішні отвори каналу; 3 – луска; 4 – невромасти; 5 – бічна гілка блукаючого нерва; 6 – нервові закінчення (за Івановим О. О., 2003 р.; Мельником О. П. та ін., 2008 р.)

Деякі риби мають на тілі розгалуження або кілька бічних ліній, як, наприклад, тилапії, терпуги, нототенії, кликачі, льодяна риба та інші (див. рис. 53в).

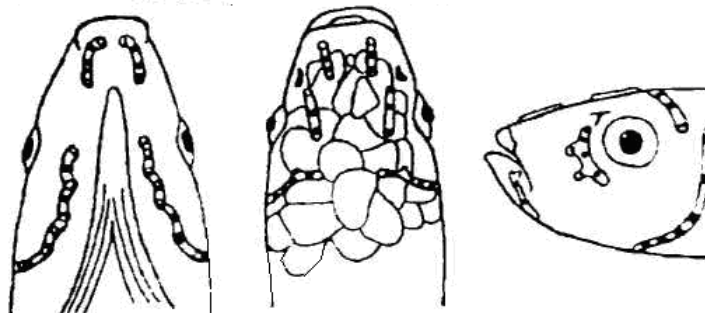
У деяких риб, які закопуються в ґрунт, ховаються під каменями, органи чуття бічної лінії зміщені на голову й утворюють складну підшкірну систему сенсорних каналів, які мають зовнішні отвори – *геніпори*. Малюнок самих геніпор у окремих видів риб (бички) є систематичною ознакою (рис. 54а).

Рис. 54. Схема розміщення на голові риб:

а – геніпор (1) і сенсорних каналів (2); б – каналів сейсмочувствової системи (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.; Івановим О. О., 2003 р.)



а



б

Канали бічної лінії, сенсорних каналів і каналів сейсмодетекторної системи риб (тріскові) заповнені слизом, а в їх порожнині випинаються купули невромастів, що вловлюють коливання води (рис. 546).

До органів чутливої системи бічної лінії відносять й високочутливі електрорецептори, що мають специфічну будову. Вони розташовуються у вигляді окремих ампул (на зразок ампул Лоренціні) на головному відділі, або в каналі бічної лінії. Електрорецепторами риби вловлюють зміни електричного поля, викликані хижаками або жертвою. Електрорецепція добре розвинена саме в електричних риб.

Чутливість органів бічної лінії настільки висока, що осліплена риба плаває зі звичайною швидкістю, не натикаючись на перешкоди, тримається зграї й успішно хапає корм. Так, сліпий окунь, наприклад, відшукує мотилу, який рухається, з відстані до 4 см, незнайомі предмети досліджує, спрямовуючи в їх бік коливання й токи води, які утворюються рухом грудних плавців, зябрової кришки, рота й хвоста.

У дослідах риби відчують рух скляного волоска товщиною 0,25 мм на відстані від 20 до 50 см.

Органи слуху й рівноваги (*furis interna*). Органи слуху й рівноваги є похідними органів бічної лінії й утворюються з головної його частини у вигляді єдиної системи, в яку поєднані внутрішнє вухо (лабіринт) і плавальний міхур (рис. 55а).

У риб і рибоподібних представлений лише внутрішнім вухом (лабіринтом), розташованим у хрящових або кісткових капсулах у потиличній

частині голови, має 2-3 напівкругових канали із слуховими кісточками: на рисунку зображено темним кольором (рис. 55б).

Порожнина лабіринту заповнена ендолімфою, від лабіринту відходить ендолімфатичний канал, що у більшості видів закінчується сліпо (рис. 55в). У хрящових риб він відкривається назовні.

Чутливими елементами внутрішнього вуха є волоскові клітини, що являють собою закінчення слухового нерва. Вони знаходяться у вигляді плям в ампулах напівкругових каналів, у мішечках і лагені. За функціональними особливостями волоскові клітини аналогічні таким з бічної лінії.

Робота органів рівноваги й слуху підсилюється наявністю слухових камінчиків – *отолітів*, які виступають у ролі механічних подразників волоскоподібних клітин. Отоліти є вапняними капсулами, яких у риб 3 (один великий у круглому мішечку і 2 маленьких у лагені й овальному мішечку). На розрізі отоліти мають річні концентричні кола, за якими можливо визначати вік риб (рис. 55 г). У місцях розташування отолітов функціонують чутливі слухові поля, які сприймають резонуючу дію отолітів.

Функцію органу рівноваги виконує верхня частина внутрішнього вуха (овальний мішечок з напівкруговими каналами), а сприйняття звуків здійснюється нижньою частиною (низ овального мішечка, круглий мішечок і лагена).

Відхилення положення тіла від нормального викликає переміщення ендолімфи одним з каналів, що подразнює волоскові клітини в ампулах. Підсилюють цю дію отоліти.

Звукова чутливість підвищується в деяких риб за допомогою плавального міхура, що є резонатором і рефлектором звукових коливань. Форми зв'язку плавального міхура із внутрішнім вухом у різних риб (оселедець атлантичний – а, тріска – б, сазан – в) відрізняються (рис. 56).

Передача звукових коливань від плавального міхура до внутрішнього вуха може здійснюватися:

- за допомогою системи кісточок Веберового апарату (коропові, сомові);
- сліпих виростів плавального міхура (оселедцеві, тріскові).

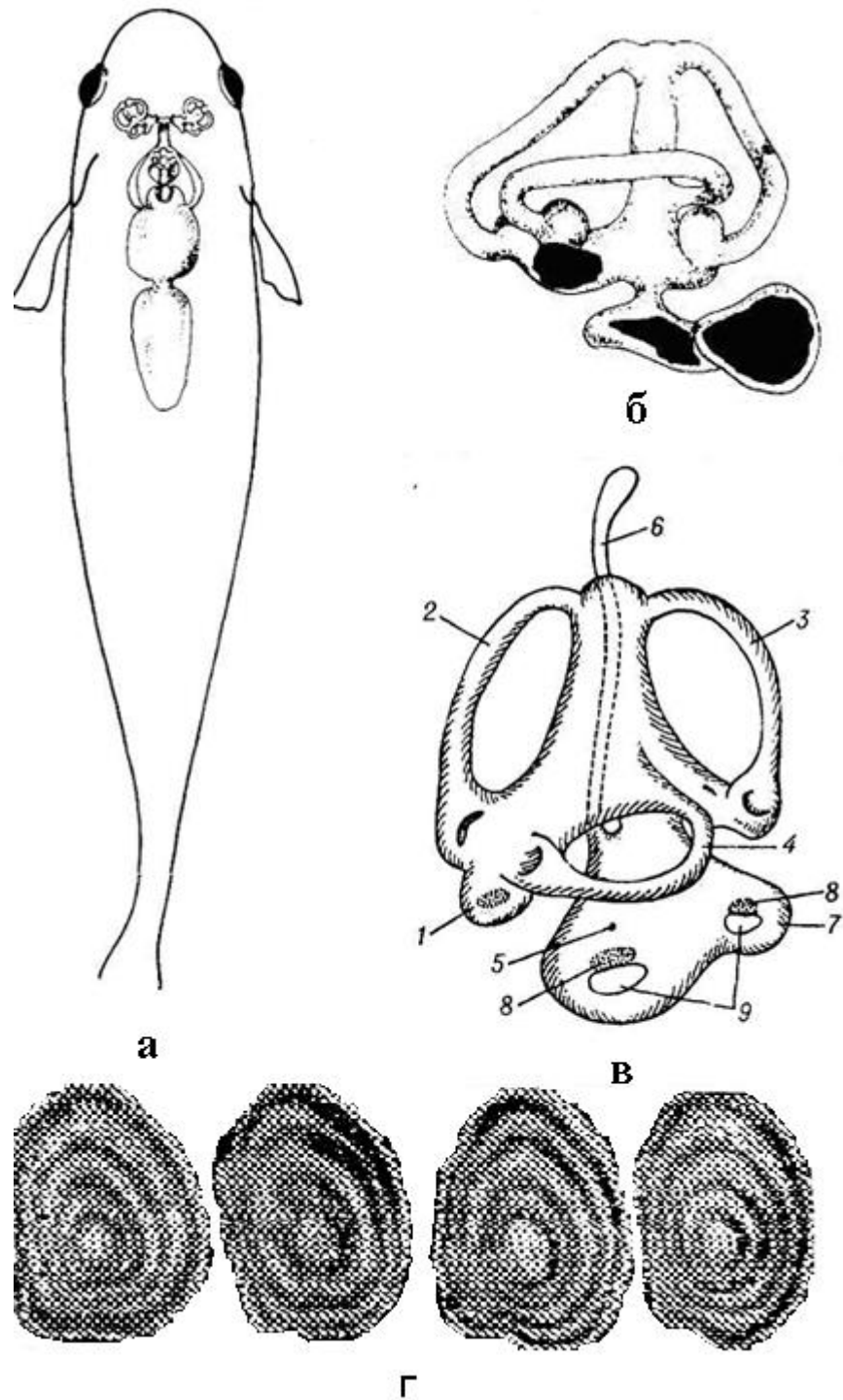


Рис. 55. Схема лабіринту риб:

а – лабіринт і плавальний міхур риби; б – зовнішній вигляд лабіринту із слуховими кісточками темного кольору; в – будова внутрішнього вуха (1 – овальний мішечок (утрикулус); 2-4 – півкругові канали; 5 – круглий мішечок (сакулус); 6 – ендолімфатичний канал; 7 – завиток (лагена); 8 – слухові чутливі поля; 9 – отоліти або слухові кісточки; г – слухові кісточки (отоліти) в розрізі (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.; довідник "Прісноводні риби", 2001 р.)

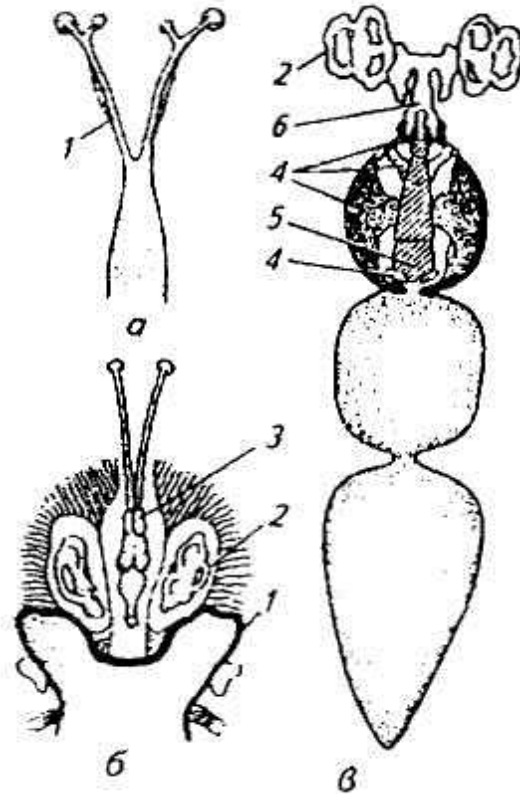


Рис. 56. Зв'язок плавального міхура з внутрішнім вухом у різних видів риби:

а – оселедець атлантичний; б – тріска; в – сазан: 1 – вирости плавального міхура; 2 – внутрішнє вухо; 3 – головний мозок; 4 та 5 – кісточки Веберового апарату; 6 – загальний ендолімфатичний проток (за Мойсєєвим П. О та ін., 1981 р.)

Схема сполучення плавального міхура із внутрішнім вухом через Веберів апарат показана нижче (рис. 57). Окрім ендолімфатичної протоки і зв'язок, важливими складовими є *стапес*, *інкус* та *малеус*. Риби, що мають Веберів апарат дуже чутливі до звуків (1-1,5 кГц), зазвичай риби сприймають звуковий діапазон 5-15 кГц.

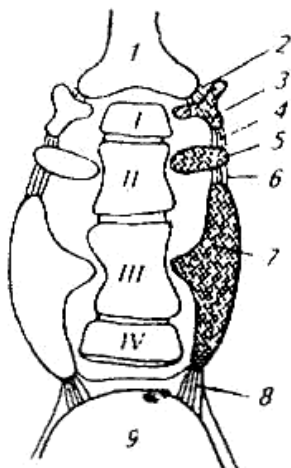


Рис. 57. Схема сполучення плавального міхура із внутрішнім вухом через Веберів апарат:

1 – ендолімфатичний проток внутрішнього вуха; 2, 4, 6, 8 – зв'язки; 3 – стапес; 5 – інкус; 7 – малеус; 9 – плавальний міхур (римськими цифрами позначені хребці) (за Івановим О. О., 2003 р.)

Звукові органи риб, що пов'язані з плавальним міхуром, у різних представників мають дещо відмінну будову, як, наприклад, у риби-жаби, терапона та макруруса (рис. 58).

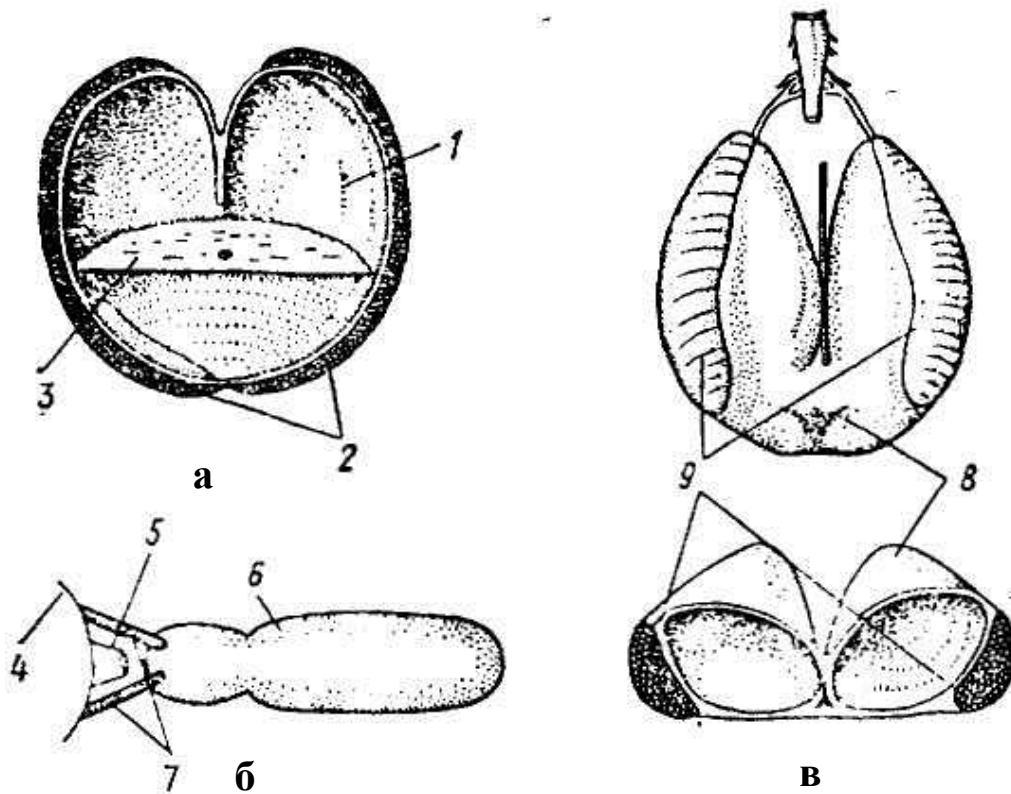


Рис. 58. Звукові органи риб:

а – риби-жаби, б – терапона, в – макруруса: 1 – плавальний міхур;
 2 – барабанний м'яз; 3 – діафрагма з отвором; 4 – череп; 5 – перший хребець;
 б – плавальний міхур; 7 – барабанний м'яз; 8 – плавальний міхур;
 9 – барабанний м'яз (знизу – поперечний розріз) (за Шерманом І. М., Пилипенком
 Ю. В., 1999 р.; Івановим О. О., 2003 р.)

Крім внутрішнього вуха, звукові коливання сприймаються й чутливими клітинами, що утворюють бічну лінію, які дещо уточнюють напрямок звуку і його характер.

Риби добре чують низькі звуки від 50 Гц, а також звуки, які лунають у діапазоні від 500 до 1000 Гц.

Риба отримує звукову інформацію про розміщення джерел відразу за двома векторами – за амплітудою тиску та амплітудою зміщення, що дає змогу рибі точно локалізувати звуки в просторі. У дослідях морські риби – зеленушки, ставриди, морські камбали-язики цілеспрямовано реагували на звук з відстані 4 м, тобто на відстані приблизно рівній одній довжині звуку частотою 500 Гц.

Голодні риби чують своїх (або чужих) родичів, що годуються, за 0,5-1 м. Звуки погрози риби видають під час бійок та охорони своїх гнізд (бички, судаки). Захисна реакція риб на них проявляється на відстані до 1,5 м. Дуже "крикливі" деякі чорноморські види – горбилі та морські півні (тригли). Під час нересту їх можна почути на відстані до 50 метрів.

Органи дотику – відносяться до механорецепторів. Це органи шкірного чуття, тому що представлені розміщеними в шкірі дотичними тільцями (скупчення чутливих клітин), розсіяними по всій поверхні тіла й найбільш чисельними на губах, вусиках, променях плавців. З їх допомогою сприймаються подразнення від дотику твердих предметів. Через низький рівень розвитку нервової системи риб у них дуже низька чутливість до сприйняття болю.

Терморецептори – розсіяні по поверхні тіла у верхніх шарах шкіри у вигляді вільних нервових закінчень. Здатні сприймати перепади температури 0,1-0,4 °С.

Органи нюху й смаку – хеморецептори, органи хімічного чуття, які не діють відособлено, а доповнюють один одного.

У водному середовищі "запахи" не розсіюються так швидко, як у повітряному, тому хеморецепція відіграє величезне значення серед аналізаторів в риб.

Органи нюху представлені у рибоподібних і риб нюховими отворами та мішками, дно яких вистелено добре розвиненими складками нюхового епітелію (фігурні складки – розетки різної форми й величини), розташовані на голові (рис. 59а,б).

Нюхові мішки мають зовнішні отвори – ніздрі. Шкірястий клапан прикриває отвір і ділить його на дві частини: через передню вода потрапляє в нюховий мішок, а через задню – видаляється (рис. 59в).

Між чутливим епітелієм риб нюховим і смаковим спостерігається помітна різниця в мікроструктурній будові (рис. 59г,д).

У риб нюховий орган парний, у рибоподібних – непарний.

У дводишних і кистеперих риб нюхові мішки сполучаються з ротовою порожниною за допомогою внутрішніх ніздрів – *хоан* (вода надходить через зовнішній отвір, а виводиться через хоани).

У деяких риб, що плавають повільно, потік води підсилюється мерехтінням війок (плітка), а в примітивних риб і рибоподібних – забір води здійснюється піпетковими потовщеннями шкірястої складки. Аналогічні, але більш досконаліші "піпетки" є в деяких бичків.

У хрящових риб ніздрі розміщені на черевному боці рила, поперед ротового отвору.

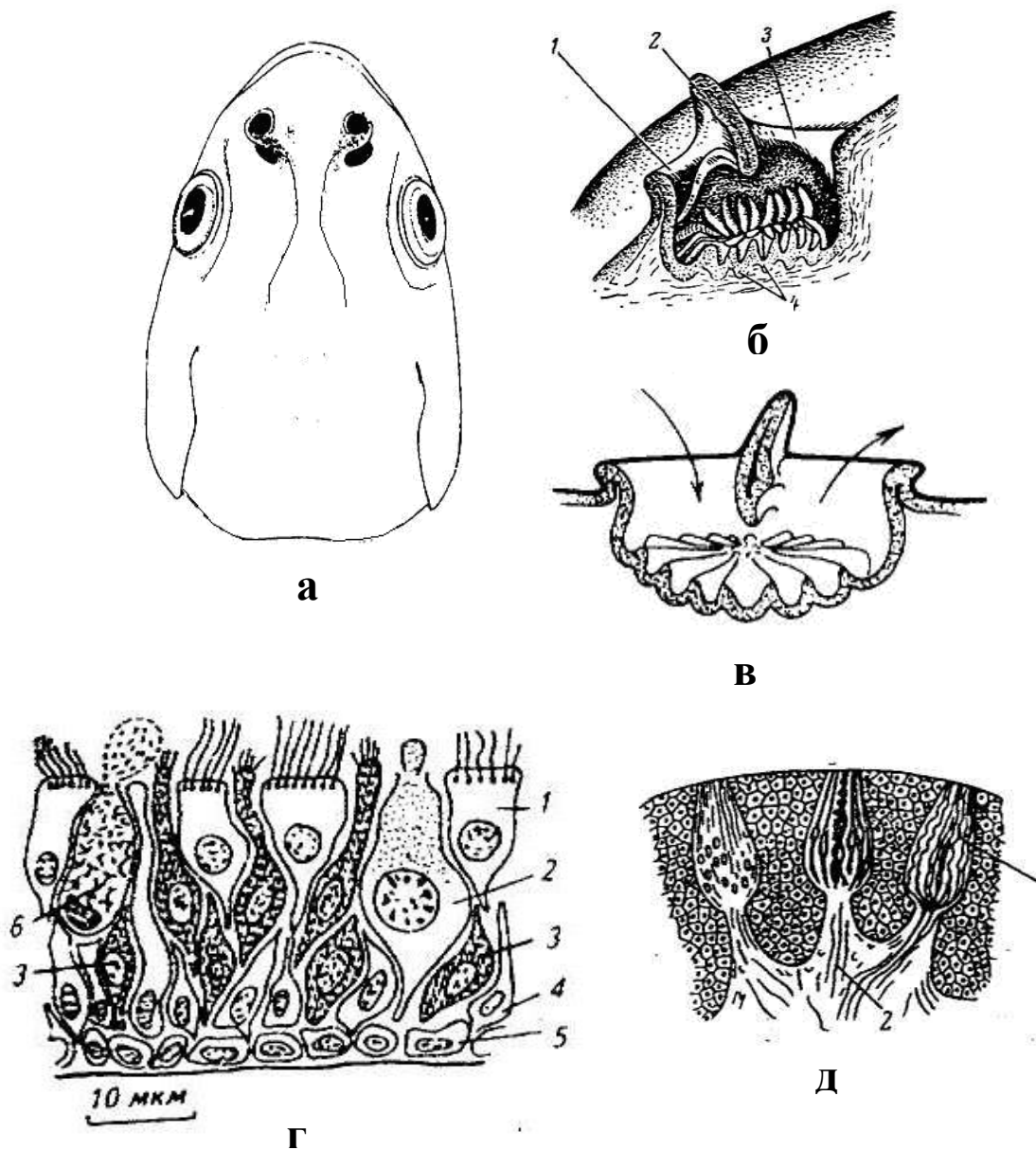


Рис. 59. Орган нюху (носовий мішок) та смаку риби:

а – носові нюхові отвори риби; б – макроструктура органу (1 – передня ніздря; 2 – шкіряна складка, що розділяє ніздю; 3 – задня ніздря; 4 – складки чутливого епітелію); в – поперечний розріз нюхової ямки г – мікроструктура чутливого (нюхового) епітелію риби (1,3 – рецепторні клітини; 2 – велика слухова клітина; 4,5 – опорні клітини; 6 – мала слизова клітина); д – мікроструктура чутливого (смакового) епітелію риби (1 – смакова цибулина або брунька; 2 – нерв) (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.; довідник "Прісноводні риби", 2001 р.)

За ступенем розвитку органів нюху риб поділяють на :

1) *мікросматиків* – слабо розвинутий нюх, їжу добувають за допомогою зору (денні хижаки);

2) *макросматиків* – нюх розвинутий добре і є провідним серед інших органів чуття (акули, лососі, нічні хижаки – миньки, **вугрі**, соми).

Макросматики мають добре розвинені, більші нюхові мішки із багаточисельними складками – розетками. Акули здатні відчути запах крові на відстані 2 км і блискавично кинутись до жертви.

Лососеві – здатні "запам'ятовувати" запах річки, де вони виклюнулися з ікринки, і повертатися назад з величезною точністю через багато років (*хомінг*).

Багато мирних зграйних риб мають достатній нюх, швидко реагують на речовину переляку, виділювану з-під шкіри, у разі поранення іншої риби.

Річковий вугор відразу реагує навіть у разі потрапляння 2-3 молекул речовини в носову порожнину (нюх собаки).

Органи нюху забезпечують знаходження їжі, контакт між особинами протилежної статі, реагують на небезпеку, орієнтуватися.

Органи смаку – представлені смаковими бруньками (цибулинами), розташованими переважно в порожнині рота. У риб, які відшукують кормові об'єкти, вони можуть розташовуватися на вусиках, зябрах, голові, променях плавців (тригла), поверхні тіла.

Риби здатні сприймати різні відтінки смаку: солодке, гірке, солоне, кисле. У їх ротовій порожнині розташовуються до 20 тис. смакових бруньок. Наприклад, у плазунів їх усього 200; у птахів – до 400; у ссавців – до 2 тис. Смакова чутливість риб у багато разів перевищує смакові здатності людини, наприклад, щодо повареної солі – в 205 разів. Риби сприймають зміни солоності на рівні у 0,03‰, а рН – на рівні 0,05-0,07.

Смакові бруньки постійно поновляються, тривалість їх існування становить від 3 до 20 діб.

Фоторецепція в рибоподібних і риб здійснюється за рахунок очей.

В абсолютної більшості видів риб *очі* зазвичай розміщені симетрично з боків голови. Розташування очей у цілому обумовлено місцем перебування конкретного виду й не залежить від особливостей харчування. Для придонних і донних риб типове розташування очей у верхній частині голови (скати, звіддар, морський чорт) або вище середньої лінії тіла (сазан, барабуля, морський дракончик, морський півень), у камбалоподібних очі взагалі розташовані на одному ("видимому") боці тіла. Риби, що живуть більшу частину свого життя в пелагіалі або в придонно-пелагічних шарах, мають очі на рівні профільної осі тіла (лососі, оселедці) або близьку до цього розташування, іноді нижче поздовжньої осі тіла (білий і строкатий товстолобики).

Для різних видів риб характерна висока варіабельність розмірів очей, що обумовлено величиною освітленості місць перебування. В умовах достатньої освітленості в більшості видів риб розміри очей пропорційні й сприймаються як нормальні. Загальна тенденція щодо розмірів очей зводиться до того, що в міру збільшення глибини й зниження освітленості розмір очей

збільшується. Найбільше характерно це явище простежується в напівглибоководних (морський окунь) і мезопелагічних (світний анчоус). Ці риби живуть у тих шарах води, де є можливість уловлювати слабке світло, що приводить до появи видів з телескопічними очима. Для ряду видів риб, що живуть у водоймах з підвищеною мутністю, на великих глибинах і в печерних водоймах, куди не проникає сонячне світло, відбувається різке зменшення розміру очей й навіть відзначене їх редукція.

Величина очей у різних видів риб обумовлена і тією роллю, що вони виконують у загальній системі органів чуття. При перебуванні у водоймах, що характеризуються низькою прозорістю води, зір носить другорядний характер, очі не досягають нормального розвитку, вони відносно малі.

Для риб, що розвивають високі швидкості й переміщуються на значні відстані характерний оригінальний захист очей від впливу подоланого опору води, що знайшло своє вираження в розвинених своєрідних жирових повіках (кефалі, оселедець), що забезпечують очним западинам ламінарне обтікання.

Очі – парний орган, розташований в очних западинах черепа. Це орган ближньої орієнтації риб, тому що більш-менш чітке сприйняття відбувається на дистанції 3-5 м (залежно від прозорості води), розпливчає – на 10-15 м.

У загальній схемі очі риб мають багато спільного з наземними хребетними. Трохи сплюснене спереду очне яблуко складається з трьох оболонок і судинної складки і сітківки. У передній частині око утворює прозору рогівку. У місці, де в око входить зоровий нерв, розташовується характерна для риб судинна залоза. У передній частині судинна оболонка переходить у райдужку, котра має отвір – зіницю, в якій виступає кришталиком (рис. 60).

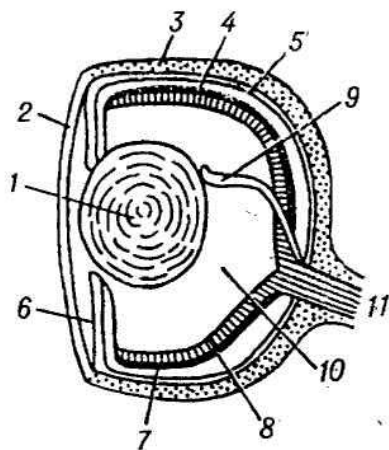


Рис. 60. Схема ока костистої риби:

- 1 – кришталик; 2 – рогівка; 3 – склера;
 - 4 – судинна оболонка; 5 – срібляста оболонка (відокремлений шар судинної оболонки); 6 – райдужна оболонка;
 - 7 – пігментна оболонка; 8 – сітківка;
 - 9 – серпоподібний відросток;
 - 10 – склоподібне тіло; 11 – зоровий нерв
- (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Вода сприяла утворенню такої конструкції очей, яка дещо відрізняється від наземних тварин. Кришталик у риб кулеподібний, а рогівка плоска. Зіниця у більшості прісноводних риб нерухома, однак у деяких видів (вугор, камбала, хрящові риби) вона може звужуватись або розширюватись. У більшості риб очі не мають повік. І все ж у деяких риб є мигальна перетинка (акули), розвиваються жирові повіки (кефалі, оселедці).

Функціонально світло проникає в очне яблуко через прозору роговицю, далі через зіницю (отвір в райдужній оболонці – **райдужині**) потрапляє на кришталик, занурений у склоподібне тіло ока. Кришталик фокусує (передає) світло на внутрішню стінку ока – сітківку, де відбувається світлове сприйняття, що передається на очний нерв і далі в середній відділ головного мозку.

Акомодація, своєрідне настроювання на різкість кришталіка здійснюється серпоподібним відростком, задній кінець якого занурений в один з очних м'язів.

Очне яблуко захищене зовнішньою оболонкою – склерою. Живлення ока здійснюється через судинну оболонку. Срібляста оболонка – своєрідне дзеркало (*тапетум*), підсилює зір при слабкому освітленні. Чим менше світла в місці перебування виду – тим сильніше розвинений тапетум.

Залежної від орієнтації на світло чи темряву в сітківці ока костистої риби відбувається відповідна за змістом ретиморфна реакція (рис. 61; I, II).

Це пов'язано із наявністю тих чи інших світлочутливих клітин (паличок і колбочок), за якими риб розподіляють на присмеркових і світлолюбних. В очах денних риб паличок мало, а колбочок значно більше. У сітківці присмеркових риб лише палички.

У міног більше паличок, ніж колбочок, а у сітківці більшості хрящових риб присутні лише колбочки. В очах осетрових за кількістю значно переважають палички.

Майже всі риби (крім присмеркових) сприймають кольори. Рибоподібні й хрящові риби мають чорно-білий зір (*ахромати*), кісткові – кольоровий (деякі види на рівні людини).

Кісткові риби достатньо добре відрізняють кольори. Наприклад, чорноморська хамса на фоні синьо-зеленої води бачить сітки різного забарвлення на відстані: синьо-зелені – 0,5-0,7 м; темно-сині – 0,8-1,2 м; темно-коричневі – 1,3-1,5 м; сірі або чорні – 1,5-2,0 м; білі (незабарвлені) – 2,0-2,5 м.

Кольоровий зір дозволяє ідентифікувати особин іншої статі за забарвленням, їх фізіологічний стан (особливо в тропічних водах).

На відміну від риб, у міног очі прикриті напівпрозорою оболонкою. Додатковими світлочутливими рецепторами служать паріетальний і пінеальний органи.

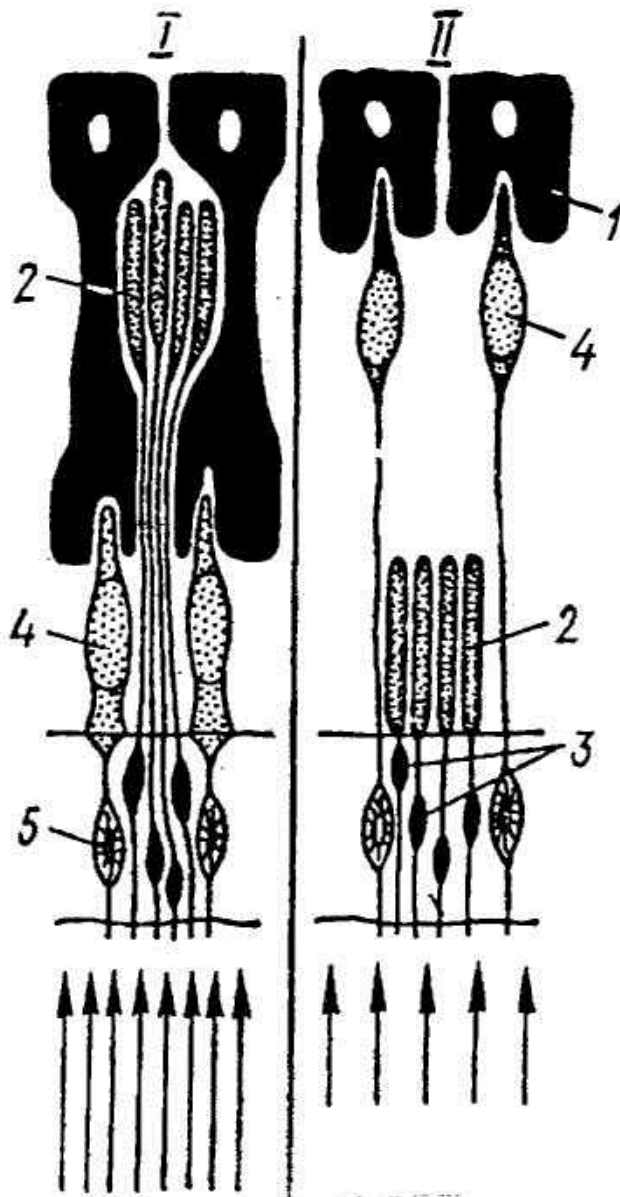


Рис. 61. Схема ретинорфної реакції в сітківці ока костистої риби (I – установка на світло, II – установка на темряву):

- 1 – пігментна клітина;
 2 – паличка; 3 – ядро палички;
 4 – колбочка; 5 – ядро колбочки
 (за Шерманом І. М.,
 Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Деяким риbam (камбало-подібні) в процесі онтогенезу властива очна асиметрія – переміщення обох очей на один бік тіла (рис. 62).

У більшості риb очі розміщені з обох боків. Зір у них переважно монокулярний:

- під час розгляду предметів над водою поле зору кожного ока близько 97° по горизонталі (рис. 63а,1);

- під час розгляду предметів у воді поле зору кожного ока $160-170^{\circ}$ за горизонталлю й близько 150° за вертикаллю (рис. 63а,2);

- біноклярний зір становить 20-300;

- "сліпа зона" за рибами 10-250.

Відносні розміри очей риb залежать від умов їх існування:

- в умовах поганої освітленості очі (особливо глибоководних риb) відносно великі або дуже малі, а іноді й відсутні (редуються);

- у донних риb очі зміщуються до верхньої частини голови, іноді підняті, набувають "телескопічної форми" (рис. 63б);

- деякі риби здатні бачити у двох середовищах (водному і повітряному) відразу – "подвійний" зір у чотириокої риби (рис.63в). Роговиця у неї поділена темною пігментною смугою й ділить у такий спосіб зіницю.

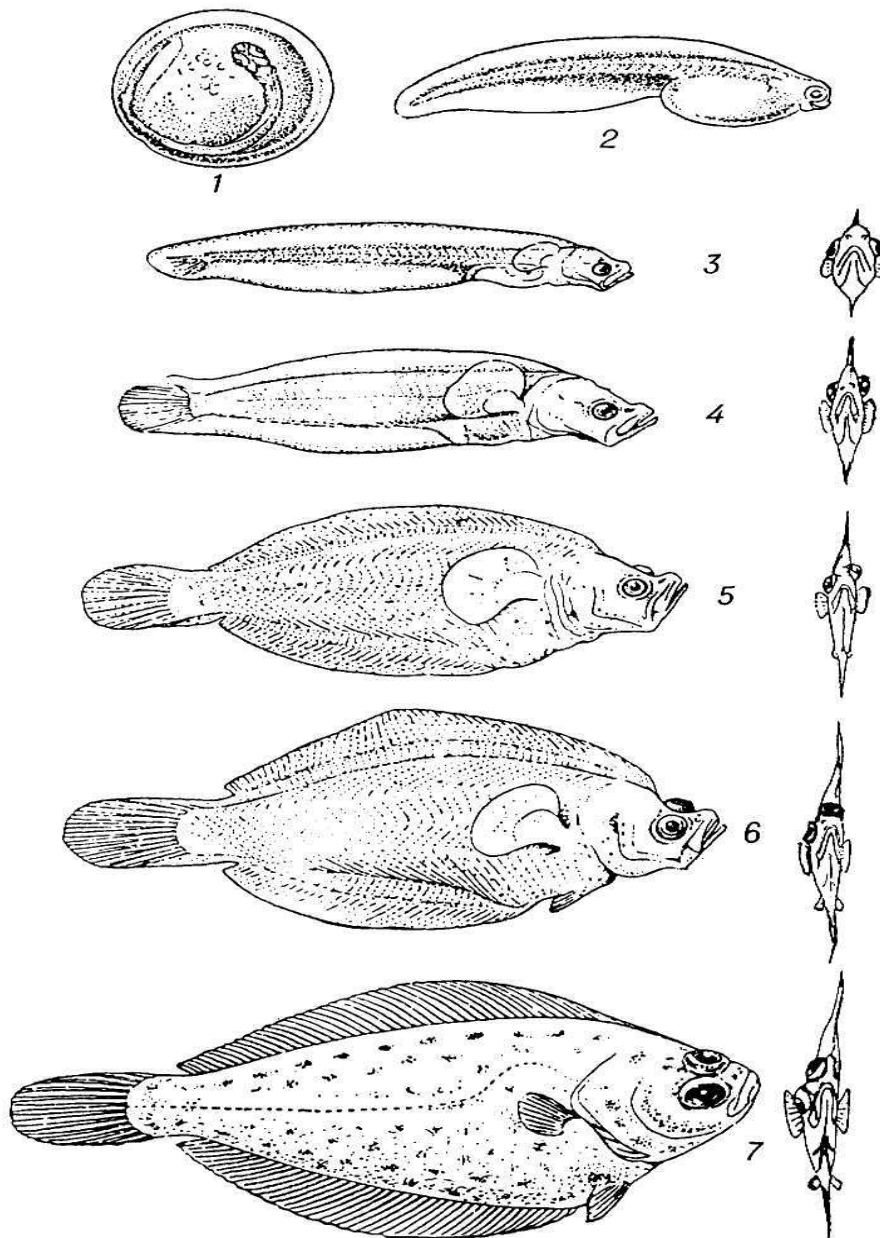


Рис. 62. Розвиток очної асиметрії у камбалоподібних риб під час онтогенезу:

1 – ембріональний період; 2-6 – личинковий період до кінця метаморфозу;
 7 – мальковий період (завершення метаморфозу) (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

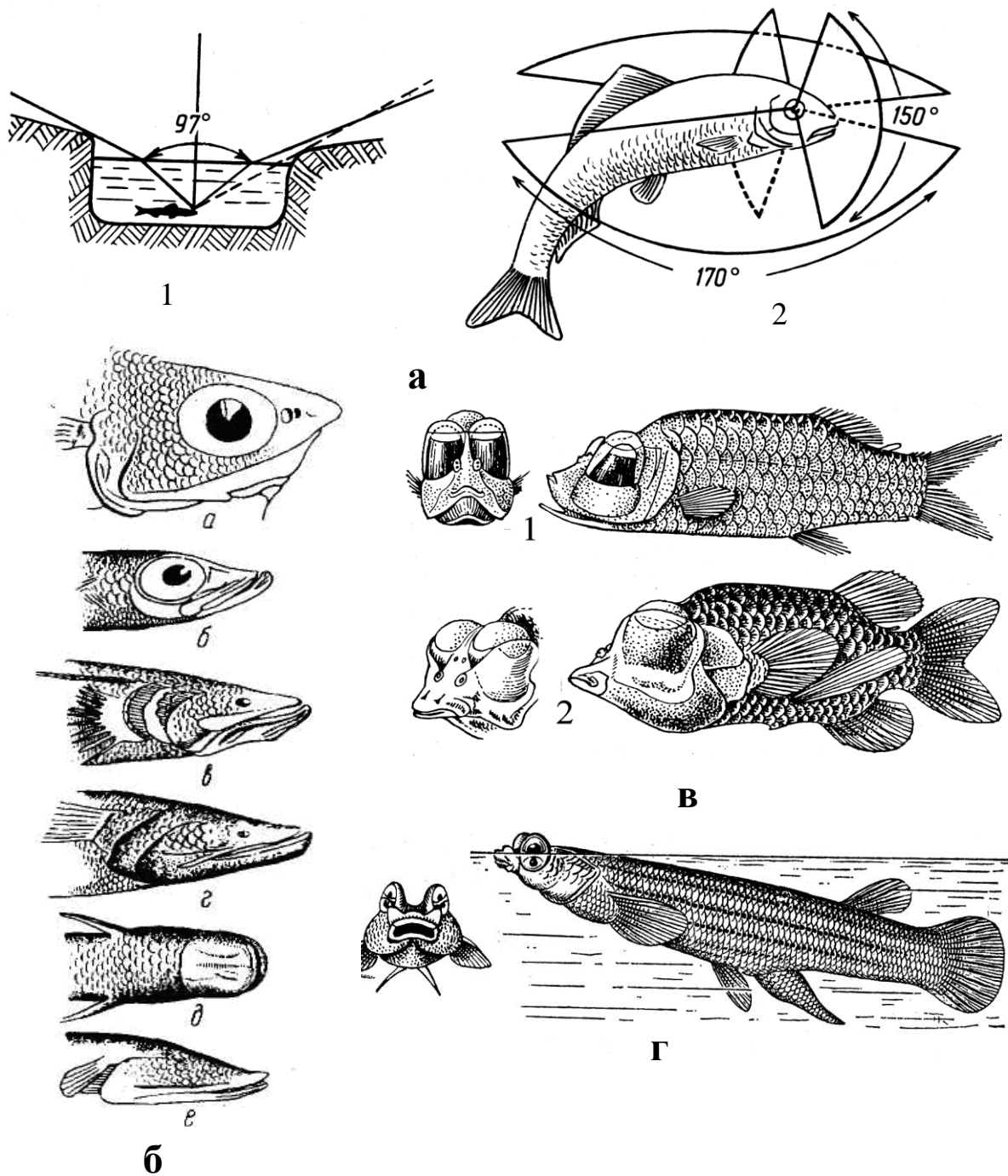


Рис. 63. Схема кутів зору, розмір очей та подвійний зір у риб:

а – кути зору риби (1 – кути під якими риба бачить предмети над водою; 2 – кути під якими риба бачить предмети у воді); б – розмір очей глибоководних риб (а – макрурус з глибини 250 м; б – хлорофтальмус з глибини 575 м; в – батіптеронс з глибини 843 м; г, д – бентозаврус та ігнопс з глибини 3 000 м; е – батімікропс з глибини 5 000 м); в – (1 – опістопрокт; 2 – макропінна); г – чотириока риба та її подвійний зір (за Юдкіним І. Й., 1970 р.; Мельником О. П. та ін., 2008 р.)

Електрорецептори. Встановлено, що не менше 300 із 25 000 сучасних видів риб можуть використовувати в своєму житті електричний струм.

У водному середовищі риби здійснюють електролокацію, створюючи навколо себе характерне електричне поле дипольного типу. Якщо у воді навкруги риби відсутні будь-які об'єкти, диполь-симетричний. Його конфігурація залежить від електропровідності води. Тобто за допомогою свого електричного поля (яке генерується розрядами) та електрорецепторів риба відчуває "збурювання" поля у разі втручання в нього будь-якого об'єкта. Відбувається перерозподіл електричних потенціалів по поверхні тіла тієї ж щуки або в'юна, за допомогою чого вони визначають напрям впливу або "вторгнення", розмір об'єкта тощо.

Враховуючи, що швидкість поширення електромагнітних хвиль у воді досягає 30 000 км/с, електрорецепція дає змогу риbam практично миттєво реагувати на "збурювання" поля (втечею або нападом), тоді як сигнали від інших сенсорних систем можуть запізнюватись у часі.

За допомогою електричних полів риби обмінюються різноманітною інформацією. Електричні сигнали бувають агресивно-захисними, груповими, міжстатевими, розпізнавальними, розпізнавально-харчовими.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Охарактеризуйте будову і функції бічної лінії риб.
2. Запишіть формулу бічної лінії пічкура та в'язя.
3. Яка будова невромаста риб?
4. Де розміщуються геніпори у риб?
5. Розкрийте будову і роль отолітів риб.
6. Що таке сакулнос і лагена?
7. Що таке ста пес, інкус і малеус?
8. Які звуки і в якому діапазоні чують риби?
9. Що таке мікроасматики і макроасматики?
10. Які кути поля зору у риби під водою і над водою?

1.5.4. Органи живлення та травлення рибоподібних і риб

Формування органів живлення рибоподібних і риб починається із пристосування щелепного апарату в умовах різних способів добування їжі. Під час блискавичних кидків або врзання в зграю на швидкості потрібні видовжені щелепи (панцирна щука, парусник), зовсім інші під час відкушування і дроблення їжі (риба-папуга), захопленні із схованки (бородавчатка), мулу (губан) та багатьох інших способах (рис. 64).

У круглоротих ротовий апарат сисного типу і починається з присмоктувальної лійки, оточеної тонкими сосочками, на дні якої міститься круглий рот. Щелепи відсутні, а по боках внутрішньої поверхні лійки розташовані рогові зуби. В глибині лійки є міцний язик, на кінці якого теж є рогові зуби.

Ротовий отвір у риб має різну форму і займає різне положення. У хижих він як правило прямий (кінцевий) хватальний і озброєний справжніми зубами. У бентосоїдних – нижній висувний рот з міцними подрібнювальними зубами. У планктонофагів – рот верхній, у перифітонофагів – поперечний, щілоподібний, покритий роговим чохлаком.

У класичному вигляді травна система рибоподібних і риб (зокрема окуня), окрім ротового отвору, складається з глотки, язика, стравоходу, жовчного міхура, печінки, шлунку (є лише у хижих риб), анального і сечового отворів, нирок тощо (рис. 65).

Однак, значні відмінності в будові органів живлення спостерігаються і у різних систематичних груп рибоподібних і риб.

Рибоподібні. Травна трубка в круглоротих починається передротовою лійкою, по краях якої розташовується торочкуваті складки, що полегшують присмокування. На внутрішній поверхні лійки є ороговілі сосочки епітелію – рогові зуби або пластинки (розміри, розташування, кількість яких є систематичною ознакою). У глибині лійки – ротовий отвір, знизу обмежений потужним язиком, що буравить, озброєним 1-2 міцними роговими зубами.

Присмоктавшись до жертви міноги та міксини, пробуравлюючи язиком шкіру, вгризаються й проникають у тіло жертви. Тільки в круглоротих є парні слинні залози, що відкриваються назовні під вершиною язика. Вони виділяють у рану антикоагулянти (перешкоджають згортанню крові) і протеолітичні ферменти (що розчинюють – лізуючі білок). Останніх особливо багато в міксин, що дозволяє їм розчиняти всі м'які тканини риб, а потім їх всмоктувати, залишивши тільки кістки й шкіру жертви.

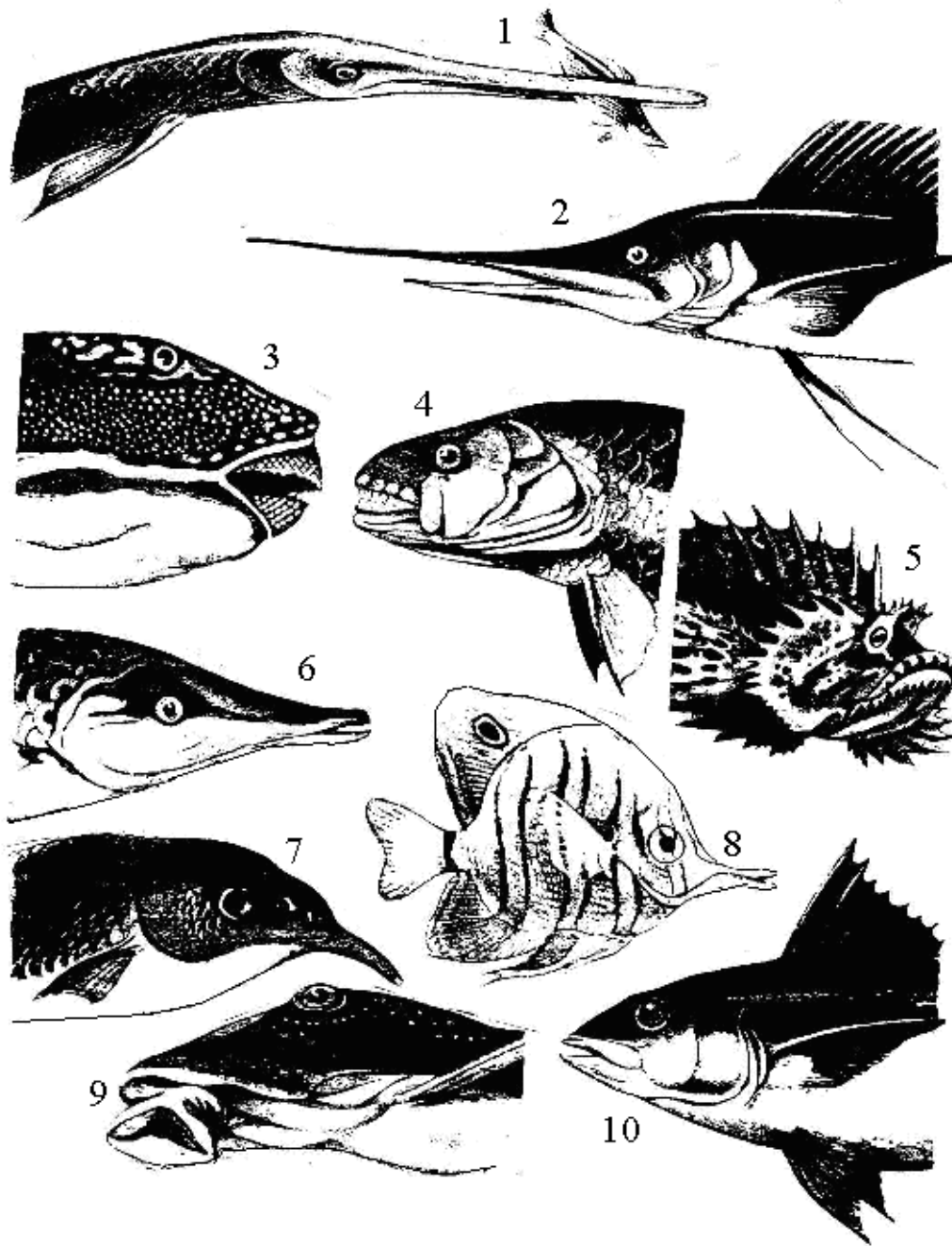


Рис. 64. Пристосування до живлення різних риб (щелепи для різного добування їжі):

1 – панцирна щука (блискавичний кидок); 2 – парусник (врізання в зграю на швидкості); 3 – риба-папуга (відкушування і дроблення коралів); 4 – тигрова риба (швидко маневрує); 5 – бородавчатка (хватає знизу із схованки); 6 – губан (захоплення корму із мулу); 7 – слонорил (виловлювання черв'яків із мулу); 8 – риба-метелик (захват корму як пінцетом); 9 – сомик-присоска (зшкрібає і всмоктує як пилосос); 10 – тунець (налітає з відкритим ротом)
(за Дольником В. Р., Козловим М. О., 2000 р.)

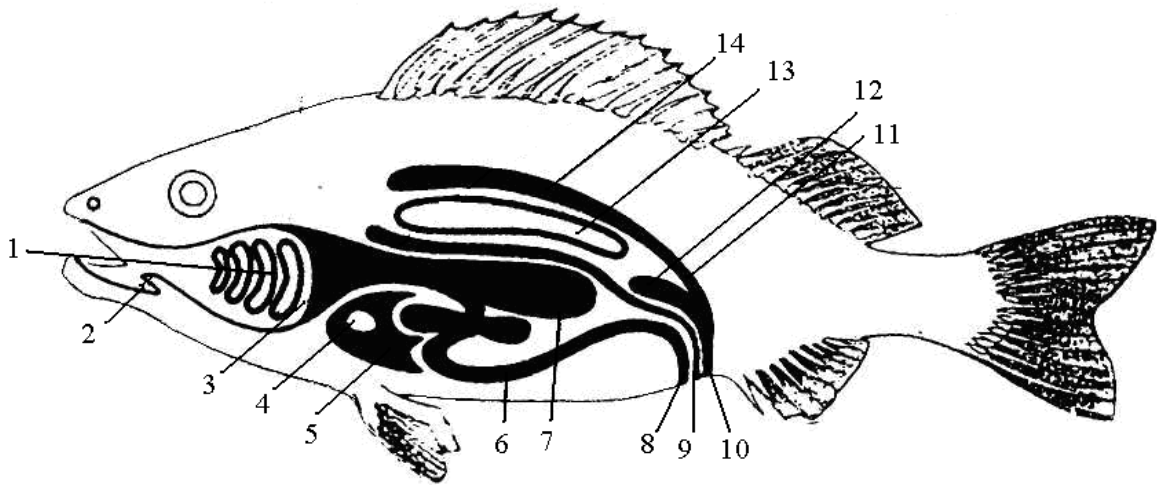


Рис. 65. Схема травної системи риб (окуня):

1 – глотка; 2 – язик; 3 – стравохід; 4 – жовчний міхур; 5 – печінка; 6 – кишечник; 7 – шлунок; 8 – анальний отвір; 9 – статевий отвір; 10 – сечовий отвір; 11 – сечовід; 12 – сечовий міхур; 13 – плавальний міхур; 14 – нирка
(за Дольником В. Р., Козловим М. О., 2000 р.)

Таке "позакишкове" травлення не властиво рибам й іншим хребетним, але дозволяє круглоротим житися за рахунок значно більших за них жертв. У них також дуже високий рівень споживання їжі, наприклад, міксини за 7-10 годин споживають їжі в 7-8 разів більше маси власного тіла. Однак вони можуть витримувати і тривале голодування (до декількох тижнів).

Ротова лійка й отвір працюють за принципом насоса. Їжа далі потрапляє в глотку. У міксин у глотці відкриваються внутрішні отвори зябрових мішків, які закриваються спеціальними утвореннями – *сфінктерами*, що запобігають потраплянню їжі в зяброві мішки.

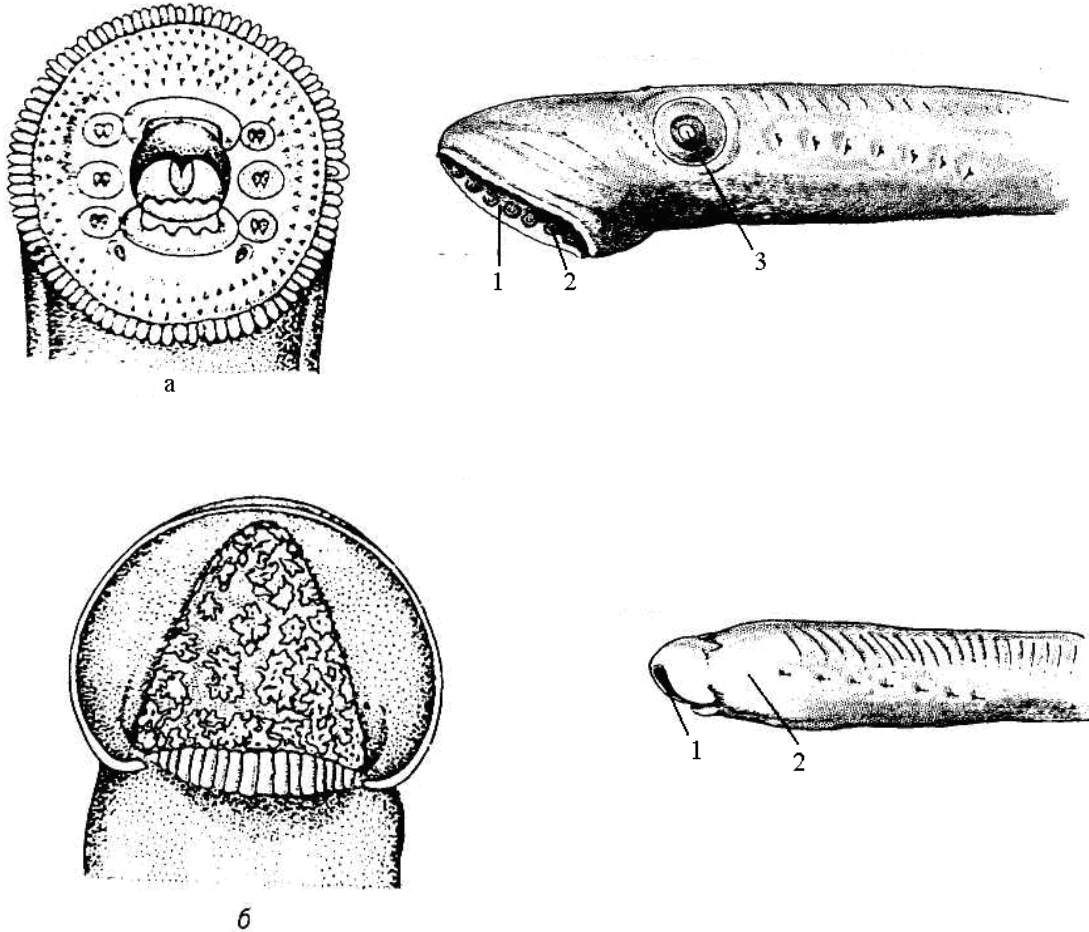
У міног глотка розділена на два відділи:

- верхній, що переходить у стравохід, а далі в кишечник;
- нижній, що утворює дихальну трубку, у яку відкриваються внутрішні отвори зябрових мішків. Роботу верхнього (харчового) і нижнього (дихального) відділів глотки регулює рухома складка-клапан – "вітрило". У міноги, що рухається, клапан закриває верхній відділ і вода надходить для дихання в нижній. Під час харчування навпаки, дихання здійснюється через зовнішні зяброві отвори.

У всіх круглоротих кишечник не утворює петель, короткий і відкривається назовні анальним отвором. Для збільшення всмоктувальної поверхні усередині кишечнику знаходиться спіральний клапан.

Печінка велика, компактна, має форму конуса, вершиною спрямована назад. Жовчний міхур протокою відкривається на початку кишечнику. Підшлункова залоза острівцями розсіяна уздовж стінки кишечнику й зазвичай не помітна.

На відміну від личинкових стадій, які мають іншу будову ротового отвору і не ведуть паразитичного способу життя (піскорийки), дорослі круглороті (в процесі метаморфозу) перетворюються на хижаків-"паразитів" (рис. 66).



**Рис.
66.**

Ротова лійка:

дорослої міноги (а): 1 – ротова лійка; 2 – рогові зуби; 3 – око; ротовий отвір її личинки піскорийки (б): 1 – м'ясиста ротова складка без зубів; 2 – око прикрите шкіряною складкою (за Карлом Леглером та ін., 1977 р.; Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Вони нападають найчастіше на ослаблену, хвору рибу, можуть навіть на здорову, включаючи акул, осетрових і навіть китів (ссавці). Особливу шкодуносять промислу, поїдаючи рибу з вічкуватих та гачкових знарядь лову. Ведуть нічний спосіб життя, на день зариваються в мул або пісок.

Риби. До складу органів живлення риб входить рот із щелепним апаратом і ротова порожнина, що переходить у глотку, стінки якої пронизані зябровими щілинами. Щелепний апарат виконує захоплення, засмоктування, розкусування, якщо є зуби (рис. 66), роздавлювання й часткову механічну обробку їжі. Як підкреслювалось на початку цього розділу, будова щелепного

апарату залежить від харчової спеціалізації – харчового спектра, особливостей живлення. У кісткових риб будова більш різноманітна, а звідси і більш широким є спектр використовуваних кормових ресурсів.

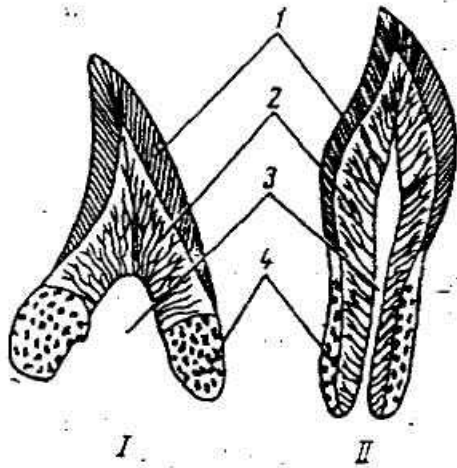


Рис. 66. Будова зубів (I – зуб риби; II – зуб ссавця):

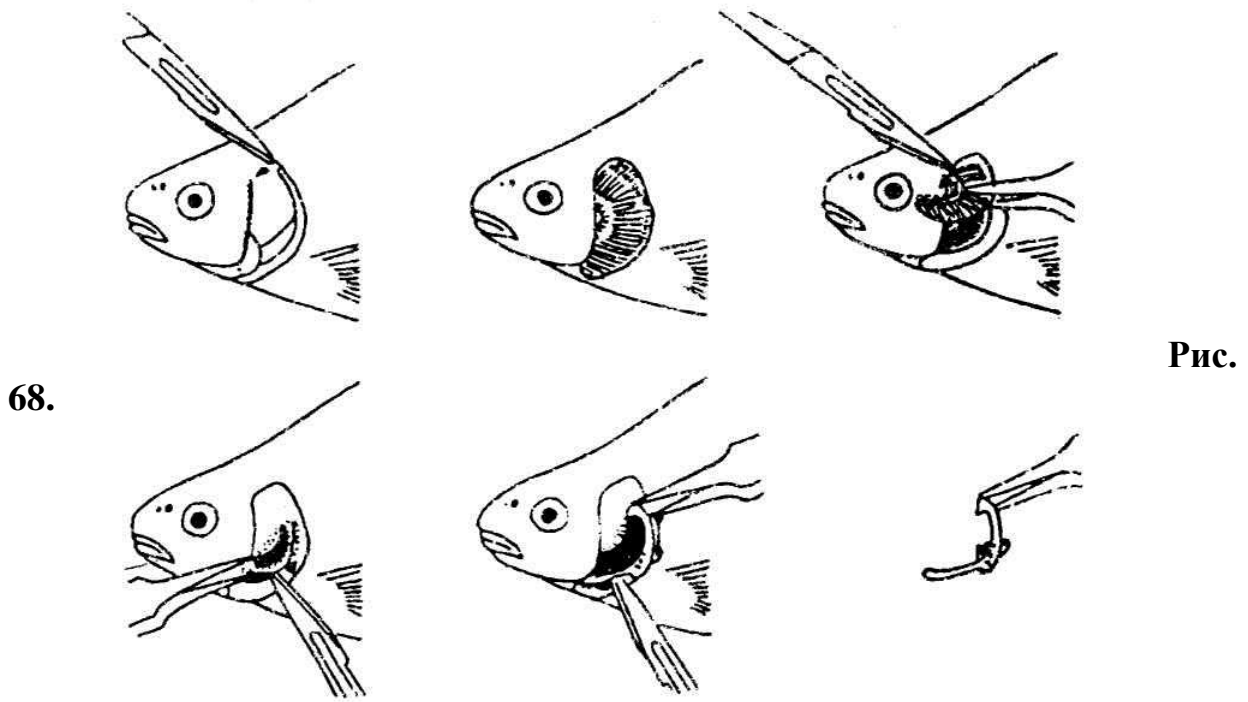
1 – емаль; 2 – дентин;
3 – порожнина зуба;
4 – цементуючий матеріал
(за Шерманом І. М.,
Пилипенком Ю. В., 1999 р.;
Мельником О. П. та ін., 2008 р.)

Слиз, виділюваний клітинами ротової порожнини й глотки, не містить травних ферментів і лише полегшує проковтування їжі.

У глотці є щілини відповідно до кількості зябрових дуг. Втратам їжі через них перешкоджають зяброві тичинки, які в більшості риб слугують як компонент або елемент системи живлення. На останній зябровій дузі в деяких риб (бентосоїдних – коропів, деякі камбалові, губанові) розвиваються міцні глоткові зуби, які обробляють харчову грудку, (розминаючи, частково перетираючи, ущільнюючи та віджимаючи (Додаток 1.4.2). Глоткові зуби бувають однорядні, дворядні і трирядні. Вони можуть слугувати важливою систематичною ознакою у коропових риб, якщо здійснити процес їх видалення (рис. 68).

У риб у ротовій порожнині справжній мускулистий язик відсутній, має місце складка слизової оболонки, підтримувана непарним хрящовим або кістковим елементом під'язикової дуги – копулою.

За глоткою йде короткий мускулистий *стравохід*, що переходить у шлунок (у шлункових риб) або відразу в кишечник (у безшлункових риб). Зі стравоходу, точніше відразу за ним, починається власне травна система.



68.

Рис.

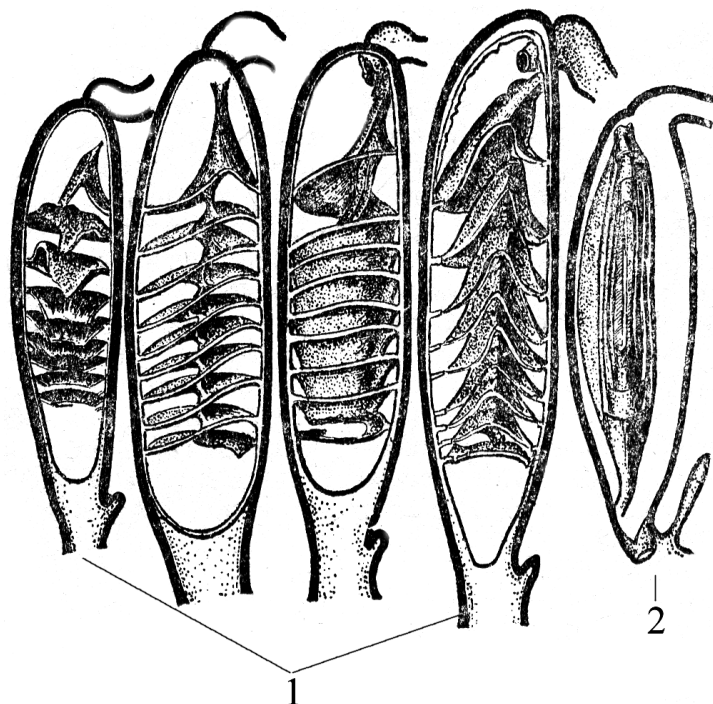
Видалення глоткових зубів у ляща
(за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Шлунок – об'ємне, мускулисте утворення різної форми. Найчастіше V-подібний (акули, скати, багато костистих риб (окунів тощо), у вигляді прямої трубки, що добре розтягується (сом, щука), мішкоподібно-округлий (осетрові, кефалі). У передній (початковій), найбільш об'ємистій частині шлунка (*кардіальній*) – починається хімічне переварювання їжі під впливом *пепсину* в дуже кислому середовищі, що формує виділювана соляна кислота (кислотність підвищується з 6-7 до 2,2-3 рН). У задній частині шлунку й початковій частині кишечника кислотність знижується, і обробка вже частково перетравленої їжі здійснюється за допомогою ферментів *трипсину*, *ерипсину* тощо, які перетравлюють білки, жири й вуглеводи.

У шлункових риб за шлунком іде тонкий короткий кишечник (тонка кишка), сюди відкриваються протоки жовчного міхура й підшлункової залози. У багатьох риб (як шлункових, так і безшлункових) у початковій частині кишечника розташовані сліпі вирости – *пілоричні придатки* (їх немає в коропових, сомових, щукових та ін.). Вони збільшують всмоктувальну поверхню, виділяють травні ферменти, починають всмоктування перетравленої їжі. Їх кількість є різною: піщанка – один, окунь – три, лососеві – від 180 до 400, багато їх в оселедців, кефалей.

За тонким кишечником розташовується об'ємний довгий *товстий кишечник*, де завершується травлення і всмоктування їжі. У деяких риб (хрящові, осетрові, дводишні, кистепері, багатопері) процес всмоктування полегшується *спіральним клапаном* (рис. 69).

Рис. 69. Спіральні клапани (складки) хрящових риб:



1 – різні види скатів; 2 – акула-молот
(за Мельником О. П. та ін., 2008 р.)

Кишкова трубка закінчується короткою *прямою кишкою*, якою неперетравлені залишки надходять до анального отвору. У деяких риб (хрящові, дводишні) пряма кишка закінчується *клоакою*, що відкривається назовні клоакальною щілиною.

У *безшлункових риб* травна трубка представлена тільки кишечником, що має різну товщину. Його підрозділяють на: *передній*, *середній* і *задній* відділи.

У таких риб пепсин не виділяється, а його функції виконує трипсин, виділюваний переднім відділом кишечника.

Робоча поверхня травної трубки збільшується за рахунок спірального клапана в риб, що мають короткий кишечник, з його відсутністю в більш досконалих за будовою риб з'являються пілоричні придатки або збільшується довжина харчової трубки.

Відносна довжина харчової трубки (стосовно довжини тіла) залежить від харчового раціону: коротша вона в хижих риб (приблизно 0,7 довжини тіла в судака, окуня; 1,2 – у щуки) і значно довша у видів, що харчуються переважно збіднілою перетравлюваною рослинною їжею (карась – 2 довжини тіла; короп – 3; білий амур – 8-10; білий товстолобик – 15-17).

Печінка. У хрящових риб вона трилопатева, велика (14-20%, а у деяких акул до 25% від маси тіла), містить дуже багато жирів (у деяких акул до 70% від всієї маси печінки, у скатів – до 60%). Печінка – це сховище енергетичних резервів і гідростатичний орган. У печінці хрящових накопичуються вітаміни,

особливо багато вітаміну А. У печінці риб накопичується також й тваринний крохмаль – *глікоген*.

У кісткових риб печінка порівняно менших розмірів і становить усього 1-5% від маси тіла. Вона велика тільки в тріскових (5-8%). У всіх видів добре розвинений жовчний міхур.

Підшлункова залоза у всіх риб не компактна й у вигляді окремих часточок розкидана уздовж кишечника.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Особливості травної системи круглоротих.
2. Особливості травної системи хрящових риб.
3. Особливості травної системи хрящових ганоїдів.
4. Особливості травної системи кісткових риб.
5. Назвіть всі органи травної системи.
6. Які залози пов'язані з травною системою?
7. Назвіть відділи травного тракту окуня, минька, щуки і сазана.
8. Які види риб (щука, сазан, миньок, окунь) мають шлунок, а у яких він відсутній?

1.5.5. Виділення та водно-сольовий обмін рибоподібних і риб

На відміну від інших, більш досконалих за будовою хребетних, видільна система рибоподібних і риб дуже примітивна. Основним структурним елементом видільної системи є *нирка (renes)*.

У зародковому стані у всіх риб і рибоподібних формуються й функціонують парні *головні нирки*, або *переднирки (пронефрос)* (рис. 70а). У процесі ембріогенезу за ними розвиваються тулубні нирки, які починають працювати на личинкових стадіях розвитку. Переднирка поступово редукується й зберігається в робочому стані в дорослих особин тільки у деяких систематичних груп риб (коропові, атерінові, бичкові, кефалеві).

У дорослих рибоподібних і риб нирка парна й представлена двома розпушеними стрічкоподібними утвореннями, що розташовані уздовж хребта, майже вздовж усієї порожнини тіла. Має зовнішній вигляд темно-червоних, бордових утворень. Це так звана *тулубна нирка*, або *мезонефрос* (рис. 70б,в,д).

Нирка являє собою ефективний фільтрувальний апарат завдяки наявності спеціалізованих утворень (мальпігієвих тілець, мерехтливих війок). Тут здійснюється звільнення венозної крові від продуктів метаболізму. Венозні судини розгалужуються на густу мережу капілярів, утворюючи так звану ворітну систему нирок. Нирки одержують і артеріальну кров нирковими артеріями, за рахунок якої здійснюється забезпечення структурних елементів нирок поживними речовинами й киснем. Передня частина нирок у багатьох риб виробляє кров'яні тільця. Очищена в нирках кров веною транспортується до серця.

У задній частині права й ліва нирки зливаються. Відфільтровані із крові продукти обміну, сечовина, сечова кислота разом з водою стікає нирковими каналцями у *сечоводи (ureter)* і далі – *сечовий міхур (vesira urinari)* (рис. 70г). Сечоводи – це парні канали, що йдуть уздовж нирок у їх основі (якщо акуратно зняти захисну плівку із нирок, вони добре помітні на темно-червоному тлі). У кінцевій частині сечоводів у рибоподібних (міноги) на виході утворюється сечостатевий *синус* із відводом по боках стінок. У ці отвори надходять статеві продукти і разом із сечею виводяться назовні (рис. 71а).

На відміну від міног, у кінцевій частині сечоводів риб (наприклад, щука) утворюється сечовий міхур. Від останнього відходить непарна протока, що відкривається назовні сечостатевим отвором за *анусом* в самців більшості костистих риб; або в *анальний отвір* у самок костистих риб і в самців оселедцевих, лососевих, щукових; чи у *клоаку* в хрящових риб (рис. 71б).

Маса обох нирок у риб коливається від 0,5 до 0,7 % від маси тіла.

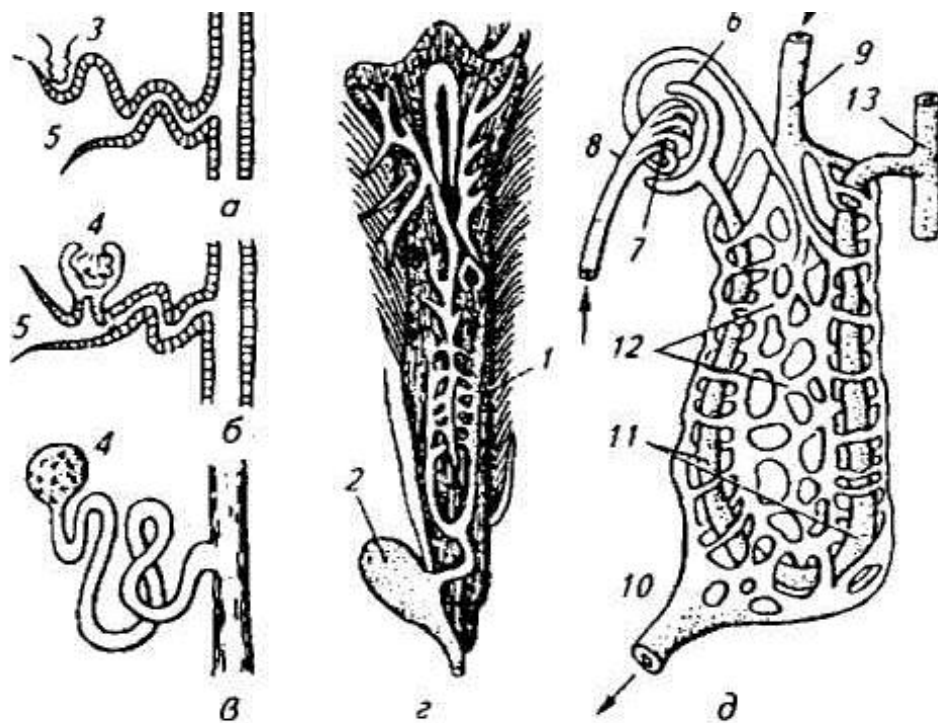


Рис. 70. Нирка форелі і схема ниркових канальців риби

(а – головна нирка; б, в, д – тулубна нирка; г – нирка форелі):

1 – сечоводи; 2 – сечовий міхур; 3 – зовнішній клубочок; 4 – мальпігієве тільце; 5 – лійка; 6 – капсула; 7 – судинний клубочок; 8 – спинна аорта; 9 – ворітна вена нирок; 10 – ниркова вена; 11 – ниркові канальні; 12 – венозні синусоїди; 13 – збиральна трубка (за Мельником О. П. та ін., 2008 р.)

Крім видільної функції, нирки відіграють суттєву роль у водно-сольовому обміні риби, що відомий як процес осморегуляції.

Осморегуляція – сукупність різної складності фізико-хімічних процесів, що забезпечують підтримку відносної сталості осмотично активних речовин, які підтримують внутрішній тиск внутрішніх рідин (крові й лімфи) рибоподібних і риби. Простіше кажучи, осморегуляція – це процес підтримки необхідного осмотичного тиску внутрішнього середовища гідробіонтів.

Існує два типи реакції відносно осморегуляції, за якими розрізняють дві групи водних тварин:

а) *пойкілоосмотичні гідробіонти* – осмотично лабільні, осмотичний тиск внутрішніх рідин яких змінюється залежно від осмотичних властивостей навколишнього середовища (рибоподібні);

б) *гомойосмотичні гідробіонти* – осмотично стабільні, в разі зміни зовнішнього середовища осмотичний тиск їхніх внутрішніх рідин залишається відносно постійним. До гомойосмотичних гідробіонтів відносять риби.

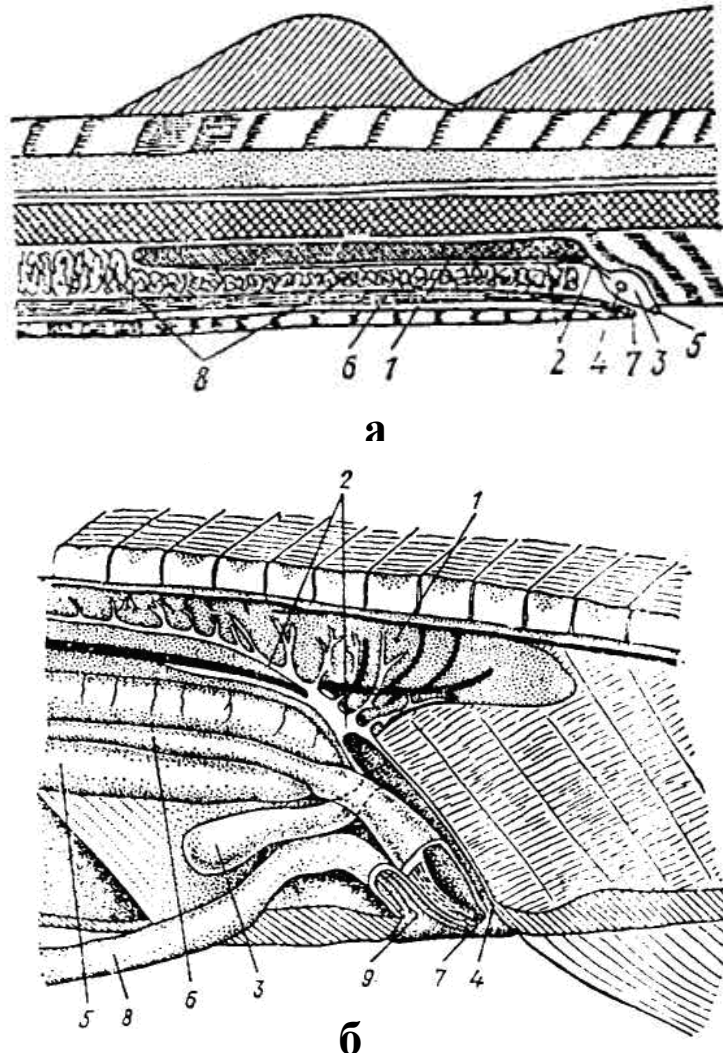


Рис. 71. Поздовжній розріз задньої частини тулуба рибоподібних і риб:
 а – міноги (1 – мезонефрична нирка; 2 – сечовід; 3 – сечовий синус; 4 – статева пора;
 5 – сечостатевий сосочок із сечостатевим отвором; 6 – шлуночок;
 7 – анальний отвір; 8 – статева залоза); б – самця щуки (1 – нирка; 2 – сечовід;
 3 – сечовий міхур; 4 – зовнішній сечовий отвір; 5 – сім'яник; 6 – сім'япровід;
 7 – зовнішній статевий отвір; 8 – кишечник; 9 – анальний отвір)
 (за Мельником О. П. та ін., 2008 р.)

За осмотичним тиском риб також необхідно розділити на дві групи (переважно це стосується прісноводних і морських):

а) *гіперосмотичні риби* – підтримуючі більш високу концентрацію осмотично активних речовин у рідинах внутрішнього середовища, порівняно із навколишнім середовищем. Маючи гіпертонічну кров і лімфу, за рахунок більшої кількості солей, забезпечують більш високий осмотичний тиск внутрішнього середовища стосовно тиску зовнішнього середовища.

До цієї групи відносять прісноводних кісткових й хрящових риб. У прісноводних риб осмотичний тиск становить 6-6,6 атм, що еквівалентно

солоності 6-7‰; у хрящових – 22-25 атм, що еквівалентно солоності до 30 проміле.

б) *гіпоосмотичні риби* – підтримують більш низький осмотичний тиск рідин тіла, чим у навколишнім середовищі. Маючи гіпотонічну кров і лімфу, забезпечують більш низький осмотичний тиск внутрішніх рідин стосовно тиску зовнішнього середовища. Такими є морські кісткові риби, осмотичний тиск яких складає 7,8-8,5 атм, що еквівалентно солоності 7-9 проміле.

У рибоподібних (пойкілоосмотичних) порожнинні рідини мають тиск рівний тиску навколишнього середовища. Якщо змінюється солоність води, внутрішній тиск регулюється змінами вмісту неорганічних солей і сечовини в крові, зміною об'єму виділюваної сечовини.

У хрящових риб (гомойосмотичних і гіперосмотичних) – підтримування високого осмотичного тиску внутрішнього середовища відбувається за рахунок підвищенням вмісту неорганічних солей (до 50% осмотичного тиску), а залишкова частина тиску підтримується концентрацією сечовини, що досить токсична, і триметиламіноксидом.

Механізм утримання токсичних речовин у крові хрящових риб ще мало вивчений: вважається, що певну буферну роль тут відіграють солі важких металів, концентрація яких у їхньому тілі відносно дуже висока). Порушенню соле-сечової рівноваги в тілі хрящових перешкоджає ректальна залоза (пальцеподібний порожній виріст прямої кишки), орган сольового обміну, що видаляє надлишок солей.

У кісткових (гомойосмотичних) прісноводних (гіперосмотичних) риб вода постійно насичує тіло через шкірні покриви й зябра, з їжею (рис. 72а). Разом з водою надходить незначна кількість солі. Риbam загрожує перенасичення водою, вони мають були б роздутися як кульки. Але у прісноводних риб активно працює фільтраційний апарат нирок, які в них добре розвинені. Продукується велика кількість сечі (50-300 мол/кг маси тіла риби за добу). Концентрація солей у внутрішніх рідинах підтримується шляхом виведення їх у нирках із водою, що надходить усередину, з їжі в травному тракті, і поглинанням солей зябрами із зовнішнього середовища.

У морських кісткових риб (гомойосмотичних і гіпоосмотичних) морська вода начебто б стискає їх, риbam загрожує "висихання" внаслідок втрат води крізь шкіру й зябра (рис. 72б). Для заповнення цього дисбалансу, морські риби змушені пити морську воду (40-200 мол/кг від маси тіла за добу). Але при цьому виникає інша проблема – з морською водою надходять надлишки солі. Для їхнього видалення функціонують спеціалізовані солевидільні клітини в зябрах. Частина солей видаляється з каловими масами. Морські риби виділяють відносно малу кількість сечі (2-20 мол/кг від маси тіла за добу).

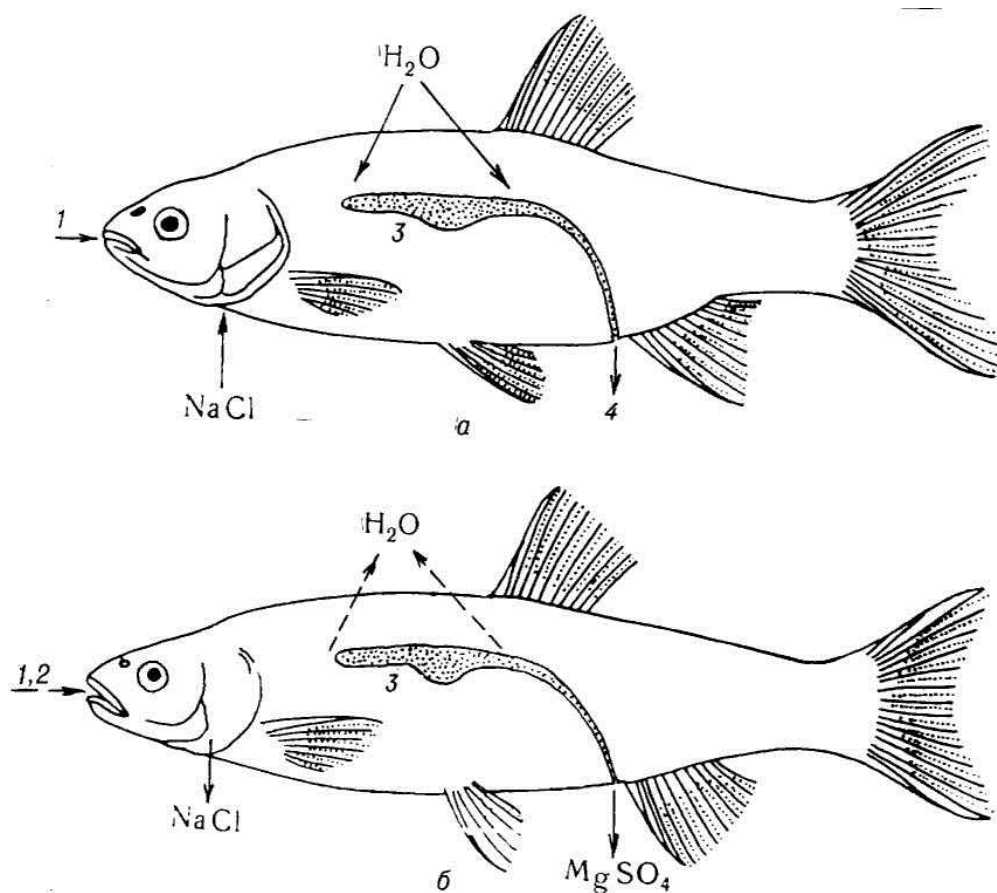


Схема осморегуляції у риби

(а – прісноводної, б – морської): 1 – пожива; 2 – морська вода;
3 – нирка; 4 – гіпотонічна сеча (за Івановим О. О., 2003 р.)

Особливе значення осморегуляція має в прохідних риб, у яких відбувається зміна одного механізму осморегуляції на іншій. Однак деякі види прохідних риб не можуть повністю перебудувати свій механізм осморегуляції на фізіологічному рівні, що є однією із причин їхньої загибелі після нересту (моноциклічність).

Розглянуті механізми осморегуляції дозволили кістковим риbam, особливо костистим широко освоїти прісні й солоні водойми. Хрящові риби, утримуючи в організмі солі й сечовину, ефективно адаптувалися до морського середовища, але практично не освоїли прісних вод.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Будова видільної системи круглоротих.
2. Будова видільної системи хрящових риб.
3. Будова видільної системи осетрових риб.
4. Будова видільної системи кісткових риб.
5. Осморегуляція та її значення для риб.
6. Особливості водно-сольового обміну у пойкилоосмотичних круглоротих.
7. Особливості водно-сольового обміну у гіпо- і гіперосмотичних риб.

1.5.6. Органи відтворення рибоподібних і риб

Як і у всіх багатоклітинних організмів, у риб не кожна клітина може дати початок новому організму, а тільки ті клітини, які розвиваються в так званих статевих залозах або органах розмноження. статеві органи слугують одній меті – відтворенню нащадків і збереження виду.

У ході вивчення статевих органів рибоподібних і риб можна виділити ніби дві відмінні одна від одної проблеми:

- будова й функціонування *статевих залоз* майже у всіх рибоподібних і риб однакова;
- будова системи *статевих проток* рибоподібних і риб дуже різноманітна.

Розвиток статевих залоз. Розвиток і закладання статевих залоз відбувається в рибоподібних і риб ще на стадіях зародкового розвитку. Статеві клітини відокремлюються на ранніх стадіях дроблення й потім переміщуються в епітелій, що вистилає порожнину тіла. Статеві клітини більші за розмірами і округлі за формою – помітно відрізняються від навколишніх епітеліальних, циліндричної форми, клітин. Певний час вони перебувають у стадії спокою. Потім шляхом поділу як статевих, так і епітеліальних клітин утворюються парні набрякання стінок порожнини тіла. У мірі росту й розвитку риби вони виявляються підвишеними на брижах усередині порожнини тіла й, розростаючись, формують статеві (*генітальні*) складки, що являють собою у самок і самців (стерлядь) округлі тяжі блідого кольору, які тягнуться уздовж кишечника (рис. 73).

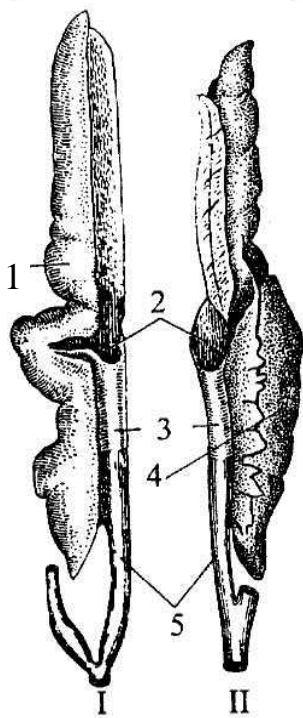


Рис. 73. Статеві органи самця (I) і самки (II) стерляді:
1 – сім'яник; 2 – лійка яйцепроводу;
3 – сім'япровід і яйцепровід; 4 – яєчник;
5 – сечостатевий канал (за Мельником О. П. та ін., 2008 р.)

Усередині статевих складок первинні статеві клітини (*ооцити*) обростають сполучною тканиною й розпадаються на окремі округлі ділянки клітин чи на комплекси клітин – їх називають *фолікули*.

У фолікулах самок утримується велика яйцеклітина, навколо якої перебуває безліч дрібних клітин (фолікулярний епітелій), що бере участь у живленні статевої клітини, утворенні яйцевої оболонки, ймовірно, у секреторній діяльності статевих залоз.

У самок рибоподібних і риб існує так званий річний цикл дозрівання ооцитів, який має

гістологічні і морфологічні відмінності у риб з одночасним та порційним ікрометанням (рис. 74а,б).

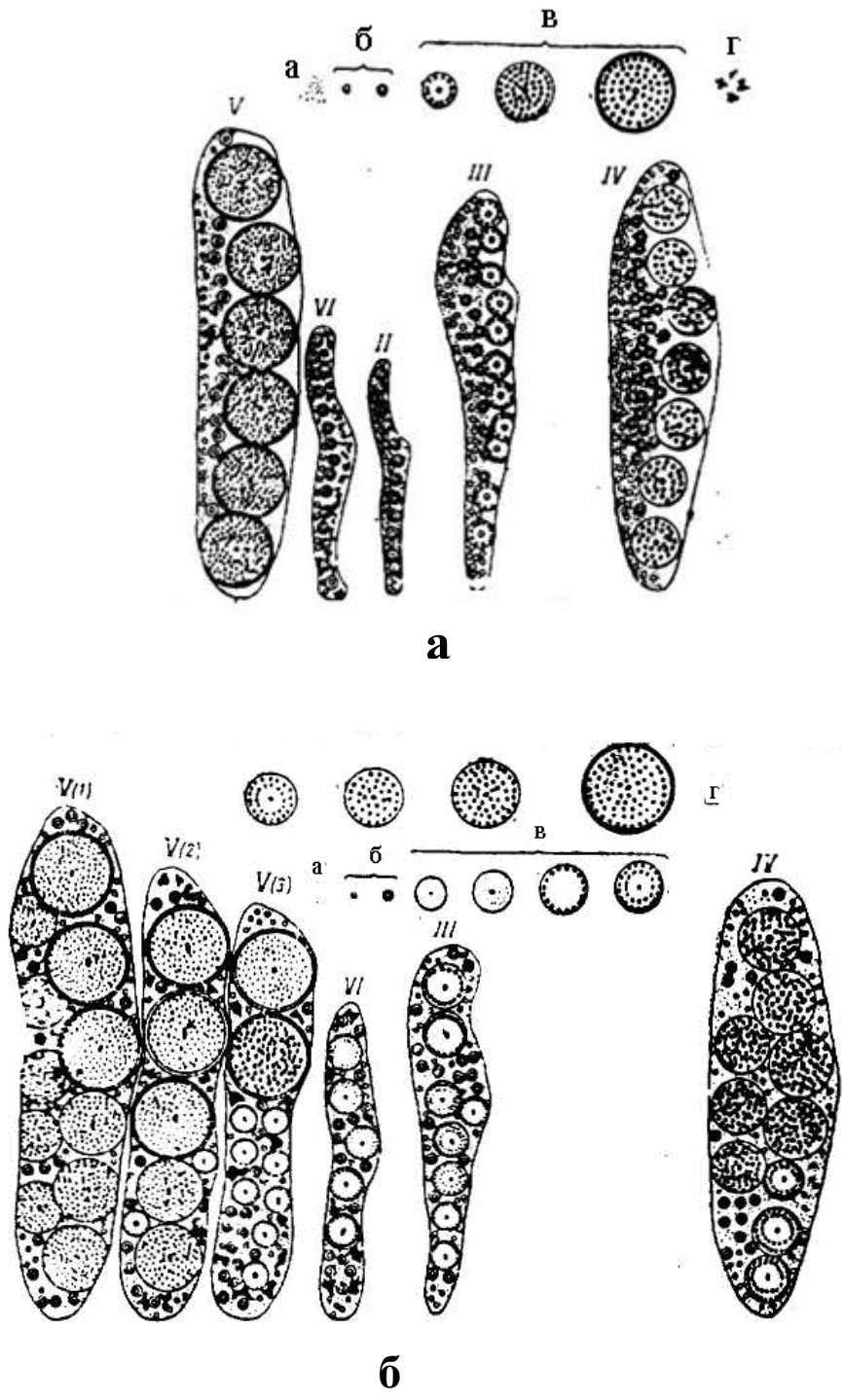


Рис. 74. Річний цикл овоцитів у риб
 (а – з одночасним ікрометанням; б – із порційним ікрометанням):
 а – ооцити синаптенного шляху; б – ооцити фаз малого росту; в – ооцити фаз великого росту; г – порожні фолікули (за Дрягіним П. О., 1952 р.)

Жіночі статеві залози називаються *яєчниками* або гонадами, які містять яйця – ікринки (Додаток 2.3.2).

Жіночі статеві залози (яєчники) є трьох типів:

- а) *закритого типу* з центральною порожниною (рис. 75а, I);
- б) *закритого типу* з бічною порожниною (рис. 75а, II);
- в) *відкритого типу* (рис. 75а, III).

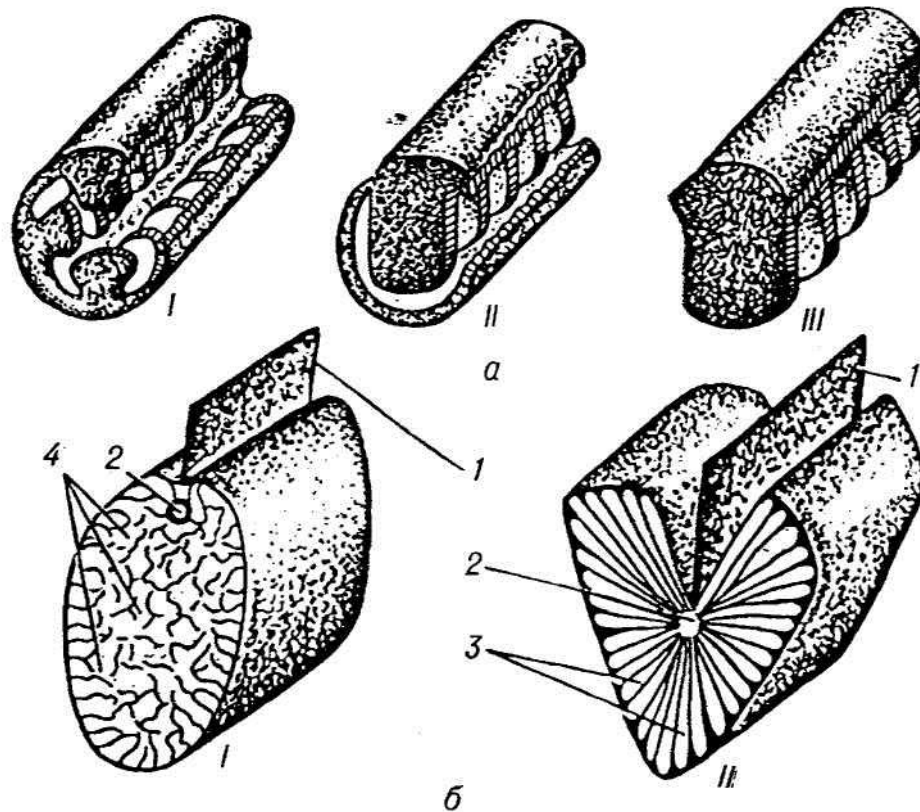


Рис. 75. Будова яєчників і сім'яників риб:

- а – яєчники (I – закритого типу з центральною порожниною; II – закритого типу з бічною порожниною, частину стінки вирізано; III – відкритого типу);
- б – сім'яники (I – циприноїдного або ацинозного типу; II – перкоїдного або радіального типу): 1 – мезорхій; 2 – сім'япровід; 3 – сім'яні канали; 4 – ампули (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Чоловічі статеві залози називаються *сім'яниками*. Сім'яники спочатку мають таку ж фолікулярну будову, як і гонади самок (на початку розвитку практично не можливо визначити, чи буде це чоловіча або жіноча статеві залоза).

У статевих залозах на ранніх стадіях розвитку виявляється два види статевих клітин – великі й дрібні. Припускають, що перші дають початок жіночим, а другі – чоловічим статевим залозам (перевага в розвитку тих або інших визначає чоловічу або жіночу особину). У ході розвитку сім'яника клітини активно діляться, формуючи численні клітинні скупчення, у яких утворюється сім'яникова рідина. У такий спосіб відбувається формування *сім'яникових пухирців*. Клітини, відсунуті на периферію цих пухирців, посилено ділячись, дають початок чоловічим статевим продуктам – *сім'яниковим тільцям, або сперматозоїдам* (Додаток 2.3.2). Насінні пухирці, зростаючись разом, дають початок *сім'яниковим каналцям*.

За розташуванням сім'явивідних каналців сім'яники костистих риб розділяють на дві групи: *ціпріноїдні* або *ацинозні* (коропові, оселедцеві, лососеві, сомові, осетрові) і *перкоїдні*, або *радіальні* (окуневі, колючкові).

Ціпріноїдні – сім'яні каналці галузяться в різних площинах без певної системи. Вивідна протока міститься у верхній частині сім'яника, його краї закруглені. Сім'яник на поперечному розрізі має фолікулярну будову (див. рис. 75б, I).

Перкоїдні – сім'яні каналці тягнуться від стінок сім'яника радіально, вони прямі, вивідна протока розташована в центрі сім'яника. Сім'яник на поперечному зрізі має трикутну форму (див. рис. 75б, II).

Зазвичай, чоловічі статеві залози зростаються зі своїми протоками, водночас як гонади відділені від проток, які називають *яйцепроводами*.

Будова жіночих статевих залоз у всіх рибоподібних і риб подібна у своїй основі з невеликими варіаціями (рис. 76).

Статеві органи круглоротих, на відміну від риб, побудовані просто – статева залоза в них непарна, тоді як у риб – парна.

У рибоподібних спостерігається найпримітивніша статева система.

У круглоротих статева залоза непарна, часточкової будови, статевих проток немає, розташована над кишечником. Статеві продукти міног потрапляють через розриви стінки гонад у порожнину тіла, а потім у сечостатевий синус і виводяться назовні крізь генітальні пори, розташовані на стінках сечостатевого синуса. Міноги – роздільностатеві. Запліднення у міног зовнішнє.

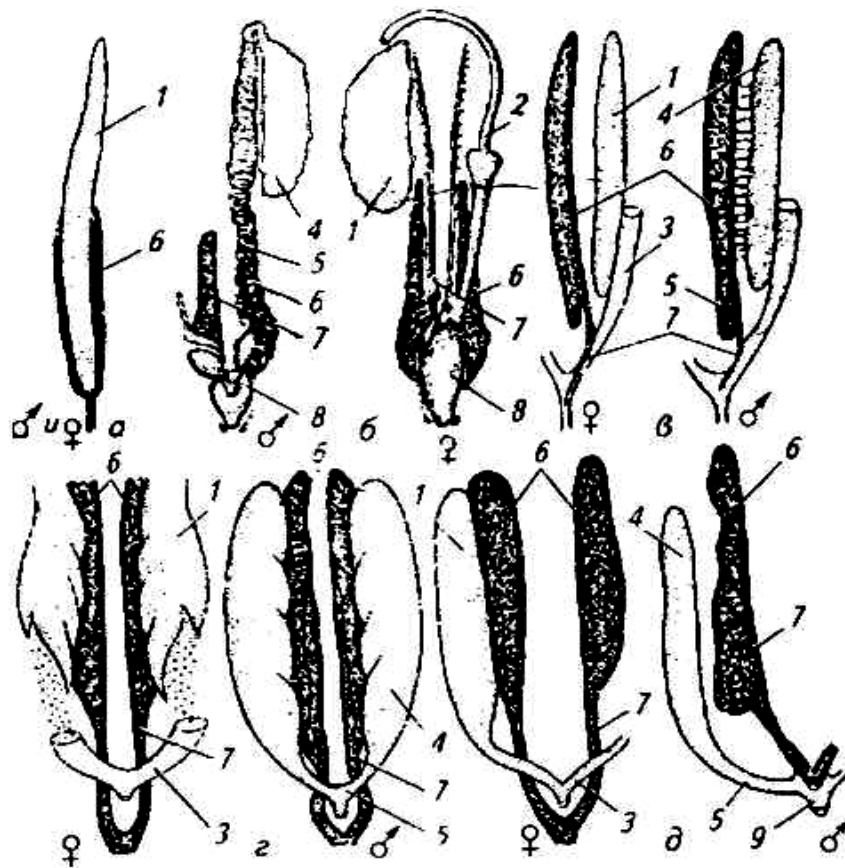


Рис. 76. Будова статевої системи різних риб

(а – мінога; б – акула; в – осетер; г – лосось; д – сазан):

1 – яєчник; 2 – яйцепровід; 3 – вторинний яйцепровід; 4 – сім'яник;
 5 – сім'япровід; 6 – нирка; 7 – сечопровід; 8 – клоака; 9 – сечостатеви́й синус
 (за Івановим О. О., 2003 р.)

Міксин вважають гермафродитами, але це явище в них тимчасове. З настанням статевої зрілості в них відбувається диференціювання статі. Зрілі статеві продукти виводяться також крізь генітальні пори.

У деяких видів риб відбувається часткове або повне злиття гонад у непарну одну (окунь, тріска, бельдюга). У них можливий асиметричний розвиток гонад, коли одна більша за іншу.

Гонада нагадує мішкоподібне утворення, усередині якого розташована густа мережа яйценосних пластинок, до яких кріпляться фолікули. Основу пластинок становлять з'єднувальні-тканинні тяжі, уздовж яких тягнеться мережа кровоносних судин. Повністю розвинена статеві залоза, що містить готові до запліднення ікринки, займає значну частину порожнини тіла, у деяких костистих до 1/5 маси їх тіла.

Сім'яники в примітивних риб і рибоподібних зберігають свою фолікулярну будову, у костистих риб складаються з сім'яних каналців. Статеві протоки, що зазвичай являють собою видозмінені первиннопорожнинні каналці й частини видільних органів, у різних риб мають різну будову.

У хрящових риб статеві залози парні. Сім'яники зберігають фолікулярну будову і своїми сім'явивідними каналцями пов'язані з переднім відділом нирок. Вольфів канал є в такий спосіб і каналом, що проводить сім'я. Вольфів канал на задньому кінці утворює розширення – *сім'яний мішок*, що відкривається в клоаку. Акулам і скатам властиво внутрішнє запліднення і тісний зв'язок статевої половою й видільної систем. Хрящові риби народжують живих особин або відкладають великі яйця з добре сформованим зародком.

Роль яйцепроводів в акул і скатів виконує Мюллерів канал. Випадаючи з яєчників у порожнину тіла, дозрілі яйця надходять у розширену частину Мюллерового каналу і обволікаються в ньому білковою оболонкою. У наступному відділі – роговою оболонкою (краще розвинутою у яйцекладних акул і скатів). Задній відділ Мюллерового каналу розширюється і отримав назву матки, у якій відбувається розвиток зародка.

У зв'язку із внутрішнім заплідненням у самців хрящових риб утворюється спеціальний копулятивний орган (*птерігоподій*) – із видозмінених, збільшених у розмірах, променів черевних плавців, в оснащених спеціальним жолобком.

Статеві залози у вищих костистих риб зазвичай парні. Вони розташовуються з правого й лівого боків, з'єднуючись наприкінці, переходять у невеликий канал, що відкривається зовні загальним сечостатевим отвором, розташованим за анальним.

У більшості костистих риб запліднення яйцеклітини зовнішнє. Оболонки ікринок (яець) самок (пічкур, плітка, плоскирка) складаються з ворсинок, радіально покресленої і студенистої оболонок, які відрізняються у різних видів риб: пічкур, плітка, плоскирка, карась, чехоня, осетер (рис. 77). Проникнення сперматозоїда до статевої клітини відбувається через отвір в її оболонці – *мікропіле* (рис. 78).

Дуже рідко зустрічається внутрішнє запліднення (ряд Коропозубоподібні). У них розвиваються зовнішні статеві органи у вигляді збільшених перших променів анального плавця – *гоноподія*.

У багатьох рибоподібних і риб у дорослому стані наявні або з'являються під час нересту вторинні статеві ознаки: перлівний висип, видозміна плавців тощо (Додаток 2.3.1).

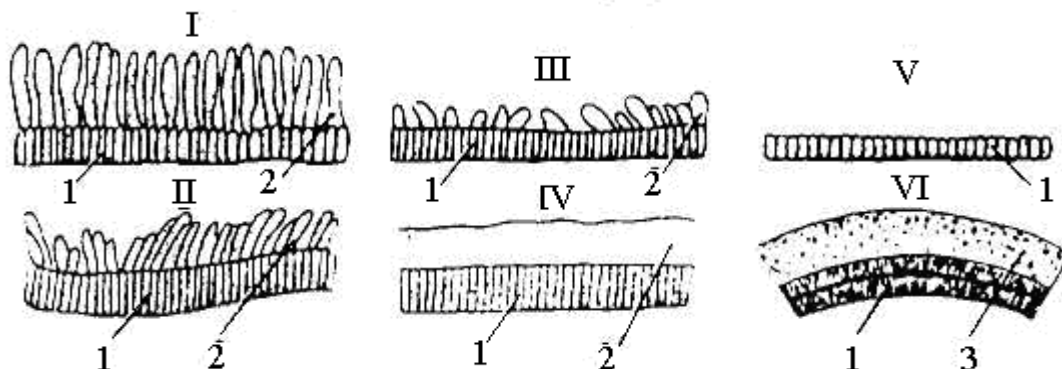


Рис. 77. Оболонки ікринок (яєць) самок риб:

(I – пічкур; II – плітка; III – плоскирка; IV – карась; V – чехоня; VI – осетер):
1 – радіальнопокреслена оболонка; 2 – ворсинки; 3 – студениста оболонка
(за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

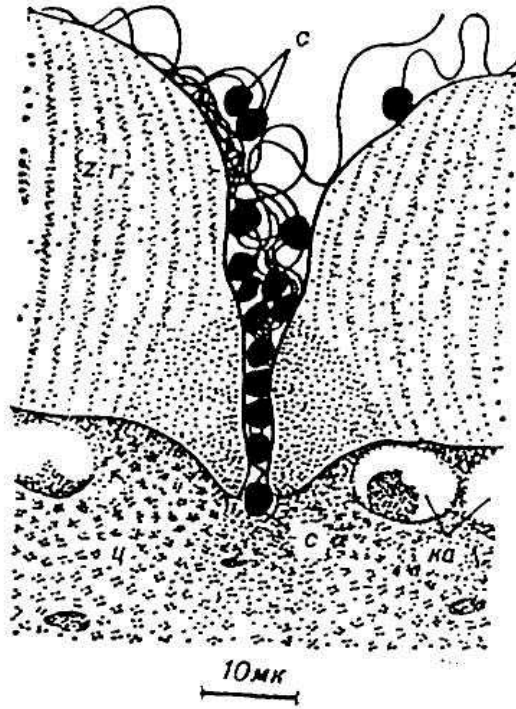


Рис. 78. Мікропіле яйця форелі:

ка – кортикальні альвеоли яйця;
ц – цитоплазма; с – сперма тозоони
(за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Великій групі видів риб властиві спеціальні утворення, за допомогою яких здійснюється відкладання і виношування ікри, піклування про потомство, а саме: черевна сумка морської голки, морського коника, яйцеклад гірчака (Додаток 2.3.5).

Більшість риб є роздільно-статевими, але іноді зустрічається й гермафродитизм, тобто знаходження в однієї особини як чоловічих, так і жіночих статевих залоз. Таке спостерігається в морських окунів *Sekkanus scaribe*, родини *Sparidae* і інші. У такому випадку обидві залози функціонують одночасно, що супроводжується почерговим пере-творенням особини із самки в самця й навпаки. Самозапліднення найчастіше запобігається завдяки асинхронності розвитку статевих залоз у цих особин. Це явище прийнято вважати несправжнім гермафродитизмом.

Але є види, у яких здійснюється дуже швидко (протягом декількох хвилин) перетворення статі – так звана *реверсна* взаємозаміна статі. У представників роду *Sekkenus* під час шлюбної гри особини почергово змінюють стать. За відсутності партнера в морських окунів можливо навіть самозапліднення: спочатку виділяється ікра, а потім ціла хмарина сперми.

Своєрідною формою гермафродитизму є формування двостатевої гонади (вентральна частина розвивається як сім'яник, дорсальна – як яєчник). Дозрілі особини першу частину статевозрілого життя функціонують як самці, а другу – як самки. До того ж "сім'яникова" частина залоз деградує, а яєчник розростається.

У деяких родин (оселедцеві, лососеві, коропові, окуневі та ін.) час від часу спостерігається *випадковий гермафродитизм*, втім він буває як *двобічним (двостороннім)*, коли чоловічі і жіночі статеві елементи розвиваються як із правого, так і з лівого боків, так і *однобічним (одностороннім)*, коли з однієї сторони розвиваються чоловіча, а іншої – жіноча залоза.

Явище гермафродитизму пояснюється тим, що статева залоза рибоподібних і риб зберігає індіферентність і спочатку не надає переваги розвитку елементів однієї статі.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Загальна будова і функції статевої системи рибоподібних і риб.
2. Органи розмноження у хрящових риб, їх особливості.
3. Органи розмноження кісткових риб.
4. У яких риб яєчник непарний?
5. У чому виражаються первинні і вторинні статеві ознаки, наведіть прилади.
6. Які ооцити присутні в річному циклі самок риб?
7. Що таке яєчники закритого і відкритого типу?
8. За якими ознаками самців риб розділяють на ціпріноїдний та перкоїдний типи?
9. Які складові будови оболонок ікринок риб?
10. Що таке мікропіле?

Розділ II

СПОСІБ ЖИТТЯ (ЕКОЛОГІЯ Й ЕТОЛОГІЯ)

РИБОПОДІБНИХ І РИБ

Загальні поняття. Біологічна наука єдина, але досить багатопланова і розподіляється на декілька дисциплін, з яких морфологія вивчає будову організмів, систематика – їхню природну систему, фізіологія – функції органів і цілком організму, екологія – спосіб життя. Екологія риб представляє основний розділ загальної іхтіології, що орієнтований на вивчення характеру динаміки популяцій риб, внутрішньовидових (зграї, косяки, колонії) і міжвидових угруповань, розподілу, міграцій, ритму живлення, харчових взаємин, розмноження та іншого. Екологія досліджує добовий, сезонний і життєвий цикл риби, специфіку й особливості її взаємозв'язків з абіотичними й біотичними факторами середовища.

Організм і середовище представлені системою взаємозв'язків, серед яких виділяють абіотичні й біотичні взаємозв'язки, взаємообумовлені і досить динамічні, що визначають явища динамічної рівноваги.

Абіотичні фактори середовища водних екосистем базуються на гідрології, фізико-хімічних особливостях води й зумовлені природними або антропогенними визначальниками.

Біологічні фактори середовища водних екосистем мають іншу природу й зумовлені флорою й фауною, що водиться в конкретних водоймах або в їх досить виражених локальних акваторіях. До того ж біотичні взаємини, на відміну від абіотичних підрозділяються на міжвидові й внутрішньовидові, що особливо мають значення для риб.

Міжвидові біологічні взаємини найбільш яскраво проявляються у зв'язку з кормовими організмами, хижаками, збудниками інфекційних і інвазійних захворювань, нерестовими субстратами, внутрішньовидові – обумовлені взаєминами між статевими і різновіковими групами, батьківськими організмами й потомством.

Зупиняючись на теоретичних аспектах сучасної екології риб, необхідно відзначити, що в їх основі лежить принцип, що будь-яка особина, будь-якого виду, популяції, нормально живе й функціонує у своєму конкретному, у деяких випадках, досить специфічному середовищі, поза взаємодією з яким існування неможливе. Однак не слід забувати про те, що специфіка живого організму визначає його здатність адаптуватися до дещо динамічних умов навколишнього середовища, а це у свою чергу забезпечує його існування й розвиток.

Взаємини конкретної особини певного виду з окремими елементами біотичних і абіотичних параметрів середовища не відбуваються ізольовано. Цей процес являє собою нерозривну і єдину систему взаємозв'язків.

До того ж необхідно досить гнучко представляти про те, що визначальні зв'язки існування особини (провідні або лімітуючі) не є постійними. Ці зв'язки закономірно змінюються особливо за зміни етапів розвитку риб.

Таким чином, очевидно, що характер взаємин виду з навколишнім середовищем досить специфічний, більше того різні особини одного виду в межах ареалу характеризуються досить специфічними взаєминами.

Розглядаючи питання екології риб, необхідно оперувати конкретними визначеннями, маючи точні подання про зміст цих визначень і застосовуваних термінів. У цьому зв'язку нами покладено в основу запропоновані

Г. Нікольським (1974) основні загальні поняття, які використовуються в загальній екології і є досить коректними для застосування в екології риб.

Місцеперебування або *середовище перебування* (біотоп, станція перебування) – елемент або компонент, стосовно риб, гідросфери, де живе вид або популяція. Між мешканцями щодо локальних ділянок акваторії існують прямі пристосувальні відносини. Іншими словами середовище являє собою суму елементів зовнішнього світу в їхніх відносинах з організмом, популяцією, видом.

Умови життя (існування) – частки, окремі елементи середовища, які мають визначальне значення в конкретних зв'язках на рівні виду, популяції з навколишнім середовищем. Умови існування, що сформувалися, мають відносно стійкі зв'язки організмів виду з компонентами навколишнього середовища (окремими акваторіями). Їх розглядають як *нішу* або *загальну нішу*. Пропонується розуміти під власне нішею своєрідну специфіку відносин, що визначають єдність виду і його середовища.

Існує більше вузьке поняття – *спеціальна ніша*, що відбиває комплекс відносин риби з компонентами середовища у зв'язку з певною функцією організму.

Система спеціальних ніш зв'язаних між собою, утворює *загальну нішу*. При цьому взаємодія конкретних видів із середовищем має пристосувальний характер. Сам процес пристосування досить складний і багатоплановий. Він представлений специфічною системою структур, функцій і поведінкових реакцій окремих особин, популяцій і виду загалом, що забезпечує життя в межах певних умов. Пристосування, або явище пристосування не є загальним, воно достатньо конкретне й прив'язане до певного компонента середовища.

Пристосування – це властивість виду, що забезпечує його збереження й процвітання в конкретних умовах, умовах виникнення й фізіологічного розвитку. У цьому плані, мабуть, усі видоспецифічні особливості й властивості носять пристосувальний характер, забезпечуючи взаємодію організмів з факторами середовища перебування.

Популяція – сукупність особин одного виду риб із загальним генофондом, що протягом великої кількості поколінь населяють певний простір з відносно однорідними умовами перебування. Екологія стосовно риб вивчає спосіб життя видів, об'єднаних загальним поняттям іхтіофауна, яку представлено окремими популяціями конкретних видів у межах ареалу.

Сучасне рибне господарство висуває перед екологією риб, іхтіологією загалом, низку глобальних, перспективних і локальних оперативних проблем, від успішного рішення яких залежить благополуччя людства в планетарному масштабі.

Щоразу збільшуваний інтерес людства до екології – науки про біологічні системи надорганізованого рівня, її найтісніший зв'язок з актуальними проблемами сучасної цивілізації, серед яких домінують:

- загроза виснаження природних ресурсів;
- забруднення й отруєння середовища промислово-побутовими відходами;
- руйнування об'єктивно існуючих природних угруповань.

Найбільш видатний еколог XX століття Ю.Одум відзначав той факт, що екологія відносно молода область знань, становлення якої як науки може

бути віднесене до 1900 року. Він стверджує, що "...людина цікавилася екологією із практичної точки зору з найдавніших періодів своєї історії. У примітивному суспільстві кожний індивідуум, для того щоб вижити повинен був мати певні знання про навколишнє середовище, про сили природи, про рослини, про тварин, які його оточували. Фактично цивілізація виникла тоді, коли людина навчилася використовувати вогонь й інші засоби, що дозволяють їй змінювати середовище свого перебування. І тепер, якщо людство хоче зберегти свою цивілізацію, воно більш ніж коли має потребу в досить повних знаннях про навколишнє середовище, оскільки основні закони природи діють як і раніше, ріст населення й розширення можливостей впливу на середовище лише змінили їхнє відносне значення й ускладнили залежність людини від них".

Гідросфера планети становить 71% всієї площі, що представлена морями й океанами, близько 0,5% земної кулі представлено внутрішніми або континентальними водоймами. Максимальні глибини океанів досягають 11 км, а площі із глибинами понад 3 км становлять понад 50% загальної площі морських вод. Звідси очевидні розміри площ, на яких живуть риби.

Водойми, що мають довжину від південного й північного полюсів до екватора, розташовані на висотах від 6 км над рівнем моря до глибин, що перевищують 10 км, характеризуються винятковою розмаїтістю за умовами життя для риб. До того ж необхідно відзначити, що риби освоїли практично всі водойми планети від водойм, які розташовані високо в горах до океанічних глибин, від полярних вод до тропіків.

Очевидно, що освоєння рибами настільки різноманітних середовищ стало можливим завдяки виробленню в процесі філогенезу різних, і в деяких випадках, досить своєрідних пристосувань, що дозволяють їм жити в стрімких гірських потоках, непроточних водоймах, на величезних глибинах, витримуючи тиск до 1000 атм, і біля поверхні води. Риби, як пойкилотермні тварини, живуть у діапазоні температур від замерзання солоної води, що становить $-2-3^{\circ}\text{C}$, до практично гарячої води з температурою $+50^{\circ}\text{C}$.

Не менш виняткову адаптацію демонструють риби до величини мінералізації води, амплітуда коливання солоності, за якої можуть жити риби, дуже велика.

Гідросфера планети представлена практично всіма елементами періодичної системи Д. Менделєєва, які в деяких випадках утворюють прості й складні з'єднання, безпосередньо впливаючи на хімізм середовища перебування конкретних видів риб. Поряд з хімізмом води різні акваторії, та й окремі складові конкретних, певних водойм представлені водними масами, фізичні властивості яких характеризуються різними показниками.

Очевидно, що філогенез різних викопних і нині існуючих видів риб відбувається на тлі різних, у деяких випадках, досить динамічних фізико-хімічних параметрів середовища. У тих випадках, коли генетично визначений діапазон адаптаційних можливостей виду виявлявся достатнім, відбувався процес пристосування, забезпечуючи становлення й розвиток виду в ареалі. У

тих же випадках, коли генетично визначені адаптаційні можливості виду не дозволяли пристосуватися йому до змін середовища, вид випадав зі складу іхтіофауни, що підтверджується спеціальними іхтіологічними дослідженнями.

До того ж не слід думати, що стан процвітання або деградація викопних і нині живучих видів рибоподібних і риб визначалася винятково динамікою фізико-хімічних параметрів середовища.

Фізико-хімічні особливості середовища впливають на іхтіофауну не тільки прямо, але й опосередковано. Це опосередкований вплив на конкретний вид обумовлений тим, що вид існує не лише в середовищі, представленому певними фізико-хімічними властивостями, що забезпечують можливість існування, або абіотичними факторами.

Вид перебуває в тісному взаємозв'язку, взаємодіє із флорою й фауною в межах ареалу, а глибина їхніх взаємин на різному рівні здатна впливати на певні види риб. Своєрідність біотичного фону або біотичних факторів полягає в тому, що вони представлені не тільки міжвидовими, але й внутрішньовидовими відносинами.

Очевидно, що в процесі адаптації риб до умов життя, представлених сукупністю абіотичних і біотичних факторів, протікали певні морфофункціональні зміни. У цьому зв'язку очевидно, що розмаїтість умов перебування значною мірою представлена сучасною видовою розмаїтістю рибоподібних і риб, що надає цікавий матеріал для суджень про середовище й вид, отриманий у результаті вивчення їх викопних форм.

Ця концепція деякою мірою пояснює ту обставину, що серед хребетних тварин риби є групою, до складу якої входить найбільша кількість видів, представлених сучасною іхтіофауною.

За значної розмаїтості зовнішнього вигляду й внутрішньої будови риб, їх способу життя, для них характерні й загальні риси, зумовлені спільністю походження й пристосованістю до життя у водному середовищі.

Види риб, аналогічно всім іншим живим організмам, населяють і представляють певні місця перебування. У свою чергу зі специфікою місцеперебування зв'язана й досить виражена видова специфіка або видовий склад рослин і тварин.

Кожна область знань у процесі становлення й розвитку проходить шлях від спеціального до загального. Розділ присвячений екології риб, є частиною іхтіології, і у цьому плані не є винятком. Нагромадивши достатню інформацію з видової розмаїтості риб і місць їх перебування, що виглядає логічним кроком, з'явилися спроби узагальнення й диференціювання риб на екологічні групи, керуючись прилученням їх до певних місць перебування.

На нашу думку, в загальному вигляді Г. Нікольський (1974) представив цю інформацію оптимально, що робить доцільним прийняти її за основу.

Взаємозв'язки риб і середовища носять взаємозумовлений характер, визначаючи певну залежність, яка проявляється в тім, що у разі зміни однієї системи зв'язків наступають певні зміни іншої систем зв'язків. У цьому зв'язку під час досліджень в галузі взаємин між рибою й окремими елементами середовища необхідно розуміти, що такий підхід досить умовний, у природі

фактично всі відносини організму й середовища взаємозумовлені й взаємозалежні. До того ж не слід ігнорувати факт стану самої риби. Залежно від виду, віку, статі, вгодованості, жирності, стадії зрілості статевих продуктів, загального фізіологічного стану взаємодія риби з навколишнім середовищем загалом і з окремими елементами середовища буде досить різною.

В останні десятиліття виняткову значимість і вплив на екосистеми набули антропогенні або антропогенні фактори. Ця група факторів зумовлена діяльністю людини й пов'язана з її безпосереднім вторгненням в середовище існування, що є результатом винятково своєрідного впливу на природну біосферу.

Антропогенні фактори за характером свого впливу на рибу можуть бути диференційовані на прямі й непрямі, що впливають опосередковано на флору й фауну гідроекосистем, елементом яких є риба з досить складною системою взаємозв'язків.

Передбачувана інформація носить попередній характер, будучи своєрідним переходом, введенням у досить складний розділ системи наук про іхтіофауну водойм, якою є екологічна фізіологія риб.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке умови життя риб?
2. Що таке середовище перебування риб?
3. Що таке загальна ніша риб?
4. Що таке спеціальна ніша риб?
5. Що таке популяція риб?

2.1. Риби і рибоподібні та абіотичні фактори водного середовища

За екологічними ознаками та типом розвитку клас Круглороті (*Cyclostomata*) та надклас Риби (*Pisces*) належать до екологічної групи Анамній (*Anamnia*).

Анамнії – це первинноводні хребетні тварини, у яких відсутні зародкові оболонки і зародковий сечовий міхур. Яйце розвивається у воді. Воно вкрите драглистою оболонкою, яка забезпечує існування і збереження форми яйця у воді. Зовнішня шкаралупчаста оболонка відсутня, жовток невеликий. Необхідна вода для зародка надходить ззовні через проникливі яйцеві оболонки. Через них також виводяться продукти обміну. Личинка, що вилуплюється, живе у воді.

Шкіра дорослих анамній здатна пропускати воду і гази, вона бере участь у газовому і водному обміні та видільному процесі. А ще вкрита слизом і має велику кількість шкірних залоз. Для анамній характерні протонефричні й мезонефричні видільні системи. У них відсутня кора головного мозку. Дихають все життя або тимчасово зябрами, вилучаючи кисень із води, мають інші додаткові органи дихання атмосферним повітрям.

Круглороті і риби є суто водними істотами, все життя яких минає у водному середовищі. Лише незначна кількість видів може дуже короткий час перебувати в наземному середовищі. Різноманітність водойм, які відрізняються між собою гідрологією, хімічними властивостями, фізичними чинниками тощо, обумовлюють різні умови існування для риб і круглоротих, що і забезпечує їх надзвичайну біорізноманітність.

Очевидно, що в процесі філогенезу конкретні види риб адаптувалися до специфіки середовища, придбали корисні ознаки, які дозволили їм забезпечити становлення виду в ареалі. Придбані ознаки в процесі еволюції передавалися й закріплювалися в нащадків, що призвело до утворення добре адаптованих до специфіки середовища видів, сформувавши природний ареал.

Для зручності вивчення екології риб усі екзогенні фактори зовнішнього середовища доцільно розділити на 2 групи: абіотичні й біотичні (табл. 7).

Абіотичні фактори – фактори неорганічної природи. Все живе, а, отже, всі гідробіоти перебувають у постійній взаємодії з навколишнім середовищем. У цьому плані рибоподібні й риби природно не є винятком, практично все їх життя не тільки найтіснішим способом пов'язане, але й значною мірою зумовлене середовищем, яким є вода.

Таблиця 7

Класифікація екзогенних абіотичних і біотичних факторів середовища існування риб (за Жукінським В. М., 1986 р.)

За значенням для виживання риб	За характером і силою впливу на риб		
	реалізуючі		екстремальні або летальні
	оптимальні	толерантні або лімітуючі	
Абіотичні фактори			
<i>Імперативні</i>			
1. Солоність і іонний склад води 2. Температура води 3. Наявність кисню у воді 4. Концентрація водневих іонів (рН) 5. Освітлюваність	Сприятливі величини	Субоптимальні і сублетальні величини	Летальні величини окремих факторів. Згубні природні явища (прямий і опосередкований, роздільний і сумарний вплив факторів)
<i>Факультативні</i>			
6. Концентрація вуглекислоти 7. Концентрація сірководню 8. Концентрація аміаку 9. Механічний вплив (тиск)	Сприятливі величини	Субоптимальні і сублетальні величини	Летальні величини окремих факторів. Згубні природні явища (прямий і опосередкований, роздільний і сумарний вплив факторів)
Біотичні фактори			
<i>Імперативні</i>			
10. Кількість і якість їжі	Оптимальна і надмірна кількість їжі	Мала кількість і низька калорійність їжі	Відсутність їжі
11. Хижаки	-	Мала або сприятлива кількість хижаків	Велика або переважна кількість хижаків
<i>Факультативні</i>			
12. Інфекційні та інвазійні хвороби	-	хронічні	епізоотії

Розглядаючи абіотичні фактори середовища, а стосовно гідробіонтів, зокрема риб, вода виступає як природне середовище, необхідно розглянути її фізичні властивості.

Вода як екологічний чинник у житті риб. Щільність, в'язкість, тиск і рух водних мас, як показники фізичних особливостей середовища, визначаються з одного боку кількістю розчинених у воді солей, а з іншого – температурою води. Однак, абстрагуючись від генезису явища, необхідно відзначити значущість цих факторів у житті риб. Вони визначають умови існування риб на різних глибинах, що виражається в конкретних величинах тиску й умови переміщення риб у товщі води. У цьому зв'язку очевидно, що конкретні види риб у процесі філогенезу повинні були виробити й виробили певні пристосування, забезпечуючи перебування й ефективне їх переміщення в товщі води, що зокрема знайшло своє вираження в значному зниженні щільності тіла, виробленню характерних його форм й способів руху в середовищі, що характеризує різною щільністю й в'язкістю.

Щільність тіла риб наближається або трохи вища щільності води. У більшості ж видів риб, які можуть бути віднесені до спритних плавців, щільність тіла й щільність води практично ідентичні. У цьому зв'язку існує поняття плавучості, що прийнято в іхтіології й, за суттю, є відношенням щільності тіла риби до щільності води. У варіантах, коли щільність тіла риби й води однакові в спеціальній літературі пропонують терміни нульова плавучість або нейтральна плавучість. Іншими словами риби у воді практично невагомі. Для придонних риб відзначається деяка негативна плавучість, що дозволяє їм легко адаптуватися до перебування в придонних шарах, не додаючи додаткових зусиль.

Своєрідне прагнення риб, якщо можна так виразити цей процес, до досягнення нульової або нейтральної плавучості, здійснюється своєрідними механізмами вирівнювання. Для різних систематичних груп ці механізми різні. Їх функціональність може бути досягнута шляхом акумуляції жиру, наявності плавального міхура, а в період ембріогенезу ця особливість проявляється в наявності таких гідростатичних пристосувань, якими є перивітеліновий простір ікринок, оводнення жовтка й наявність у ньому жирових крапель.

Ґрунт і завислі у воді частки. Ґрунт. Наземні тварини, зокрема хребетні, до яких належить й риба, за своєю специфікою менш пов'язані із твердим субстратом, багато видів практично не використовують його як опору, не контактують із ним протягом всього свого життя. Однак об'єктивно, без перебільшення, можна стверджувати про наявність контактів із ґрунтом водою більшості видів риб, які реалізуються в різній формі.

У більшості випадків зв'язок риби із ґрунтом не носить прямого характеру, а проявляється в процесі живлення кормовими організмами, перебування яких прив'язано до певних ґрунтів або видів субстратів, що за змістом однозначно. В окремих випадках спостерігається безпосередній

зв'язок риби із ґрунтами, що проявляється у високому рівні адаптації риби до фізичних властивостей ґрунтів.

Ґрунт особливий вплив здійснює на придонних і донних риби, менше на пелагічних. Серед риби (лососеві) є також літофіли, які закопують свою ікру тільки в галькові ґрунти. Але найбільший вплив ґрунту здійснюється на придонних риби, які постійно з ним зв'язані під час живлення і розмноження.

Найчастіше риба віддає перевагу ґрунтам, які відзначаються наявністю кормових організмів, приурочених до тих або інших ґрунтів. Наприклад, сазан, лящ віддають перевагу мулистим ґрунтам, осетрові – піщаним, черепашковим.

На абсолютно м'яких ґрунтах, механічний склад яких досить зручний, живуть види рибоподібних і риби, що закопуються, на твердих, кам'янистих ґрунтах живуть види, які в процесі еволюції сформували специфічний орган для фіксації на кам'янистих ґрунтах – своєрідний присмоктувач.

Таким чином, усіх риби, що використовують ґрунт як притулок, можна розділити на:

- види, що закопуються, воліють до м'яких ґрунтів (личинка міноги – піскорийка, вугор, камбали, скати, піщанки, щіпавка);
- риби, що фіксуються, тягнуться до кам'янистих ґрунтів (із присмоктувачами).

Найбільш яскравим прикладом закопування є африканський протоптер (дводишні), який заривається в ґрунт під час посухи, утворюючи своєрідний кокон і впадаючи в літню сплячку. З наших риби – аналогічне поведіння у в'юна, лина, карася, щіпавки.

Багато риби не відносяться до тих, що закопується, але досить глибоко проникають у ґрунт у пошуках їжі (карась – до 5-6 см, лящ – до 10 см, сазан – до 13-18 см). У деяких риби для цих функцій виробилася своєрідна форма риля – лопатоніс.

У складі сучасної іхтіофауни широко представлені види, що володіють досить складними пристосуваннями, які дозволяють їм плазувати по ґрунту. Отже, ґрунт використовується рибами під час пересування – повзання по ґрунту (повзуни, тригла, морський чорт, зірчатка). Як виняток варто згадати про види, які в окремі періоди життя змушені пересуватися сушею, що визначило низку особливостей у будові кінцівок і хвоста, їхньої адаптації до руху твердим ґрунтом.

Риби, життя яких тісно пов'язане із глибинами, характеризуються специфічним забарвленням і малюнком, декілька аналогічних пристосувань характерні для ікри, передличинок і личинок певних видів риби.

Особлива роль ґрунту в розмноженні риби. Ціла група видів риби у процесі розмноження використовує різноякісні ґрунти як нерестові субстрати, що викликає винятковий інтерес щодо оптимізації умов природного відтворення. Тут і побудова гнізд (від простих ямок до нір і нерестових

бугрів), закопування ікри в пісок (піщанка, атеріна), відкладання її під камені й у порожнину між стулками молюсків.

Окремі види зариваються в ґрунт і живуть у такий спосіб досить довго, демонструючи дивні форми адаптації.

Завислі частки. Завислі тверді частки мінерального походження відіграють істотну роль у житті риб, безпосередньо впливаючи на прозорість води. Високі концентрації завислих твердих часток, властиві декільком континентальним акваторіям і прибережним ділянкам морів, значно знижують прозорість води.

Вплив завислих часток на рибу найбільш яскраво простежується в річкових системах з добре вираженою течією і носить механічний характер. Ця обставина для деяких видів риб, що живуть у текучих водах, визначила наявність певних особливостей, що забезпечують адаптацію до своєрідності середовища. Для цієї групи риб найбільш характерним є відносно малий розмір очей, велике слизовиділення, своєрідне функціонування органів дихання, що залежить від постійного виділення слизу.

Розглянуті механізми захисту риб від завислих часток не є універсальними, вони функціонують нормально до певних меж, що характеризують мутність води. За умови збільшення мутності вище доступних меж настає загибель риби. Імовірною причиною смерті є асфіксія, обумовлена забиванням зябер завислими частками, що призводить до порушення нормального функціонування зябрового апарату.

Збільшення кількості твердих часток у товщі води окрім прямого впливу на рибу відбувається і опосередковано. Вони є основною причиною зниження прозорості води і зменшення продуктивності основних груп кормових організмів риб: завислі тверді частки значною мірою визначають загальну прозорість води водойм, що найтіснішим чином пов'язане з характером функціонування й кількісними особливостями продуцентів.

Рух водних мас. Існує низка типів рухів водних мас: течія, хвилювання, вертикальна циркуляція, припливно-відливні явища.

Течії. У морських системах течії впливають на фізичні, хімічні й біологічні процеси, тобто опосередковано впливають на риб. Виняток становить так званий іхтіопланктон (ікра й личинки риб), на поширення якого помітно впливають течії (річковий вугор, тунці, тріска).

У річкових системах течія, точніше її швидкість визначає багато життєвих функцій риб:

- форму тіла, будову плавців, появу різних пристосувань (присосок), розподіл різних видів по руслу, розмноження риб;
- харчування риб (у ріках зі швидкою течією менше бентофагів, перифітофагів, більше хижаків і риб, що харчуються повітряними комахами; типовими мешканцями швидкого потоку, багатого киснем, є реофільні або киснелюбні риби).

Хвилювання (вітрові). У прибережних ділянках сила удару хвилі може досягати $1,5 \text{ т/м}^2$. Під час сильних хвилювань пелагічні риби опускаються в більш низькі шари води. Дуже часто під час сильних вітрів та утворення хвиль відбувається масової загибелі пелагічної ікри риб (оселедець, мойва, тріска, пузанок). Для риб характерне набуття спеціальних пристосувань:

присмоктування в бичкових, кістковий панцир у кузовкових (захищає їх від ушкоджень), розпираючі колючки плавців для втримання тіла між каменями (рогатки).

Необхідно відзначити, що хвилювання поліпшує кисневий режим водойм, сприяє перемішуванню водних мас, активізує кругообіг біогенних речовин.

Вертикальна циркуляція. Безпосереднього впливу на рибу не здійснює. Вертикальна циркуляція більше впливає на умови перебування риби, сприяє перемішуванню водних мас, збагаченню їх поверхневих шарів кормовими організмами. З вертикальною циркуляцією води зв'язують добові вертикальні міграції риби (уночі в поверхневі шари, удень у придонні) – тюлька, вобла.

Припливно-відливні явища. У деяких ділянках Світового океану досягають значних амплітуд (Північна Америка й північна частина Охотського моря – до 15 м).

У риби, що живуть у припливно-відливній зоні, виробилися особливі пристосування:

- своєрідна форма тіла (дорсовентрально сплющена, змієподібна або валькувата);
- додаткові способи дихання (шкірне);
- своєрідні способи розмноження. Багато хто з мешканців цієї зони живородні. Пінарог під час обсихання ікри поливає її водою з рота або хлюпає на неї хвостом.

Риба володіє досить своєрідною й добре розвинутою системою, що забезпечує адекватність реакції організму на діапазон і достатню розмаїтість абіотичних факторів середовища. Безперечно в цьому плані очевидний інтерес представляє реакція організму риби на світло, температуру, солоність, наявність у воді кисню, звук, інші коливальні рухи й форми променистої енергії властиві для середовища.

Світло. Освітленість досить значима в житті риби, тому що орган зору більшості видів риби бере безпосередню участь у процесах орієнтації, реакціях на об'єкти живлення, внутрішньовидові й міжвидові взаємини, утворення зграй, нерухомі й рухомі предмети. Виняток представляють окремі види, які в процесі філогенезу адаптувалися до перебування в повній темряві – в печерних і артезіанських водах або при дуже слабкій освітленості за рахунок випромінювання, що виділяється окремими тваринами на великих глибинах.

У зв'язку з особливостями освітлення й ступенем адаптації окремих видів риби до цього фактора значною мірою визначається будова рибоподібних і риби, їх забарвлення, розвиток органів зору, формується добре виражена специфічність органів чуття.

Світло впливає на добовий ритм, обмін речовин, динаміку дозрівання статевих продуктів, що робить очевидним факт тісного взаємозв'язку між освітленістю й чисельністю видів риби, і дозволяє затверджувати, що світло є необхідним елементом їхнього конкретного середовища.

Освітленість у воді може бути досить різноманітна, що значною мірою визначається не тільки й не скільки силою освітлення, а пов'язане з відбиттям і поглинанням, розсіюванням світлового потоку, прозорістю води.

Процеси поглинання водою променів для різних компонентів спектра, що обумовлено довжиною хвилі, не рівнозначні. Найбільше інтенсивно поглинаються червоні промені, а найменш інтенсивно фіолетові, проникні на глибини до 100 м. Ця обставина дозволяє припустити, що в міру збільшення глибини риби слабкіше розрізняють колірну гаму, а нижче певної глибини – кольору не розрізняють. Однак більшість видів риб, що живуть у поверхневих шарах, досить добре розрізняють кольори й адекватно реагують на цю форму сигналів. На відносно малих глибинах, що характерно для придонних риб, спостерігається поява захисного забарвлення або своєрідного камуфляжу. Риба приймає колір і малюнок поверхні дна, воліючи жити в тих місцях, де вона найменш помітна.

Температура. Термічний режим зовнішнього середовища регулює температуру тіла риб і, як наслідок, від неї залежить інтенсивність живлення, швидкість переварювання їжі, обміну речовин, ріст, розмноження тощо.

У більшості риб температура тіла дорівнює температурі води або на 0,4-0,5⁰С є вищою. Але в інтенсивних плавців температура тіла може підвищуватися на 4-5⁰С (акули) або до 7-10⁰С (тунці).

Кожний вид пристосовується до перебування в певному температурному діапазоні й витримує лише порівняно невелике відхилення від нього. Ще більш специфічні граничні температури властиві окремим періодам розвитку рибоподібних і риб. Наприклад, верхні та нижні межі температур, необхідних для розвитку ікри риб, порівняно з дорослими, мають значно звужені діапазони (рис. 79).

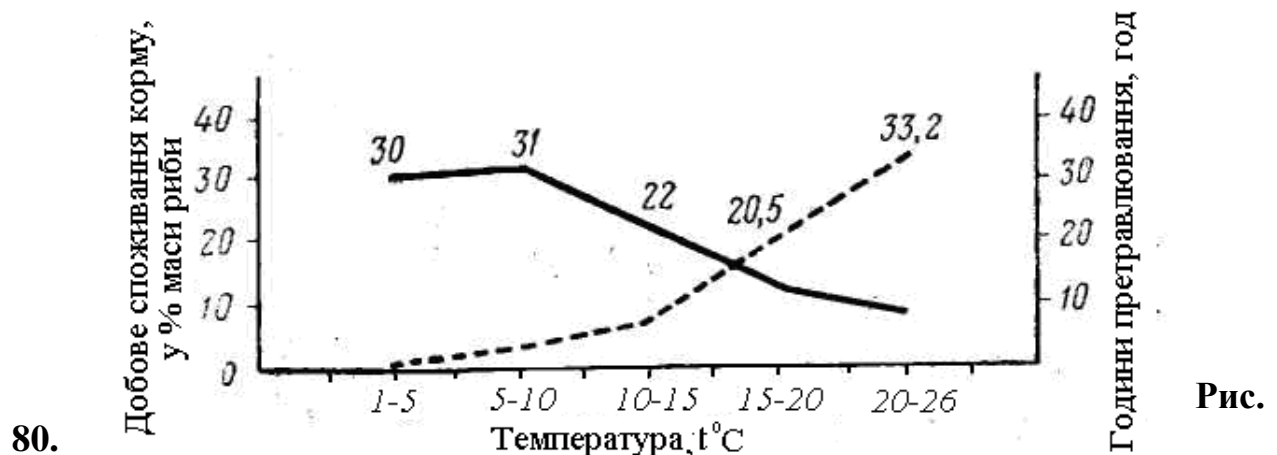


Рис. 79. Верхні та нижні межі температур розвитку ікри риби:
стерлядь (8-20⁰С), російський осетер (12-27⁰С), севрюга (21-28⁰С), пузанок (19-25⁰С), чорноспинка (17-23⁰С), чавича (6-11⁰С), річкова камбала (7-12⁰С), морська камбала (6-12⁰С), тріска (3-15⁰С), мерланг (5-15⁰С), пікша (3-15⁰С)
(за Мойсєєвим П.О. та ін., 1981 р.)

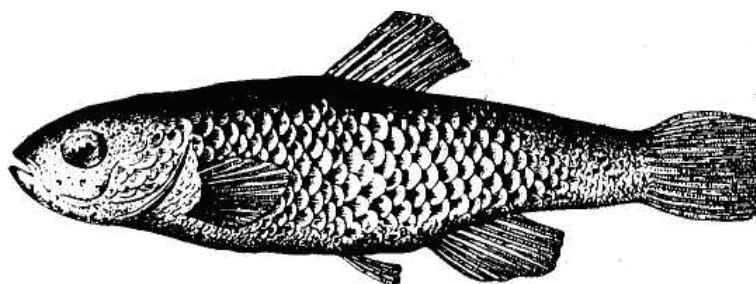
Температурний режим потужно впливає на величину добового споживання та швидкість перетравлювання корму рибами, втім у випадку з воблюю оптимальний температурний діапазон знаходився між +15-20⁰С (рис. 80).

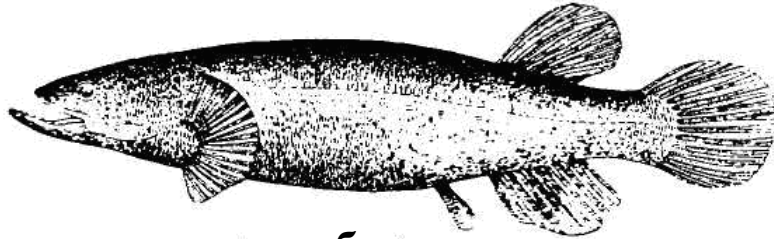
Кожному виду характерні крайні (порогові) і оптимальні температури. Для більшості відомих нам видів верхнім температурним порогом є +30-32⁰С, водночас у гарячих джерелах Каліфорнії живе рибка (луканія), яка переносить температуру до +45-48⁰С (рис. 81а). Ре-кордсменом тепловодності є *Cyprinodon macularinus* (*Cypridontiformes*), який витримує температуру води до +50⁰С і мешкає в гарячих джерелах.

Деякі види гинуть за нульової температури (карась, лобан, сингіль, гостроніс, судак, окунь), а інші – переносять негативні температури до -2,1⁰С (як сайка із тріскових риб, широколобка, льодяна риба, кров яких не замерзає). Далі здатна вмерзати в лід, а після його танення оживає, якщо не замерзла плазма крові (рис.81б).



Добове споживання (пунктиром) і швидкість перетравлювання корму (суцільною лінією) воблюю – *Rutilus rutilus caspicus* (Gak.) за різних температур
(за Нікольським Г. В., 1974)





б

Рис. 81. Пристосування до існування риб за різних температур:
а – луканія існує в гарячих джерелах; б – далія живе на крайній півночі, вмерзає в лід і залишається живою (за Мойсеевим П. О. та ін., 1981 р.)

Роль температури води дуже важлива під час розмноження риб. Для кожного виду риб необхідний свій діапазон температур, за яких відбувається нерест: миньок (+0,2-4,0 °С), біломорська тріска (-1-2 °С), камбала річкова (+6-13 °С), щука (+3-15 °С), окунь й судак (+12-18 °С), сазан (+18-22 °С), лин (+20-25 °С).

У процесі інкубації ікри значення температури води є ще більшим. Чим вища температура (не більше +25°С для наших водойм), тим швидше відбувається вихід личинок з ікри, і навпаки. Тривалість інкубації ікри за температури води +18-20 °С – 3-4 доби, а за +10-12 °С – до 2-3 тижнів.

Звідси, рибоподібних і риб розділяють на *теплолюбних* і *холодолюбних*.

Теплолюбні риби весняно-**літньонерестові**, впадають у зимове оціпеніння (сплячку), оптимальна температура розмноження вище 10 °С, живлення – більше 20 °С.

Холодолюбні риби осінньо-**зимньонерестові**, що впадають у літню сплячку (миньок, лососі, сиги, полярні риби), оптимальні температури нересту нижче +4 °С, живлення – нижче +18 °С.

Температура води визначає характер розподілу риб по земній кулі. Використовуючи загальноприйняту екологічну класифікацію, стосовно температури можемо розділити риб на *еврітермних* і *стенотермних*.

Евритермні (широкотемпературні) риби населяють переважно помірні широти й здатні витримувати значні плюсові температури у кілька десятків градусів (карась – 0-32 °С, тюлька – 0-29 °С, короп – 1-30 °С).

Стенотермні (вузькотемпературні) риби більш вимогливі до зміни температурних параметрів і зазвичай живуть у вузькому температурному діапазоні. Типовими стенотермними видами є тропічні й арктично-антарктичні риби, глибоководні мешканці.

Більшість риб дуже чутливі навіть до незначних перепадів температури на рівні її коливання до 0,01 °С. Мінімальний температурний градієнт, на який реагує більшість риб не перевищує 0,03-0,07 °С (за Нікольським Г. В., 1974 р.):

1. <i>Pholis gunnellus</i> (L.)	0,03	5. <i>Platichthys flesus</i> L.	0,05
2. <i>Zoarces viviparus</i> (L.)	0,03	6. <i>Pollachius virens</i> (L.)	0,06
3. <i>Odontogadus merlangus</i> L.	0,03	7. <i>Pleuronectes platessa</i> (L.)	0,06
4. <i>Gadus morhua</i> L.	0,05	8. <i>Nerophis lumbriciformis</i> P.	0,07

З підвищенням температури в межах, оптимальних для кожного виду, активізуються всі життєві процеси:

- активність живлення;
- серцебиття;
- споживання O₂;
- засвоюваність корму;
- посилюється обмін речовин;
- потенція росту.

Сказане, про залежність пульсації серця (серцебиття за одну хвилину) від рівня температури, можна підтвердити на прикладі вимірів цього показника у вугра і лина (табл. 8).

Таблиця 8

Кількість серцебиття риб за одну хвилину залежно від температури води (за Мойсєєвим П. О. та ін., 1981 р.)

Вид риби	Рівень температури води					
	5°C	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C
Вугор	9,7	14,7	24,8	34,2	48,7	144,5
Лин	6,8	9,2	15,0	33,0	-	-

Температурний режим визначає тривалість дозрівання риб (сума активних температур). Температура визначає початок нересту і його кінець, тривалість інкубаційного періоду. Відповідна температура є сигнальним чинником для початку нересту, міграції, зимівлі тощо.

Розчинені гази. Кисень. Подібно всім іншим живим істотам, риби не можуть обходитися без кисню. Кисню в повітрі приблизно 210 см³/л, у воді – рідко більше 10 см³/л. Лише деякі види риб пристосувалися до додаткового дихання атмосферним киснем.

За необхідною кількістю кисню для нормального існування умовно риб розділяють на 4 групи:

1. *Дуже вимогливі (мегаоксифільні)* до концентрації кисню, нормальною для них є концентрація 7-11 гО₂/л, а летальною – 3-4 гО₂/л. Це холодолюбні риби, мешканці чистих річок – лососі, голец, голян, харіус.

2. *Вимогливі (мезоксифільні)* до кисню, але добре існуючі за його концентрації 5-7 гО₂/л (головень, білизна, миньок, пічкур, підуст, судак, бички).

3. *Помірковано вимогливі (олігооксифільні)* до кисню й вільно існуючі при концентрації 3-4 гО₂/л (сазан, плітка, окунь, йорж).

4. *Невимогливі (гіпооксифільні)* до кисню, що витримують дуже низькі концентрації (до 0,5 гО₂/л) – кефалі, карась, лин.

Ця класифікація має відношення до прісноводних риб, тому що в морських водоймах, як правило, проблем з киснем не виникає. Нерівномірність споживання кисню рибами не однакова як протягом сезону, так і у зв'язку з віком. Різні види риб споживають не однакову кількість кисню на 1 г живої маси тіла за одну годину (О₂, мг/л) за температури 18-20°C (за Нікольським Г. В., 1974 р.):

1. Ладозький сиг	0,396	6. Стерлядь	0,201
2. Звичайний підкамінщик	0,355	7. Миньок річковий	0,172
3. Верховодка	0,282	8. Карась звичайний	0,134
4. Звичайний пічкур	0,281	9. В'юн	0,124
5. Атлантичний лосось	0,257		

Процвітання чи занепад багатьох видів риб значно пов'язані із наявністю кисню, а в окремих (перуанський анчоус) – завдяки комплексній дії кисню і температури. Так, дефіцит кисню під фотичним шаром води і дуже бідний бентос (до 2 г/м²) вигідні для анчоуса, бо є пригнічуючими факторами для донних і придонних риб із демерсальною ікрою (рис.82).

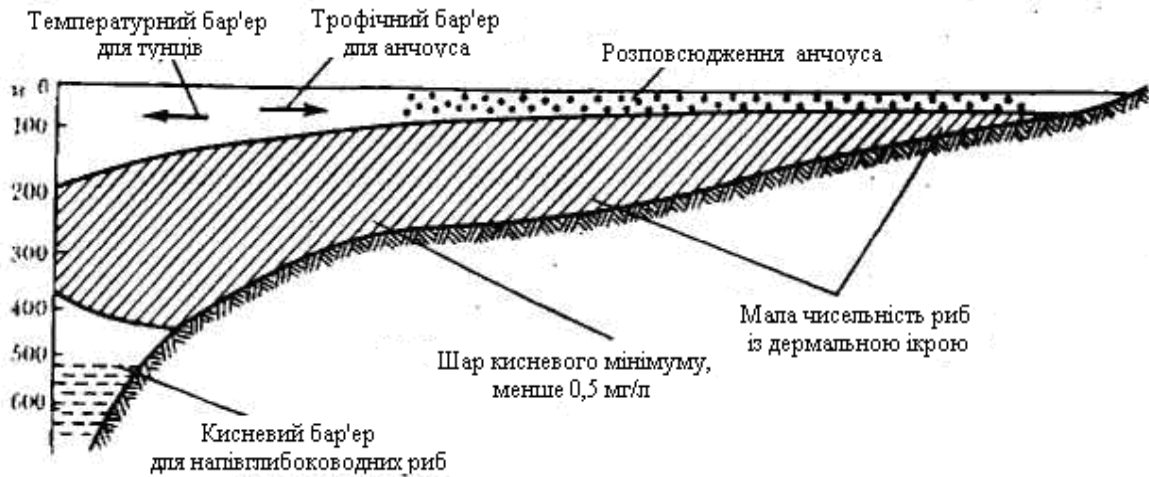


Рис. 82. Умови існування анчоуса на Перуанському шельфі (за Марті Ю. Ю., 1980 р.)

З іншого боку через несприятливі температури область поширення анчоуса уникають основні споживачі анчоусів тунці і кальмари, а кількість морських птахів помітно знизилась. Таким чином (на думку Марті Ю. Ю., 1980) склались сприятливі умови для процвітання перуанського анчоуса.

Кожний вид має критичні моменти (нерест, зимівля), коли проявляється особлива вимогливість до кисню. На подолання періодичного дефіциту кисню у риб виробилися наступні пристосування:

- "дихання" крізь поверхню шкіри (в'юн, вугор);
- заковтування повітря й пропущення їх крізь зябра (електричний вугор, в'юн);
- споживання повітря із плавального міхура в деяких відкритоміхурних риб;
- утворення "легені" із плавального міхура (дводишні, багатопері);
- "кишкове" дихання, споживання кисню із захоплюваного пухирця повітря (сомові, в'юни), деякі риби мають спеціальний сліпий виріст у шлунку, наповнений повітрям;
- надзябровий орган, парні вирости в зябровій порожнині, густо пронизані кровоносними судинами, сюди потрапляє атмосферне повітря й відбувається газообмін: змієголов, лабіринтові рибки, багато сомових (табл. 9).

Риби, які дихають атмосферним повітрям
(за Нікольським Г. В., 1974 р.)

№ з/п	Рід риб	Орган, яким дихає риба	Розповсюдження риб
1	Neoceratodus	"Легеня"	Австралія
2	Protopterus	"Легеня"	Африка
3	Lepidosiren	"Легеня"	Південна Америка
4	Polypterus	"Легеня"	Африка
5	Lepisosteus	Плавальний міхур	Північна Америка
6	Amia	Плавальний міхур	Північна Америка
7	Gymnarchus	Плавальний міхур	Африка
8	Arapaima	Плавальний міхур	Південна Америка
9	Erythrinus	Плавальний міхур	Південна Америка
10	Electrophorus	Глотко-надзязберний орган	Південна Америка
11	Hypopomus	Зябра	Південна Америка
12	Misgurnus	Кишечник	Азія і Європа
13	Clarias	Надзязберний орган	Азія і Африка
14	Doras	Шлунок	Південна Америка
15	Callichthys	Шлунок	Південна Америка
16	Hoplosternum	Шлунок	Південна Америка
17	Hypostomus	Шлунок	Південна Америка
18	Ancistrus	Шлунок	Південна Америка
19	Plecostomus	Шлунок	Південна Америка
20	Heteropneustes	Надзязберний орган	Азія
21	Umbra	Плавальний міхур	Європа і Північна Америка
22	Monopterus	Надзязберний орган	Азія
23	Amphipneustes	Надзязберний орган	Азія
24	Aguilla	Шкіра, зябра	Європа, Азія і Північна Америка
25	Symbranchus	Шкіра, зябра	Азія
26	Ophiocephalus	Надзязберний орган	Азія
27	Paraphicephalus	Надзязберний орган	Африка
28	Anabas	Надзязберний орган	Азія
29	Osphronemus	Надзязберний орган	Азія
30	Betta	Надзязберний орган	Азія
31	Periophthalmus	Шкіра	Африка, Азія, Австралія

Вуглекислий газ. Утворюється внаслідок дихання тварин і рослин та розкладання органічних речовин. Оптимальна його наявність у воді становить до

10-20 см³/л, допустима – до 30 см³/л, а летальна або шкідлива – 40-140 см³/л. Наявність навіть невеликої кількості його у воді викликає у риб втрату здатності крові засвоювати кисень, що призводить до загибелі риб від задухи.

Активна реакція води (рН). Активна реакція середовища, яка відіграє важливу роль у житті риб, залежить від співвідношення розчинених у воді кисню і вільної вуглекислоти і може змінюватись протягом доби. У прісних водоймах надлишок вуглекислого газу викликає збільшення лужності води. У морських водах, які вміщують значну кількість бікарбонатів, надлишок цього газу зв'язується і рН залишається більш стійким.

Враховуючи, що для кожного виду риб характерні певні значення рН, його зміни викликають розлад обміну речовин. Оптимальна величина рН для риб як правило становить 7-8 (близька до нейтральної), допустима – від 6 до 9, а летальна або шкідлива – нижче 5 і вище 9,2-10.

Сірководень (H₂S). За оптимальних умов сірководень у воді відсутній (0 мг/л), його допустима величина – до 1 мг/л, а летальна або шкідлива – від 1 до 12 мг/л.

Солоність. У воді знаходиться цілий спектр мінеральних солей, за їх концентрацією водойми поділяють на:

1. *Прісні* (0,01-0,5 ‰) – ріки, озера, водоймища.
2. *Солонуваті* (0,5-30‰): *олігалінні* (0,5-4,0‰), *мезогалінні* (5,0-18,0‰), *полігалінні* (18,0-30,0‰) – озера, континентальні моря, естуарії.
3. *Морські* (30,0-40,0‰) – океан, відкриті й континентальні моря, лимани, затоки.
4. *Пересолені* (більше 40‰) – озера, затоки, лимани.

Солоність води у морях різна і значно коливається в своїх межах: Балтійське море (4-16‰), Азовське (9-10‰), Чорне (16-19‰), в океані солоність води досягає 35‰.

Діапазон адаптивних можливостей рибоподібних і риб, а також інших гідробіонтів, які часто є їх кормовими організмами, спрямовані на максимальне використання водойм із різною мінералізацією води. Найменший діапазон характерний прісноводним риbam (до 3‰), а найбільший – морським риbam відкритих океанічних акваторій (до 35‰); для інших гідробіонтів цей діапазон знаходився в межах від 5‰ (прісноводні моллюски і мідії) до 35‰ (краби, устриці, креветки і морські зірки), втім краби зустрічаються за солоності води 1-35‰ (рис. 83).

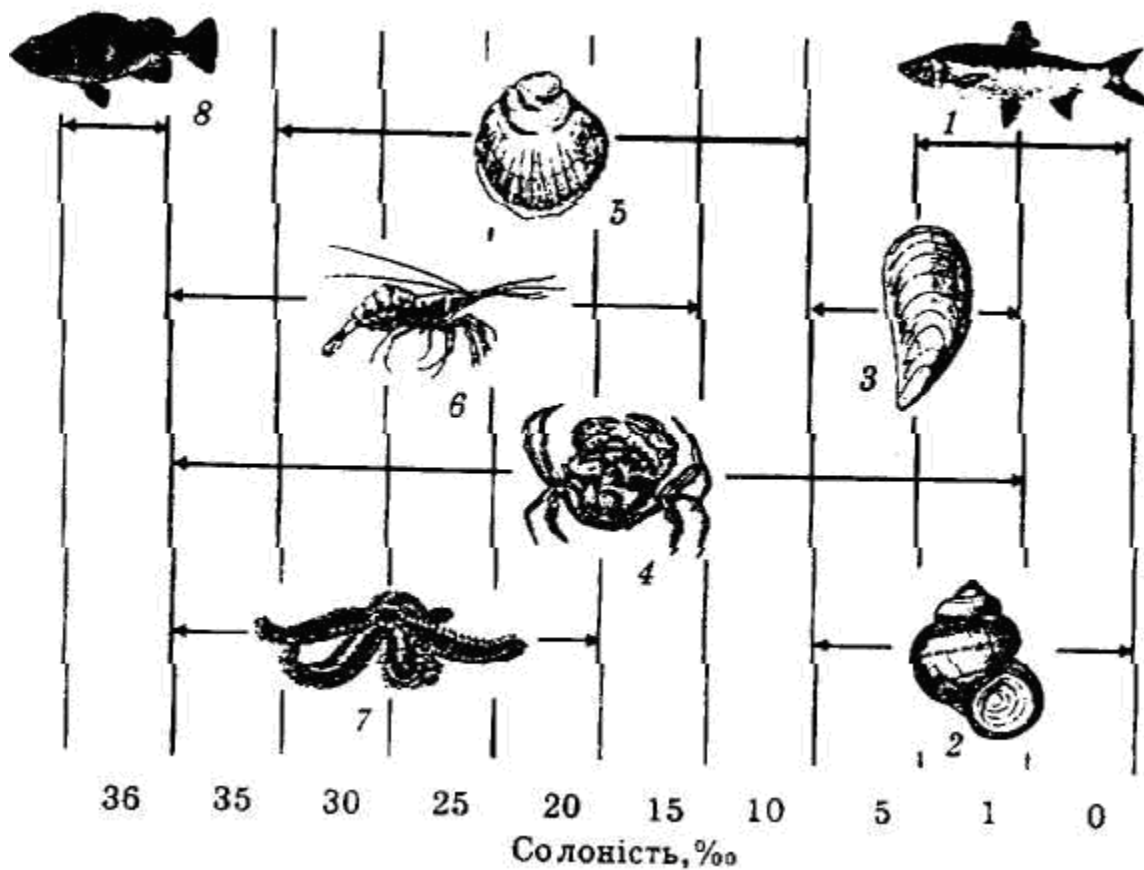


Рис. 83. Адаптивні можливості риб та їх кормових організмів до змін солоності води:

- 1 – прісноводні риби (до 3⁰/₀₀); 2 – черепашкові прісноводні молюски (до 5⁰/₀₀);
 3 – мідії (1-5⁰/₀₀); 4 – краби (1-35⁰/₀₀); 5 – устриці (10-30⁰/₀₀); 6 – креветки (15-35⁰/₀₀); 7 – морські зірки (20-35⁰/₀₀); 8 – морські риби відкритих океанічних акваторій (понад 35⁰/₀₀) (за Романенком В. Д., 2001 р.)

Для того щоб переносити різну солоність, риби повинні володіти механізмом регуляції сталості осмотичного тиску рідин тіла. Це так звана – *осморегуляція*. Чим більш досконалішим є цей механізм, тим більш незалежною стає риба від рівня мінералізації.

За характером осмотичного тиску внутрішнього середовища риб розділяють на 3 групи:

1. *Хрящові риби* – внутрішній тиск їх більший ніж тиск навколишнього середовища, головним чином за рахунок солей сечовини. Кількість сечі (в см³), яку виділяють хрящові риби (акула-катран) на 1 кг маси тіла за день, є незначною – 4,7-12,2 см³.

2. *Морські риби* – тиск порожнинних рідин менший, ніж у навколишньому середовищі. Рідина в тілі риби містить менше солей, їй постійно загрожує небезпека зневоднювання, щоб відшкодувати втрату води крізь шкіру й зябра, морські риби змушені весь час пити воду. Але тут треба

якось вирішити проблему із сіллю, що надходить: частина солей виділяється з екскрементами, інша частина через спеціальні клітини вижимается у вигляді кристалів через зябра. Сечовиділення в морських риб відбувається рідко.

3. *Прісноводні риби* – тиск порожнинних рідин більший ніж у навколишньому середовищі, за рахунок мінеральних солей. Концентрація солей у тілі прісноводної риби більша, ніж у воді, їй постійно загрожує небезпека роздутися від проникної крізь шкіру води. Тому ці риби практично не п'ють воду, а та яка потрапляє в її тіло через зябра й шкіру, виводиться через нирки у вигляді значної кількості сечовини. Кількість сечі (в см³), яку виділяють прісноводні риби (*Pristis microdon* Lat.) на 1 кг маси тіла за день, є досить значною – 250,0 см³.

Щодо солоності води виділяють 5 таких екологічних груп рибоподібних і риб: *морські, прісноводні, солонуватоводні, прохідні та напівпрохідні*. З іншого боку, риби з вузьким діапазоном солоності є *стеногалінними* (морські, прісноводні); риби з широким діапазоном солоності – *еврігалінні* (солонуватоводні, прохідні, напівпрохідні).

Вся кількість солей у воді впливає не тільки на загальний сольовий склад, але й окремі його компоненти. Наявність у воді певних мінеральних солей забезпечує більш швидкий ріст риб. Для побудови тканин риб необхідні солі кальцію, калію, заліза, фосфору. Багато солей, що розчинені у воді, здійснюють опосередковану дію на риб, впливаючи на кормові організми або їхню їжу. Високопродуктивними зонами є апвелінг, естуарії, гирла річок, де багато біогенних елементів.

Солі, що виносяться річками, відіграють величезну роль у продуктивності морів. Зарегулювання річок Азово-Чорноморського басейну негативно відбилося на продуктивності Чорного й, особливо, Азовського морів. Біомаса фітопланктону Азовського моря після будівництва Цимлянського гідровузла знизилася в 3 рази, а зоопланктону в 20-30 разів. Природно, що це відбилось на умовах живлення промислових риб і, як наслідок, різко скоротились їх промислові запаси.

Найбільш продуктивні зони Світового океану – у місцях виносу донних вод, багатих біогенами. Існує поняття "полярних фронтів", тобто місць стику холодних і теплих вод (апвелінг).

Більшість риб пристосована до життя в розчинах більш-менш стабільного осмотичного тиску. Якщо перенести рибу у водойму з іншим осмотичним тиском, то вона гине внаслідок різниці тиску усередині організму й у навколишньому середовищі. Однак за повільної, поступової зміни солоності води, організм риби пристосовується до нового осмотичного тиску. Так відбувається із прохідними й напівпрохідними рибами. Це варто враховувати під час робіт з інтродукції різних видів риб у нові водойми, зокрема рослиноїдних (табл. 10).

Життєздатність ікри і личинок білого товстолобика та цьоголіток білого амура залежно від рівня солоності води за 36 годин

Солоність води, ‰	Життєздатність ікри білого товстолобика, %		Життєздатність личинок білого товстолобика, %		Життєздатність цьоголіток білого амура, %	
	М	±m	М	±m	М	±m
1	85,0	1,2	98,2	0,4	100,0	-
2	84,2	1,3	72,4	2,2	100,0	-
3	75,0	2,1	65,1	2,4	100,0	-
4	72,7	2,4	46,1	2,4	100,0	-
5	0,0	0,0	33,3	4,1	100,0	-
6	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	-
7	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	-
8	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	-
9	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	-
10	0,0	0,0	0,0	0,0	57,1	2,5

Звуки. Рибоподібні і риби здатні вловлювати й видавати різні звуки. Видавані рибами звуки підрозділяються на (рис. 84):

1) *біологічні* – видаються спеціальними органами (плавальний міхур, зяброві кришки, глоткові зуби й ін.); вони включають агресивні й оборонні, нерестові, орієнтовні сигнали;

2) *механічні* – видаються мимоволі в процесі харчування, руху тощо.

Подані рибами звуки нагадують скрип, рохкання, каркання, барабанный бій, писк. У більшості риб звуки видають самці. Імітація звуків риб, пов'язаних з харчуванням, рухом, погрозою застосовується під час захисту риб від попадання у водозабірні споруди і в промисловому рибальстві. Так, імітацію звуків руху риб використовують під час лову тунців; сомів залучають у зони облову на звуки, що булькають; скумбрію втримують у кошелі за допомогою звуків, що подають дельфіни.

Характер звукових коливань, які сприймаються рибами лежать у діапазоні від 16 гц – гольян до 13139 гц – карликовий сомик (табл. 11).

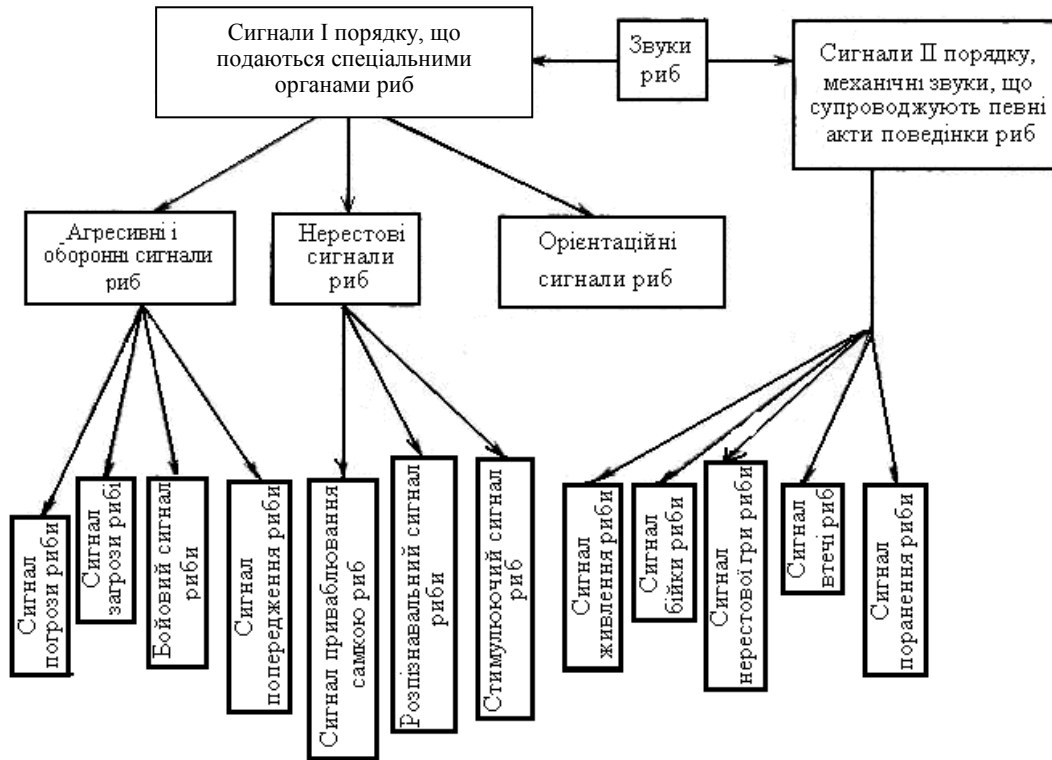


Рис. 84. Схема класифікації звуків риб

(за Мойсєєвим П. О. та ін., 1981 р.)

Таблиця 11

Характер (частота) звукових коливань, які сприймаються

різними видами риб (за Нікольським Г. В., 1974 р.)

№ з/п	Види риб	Частота звукових коливань, Гц	
		min	max
1	<i>Amiurus nebulosus</i> (Le Sueur)	25	13139
2	<i>Phoximus phoximus</i> (L.)	16	7000
3	<i>Leuciscus idus</i> (L.)	25	5524
4	<i>Carassius auratus</i> (L.)	25	3480
5	<i>Nemachilus barbatulus</i> (L.)	25	3480
6	<i>Lebistes reticulatus</i> (Pet.)	44	2068
7	<i>Diplodus annularis</i> (L.)	36	1250
8	<i>Corvina nigra</i> Cuv. et Val.	36	1024
9	<i>Gobius niger</i> L.	44	800
10	<i>Periophthalmus koelreiteri</i> (Pall.)	44	651
11	<i>Anguilla anguilla</i> (L.)	36	650

Вплив забруднень на рибу. У результаті господарської діяльності людини у водойми надходять різні розчинні у воді забруднювальні речовини, які не входили раніше до складу морської або прісної природної води. Це так звані забруднювачі: *солі важких металів, радіонукліди, добрива, пестициди, гербіциди, різні кислоти.*

У водах Світового океану найпоширенішими й небезпечними забрудненнями є нафта (і нафтопродукти), важкі метали й радіоактивні речовини. Забруднення нафтою відбувається в результаті видобутку її в шельфових зонах, транспортування, аварій танкерів.

Нафтові забруднення впливають на всіх гідробіонтів. Вони накопичуються й вражають життєво важливі органи, спричиняють порушення харчування, розмноження, поведінки. Нафтові забруднення можуть приводити до масової загибелі ікри й личинок риби.

Найбільш сильно забруднюються токсичними речовинами внутрішні водойми. Останнім часом вони стали здійснювати істотний вплив на рибу. Характер дії речовин на рибу залежить від їхньої токсичності й концентрації. У разі більших концентрацій відбувається отруєння й загибель риби. Ікра, личинки й молодь риби найбільш чутливі до забруднення води.

Дія токсинів на рибу буває різною:

- призводять до *асфіксії*, шляхом враження зябер, порушення газообміну й транспортної функції гемоглобіну (*ціаніди, аміак, сірководень*);
- спричиняють враження нервової системи (*феноли, пестициди, барвники*);
- спричиняють порушення координації (*феноли, спирти*);
- вражають очі, травну систему, порушують осморегуляцію.

Солі важких металів, радіонукліди – накопичуються в м'язовій і кістковій тканинах, на певному етапі вони можуть викликати загибель риби, а частіше впливають на її споживачів. Важкі метали й радіоактивні речовини риби акумулюють у собі як з води, так і з кормових організмів, тому вміст їх у рибі часто в кілька разів більше, ніж у воді.

Радіоактивні речовини накопичуються переважно в кістках і внутрішніх органах риби.

Як правило ми маємо змогу спостерігати результати комплексної дії забруднювальних речовин на рибу, зокрема це стосується наукових досліджень для окуневих (берш), проведених в Каховському водосховищі (за Новіцьким Р. О та ін., 1999 р.).

Було встановлено, що в результаті комплексної дії забруднювальних речовин у берша розвиваються аномалії (збільшення в 3-4 рази) хребців хвостового відділу (рис. 85).

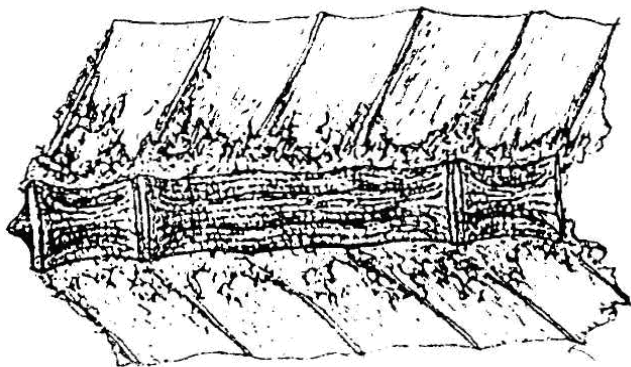


Рис. 85. Аномалія хребта в хвостовому відділі берша Каховського водосховища (зрощення трьох тіл хребців) (за Новіцьким Р. О. та ін., 1999 р.)

У цієї риби відбуваються також аномалії розвитку тичинок першої зябрової дуги, а саме аберації зябрових тичинок: викривлення, роздвоєння тичинок, недорозвинення великої їх частини (рис. 86а), особливо порівняно із зябровою дугою нормального вигляду (рис. 86б).

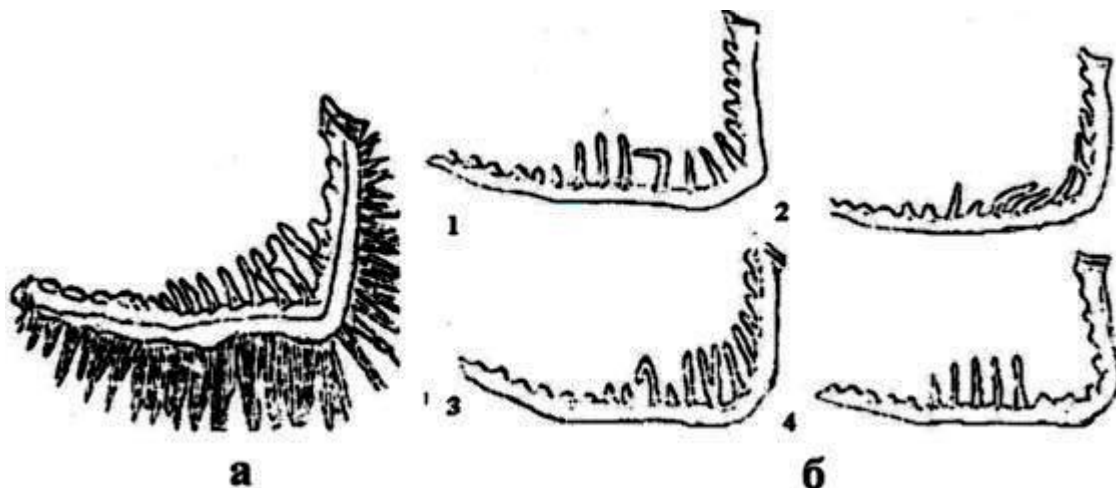
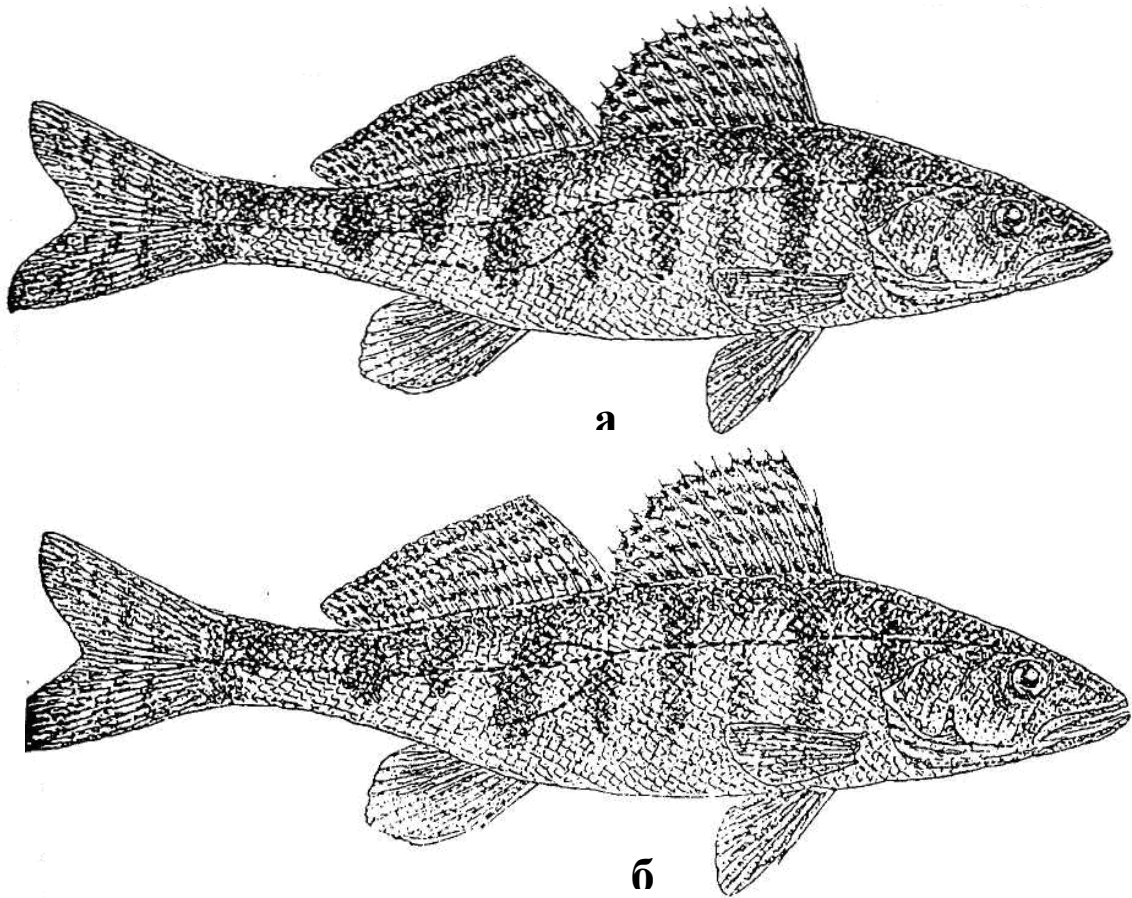


Рис. 86. Аномалії розвитку тичинок першої зябрової дуги: а – загальний вигляд зябрової дуги; б – аберації зябрових тичинок (1,2 – викривлення тичинок; 3 – викривлення і роздвоєння тичинок; 4 – недорозвиток великої частини тичинок) (за Новіцьким Р. О. та ін., 1999 р.)

Схожі аномалії спостерігаються у берша Каховського водосховища і в бічній лінії, яка роздвоюється і галузиться рис. 87).



*Рис. 87. Аномалії бокової лінії берша:
а – гіллястість; б – роздвоєння (за Новіцьким Р. О та ін.,1999 р.)*

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Назвіть абіотичні фактори водного середовища.
2. Яким чином впливає температура води на рибу?
3. Які особливості впливу температури на життєстійкість риби?
4. Наведіть зв'язок фізіологічних функцій риби із газовим і сольовим складом води.
5. Наведіть дані про роль світла, звуку та електричних хвиль у житті риби.
6. Розкажіть про існування риби у середовищі з різним рівнем рН (активної реакції води).
7. Охарактеризуйте вплив забруднення води на рибу.

2.2. Біотичні взаємовідносини та екологічні групи рибоподібних і риб

Екологічні групи риб. Різноманітність водних середовищ відіграє важливу роль у реалізації життєвих потреб риб та сприяє утворенню різних екологічних груп риб (рис. 88).

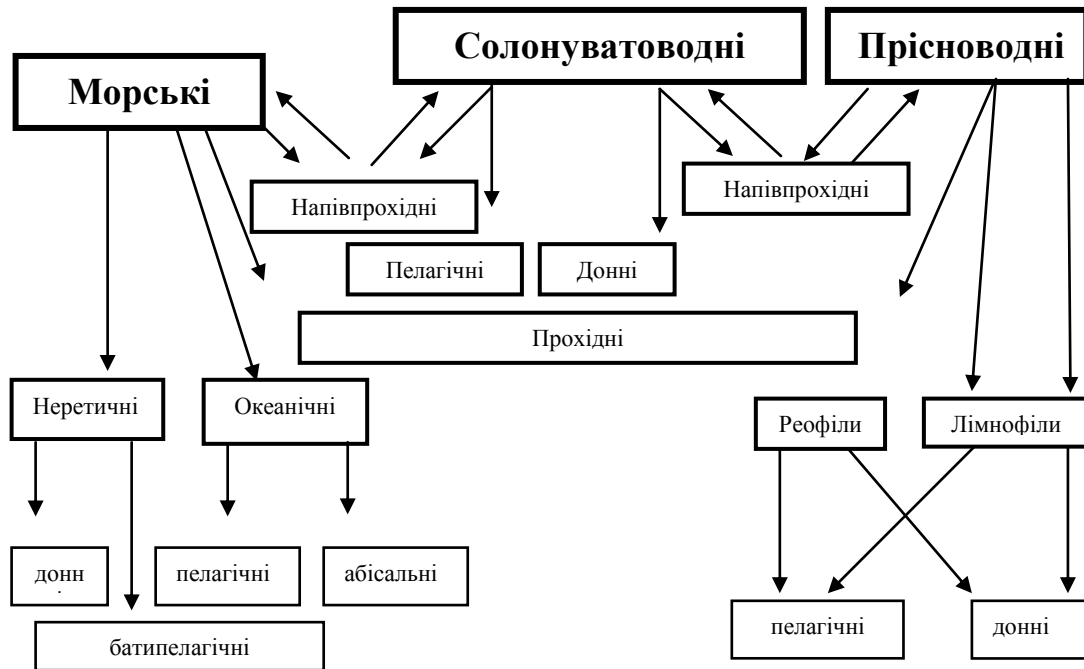


Рис. 88. Схематичний розподіл риб і круглоротих на головні екологічні групи
(за Булаховим В.Л. та ін., 2007 р.)

До *морських* відносять риб, які постійно мешкають у морях і океанах із високою солоністю (понад 20‰). Вони розподіляються на неретичні, які мешкають в основному в прибережній зоні до 200 м глибиною, і океанічні. В обох підгрупах зустрічаються пелагічні риби (пелагофіли) – мешканці товщі води. У підгрупі неретичних риб зустрічається велика кількість придонних (батипелагічних) і донних риб. До підгрупи океанічних риб, крім пелагічних, входять так звані абісальні, або глибоководні риби, які мешкають на глибинах від 500 до 7500 м.

Солонуватоводних риб розподіляють лише на пелагічних і донних. Інша класифікація у прісноводних риб. Перш за все чітко виділяють реофільних (річкових) і лімнофільних (озерних) риб. У обох зазначених підгрупах зустрічаються донні і пелагічні риби.

Для розмноження багато риб змінюють своє місцеперебування і здійснюють нерестові (або репродуктивні) міграції. Риби, які використовують сусідні місцеперебування – "море-лимани", "лимани-прісні водойми" в

зворотних напрямках, одержали назву напівпрохідних, а риби, що змінюють віддалені і протилежні за солоністю водойми – "море-прісні водойми", відносяться до прохідних.

Біотичні взаємини в риб досить різноманітні, але загалом вони можуть бути об'єднані у дві групи – внутрішньовидові (гомотипні) і міжвидові (гетеротипні) реакції.

Внутрішньовидові реакції. Проявляються між особинами одного виду й спрямовані на забезпечення оптимальних умов існування, відтворення й харчових взаємин. Проявляються внутрішньовидові взаємовідносини головним чином у формуванні *одновидових угруповань* різної складності або чисельності, структури, етології. Виникнення того або іншого угруповання тісно пов'язане з біологією виду, точніше сказати з його еволюційним розвитком, і зумовлене пристосуванням виду до умов зовнішнього середовища з метою забезпечення сприятливого існування.

Розрізняють такі форми одновидових угруповань:

Популяція або стадо – одновидове різновікове угруповання риб, що самовідтворюється, приурочене до певного місця перебування (місця розмноження, нагулу, зимівлі) і характеризується певними морфологічними показниками (розмірно-масовим складом, темпом росту, строками нересту), наприклад, популяції осетрових, оселедцевих, камбалових.

Елементарна популяція – угруповання, яке складається в основному з риб одного віку, близьких за фізіологічним станом (вгодованістю, ступенем зрілості гонад, зараженістю паразитами), ритмом біологічних процесів. Елементарна популяція зазвичай виникає на місцях народження, випуску молоді, зберігається тривалий час, а іноді й на все життя. Це нібито "популяція в популяції", структура якої дуже мінлива. Вона може перебувати якийсь час у розрідженому стані (на місцях нагулу), потім поєднуватися в яке-небудь скупчення різної величини. Але загалом елементарна популяція досить стійка й поєднує риб з однаковим сезонним ритмом життєдіяльності. Ця форма внутрішньовидового угруповання чітко виділяється в хамси, тюльки, тарані, товстолобиків. Елементарна популяція є одиницею популяційної структури виду і частиною стада.

Зграя (косяк) – угруповання близьких за віковим й біологічним станом риб одного виду, що взаємно орієнтуються один на одного і поєднуються на більш-менш тривалий час.

Розрізняють такі структурні типи зграї (рис. 89):

- 1 – *ходова* (клинчаста);
- 2 – *кругового огляду* (округла);
- 3 – *оборонна (захисна)* (компактна, що обтікає або дезорієнтувальна);
- 4 – *кормова (харчова)* (округла в планктофагів, кільцева в хижаків).

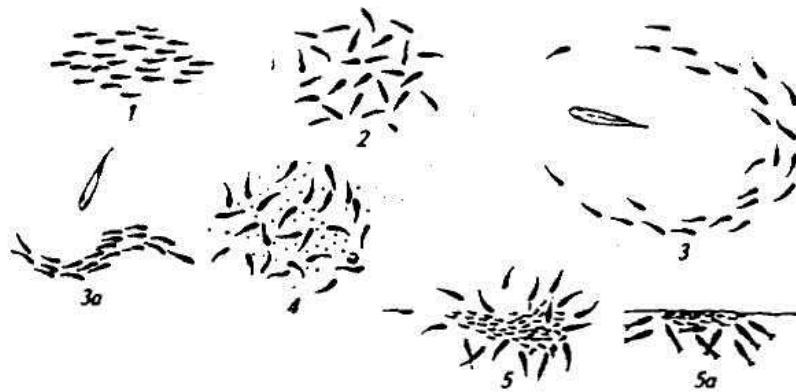


Рис. 89. Організаційні типи зграй риб:

1 – ходова; 2 – колового огляду; 3 – захисна уникаючого типу; 3а – захисна дезорієнтувального типу; 4 – харчова під час живлення зграйних риб-планктофагів; 5,5а – харчова під час живлення зграйних риб-хижаків (5 – вид зверху; 5а – вид збоку) (за Івановим О. О., 2003 р.)

Форма, величина, щільність і структура зграї досить різні й специфічні для різних видів, наприклад, форма зграй у далекосхідної сардини (рис. 90).

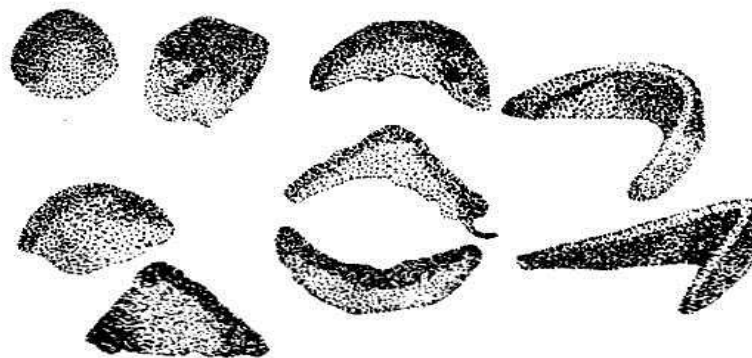


Рис. 90. Форма зграй далекосхідної сардини
(за Мойсєєвим П. О. та ін., 1981 р.)

Згряя – угруповання об'єднане єдністю поведінки, тобто пов'язана з поведінням риб. У зграї риби активно підтримують контакт, тут має місце певна організованість дії риб. Із усього різноманіття риб, близько 4 тис. видів є зграйними. Найбільш характерне утворення зграй для пелагічних риб (анчоусові, оселедцеві, ставридові, скумбрієві), великі зграї утворюють

напівпрохідні (тарань, вобла, лящ, пузанок) і деякі прохідні (кета, горбуша) види риб. Їх утворення має дуже велике пристосувальне значення. Поведінка зграї нагадує єдиний організм. Зграя в цілому раніше окремих особин виявляє небезпеку, ущільнюючись дезорієнтує хижака, легше уникає знаряддя лову, швидше знаходить скупчення харчових організмів. Під час руху зграя краще орієнтується. Її стійкість визначається зоровими контактами, чому сприяють звуки, що подають зграйні риби, й утворюване ними спільне єдине електричне біополе, зграйне фарбування тощо (рис. 91).

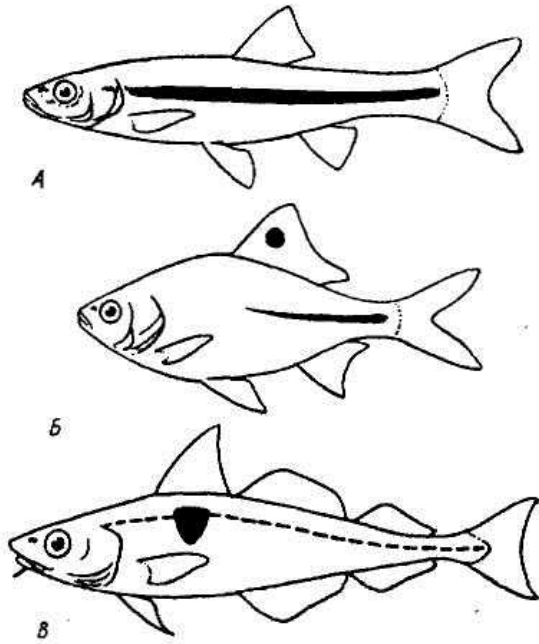


Рис. 91. Типи зграйної пігментації у риб:

- а – амурський гольян (*Phoxinus logowskii*);
- б – колючий гірчак (*Acanthorhodeus asmussi*);
- в – пікша (*Melanogrammus aeglefinus*) (за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.)

Риби в зграї впливають одна на одну, змінюючи абіотичні умови. Так, деякі види рухом плавців створюють течу води біля ікринок, які охороняють (судак, бички тощо). У нерестових гніздах у лососів незапліднені ікринки не гинуть, а розвиваються партеногенетично, поки із запліднених ікринок не виведуться личинки. У мирних видів риб у зграї відзначається зменшення споживання кисню порівняно з одиночними особинами. Підвищення щільності риб також знижує вплив на них отруйних речовин.

Уночі, як правило, у більшості зграйних риб групова реакція втрачається, угруповання розпадається або злегка розсіюється.

Кількість особин у зграї може сильно варіювати: від декількох особин до величезної

кількості. Концентрація зимуючої хамси в Чорному морі досягає площі до 440 тис. м² за середньої висоти 14-24 м., об'єм деяких косяків досягав 8,7 млн м³.

Зграєутворення в деяких видів риб не стабільне протягом сезону. Зграї можуть утворюватися й розпадатися залежно від віку. Можуть розпадатися у разі досягнення місць нагулу або нересту, і навпаки, утворюватися для досягнення до місць нересту, нагулу або зимівлі.

Досить специфічне поведіння зграйних риб стосовно знарядь лову. Вони порівняно легко обходять стаціонарно встановлені знаряддя лову,

швидко реагують на обкидні і закидні неводи. Як не дивно, слабо реагують на знаряддя лову, що тралять, якщо вони рухаються за курсом руху зграї. Здатні легко піти із трала, вони поступово сповільнюють швидкість і попадають у самий куток трала. Навіть дрібні риби, які змогли б вийти через велике вічко, залишаються в зграї й уловлюються тралом.

Скупчення – тимчасове об'єднання декількох зграй або елементарних популяцій, які можуть зливатися або бути відособленими. Склад риб у скупченнях дуже різноякісний і залежить від типів скупчень:

- *нерестові скупчення*, виникають із метою розмноження й складаються практично винятково зі статевозрілих особин виду;
- *міграційні скупчення*, виникають на шляхах руху риб і часто переходять у якийсь інший тип (нерестові, нагульні, зимувальні), від чого залежить їх якісний склад;
- *нагульні скупчення*, що утворюються на місцях годівлі, можуть бути різновіковими (за подібного живлення молоді й дорослих риб) або одновіковими (дорослі і молодь риб живляться нарізно);
- *зимувальні скупчення*, виникають на місцях зимівлі й, зазвичай, малорухомі. Підводні роботи показали, що під час залягання риб на зимівлю спостерігається досить чітко виражене їх видове відокремлення.

Колонії – тимчасові, захисні угруповання риб, що складаються з особин однієї статі. Утворюються вони на місцях нерестовищ для захисту кладок, ікри від ворогів, наприклад, колонії самців мультної риби, у косаткових, американських сомових, у судака.

Внутрішньовидовий паразитизм – своєрідна форма прояву багатогранних внутрішньовидових взаємин риб. Спостерігається в багатьох глибоководних риб (вудильники), концентрація яких дуже розріджена й можливість зустрічі особин протилежної статі в умовах практично повної темряви майже неможлива. Тому в процесі еволюції виникли паразитичні форми карликових самців, які прирастають ротовим апаратом до тіла самки й харчуються через її кровоносну систему. На тілі деяких самок зустрічається до 2-3 самців (рис. 92), в яких відбувається редукування деяких органів (зміна ротового апарата, редукція кишечника, очей).

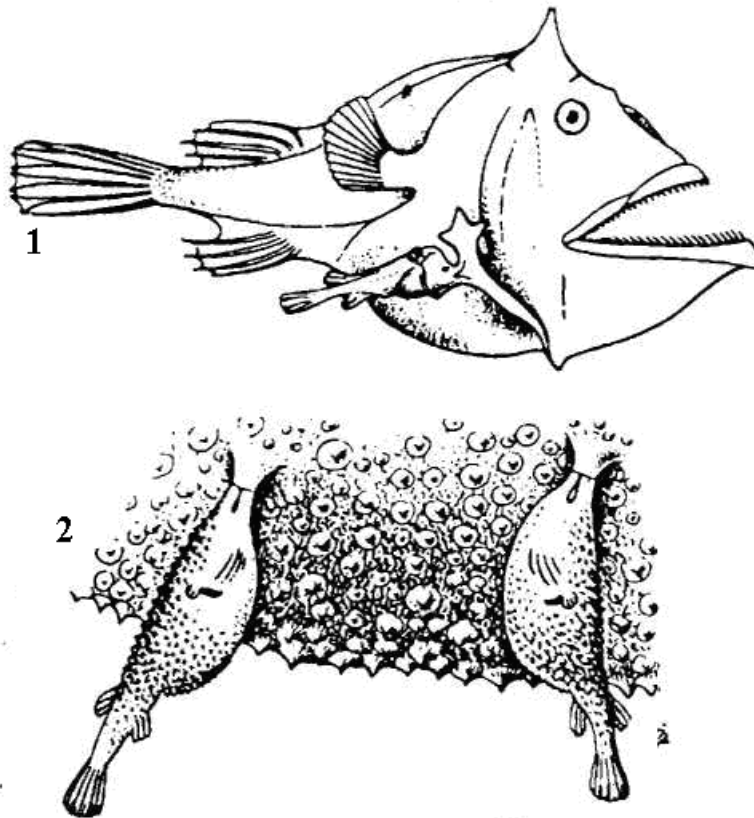


Рис. 92. Внутрішньовидовий сексуальний паразитизм

у глибоководних вудильників:

карликові самці (1 – *Edriolychus schmidti* В., 2 – *Ceratiias*)
(за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.)

Харчові взаємини. Важливе значення в житті риб мають внутрішньовидові харчові взаємини.

Вироблення пристосувальних реакцій дозволило рибам одного виду досягти ослаблення напруженості внутрішньовидових харчових відносин і загалом поліпшити забезпеченість їжею популяції.

Цю проблему риби вирішили через:

- утворення декількох генерацій ("хвиль") молоді риб у результаті порційного ікрометання.
- розбіжності в спектрі живлення на різних етапах розвитку молоді й дорослих риб, що дозволяє поліпшити їх забезпеченість їжею;
- розширення спектра живлення за поганої забезпеченості кормовими організмами й, навпаки, звуження спектра за гарної забезпеченості;
- пристосування до умов відгодівлі шляхом зміни характеру росту: за погіршення умов живлення спостерігається вповільнення темпу росту, що супроводжується більш пізнім дозріванням, а отже й скороченням чисельності стада відповідно до кормової бази;

- пристосування до збереження популяції за несприятливих умов живлення, що пов'язане з утворенням карликових форм (самці-карлики лососів, окунів, карликові форми карася);

- більш раціональне використання кормових ресурсів, яке забезпечується загибеллю самців у деяких видів риб після нересту (бички, деякі оселедцеві й лососеві);

- внутрішньовидове хижацтво (канібалізм) – шлях скорочення чисельності у разі недостачі корму. Поїдаючи свою молодь, щука, окунь, судак, деякі осетрові, регулюють свою чисельність і знімають загострення харчових відносин у результаті перенаселення. Канібалізм дозволяє жити деяким риbam у таких водоймах, де немає інших видів. Поїдаючи свою молодь у північних озерах окунь освоює той корм (зоопланктон), що йому вже доступний.

- розбіжність у спектрі живлення в самок (більші – хижаки) і самців (дрібніші – бентофаги), що зустрічається в глибоководних риб.

Міжвидові реакції. Міжвидові взаємини у риб проявляються у формі харчової конкуренції, хижак-жертва, мирного й паразитичного співжиття. Міжвидові зв'язки в риб виробилися в процесі видоутворення як пристосування до нових умов перебування в певній географічній зоні. У результаті сформувалися фауністичні комплекси – групи видів, зв'язаних спільністю географічного походження. Взаємини між різними видами в риб одного фауністичного комплексу характеризуються ослабленням харчової конкуренції шляхом розбіжності спектрів харчування й місць годівлі (особливо в дорослих особин). Конкуренція має місце в основному через другорядні кормові об'єкти. У цей час фауна багатьох водойм представлена рибами різних фауністичних комплексів, і найбільш гостре загострення харчових відносин виникає між видами різних комплексів, що займають подібні екологічні ніші.

Взаємини хижак – жертва призвели до набуття рибами низки особливостей:

- 1) у *риб-хижаків* – сильні зуби, гарний зір і нюх, швидке пересування тощо;

- 2) у *риб-жертв* – шипи, колючки, панцир, отрутні залози тощо.

Форми взаємин у риб включають:

- 1) *паразитизм* (на рибах паразитують глибоководні вугрі, ванделієві сомики, міноги, міксини тощо); середземноморський карапус живе в порожнині тіла голонтурії, де живиться гонадами і водними легенями свого господаря. Він є не шкідливим, завдяки дивній здатності голотурій постійно відновлювати свої органи (рис. 93).

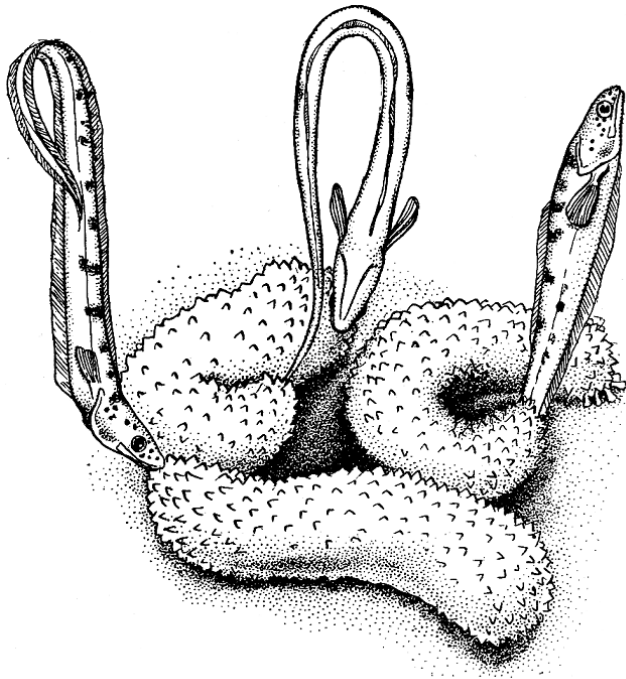


Рис. 93. Симбіотичні взаємовідносини риби-карануса з голонтуруєю (за Мельником О. П. та ін., 2008 р.)

2) *коменсалізм* – взаємодія, корисна для однієї й без особливої користі для іншої риби (взаємини акул з рибою-причепю, що прикріплюється до акули, подорожує з нею і відділяється від неї, щоб з'їсти залишки їжі);

3) *мутуалізм (симбіоз)* – взаємовигідне співжиття, корисне для них обох (спостерігається в риб-"чистильників", які рятують риб-"клієнтів" від паразитів, грибкових і бактеріальних захворювань (губанові риби, рибаметелик та ін.).

Взаємини риб з іншими організмами. У риб існують складні взаємини з іншими організмами (іншими тваринами, рослинами, бактеріями, вірусами).

Велику кількість захворювань у риб викликають віруси (краснуха, інфекційна

водянка) і бактерії (фурункулез).

Бактерії служать також їжею для риб (білий товстолобик). Деякі глибоководні риби мають у світних органах особливі бактерії, які світяться.

Водорості й вищі рослини є об'єктами харчування рослиноїдних риб (білий товстолобик, білий амур, краснопірка). Деякі рослини харчуються личинками риб (пухирчатка). Деякі гриби викликають серйозні захворювання в риб (бранхіомікоз, сапролегніоз). Періодичний бурхливий розвиток деяких водоростей викликає у водоймах явища, що призводять до загибелі риб.

Молодь риб на ранніх стадіях розвитку харчується найпростішими (інфузорії та ін.). Серед найпростіших є паразитичні форми.

Донна рослинність використовується рибами як субстрат для відкладання ікри (лящ, сазан, вобла та ін.), ряд видів відкладає ікру на плаваючі водорості (сайра). Також рослинність використовується рибами для схованок.

Схематично основні біотичні зв'язки риб з іншими тваринами у морських водоймах виглядають наступним чином (рис. 94). Як бачимо, переважають взаємовідносини з водними тваринами і птахами.

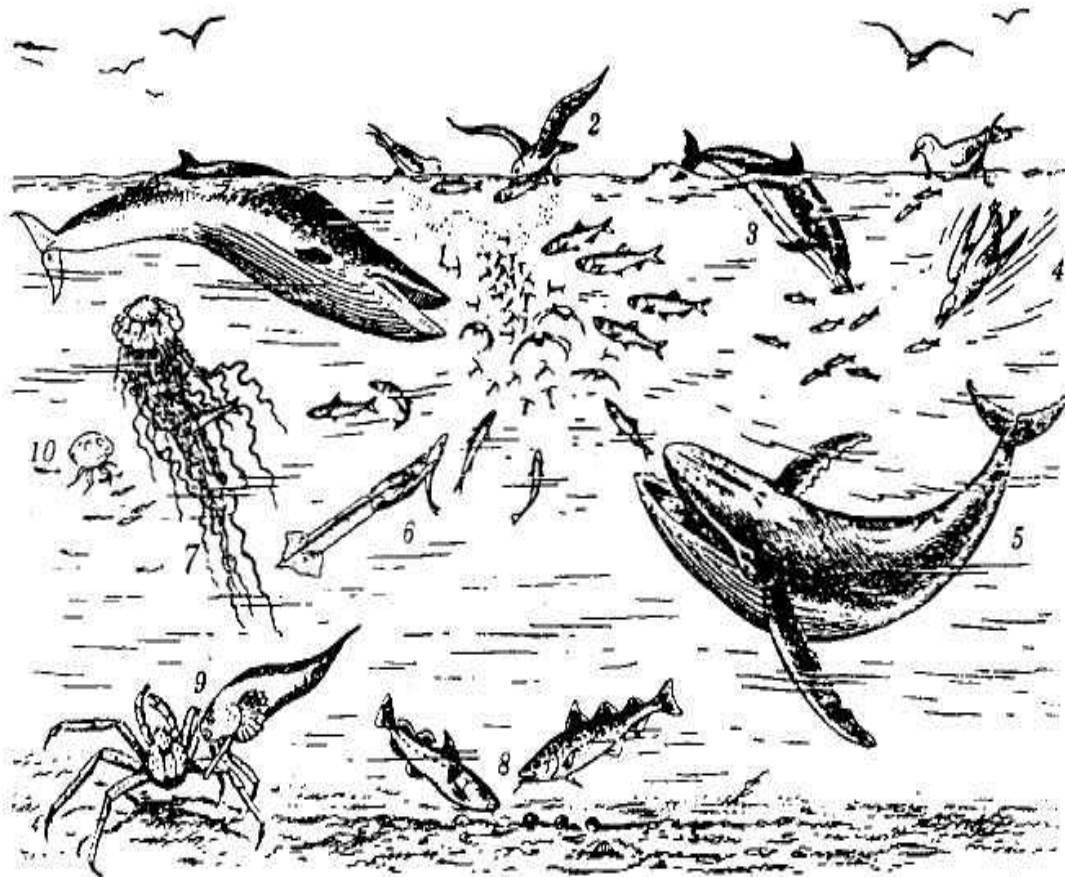


Рис.
94.

Основні біотичні зв'язки риб у морських водоймах:

1 – кит смугастий та оселедці атлантичні конкурують біля скупчень планктонних ракоподібних; 2 – морська чайка із схопленою рибою; 3 – дельфін полює за рибою; 4 – малий буревісник пірнає за рибою; 5 – кит-горбач полює за оселедцем; 6 – кальмар із пійманою рибою; 7 – молодь риб захоплена щупальцями медузи; 8 – тріскові риби (пікша, тріска) поїдають донних і придонних безхребетних; 9 – риба відкладає ікру під панцир краба; 10 – мальки риб ховаються під куполом медузи (за Романенком В. Д., 2001 р.)

З водних тварин, кишковопорожнинні мало використовуються рибами для живлення, деякі їх види є схованкою для риб (корали). Інші види кишковопорожнинних поїдають личинок і молодь риб (гідра, медузи, гребневики). Багато хто з кишковопорожнинних з'їдають велику кількість зоопланктону. Так, в Азовському морі масовий розвиток медуз призвів до активного виїдання планктону. Існують паразитичні кишково-порожнинні, які вражають гонади осетрових риб.

Черви мають важливе значення в живленні риб (круглі, мало і багацинкові). Багато червів є паразитами й практично всі риби деякою мірою ними заражені.

Молюски відіграють важливу роль у живленні багатьох видів риб (плітка, вобла, бички, камбали та ін.). У мантийну порожнину двостулкових

молюсків окремі риби відкладають ікру (гірчак). Головною молюски, кальмари й каракатиці є хижаками й поїдають рибу. Личинки двостулкових молюсків паразитують на зябрах і плавцях риб.

Ракоподібні мають велике значення в живленні риб. Ними харчується молодь мирних і хижих риб, а також більшість пелагічних видів (оселедець, анчоус, скумбрія та ін.). Деякі ракоподібні можуть нападати на личинок риб (циклопи), а деякі види є проміжними хазяїнами паразитичних червів.

Комахи та їх личинки є важливими харчовими об'єктами риб (хірономіди, струмковики, бабки й одноденки).

Голкошкірі використовуються деякими рибами в їжу (строката зубатка). Багато голкошкірих поїдають донних безхребетних, іноді молодь риб (морські зірки, морські їжаки).

Земноводні періодично поїдаються хижими рибами (сом, щука та ін.). Деякі земноводні знищують ікру й молодь риб (жаби).

Плазуни частково або повністю живляться рибою (водяні змії, крокодили, черепахи).

Рибоїдні птахи поїдають велику кількість риби (чайки, гагари, баклани, чаплі й ін.) та є остаточними хазяїнами деяких паразитичних для риб червів, чим сприяють поширенню низки захворювань (лігульоз).

Водні ссавці харчуються рибою (кити, ластоногі).

Окремі хижі риби (щука, сом, гольці, таймень та ін.) можуть використовувати в їжу дрібних наземних ссавців (мишей, землерийок), деякі види (акули, піраньї) нападають на великих ссавців.

Деякі іншими схематично виглядають основні біотичні зв'язки риб з іншими тваринами у прісноводних водоймах (рис. 95). Взаємовідносини у риб складаються з великою кількістю водних, навколоводних і наземних тварин.

Харчові міжвидові взаємини риб. Усіх риб розподіляють на бактеріофагів, фітофагів, зоофагів. Більшість із них вступає в конкуренцію за їжу, яку вони споживають. Це такі основні види риб за групами кормових організмів.

Бактеріофагія властива в основному для личинкових стадій розвитку костистих риб (оселедцеві, лососеві, коропові та інші, включаючи хижих). Молодь і дорослі риби, як правило, бактеріями не живляться.

Фітофагія розвинена у невеликої кількості видів. Фітофаги розподіляються на *фітопланктонофагів* (приклад – товстолобик білий, сардини), *фітобентофагів*, які живляться рослинними обростаннями (на камінні, вищих водних рослинах), детритом тощо (кефалі, храмуля, підуст) та *макрофітофагів* – риб, які споживають вищі водні й навколоводні рослини (білий амур, краснопірка, мінога каспійська та ін.).

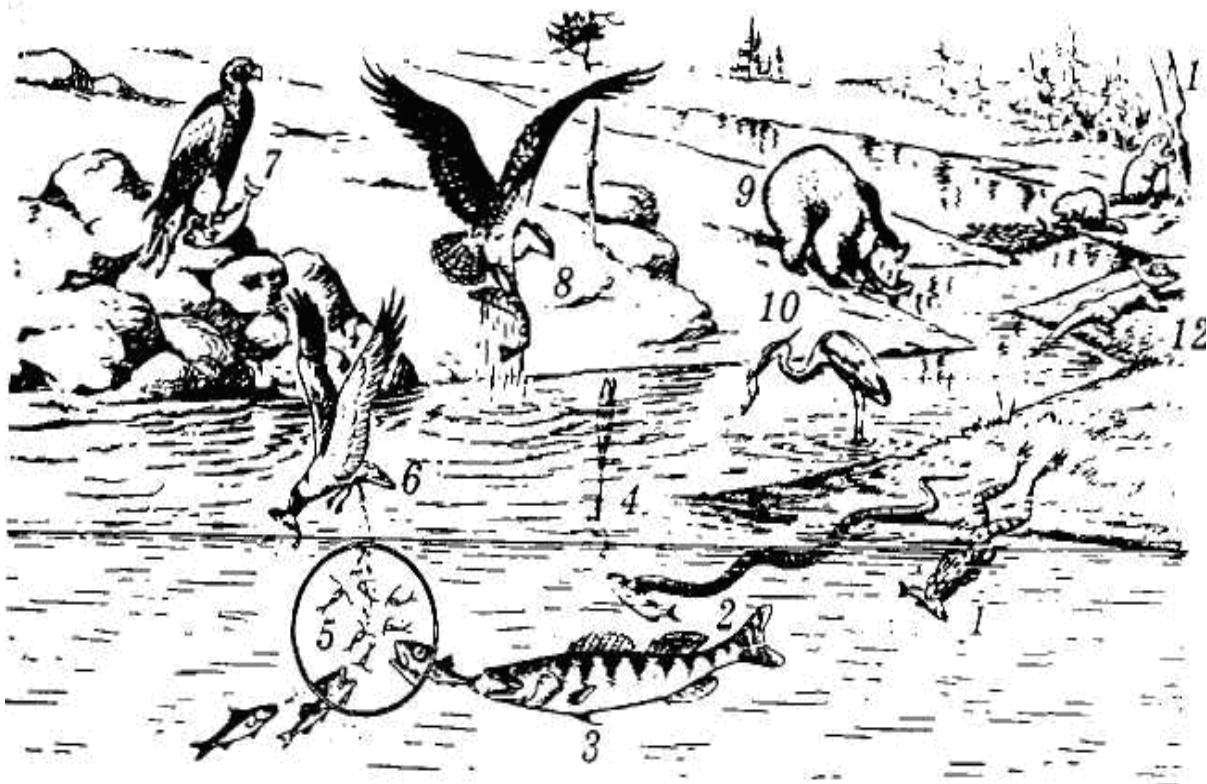


Рис. 95. Основні біотичні зв'язки риб у внутрішніх водоймах:

1 – жаба поїдає рибу; 2 – вуж живиться рибою; 3 – судак полнеє за дрібною рибою; 4 – крохаль полнеє за рибою; 5 – риби споживають в їжу циклопів; 6 – чайка живиться рибою; 7 – орлан із пійманою рибою; 8 – скопа вполювала рибу; 9 – ведмідь живиться рибою; 10 – чайка полнеє на рибу; 11 – бобри, які змінюють гідрологічний режим водойми, споруджуючи запруды; 12 – видра із зловленою рибиною (за Романенком В. Д., 2001 р.)

Зоофагія порівняно з фітофагією більш поширена й охоплює величезну кількість видів риб і круглоротих. *Зоопланктонофаги* переважно включають у свій раціон різні планктонні організми – найпростіших, коловерток, циклопів, дафній, криль і личинок молюсків, голкошкірих і багато інших (гігантська і китова акули, скати-орляки і манта, оселедцеві, анчоуси, шпроти, ряпушка, сиви, чехоня). Багато кісткових риб, а також личинки міног живляться різноманітними бентосними організмами – червами, молюсками, ракоподібними, моховатками, голкоподібними, личинками комах. Такі риби називаються *бентофагами*. До них належить багато представників коропових, в'юнових, окуневих, бичкових, личинки міног, скати і безліч інших видів різних систематичних груп.

Хижацтво – поширена форма живлення багатьох видів риб, зокрема *іхтіофагія* – це живлення рибою. Живляться рибою як спеціалізовані в трофічному відношенні риби (акули, лососеві (таймень), білизна, судак,

баракуда і багато інших), так і ті особини, які досягають значних розмірів (короп, лящ, карась, бички). Велику групу хижаків складають види, які крім риби споживають жаб, птахів, ссавців (щука, сом, минь, багато видів акул).

Поліфагія також характерна для риби. Багато риби одночасно живляться великим планктоном, бентосними організмами, рослинними об'єктами, рибами. Поліфагія властива майже для всіх видів риби, найбільше вона розвинена у верховодки і головня. До їх раціону входять планктонні і бентосні організми, фітообростання, макрофіти й комахи, які попадають на поверхню води. Головень живиться також дрібною рибою.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які ви знаєте основні екологічні групи риби?
2. Які ви знаєте одновидові угруповання риби?
3. Що таке внутрішньовидова конкуренція риби?
4. Дайте визначення і наведіть приклади хижацтва, коменсалізму і мутуалізму.
5. Що таке канібалізм у риби?
6. Охарактеризуйте міжвидові реакції риби.
7. Охарактеризуйте харчові міжвидові взаємини риби.

2.3. Розмноження (відтворення) рибоподібних і риб

Способи розмноження. У рибоподібних і риб спостерігаються різні способи розмноження. Переважно риби розмножуються статевим шляхом. Серед них є ті, що відкладають ікру, яйцекладні, яйцеживородні та живородні.

У риб запліднення буває:

1) *зовнішнє* (у більшості риб);

2) *внутрішнє* (у хрящових риб, у деяких костистих – морський окунь, бельдюга; багатьох коропазубоподібних – гамбузія, гупії, мечоносці та ін.).

У тих, що відкладають ікру запліднення зовнішнє і репродуктивна структура популяції характеризується переважанням самців, у решти – запліднення внутрішнє і здебільшого статеві структура популяції представлена самцями і самками порівну.

Риб розрізняють:

1) *яйцекладучих*, що відкладають яйця в зовнішнє середовище (більшість видів); запліднені яйця, зазвичай, вкриті роговою оболонкою. Їх розвиток відбувається окремо від материнського організму. Такі яйця мають різні відростки – рогоподібні, спіралеподібні тощо, якими вони прикріплюються до субстрату (міксини, рогаті акули, котяча акула, акула-пилкохвіст, ромботілі скати, суцільноголові).

2) *яйцеживородних*, що народжують мальків. Запліднені яйця затримуються в задніх відділах яйцепроводів і розвиваються там до завершення малькового періоду (у хрящових риб – переважна більшість акул: плащоносні, вобегоноподібні, пилкозубі, катранові, прямороті акули, пилоноси, морські ангели, пилки-риби; із кісткових риб – пецилієві, голом'янка, морський окунь, бельдюгові та ін.). У деяких видів, наприклад, у ската-хвостокла, стінки задніх відділів яйцепроводів ("матки") мають навіть особливі вирости, якими через бризкальця в ротіву порожнину ембріонів надходить поживна рідина. Часто таких риб хибно називають "живородними".

3) *живородних*, які мають у задніх відділах яйцепроводів ("матці") утворення на зразок "плаценти", через яке ембріон одержує поживні речовини із кров'ю матері. Справжнє живородіння відбувається у риб рідко. У риб, для яких характерне справжнє живородіння, спостерігається явище, дещо схоже на розвиток своєрідної конвергентної "плаценти" (як у ссавців). У матці утворюються різні вирости, які органічно пов'язують розвиток ембріона з материнським організмом (блакитна акула, кунічна акула, акула-молот, крилатий скат та ін.).

Пристосувальне значення живородіння і яйцеживородіння риб полягає в тому, що під час внутрішньоутробного розвитку забезпечується більша виживаність молоді.

В окремих випадках у риб зустрічаються інші способи розмноження:

1. *Партеногенез* – розвиток ікри без запліднення, який доходить тільки до стадії дроблення (оселедець, осетрові, лососеві, коропазі) і лише у

виняткових випадках до личинки, що доживають до розсмоктування жовткового мішка (миньок, салака). Здебільшого такий розвиток не призводить до одержання життєздатної молоді, але в іссик-кульського чебачка за партеногенетичного розвитку ікри спостерігається нормальне потомство. У лососів незапліднені ікринки, які залишаються у нерестовому бугрі разом із заплідненими, розвиваються партеногенетично до моменту виходу ембріонів. У результаті вони не загнивають і вся кладка запліднених яєць розвивається без ускладнень.

2. *Гіногенез* – народження самок, коли сперматозоїди близьких видів риби проникають у яйце й стимулюють його розвиток, однак запліднення при цьому не відбувається. У результаті такого розмноження в потомстві спостерігаються одні самки. У Середній Азії, Західному Сибірі і Європі зустрічаються популяції сріблястого карася, у водоймах Мексики – молінезії (ряд коропозубоподібних), що складаються майже з одних самок.

Риби, як правило, одностатеві, але серед них зустрічаються й гермафродити. Серед костистих риби до гермафродитів відносять кам'яного окуня, у якого в гонадах розвиваються ікра й сперматозоїди, але дозрівання їх зазвичай відбувається по чергово; червоного пагела, у якого протягом життя відбувається зміна (реверсія) статі: у молодих особин гонади функціонують як яєчники, у старших – як сім'яники. Зрідка гермафродитизм зустрічається в оселедцевих, лососевих, коропових, окуневих риби.

Залежно від характеру розмноження риби розділяють на:

1) *моноциклічних* – риби після однократного (один раз) ікрометання гинуть (річковий вугор, тихоокеанські лососі, річкова мінога, байкальська голом'янка);

2) *поліциклічних* – риби розмножуються протягом життя декілька і значно більше раз (більшість риби).

Вік настання статевої зрілості. Вік настання статевої зрілості в риби коливається – від 1-2 місяців (гамбузія) до 15-30 років (осетрові). Раніше дозрівають риби з коротким життєвим циклом (тюлька, сніток і деякі бички – у віці 1 року), риби із тривалим життєвим циклом стають статевозрілими значно пізніше (атлантична тріска – в 7-10 років, морський окунь – в 12-15 років і т.д.).

Вік статевої зрілості риби залежить від видової приналежності, умов перебування риби, умов живлення і довжини. Статеве дозрівання риби більше залежить від довжини тіла, ніж від віку, і відбувається у разі досягнення певної довжини, причому риби зазвичай вперше дозрівають, коли довжина, приблизно дорівнює половині своєї максимальної величини.

Зазвичай, чим краще харчується риба, тим швидше вона росте, а отже, швидше дозріває. Самці звичайно дозрівають раніше самок, наприклад осетри (табл. 12). На швидкість дозрівання впливають і кліматичні умови. Зокрема, настання статевої зрілості зв'язано також з досягненням певного рівня вмісту жиру в організмі риби. Так, у ляща статева зрілість настає в Аральському

морі в 3-4 роки, у Північному Каспії – в 3-6, на Середній Волзі в 6-7, у Ладозькому озері в 8-9 років.

Таблиця 12
Вік статевого дозрівання осетра
(за Мойсеєвим П.О. та ін., 1981 р.)

Стать риби	Осетер		
	волзький	куринський	азовський
Самці (♂)	10	13-14	8-9
Самки (♀)	13	19-30	10-14

Вік настання статевої зрілості має важливе значення для визначення розміру вилову риби й оцінювання сировинних ресурсів. У короткоциклових риб, що дозрівають на 2-3-му році життя (кільки, шпроти, сардини й ін.), а також у інтродукованих (штучно відтворюваних, як рослиноїдні: товстолобики, білий амур) допустиме промислове вилучення з популяції може скласти 40-60%, у довгоциклових (довгоживучих) риб це вилучення має бути значно меншим (5-25%). **Статевий диморфізм.** У більшості риб статевий диморфізм (вторинні статеві ознаки) не проявляється, самки й самці зовні розрізняються важко. У деяких видів вторинні статеві ознаки яскраво виражені: самки більші за самців, самцям властиве більш яскраве забарвлення, подовжені плавці та ін. Самці полярної камбали мають ктеноїдну луску, самки – циклоїдну.

У всіх риб із внутрішнім заплідненням проявляється статевий диморфізм. У самців хрящових риб є статевий копулятивний орган у вигляді видозміненого базального елемента черевного плавця, який зветься птеригоподієм, у самок його немає. У костистих риб роль статевого органа самця відіграє більш розвинений (як за товщиною, так і за висотою) перший промінь анального плавця, наприклад, у самців лина на відміну від самок стовщений перший промінь черевних плавців тощо (Додаток 2.3.1).

У риб, які відкладають ікру, статевий диморфізм майже не помітний. У деяких лише трохи більші черевні плавці і довша нижня лопать хвостового плавця. В період нересту або в переднерестовий період статеві відмінності помітні більш виразно. Самки мають товстіше черевце, а самці, зазвичай, – прогонисте тіло.

У деяких риб у переднерестовий період під впливом статевих гормонів з'являється шлюбне вбрання, що зникає після нересту.

У багатьох корошових, сигових риб на голові й тілі самців розвиваються рогові утворення білого кольору – "перлинний висип", особливі епітеліальні горбки, які, як вважають, під час ікрометання і запліднення ікри поліпшують тертям контакт тіл плідників; самці бичка-кругляка під час нересту стають

повністю чорними; черевце самця колючки зі сріблястого стає яскраво-червоним.

Лососеві (лососі і форелі) під час нересту мають помітне забарвлення, яке часто називають "шлюбним одягом". Зокрема, у тихоокеанських і атлантичних лососів під час нересту сріблясте забарвлення темніє, на тілі з'являються чорні, малинові плями, спостерігаються значні морфологічні зміни (щелепи подовжуються й загинаються, спостерігаються зміни черепного кістяка, у горбуші виростає горб).

Під час нересту у самки гірчака звичайного яйцепровід подовжується і перетворюється на яйцеклад, що дозволяє їй відкладати по одній ікринки у сифон різних прісноводних двостулкових молюсків.

У деяких видів риб присутні вторинні статеві ознаки, які можна спостерігати не тільки під час нересту. До них відносяться лини та щипавки. У самця лина зовнішні промені черевного плавця сильно потовщені, у самця звичайної щипавки в основі другого потовщеного променя грудного плавця розташований особливий кістковий виріст – орган Канестріні.

Личинки, що проклюнулися, плавають спочатку з жовтковим міхуром, з якого в перші дні одержують живлення. Коли запаси жовткового міхура вичерпані, личинки переходять на самостійне живлення, і крихітна рибка з цього часу називається мальком (довжина тіла її – близько 25 мм).

Співвідношення статей. Співвідношення статей є пристосувальною властивістю риб і спрямоване на забезпечення успішного відтворення. У більшості риб воно майже 1:1. Але з різних причин може бути й іншим.

Співвідношення статі у риб змінюється під впливом різних факторів. У гупій значний розвиток грибкового захворювання, яке викликане сапролегнією, іноді супроводжується перетворенням більшої частини самок, що вижили, у самців. Вплив високої температури на мальків зеленого мечоносця призводить до переваги самців.

Здатність до регуляції статі в риб має важливе значення в рибництві, дозволяючи одержувати додаткову продукцію. Так, починаючи із дворічного віку, маса самок коропа на 200 г більша маси самців, а самки сріблястого карася в одностатевих популяціях, що розмножуються шляхом гіногенезу, більші, ніж у двостатевих.

Гормональні препарати також можуть сприяти зміні нормальних співвідношень статі у риб. У рибництві під час розведення товарної риби може мати місце спрямована зміна статі шляхом введення в корм стероїдних гормонів (райдужна форель).

Серед риб розрізняють:

1) *моногамів* – з однією самкою звичайно нереститься один самець (сьомга);

2) *полігамів* – на одну самку доводиться 3-4 і більше самців (сазан), або один самець забезпечує запліднення ікри декількох самок (колючка).

Співвідношення статі та розміри одновікових риб, тобто відсоток самок і самців, що припадають на кожен розмірну групу, можуть бути трьох типів.

Перший тип – розміри самців і самок в одновікових групах однакові. Статевий диморфізм за розмірами відсутній. Сюди відносяться представники роду Clupea, у яких статеве дозрівання самців і самок відбувається одночасно й співвідношення статі 1:1 спостерігається у всіх вікових групах.

Другий тип – самки більші за самців, а самці дозрівають у більш ранньому віці й тривалість життя їх є меншою (оселедці роду Alosa, морська камбала, аральський вусач, сибірська ряпушка). Відсоток самок у риб цього типу у міру збільшення їх довжини зростає, досягаючи 100% серед великих і старших за віком особин.

Третій тип – самці більші за самок (бички, амурська кета, мойва) і серед великорозмірних особин відсоток самок зменшується до мінімуму.

Співвідношення статі у період нерестового ходу й на нерестовищах буває близьким 1:1 (у риб першого типу) або на першому етапі ходу можуть переважати самці, потім зростає кількість самок (у риб, які відносяться до другого й третього типів).

Співвідношення статі на нерестовищах залежить від особливостей поведінки риб у період розмноження. Так, у вобли на нерестовищах переважають самці (до 90%) через те, що самки після ікрометання залишають нерестовища, а самці затримуються для участі в заплідненні ікри інших самок.

Будова ікри і сперміїв рибоподібних і риб. Ікринки риб розрізняються за формою, розміром, кольором, наявністю жирових крапель, будовою оболонки. У риб ікринки звичайно мають кулясту форму, але зустрічаються й інші форми. У представників сарганоподібних – куляста ікринка з нитковидними відростками; у бичковидних – грушоподібні ікринки на нижньому кінці обрамлені розеткою ниток для прикріплення до субстрату; в анчоусових – еліпсоподібні ікринки тощо. (Додаток 2.3.2).

Величина ікринок, як і інші морфологічні ознаки, є стабільною ознакою виду. Великі риби відкладають ікру більшого діаметра. Розміри ікринок хрящових і кісткових риб залежать від **вмісту** в них поживної речовини – жовтка, і значно коливаються у мм (табл.13).

Таблиця 13

Розміри ікринок хрящових і кісткових риб

(за Мойсеєвим П.О. та ін., 1981 р.):

Назва	Розмір, мм	Назва	Розмір, мм
Бичок-пандака	0,3	Російський осетер	3,0-3,5
Камбала-ліманда	0, 6-0,9	Сьомга	5,0-6,0
Тюлька	0, 8-1,1	Кета	6,5-9,1
Сазан	1, 4-1,5	Полярна акула	80 (без капсули)

Оселедець атлантичний	1, 6-2,1	Європейська химера	420 (з капсулою)
Білий амур	2, 0-2,5	Китова акула	670 (з капсулою)

Серед костистих риб найбільш дрібні ікринки зустрічаються в камбали-ліманди, найбільші – у лососевих (кета). Хрящові риби мають найбільші яйця, так у різнозубих акул довжиною 1,5 м довжина яйцевої капсули близько 10 см (рис. 96).

Розвиток ембріонів у деяких з них триває дуже довго – 18-22 місяців (катран). Це пов'язано із яйцеживородінням і живородінням, зокрема у самок акул і скатів, для яких характерна наявність "матки-плаценти" з відростками (рис. 97).

Забарвлення ікринок специфічне для кожного виду. Ікра, що розвивається за менш сприятливих кисневих умов, зазвичай забарвлена інтенсивніше. У ряпушки ікра жовта, у лососів – жовтогаряча, у щуки – темно-сіра, у сазана – зеленувата, у терпугів – смарагдово-зелена, блакитна, рожева й фіолетова. Жовтуватий і червонуватий колір ікри пояснюється наявністю дихальних пігментів (каротиноїдів).

Пелагічні ікринки, що розвиваються за достатнього вмісту кисню, пігментовані слабко. Ікринки багатьох риб містять одну або кілька жирових крапель, які забезпечують їх плавучість.

Ікринки зовні покриті оболонками:

1. *Первинна* – жовткова (промениста) оболонка, утворена самим яйцем, пронизана численними порами, якими у яйце надходять поживні речовини під час його розвитку в яєчнику. У деяких видів вона двошарова (осетрові).

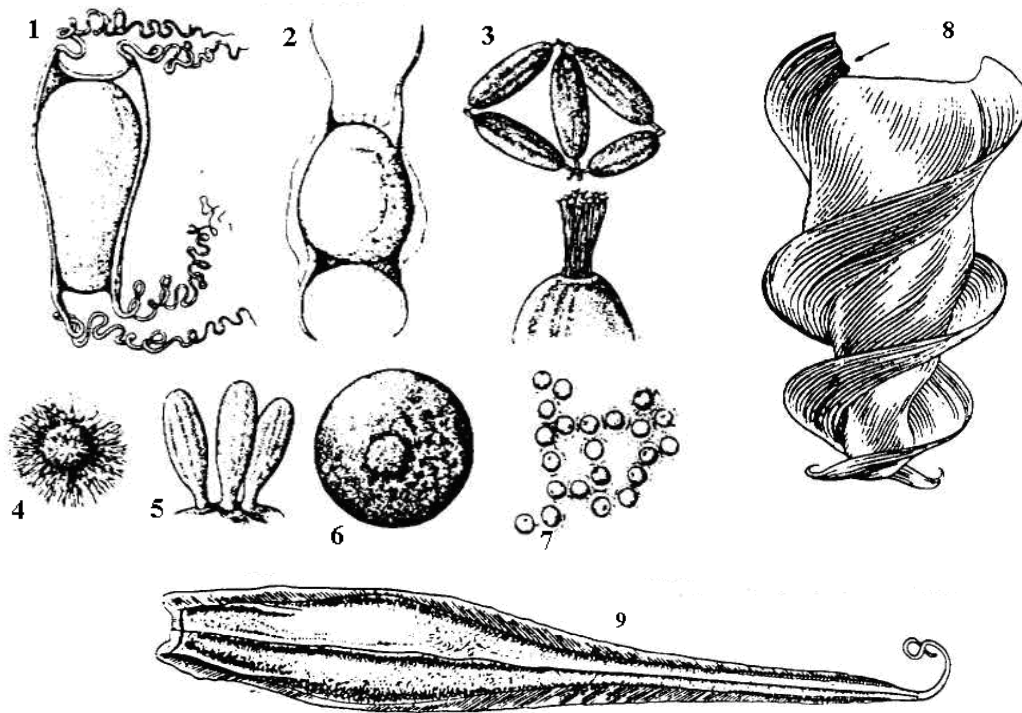


Рис. 96. Форми ікринок (яєць) самок риб:
 1 – акули; 2 – ската; 3 – міксини; 4 – саргана; 5 – бичка; 6 – кети; 7 – окуня;
 8 – акули (*Heterodontus japonicus* D.); 9 – химери
 (за Мойсєєвим П. О. та ін., 1981 р.)

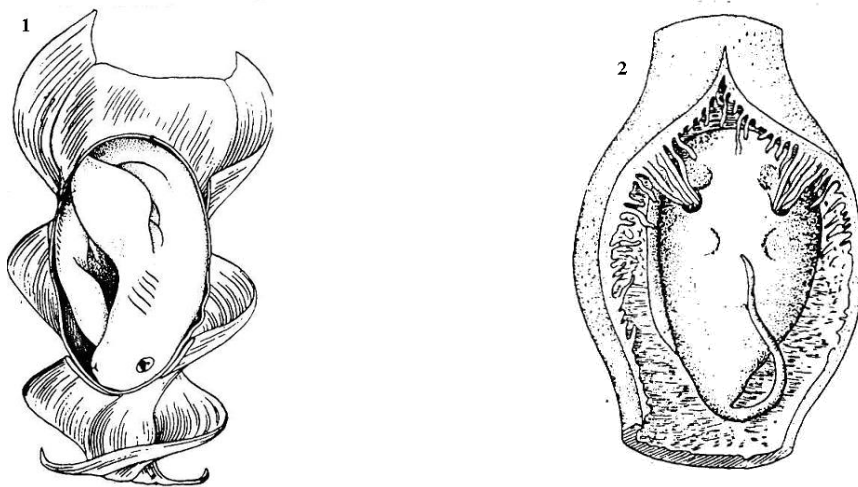


Рис. 97. Молочне "живлення" ембріонів хрящових риб:
 1 – розітнуте яйце акули (*Heterodontus japonicus* D.); 2 – "молочне" живлення
 ембріона ската (за Нікольським Г. В., 1974 р.)

2. *Вторинна* – студениста, липка (розвивається над первинною оболонкою), з різноманітними відростками для прикріплення яєць до субстрату. На анімальному полюсі обох оболонок розташований особливий

канал – мікропіле, якими під час запліднення сперматозоїд проникає в яйце. У костистих є один канал, в осетрових їх може бути декілька.

3. *Третинна* – рогова (у хрящових риб і міксин) і білкова (тільки в хрящових).

У міног, як і в костистих риб, ікринки дрібні, у міксин вони еліпсоподібної форми довжиною 2-3 см. На роговій оболонці міксин є гачкоподібні відростки, за допомогою яких яйця прикріплюються одне до одного й до підводних предметів. Рогова оболонка хрящових риб значно більша самого яйця, часто від неї відходять рогові нитки, за допомогою яких яйце прикріплюється до водяних рослин.

Сперматозоїди значно відрізняються в різних видів риб. У сперматозоїди розрізняють голівку, середню частину й хвіст. Форма голівки різна: куляста (у більшості костистих риб), паличкоподібна (в осетрових і деяких костистих), списоподібна (у дводишних), циліндрична (в акуллових, кистеперих). У голівці міститься ядро. Поперед ядра в акуллоподібних, осетрових і деяких інших риб розміщується акросома (Додаток 2.4.2). У костистих її немає. Сперма, що виділяє самець, складається зі сперматозоїдів, занурених у сперміальну рідину, подібну за складом до фізіологічного розчину, яка знаходиться в сперматофорі (рис. 98).

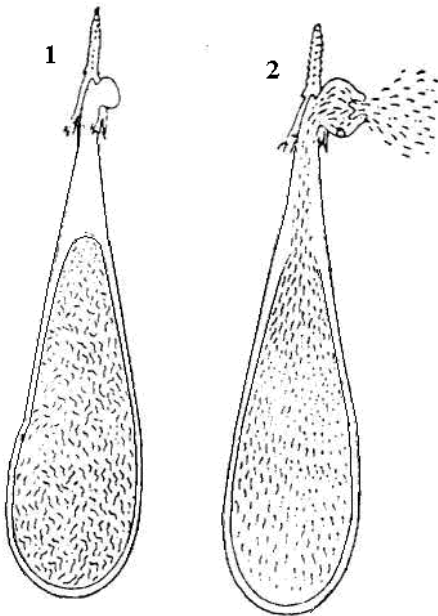


Рис. 98. Сперматофор риб (*Horaichthys setnai* К.):

- 1 – сперматофор;
2 – сперматофор із сперміями, що його залишають (за Нікольським Г. В., 1974 р.)

У сперміальній рідині сперматозоїди нерухливі. Під час зіткнення з водою їх активність різко зростає. Зустрівши ікринки, вони проникають у них через мікропіле, після чого відбувається запліднення. Тривалість активності сперматозоїдів залежить від солоності й температури води. У солоній воді вона значно довшя – до декількох діб (тихоокеанські оселедці), у прісній воді – не більше 1-3 хвилин (у більшості риб – коропові, лососеві, окуневі).

У одного і того самого самця сперматозоїди якісно не однакові й розрізняються за величиною, їх розділяють на: дрібні (легкі), середні (проміжні) і великі (важкі). Серед важких сперматозоїдів у великій кількості зустрічаються Х-гамети, серед дрібних – Y-гамети. Таким чином, з ікри, заплідненої великими сперматозоїдами, народжуються переважно самки, дрібними – самці. Це має важливе значення під час

штучного розведення цінних видів риб.

Відкладання ікри та екологічні групи риб. Початок нересту риб залежить від різних факторів (готовність статевих продуктів, температура й

солоність води, наявність нерестового субстрату тощо). З абіотичних факторів важливим є температура води. Кожному виду в період розмноження властиві оптимальні й граничні температури води.

За мінусової температури розмножуються сайка, наваги, арктичні й антарктичні риби. Мінімальна температура води, за якої можливий нерест у наваги $-2,3$ °C, тріски $+3,6$ °C, атлантичного оселедця $+4,5$ °C, сазана 13 °C. У багатьох коропових риб найбільш інтенсивний нерест спостерігається за температури $+18-20$ °C и вище.

Риби відкладають ікру в різних умовах, одні види нерестяться в припливо-відливній зоні (пінагор), інші – в океанічній пелагіалі на глибинах більше 1000 м (вугор). Переважна більшість морських риб нереститься в районах прибережної зони на глибині менше 500 м, що прогрівається відносно, де є висока концентрація кормових організмів. Якщо умови для розмноження відсутні й ікрометання не відбувається або ікра відкладається не повністю, то вона розсмоктується.

За особливостями перебування у воді ікру розрізняють як:

1) *пелагічну* (плаваючу);

2) *донну* (демерсальну), відкладається на ґрунт і донну рослинність.

Залежно від способу відкладання ікри і місця нересту риб поділяють на наступні екологічні групи (рис. 99; 1-9):

1) *пелагофіли* – відкладають плаваючу ікру в товщу води (майже всі оселедцеві, зокрема кільки, хамса, крім роду *Clupea*, атлантична тріска, чехоня, білий амур, товстолобик, камбали). Ікра і личинки розвиваються у товщі води, вільно (пасивно) в ній плаваючи;

2) *фітофіли* – відкладають ікру на рослини й водорості (вобла, лящ, сазан, карась, верховодка, окунь, краснопірка, плітка, щука, тихоокеанський оселедець, губанові та інші). Риби розмножуються серед водної рослинності, відкладають ікру в стоячій або слабко текучій воді на коріння, вегетуючі або відмерлі рослини. Часто фітофіли під час повеней використовують свіжозалиту водою рослинність;

3) *літофіли* – відкладають ікру на кам'янисто-гальковий ґрунт (осетрові, лососеві, вусачі, кутум, шемая, головень, підуст, рибець);

4) *псамофіли* – відкладають ікру на пісок (пічкур, гольці, міноги);

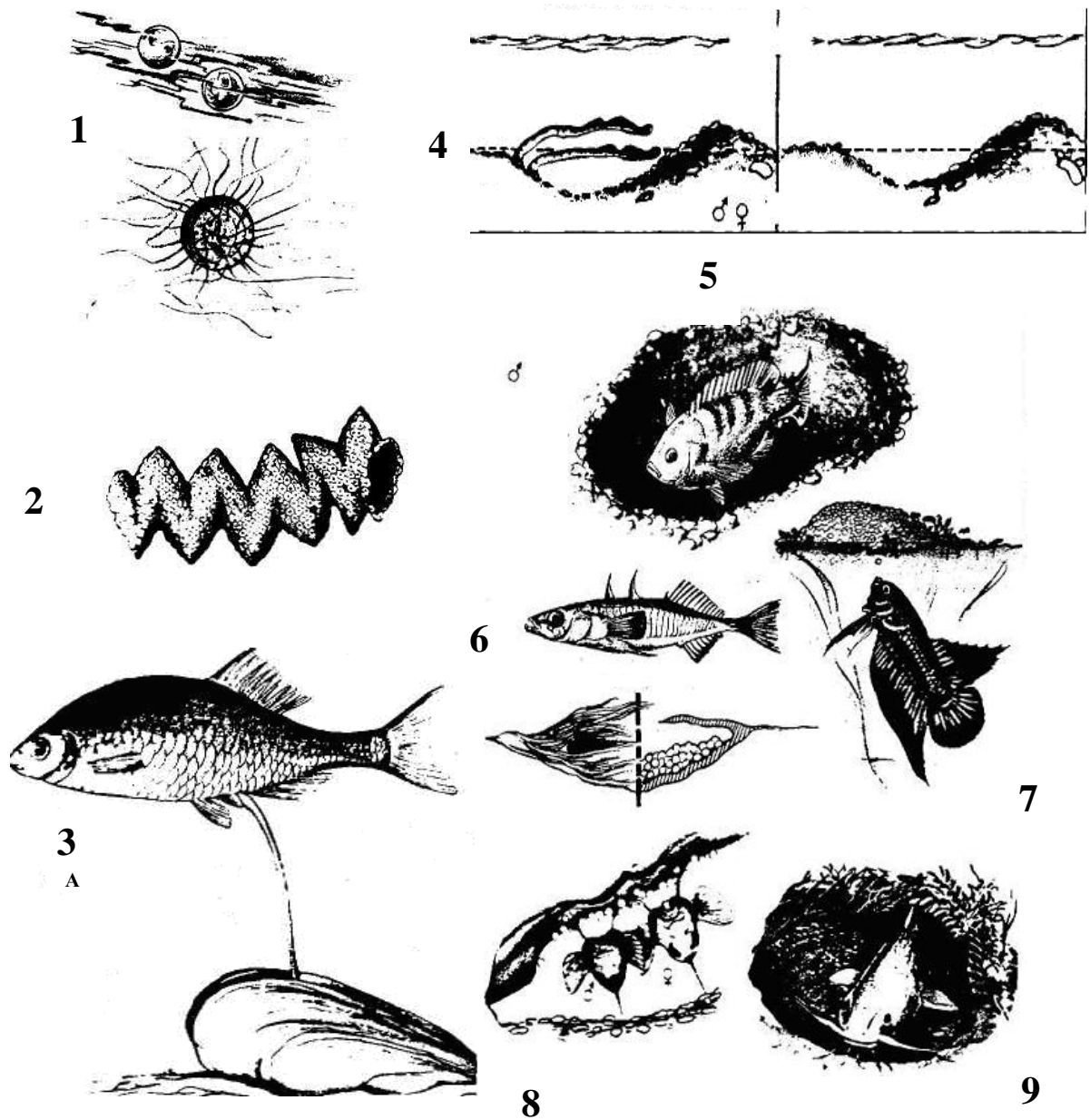
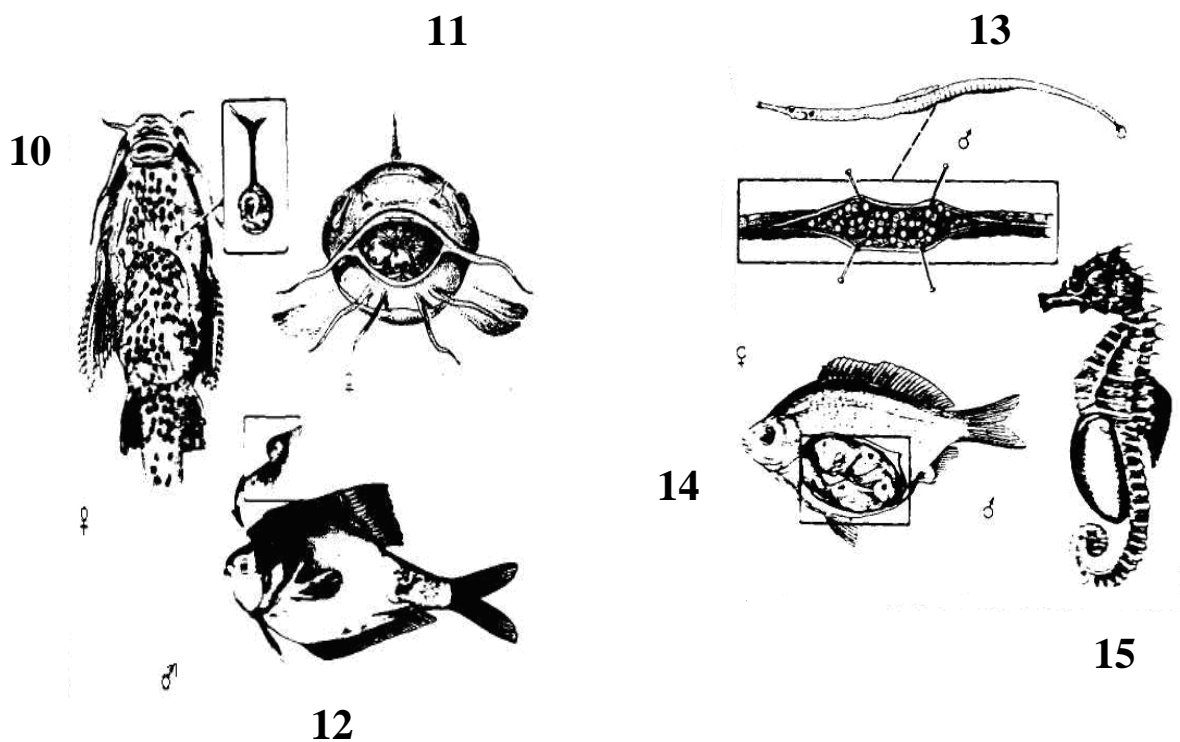


Рис. 99. Способи відкладання та виношування ікри і мальків у різних видів риб:

1 – плаваюча ікра риб (тюлька, сарган) у товщі води; 2 – клейка ікра (окунь) на дні водойми; 3 – відкладання ікри рибами (гірчак) в мантийну порожнину молюска; 4 – відкладання ікри рибоподібними (мінога) на перекатах річки на піщане дно ; 5,6,7,8,9 – відкладання та охорона ікри рибами (сонячний окунь, триголкова колючка, бійцівська рибка, золота рибка, сом) в гнізді (за Карлом Леглером та ін., 1977 р.)



Закінчення рис. 99:

10,11,12 – відкладання і виношування ікри рибами (сом, сом-галеіхт, куртус) зовнішне; 13,14,15 – відкладання і виношування ікри і мальків рибами (риба-голлка, живородка, морський коник) внутрішнє (за Карлом Леглером та ін., 1977 р.)

5) *остракофіли* – відкладають ікру в мантийну порожнину двостулкових молюсків, а іноді під панцир крабів (гірчаки, деякі пічкурі родів *Chilogobia*, *Careproctus* та ін.);

6) *нестінгофіли* (гніздолюбні) – відкладають ікру в побудоване гніздо і, зазвичай, охороняють її (сонячні окуні, колючки, бійцівські рибки, сомики та ін.);

7) *виношуючі*, котрі виношують ікру зовнішньо (соми, куртус) на собі або внутрішньо (морські голки, живородка, морські коники) в ротовій порожнині, поглибленнях тіла, на череві, спеціальних сумках тощо (рис. 99;10-15);

8) *індиферентні*, що можуть відкладати ікру на будь-який субстрат: рослини, каміння та інші предмети (той же окунь).

Строки розмноження й особливості ікрометання. Залежно від строків розмноження риб розрізняють:

- 1) *веснянонерестових* (щука, окунь, харіус);
- 2) *літньонерестових* (сазан, осетер, хамса);

3) *осінньо-зимовонерестових* (сьомга, тихоокеанський лосось, сизи, минь, навага).

Строки розмноження кожного виду, а також строки викльову личинок і розвитку молоді пов'язані із забезпеченістю їх їжею. Так, щука розмножується відразу після танення льоду – значно раніше коропових риб, що дозволяє її молоді швидко досягти довжини 5-6 см і повністю перейти на харчування личинками коропових риб.

Строки розмноження одного і того самого виду можуть бути різними. Так, наприклад, у мойви в різних акваторіях існування нерест протікає з березня по травень, або у червні-липні, чи у серпні-вересні. Мешканці середніх широт нерестяться звичайно один раз на рік, але деякі з них відкладають ікру не щорічно, а із проміжками від 2 до 6 років (осетрові), багато тропічних риб розмножуються протягом року неодноразово.

За тривалістю періоду ікрометання виділяють 2 групи риб:

1) з *одночасним (одноразовим) ікрометанням* – вся ікра дозріває і відкладається одночасно (щука, сиг, лосось);

2) з *порційним ікрометанням* – ікра дозріває й відкладається порціями тривалий проміжок часу протягом року (хамса, верховодка, каспійський оселедець, сом та ін.).

У колючки процес ікрометання вимірюється декількома секундами, у вобли й окуня – годинами, у сазана й ляща – цілодобово. Тріска, яка відкладає за нерестовий сезон 3-4 порції ікри, проводить на нерестовищах 1,5-2 місяці, султанка – 3 місяці.

Нерідко в одного і того самого виду певної водойми спостерігається одночасне (одноразове), а в іншому порційне ікрометання. Так, у ляща в Аральському морі (південна водойма) спостерігається порційне ікрометання, в Онезькому озері (північна водойма) він відкладає ікру одночасно (одноразово).

Порційне ікрометання є пристосуванням виду до впливу факторів середовища, сприяє збільшенню плодючості, більшій виживаності ікри й личинок, кращому живленню молоді завдяки рівномірному використанню кормової бази.

Шкала, коефіцієнт та індекс зрілості. Для оцінювання ступеня зрілості статевих продуктів у риб застосовують шкали зрілості. Найпоширенішою для поліциклічних *риб з одноразовим ікрометанням* є шестибальна шкала зрілості яєчників самок (Додаток 2.3.3) та сім'яників самців (Додаток 2.3.4.). До того ж розвиток відбувається поступово від I стадії і завершується VI стадією, після цього відбувається повернення переважно на II стадію (див. підрозділ 1.3.2 розділу 1.3).

У *риб з порційним ікрометанням* стадія зрілості визначається станом тієї порції, що найбільш розвинена й раніше всіх буде відкладена. Після відкладання першої порції яєчники переходять не в VI стадію, як у риб з одноразовим ікрометанням, а в IV або III, і ці стадії зрілості позначаються VI-

IV або VI-III. Після завершення всього нерестового періоду стан яєчника оцінюється як перебуває в VI, а потім в II стадії.

Якщо ж залишкові овоцити (резерв майбутнього року) вступають у ріст уже на VI стадії, то яєчник з VI стадії переходить в III і позначається VI-III.

Стадії зрілості мають різну протяжність в часі існування. Перша стадія найбільш тривала й залежить від часу настання статевої зрілості, тобто може тривати до декількох років. У більшості морських риб з весняно-літнім ікрометанням, у лососевих і сигових, що нерестяться восени, і деяких прісноводних (пічкур), самою тривалою є III стадія (до 8 місяців і більше). В інших прісноводних і морських риб з весняно-літнім ікрометанням найбільш тривалою є IV стадія. У європейського сома, наприклад, II стадія триває близько 1 місяця, III – 1-1,5 місяці, IV – 7-8 місяців, V – близько 1,5 місяці.

Під час оцінювання ступеня зрілості гонад риб використовують коефіцієнт і індекс зрілості.

Коефіцієнт зрілості – відношення маси гонад до маси тіла риби (у %). У риб з весняно-літнім нерестом коефіцієнт зрілості найбільш високий навесні, зменшується влітку, починає знову збільшуватися восени (сазан, судак, вобла й ін.). У риб з осінньо-зимовим нерестом найбільш високий коефіцієнт зрілості восени (лососі).

Індекс зрілості – процентне відношення коефіцієнта зрілості гонад, обчислене в окремі періоди дозрівання гонад, щодо максимального коефіцієнта зрілості, наприклад, у окуня (табл. 14).

Таблиця 14

Індекси зрілості окуня (за Мойсєєвим П.О. та ін., 1981 р.)

Стадії зрілості яєчників	Коефіцієнт зрілості, %	Індекс зрілості
II	13,0	49,2
IV	26,4	100,0
VI	2,1	8,0

Турбота про потомство. Більшість риб не піклуються про своє потомство. Яйцекладіння, яйцеживородіння та живородіння є найпростішою і найбільш високоорганізованою формою цієї турботи. В цьому випадку яйця під час інкубації зберігаються в сотні раз ефективніше, ніж у тих, що ікру відкладають. Риби, що відкладають ікру, здебільшого турботи про потомство не виявляють. Однак існує декілька видів, які споруджують різні гнізда, охороняють ікру й личинки (Додаток 2.3.5).

Гніздобудування. Багато риб будують гнізда, куди відкладають ікру з наступною охороною. Серед таких риб найбільш відомі лососеві (Salmonidae), окуневі (Percidae).

Тихоокеанські й атлантичні лосося хвостом виривають у ґрунті гнізда довжиною до 2-3 м, шириною 1,5-2 м, відкладають у них ікру, запліднюють її й засипають ґравієм (рис. 100).

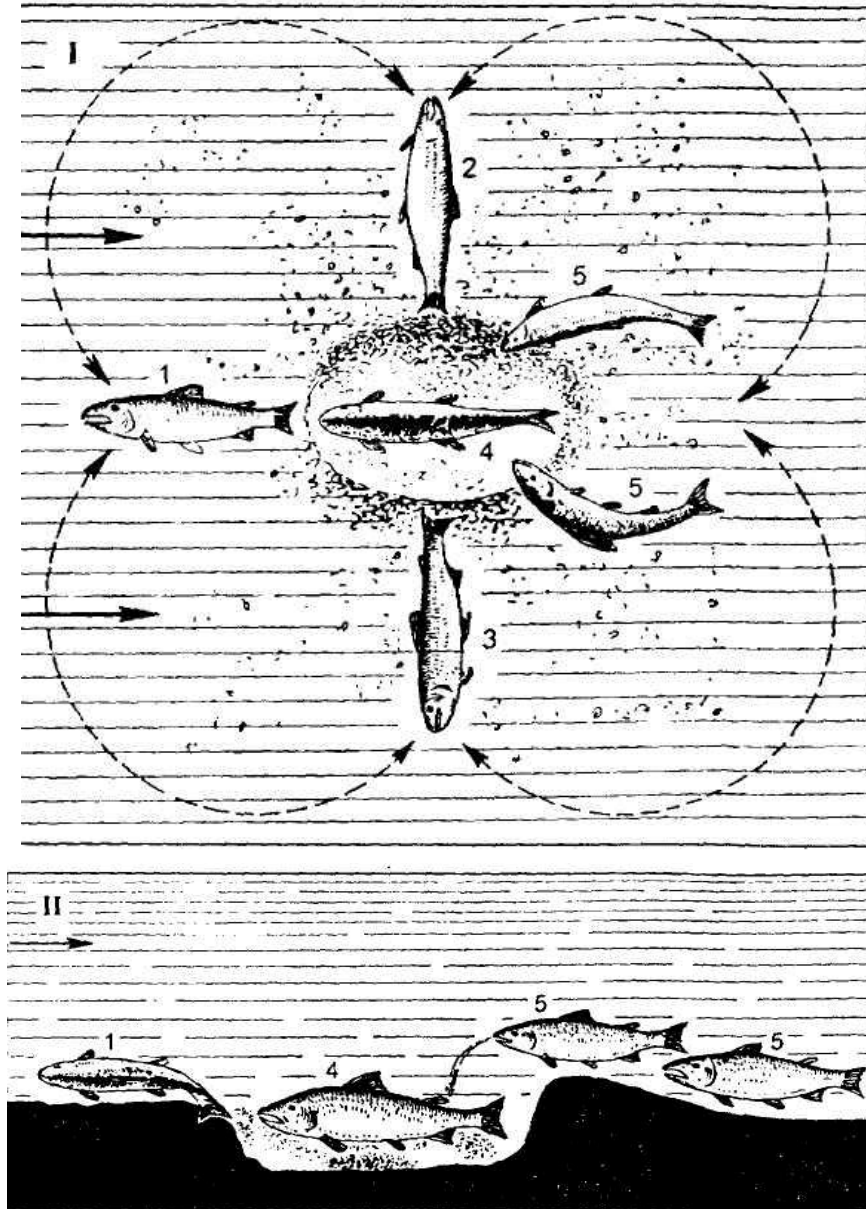


Рис. 100. Побудова гнізда та ікрометання у нерки

(I – вид зверху; II – те ж в розрізі):

1-3 – розташування самки під час викопування ґрунту; 4 – головний самець; 5 – другорядні самці (за Константиновим В. М. та ін., 2000 р.)

Самець колючки споруджує гніздо з рослинних залишків у вигляді муфточки й охороняє ікру. Самець судака розчищає на дні місце для майбутньої кладки ікри, потім охороняє її, очищає від мулу, змиваючи його сильними рухами грудних плавців. Якщо кладка залишається без сторожового самця, то охорону продовжує інший.

Використовують різні підводні ніші для влаштування гнізда бички (Gobiidae). У процесі охорони гнізд відбувається й інтенсифікація водообміну з поліпшенням газового режиму.

Лабіринтові риби (гурами, макропод) будують гніздо з пухирців повітря, обволікаючи їх клейкими виділеннями із рота. Самець пінагора охороняє кладку ікри, відкладену в літоральній зоні, й у разі висихання поливає ікру з рота водою.

Виношування ікри. Виношують ікру багато представників риб. Морський сомик аспредо (Siluriformes) виношує ікру на череві, яке в період розмноження стає губчастим й ікра вдавлюється в нього. Самці багатьох риб (апогон, теляпія) виношують ікру в ротовій порожнині. Там же деякий час тримаються й мальки, час від часу випливаючи з нього.

Морські голки (самці) виношують ікру на хвостовому стеблі, де в період розмноження утворюється так звана вивідна сумка, відкрита спереду в період розвитку ікри. В цю сумку за допомогою яйцеклада самка і відкладає ікру. Ікринки не лише інкубуються в більш захищеному стані, а й прирастають до тіла самця. Перший час личинки, які виклюнулися, перебувають у сумці. Коли вони підростають, сумка розривається уздовж і молодь час від часу виходить назовні, а у разі небезпеки знову ховається у сумку.

Дивовижну турботу проявляє самець пінагора (Scorpeniformes: Cyclopteridae). Він не лише охороняє відкладену самкою ікру, а й слідкує, щоб вона не опинилася на суші під час відпливу. В цьому випадку пінагор набирає в рот воду і поливає ікру. Потім він продовжує охороняти і мальків. Під час загрози самець подає сигнал тривоги і мальки прикріплюються до його тіла своїми черевними плавцями-присосками.

Плодючість і відтворна здатність риб. У риб розрізняють абсолютну (індивідуальну), відносну, видову (абсолютну) і популяційну плодючість. В рибництві користуються робочою плодючістю самок риб.

Абсолютна індивідуальна плідність – це кількість ікри, що відкладається самкою протягом одного нерестового періоду (просто плідність). Плідність риб є пристосувальною властивістю виду й значно коливається. Найбільш низьку плідність мають хрящові риби. Скат-манта народжує одне дитинча. В акул плідність коливається від 2 до 100 яєць або мальків, і тільки полярна акула відкладає майже 500 великих яєць довжиною 8 см (без рогової оболонки). У костистих риб найбільшу плідність мають риби, які відкладають пелагічну ікру (місяць-риба – до 300, мольва – близько 60 і тріска – до 10 млн ікринок).

Для риб, що проявляють турботу про потомство, характерна значно менша плідність. Так, живородна бельдюга відкладає від 10 до 400 личинок, а колючка – 60-550 ікринок.

Кількість і якість ікри залежать від маси тіла, віку, жирності й факторів середовища. З ростом риби й збільшення маси її тіла абсолютна плідність підвищується.

Риби здатні регулювати плідність залежно від зміни умов середовища. Більша плідність властива видам з більшою смертністю. Зміна абсолютної плідності регулюється через зміну забезпеченості їжею. Поліпшення умов живлення призводить до прискорення темпу росту, а отже, до більш високої плідності однорозмірних риб. У зв'язку із цим плідність одного виду в різних водоймах різна, відбиває умови існування риб і спрямована на забезпечення певної величини поповнення, але із збільшенням довжини вона збільшується (табл. 15).

Таблиця 15

Абсолютна індивідуальна плідність щуки різної довжини тіла у водосховищах, тис. ікринок (за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.)

Довжина тіла, см	Водосховища		Довжина тіла, см	Водосховища	
	Цимлянське	Рибінське		Цимлянське	Рибінське
30-35	9,2	6,4	70-75	80,6	86,2
40-45	21,8	13,5	80-85	122,0	132,5
50-55	32,8	26,2	85-90	149,2	166,1
60-65	54,3	45,6	90-95	-	200,2

Відносна плідність – це кількість ікринок на 1 г маси тіла самки. У більшості видів, зокрема, ляща, щуки, чорноморської кефалі й інших відносна плідність, як і абсолютна індивідуальна, із ростом самок збільшується (табл. 16).

Однак у деяких видів (горбуша, салака, севрюга й ін.) відносна плідність із збільшенням довжини й маси тіла особин зменшується, у плітки Куйбишевського водоймища вона коливається за роками.

Видова абсолютна плідність – це загальна кількість ікринок, яку відкладає одна самка риб за все її життя.

Для визначення значення цієї плідності в поповненні стада риб недостатньо знати абсолютну індивідуальну, відносну й видову плідності. Для цього необхідно визначити показник видової плідності.

Таблиця 16
Залежність плідності і якості ікри від маси ляща
Куйбишевського водоймища (за Мойсєєвим П. О. та ін., 1981 р.)

Маса риби, кг	Плідність риб		Характеристика ікринок		
	абсолютна, тис. ікринок	відносна, тис. ікринок	вміст жиру, %	діаметр, мм	маса, мг
0,4-0,6	46,1	90,0	5,15	1,16	0,66
0,6-0,8	76,1	108,9	3,95	1,30	0,92
0,8-1,0	112,0	124,0	3,92	1,29	0,90
1,0-1,2	147,0	133,7	3,80	1,30	0,92
1,2-1,4	176,0	136,0	4,23	1,27	0,91
1,4-1,6	236,0	183,0	4,12	1,31	0,98

Показник видової плідності – умовна величина, що залежить від низки факторів: індивідуальної плідності, віку настання статевої зрілості, кількості ікрометань самки за період життя тощо. Показник видової плідності обчислюють за формулою С. О. Северцова:

$$q = \sqrt[pj]{r},$$

де r – індивідуальна плідність; p – період між двома ікрометаннями; j – вік настання статевої зрілості; s – співвідношення статей у популяції.

Після доповнення кількістю ікрометань протягом життя (x) і вилучення співвідношення статей (s , воно близько 1:1), формула за Б. Г. Іоганзенем набула такого вигляду:

$$q = \sqrt[pj]{rx}.$$

Показники видової плідності риб мають наступні величини (табл. 17).

Більш точною оцінкою видової плідності є показник *популяційної плідності* – це кількість ікринок, яку відкладають самки популяції усіх вікових груп за один нерестовий сезон. Цей показник відображає відтворювану здатність риб, оскільки окремі популяції розрізняють за віковим складом, часом настання статевої зрілості й іншими біологічними показниками.

Якість статевих продуктів протягом життя змінюється, тому що на відтворну здатність риб впливає їх вік. У більшості видів високоякісне потомство з'являється від риб середнього віку. Молоді й дуже старі особини дають менш життєстійке потомство.

Таблиця 17

Показники видової плідності риб (за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.)

Вид риби	Середня індивідуальна плідність, шт. ікринок	Вік настання статевої зрілості, роки	Період між двома ікрометаннями, роки	Показник видової плідності
Білуга	2 400 000	16-20	5	1,17
Севрюга	200 000	10	3	1,50
Стерлядь	25 000	3-4	2	4,25
В'язь	80 000	3-5	1	16,82
Верховодка	250 000	3-5	1	22,36
Окунь	150 000	2-3	1	117,60
Бичок-кругляк	800	1	1	800,0

Тривалість інкубаційного періоду. У риб тривалість інкубаційного періоду коливається від декількох годин (даніо) до 22 місяців (колюча акула). Для інкубації ікри потрібна певна кількість тепла, що виражається в градусо-днях. Ця величина змінюється залежно від температури води. За підвищення температури води (у межах, властивих для даного виду) розвиток ікри протікає швидше (табл. 18). У коропових риб ікра розвивається протягом 3-6 днів, у наваги – 3-4 місяців, у лососів – до 5-6 місяців.

Таблиця 18

Тривалість розвитку ікри деяких видів риб залежно

від температури води (за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.)

Вид риби	Середня температура, °С	Розвиток ікринок, діб	Число градусо-днів
Салака (весінньонерестова)	11,8	8,0	94,6
	18,3	4,5	81,4
Форель струмкова	2,0	200,0	400,0
	7,0	65,0	455,0

Виживаність ікри й личинок. Чисельність популяції багато в чому залежить від виживаності ембріонів і забезпеченості їжею личинок на етапі переходу на активне живлення. На ці періоди припадає найбільша смертність порівняно з усіма іншими періодами життя риб (табл. 19).

Таблиця 19

Показники смертності деяких видів морських риб в ембріональній і личинковій періоди їх розвитку (за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.)

Вид риби	Смертність ікринок, ембріонів, перед личинок і личинок риб, %		
	Загальна, від ікринок до кінця личинкового періоду	У ембріональній і передличинковій підперіоди	У личинковий період
Чорноморська хамса	99,9	96,1	3,8
Азовська хамса	99,8	97,9	1,9
	99,9	97,3	2,6
Тихоокеанська сардина	99,6	96,8	2,8
	99,0	97,5	1,5
Чорноморська сардина	99,3	87,7	11,6

Основними факторами, що визначають виживаність ембріонів і передличинок, є температура води, солоність, газовий режим, вітер, хвилювання. Більша плідність деяких риб не може свідчити про їхню високу чисельність, тому що виживаність ікри й личинок може бути дуже низькою.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Назвіть способи розмноження риб.
2. Який вік настання статевої зрілості риб?
3. Які типи ікри та її будова у різних видів риб?
4. Назвіть екологічні групи риб і їх представників.
5. Назвіть приклади статевого диморфізму у риб.
6. Назвіть і дайте визначення стадіям зрілості риб.
7. Які види плодючості риб ви знаєте, їх визначення?
8. Що таке індекс та коефіцієнт зрілості рибоподібних і риб?
9. Назвіть приклади турботи про потомство у риб.
10. Яка смертність ікри пелагічних риб?

2.4. Розвиток та життєвий цикл рибоподібних і риб

Життєвий цикл рибоподібних і риб. Рибоподібним і рибам, як і будь-якому живому організму, характерна наявність певного видового життєвого циклу, що має на увазі сукупність всіх періодів індивідуального розвитку особини, і в результаті якого вона досягає статевої зрілості, стає здатною давати початок новому поколінню й старіє.

З екологічної точки зору життєвий цикл будь-якого виду рибоподібних і риб може бути умовно розбитий на три фази, яким характерна наявність певних життєвих періодів (Додаток 2.4.1):

- *передрепродуктивна (ювенальна)* фаза – ембріональний і личинковий періоди, а також період статевонезрілого організму;
- *репродуктивна* фаза – період дорослого організму;
- *пострепродуктивна* фаза – період старіння.

Кожному життєвому періоду властиві свої пристосувальні видові реакції, наявність специфічних зв'язків із середовищем перебування. Будь-який життєвий період характеризується своїми морфо-фізіологічними особливостями.

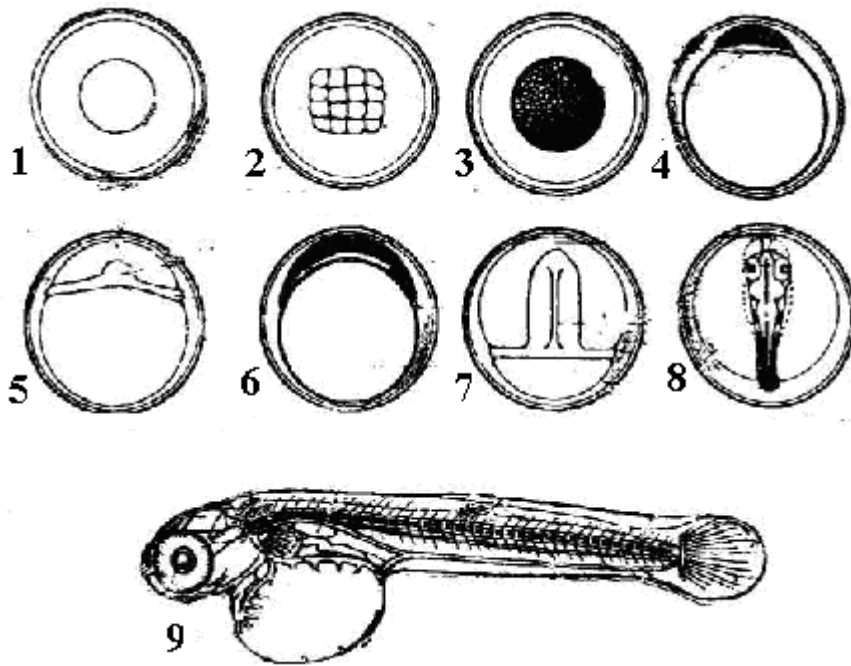
Періоди можуть розпадатися на підперіоди або етапи, які є тимчасовими відрізками в розвитку рибоподібних і риб, коли не відбувається значних якісних змін, але організм росте й, при цьому, не змінюється характер домінуючих відносин із середовищем.

Від початку запліднення до природної смерті риб виділяють 5 або 6 періодів:

1. *Ембріональний (зародковий)* – від моменту запліднення яйця до моменту переходу особини на зовнішнє (екзогенне) живлення, ембріон живиться за рахунок жовтка, отриманого від материнського організму (рис. 101).

Включає 2 підперіоди: *ембріональний* – розвиток усередині яйцевої оболонки, а у живородних – у тілі самки, й *передличинковий (вільного ембріона)* – у процесі якого відбувається звільнення (викльов) ембріона з оболонки і його життєдіяльність у стані вільного ембріона, із забезпеченням своїх харчових потреб за рахунок жовчного міхура, а кисневих – за рахунок шкірного дихання (розвиток поза яйцевою оболонкою).

Ікринки і ембріони видів риб, які належать до різних екологічних груп за способом відкладання і розвитку ікри, мають певні відмінності у розвитку. Як, наприклад, у фітофільних риб – ляща і сома (рис. 102,1), літофільних – кети, вусача і підуста (рис. 102,2), псамофільних – лжепічкара і дейтерофіза (рис. 102,3) та остракофільних – колючого і звичайного гірчаків (рис. 102,4).



**Рис. 101. Стадії ембріонального розвитку костистої риби
(*Fundulus heteroclitus*):**

1 – запліднене (активоване) оводинене яйце риби; 2,3,4 – дроблення яйця (утворення бластул); 5,6,7 – обростання (гаструляція) яйця; 8 – утворення органів (органогенез); 9 – утворення ембріона
(за Карлом Леглером та ін., 1977 р.)

Внутрішньовидові й міжвидові харчові взаємини в цей період не мають ніякої ролі, тому що відбувається жовткове (ендогенне) живлення, а в деяких видів риб спостерігається свого роду "молочне" живлення (скати, акули). Основні взаємини в риб на цьому етапі виникають на ґрунті забезпечення сприятливих абіотичних (температурний, кисневий режим, мінералізація, щільність, мутність води) умов розвитку ембріонів і захисту від хижаків.

2. *Личинковий* – характеризується переходом на зовнішнє (екзогенне) живлення зі збереженням личинкових органів і ознак. До того ж необхідно розрізняти перехідний і досить нетривалий період змішаного живлення, коли личинки починають споживати кормові організми, але ще має місце залишкове жовткове (ендогенне) живлення. У личинковий період молодь не має вигляду дорослого організму, у неї функціонують личинкові органи (плавцева облямівка, хорда, зовнішні зябра). Метаморфозні зміни, тобто придбання молоддю вигляду дорослої риби, відбуваються на цьому етапі розвитку. Плавцева складка ще не диференційована на зачатки парних і непарних плавців. Період триває від декількох діб і більше.

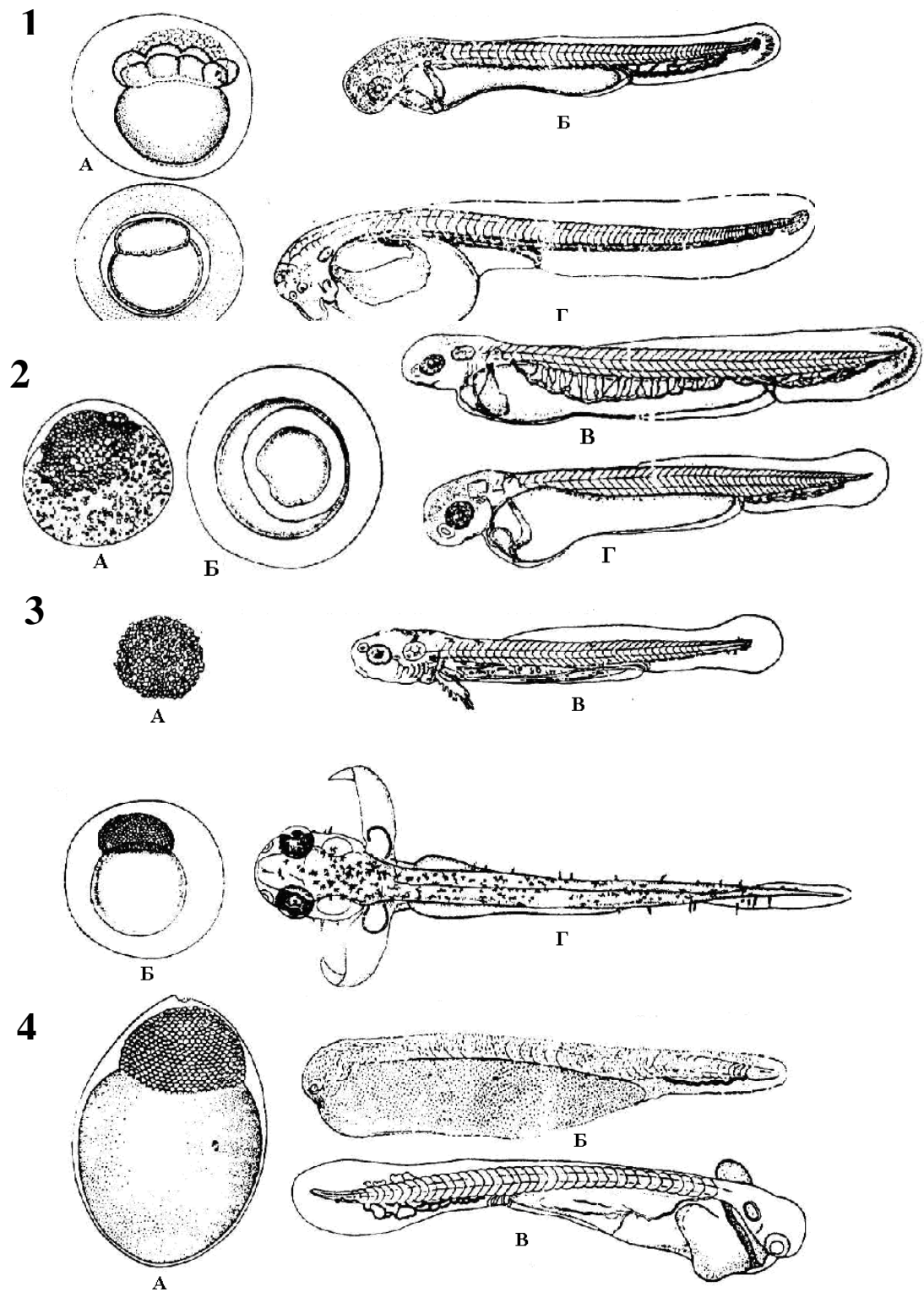


Рис. 102. Ікра та ембріони риб:

1 – фітофільних (А,Б – ікринка та ембріон ляща; В,Г – ікринка та ембріон сома) (за Нікольським Г.В., 1974 р.); 2 – літофільних (А – ікринка кети; Б,В – ікринка та ембріон усача; Г – ембріон подуста); 3 – псамофільних (А,Б – ікринка та ембріон лжепічкара; В,Г – ікринка та ембріон дейтерофіза); 4 - остракофільних (А,Б – ікринка та ембріон колючого гірчака; В – ембріон звичайного гірчака) (за Нікольським Г. В., 1974 р.)

Наприклад, личинковий період розвитку білого товстолобика нараховує 5 підперіодів (етапів) і продовжується близько 22 діб (рис. 103).

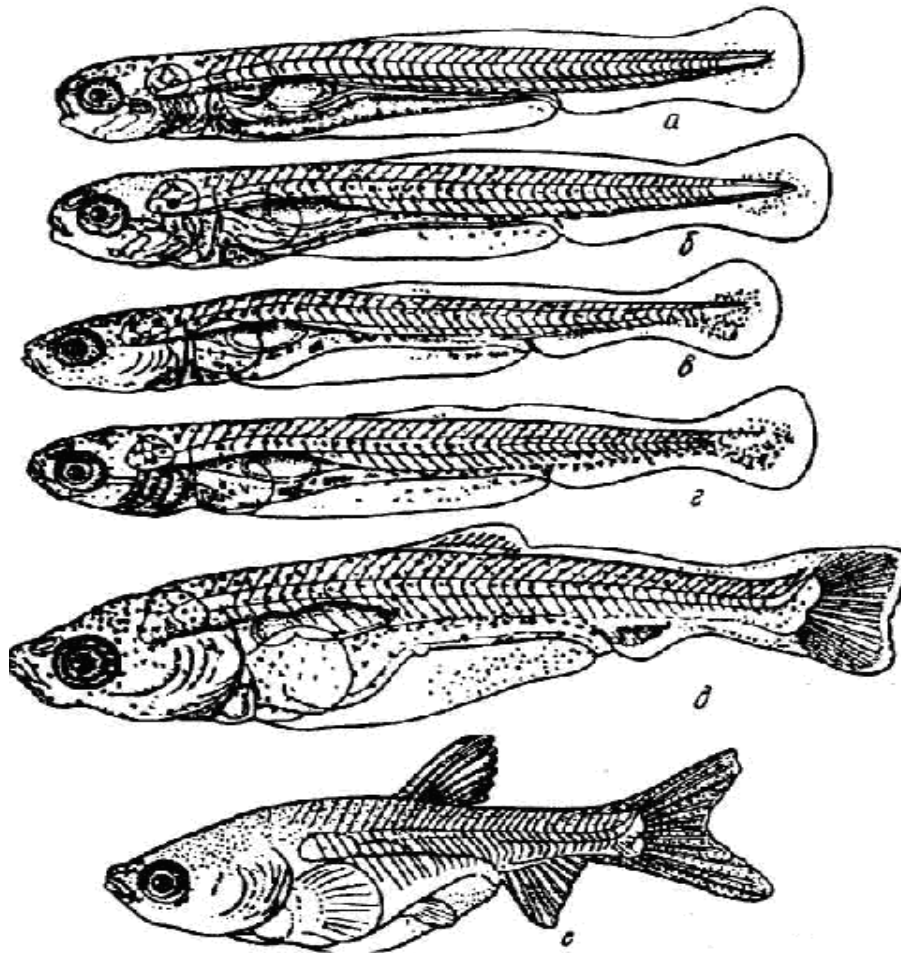


Рис. 103. Личинковий період розвитку білого товстолобика:
I етап (стадії а,б – змішане живлення личинки, 4-6 діб); II етап (стадія в – повний перехід личинки на зовнішнє живлення, 7 діб); III етап (стадія г – утворення непарних плавців, 8-14 діб); IV етап (стадія д – поява другого відділу плавального міхура, 18 діб); V етап (стадія е – утворення плавцевих променів в парних плавцях, 22 доби)
(за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

У личинковий період дуже гостро постає проблема внутрішньовидових і міжвидових харчових взаємин, наявність достатньої кількості доступних кормових організмів, захисту від хижаків.

3. *Мальковий* – зовнішня будова організму набуває подібності із дорослим організмом. Непарна плавцева складка диференціюється на плавці. З'являється луска, починається диференціація статі, але статеві органи ще нерозвинені. Період триває декілька тижнів.

Мальковий період розвитку, наприклад, того ж білого товстолобика нараховує 4 етапи і продовжується від 22-25 днів (завершення попереднього личинкового періоду) до 2 місяців (рис. 104).

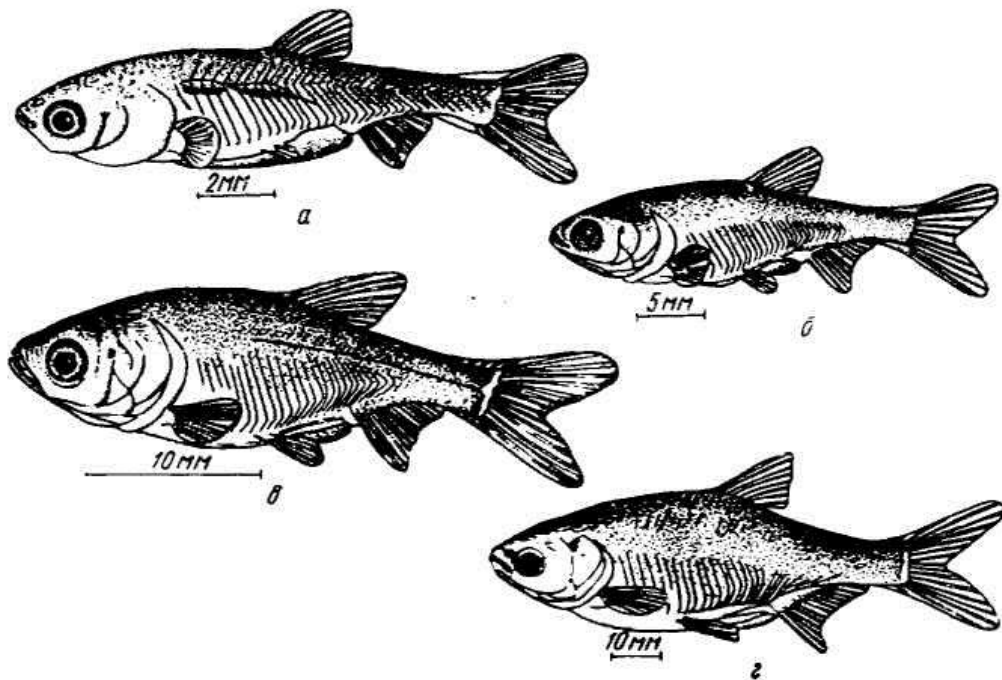


Рис. 104. Мальковий період розвитку білого товстолобика:

а – I етап (різке збільшення довжини кишечника, перехід малька на живлення переважно водоростями; 25-28 діб); б – II етап (розщеплення плавцевих променів в непарних плавцях; 1 міс); в – III етап (початок появи лусочок; близько 1 міс 10 днів); г – IV етап (зміщення очей вниз; 1,5-2,0 міс.)
(за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Слід зауважити, що вказаний період значною частиною дослідників не відокремлюється, а включається півперіодом (одним з етапів) до наступного ювенального.

4. *Ювенальний (юнацький) період* статевонезрілого організму – характеризується посиленням розвитком статевих залоз, але риби ще статевонезрілі і залози недорозвинені. Починають розвиватися вторинні статеві ознаки (якщо вони є).

У свою чергу цей період включає *мальковий* підперіод (частиною дослідників відокремлюється в окремий період), що характеризується наявністю нерозвинених статевих залоз, інтенсивним лінійно-ваговим ростом, коли всі енергетичні витрати йдуть на максимально швидке нарощування маси тіла для виходу з-під "пресу" хижаків. Підперіод триває декілька тижнів.

За мальковим настає підперіод *напівдорослого організму*, коли мають місце істотні енергетичні витрати на формування репродуктивних органів, тобто починається активний розвиток статевих залоз, але організм риб ще не

здатний до розмноження. Періоду статевонезрілого організму характерні всі види взаємин, крім тих, які мають відношення до нересту.

На першому році життя цей підперіод називають *цьогорічним* – оформлення малька до повністю схожої особини на дорослу форму риби.

Закладаються зачатки статевих залоз, поступово переходять на живлення характерними об'єктами живлення. Цей підперіод продовжується 6-8 місяців.

Ювенальний період може тривати у різних видів риб від одного до трьох років.

5. Період *дорослого організму* – з моменту настання статевої зрілості. Риби мають всі ознаки, що є повністю характерними для дорослого сформованого організму, й здійснюють всі належні до вимог виду основні прояви життєдіяльності (живлення, міграції, розмноження тощо).

Особина досягає статевої зрілості й здатна в певний період року відтворювати собі подібних. У цей період докорінно змінюється енергетика росту, коли лінійний ріст набуває підпорядкованого значення, а усі основні енергетичні ресурси витрачаються на утворення статевих залоз, що досягають до 10-25% від маси тіла, і нагромадження резервних речовин на період голодного обміну під час міграції, зимівлі й безпосередньо нересту. Цей життєвий період характеризується істотними якісними змінами.

6. *Період старості* – характеризується уповільненням росту або його припиненням. Риба втрачає здатність розмножуватися. Цей період закінчується загибеллю риби.

У період старості співвідношення підтримувального й репродукційного корму зміщується убік першого. Продукційний корм практично повністю витрачається на нагромадження резервних речовин (жирів) для забезпечення обміну речовин під час вимушеного голодування.

Риб, життєвий строк яких не перевищує 4-5 років, називають *короткоцикловими*. У прісноводних водоймах України це вівсянка, верховодка звичайна, чебачок амурський, гірчак звичайний, бобирець дніпровський, чорноморсько-каспійські бички: кругляк, гонець, головач, пісочник, мартовик, цуцик мармуровий, щипавка звичайна, в'юн звичайний, колючка триголкова, колючка мала південна, голка-риба пухлошока чорноморська, тюлька чорноморсько-азовська, атеріна чорноморська.

У водоймах України найменший вік у бичка зірчастої пуголовки – один рік, тюлька, триголкова колючка живуть не більше трьох років.

Риб із більшою і значно більшою тривалістю життя відносять до *середньо- або довгоциклових* (осетрові, коропові, акули, скати, міноги, міксини та ін.).

Необхідно звернути особливу увагу на життєвий період, що пов'язаний з відтворенням риб і одержав назву *статевий цикл* – характерні періодично повторювані у статевозрілих особин рибоподібних і риб морфофізіологічні й поведінкові процеси, пов'язані з розмноженням. Статевий цикл може бути *моноциклічним* – риби здатні розмножуватися один раз у житті й гинуть

(далекосхідні лососі, деякі види прохідних оселедців), і *поліциклічним* – риби здійснюють багаторазовий нерест протягом життя.

Метаморфоз у рибоподібних і риб. У деяких рибоподібних і риб розвиток личинок проходить із метаморфозом (мінога, камбала, річковий вугор, місяць-риба та ін.).

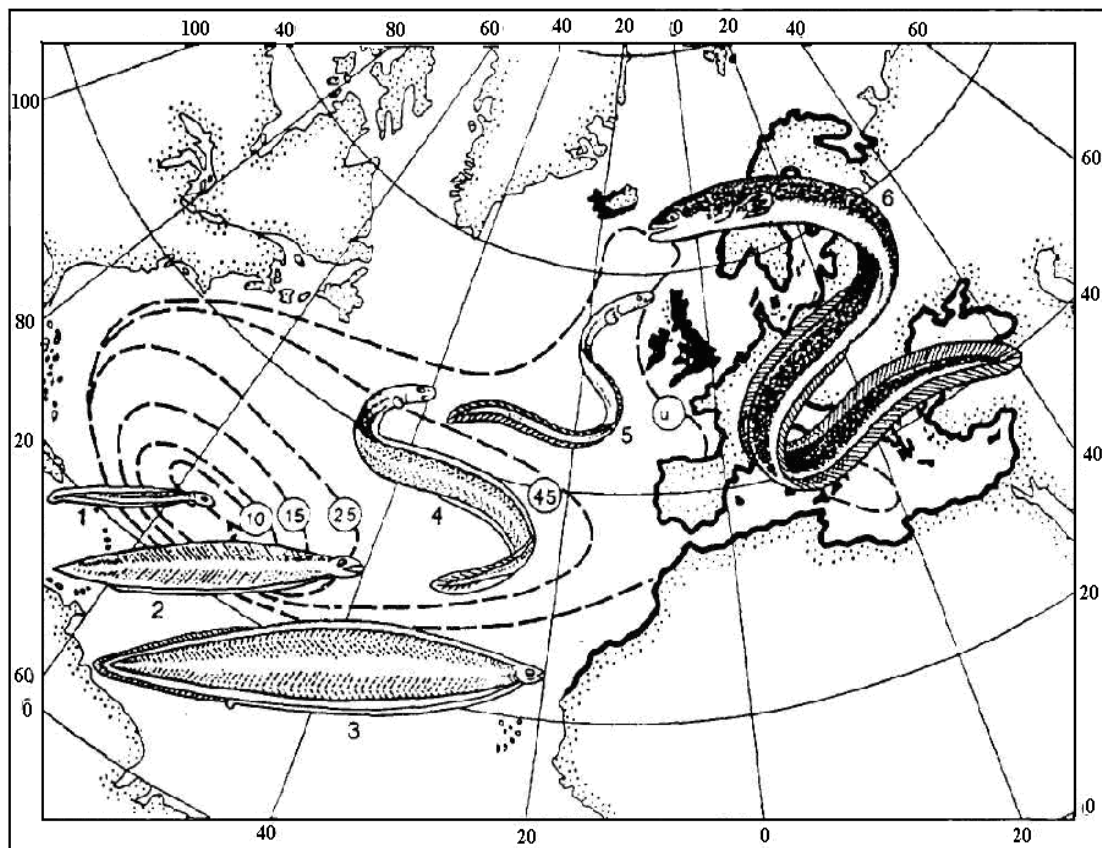
Личинки річкового вугра (*лептоцефали*), які виклюнулись із ікринок у Саргасовому морі, мають листоподібну форму (рис. 105а).

Рис. 105. Схема розвитку риб з метаморфозом:

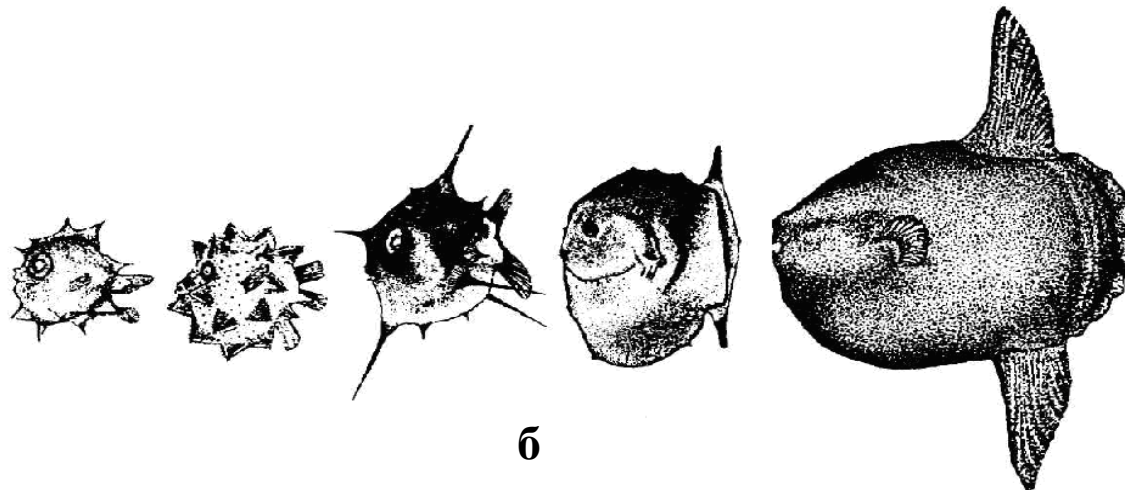
- а – європейського річкового вугра (1 – передличинка, що виклюнулася; 2, 3, 4 – одно- та дворічні личинки, лептоцефали; 5 – скляний вугор; 6 – дорослий вугор) (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Закінчення рис. 105:

- б – місяць-риби (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)



а



б

Протягом 2-3 років вони дрейфують за течією Гольфстрім, перетворюючись в прозорих вугреподібних рибок (*скловидні вугрі*), які заходять у річки, озера та інші водойми Європи, де ростуть, втрачають прозорість і перетворюються в дорослих вугрів (спочатку *сріблястих*, а потім *жовтих вугрів*).

Камбала має симетричних личинок, які плавають у верхніх шарах води спиною догори. Згодом вони поступово опускаються в більш глибокі шари води й втрачають двосторонню симетрію: одне око в них переходить на інший бік тіла (рис. 62, підрозділу 1.5.3, розділу 1.5). Після завершення метаморфозу молода камбала починає вести придонний спосіб життя.

Розвиток з метаморфозом характерний і для однієї із найбільш плідючих риб, а саме місяць-риби (рис. 105б), а також багатьом іншим рибоподібним і риbam.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке життєвий цикл рибоподібних і риб?
2. На які періоди поділяється розвиток риб?
3. Охарактеризуйте етапи ембріонального розвитку риб.
4. Охарактеризуйте етапи личинкового розвитку риб.
5. Охарактеризуйте етапи ювенального розвитку риб.
6. Охарактеризуйте етапи статевозрілого періоду риб.
7. Наведіть приклади метаморфозу у риб.

2.5. Розміри, ріст та вік рибоподібних і риб

Розміри рибоподібних і риб. Коли ми ведемо мову про розміри риб, то, насамперед, маємо на увазі довжину до кінця лускового покриву, в окремих випадках – повну довжину риб (рис. 106).

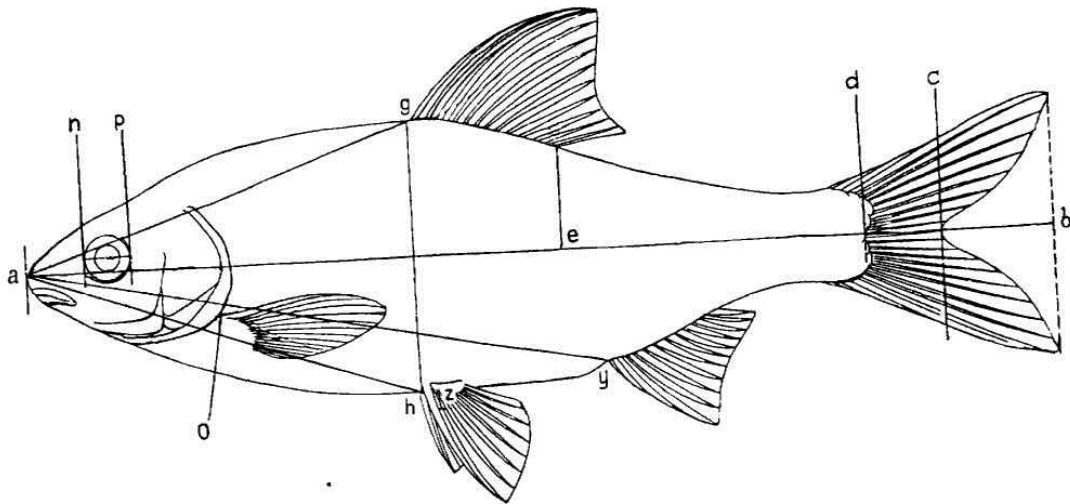


Рис.
106.

Схема головних вимірювань риб:

ab – повна довжина риби; ac – довжина до розвилки хвостового плавця (за Смітом);
ad – довжина до кінця лускового покриву; an – довжина риля;
ao – довжина голови; np – діаметр ока; po – довжина позаочного відділу;
gh – найбільша висота тіла; ag – антедорзальна відстань; az – антеанальна відстань;
ed – постдорзальна відстань; oz – відстань між грудними і черевними плавцями
(передня частина черева; zy – відстань між черевними та анальними плавцями (за Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

Деяко відрізняються виміри у оселедцевих риб – довжина вимірюється до розвилки хвостового плавця (за Смітом) через наявність на ньому крилоподібних лусочок (рис. 107).

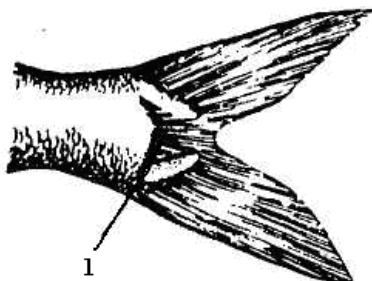


Рис. 107. Крилоподібні лусочки на хвостовому плавці оселедцевих риб
(за Лебедевим В. Д. та ін., 1969 р.)

Розміри риб істотно розрізняються й специфічні для кожного виду. Самі маленькі рибки – малесенькі бички, що населяють води Філіппінських

островів, досягають статевої зрілості за довжини тіла 5-14 мм. До ряду коропозубоподібних відноситься інша невелика рибка – гетерандія, самці якої мають довжину тіла не більшу 2 см. Маса звичайної шиндлерії, що входить до ряду окунеподібних і живе в прибережних водах Тихого й Індійського океанів, не перевищує 8 мг за довжини тіла 2,5 см. Одним із найдрібніших представників понто-каспійської іхтіофауни є каспійський бичок Берга, що стає статевозрілим за довжини тіла 21 мм, до того ж максимальна довжина його не перевищує 31 мм.

Серед найбільших риб окремі представники океанічних акул, які досягали довжини більше 20 м і маси 15 т (китова акула), гігантська акула досягала довжини 15 м і маси 4 т. Відрізняються великими розмірами й деякі скати. Так, наприклад, ширина диска морського диявола, або манти, становила близько 7 м, а маса – 2 т. Із промислових риб внутрішніх вод найбільш великими рибами є осетрові – білуга й калуга, довжина яких іноді перевищувала 4 м, а маса – 1 т; за іншими даними – відповідно 9 м та 2 т (Додаток 2.5.1). Прісноводні соми досягали довжини 5 м і маси 300 кг.

У водоймах України риби мали такі максимальні розміри (табл. 20).

Ріст рибоподібних і риб. Ріст риби – це збільшення її біологічних показників за певний проміжок часу. У риб розрізняють лінійний ріст (збільшення довжини тіла) і ріст маси тіла. Ріст маси тіла сильніше підданий коливанням залежно від умов живлення, чим ріст довжини тіла. Основною особливістю, характерною для риб, є постійний їх ріст протягом всього життя, що не припиняється. Прикладом може слугувати білизна нижньої Волги, настання статевої зрілості в якій відбувається у віці 3-4 років (за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.):

Вік риби, р.	1	2	3	4	5	6	7
Довжина риби, см	11,7	23,3	34,9	40,9	47,8	53,6	59,0
Абсолютний приріст риб, см	11,7	11,6	11,6	6,0	6,9	5,8	5,4

У процесі проходження різних життєвих періодів спостерігається ріст, тобто збільшення лінійних розмірів і маси тіла риб, а також їх розвиток, що передбачає якісні зміни, які відбуваються в організмі риб під час росту.

Спостерігаються наступні особливості в рості риб:

- максимальні відносні лінійно-вагові прирости в ювенальний період життя рибоподібних і риб;
- різке уповільнення нарощування маси з настанням статевої зрілості й після першого нересту;
- дуже низьке нарощування маси в пострепродуктивний період.

Таблиця 20

*Найбільші риби, виловлені у внутрішніх водоймах України
та поблизу її морського узбережжя
(за Щербухою А. Я., 1987 р., Козловим В. І., 1993 р.)*

№ з/п	Назва видів риб	Розміри риб		Рік вилову	Місце вилову риби
		довжина, см	маса, кг		
1	Білизна	94	8,7	1966	р. Уж
2	Білуга	-	320,0	1954	р. Дніпро
3	Вугор	150	10,0	1953	Чорне море
4	В'язь	44	2,1	1940	р. Дніпро
5	Камбала-калкан	106	-	1954	Чорне море
6	Карась сріблястий	40	2,3	1987	о. Щуче
7	Катран	140	15,5	1990	Чорне море
8	Лин	70	8,6	1958	р. Ірпінь
9	Лящ	65	4,8	1960	р. Донець
10	Меч-риба	250	-	1956	Чорне море
11	Морський кіт	-	16,5	1991	Чорне море
12	Осетер	177	40,0	1954	р. Дніпро
13	Пеламіда	85	-	1957	Чорне море
14	Плітка	48	1,2	1926	Бакайська зат.
15	Сазан	-	55,0	XIX ст.	Азовське море
16	Сарган	70	-	1955	Чорне море
17	Скат-хвосток	125	15,5	1968	Чорне море
18	Ставрида	48	1,3	1953	Чорне море
19	Сом	300	230,0	1970	р. Борислава
20	Судак	77,5	-	1953	Чорне море
21	Тунець блакитний	-	300,0	1927	Чорне море
22	Щука	250	70,0	1970	р. Борджава
23	Щука*	224	-	2009	р. Золота Липа

* П р и м і т к а: виловлено рибалками-аматорами на Волині.

Інтенсивність росту визначається сумарним впливом абіотичних і біотичних факторів. Залежно від головної ролі в нерестових умовах, спостерігаються розходження в рості між самцями й самками одного і того ж виду риб. У більшості риб самці ростуть повільніше самок. Так,

середньорічні прирости довжини самок азовської чехоні перевищували самців в 1,5-2 рази (за Мойсеевим П. О. та ін., 1981 р.):

Вік риб, роки	2-4	5-8	9-13
Приріст самок риб, см	1,9	1,6	0,9
Приріст самців риб, см	1,1	0,8	0,6

Існує певна залежність між темпом росту й об'ємом водойми.

Швидкість росту молоді риб залежить від наявності їжі й температури води; найбільша швидкість росту відмічається до настання статевої зрілості.

Риба росте нерівномірно. Звичайно до настання статевої зрілості риби ростуть швидше, з досягненням статевої зрілості (після першого нересту) – повільніше. При цьому має місце різна інтенсивність нарощування маси залежно від сезону й віку.

Для мешканців північної й південної півкуль швидкий темп росту риб характерний для періоду інтенсивного живлення, що відповідає теплому періоду року, коли корму достатньо, вода тепла; уповільнення (або припинення) росту має місце в зимовий період. Узимку риби ростуть повільно, або зовсім не ростуть. Різниця в темпах росту за періодами року відбивається на річних кільцях луски. Якщо не перешкоджають хвороби, паразити, хижаки чи рибалки-аматори, то риби можуть прожити від 5 до 100 років, безперервно продовжуючи рости.

Корм використовується головним чином на лінійний приріст (продукційний корм). Тому в перші роки життя йде найбільш швидке наростання лінійних розмірів. Після настання статевої зрілості темп лінійного росту знижується, а приріст маси нерідко навіть зростає. Значна частина споживаного корму витрачається на утворення статевих продуктів і резервних речовин для міграцій, зимівлі тощо. Частка продукційного корму зменшується, збільшується частка підтримувального корму (на підтримку життєдіяльності організму). У період старіння організму лінійний ріст сильно вповільнюється, корм витрачається головним чином на підтримку життєвих процесів.

На швидкість росту риб значний вплив чинять умови зовнішнього середовища (температура, освітленість, газовий режим, щільність населення водойми, кормові ресурси й ін.). Кожному виду риб властиві оптимальні температури, за яких найбільш інтенсивно відбувається процес обміну речовин. Велике значення для росту риб мають кількість і доступність корму. Ріст риб одного і того самого виду в різних водоймах, окремих його популяцій і різних поколінь однієї й тієї ж популяції може значно відрізнятись. Так, лящ і сазан у північних водоймах ростуть набагато повільніше, ніж на півдні, де період живлення більш тривалий. Темп лінійного росту ляща, а особливо сазана, істотно відрізняється в Азовському

морі та інших водоймах (Каспійське море, оз. Балхаш), тому що кормові ресурси в Азовському морі значно кращі (за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.):

Вік риб, роки	1	2	3	4	5
Лінійний ріст ляща з водойм Фінляндії, см	3,0	5,3	7,6	9,8	12,3
Лінійний ріст ляща з Нижньої Волги, см	7,5	13,2	19,2	24,3	28,2
Лінійний ріст сазана є оз. Балхаш, см	8,8	16,0	21,0	25,0	28,0
Лінійний ріст сазана Азовського моря, см	13,0	25,5	34,9	41,0	45,5

Темп лінійного росту має значні відмінності у риб (полярна трісочка Есмарка) у прохолодних морях (Баренцовому і Карському) Північного льодовитого океану через різні кормові умови (табл. 21).

Таблиця 21

Темп росту полярної сайки в Баренцовому і Карському морях
(за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.)

Вік риб, роки	Баренцове море		Карське море	
	довжина, см	приріст, см	довжина, см	приріст, см
1	8,0	-	6,9	-
2	13,2	5,2	10,9	4,0
3	17,1	3,9	13,9	3,0
4	20,5	3,4	16,3	2,4
5	23,9	3,4	19,8	3,5
6	26,2	2,3	22,1	2,3
7	27,7	1,5	-	-

Водночас темп росту риб у окремо взятій водоймі може істотно змінюватися залежно від багатьох факторів (гідрологічних умов, кількості і якості їжі, а також чисельності популяції або окремих поколінь риб). Різко змінюється темп росту у зв'язку зі зміною умов перебування й характеру живлення риб. Так, атлантичний лосось у перші роки життя в річці живиться в основному личинками комах і росте дуже повільно. Скотившись у море, лосось переходить на живлення рибою й різко збільшує темп росту (за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.):

Період життя риб	Річковий			Морський			
Вік риб, роки	1	2	3	4	5	6	7
Довжина риб, см	7	11	15	37	64	81	101
Маса риб, кг	0,006	0,011	0,036	1,370	3,850	6,600	9,150

У разі погіршення умов живлення має місце не тільки вповільнення росту, але й збільшення його мінливості, так в одновіковій групі виявляються

особини різного розміру. Така розбіжність у рості дозволяє більш повно використовувати кормові ресурси водойм. У дрібних і великих особин спектр живлення помітно відрізняється. У разі поліпшення умов харчування ріст риб вирівнюється, риби переходять на живлення подібним кормом.

Важливим фактором, що впливає на ріст, є промисел, який здатний зменшувати чисельність популяції й створювати кращі умови для відгодівлі невиловлених риб, що призводить до збільшення їх темпу росту. Перенаселення водойм рибою може приводити до зниження темпу її росту. Прикладом, що може показувати вплив великої кількості риб в популяції на темп їх росту, є порівняння довжини викопного і сучасного судаків (табл. 22).

Таблиця 22

*Середня довжина викопного і сучасного судаків різного віку, см
(за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.)*

Вік риб, роки	Довжина викопного судака Хазарських відкладень з р. Дон, см	Сучасні дані довжини судака з р. Дон, см
3	-	40,4
4	-	46,9
5	37,5	53,5
6	43,5	59,8
7	45,0	64,0

На швидкість росту риб впливають також різні захворювання та інвазії.

Тривалість життя риб. Тривалість життя риб різна. Деякі види, що населяють прісні води Африки й Південної Америки, живуть кілька місяців і досягають статевої зрілості вже на 2-3 місяці життя (афіосеміон, цинолебія та ін.), вік деяких осетрових риб може досягати 100 років (білуга й калуга).

Більшість невеликих за розмірами риб мають короткий життєвий цикл 2-3 роки (анчоус, азовська тюлька, триголкова колючка). Звичайний вік довгожителів становить 20-30 років (щука, сазан, сом, палтус та ін.).

Природна тривалість життя визначається видовими особливостями обміну речовин. Деякі види гинуть після першого нересту (горбуша, річковий вугор).

Під впливом різних факторів і інтенсивного рибальства риби не досягають свого граничного віку. Тому у водоймах, де не виловлюють, популяції можуть включати велику кількість риб старшого віку.

Визначення віку рибоподібних і риб. Існують різні методи визначення віку. У більшості риб вік визначається за лускою. На покривному шарі луски утворюються склерити – для кожного року окремі, наприклад, як у сазана (рис. 108).

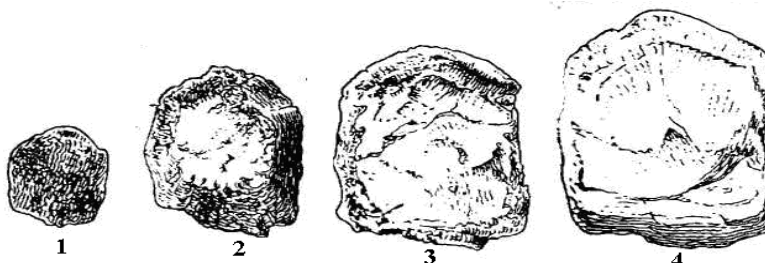


Рис. 108. Луска чотирилітнього сазана, розділена на пластинки за роками росту:

1 – перший рік; 2 – другий рік; 3- третій рік; 4 – четвертий рік (за Нікольським Г. В., 1974 р.)

У періоди інтенсивного росту риб ширина склеритів і відстань між ними – розширені, у період повільного росту – звужені. Широка й вузька смуги разом становлять одну річну зону, як у вобли і тріски (рис. 108). Крім річних кілець на лусці риб (вобла) можуть утворюватися додаткові кільця (рис. 109а).

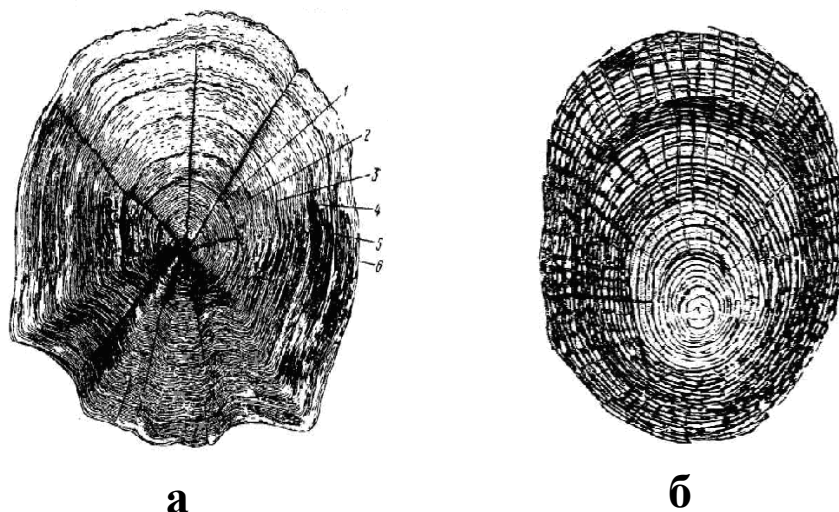


Рис. 109. Луска із річними кільцями:

у вобли (а) і тріски (б): 1,3,5 – річні кільця; 2,4 – додаткові кільця; 6 – край луски в проникному світлі (за Нікольським Г. В., 1974 р.)

У трилітнього сазана, десятилітнього ляща і п'ятирічної тріски також утворюються річні кільця (рис. 110;1,2,3). У риб з'являються нерестові мітки (кільця) у результаті часткового руйнування луски під час нересту (атлантичний лосось-сьомга), малькові кільця (на першому році життя) у період різкої зміни умов існування молоді, у разі переходу з живлення планктоном на споживання бентосу тощо (вобла, лящ), кільця зміщення на лусці (каспійський пузанок), регенерувальна луска (оселедець) тощо (рис. 110;4,5,6).

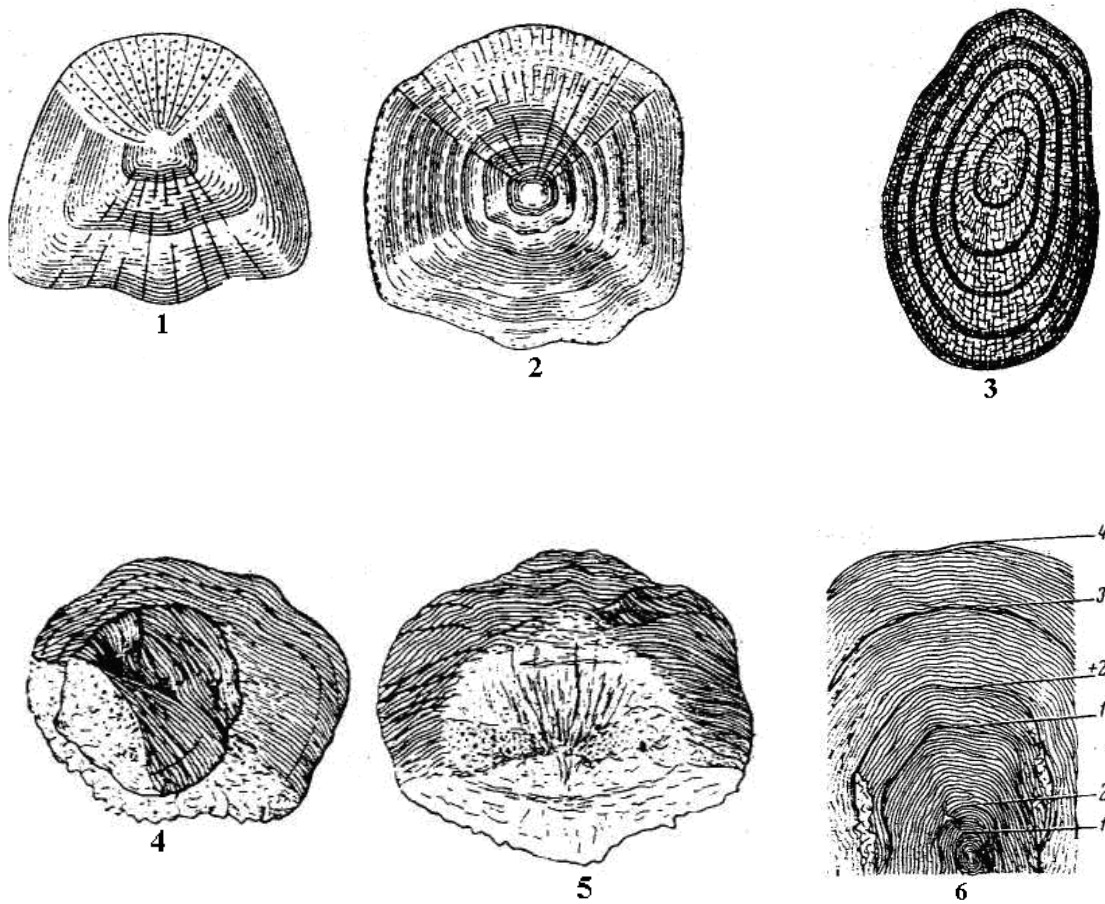


Рис. 110. Луска із річними кільцями та особливості її будови у різних видів риби:

трилітнього сазана (1), десятилітнього ляща (2), п'ятирічної тріски (3); кільце зміщення на лусці каспійського пузанка (4), регенерувальна луска оселедця (5), нерестові знаки на лусці сьомги (6) (за Нікольським Г. В., 1974 р.; Мойсєєвим П. О. та ін., 1981 р.)

Додаткові кільця часто мають вигляд півкільця або кільця з розривами. Під час визначення віку риби за лускою буває складно розрізнити річні й додаткові кільця, а також визначити річні кільця в риби старших вікових груп. У деяких видів кількість кілець не відповідає кількості прожитих рибою років, так у річкового вугра закладка луски відбувається на 3-5 році життя.

Вік риби можна визначати також, використовуючи кістки і отоліти. На кістках і отолітах у риби утворюються нашарування. Широкі шари утворюються під час інтенсивного росту риби, вузькі – за його уповільнення. Вузький шар приймають за річне кільце.

Для визначення віку використовують різні кістки (рис. 111): зяброву кришку (восьмирічна плітка, шестирічний окунь), хребці (чотирирічні камбала і сом, а також миньок, щука), промені плавців (осетрові, сом, акули), отоліти (корюшка, йорж), клейтруми (осетрові, вобла, лящ) тощо. (Додаток

2.5.2). Для більшої вірогідності рекомендується одночасно визначати вік риб за лускою й кістками.

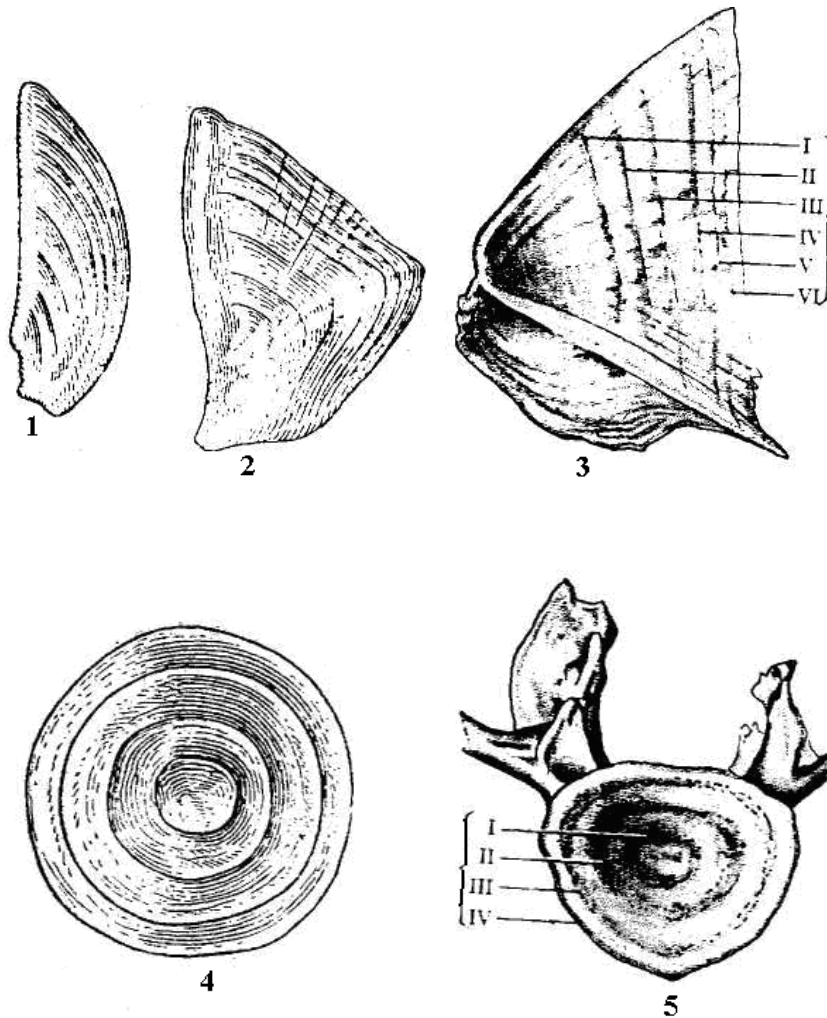


Рис. 111. Річні кільця:
на кістках зябрових кришок восьмирічної плітки (1 і 2), шестирічного окуня (4)
та на хребцях чотирирічних камбали (3) і сома (5) (за Карлом Леглером та ін.,
1977 р.; Мойсєєвим П. О. та ін., 1981 р.)

Вікові групи рибоподібних і риб. Сукупність риб одного віку утворює вікову групу, що може складатися з **цьоголіток (однорічок)**, дволіток (дворічок), тріліток (трирічок) і т.д. (Додаток 2.5.2). Вікова структура популяції включає особин різних вікових груп. На підставі аналізу середніх проб з уловів промислових або дослідницьких знарядь лову встановлюють віковий склад популяції або уловів. Існує декілька методів визначення вікового складу риб.

Для визначення вікового складу популяції риб використовують *метод прямого визначення віку* риб. За результатами безпосереднього визначення віку риб (за лускою, кістками або отолітами) встановлюють процентне

співвідношення окремих вікових груп у пробі й переносять ці дані на весь улов, з якого взята проба. Для оцінювання вікового складу уловів за місяць, сезон або за рік може бути розрахований середній віковий склад на підставі проб, узятих протягом даного періоду.

Метод Петерсена. На основі аналізу розмірного розподілу риб в улові виділяють вікові групи риб, що розрізняються своїми розмірами. У сумарної кривої довжин риб (камбал) в улові звичайно є кілька вершин, кожна з яких відповідає окремій групі риб певного віку. Це дозволяє оцінити віковий склад усього улову.

Однак цей метод не завжди прийнятний, тому що розмірна крива багатьох інших видів риб, особливо в особин старших вікових груп, не утворює багатoverшинний характер. Розмірні ряди риб суміжних років часто заходять один за одного й згладжують сумарну криву їхнього графічного зображення.

Цей метод успішно може бути застосований лише для визначення вікового складу риб, що чітко розрізняються своїми розмірами, віковими групами.

Визначення темпу росту риб. Для рибного господарства велике значення мають дані про багаторічний і сезонний ріст риб, які можна визначити шляхом виміру різних вікових груп, а також шляхом зворотного розчислення темпу росту.

Норвезький учений Ейнар Леа звернув увагу, що луска з віком збільшується прямо пропорційно довжині тіла риби (Додаток 2.6.1):

$$\ln/l = Vn/V, \text{ тобто, } \ln = l (Vn/V),$$

де l – довжина риби в момент піймання; V – довжина луски від центру до її краю; \ln – обчислювана довжина риби у віці n років; Vn – довжина луски від центру до кінця річного кільця у віці n повних років.

Обчисливши лінійний розмір риби для кожного року її життя, можна встановити щорічні прирости довжини її тіла. Для цього з розрахованої довжини риби того року, для якого визначають приріст \ln , віднімають довжину, властиву їй у попередньому році $\ln-1$, і одержують величину приросту t . Таким чином, t_1 – приріст за перший рік життя дорівнює l_1 – обчисленій довжині за перший рік життя, а $t_2=l_2-l_1$; $t_3=l_3-l_2$ і т.д.

Однак, між ростом тіла й луски в деяких риб існує не пряма, а логарифмічна залежність, що викликало необхідність удосконалення методу.

Основна причина, що порушує пропорційність між довжиною риби й луски, полягає в тому, що луска на тілі малька з'являється лише за досягнення ним певної довжини й тому первинний ріст тіла на лусці не представлений. Удосконалення Г.М. Монастирського дозволяє розчислити ріст методом логарифмічних шкал. Під час аналізу росту риб використовують різні показники. Зазвичай обчислюють:

1) *лінійний приріст*, або приріст маси тіла: $W_1 - W_0$ (W_1 – це кінцева величина, W_0 – початкова величина);

2) *відносний приріст*, або темп росту: $(W_1 - W_0)/(W_0 + W_1)$ (W_1 – це кінцева величина, W_0 – початкова величина);

3) *відносну швидкість росту К* (ріст у певний проміжок часу):

$$K = W_1 - W_0 / [(W_1 + W_0) / 2] t,$$

де W_0 – величина тіла на початку періоду; W_1 – величина тіла наприкінці періоду, t – проміжок часу.

Знання віку й особливостей росту є необхідною умовою під час оцінювання стану запасів різних видів риби. Важливим показником під час розробки методів ведення рибальства й рибництва є визначення розміру й віку риби, за досягнення яких починається вповільнення темпу росту.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Назвіть максимальні розміри риби України?
2. Який буває ріст і прирости риби?
3. Що таке темп росту риби?
4. Що таке характеристика росту риби?
5. Охарактеризуйте зміст зворотних обчислень росту риби.
6. Наведіть методи вивчення росту риби.
7. Назвіть вікові групи риби у різні сезони року.

2.6. Живлення та харчові взаємовідносини рибоподібних і риб

Екологічні особливості живлення рибоподібних і риб. Живлення риб є найважливішою функцією, що визначає не тільки темп росту й розвитку організму, але й саму можливість перетворення всіх інших функцій.

У процесі розвитку рибоподібних і риб виділяють два основних типи харчування: *ендогенне*, тобто харчування за рахунок накопичених організмом запасних речовин і *екзогенне* – за рахунок надходження їжі ззовні.

Ендогенне живлення властиве всім риbam у передличинковому стані, коли молодь харчується за рахунок жовткового мішка й деяким риbam у більш пізні періоди розвитку. Дуже багато риб у період зимівлі переходять на живлення внутрішнім запасом. У посушливі роки протоптер з дводишних (*Dipnoimorpha*) впадає в сплячку, утворюючи "кокон", і живиться ендогенно за рахунок розчинення своєї м'язової маси, втрачаючи при цьому до 20% маси м'язів і до 10% довжини тіла.

Лососі і вугри, що йдуть на нерест, також живляться ендогенно, що приводить до їх загибелі зразу після нересту (одна із причин). Стосовно вугрів, то виникають певні сумніви, бо незважаючи на дуже великі (більше 30%) запаси жиру, мігрувати на відстань близьку до 7000 км без їжі мало ймовірно.

Однак, екзогенне харчування для риб набагато більш характерне.

За спектром харчування всіх риб ділять на три групи:

- *евріфаги* – споживаючі різноманітні корми, що мають широкий харчовий спектр: більше риби високих і помірних широт, менше – низьких;
- *стенофаги* – з вузьким спектром живлення, живуть в основному в субтропічних і тропічних водах, багато видів риб коралових рифів;
- *монофаги* – живляться одним видом корму, наприклад, манхеден (оселедцеві) споживають тільки один вид перединієвих водоростей.

За типом живлення всі види риб ділять на мирних й хижих (рис. 112). Мирні риби бувають переважно рослино-детритоїдними, а хижі – "мирними" (несправжніми хижими) твариноїдними та справжніми хижими (рибоїдними).

Мирні риби ділять на такі групи:

1) *рослино-детритоїдні* риби:

- а) *фітопланктофаги* – живлення фітопланктоном (товстолобики);
- б) *макрофітофаги* – живлення вищою водною рослинністю (білий амур);
- в) *перифітофаги* – живляться різними організмами обростань (храмуля, підуст). За недостатчі кормових ресурсів риби можуть змінювати тип фагії і ставати поліфагами, споживаючи невласливу їм їжу (як каналний сом, який у водоймі-охолоджувачі Південноукраїнської АЕС живиться обростаннями на камінні);

г) *детритофаги* – риби, що харчуються групою гідробіонтів (як рослинних так і тваринних), переважно відмерлих, та тих, що живуть на мульних відкладеннях (кефалі). Займають проміжне становище;

Хижі риби – живляться нерибними тваринними організмами та рибами (як інших так і власних видів), у багатьох з них виробляються спеціальні пристосування для добування (ловлі) здобичі.

2) *тваринні "мирні"* (несправжні хижі) риби ділять на дві основні групи:

а) *зоопланктофаги* – живляться тваринними безхребетними організмами у воді (шпроти, сніток, тюлька, весло ніс, частково чехоня);

б) *бенктофаги* – живляться тваринними безхребетними організмами біля дна води або у мулі (лящ, сазан).

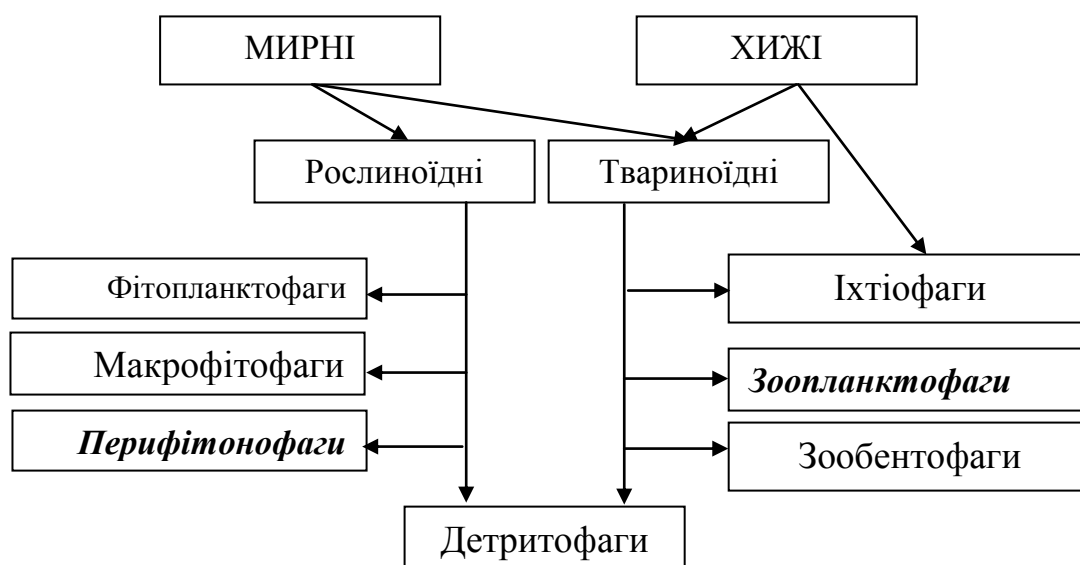


Рис. 112. Класифікація (екологічні групи) риб за характером живлення (за Шерманом І. М. та ін., 2000 р.)

Однак, в літературі можна зустріти і більш детальний поділ за окремими специфічними групами живлення, а саме: *інсектофаги* – живляться повітряними комахами (риба-мавпа, частково форелі і чехоня); *епіфаунофаги* – вязь, плітка, тараня; *інфаунофаги* (у ґрунті) – сазан і лящ; *малакофаги* – живляться молюсками (чорний амур, частково великі плітка і лящ); *нектонобентофаги* – риби, що живляться креветками, кальмарами, молоддю донних риб (шабля-риба) тощо.

3) *рибоїдні справжні риби (іхтіофаги)* – живляться виключно рибою як інших видів (акули, скати, оселедцеві, лососеві, окуневі та багато ін.) так і свого виду (явище канібалізму у щуки, наприклад).

Вибіркова (елективна) властивість живлення риб. Для характеристики живлення риб необхідно з'ясувати якісний і кількісний склад їжі, що є непостійним протягом року й життя риби.

Під якісною характеристикою їжі розуміють той спектр організмів, що знаходять в травному тракті риби. Спектр живлення може змінюватися за ростом риб, визначаючи в такий спосіб вікову мінливість живлення. Практично для всіх видів риб характерні тенденції зміни більш дрібних організмів більшими й рухливішими. У деяких видів риб у другій половині життя може відбуватися зміна живлення на споживання менш рухливих форм.

Багатьом ридам властива сезонна мінливість характеру живлення, обумовлена сезонними змінами складу кормових об'єктів. Вона пов'язана з біологічними моментами життя риб.

Географічна мінливість споживання їжі проявляється в тім, що один і той самий вид у різних водоймах має різний спектр живлення.

Відомо, що риби з різною активністю споживають організми, що входять до складу їхньої їжі. За цією ознакою всі кормові об'єкти в їжі риб було поділено на групи *за перевагою* (за Мойсеєвим П.О. та ін., 1981 р.):

Улюблена їжа риб	2-3 кормові організми, що займають 50-70% маси харчової грудки риби
Замінювана їжа риб	5-6 кормових організмів, що займають 15-30% маси харчової грудки риби
Змушена їжа риб	Велика кількість кормових організмів, що займають 10% маси харчової грудки риби

1) *улюблена їжа* – вибирається рибою з усієї іншої, становить основу живлення, її наявність у спектрі обмежується тільки її кількістю й величиною споживання іншими видами;

2) *замінювана їжа* – та, до якої риба ставиться байдуже за наявності достатньої кількості улюбленої їжі, у разі гострої нестачі улюбленої їжі замінювана може стати основною;

3) *змушена їжа* – риба живиться у разі нестачі перших двох, або загострення харчових відносин між особинами.

Кормові організми у харчовій грудці риби визначають шляхом встановлення питомої ваги (співвідношення) окремих організмів в харчовій грудці риби, у % і розділяють за їх *фактичним значенням* на:

Головну їжу риб	займає > 50% маси харчової грудки риби
Другорядну їжу риб	займає < 50% і > 10% маси харчової грудки риби
Випадкову їжу риб	займає < 10% маси харчової грудки риби

- 1) *головна їжа* – кормові організми складають основу харчової грудки;
- 2) *другорядна їжа* – кормові організми не мають великого значення в живленні риб, але постійно присутні в харчовій грудці;
- 3) *випадкова їжа* – значення кормових організмів у харчовій грудці невелике, зустрічаються не завжди.

Наприклад, у тріски: улюблена їжа це мойва і оселедець, замінювана – ракоподібні, змушена – гребневики. З іншого боку, у дорослих особин ляща і вобли у живленні домінують молюски і це є головною їжею, а, між іншим, їх улюбленою їжею є більш рухливі і менш доступні ракоподібні (корофіїди і мізиди).

Звідси, для визначення ролі організму в живленні риб використовують індекс вибірковості їжі рибами за Шоригінім А. А.:

$$I_i (I_B) = r_i / P_i,$$

де r_i – питома вага організму в харчовій грудці, %; P_i – питома вага організму у природному (водному) середовищі, %.

Пізніше до формули індексу вибирання їжі були внесені зміни О. С. Константиновим (1) та В. С. Івлєвим (2):

$$I_i (I_B) = (r_i - P_i) / P_i, \tag{1}$$

де $(r_i - P_i)$ – це різниця питомих значень окремих компонентів у харчовій грудці та природному (водному) середовищі, %;

$$I_i (I_B) = (r_i - P_i) / (r_i + P_i), \tag{2}$$

де $(r_i - P_i) / (r_i + P_i)$ – це відношення різниці і суми питомих значень окремих компонентів в харчовій грудці та природному (водному) середовищі, %.

Таким чином, якщо індекс вибирання їжі рибами $I_B = 1,0$ – риба їсть усе підряд, якщо індекс вибирання їжі рибами $I_B > 1,0$ – риба вибирає кормові організми, а якщо індекс вибирання їжі рибами $I_B < 1,0$ – риба уникає кормових організмів.

Склад їжі риб не є постійним протягом життя риб, він змінюється – найбільше значення мають приблизно 40-50 кормових компонентів. Однак, в окремих риб (підка) спектр живлення за життя вражає – до 300 кормових компонентів.

Вікові, локальні та сезонні зміни в живленні риб. У риб розрізняють:

1) *ендогенне (внутрішнє)* живлення – за рахунок поживних речовин жовткового мішка в початковий період життя риб (розвиток в ікрі й відразу після вилуплювання ембріона);

3) *змішане (ендогенне і екзогенне)* живлення – проміжок часу, коли молодь риб харчується одночасно залишками жовтка й зовнішньою їжею;

2) *екзогенне (зовнішнє)* живлення – за рахунок зовнішньої їжі; риби з невеликим обсягом поживних речовин в ікрі переходять на зовнішнє живлення через кілька днів (2-3) після виходу з ікринки (оселедцеві, коропові, окуневі), риби з відносно більшим запасом поживних речовин – через кілька тижнів (2-3), як у лососів.

Вікові зміни. На початкових стадіях розвитку молодь більшості риб звичайно живиться найпростішими, потім дрібними ракоподібними, а далі переходить на споживання властивої їй їжі. Зокрема, у судака і щуки це відбувається в кінці року (хижацтво), у білого амура (макрофіти) – через рік, а в чорного (молюски) – лише через 2 роки. Молодь річкового окуня довжиною близько 8 см живиться переважно зоопланктоном, більші особини переходять на споживання бентосу, а риби довжиною більше 10 см починають харчуватися рибою (табл. 23).

Таблиця 23

Кормові об'єкти, які зустрічаються в спектрі живлення річкового окуня різної довжини тіла, у % (за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.)

№ з/п	Довжина тіла окуня, см	Кормові компоненти, %	
		Безхребетні тварини	Інші види риб
1	4-9	100,0	0,0
2	10-11	88,0	12,0
3	11-12	68,0	32,0
4	12-13	30,0	70,0
5	13-14	21,0	79,0
6	14-15	8,0	92,0
7	15-16	6,0	94,0
8	Більше 16	0,0	100,0

Хижим ридам за дефіциту об'єктів живлення характерний *канібалізм* – поїдання особин свого виду (щука, окунь та ін.).

Локальні зміни в споживанні їжі рибами відбуваються залежно від умов існування одних і тих же видів риб у різних водоймах – спостерігаються різні кормові компоненти та їх співвідношення в живленні. Наприклад, до складу їжі бичків (кругляк і піщаник) в Каспійському морі входять ракоподібні: в північній частині їх 29%, в середній – до 7%, а в південній – всього один відсоток. Та ж плітка (однакових віку і розмірів) в одних водоймах переважно споживає планктонних ракоподібних, в других – водяну рослинність, в третіх – моллюсків.

Сезонні зміни в споживанні кормових організмів риб пов'язані із циклом розвитку об'єктів живлення (безхребетних і риб), їх міграціями й доступністю в різні сезони, а також фізіологічним станом риби. Так, пікша в Баренцовому морі навесні харчується дрібною рибою, ікромойми й оселедцями, а влітку й восени – донними тваринами. Скумбрія чорноморська весною споживає ракоподібних, а влітку і восени – дрібну рибу. Струмкова форель є ще більш примхливою: в січні вона споживає гамарід, у березні – личинок хірономід, в липні – личинок струмковиків, в серпні і вересні – повітряних комах, а в листопаді – водяних осликів.

Добовий ритм живлення риб. Ритм живлення риб залежить від доступності кормових організмів, їх розміру, калорійності, часу доби та ін.

Періодично живляться мирні риби. Вони можуть споживати їжу один-два рази на добу, але найчастіше з інтервалами, через 4-6 год протягом доби.

Цілодобово хижі риби здатні одноразово заковтувати багато їжі, і довго її перетравлювати (до 3 діб і більше). Дорослий окунь і щука живляться цілодобово, але найбільш інтенсивно – вранці і ввечері. Вдень ці риби майже не живляться, тому що риби-планктофаги зі збільшенням освітленості утворюють оборонні зграї і їх здобування хижачками утруднене.

Інтенсивність живлення риб. Це якісна і кількісна характеристика живлення рибоподібних і риб. Інтенсивність живлення риб визначається за показниками наповнення травного тракту, а також добового й річного раціонів. Для кількісної оцінювання інтенсивності живлення риб використовують індекси наповнення шлунка й кишечника, які визначаються розрахунково або візуально за 6-бальною шкалою (див. підрозділ 1.3.3 розділу 1.3):

1) *загальний індекс наповнення* (відношення маси харчової грудки до загальної маси риби);

2) *спеціальний індекс наповнення* (відношення маси одного компонента або групи компонентів харчової грудки до загальної маси риби). Індекси виражаються у відсотках (%) або в 10000 частках – продециміле (о/000).

Інтенсивність живлення риб залежить від видової приналежності, статі, довжини тіла, фізіологічного стану, температури води, сезону, часу доби, калорійності, доступності їжі та ін. Так, струмкова форель починає житись за +2 °С, найбільше інтенсивно споживає їжу за +12-14 °С, а при +19 °С перестає житись. Багато риб харчуються як у теплий, так і в холодний періоди року (щука, окунь, минь тощо).

У зимовий період інтенсивність живлення риб зменшується, деякі види взагалі перестають харчуватись (залягають у ямах і перебувають у стані заціпеніння, їх тіло покривається товстим шаром слизу, дихання і обмін речовин уповільнюються), а життєдіяльність забезпечується за рахунок накопиченого жиру (товстолобики, сазан, лящ, сом). Деякі арктичні й антарктичні риби живуть і харчуються за досить низької температури – до $-1,9^{\circ}\text{C}$ (сайка, широколобки).

Риби здатні витримувати тривале голодування. Так, карась може не харчуватися протягом 8 місяців і втрачає при цьому 1/3 маси тіла. Прохідні лососі в період нересту не харчуються зовсім (іноді декілька місяців). Озима сьомга не харчується в річці протягом року й більше. Майже всі риби з одноразовим ікрометанням у період розмноження не споживають корму, а з порціонним ікрометанням – харчуються слабо.

Добовий раціон – кількість їжі, що з'їдається рибою за добу (виражається у відсотках від маси тіла риби). Звичайно добовий раціон обчислюють на основі індексів наповнення кишечників у природних умовах і швидкості переварювання їжі за тієї або іншої температури (див. підрозділ 1.3.3 розділу 1.3).

Добовий раціон можна визначати ще декількома іншими методами:

- методом прямого обліку з'їденої їжі;
- методом балансових дослідів за азотом;
- респіраційним методом.

Однак це все дуже трудомісткі методи визначення раціонів.

Добовий раціон залежить від багатьох факторів (способу життя, віку, температури води, калорійності їжі та ін.).

Чим більш рухлива риба і більше енергії вона витрачає на добування їжі, тим більша величина її добового раціону. Судак і окунь за максимальної активності мають раціон в 5,5% від маси їх тіла, а за мінімальної – лише 0,5%. Хижі риби, харчуючись калорійною їжею, споживають її небагато.

У разі живлення молюсками добовий раціон вобли складав 28% від маси тіла, а ракоподібними – лише 17 відсотків.

У дрібних риб добове споживання їжі є більшим, ніж у великих. З дорослих риб найбільша величина добового раціону спостерігається у верховодки (в окремі періоди досягає 29%). Добовий раціон у однорічок сазана складає 6-8%, у дворічок – лише 2 відсотки. Потреби в їжі на одиницю маси з ростом риби зменшуються.

Річний раціон – це кількість їжі, що з'їдена рибою за рік, виражається у відсотках від маси їжі, що з'їдена рибою за рік, до загальної маси риби. Річний раціон (% від маси їжі), як і добовий, значною мірою залежить від калорійності їжі, і в хижаків він мінімальний, тоді як у мирних риб він максимальний (за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.):

1.Сом	2,0	5.Рибе	16,0
		ць	
2.Суда	2,2	6.Осет	16,0
к		ер	
3.Щук	3,4	7.Бичк	21,0
а		и	
4.Лящ	15,0	8.Тара	23,0
		ня	

Протягом року інтенсивність живлення риб неоднакова. Наприклад, щука і окунь, на відміну від інших хижих риб (сом, білізна) живляться протягом усього року. Окунь інтенсивно споживає їжу навесні (40% річного раціону) і влітку (30%), восени інтенсивність його живлення знижується до 10%, а взимку знову зростає до 20 відсотків.

Кормові коефіцієнти риб. Про цінність для риби того або іншого корму судять за величиною кормового коефіцієнта.

Кормовий коефіцієнт (КК) – це відношення з'їденого рибою корму (маса в кг) до приросту маси (1 кг) її тіла за певний період. Так, для дорослого судака під час харчування рибою приріст одиниці маси (1 кг) досягається при споживанні 5-6 мас (кг) їжі.

Кормовий коефіцієнт залежить від поживної цінності корму, температури води, її гідрохімічних показників, а також виду й віку риби. Наприклад, під час харчування коропа люпином, його кормові коефіцієнти відмінні у риб різного віку:

$$0^+ - КК = 2,5; 1^+ - КК = 4,5; 2^+ - КК = 5,8; 3^+ - КК = 6,3.$$

Під час харчування калорійною їжею кормовий коефіцієнт зменшується: для хижаків він дорівнює 5-10; для зоопланктофагів: 20-26; для моллюскоїдів – близько 40; для рослиноїдних риб – біля 30.

У риб спостерігаються такі показники кормових коефіцієнтів у разі харчування різними за калорійністю кормами: фітопланктон – КК = 50 (35-60), макрофіти – КК = 50 (35-156), зоопланктон – КК = 6 (5-13), зообентос "м'який" – КК = 5 (4-7), але зообентос "твердий" (молюски) – КК = 50 (10-60), риби – КК = 5 (4-7). Порівняно штучні коропові комбікорми українського виробництва мають КК = 4,5 (2-7).

У рибоподібних і риб кормові коефіцієнти пов'язані не тільки із типом їжі, але і з довжиною кишково-шлункового тракту: у рослиноїдних і інших мирних риб він найдовший, тоді як у хижих – найкоротший (Додаток 2.6.1). Залежно від типу харчування риби мають різну відносну довжину травного каналу: низькокалорійна їжа потребує великої його довжини і висококалорійна, навпаки, малої (табл. 24). Під час споживання калорійних кормів рослиноїдні риби навіть гинуть через морфо-гістологічні зміни органів травлення.

У теплолюбних риб у разі зниження температури води кормовий коефіцієнт збільшується. Так, сазан найкраще споживає й засвоює корм за температури води

+20-27 °С. За зниження температури води до +14-15 °С, як і дефіциту кисню (0,2-0,5 мг/л), кормовий коефіцієнт збільшується вдвічі.

Дуже високий кормовий коефіцієнт у дорослої верховодки (до 69,8). Це пов'язане як з низькою поживною цінністю планктону так і з підвищеним обміном речовин у неї. Верховодка споживає велику кількість планктону, необхідного молоді цінних промислових риб, створюючи проблеми в рибництві.

Таблиця 24

Відносна довжина травного каналу риб різного типу живлення (за Шерманом та ін., 2000 р.)

№ з/п	Назва виду риби	Тип живлення риби	Відносна довжина травного каналу	
			середня	коливання
<i>Хижі риби</i>				
1	Жовтощок	Іхтіофаг	0,60	0,55-0,70
2	Судак	Іхтіофаг	0,80	0,709-0,85
3	Білизна	Іхтіофаг	0,95	0,90-1,15
4	Щука	Іхтіофаг	1,00	0,80-1,20
5	Окунь	Іхтіофаг	1,10	0,95-1,15
<i>Мирні риби (не іхтіофаги)</i>				
6	Пічкур	Зоофітофаг	0,80	0,75-0,90
7	Лящ	Зообентофаг	1,20	1,10-1,25
8	Тараня	Зообентофаг	1,30	1,10-1,35
9	Карась	Зоофітофаг	2,00	1,90-2,20
10	Сазан	Зоофітофаг	2,70	2,60-3,00
11	Амур білий	Макрофітофаг	3,10	2,50-3,80
12	Піленгас	Детритофаг	4,50	4,45-4,60
13	Товстолобик білий	Фітопланктофаг	11,5	8,50-13,0

Величина кормового коефіцієнта зв'язана з концентрацією кормових організмів і збільшується за її зниження. Кормовий коефіцієнт зростає з ростом риби, що пов'язано зі зміною співвідношення підтримувального й продукуючого типів кормів.

Таким чином, споживаний рибами корм ділиться на:

- 1) *підтримувальний* (використовується на підтримку життєдіяльності організму);
- 2) *продукуючий* (витрачається на приріст маси тіла, продукування додаткової маси тіла риб).

За досягнення певного для кожного виду риб віку їх ріст уповільнюється й зростає частка підтримувального корму. Таким чином, для раціонального ведення рибного господарства старі риби є не вигідними, тому що витрачають багато підтримувального корму.

Харчові ланцюги риб. Трофічні або харчові ланцюги складаються у водоймах у результаті різних харчових взаємин риб і гідробіонтів. У загальному виді трофічний ланцюг відбиває відносини трьох великих груп гідробіонтів: водяних рослин (первинна продукція) → безхребетних тварин (проміжна продукція) → риб (кінцева продукція).

Першими продуцентами органічної речовини є водяні рослини (мікро- і макрофіти), які використовують у процесі життєдіяльності неорганічні речовини (мінеральні солі, вуглекислоту). Водяними рослинами харчуються багато безхребетних і деякі з риб, безхребетних тварин, у свою чергу, споживають у їжу мирні риби, а останніх – хижі. Дуже великі хижаки можуть поїдати інших хижих риб.

Харчові ланцюги можуть бути:

1) *короткими* – фітопланктон → риба (білий **товстолобик**) або макрофіти → риба (білий амур);

2) *довгими* – фітопланктон → зоопланктон → зообентос → мирні риби → хижі риби.

Трофічні ланцюги риб в океанічному водному середовищі бувають переважно довгими, наприклад, у великих акул до 7 трофічних рівнів (рис. 113).

В екологічній системі морської водойми трофічні ланцюги нараховують 5 основних рівнів: продуценти (фітопланктон), консументи першого порядку (зоопланктон), консументи другого порядку (оселедець), консументи третього порядку (тріска) і акула, як консумент четвертого порядку (рис. 114).

У риб внутрішніх водойм трофічних рівнів менше, ніж в морських. Наприклад, тільки Кременчуцького водосховища має їх лише чотири (рис. 115). Крім її дії на природну кормову базу водосховища (перший і другий рівень), її споживають хижі риби і птахи. В найбільшій кількості тільки виїдає окунь (60-80%), в меншій – судак, білизна, головень і чехоня. В осінній період у чехоні (факультативний хижак) до третини її раціону (інколи до 75%) складає тільки. В зимовий період за утворення масових скупчень тільки стає улюбленою їжею щуки.

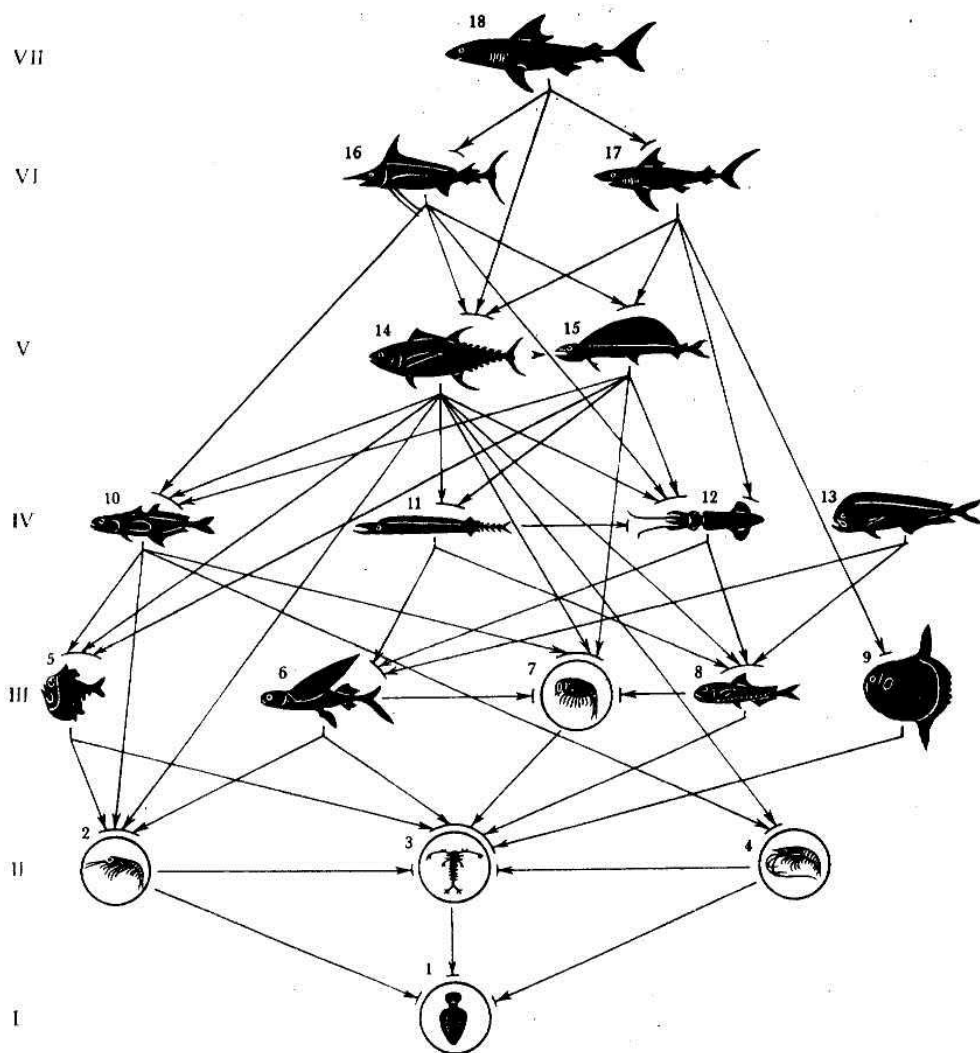


Рис. 113. Трофічні ланцюги риб у океанічному водному середовищі:

I рівень – фітопланктон (1); II рівень – евфаузіди (2); копеподи (3); личинки молюсків (4); III рівень – риби мігруючих шарів води (5); літучі риби (6); гіперіїди (7); анчоуси (8); місяць-риба (9); IV рівень – дрібні глибоководні іхтіофаги, хіазмодони (10); нектоепіпелагічні хижаки, макрель (11); кальмари (12); коріфени (13); V рівень – тунці (14) та алепізаври (15); VI рівень – марліни (16) та акули середніх розмірів (17); VII рівень – великі акули (18)
(за Марті Ю. Ю., 1980 р.)

Окрім трофічних пірамід із ланцюгами живлення взаємовідносини риб з іншими гідробіонтами можна зображувати у вигляді трофічної сітки. Наприклад, у оселедця різних вікових груп спостерігаються як різні, так і однакові кормові об'єкти живлення: у дрібних личинок це личинки молюсків, тінтінопсиси і передініуми; у великих личинок і мальків – каланіди і фітопланктон (різні види); у однорічок – личинки крабів і каланіди; у дорослих особин – лімацини, амфіподи, молодь риб тощо (рис. 116).

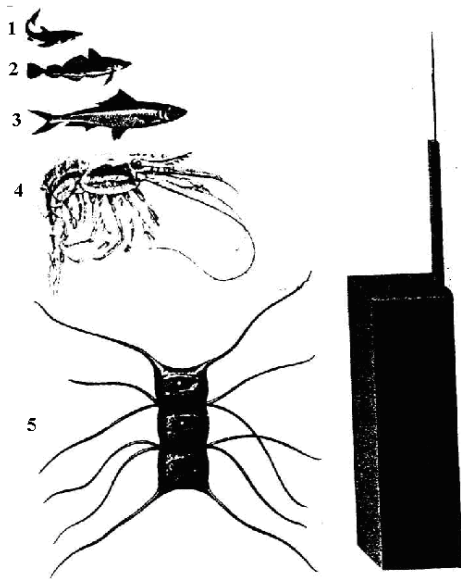


Рис. 114. Харчові (трофічні) рівні в екологічній системі морської водойми:
 1 – продуценти (фітопланктон, первина продукція); 2 – консументи першого рівня (зоопланктон); 3 – консументи другого рівня (оселедець); 4 – консументи третього рівня (тріска); 5 – консументи четвертого рівня (акула) (за Дольником В. Р. та ін., 2000 р)

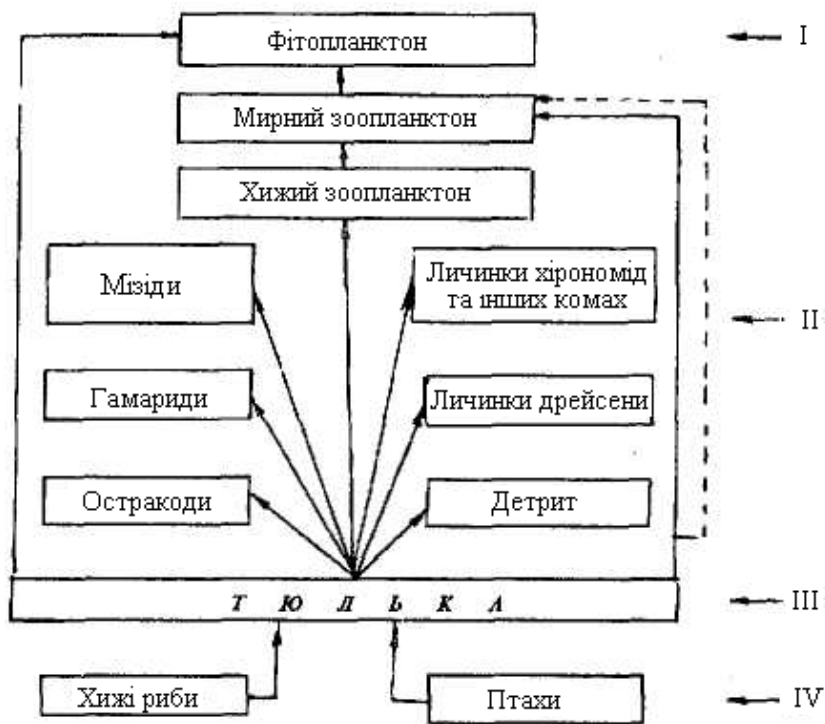


Рис. 115. Харчові (трофічні) рівні в екологічній системі прісноводної водойми (водосховища):
 I – продуценти (фітопланктон, первина продукція); II – консументи першого рівня (зоопланктон); III – консументи другого рівня (тюлька); IV – консументи третього рівня (хижі риби і птахи) (за Шерстюком В. В. та ін., 1994 р.)

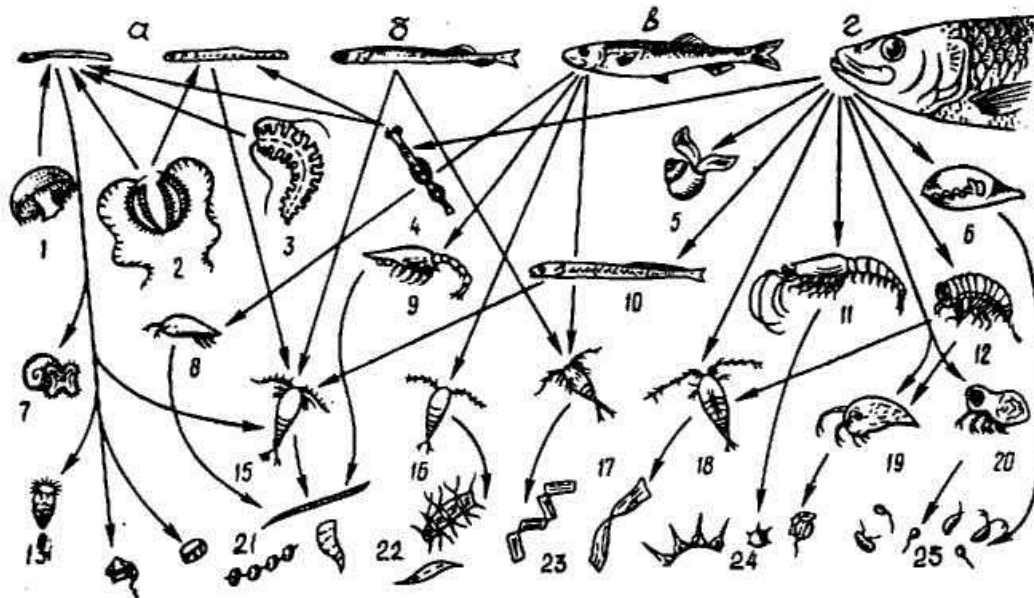


Рис. 116. Трофічна сітка оселедця різних вікових груп (а – личинки; б – мальки; в – цьоголітки або однорічки; г – дорослі особини):

- 1 – медузи; 2 – гребневики; 3 – Tomoptheris; 4 – Sagitta; 5 – Limacina; 6 – Oikopleura; 7 – личинки молюсків; 8 – личинки баянусів; 9 – личинки крабів; 10 – молодь риб; 11 – Nyctiphanes; 12 – Amphipoda; 13 – Tintinnopsis; 14 – Peredinium; 15-18 – Calanidae; 19,20 – Cladocera; 21-24 – фітопланктон; 25 – бактеріопланктон (за Карлом Леглером та ін., 1977 р.)

У разі переходу від однієї ланки ланцюга до іншої втрачається велика кількість енергії 80-90%, а засвоюється лише 10-20%. У разі подовження харчового ланцюга витрати енергії на одержання кінцевої продукції (риби) багаторазово збільшуються. У рослиноїдних риб втрати енергії становлять у 20-30 разів за масою, в хижих риб – лише в 5-10 разів.

Харчова конкуренція у риб. У разі харчування однаковими кормовими організмами у різних видів риб може виникати харчова конкуренція. Для визначення ступеня подібності їжі використовують *індекс харчової схожості* А. Шоригіна, тобто суму найменших величин зі спектра харчування порівнюваних риб.

За повного збігу їжі індекс дорівнює 100%, якщо характер об'єктів харчування риб різний, то він дорівнює нулю. Індекс харчової подібності змінюється залежно від віку риби, а також сезону.

Так, для бичків (кругляка і піщаника) індекс харчової схожості становив 71,7% (табл. 25). Індекс харчової схожості бичків

$$I_{xc} = 1M_{\min} + 2P_{\min} + 3H_{\min} + 4P_{\min} + 5P_{\min} = 17,0 + 1,0 + 6,7 + 47,0 + 0,0 = 71,7\%$$

Індекс харчової схожості осетрових риб складає з: бичком-піщаником 49,6%; судаком 29,7%; лящем 26,4% і воблюю 9,6 відсотка.

Склад їжі бичків кругляка і піщаника, у % за масою
(за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.)

№ з/п	Компоненти їжі риб	Бичок-кругляк	Бичок-піщаник
1	Молюски	34,0	17,0
2	Ракоподібні	1,0	6,0
3	Нереїди	6,7	30,0
4	Риби	58,0	47,0
5	Рослини водянні	0,3	0,0

Забезпеченість риб їжею визначається кормовими ресурсами водойми (сукупність тварин і рослин незалежно від їх використання рибами). Кормова база є частиною цих ресурсів, що використовуються рибами. Залежно від забезпеченості риб їжею змінюються темп росту, інтенсивність живлення й склад їжі риб, чисельність популяції.

Так, у разі достатньої забезпеченості їжею личинковий період ляща триває 14 днів, а за недостатньої – 32 дні.

Жирність рибоподібних і риб. *Жирність риб* – показник їх біологічного стану, умов харчування та інших факторів (віку і статі риб, ступеня зрілості гонад). У риб жир накопичується в мускулатурі (лососеві, міногові, вугри), печінці (тріскові, акуліві), на внутрішніх органах (окуневі і т.д.).

Жирність характеризує відсотковий вміст жиру в тілі риби. У деяких видів визначають *коефіцієнт жирності* – відношення маси печінки до маси риби (тріскові), або відношення маси жиру на внутрішніх органах до маси риби (лящ, судак, вобла), або за шкалою візуально (див. підрозділ 1.3.3 розділу 1.3).

Усі риби за вмістом жиру (%) розділяють на такі групи:

- 1) *худі* – жирність яких є близькою 1% (судак, щука, бички);
- 2) *середньожирні* – жирність яких складає 1-5% (вобла, сазан);
- 3) *жирні* – жирність яких складає 5-15% (білуга, осетер, севрюга);
- 4) *особливо жирні* – більше 15% (хамса, вугор, міноги) (за Мойсеєвим П. О. та ін., 1981 р.):

1. Худі риби		2. Середньожирні		3. Жирні		4. Особливо жирні	
Тріска	0,3	Сазан	1,5	Осетер	8,0	Мінога річ.	16
Судак	0,5	Вобла	2,5	Севрюга	8,0	Вугор	22
Бички	0,8	Сом	4,0	Сайка	9,5	Хамса	23
Бички	1,0	Палтус	5,0	Лосось	11,0	Мінога яп.	31

Жирність риб збільшується з віком. Середня жирність дрібного ляща в Каспійському морі складає 1,6%, середнього – 4%, великого –

7,8 відсотка. У сайки вона різна за роками – від 7,6 до 11,1% (за Мойсе-євим П. О. та ін., 1981 р.):

Вік риb, роки:	3	4	5	6	7
Жирність риb, %:	11,1	10,6	9,1	8,7	7,6
Середня жирність:			9,5		

Жир у риb є основним джерелом енергії для здійснення далеких міграцій і дозрівання гонад, а жирність – це важливий показник умов нагулу. Так, азовська хамса за жирності менше 14% не розпочинає зимувальної міграції в Чорне море, навіть якщо це призводить до її загибелі у місці нагулу. Жирність риb змінюється залежно від тривалості міграцій. У прохідних рибоподібних і риb, що здійснюють протяжні міграції (1200 км), жирність вища (японська мінога – 31,1%), ніж у риb з більш короткими (до 80 км) міграційними шляхами (мінога річкова – 16,1 відсотка).

Вгодованість риb. Для переважної кількості рибоподібних і риb вгодованість за Фультоном характеризується співвідношенням загальної маси тіла риb (або маси тіла без нутрощів – тоді це за Кларк), помноженої на 100, до їх великої зоологічної (за Фультоном) та малої (за Кларк) довжини в кубі.

Для осетрових риb вгодованість за Сальниковим і Кравченком визначають як співвідношення загальної маси тіла, помноженої на 100, до добутку довжини, висоти і обхвату їх тіла.

У продовгуватих рибоподібних і риb (мінога, вугор) показники вгодованості будуть меншими, тоді як у плоских і округлих риb – більшими. Наприклад, у вугра Шацьких озер віком 6-10 років показники вгодованості за Фультоном такі: 0,140-0,202, а у однорічок сазана: 2,5-2,9.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Поділ риb на екологічні групи за способом живлення, їх представники.
2. Що таке вибіркoвість живлення риb?
3. Що таке добовий раціoн риb?
4. Що таке кормовий коефіцієнт живлення риb?
5. Дайте визначення інтенсивності живлення риb.
6. Охарактеризуйте шкалу жирності риb.
7. Дайте визначення коефіцієнтам вгодованості риb.

2.7. Добова та сезонна поведінка рибоподібних і риб

2.7.1. Етологічні реакції риб

Під поведінкою риб розуміють індивідуальні або групові сомато-вегетативні реакції, спрямовані на задоволення певної біологічної потреби особини або групи організмів. Загалом поведінка риб переслідує одну головну мету – привести у відповідність до зміни середовища організм (зграю, популяцію, вид).

Оскільки фізіологічні функції риб регулюються нейрогуморальним шляхом, то будь-яка поведінкова реакція організму базується на змінах опорно-рухового апарату й вегетативних функцій. Під час вивчення поведінки риб враховують такі явища:

- скорочення окремих м'язів;
- рух групи м'язів;
- рух однієї частини тіла щодо іншої (наприклад, одного з парних плавців або рух вудилища в європейського вудильника);
- рух частини тіла або всієї риби щодо елементів навколишнього середовища (наприклад, висування рота під час харчування бентосними організмами або кидок хижої риби, оптомоторна реакція);
- вплив на навколишнє середовище з метою зміни фізико-хімічного стану останнього (наприклад, побудова нерестового гнізда з повітряних пухирців у лабіринтових риб, підготовка спального місця пікші на дні водойми);
- вплив одного індивіда на іншого (наприклад, поза погрози бійцівських риб, електричний розряд в жертву електричних скатів).

Класифікація форм поведінки риб. Поведінка риб заснована на роботі центральної системи, однак основну роль у її розвитку відіграє зовнішнє середовище. Під час онтогенезу найпростіші, фізіологічні рухові реакції стають усе більш складними і доцільними, тобто з'являються адаптивні (приспосувальні) форми поведінки.

Найпростіша рухова реакція на подразнення називається *кінез*, що проявляється в різних оборонних формах поведінки, які виникають у риб у разі страху або неприємних відчуттів, що їм заподіюються (табл. 26).

Основна особливість оборонних форм кінезу, як *найпростішої із форм поведінки* риб, полягає у відсутності спрямованості руху, проявляється у вигляді втечі, різних маневрів уникнення, затаювання, переховування. Оборонні дії можливі як для одиночних, так і для зграйних риб (рис. 117,3).

Форми оборонної поведінки риб

Види поведінкових реакцій	Обставини	Риби
Бурхлива безладна активність	Стимули страху – поява хижака, раптові звуки, тінь, світло, удар струменів води	Всі види риб, особливо зграйні – хамса, атеріна, піщанка, верховодка
Маневри (віялоподібні, Ф-подібні, кругові)	Напад і переслідування хижака	Дрібні зграйні риби
Поступовий відхід	Постійно подразнювальний фактор – погана якість води, запах, недолік O ₂ , шум	Усі риби
Затаювання після втечі у випадковій схованці	Напад хижака, вперте переслідування	Одиночні донні риби – колючки, бички, коропові – не охороняють територію
Спокійний відхід у відоме укриття (схованку)	Поява хижака або переслідувача	Донні риби, що охороняють територію – лососі, морські собачки, зеленушки, бички, підкамінщики
Використання як укриття небезпечних тварин – медуз, актиній, голотурій, акул	Постійне перебування	Молодь тріскових, морських окунеподібних, фієрасфери, риби-клоуни, причепи, лоцмани
Використання колючок і отруйних шипів	Напад хижака	Колючки, скати, скорпени, звіздари, дракончики та ін.
Використання отрут, що виділяють у воду	Поява хижака	Деякі види морських язиків
Використання електричних розрядів	Напад або тривога	Різні види електричних риб

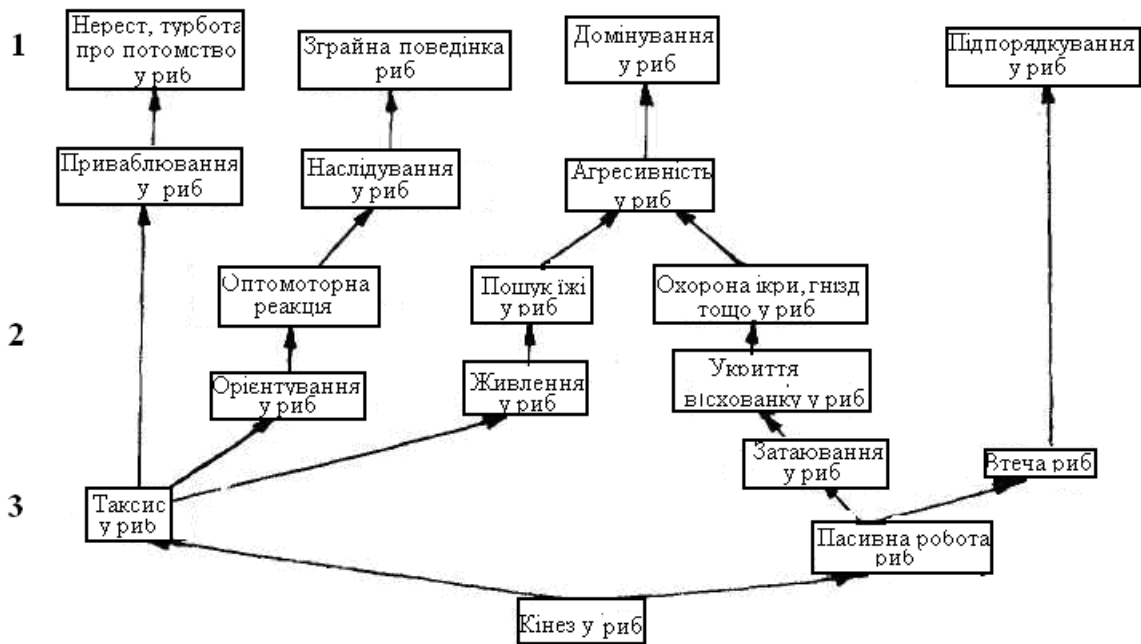


Рис. 117. Схема розвитку форм поведінки риб у онтогенезі:

1 – складні інстинкти; 2 – стереотипні форми поведінки; 3 – найпростіші форми поведінки (за Хайндом Р., 1975 р.)

Ці впливи можуть бути наслідком прояву дії як абіотичних факторів (різкі зміни температури води, освітленості, несподіваних звуків, електричного впливу, подразнюючих речовин), так і біотичних факторів (напад хижака, агресивно настроєні особини свого виду тощо).

Однієї з розповсюджених форм кінезу можна вважати *мобілізаційно-панічну оборонну реакцію*, що демонструють дрібні зграйні риби (верховодка, атеріна, хамса, шпрот). За цієї реакції, що виникає на сильний переляк від появи хижака в безпосередній близькості від зграї, члени зграї починають хаотично рухатися з максимальною швидкістю у різних напрямках. Такий хаотичний рух виявляється доцільним, тому що дезорієнтує нападаючого хижака, не дає йому можливості зосередитись у погоні за однією особиною, що, без сумніву, швидко стала б жертвою.

Різним видам риб властиві одні й не властиві інші форми поведінки. Затаювання, використання схованок характерно для придонних риб, різні за рівнем погоджені маневри – для зграйних пелагічних риб. Однак первинна реакція на сильний стимул страху у вигляді мобілізаційно-панічної реакції має дуже розповсюджений характер і може вважатися універсальною. Вона виникає майже миттєво у разі руху зигзагами, зграйні риби можуть рухатися замкнутими траєкторіями, залишаючись у межах, займаних зграєю. Відповідно до максимальної частоти скорочень тулубної мускулатури (15-30 разів у секунду) максимальна швидкість плавання у разі мобілізаційно-панічної реакції досягає 10-20 довжин тіла в секунду. У деякі моменти, звичайно за зміни напрямку руху й потужного, швидкого згину тіла, риба

може рухатися деякий час ще швидше – до 40 довжин тіла в секунду. Бурхлива безладна активність зменшує ефективність раптового нападу хижаків.

Далі відбуваються адаптивні, адекватні ситуаціям форми поведінки, характерні для даного виду – спрямована втеча, затаювання, зграйний маневр, який властивий більш складній *стереотипній формі поведінки* (рис. 117,2).

У разі млявого кидка хижака зграя риб спочатку розсипається віялом і знову з'єднується в зграю. У разі енергійного кидка хижака в простір, займаний зграєю, риби здійснюють так званий Ф-подібний маневр, за якого зграя розступається перед хижаким і знову з'єднується за ним. У разі, коли велика хижа риба переслідує дрібних риб, вони використовують свою здатність більш швидко рухатися на меншій окружності, чим велика риба. Зграйні риби прагнуть не відбиватися від зграї, що є нібито їх захистом. Одиночні риби й риби, що відбилися від зграї, шукають інші форми захисту.

Дрібні пелагічні риби можуть після декількох ривків затаїтися під блискучою поверхнею води, чому сприяє їх специфічне сріблясте забарвлення. Вони також намагаються дезорієнтувати хижака, багаторазово вистрибуючи з води. Виразенням такої оборонної реакції є політ летючих риб, які, розігнавшись, вискакують із води, розправляють плавці й можуть ширяти над водою десятки й сотні метрів, віддаляючись від переслідувача. Деякі придонні риби під час наполегливого переслідування можуть із розгону забиватися в мул (колючка, лин, в'юн). Багато хто з камбалових риб, відірвавшись від переслідування, особливими вібруючими рухами закопується в пісок. Тимчасовим притулком можуть слугувати водорості, камені, корчі.

Багато хто з осіло живучих видів риб мають постійні притулки, де вони ховаються у випадку небезпеки. Природні й штучні рифи завжди заселені специфічними видами, що тяжіють до укриттів (скорпени, кам'яні окуні, зеленушки, морські собачки, горбилі). Деякі види риб у схованках проводять весь світлий час доби, а в сутінках і вночі активно полюють.

Ускладненням кінезу є спрямований рух, що одержав назву *таксису*, який має на увазі наявність орієнтування, репетиції, керування напрямком руху (стереотипна форма поведінки). Таксиси – це рух убік кращого значення фактора: більшої або меншої освітленості, більш високої або низької температури, більшого або меншого вмісту у воді якої-небудь розчиненої речовини, убік яких-небудь зорових образів, джерел звуків. Залежно від того, чи рухається риба убік посилення значення фактора або його зменшень, прийнято розрізняти *позитивний* і *негативний таксиси*. Прагнення до більшої освітленості або джерела світла називають позитивним фототаксисом, а прагнення убік меншої освітленості або від джерела світла – негативним фототаксисом, що можна розглядати як прагнення до темряви.

Добре відоме залучення й відлякування риб різними розчиненими у воді речовинами. Деякі речовини є складовими компонентами їжі. Вони самі по собі смачні, або добре пахнуть, або є сигналом до харчової реакції – пошуку корму. До таких речовин відносять низькомолекулярні органічні сполуки – цукор, амінокислоти, нуклеотиди, бетаїни, продукти окислювання жирів, пептиди та ін. Деякі біогенні з'єднання є так званими феромонами, тобто сигнальними речовинами, що змінюють поведінку риб. Хімічна природа феромонів риб здебільшого не досліджена, тому що вони виділяються з тіла риб у мізерних кількостях.

Дуже рано, ще під час личинкового періоду, у риб з'являється так звана *оптомоторна реакція і реореакція*. Оптомоторна реакція проявляється в прагненні рухатися разом з орієнтирами, що рухаються. Наприклад, якщо повз рибу рухається тканина з поперечними смугами або сітне полотно, риба захоплюється разом з ними, захоплює її і зграя, що рухається. Очевидно, зграйна поведінка має походження від оптомоторної реакції і є її розвитком. Різновидом оптомоторної реакції є прагнення утриматись в потоці води біля різного роду орієнтирів (судно, буйок, пліт, риф), протидіючи зносу течією.

Розвитком оптомоторної реакції є, очевидно, реореакція – прагнення плисти назустріч течії. У деяких риб реореакція здійснюється не тільки на світлі, але й у повній темряві, тобто без участі зору з використанням сейсмоденсорних органів.

Індивідуальна і групова поведінка риб. Поведінка риб – складний багаторівневий процес, що складається з реакцій двох типів:

1) задоволення суцього індивідуальних потреб конкретного індивіда. Даний тип поведінкових реакцій забезпечує метаболічний комфорт і особисту безпеку. Риба шукає для себе ділянку водойми з оптимальним кисневим, температурним, світловим режимами.

2) задоволення соціально орієнтованих потреб стада, зграї, групи риб. У природі риби-одинаки зустрічаються вкрай рідко, самотність обмежена в часі. Спілкування з родичами неминуче. Це пов'язано з розмноженням, міграціями, необхідністю відвойовувати права на займану акваторію. Усі без винятку риби в процесі онтогенезу мають стадії розвитку, коли вони внаслідок об'єктивних причин змушені поєднуватися в окремі суспільні групи.

Риби, за рідкісним винятком, багатоплідні. Кількість ікринок в одній кладці обчислюється тисячами й мільйонами (тріска, місяць-риба). Викльов відбувається більш-менш одночасно в обмеженому просторі. Отже, на стадії раннього постембріонального онтогенезу всі види риб живуть колективно. Під час переходу на активне живлення молодь всіх видів риб, якийсь час тримається в зграях (незалежно від того, який спосіб життя, груповий або одиночний, вони будуть вести пізніше).

Інакше кажучи, риби мають складні форми групової поведінки, яка полегшує їм виживання – *складні інстинкти*, як найбільш складна форма поведінки риб (рис. 117,1).

Групова поведінка риб, у свою чергу, являє собою багаторівневе явище. У ньому виділяють два основні рівні:

- взаємини індивідуума із зграєю;
- міжгрупові відносини.

Взаємини першого рівня містять у собі нерестову (статеву), батьківську, харчову поведінку, а також поведінку члена зграї, пов'язану з переглядом його ієрархічного положення в ній.

Статева (нерестова) поведінка проявляється між самцями і самками під час підготовки до нересту (запліднення), у процесі нересту й догляду за заплідненою ікрою (або молоддю) у деяких видів риб. Більшість риб не піклується про своє потомство, а відтворення чисельності виду (популяції) забезпечується високою плідністю. Наприклад, місяць-риба відкладає до 300 млн, тріска – до 10 млн ікринок.

Однак у риб є приклади турботливого відношення до потомства (колючка, бички, судак, лабіринтові риби, тилапія та ін.). У цьому випадку плідність риб невисока.

Чимало видів риб будують гнізда (лососі, судак, бички, колючки та ін.), багато видів охороняють ікру. Наприклад, самець триголкової колючки заганяє декількох самок у гніздо, змушуючи їх відкласти ікру, а потім охороняє кладку в гнізді (рис. 118). Цікаво, що гніздо із кладкою заплідненої ікри в судака у випадку загибелі головного самця охороняють інші самці.

Самки тилапій виношують запліднену ікру в ротовій порожнині. Після викльову мальків ротова порожнина самки ще якийсь час залишається притулком для молоді, яка за найменшої небезпеки ховається в ній.

Живородіння в акул, бєльдюги, гупії або мечоносців також варто розглядати як одну з форм турботи про потомство.

За допомогою різних поз риби вирішують різні біологічні завдання. Дослідники виділяють чотири типи поз, що мають чітке адресне призначення:

- *погрози, оборони й поразки* самців;
- *статевих партнерів* (самок і самців);
- *заклику молоді* (цихлідів, судак, колючка та ін.);
- *сигналізації про наявність їжі* (плітка).

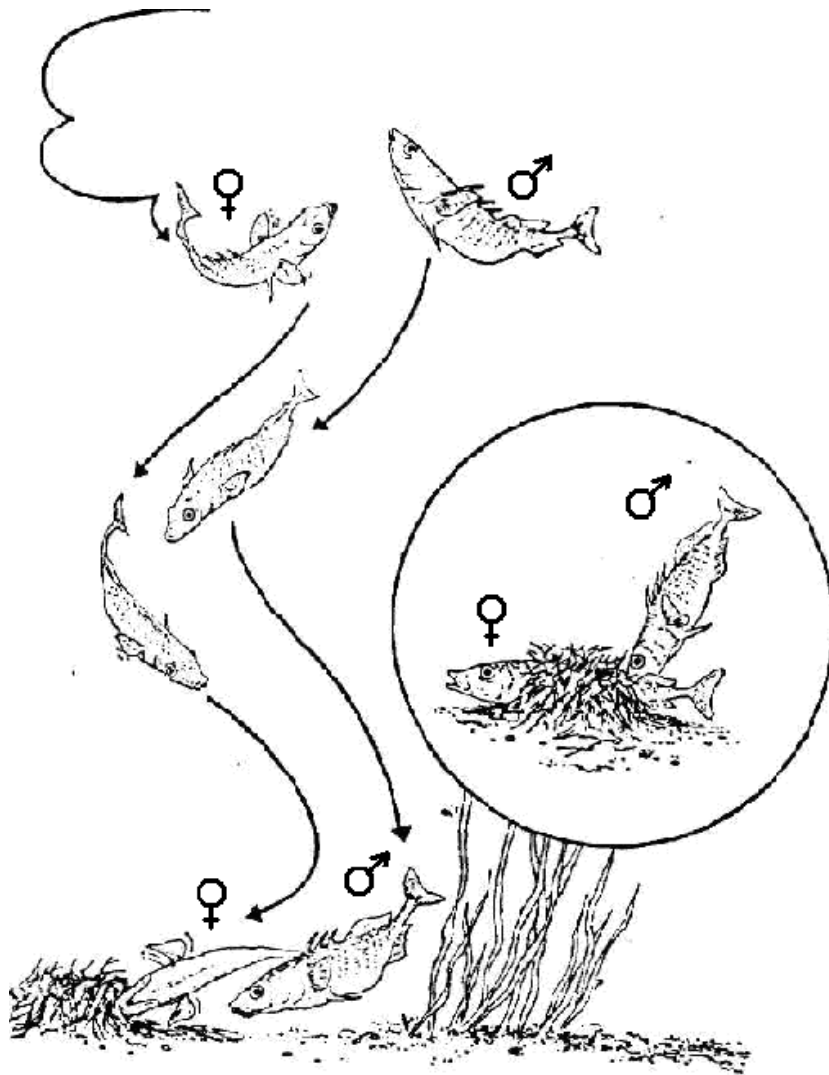


Рис. 118. Схематичне зображення статевої поведінки триголкової колючки (самець і самки)
(за Хайндом Р., 1975 р.)

Прикладом статевих взаємин першої групи слугує конкурентна поведінка самців. Дуже яскраво цю поведінку демонструють гупії та бійцівські рибки (цихлідові), хоча це характерно для багатьох інших видів риб.

Самці бійцівських рибок під час зустрічі приймають особливі пози, змінюючи просторове положення тіла, положення плавців і зябрових кришок. У цілому тактика наступальної поведінки зводиться до того, щоб збільшити розмір тіла за рахунок підняття всіх плавців, розкриття рота до межі, "надування" зябрового апарату (рис. 119).

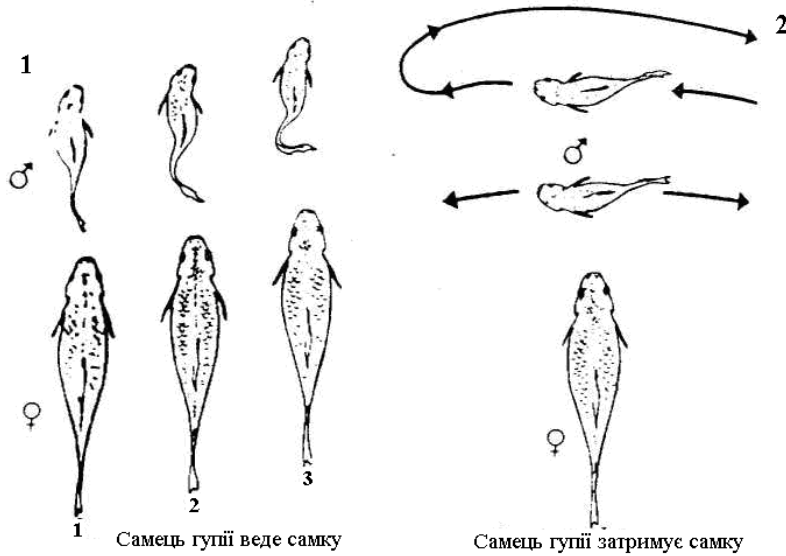


Рис. 119. Сигмоїдна (нерестова) поза самця гупії:

1 – тіла самця і самки орієнтовані вздовж однієї лінії (самець веде самку);
 2 – поперечна орієнтація тіла самця щодо самки (самець затримує самку)
 (за Хайндом Р., 1975 р.)

Пози, що мають оборонне значення, у риб досить уніфіковані. Тактика такої поведінки зводиться до того, щоб показати свою покірність, зменшивши до межі розміри свого тіла. Для цього риби притискають грудні, черевні й спинні плавці до тіла. Самець, що обороняється, займає максимально зручну для можливої втечі позицію.

Цікавими є процеси розпізнавання самок, нерестові пози самців гупій, коли самець веде або затримує самку (рис. 120).

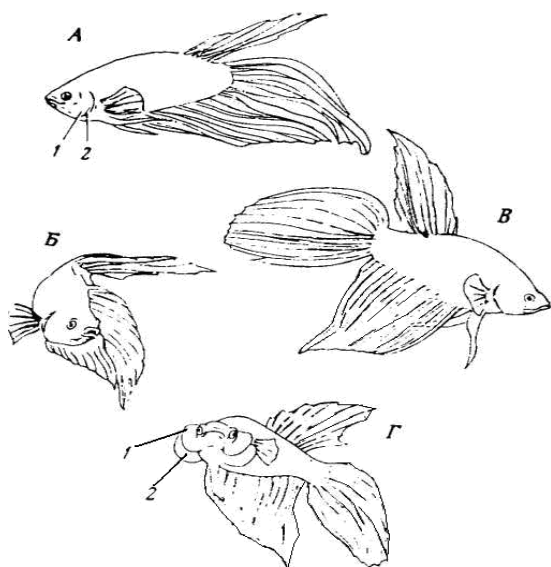


Рис. 120. Демонстрація загрози у сіамської бійцівської рибки (1 – зяброва кришка, 2 – зяброва мембрана):

А,Б – рибка, що не демонструє загрози;
 В,Г – рибка, що демонструє загрозу (В – рибка стоїть боком до суперника, Г – рибка стоїть головою до суперника)
 (за Хайндом Р., 1975 р.)

Нижче наводимо вторинні статеві ознаки, за якими самець розпізнає самку, а самка самця (табл. 27).

Таблиця 27

Вторинні статеві ознаки риб, що мають велике значення для розпізнавання статі партнера

Вид риб	Ознаки, прийняті до уваги	
	самцем під час розпізнавання самки	самкою під час розпізнавання самця
Хроміси	Поза покірності самки. Проходження самки за самцем.	Яскраве забарвлення. Ритуальне залицання самця (переслідування).
Півники	Забарвлення самки: металевий відлив, поява смуг на тілі. Надування зябрового апарату. Проходження за самцем.	Яскраве забарвлення тіла, більші розправлені плавці. Специфічне залицання самця. Ритуальні удари хвостом.
Гупії	Більше тіло самки. Велике черевце. Відсутність агресивної поведінки.	Менші розміри, добре розвинені плавці. Переслідування самки й кружляння довкола нього.
Колючки	Відсутність червоної плями на опуклому черевці. Ритуальна поведінка самки: плаває похило долілиць головою, вібруючи тілом.	Червоне черевце. Зигзагоподібні рухи тіла. Помилкові заходи в гніздо для нересту.
Гірчаки	Наявність яйцеклада	Забарвлення самця.
Мечоносці	Опукле черевце, відсутність меча. Відсутність агресивної поведінки	Наявність меча й копулятивного органу. Ритуальне приставання.

Вторинні статеві ознаки добре виражені в пелагічних риб. Риби донні, і ті, що живуть у каламутних водах, печерах, з поганим зором, зазвичай, не мають добре виражених вторинних статевих ознак. У цих риб вирішальне значення для розпізнання статевих партнерів здобувають *феромони*, а також *звукова, тактильна й електрична сигналізація*.

Впізнаний, індивідуальний портрет створюють і гідродинамічні поля, що супроводжують рух кожної риби у воді.

У риб відомі приклади утворення пар. Риби утворюють пари для нересту й наступного догляду за молоддю. Для цих риб характерні складні ритуальні нерестові танці. Деякі з них будують гніздо, доглядають і

охороняють молодь (наприклад, судак, колючка, багато лабіринтових риб). Найчастіше такі риби поза сезоном розмноження стають членами більших зграй (лососеві, сомові, осетрові).

У рідких випадках риби утворюють *парні асоціації*, що мають і інший біологічний зміст. Наприклад, між муреною й губаном складаються *симбіотичні відносини*.

Губан ретельно обстежує шкіру й навіть ротовий отвір мурени. При цьому він поїдає паразитів, викушує шматочки омертвілої тканини, очищає ротову порожнину від гниючих залишків корму. Губан не один такий серед риб. Описано, принаймні, два десятки видів риб, що виконують санітарну функцію.

Іншим проявом парних асоціацій риб є *коменсалізм* (нахлібництво).

Типовим прикладом коменсалізму служить асоціація акул і риблицманів. Рибли-лицмани супроводжують акул цілодобово. Вони провокують хижака до атаки, здійснюючи першими кидки на жертву. Рибли-лицмани мають невеликі розміри тіла. Тому вони задовольняються дрібними залишками їжі, які акулу не цікавлять.

Подібним чином задовольняє свої харчові потреби й риба-прилипало, що відділяється від акули тільки для того, щоб підібрати недоїдки.

У глибоководного вудильника велика різниця в розмірах тіла між самкою й самцем. Малюсінський самець приростає до тіла самки. Більшу частину життя самець виступає як паразит, тому що харчується соками тіла самки. Однак у період розмноження він справно виконує свої прямі обов'язки, перебуваючи незвичайному положенні. Ця парна асоціація риб може бути визначена як *сексуальний паразитизм*.

Серед риб розповсюджений і *звичайний паразитизм*. Цей вид взаємин з іншими представниками водних тварин характерний насамперед міксінам, міногам і численним представникам сомових риб. Дрібні сомики із родини Tichomycteridae – представники іхтіофауни Південної Америки, прогризають шкіру великих риб і харчуються їхньою кров'ю.

Сом-стегофіл паразитує на зябрах великих риб за допомогою спеціальних присосок. Інший сомик (ванделія) становить небезпеку навіть для людей. Звичайно він паразитує в сечоводах великих риб, але може проникати й у сечостатеву систему людини.

Зграйний спосіб життя риб. Великі угруповання риб полегшують виконання життєвих завдань індивіду (захист від небезпеки, пошук їжі, орієнтація під час міграцій). Зграя – це угруповання близьких за віком і фізіологічним станом особин риб одного виду, що поєднуються на досить тривалий відрізок часу. Зграйними є в основному пелагічні види риб.

Ймовірно, головне біологічне завдання зграї – самозбереження. У зграї риби стають більш полохливими. Зграя проявляє високу сторожкість і активно уникає подразників, до яких поза зграєю особини ставляться терпимо. До зграї хижакові дібратися складніше, ніж до одиночної риби.

Риби, що рухаються у зграї, важко розрізняє хижак, тому що він не може зупинити свій погляд на одній особині. Кидок хижака на зграю, зазвичай, не приносить результату, оскільки згряя ділиться на дві частини й перед хижаком виявляється порожнеча. Згряя риб раніше вловлює небезпеку. Зграю насторожує все нове і незвичайне: великі об'єкти у воді й на березі, тінь від великого об'єкта на березі, сторонні звуки, гідродинамічні удари, електромагнітні поля, зміна хімічного складу води. Згряя риб більш схильна до консервативної поведінки, через активне уникнення всього нового.

Зграйний спосіб життя забезпечує кращу виживаність як молоді, так і дорослих риб. Згряя ефективніша в пошуку корму, розпізнаванні небезпек і знаходженні міграційних шляхів.

Кількість особин у зграї може бути різною: від декількох десятків (сазан, тріска) до тисяч (оселедці) і сотень тисяч (анчоуси) риб.

Залежно від екологічної ситуації й біологічної мети структура зграї і її форма можуть сильно видозмінюватися (див. розділ 2.2).

У більшості видів риб за швидкого руху згряя має клиноподібну форму, харчування – округлу. Реакція на небезпеку сильно відрізняється в різних видів риб. Наприклад, згряя анчоуса у випадку небезпеки перетворюється в щільну кулю, а згряя скумбрії опускається на глибину й там розсіюється.

Для морських риб скупчення зграй звичайні. Скупчення риб за біологічним значенням визначаються як нерестові, нагульні, зимувальні й міграційні.

Нерестові скупчення виникають у місцях розмноження риб. Вони досить однорідні й представлені тільки статевозрілими особинами.

Нагульні скупчення риб формуються в кормових місцях, утворюються з різновікових особин з перевагою саме молоді.

Міграційні скупчення ще менш однорідні, тому що виникають на шляхах руху риб до нерестовищ, місцях зимівлі або відгодівлі. Цей тип скупчень може містити в собі навіть зграї різних видів риб.

Згряя має своє індивідуальне електричне, а також гідродинамічне поле. Вона залишає після себе хімічний слід.

У згряях між окремими членами складаються взаємини двох типів:

- *рівноправні* (згряя не структурована, наприклад у хамси, **верховодки**);
- *ранжировані* (з ватажком, наприклад тунці, окуневі, кефаль).

Згряя може бути прив'язана до певного місця водойми (*територіальна згряя*). Інший тип зграї (*ходова згряя*) постійно переміщається водоймою. В основі підтримування цілісності зграї лежить реакція проходження, тобто вроджена реакція окремої особини пливати за іншими. Як структурована, так і неструктурована згряя має дві зони: *внутрішню* й *зовнішню*.

На фактори зовнішнього середовища реагує центральна частина (ядро) зграї. Риби, що перебувають на периферії зграї, наслідують ядро, тобто пливають за ним. Експерименти з моделями показали, що згряя як єдине ціле починає рух у тому випадку, якщо переміщення ініціювали не менш 30%

особин ядра. Руху зграї передуює своєрідне збурювання ядра. І лише коли моторна активність ядра досягне "критичної маси", зграя починає рухатись.

Прихильність до однієї або іншої обмеженої території, що спостерігається як у молоді, так і в статевозрілих особин, прийнято називати *територіальною поведінкою*. Вона може бути пов'язана із забезпеченням їжею, місцями нагулу, укриттями або з нерестовищами.

Для комунікації риби використовують великий набір сигнальних засобів (табл. 28).

Таблиця 28

Сигнали, які використовують риби під час комунікації

Тип поведінки риб	Сигнали	Риби
Орієнтувальний і харчовий	Акустичні, оптичні	Всі види риб
	Оптичні, акустичні	Денні пелагічні риби
	Акустичні, гідродинамічні	Пелагічні нічні й сутінкові риби
	Хімічні, тактильні	Донні риби з поганим зором
	Електричні, світлові	Сильноелектричні й глибоководні види риб
Оборонний	Оптичні, хімічні, акустичні, гідродинамічні, електричні	Всі види риб
	Електричні	Сильноелектричні види риб
Статевий (нерестовий)	Оптичні, звукові, хімічні, гідродинамічні, тактильні	Більшість видів риб
	Електричні, світлові	Сильноелектричні й глибоководні види риб
Груповий (зграйний)	Оптичні, гідродинамічні, акустичні, електричні, хімічні	Риби, що ведуть зграйний спосіб життя

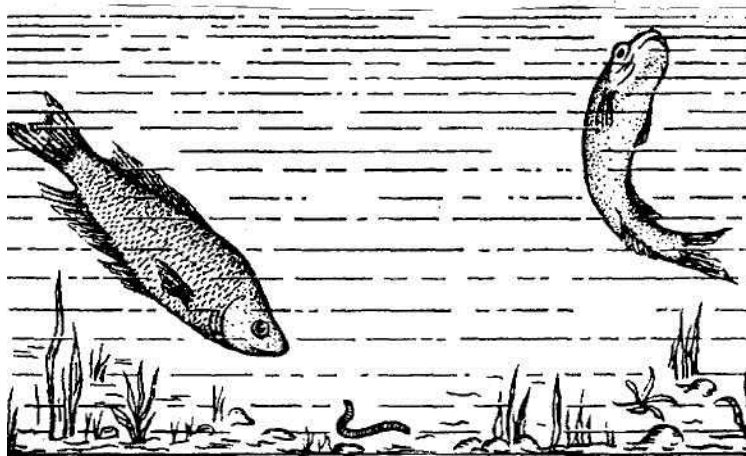
Залежно від походження стимули ділять на сигнали першого порядку й сигнали другого порядку. Сигнали першого порядку подаються спеціальними органами. Сюди можна віднести голосні акустичні сигнали статевих партнерів, електричні розряди сильно електричних риб, біоломіненсцентні сигнали глибоководних риб.

Загалом сигнали першого порядку асоціюються із статевою, оборонною та агресивною поведінкою.

Сигнали другого порядку виникають у різних ситуаціях. Вони супроводжують харчову поведінку риб, дихання, міграції, живлення риб – коли члени зграї сигналізують про місцезнаходження корму (рис. 121). Це гідродинамічні поля, низькочастотні імпульси, різні акустичні ефекти, електричні поля риб.

Рис 121. Харчова поведінка риб: члени зграї сигналізують про місцезнаходження корму (за Піддубним А. Г., Малініним Л. К., 1988 р.)

Велике значення мають хімічні стимули, які виробляє сама риба. Група водорозчинних з'єднань, що виділяються зі шкіри коропових риб, є для них



феромоном тривоги – хімічним сигналом небезпеки. Комплекс низькомолекулярних з'єднань, що виділяються зі шкіри хижака кайромони, служить основним джерелом запаху виду. Установлено, що водорозчинні з'єднання, які виділяються зі шкіри й слизу хижих риб (щуки, судака, змієголова, вугра, тріски й форелі) – несуть інформацію про присутність хижака у водоймі.

Безумовно, хімічна мова спілкування риб найрізноманітніша. Однак вивчення цього каналу спілкування риб тільки починається.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Дайте визначення основним етапам добової і сезонної ритміки риб.
2. Класифікуйте форми поведінки рибоподібних і риб.
3. Які форми оборонної поведінки риб?
4. Що таке кінез риб?
5. Що таке таксис риб?
6. Що таке оптомоторна реакція риб?
7. Назвіть вторинні статеві ознаки розпізнання статі риб.
8. Класифікуйте сигнали для здійснення комунікацій риб.

2.7.2. Міграції рибоподібних і риб

Міграція – закономірне масове переміщення риб з одних місць перебування в інші для забезпечення найбільш сприятливих умов розмноження, нагулу й зимівлі, а також уникнення несприятливих і шкідливих факторів навколишнього природного середовища. Це складне явище в житті багатьох видів риб склалося в процесі тривалої еволюції, тобто міграції носять чисто пристосувальний характер: серед близьких видів більшою чисельністю відрізняються мігруючі види ніж осідлі (плітка-тараня).

Треба відзначити, що лише дуже мала кількість видів веде чисто осідлий спосіб життя (карась, лин, краснопірка, миньок, риби коралових рифів та ін.).

Міграції являють собою найважливіші життєві цикли, нерозривно зв'язані між собою – нерест, нагул, зимівля (рис. 122):

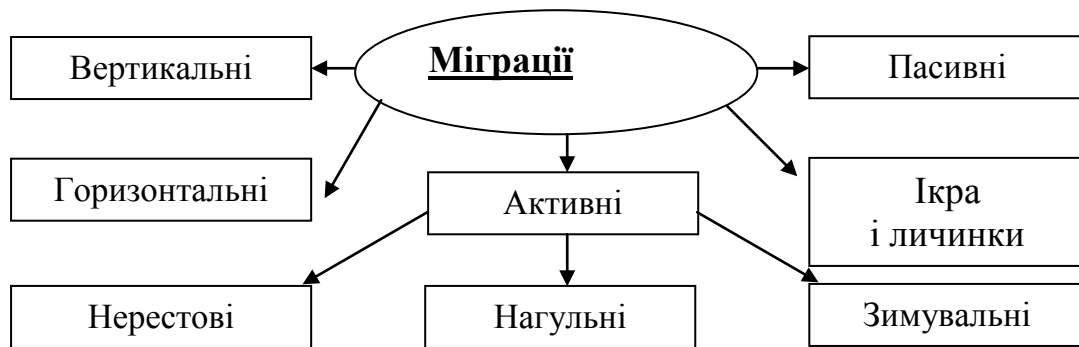


Рис. 122. Загальна схема міграційного циклу риб
(за Нікольським Г. В., 1974 р.)

У багатьох риб важливі життєві цикли взаємопов'язані і утворюють цілісні міграційні цикли, які більш яскраво проявляються у морських і океанічних риб і менш виражені у прісноводних риб внутрішніх водойм. За думкою Ю. Ю. Марті (1980) у риб існують відносно відокремлені біофізіологічні угруповання, які відповідають стадіям розвитку. Всі разом вони утворюють неперервний ланцюг біологічних угруповань (міграційний цикл), поповнюючи одна одну (рис. 123).

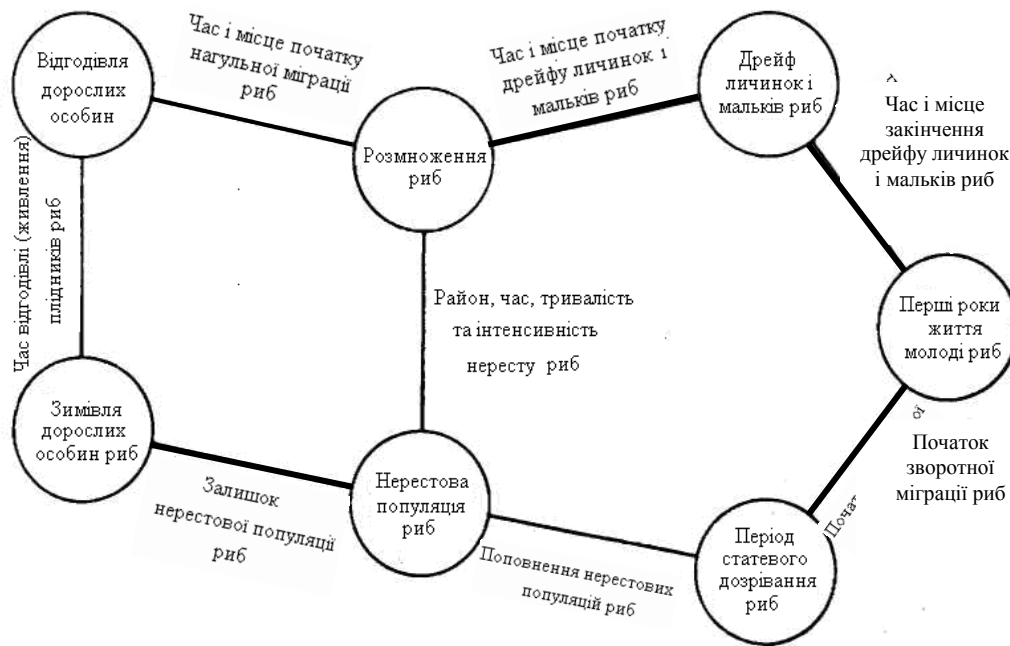


Рис. 123. Загальна схема міграційного циклу морських та океанічних риб
(за Марті Ю. Ю., 1980 р.)

Біологічне значення міграцій морських риб полягає в асиміляції ними енергії тих районів, які за своїми біогеоценотичними умовами не можуть бути по життєвою ареною їх існування. У зв'язку з цим в житті чисельних видів риб однакову роль відіграють як пасивні переміщення ікри і молоді, так і активне розселення підростаючих і дорослих особин (наявність усіх фаз міграційного циклу). Наприклад, у тріски Баренцового моря пасивне розселення ікри, личинок і мальків має довжину до 1300 км, активне розселення молоді – 200-300 км (фаза розширення еврибіонтності); сезонні переміщення риб віком з 3 до 8 років – 3000 км (фаза сезонних переміщень); повернення на нерест – 1200-1300 км (фаза скорочення еврибіонтності). Загальна довжина міграційного циклу тріски за 7-8 років перевищує 5700 км (рис. 124).

У прісноводних риб міграційний цикл, на думку Піддубного А. Г. і Малиніна Л. К. (1988), також включає перебування і переміщення в межах трьох основних біотопів – репродукційного, нагульного і зимувального (рис. 125).

Перша група міграційних циклів (а) характерна для риб, пов'язаних із переміщенням із річок в озера, водосховища і моря. Всього встановлено для цих риб 5 типів міграційних циклів: 1 – рух на обмеженій акваторії (сигові, оселедцеві, коропові); 2 – рух у різні біотопи для нересту, нагулу і зимівлі (літофіти і псамофіли); 3 – рух ярових особин (прохідні і напівпрохідні); 4 – рух для нересту вниз за течією (коропові); 5 – рух річкових вугрів.

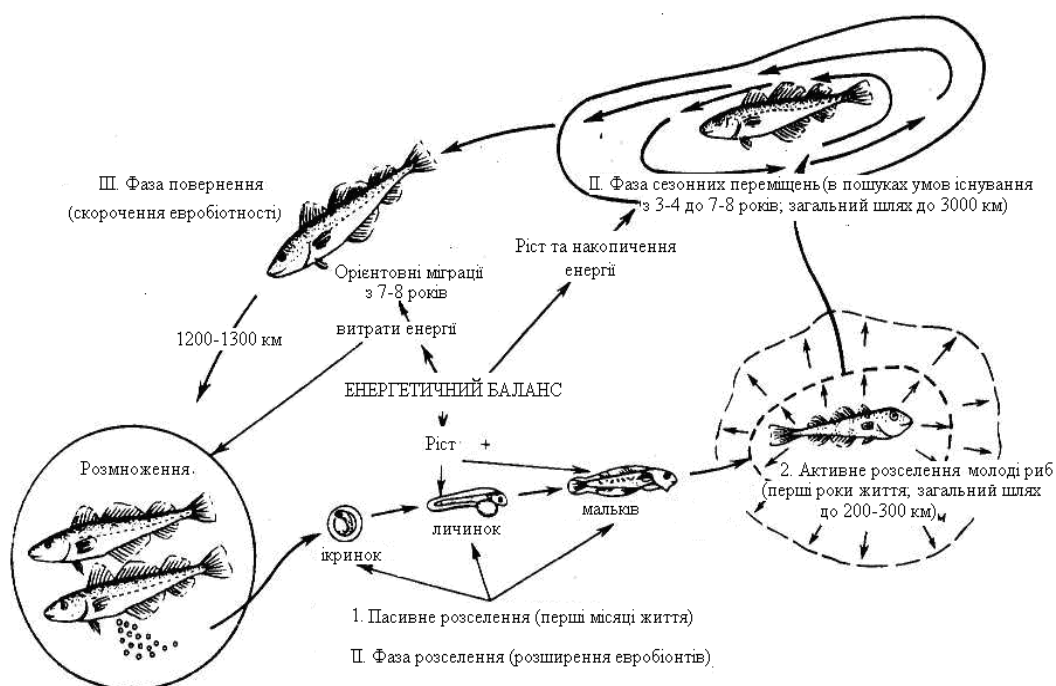


Схема міграційного циклу (включаючи розселення і зворотну міграцію) тріски (за Марті Ю. Ю., 1980 р.)

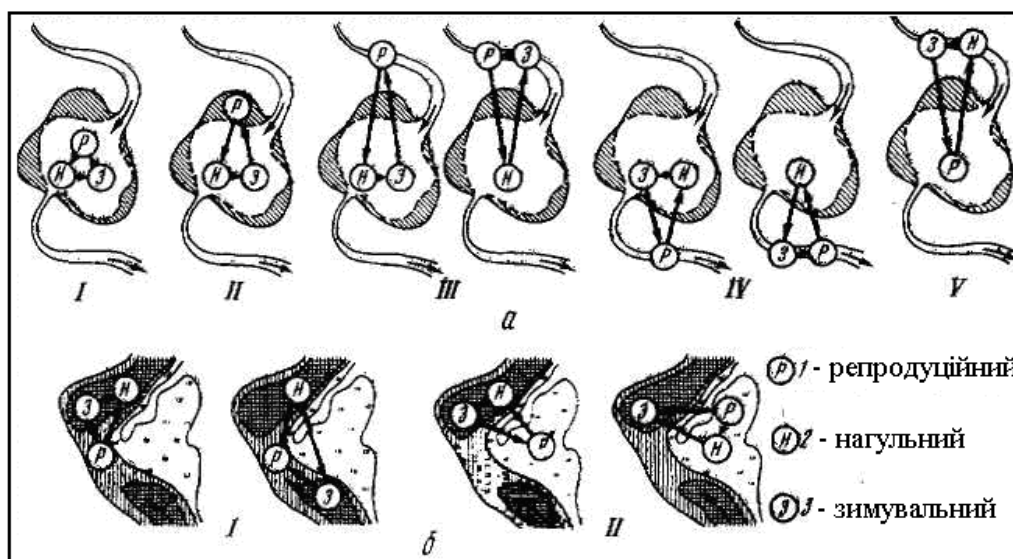


Рис. 125. Типи міграційних циклів риб внутрішніх водоем (P, H, Z – репродукційний, нагульний і зимувальний біотопи):

а – річка-озеро, водосховище, море (I тип – переміщуються на обмеженій акваторії, сигові, оселедцеві, коропові; II тип – переміщуються в різні біотопи для нересту, а також для нагулу і зимівлі, літофільні і псамофільні риби;
III тип – переміщення ярових особин прохідних і напівпровідних риб;
IV тип – переміщуються для нересту вниз за течією річки, коропові;
V тип – переміщення річкових вугрів вверх проти течії річки); б – річка-пойма (I тип – переміщення жилих річкових риб-реофілів; II тип – переміщення жилих лімнореофільних риб) (за Піддубним А. Г., Малініним Л. К., 1988 р.)

Друга група міграційних циклів (б) характерна для риб, пов'язаних із переміщенням із річок в заплаву. Всього встановлено для цих риб 2 типи міграційних циклів: 1 – рух жилих річкових риб-реофілів; 2 – рух жилих лімнореофільних риб.

За способом здійснення просторових переміщень міграції риб розподіляють на вертикальні і горизонтальні, активні і пасивні, анадромні і катадромні, денатантні і контранатантні тощо.

Пасивні міграції. Спостерігаються у риб різного виду і віку. Найпоширеніший тип міграції у молоді риб: після виходу з ікри личинки і мальки (цьоголітки) розносяться течіями річок. Це спостерігається у прохідних і напівпрохідних риб. Розповсюджена така пасивна міграція і в морях. Личинки норвезького оселедця переміщуються Атлантичною течією вздовж берегів Скандинавії на 800–1000 км. Значно більшу відстань долають личинки й молодь річкового вугра, які протягом трьох років переносяться теплою течією Гольфстрім з місць нересту (Саргасове море) до берегів Європи (Додаток 2.7.1).

Пасивну міграцію здійснюють і дорослі оселедці, які час від часу впадають у стан спокою і переносяться течіями. Їжаки-риби здатні роздувати тіло за рахунок повітряних міхурів, підніматись на поверхню і долати значну відстань поверхнею води за допомогою вітру.

Активні міграції. Більш поширені й обумовлені розмноженням, трофікою, зимівлею і уникненням несприятливих (шкідливих) факторів рибами. Активні міграції здійснюються не за рахунок дії допоміжних сил природи, а за рахунок особистого руху з витрачанням значної енергії на подолання міграційного шляху. Активні міграції поділяють на кормові, нерестові (або репродуктивні), зимувальні і вимушені (у разі дії несприятливих і шкідливих факторів).

Нерестові міграції риб. *Нерестові міграції* – це переміщення риб від місць зимівлі або нагулу до районів нересту. Нерестові або репродуктивні міграції здійснюють багато видів риб і перш за все прохідні і напівпрохідні. Їх довжина дуже сильно варіює (камбали – із глибоководної зони переміщуються на мілководдя, вугор – переміщується для нересту на кілька тисяч км).

Більшість риб здійснюють горизонтальні нерестові міграції. Вертикальні нерестові міграції здійснює байкальська голом'янка, що перед викиданням личинок спливає із глибини близько 700 м у поверхневі шари води й після розмноження гине.

Нерестові міграції у прохідних видів риб розділяють на анадромні (осетрові, оселедцеві) і катадромні (річкові вугри).

Анадромні характеризуються напрямком руху риби з моря, лиманів і озер у річки: кета, горбуша, чорноморський оселедець, оселедець-чорноспинка, рибець дніпровський, осетер, білуга та ін. (Додаток 2.7.1). Багато морських і прісноводних видів риб здійснюють нерестові міграції з відкритих ділянок до берегів (тріска, атлантичний оселедець, сигові).

Причини анадромних міграцій пов'язані насамперед з тим, що в прісних водах умови розмноження й виживаність ікри й личинок більш сприятливі, чим у морі.

Катадромні міграції – це переміщення риб із річок в озера, лимани, моря: річковий вугор, деякі види бичків, галаксієві риби (Додаток 2.7.1). Деякі з морських риб для ікрометання відходять із прибережної зони лиманів і морів на більші глибини (морська камбала, великоокий зубан).

Моноциклічні риби після нересту гинуть (тихоокеанські лососі, річкові вугри, деякі оселедці), поліциклічні – повторюють нерестові міграції неодноразово.

Шляхи й строки нерестових міграцій найбільш стабільні у зв'язку із незмінними параметрами умов і місць нересту, а також процесів переднерестового розвитку риб. Риби використовують райони з найбільш сприятливими умовами для розвитку ікри й личинок.

У процесі еволюції в деяких прохідних риб відбулася внутрішньовидова диференціація, що призвело до утворення *сезонних рас* (річкова мінога, атлантичний лосось, деякі осетрові та ін.). У зв'язку з різними строками заходу плідників прохідних видів риб на нерестову міграцію в річки виділення у них так званих рас є таким:

- *Озима*, риби заходять у річки влітку або восени, де зимують і нерестяться на наступний рік, проводячи у річці від декількох місяців до року, піднімаються в річку вище ярових.

- *Ярова*, риби заходять у річки незадовго до нересту, нерестяться в той же рік, статеві продукти в них добре розвинуті, в річку вони високо не піднімаються.

В озимих рас нерестові міграції сполучені із зимувальними. Це своєрідна форма пристосування для більш повного використання (освоєння) придатних для нересту і нагулу місць у річці.

У зв'язку з нерестовими міграціями визначають поняття *хомінгу* – повернення додому (зокрема у далекосхідних лососів).

Прісноводні риби також здійснюють незначні нерестові міграції: стерлядь піднімається вище по річці в пошуках кам'янистих ґрунтів; миньок із озер переміщується в річки; щука з річки на заплавні ділянки, що заливаються, і т.д.

Під час нерестових міграцій прохідні риби зазвичай не харчуються або живляться слабко, а необхідні енергетичні ресурси для пересування й розвитку статевих залоз риби накопичують заздалегідь у вигляді жиру. Всі інші риби живляться, але менш інтенсивно ніж під час нагулу.

Нагульні міграції риб. *Кормові(нагульні) міграції* – це "подорож", переміщення риб від місць нересту або зимівлі до місць нагулу.

У багатьох риб кормові міграції починаються вже на стадії ікринки. Перенос пелагічних ікринок і личинок від місць нересту до місць нагулу являє собою пасивну кормову міграцію. Велика кількість ікринок і личинок

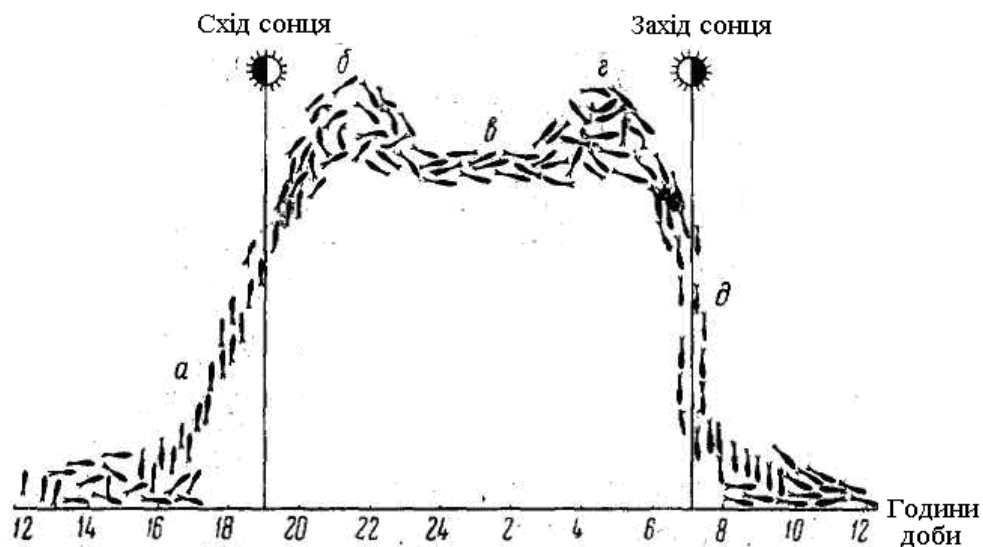
прісноводних риб зноситься в річках течіями від нерестовищ в озера для нагулу (сигові).

Кормові або нагульні міграції здійснюються в процесі пошуку їжі. Зазвичай, вони зумовлені міграцією кормових об'єктів. Прикладом можуть бути трофічні пересування тріски від західних берегів Норвегії до берегів Мурманська. Такі масштабні подорожі здійснюють акули, кефаль, оселедці, сардини, тунці і багато інших видів. У трофічних міграціях, у свою чергу, виділяють горизонтальні й вертикальні.

Вертикальні міграції риби здійснюють, переміщуючись із поверхневих шарів води на глибину і навпаки. Вони пов'язані з переміщенням кормових об'єктів і можуть бути лише активними.

Велика кількість морських і прісноводних видів здійснюють добові вертикальні міграції (оселедець, кілька, шпрот, скумбрія, ставрида, ряпушка та ін.). Добові вертикальні міграції планктоноїдних риб нараховують за С. Г. Зуссер (1971) 5 етапів: щоденний передвечірне підймання в поверхневі шари води, живлення біля поверхні в вечірніх сутінках, перебування розріджено біля поверхні (трохи глибше) вночі, живлення біля поверхні в ранкових сутінках і опускання зграй у нижні шари води на глибину до 300-400 м або до дна (рис. 126).

Рис. 126. Схема добових вертикальних міграцій планктоноїдних риб:
а – підймання зграй риб у поверхневі шари води; б – живлення риб ввечері у поверхневому шарі води; в – перебування риб розріджено вночі



у поверхневому шарі води; г – підживлення риб у поверхневому шарі води на світанку; д – опускання риб в нижні шари води зі сходом сонця (за Зуссер С. Г., 1971 р.)

Молодь багатьох видів риб також мігрує за вертикаллю, впливаючи за кормовими організмами.

Пелагічні риби взимку опускаються в більш глибокі й менш охолоджені шари води, утворюючи там великі малорухомі скупчення (оселедці, азовська хамса та ін.).

Горизонтальні міграції обумовлені тими ж причинами, що й вертикальні. Але в цьому випадку зміни глибин незначні, а подолання простору величезні. Наприклад, тунці, акули долають відстані в декілька тисяч кілометрів.

Горизонтальні міграції можуть бути як пасивними, так і активними. У разі пасивних міграцій ікра й личинки виносяться течіями з районів нересту в райони нагулу. Так, ікра й личинки атлантичної тріски, що нереститься біля Лофотенських островів (Норвегія) дрейфують за течією Гольфстрім в Баренцове море; личинки європейського вугра із Саргасового моря дрейфують протягом 2,5-3 років до берегів Європи і т.д.

Іноді кормові міграції сполучаються з нерестовими (азовська хамса). Чорноморська скумбрія зимує й нереститься у Мармуровому морі, а на нагул переміщується в Чорне. Прохідні поліциклічні риби після нересту скочуються (катадромна міграція) у море на нагул.

Найбільш протяжні кормові міграції (до 8-10 тис. км) здійснюють тунці, меч-риби, деякі акули.

Зимувальні міграції риб. *Зимувальні* міграції (переміщення від місць розмноження або нагулу до місць зимівлі). Зимувальні міграції здійснюють багато риб.

Зимувальну міграцію починають риби, фізіологічно підготовлені, що досягли певної вгодованості й жирності. Так, хамса Азовського моря після нагулу восени мігрує в Чорне море й зимує на глибині 100-150 метрів. Зимувальна міграція у неї може початися тільки у разі нагромадження рибою достатньої кількості жиру (не менше 14%). Риби, не підготовлені до міграції, продовжують годуватися й не мігрують.

У прохідних риб зимувальні міграції нерідко є початком нерестових. Озимі форми деяких із них після нагулу в морі восени заходять у річки, і в них зимують (річкова мінога, осетрові, атлантичний лосось).

Починаючи з середини осені риби з мілководних ділянок водойм мігрують у більш глибокі, в яких зимою формуються найсприятливіші умови для перебування під час складного зимового періоду. Деякі річкові риби під час осіннього похолодання мігрують у пониззя річок й залягають там у ями (лящ, сазан, сом, судак).

Такі місця називають зимувальними ямами. У цих ямах концентрується значна кількість різних видів риб, зазвичай, вони проводять зиму в малорухомому або нерухомому стані. До зарегулювання великих річок багато риб (сазан, лящ, судак, сом) мігрували в дельти річок. Після зарегулювання і утворення значних глибин ці та інші види риб збираються у водосховищах та в глибоких місцях річок.

Вимушені міграції риб. *Вимушені* міграції – переміщення (втеча) рибоподібних і риб від впливу несприятливих і шкідливих факторів.

Особливо актуальними вони є за сучасних умов у разі потужного антропогенного тиску (забруднення, порушення біотопів, падіння рівнів води і т.д.) на природне середовище. Найчастіше це відбувається під час зимівлі риби, однак не виключенням є і період нересту або нагулу.

Прикладом таких міграцій може бути вимушене переміщення товстолобиків із місць зимівлі (гирло р. Сули) в Кременчуцькому водосховищі до греблі (м. Світловодськ) взимку 1996 р. Під час різкого падіння рівня води у водосховищі (1,5-2 м) в кінці січня і на початку лютого (за -18°C товщина криги і снігу становила більше 80 см) зграї товстолобиків почали масовий рух під льодом в темноті (відсутній фотосинтез і їх корми) до греблі, пізніше у великій кількості стали потрапляти у турбіни ГЕС і гинути. За приблизними підрахунками в результаті двох таких масових міграцій відбулася загибель товстолобиків загальною вагою близько 5 000 т (маса тіла окремих риб становила 8-12 кг). Враховуючи, що промисловий вилов товстолобиків у попередньому році становив майже 500 т, за два тижні були знищені промислові улови десяти наступних років.

Методи вивчення міграцій риб. Одним із методів вивчення міграцій є мічення риб. Мічення може бути індивідуальним (кожна мітка має свій номер) і груповим (всіх риб мітять однаково). Мічення дозволяє вивчити шляхи міграцій, визначити швидкість руху риби, чисельність популяції, ефективність тих чи інших рибницьких робіт.

Під час вивчення міграцій необхідно, щоб використані мітки і сам процес мічення:

- не травмували рибу;
- не підвищували її смертність порівняно із не міченою;
- не заважали рухові і диханню риби;
- були легкими і недорогими;
- були легко видимими і знаходженими;
- не приваблювали хижаків і зберігались досить довго.

Взагалі поведінка міченої риби практично має не відрізнитись від звичайної, яка перебуває в природному середовищі.

На кожній мітці вказують її номер і адресу установи, куди необхідно направити мітку.

Матеріалами для виготовлення міток слугують переважно кольорова пластмаса і метал, захищений від корозії.

Для *індивідуального* мічення переважно дорослих використовують такі основні типи міток: скобові, персневидні металеві, гідростатичні, Петерсена, типу "спагеті", стріловидні, підшкірні, ультразвукові, звукові, електричні поплашкові, порожнинні пластмасові або магнітні та ін. (Додаток 2.7.2).

Для *групового (серійного)* мічення переважно молоді і дорослих риб використовують такі основні типи міток і способи мічення: радіоактивні, флуоресцентні і електронні мітки, а також фарбування, таврування,

хірургічний, розчинами – оцетнокислого свинцю, метиленового синього, малахітового зеленого і т.д.

Для введення і закріплення міток на тілі чи в тілі риби використовують різноманітні знаряддя, пристрої та інструмент: підводні рушниці, пістолети, щипці, таври тощо (Додаток 2.7.2).

Окрім вивчення міграцій риби, існує спосіб визначення запасів риби із використанням мічених риби, через відношення загальної кількості помічених і випущених у водойму риби до кількості риби із мітками, які знайдені в улові.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Охарактеризуйте міграційний цикл морських риби.
2. Охарактеризуйте міграційний цикл прісноводних риби.
3. Класифікуйте міграції риби.
4. Назвіть основні етапи добової вертикальної міграції риби.
5. Що таке вимушені міграції риби?
6. Наведіть способи орієнтації, швидкість і протяжність міграцій риби.
7. Охарактеризуйте методи вивчення міграцій риби.

2.8. Динаміка чисельності та смертності рибоподібних і риб

2.8.1. Динаміка чисельності та біомаси популяцій риб

Динаміка популяцій риб. Види риб існують у популяціях. Чисельність і біомаса як кожного виду загалом, так і його окремих популяцій не залишаються постійними, вони безупинно змінюються, перебувають у динаміці. Потрапивши в нові умови, вид швидко збільшує свою чисельність і біомасу до певної величини.

Популяція піддається саморегуляції. Є дві точки зору на механізм саморегуляції:

1. Існує постійне перенаселення, що відбувається в результаті надмірного нерегульованого відтворення популяцією потомства. Популяція прагне розмножуватися, але ріст її чисельності змінюється автоматично. Звідси внутрішньовидова боротьба, якій ще Дарвін надавав великого значення.

2. Вид перебуває в пристосувальних умовах до середовища. Через зміну обміну речовин автоматично відбувається зміна темпу відтворення у зв'язку зі змінами забезпеченості їжею.

На величину чисельності й біомаси популяції риб можуть впливати будь-які елементи абіотичного і біотичного середовища, але регуляторні механізми, що контролюють зміни чисельності й біомаси популяції, майже завжди діють через зміну забезпеченості їжею й перебудову внутрішньовидових відносин. Часто умови розмноження обмежують видову чисельність. Наприклад, у водоймищі у разі скидання рівня води умови нересту коропових, окуневих порушуються.

Тільки такі форми регуляції чисельності популяції, як механічне знищення ікри одних особин іншими у разі переушільнення нерестовищ, брак сховищ для личинок і мальків, посилення їх виїдання хижаками, що не пов'язані із забезпеченістю їжею безпосередньо, впливають на механізм перебудови внутрішньовидових (щільність риб на нерестовищах, у місцях нагулу і зимівлі) і міжвидових зв'язків (зміна доступності жертв для хижаків).

Форми пристосувань до саморегуляції чисельності риб мають наступні складові:

I. Регуляція через *зміну росту і вгодованості*:

1. Зміна швидкості й варіабельності росту, часу статевого дозрівання, вікового ряду особин, що дозрівають вперше, і плідності однорозмірних риб.

2. Зміна інтенсивності виїдання хижакими у зв'язку зі зміною швидкості росту (малорослі риби виїдаються інтенсивніше, ніж швидкорослі).

3. Зміна забезпеченості потомства їжею шляхом зміни якості статевих продуктів, зокрема амплітуди мінливості розмірів запасу жовтка й жирності ікри.

4. Зміна віку старіння й тривалості життя особин у популяції через зміну віку статевого дозрівання.

II. Регуляція шляхом збільшення виживаності ікри і молоді:

1. Зміна кількості і якості заплідненої ікри шляхом зміни співвідношення статі і збільшення кількості сперми, зокрема збільшення запліднення ікри риб молодших вікових груп за скорочення чисельності самок старшого віку.

2. Зміна інтенсивності механічного знищення плідниками ікри в процесі нересту і її загибелі в результаті впливу продуктів метаболізму.

3. Зміна виживаності личинок на перших етапах активного живлення (зокрема, у лососів шляхом прямого або непрямого використання трупів плідників).

4. Зміна інтенсивності поїдання старшими особинами ікри й молоді того ж виду.

5. Зміна контакту паразитів і хазяїв, тобто інтенсивності впливу інфекцій і інвазій.

6. Регуляція через зміни нерестового й нагульного ареалів.

Істотним моментом, що визначає динаміку популяції, є вилов. У певних межах він може бути компенсований регуляторними механізмами популяції, і поки його інтенсивність не перевищує меж смертності, до яких популяція пристосована, вилов може бути елементом середовища популяції й вона буде продовжувати існувати.

Існує прямий зв'язок між плідністю батьківського стада й чисельністю потомства у риб, однак він часто порушується через мінливість умов розмноження, розвитку й росту поколінь. У риб з малою плідністю кореляція між кількістю відкладених ікринок і поповненням зазвичай більша, ніж у риб з великою плідністю. За плідністю, мінливістю і якістю запасу жовтка в ікрі можна судити про стан нерестової популяції, хоча складати прогноз не можливо.

Популяція будь-якого виду може регулювати інтенсивність відтворення зміною плідності. Велике значення має якість статевих продуктів (як ікри, так і сперми), що залежить від середовища перебування плідників риб. Середовище впливає на репродуктивні показники риб і чисельність потомства. Пряма кореляції між плідністю і якістю ікринок не дотримується, якщо риби не готові до відтворення.

Існує видова специфічність кількості особин (в %), які відтворені окремим стадом риб і дожили до статевозрілого стану (коефіцієнт промислового повернення). Це значить, що існує певний зв'язок між плідністю виду й величиною його виживання. Коефіцієнт промислового повернення показує, скільки необхідно мати вихідного матеріалу (ікри, личинок і т.д.), щоб промисел одержав одну дорослу особину. У багатьох риб із 1000 народжених личинок у промисел вступить одна доросла особина.

Існує відсоток промислового повернення, що показує процентне співвідношення між кількістю вихідного матеріалу й виловлених дорослих особин. Наприклад, коефіцієнт промислового повернення 2% від молоді означає, що з кожних 100 шт. молоді промисел може одержати дві дорослі риби, а 0,01 % – що з 10 000 можна взяти одну дорослу рибу, 0,04 % – з 10 000 – чотири риби. Ще меншим цей коефіцієнт буде від ікри: з 10 000 ікринок повернеться лише від 1 до 45 екземплярів молоді риб (табл. 29).

Таблиця 29

**Коефіцієнт промислового повернення в деяких риб,
у % від відкладеної ікри та молоді в екземплярах**

Вид риб	Водойма	Коефіцієнт промислового повернення	
		%	Екземплярів
Сьомга	Річки	0,04-0,06	4-6
Сьомга	Річки	0,03-0,16	3-15
Омуль	Озера	0,05-0,07	5-7
Вобла	Моря	0,01-0,02	1-2
Лящ	Моря	0,02-0,45	2-45

Структура популяцій риб. Життя популяцій риб – це нескінченна зміна їх поколінь, народження нових особин, їх ріст, дозрівання, відтворення потомства і, нарешті, загибель від різних причин. Весь час ці процеси протікають у взаємозв'язку з абіотичними та біотичними факторами водного середовища.

Динаміка чисельності стада риб забезпечується взаємодією статевозрілої частини стада (S_t) і поповнення (R) з хижаками (F), забезпеченістю їжею (RM), промислом (P) та випадковими негативними діями (L), які разом формують рівень загальної смертності ($F+RM+L+P$) особин в популяції (за Нікольським Г.В., 1974 р.):

Поповнення (R)		Статевозріле стадо (S_t)	
		Загальна смертність риб ($F+RM+L+P$)	
<i>Хижаки (F)</i>	<i>Забезпеченість їжею (RM)</i>	<i>Промисел (вилов) (P)</i>	<i>Випадкові негативні дії (L)</i>

Враховуючи сказане популяція риб має статеву, розмірну і вікову структуру:

Структура популяції риб

Статевая структура	Розмірна структура	Вікова структура
Співвідношення:	Розміри риб:	Вік риб:
- самці риб, % - самки риб, %	- довжина риб, см - маса тіла риб, кг	- вікові групи риб, % - вікові групи самців і самок, %

Виділяють такі типи розмірно-вікової структури популяції риб:

1. *Маловікова популяція, що рано дозріває.* Це риби з коротким життєвим циклом, ранньою статевою зрілістю. Для них характерна невелика кількість вікових груп, вони здатні швидко відновлювати чисельність популяції, пристосовані до життя в умовах сильного коливання смертності (хамса, шпроти та ін.).

Розмірно-вікова структура популяції риб	
I тип	II тип
Риби з коротким життєвим циклом:	Риби з довгим життєвим циклом:
- мала кількість вікових груп; - рання статевая зрілість (1-й та 2-й роки); - щорічний нерест; - порційність ікрометання (нересту); - поповнення різко переважає залишок.	- велика кількість вікових груп; - статевая зрілість у більш пізньому віці (від 3-9 до 18-20); - нерест проходить не щорічно; - нерест одноразовий (одночасний); - поповнення займає невелику частку.

2. *Багатовікова популяція, що пізно дозріває.* Це риби з довгим життєвим циклом, пізнім статевим дозріванням. Для них характерна велика кількість вікових груп, вони пристосовані до життя в умовах стабільної кормової бази за незначних коливань смертності, повільно відновлюють популяцію у випадку загибелі її значної частини (осетрові, соми, великі акули та ін.).

Популяція складається зі статевонезрілих і статевозрілих особин.

Монастирський Г. М., аналізуючи статевозрілу частину популяції (нерестову), виділив *три типи* її структури (за Комаровою Г. В., 2006 р.):

1. *Нерестова популяція складається тільки з поповнення* (риби, що вперше нерестяться), риб, що нерестяться повторно (залишок), у популяції немає (сніток, горбуша та ін.).

2. *Нерестова популяція складається з поповнення і залишку* (риби, що повторно нерестяться), але величина залишку менше величини поповнення (сьомга, каспійські оселедці та ін.).

3. *Нерестова популяція складається з поповнення й залишку, але залишок більше поповнення.* Це популяції із тривалим життєвим циклом (осетрові, лящ, сазан, тріска та ін.).

Нерестова (статева) структура популяцій риб:		
(P – поповнення популяції; D – залишок популяції; R – нерестова популяція)		
I тип	II тип	III тип
D = 0 R = P	D > 0 R > D R + D = P	D > 0 R < D R + D = P
- у популяції лише поповнення; - риби дозрівають в одному віці або в різні роки.	- у популяції є поповнення і залишок; - поповнення більше за залишок.	- у популяції є поповнення і залишок; - поповнення менше за залишок.

Ці типи нерестових популяцій досить умовні й іноді та сама популяція може відноситись до різних типів.

Структура популяції (тривалість життя, час настання статевої зрілості, середній вік і т.д.) може бути різним у різних місцевих популяцій одного і того самого виду (атлантичний оселедець).

Віковий склад популяції змінюється в результаті взаємодії поповнення й смертності. Зміна співвідношення у бік збільшення поповнення призводить до омолодження популяції.

Також віковий склад нерестової популяції визначається віком статевого дозрівання поповнення. Особини, що дозріли раніше, звичайно менш довговічні. На віковий склад популяцій впливає вилов й урожайність поколінь окремих років.

Якщо вилов носить селективний характер і промисел вибирає старші вікові групи, то це призводить до омолодження популяції, якщо інтенсивно виловлюється молодь – збільшується середній вік риб у нерестовій популяції.

На думку Кудерського Л. О. (1986 р.) існує три типи промислових популяцій риб, які встановлені на основі співвідношення кульмінації іхтіомаси вікової групи і віку настання масової статевої зрілості у них (рис. 127).



Рис. 127. Типи популяцій промислових риб
 (а – I тип, б – II тип, в – III тип): співвідношення кульмінації іхтіомаси вікової групи і віку масового настання статевої зрілості риб
 (за Кудерським Л. О., 1986 р.)

- I тип – іхтіомаса кожної вікової групи неперервно зростає і досягає кульмінації у віці масового статевих дозрівання (міноги, сніток, далекосхідні лососі, ряпушки, атлантичні лососі та ін.).

- II тип – кульмінація іхтіомаси настає після того, як риби в масі досягнули статевої зрілості або може спостерігатись у віковій групі, особини якої не один раз брали участь у розмноженні (багато промислових видів риб, зокрема осетрові, сом, плоскирка, судак, лящ, щука та ін.). Цей тип складний за структурою і ділиться на три різні групи (підтипи):

- вікові класи від часу появи личинок до масового статевих дозрівання;
- вікові класи від часу масового статевих дозрівання до кульмінації іхтіомаси;
- вікові класи після віку досягнення кульмінації іхтіомаси.

- III тип – кульмінація іхтіомаси відбувається до настання масового статевих дозрівання (це переважно риби малих озер і великих водосховищ із обширними зонами – окунь, йорж, плітка, а також лящ). Цей тип може бути перехідним від другого до третього, часто змінюючись у риб.

Загалом вплив вилову на віковий склад популяції здійснюється через її розріджування й поліпшення забезпеченості популяції їжею.

Чисельність і біомаса риб, їх коливання. Чисельність риб – це кількість особин цього виду на одиницю площі (об'єму) або його частини (шт./м²; шт./м³).

Абсолютна чисельність риб – це сумарна чисельність риб у водоймі, виражена тим чи іншим способом. Відносна чисельність риб – чисельність виражена в умовних (непрямих) показниках (вилов на одиницю площі, на промислове зусилля, індекси врожайності тощо). Промислова чисельність риб – допустима кількість особин риб одного виду, яку може освоїти промисел і вилучення якої не зумовить підрив чисельності популяції.

Кількісною оцінкою ефективності відтворення риб є її урожайність. Визначається чисельністю життєстійкої молоді риб на одиницю площі або в одиниці об'єму на стандартних станціях спостережень.

Біомаса риб – це сукупна маса особин виду, групи видів, чи угруповання організмів, яку виражають в одиницях маси сухої або сирої речовини, віднесеної до одиниці площі чи об'єму (г/м^2 ; кг/м^3).

Сумарну масу усіх риб у водоймі ще називають *іхтіомасою*. Промисловий запас, виражений в одиницях маси, отримав назву *іхтіомаси промислового запасу*. Щорічно відбувається *приріст іхтіомаси* риб – збільшення загальної біомаси (покоління або промислового запасу) за рахунок росту риб. Прирости іхтіомаси бувають абсолютними (річний, місячний, добовий) і відносними.

Оскільки в риб коливання чисельності і біомаси популяції перебувають у залежності (часто прямій) зі змінами забезпеченості їжею, то природно, що кліматичні коливання, пов'язані із сонячною активністю й іншими причинами, які мають періодичність, відбиваються на рибах. У ссавців і птахів періодичність коливань чисельності варіює у межах від чотирьох до десяти років.

Чисельність популяції змінюється щорічно, розрізняється як частота коливань чисельності популяції, так і амплітуда. Так, горбуша має дворічну періодичність піку чисельності, атлантичний лосось – десятилітню. У інших риб встановлено 11-літню періодичність в уловах (куринська севрюга, осетер, вобла, судак та ін.). Для ляща, судака й деяких інших риб басейну р. Волги виявлено періодичність коливань урожайності в 11 і 16-17 років. Підвищення урожайності ляща й судака в ці роки пов'язують із періодами високої вологості, що визначається високим рівнем води в озерах навесні. Чітка періодичність в 8-11 років відзначена в уловах атлантичного лосося.

Загальною причиною періодичних коливань урожайності риб, які носять закономірний характер, є періоди сонячної активності. Але в різних видів ці загальні причини переломлюються по-різному, чим і зумовлено різницю в характері коливань урожайності окремих видів риб.

Загалом величина популяції обмежується рівнем розвитку кормової бази даного виду. Коливання врожайності поколінь відбиваються на забезпеченості популяції їжею. За відносно постійної кормової бази у випадку появи чисельного покоління забезпеченість популяції їжею погіршується, з появою нечисленного – поліпшується.

Умови забезпеченості їжею статевозрілої частини популяції відбиваються на життєстійкості потомства. Риби, що швидко ростуть, мають більший розмір ікринок і більше поживних речовин у них (вобла, короп, салака та ін.). Деякі види за погіршення умов живлення переходять на харчування власною молоддю, що веде до скорочення величини популяції (навага, окунь та ін.).

Основними пристосуваннями популяції до регулювання чисельності за поліпшення умов живлення є:

- 1) прискорення росту;
- 2) більш раннє настання статевої зрілості;

- 3) збільшення плідності в однорозмірних групах;
- 4) підвищення життєстійкості молоді;
- 5) зменшення поїдання молоді хижими рибами. При недостатчі корму має місце зворотне явище.

Періодичні коливання чисельності й біомаси популяцій пов'язані із загальними кліматичними причинами й проявляються через зміни кормової бази, умов нересту, зимівлі і т.д. Часто коливання величини популяції носять неперіодичний характер і визначаються місцевими причинами. У значній мірі коливання величини популяції залежать від виживання ікринок і личинок на ранніх стадіях розвитку, забезпеченості риб їжею й інтенсивності промислу.

Людина може значно змінювати амплітуду коливань чисельності й біомаси риб не тільки промислом, але й гідробудівництвом, днопоглиблювальними й іншими роботами.

Флуктуації чисельності риб і їх причини. *Флуктуації* – коливання чисельності поколінь риб різних років народження. Популяціям риб характерні коливання (флуктуації) чисельності й біомаси, які значно розрізняються в різних видів. У деяких видів урожайне покоління може бути в багато разів чисельнішим неврожайного (тріска, оселедець та ін.). В оселедця, тріски, сардин, анчоусів ці коливання відбуваються з амплітудою в 50-100 разів, а в камбали, палтусів – коливання незначні.

Сильніше флуктуації виражені в риб, що мають невеликий запас жовтка в ікрі й личинки яких після викльову мають потребу в хорошій забезпеченості їжею.

Флуктуації носять пристосувальний характер для видів риб. Вони зустрічаються в риб різних фауністичних комплексів, спільною характеристикою яких є висока плідність.

Плідність пов'язана із забезпеченістю риб їжею. Численні покоління атлантично-скандинавських оселедців формуються на наступний рік або через рік після успішного нагулу стада плідників. Умови нагулу цих оселедців сильно залежать від гідрологічних умов. У тріски нагул залежить від чисельності оселедця й сильно змінюється за роками.

Такий самий зв'язок існує між умовами нагулу пеламіди й чисельністю одного з основних видів її корму – сардин.

Флуктуації – пристосування, що виробилися в риб, які живуть в умовах різких змін забезпеченості їжею, у тому числі великої лабільності кормового ареалу. Хороший обмін речовин, нагромадження жирів у тілі плідників призводять до появи більшої ікри.

Отже, флуктуації – це пристосування виду до змін забезпеченості їжею.

Риби, які пристосовані до флуктуацій, звичайно мають великий ареал. Коли чисельність риб у популяції скорочується, то вони не освоюють свій нагульний ареал. Збільшення довжини міграцій є важливим регуляторним механізмом, що підвищує забезпеченість їжею популяції в роки підвищення її чисельності.

Методи визначення чисельності і біомаси риб. Абсолютна і відносна чисельність і біомаса риб визначається методами прямого та непрямого обліку риб, біостатистичними та математичним.

Найбільш розповсюдженим методом визначення абсолютної чисельності риб є метод площ. Щоб знайти запас риби на промисловій площі (P), необхідно знати площу водойми чи району промислу (S, в га чи м²), середній улов на один лов знаряддям лову (a, шт.), площу зони одного лову (b, в м² або га) та коефіцієнт уловистості знаряддя лову (для малькової волокуші довжиною 25 м він становить 0,49).

Методи визначення чисельності риб

Методи визначення абсолютної чисельності риб

- прямого обліку риб:
 - методи площ: $P=(S \cdot a/b) \cdot k_y$;
 - методи інструментальні: акустичні; фототелеметричні; візуальні;
 - методи аерофотознімання.
- непрямого обліку риб:
 - метод мічення: $X=(m/M) \cdot S$.

Методи визначення відносної чисельності риб:

- методи біостатистичні;
- **методи фонового прогнозу, математичні.**

Абсолютну чисельність і біомасу пелагічних риб (тільки) методом площ, точніше об'ємів, можна визначати за формулою (за Шевченком П. Г. та ін., 1994):

$$N(B) = (n \cdot V) / (v \cdot k_y) \cdot (p);$$

де N – абсолютна чисельність, екз.; B – біомаса, г; n – приведена середня кількість риб на один лов (тралення), екз.; V – загальний об'єм водойми (її частини або зони), м³; v – об'єм обловленого знаряддям лову простору, м³; k_y – середній коефіцієнт уловистості (був визначений експериментально для малькової волокуші – 0,69 та розрахований для тралів довжиною 3,5 м – 0,10 і 13 м – 0,36 у світлий час доби); p – середня маса особини в популяції, г (необхідна під час підрахунку біомаси).

Підрахунок запасів методом площ можливий за кількістю відкладеної ікри. Принцип полягає в тому, що кількість добутої на певній площі риби відноситься до всієї площі або до площі, зайнятої даним скупченням.

Знаючи співвідношення статі у стаді (його визначають за чисельним співвідношенням самок і самців в уловах), підраховують загальну кількість плідників, що брали участь у нересті (за Комаровою Г. В., 2006):

$$S_t = (N/n) \cdot S,$$

де S_t – величина нерестового стада, N – загальна кількість відкладених ікринок в обстеженому районі; n – середня плідність самок, S – співвідношення самців і самок у нерестовому стаді.

У свою чергу:

$$N = (P/g) \cdot Q,$$

де P – середнє число ікринок в улові, g – обловлений об'єм, Q – загальний об'єм води в дослідженому районі.

У наш час широко застосовується метод визначення запасів риби за уловами на одиницю площі водойми.

Користуються цим методом для обліку кількості молоді риби, розрахунок проводиться за формулою:

$$P = ((S \cdot a) / b \cdot K),$$

де, P – запас риби на промисловій площі району, S – площа водойми або району промислу, b – площа зони одного облову, a – середній улов на один лов знаряддя лову, K – коефіцієнт уловистості знаряддя лову.

До прямих методів відносять також *інструментальний метод визначення чисельності* промислових об'єктів. Він складається із двох етапів:

- визначення розміру простору (об'єму або площі акваторії), зайнятих рибою;

- визначення кількості риби в одиниці цього простору – щільності скупчення (кількість риби в 1 м^3), або питомої чисельності риби (кількість риби на 1 кв. м акваторії).

Фотограмметричні способи дозволяють ідентифікувати вид риби й робити одночасний вимір щільностей і питомих ваг декількох видів.

Візуальні способи засновані на окомірному спостереженні під водою (з гідростата, науково-дослідних підводних човнів) або на екрані підводної телеустановки.

У невеликих водоймах і ізольованих бухтах абсолютний облік риби можливий шляхом створення штучної смертності всього рибного населення отруйними речовинами і за допомогою електролову.

Чисельність стада прохідних і напівпрохідних риби визначають за кількістю риби, що пройшла через поперечний переріз ріки за певний проміжок часу.

До *непрямих методів* обліку чисельності риби відносять метод мічення. Промисловий запас (X) можна визначати методом мічення. Для цього необхідно знати кількість усіх помічених риби (M), кількість повторно пійманих риби за рік з мітками (m) і загальний улов риби за рік (S).

Серед непрямих методів визначення відносної чисельності і запасів риби найбільш розповсюджені біостатистичні методи (віртуальних популяцій). Вони базуються на визначенні величини промислового вилову (вилову) послідовних поколінь риби. Необхідно мати статистику уловів риби за період, що відповідає життєвому циклу виду риби, віковий склад уловів за кожен промисловий рік і масу тіла риби.

Сутність методів полягає в тому, що за допомогою репрезентативних вибірок вивчають вікову структуру промислових уловів і на цій основі оцінюють чисельність кожного покоління, після чого додаванням кількості особин у всіх поколіннях відшуковують первісну (стартову) величину запасу. Недоліком методу є обов'язковість розрахунку запасу за однакової інтенсивності промислу на багаторічному матеріалі, а також виключення під час розрахунків природної смертності риби.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке саморегуляція чисельності популяцій риби?
2. Охарактеризуйте основні типи структури риби.
3. Які типи розмірно-вікової структури популяцій риби ви знаєте?
4. Назвіть типи структури нерестових популяцій риби.
5. Охарактеризуйте типи структури промислових популяцій риби.
6. Дайте визначення абсолютній і відносній чисельності риби.
7. Дайте визначення встановленню чисельності риби методом площ.
8. Що таке флуктуації чисельності риби?

2.8.2. Загальна, природна та промислова смертність риб

Динаміка популяції – це процес взаємодії трьох взаємозалежних процесів: народження, росту й смертності особин.

Смертність популяції найтіснішим чином пов'язана з розмноженням і ростом особин. Розмноження компенсує смертність, ріст регулює інтенсивність як смертності, так і розмноження.

Риби з коротким життєвим циклом, що рано дозрівають, пристосовані до відносно стабільної величини смертності, починаючи з малькового періоду.

Загальна смертність риб має різні причини, виділяють:

- 1) природну смертність (від старості, впливу абіотичних і біотичних умов – кормова база, хижаки, паразити, хвороби);
- 2) промислову смертність (від вилову).

Причини загальної смертності. Кожний вид характеризується певним максимальним граничним віком. Від старості вмирає лише дуже невеликий відсоток особин. Основна частина популяції гине від інших причин, але ця смертність компенсується плідністю особин. У риб вста-новлені такі основні причини смертності: від старості, включаючи після-нерестову смертність; від хижаків, паразитів, хвороб; під впливом абіо-тичних умов; від порушення забезпеченості їжею; у результаті вилову.

За зміни умов життя відбуваються зміни темпу відтворення та інтенсивності смертності риб. Усі покоління риб взаємодіють між собою, а з іншого боку, перебувають у системі тріотрофа:

- взаємодіють із кормовими організмами;
- взаємодіють із хижаками, що поїдають це покоління;
- взаємодіють із факторами середовища.

До дії факторів водного середовища популяція риб пристосована. Але можуть бути фактори (випадкові), до яких популяція не може пристосуватись. Під їх дією відбувається:

- зменшення чисельності популяції;
- збільшення смертності;
- зникнення популяції чи окремого покоління риб.

Ці причини взаємозалежні, і такий підрозділ до деякої міри штучний.

Під величиною *загальної смертності* звичайно розуміють різницю чисельності стада або тієї чи іншої його вікової групи на початку і в кінці певного відрізка часу.

Відповідно, величина *природної (промислової) смертності* – це початкова чисельність стада мінус кількість загиблих від природних причин (або виловлених) риб за певний відрізок часу.

Для кожного виду специфічна не тільки загальна величина смертності, але і її розподіл за окремими віковими групами і етапами розвитку.

У риб максимальна смертність припадає на статевонезрілих особин. В одних видів найбільша загибель припадає на стадію ікринки, в інших – на

етапи вільного ембріона, у третій – змішаного живлення або більш пізні етапи. Так, у далекосхідних лососів основна смертність припадає на період життя в буграх на стадії ікринки й вільного ембріона. У кети загибель ікри в нерестовому гнізді може досягати більше 90%.

У багатьох стад атлантичного лосося й форелей найбільша загибель спостерігається в перше літо життя в річці після виходу з нерестових бугрів. У оселедця, анчоусів, тріски тощо – на етапі змішаного живлення, особливо на момент переходу від внутрішнього до зовнішнього живлення. У амурських пелагофільних риб найбільша смертність у момент переходу від життя в товщі води русла річки до життя в прибережній зоні.

Різними виявляються й причини, що викликають масову загибель риб на етапах онтогенезу.

На стадії ікринки й вільного ембріона основні причини, що визначають загибель, – це абіотичні умови, насамперед умови дихання, а також вплив хижаків. З переходом на зовнішнє живлення і набуття личинкою здатності активного руху на перше місце виступає вплив забезпеченості їжею і особливо фактор смертності від хижаків.

Смертність риб від старості є видовою пристосувальною властивістю. У межах популяції граничний вік може трохи змінюватись у зв'язку зі зміною забезпеченості їжею. Якщо їжі багато, то риби раніше дозрівають і менше живуть. Загальний хід смертності специфічний для виду. У далекосхідних лососів гинуть переважно самці.

Смертність від хижаків в популяції. Всі види риб піддаються впливу хижаків: одні – більшою мірою й на всіх етапах онтогенезу (анчоуси, оселедці, бички), інші – менше, головним чином на ранніх етапах розвитку. На більш пізніх етапах розвитку вплив хижаків у них слабшає й практично зникає. До останньої групи відносяться соми, осетрові, вусачі, жовтощоки та ін. Нарешті, третя група – це види, у яких смерть від хижаків на ранніх етапах онтогенезу невелика. До цієї групи належать тільки деякі акули й скати.

Види, пристосовані до значного виїдання хижаками, можуть компенсувати значну загибель. Пристосування формується в риб-хижаків і їх жертв взаємопов'язано у середині одного фауністичного комплексу.

Крім риб, хижаками є кишковопорожнинні, молюски, переважно головоногі, ракоподібні й комахи. Вони поїдають в основному ікру й молодь риб.

У прибережних придонних і донних риб різні способи захисту від хижаків. Основну роль набуває "озброєння", розвиток якого в риб-жертв не однаковий у різних місцях перебування. У фауні морів і прісних вод низьких широт "озброєність" розвинена звичайно інтенсивніше, ніж у фауні більш високих широт (у Каспійському морі більше, ніж у Північному Льодовитому океані). У низьких широтах і отрутих риб більше, ніж у високих. У морських риб захисні пристосування в тих самих широтах розвинені сильніше, ніж у риб прісних вод.

На шельфі "озброєних" риб більше, ніж в іхтіофауні материкового схилу й ложа. Це спостерігається у всіх океанах.

Чим стабільніші абіотичні умови тієї або іншої зони, тим вище звичайно в цій зоні прес хижаків. Зворотна картина спостерігається в напрямку від глибин до прибережної зони океану: на глибинах абіотичні умови виявляються стабільнішими, чим у прибережній зоні, однак інтенсивність впливу хижаків є нижчою. Отже, хижаки низьких широт пристосовані харчуватися більш захищеною здобиччю, ніж високовиротні хижаки.

Природно, що розвиток шипів не створює абсолютного захисту від хижаків, а лише знижує інтенсивність впливу хижака на стадо жертви.

Захисне значення шипів і колючок змінюється залежно від величини й способу полювання хижака, що поїдає "озброєну" рибу, а також від поведінки жертви.

Окунь у дельті Волги поїдає найдрібніших риб, щука – більших, найбільших їсть сом. Чим більший хижак, тим більше "озброєних" риб він поїдає. Доступність хижакам "озброєних" риб визначається поведінкою жертв. Зазвичай, риби виїдаються хижаками в період їх найбільшої активності.

Протягом дня хижаки можуть змінювати набір кормових організмів (перкаріна вдень їсть раків і мізид, уночі – тюльку). Характер і інтенсивність впливу хижаків на популяцію мирної риби залежать від багатьох причин: від абіотичних умов, у яких здійснюється полювання, від наявності й достатку інших видів жертв.

Велике значення має доступність жертви. Навесні всі хижаки дельти Волги харчуються воблою, що нереститься, потім розходяться у свої екологічні ніши.

На інтенсивність харчування впливає наявність інших хижаків. Наприклад, поява пеламіди в Чорному морі знижує інтенсивність харчування ставриди хамсою.

Істотне значення має різна доступність хижакам риб різної статі. Так, наприклад, у бичків і колючок під час охорони гнізда у великій кількості виїдаються звичайно самці, що компенсується більшим відсотком їх у кладці ікри.

Виділяють 3 типи можливих кількісних відносин хижака й жертви:

1. Хижак поїдає певну кількість жертв, а інша частина уникає піймання. Хижаки харчуються оселедцем, що нереститься, або молоддю лососів, що скочуються. Кількість з'їдених риб визначається контактами з хижаком.

2. Хижак виїдає певну частину популяції жертви в обмеженому місці, наприклад озері; інтенсивність виїдання залежить від чисельності як жертви, так і хижака.

3. Хижаки поїдають всіх наявних особин жертви, за винятком тих, які можуть уникнути піймання, сховавшись у такі місця, де хижак не може їх

здобути, або коли чисельність жертви досягає настільки малої величини, що хижак повинен буде перейти в інше місце.

Таким чином, кількісний вплив хижака на жертву може бути трояким:

- кількість жертв, що з'їдається, визначається тривалістю контакту жертви й хижака й залежить від активності хижака;
- кількість жертв залежить від чисельності як жертви, так і хижака й мало зв'язана з часом контакту;
- кількість жертв визначається наявністю необхідних сховищ, тобто ступенем доступності для хижака.

Вплив абіотичних факторів на смертність риб буває прямим і непрямим. Непряма дія проявляється в зміні кормової бази, умов нагулу, умов впливу хижаків і паразитів і т.д. Прямий летальний вплив абіотичних факторів особливо сильно позначається на ранніх стадіях розвитку: на ікри, вільних ембріонах і личинках, які малорухомі або нерухомі.

Летальна дія абіотичних факторів на чисельність стада риб звичайно більш сильно позначається в результаті антропогенного фактора: наприклад, обсихання й загибель ікри в нижніх б'єфах гребель, у водоймищах у разі скидання води або токсичних речовин.

Істотною причиною смертності риб під впливом абіотичних умов є замори, що виникають у результаті розвитку гнильних процесів і зникнення кисню з води.

Забезпеченість їжею як причина смертності риб. Форми впливу цього фактора різні. Звичайно він діє побічно. Більш швидкий ріст риб пов'язаний з раннім виходом з-під інтенсивного впливу хижаків; гарна підготовленість до зимівлі (високі вгодованість і жирність) послабляє вплив паразитів і знижує смертність.

Нарешті, у деяких випадках погіршення забезпеченості їжею призводить до розтягування сезону нагулу й іноді ставить популяцію в несприятливі умови (наприклад, живлення хамси в Азовському морі й зимувальні міграції її через Керченську протоку в Чорне море).

Відсутність їжі призводить до загибелі риб не тільки на ранніх етапах розвитку. Між достатком їжі й чисельністю популяції прямий зв'язок простежується не завжди. Наприклад, чисельність хамси прямо не залежить від кількості корму, а в салаки існує прямий зв'язок між кількістю корму й урожайністю поколінь.

Дуже велике значення мають стан личинок, у першу чергу запас жовтка, і вік батьків.

Спостерігається наступна закономірність: на краю ареалу виду й фауністичного комплексу загалом абіотичні фактори мають велике значення як причина смертності. Однак всі фактори діють у взаємному зв'язку й абіотичні фактори визначають величину смертності часто через зміни біотичних зв'язків.

Промислова смертність риб. Вилов риби й інших морепродуктів неухильно росте. Якщо на початку ХХ ст. він становив 10 млн т, то зараз перевищує 100 млн т. Однієї із причин росту світового видобутку риби можна вважати підвищення уловистості знарядь і ефективності способів лову. *Уловистістю* називається здатність знарядь лову вловлювати рибу або нерибні об'єкти. Уловистість залежить від знаряддя лову, об'єкта лову, умов промислу.

Під *абсолютною уловистістю* розуміють відношення кількості добутої риби до кількості, що знаходилась у зоні облову знаряддям, що відціджує, або відношення кількості риби, що потрапила в мережі або пастку, до кількості риби, що пройшла через площу, зайняту знаряддям лову.

Під *відотною уловистістю* розуміють відношення кількості риби, добутої даним знаряддям, до кількості риби, добутої за той же період в аналогічних умовах подібним за величиною знаряддям, але іншої конструкції або зробленим з тих же матеріалів.

Уловистість знарядь і ефективність способів лову залежать як від конструкції знаряддя й техніки лову, так і від пристосувальних властивостей самої популяції риб. Уловистість знаряддя лову – це результат його взаємодії з популяцією риби й умовами лову.

Уловистість знаряддя лову залежить від таких факторів:

- 1) конструкція, матеріал знаряддя й спосіб лову;
- 2) непомітність знаряддя лову для риби;
- 3) гідрометеорологічна обстановка в районі лову.

Істотний вплив чинить правильне використання знаряддя лову. Наприклад, під час лову ставними мережами можна значно підвищити улови за правильного їх розміщення. Уловистість гачкових наживних знарядь залежить не тільки від конструкції повідків, але й від якості наживки або її імітації, добового ритму живлення риби.

Для порівняння уловистості різних знарядь лову вводять коефіцієнти уловистості. Для закидних неводів вони коливаються від 0,36 до 0,67.

Уловистість може залежати від вікового складу стада риб. У високоврожайні роки уловистість збільшується, і навпаки. Уловистість гачкових знарядь лову сильно залежить від нагодованості риби.

Реакція риби на наближення знаряддя лову має загальні риси з її реакцією на хижака, тому важливі швидкість і непомітність знаряддя лову. Для характеристики уловистості іноді користуються іншими поняттями: "селективність", "утримувальна здатність знаряддя".

Вплив селективності знарядь і способів лову на смертність риб. Під селективністю розуміється здатність знаряддя лову вловлювати рибу з певною характеристикою, тому її іноді називають вибірковістю.

У деяких випадках селективність рибальства може бути виражена дуже слабо і її можна не враховувати, в інших (таких випадків більшість) вона сильно відбивається на структурі стада. Селективність рибальства

визначається двома моментами: вибірковістю знарядь лову й поведінкою риб (різної статі, віку, фізіологічного стану).

У разі зміни вічка **сітного** полотна змінюється мінімальний розмір зловлених знаряддям лову риб. У разі лову ставними сітками існує прямий зв'язок між мінімальним, середнім і максимальним розмірами риб, що добуваються, і розмірами вічка **сітного** полотна.

Під коефіцієнтом селективності (k_s) звичайно розуміється відношення довжини риб (l), 50% яких проходить через вічко, а 50 % залишається в знарядді лову, до розмірів вічка (B), тобто:

$$K_s = \frac{l \cdot 50\%}{B}.$$

Знаряддя лову, що мають вічка, можуть відбирати з популяції риб певного екстер'єру, тобто певної стадії зрілості (з відвислим черевцем).

На прикладі оселедцевих, коропових, а потім окуневих було показано, що ставні сітки відбирають із популяції не тільки найбільш вгодованих, але й дрібних риб. Однак такої залежності не спостерігається в риб старшого віку – частіше вони бувають менш вгодованими.

Вплив вилову на смертність риб в стаді. Вилов чинить найрізноманітніший вплив на стадо риби. Вилучаючи його частину, вилов через розріджування популяції підвищує забезпеченість їжею частини стада, що залишилася. Пов'язане це зі зміною темпу росту особин, віку статевої зрілості й граничного віку. Таким чином, селективний вилов впливає на структуру популяції й навіть інших популяцій, оскільки, вилучаючи частину стада, змінює кормову базу, створюючи сприятливі умови для живлення інших видів риб.

В інтенсивно обловлюваній популяції промислових риб темп росту вищий і популяційна плідність більша. Однак у всіх популяцій риб у разі підвищення інтенсивності рибальства позитивні реакції спостерігаються тільки до певної межі. За подальшого впливу промислу регуляторні механізми популяції порушуються, і вона перестає реагувати на розріджування стада, що є серйозним сигналом перелову.

Відтворення популяції не порушується за певної (для кожного виду) інтенсивності вилову. Це відбувається тоді, коли вилов займає таку частину стада, до вилучення якої популяція пристосована (виїдання хижакими), коли вилов може бути компенсований регуляторними механізмами популяції, тобто коли вилов нібито є елементом середовища виду. Якщо вилов буде зберігати подібну інтенсивність і не будуть порушуватись нерест і умови розвитку молоді, популяція може існувати багато років.

У кожного виду в процесі його становлення й пристосування до інших видів цього фауністичного комплексу виробляється система пристосувань, що захищають його від хижаків, і система регуляторних механізмів, що компенсують певну смертність, тобто в процесі історичного розвитку вид при-

стосовується до певної інтенсивності смертності в кожній віковій групі. Вилов є новим елементом середовища, що входить у життя сформованого виду.

Вилучаючи промислових риб, промисел може призводити до заміни цінних видів малоцінними (у затоці Петра Великого жовтопера камбала була замінена камбалою-йоржоваткою; лящ в озерах – йоржем і т.д.). Далі, вилучаючи частину популяції, промисел змінює відношення виду-жертви з хижаками. Таким чином, вилов змінює взаємозв'язки організмів в екосистемі водойми, іноді призводячи до її корінної перебудови.

Зміна структури і смертності популяції під впливом вилову. Вилов впливає на вік, ріст особин, співвідношення статі і ряд інших властивостей популяції.

Інтенсивний промисел впливає на статевозрілу частину популяцій багатьох видів риб. Для різних популяцій допускається різна величина вилучення без порушення відтворення популяції. Риби з коротким життєвим циклом, ранньою статевою зрілістю здатні переносити більше проми-слове вилучення (ряпушка), чим риби з довгим життєвим циклом і пізнім дозріванням (осетрові). Так, горбуша може компенсувати вилучення до 60% статевозрілої частини популяції, кета з більш складною структурою популяції – не більше 50%, осетрові – всього кілька відсотків.

Теоретично селективним виловом можна значно змінювати структуру популяції, навіть довести її до такого стану, що популяція втратить здатність до самовідтворення. За умови, що у водоймі молоді завжди досить, прийнята концепція впливу промислу на стадо риб:

1. Крива населення, тобто крива чисельності риб різного віку в стаді, ідентична кривій смертності.

2. Крива улову відбиває криву розподілу риб у водоймі за розмірами і віком. Права частина кривої улову подібна кривій населення, а ліва є результатом вибірки застосовуваного вічка певної величини.

3. Кількість риб промислового розміру, що щорічно гинуть, дорівнює кількості риб мінімальної довжини, які щорічно підростають незалежно від виду кривої населення.

4. Для кожної популяції існує своя оптимальна припустима величина улову, тому основний метод регулювання рибальства – це встановлення певної норми вилову.

5. Інтенсивність лову впливає на форму кривої населення й коефіцієнт смертності. Вона відбивається на розподілі в улові риб різного віку (довжини й маси).

6. Крива, що відповідає різній інтенсивності смертності (річна смертність), неоднакова. Чим вища інтенсивність промислу, тим крутіша крива населення.

Методи визначення смертності риб. Застосування методів прямого визначення загальної смертності відбувається в досить рідких випадках, коли

є можливість повного облову водойми рік за рік і облік всіх змін, що відбуваються в популяції.

Частіше для оцінювання загальної смертності застосовують інші дві групи методів:

- 1) аналіз вікового складу популяції;
- 2) масове мічення й облік повернення міток.

Обидва методи є досить приблизними.

Найбільш точний спосіб полягає в зіставленні чисельності покоління певного року народження в уловах неселективними знаряддями лову за роки, рівні тривалості життя покоління. Беручи середній улов покоління на одиницю промислового зусилля за 100% і, віднімаючи з нього улов цього покоління за наступний рік, виражений у%, до улову попереднього року, ми одержуємо смертність за рік.

Для визначення загальної смертності користуються аналізом вікового складу, приймаючи, що права частина кривої вікового складу улову відціджуючих знарядь лову, відображає для старших вікових груп їх співвідношення у популяції. До того ж робиться допущення, що початкова величина поколінь щороку однакова (однак існують флуктуації).

Принцип визначення смертності методом мічення полягає у такому: величина смертності в популяції за певний відрізок часу відповідає зниженню в уловах кількості помічених риб за цей проміжок.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Назвіть причини загальної смертності риб.
2. Охарактеризуйте промислову смертність риб.
3. Що таке коефіцієнт селективності?
4. Які ви знаєте методи визначення смертності риб?
5. Що таке уловистість знаряддя лову?

2.9. Рибопродуктивність та прогнозування вилову риби

2.9.1. Рибопродуктивність та вилов риби

Продуктивність водойм. Рослинні організми, використовуючи енергію Сонця й мінеральні речовини, трансформують їх у тканини продуцентів за наявності необхідних абіотичних і біотичних факторів. Цей процес називається *первинним продукуванням органічних речовин*, а вся їх сукупність – *первинною продукцією*. Підрахунки показали, що за сучасних умов із морепродуктами людство використовує всього 0,018% енергії, що утворюється у вигляді первинної (і бактеріальної) продукції водойм.

Функціонування водних екосистем має наступні особливості (порівняно з наземними):

1. Продуктивність великих відкритих океанічних районів мала й порівнянна з пустельними й напівпустельними наземними зонами. Найбільш продуктивні води шельфу значно поступаються багатьом наземним екосистемам

2. Максимальні значення біопродуктивності, а саме рибопродуктивності, складають понад 7000 кг/км² (тихоокеанське узбережжя Південної Америки та Азовське море), а мінімальні – 3000 кг/км² (шельф північно-східної Атлантики, острови Ньюфаундленд, узбережжя Марокко, Алжиру, Гвінейської затоки, Південної Африки, Північно-Західної Пацифіки та ін.), тоді як на суші ці показники значно вищі.

3. Впродовж року в деяких районах океану фітопланктон може давати до 400 генерацій і більше, тоді як на суші продукційні процеси протікають значно повільніше.

4. У той же час у водних екосистемах відбуваються великі втрати на дихання. Так, в озерах Флориди втрати на дихання становлять 57%, у Саргасовому морі – 53%, тоді як в наземних екосистемах (на полях люцерни) – лише 12,5 відсотка.

5. Стабільність спільноти росте зі збільшенням кількості ланок харчового ланцюга. Висока стабільність спільноти дає можливість існувати за меншої питомої кількості енергії, що надходить у систему, тобто за більшої обмеженості харчових ресурсів.

6. Загальна кількість трофічних рівнів у Світовому океані може досягати семи, причому чотири верхніх цілком формуються нектонними тваринами. Під час переходу з кожного трофічного рівня на наступний губиться в середньому 90% енергії. В оліготрофних трофічних або глибоководних спільнотах кількість трофічних рівнів велика, у районах же з високим рівнем первинної продукції харчові ланцюги спільнот дуже короткі.

7. Продуктивність Світового океану дозволяє виловлювати не менш 100-120 млн т гідробіонтів, включаючи і рибу.

Частина цієї біомаси риб, що утворюється у водоймах (рибопродуктивність), виловлюється в результаті рибальства (промислу) у вигляді рибної продукції.

Рибопродуктивність – це сумарна кількість біомаси риб, що утворюється за певний період (зазвичай рік) на певній площі водойм (кг/га). Рибопродуктивність за визначенням може бути природною (біологічною), потенційною (розрахунковою), промисловою (фактичною) та загальною.

Природна рибопродуктивність – це величина щорічного приросту риби на одиницю водної площі за рахунок природної кормової бази (кг/га). В межах України вона складає 140-240 кг/га. Зокрема, в зоні Полісся рибопродуктивність приблизно дорівнює 140 кг/га, в зоні Лісостепу – 200 кг/га і в зоні Степу – 240 кг/га.

Потенційна рибопродуктивність (можлива) – це та частина продукції, яка може бути використана рибами на приріст їхньої біомаси з одиниці площі за певний проміжок часу (кг/га). Вона буває різною і залежить від рівня розвитку основних груп кормових організмів в тих чи інших водоймах.

Для України встановлено три класи розрахункової потенційної рибопродуктивності: I клас – висока, II клас – середня і III клас – низька. Зокрема, в зоні Полісся потенційна рибопродуктивність приблизно може дорівнювати відповідно до класів 500, 240 та 100 кг/га, в зоні Лісостепу – 475, 200 та 80 кг/га і в зоні Степу – 550, 190 та 50 кг/га (за Гринжевським М. В., 1998 р.).

Промислова рибопродуктивність – це величина щорічного улову риби на одиницю відповідної площі водойми (кг/га). Вона може бути досить різною, враховуючи значні коливання промислових уловів риби за роками, а також залежить від типу природних водойм, чисельності і біомаси риб тощо.

Промислова рибопродуктивність *внутрішніх водойм (водосховищ)* має 5 класів (за Ісаєвим О.І. та ін., 1989 р.):

- 1) I клас – *дуже високопродуктивні*, з промисловою рибопродуктивністю більше 60 кг/га;
- 2) II клас – *високопродуктивні*, з промисловою рибопродуктивністю 30-60 кг/га;
- 3) III клас – *середньопродуктивні*, з промисловою рибопродуктивністю 15-30 кг/га;
- 4) IV клас – *малопродуктивні*, з промисловою рибопродуктивністю 7-15 кг/га;
- 5) V клас – *дуже малопродуктивні*, з промисловою рибопродуктивністю 2-7 кг/га.

Промислова рибопродуктивність водосховищ залежить також від їх географічного розташування і характеру ландшафту. Зокрема, у підзоні тайги розташовуються водойми IV і V класів, у підзоні змішаних лісів – II і III класів, в зоні лісостепу та степу – I, II і III класів, а в зоні гірських

ландшафтів – III, IV і V класів (I клас – найбільша промислова рибопродуктивність, а V клас – найменша).

Промислова рибопродуктивність водосховищ у 1980-1987 рр. коливалась в таких величинах (за Ісаєвим О.І. та ін., 1989 р.): 0,1-5,0 кг/га (Братське, Воткінське, Горьківське, Красноярське), 5,1-10,0 кг/га (Куйбишевське, Мінгечаурське, Новосибірське, Саратовське), 10,1-20,0 кг/га (Богучанське, Волгоградське, Іваньковське, Краснодарське), 20,1-30,0 кг/га (Дніпродзержинське), 35,0-45,0 кг/га (Каховське, Кременчуцьке, Кучурганське), більше 45,0 кг/га (Цимлянське – в 1987 р. становила 56,0 кг/га).

У великих дніпровських водосховищах промислова рибопродуктивність коливалась від 15,4 до 40,5 кг/га, в середньому 33,7 кг/га (за Китаєвим С. П., 1984 р.):

Промислова рибопродуктивність дніпровських водосховищ:

- Київське водосховище (площа 922 км²) – 15,4 кг/га;
- Кременчуцьке водосховище (площа 2250 км²) – 38,3 кг/га;
- Дніпродзержинське водосховище (площа 467 км²) – 33,2 кг/га;
- Запорізьке водосховище (площа 410 км²) – 16,3 кг/га;
- Каховське водосховище (площа 2155 км²) – 40,5 кг/га;
- у середньому – 33,7 кг/га.

Для озер встановлено 7 класів промислової рибопродуктивності: дуже низька (2,5-10,0 кг/га), низька (10,0-20,0 кг/га), помірна (20,0-30,0 кг/га), середня (30,0-50,0 кг/га), підвищена (50,0-80,0 кг/га), висока (80,0-100,0 кг/га) та дуже висока – більше 100,0 кг/га (за Китаєвим С. П., 1984 р.).

Загальна рибопродуктивність (використовується в рибництві) – визначається як різниця між виловленою восени рибопродукцією і масою посаженого навесні рибопосадкового матеріалу із розрахунку на одиницю площі водойми (кг/га):

$$P_{\text{заг.}} = (M_2 - M_1) / S ,$$

де $P_{\text{заг.}}$ – загальна рибопродуктивність, кг/га; M_2 – рибопродукція виловлена восени, кг; M_1 – маса рибопосадкового матеріалу посаженого весною, кг/га; S – площа водойми, га.

В основі закономірностей і методів формування рибопродуктивності водойм різного типу лежать проблеми, які можна віднести до чотирьох основних рівнів.

Молекулярний рівень. Згубний вплив забруднювальних речовин на всі основні структурно-функціональні клітинні системи риб. Багато речовин антропогенного походження, які попадають в організм риб, практично не

піддаються впливу клітинних ферментів, а інші – під дією ферментів перетворюються в ще більш токсичні, мутагенні та канцерогенні сполуки.

Організменний (онтогенетичний) рівень. *Багато забруднювальних речовин викликають порушення онтогенезу риб, каліцтво, отруєння ембріонів і зародків, загибель ікри тощо. На індивідуальний розвиток риб діють і природні фактори, які можуть різко змінюватись під впливом забруднення (окиснення, теплове забруднення водою).*

Популяційно-видовий рівень. *Зникнення багатьох популяцій і видів риб, зниження загальної чисельності та домінантів, зменшення генетичного різноманіття, витіснення аборигенних видів, розтин суцільних ареалів і місць існування рибного населення водою.*

Біоценотичний (біосферний) рівень. *На екосистемному рівні відбувається зміна видового складу екосистем, падіння сумарної біомаси і продуктивності, порушення їх стійкості, поява незворотних антропогенних змін, зникнення окремих типів екосистем. На біосферному рівні виникають порушення біосферних циклів і процесів життєдіяльності іхтіофауни, вплив на тепловий і радіаційний режими тощо.*

Важливе значення у формуванні рибопродуктивності належить факторам середовища та функціональній активності риб, які постійно впливають на стратегію видових адаптацій. Визначальним у процесах підвищення рибопродуктивності є взаємодія температурного чинника, якості води, кормової бази, які потужно впливають на метаболічні процеси, визначаючи екологічні і біологічні особливості поведінки популяції риб.

Особливо впливає на рибопродуктивність природна рухливість риб. У рухливих риб високий рівень рибопродуктивності досягається за рахунок інтенсифікації споживання корму та активного метаболізму. У малорухливих риб – за рахунок підвищення ефективності споживання корму на конструктивні процеси (ріст). Іншими словами, рухливі види риб утворюють продукцію екстенсивно, освоюючи все більші ареали, а малорухливі – інтенсивно, максимально використовуючи спожиті корми на конструктивні процеси. Отже, рухливі види риб характеризуються високим споживанням речовини і енергії, високим рівнем активного обміну і високою рухливою активністю, освоєнням широких ареалів, високою ефективністю використання їжі на метаболізм та високою екстенсивністю продукування.

Малорухливі види риб характеризуються низьким споживанням речовини і енергії, низьким рівнем активного обміну і низькою рухливою активністю, освоєнням вузьких екологічних ніш, високою ефективністю використання їжі на продукцію та високою інтенсивністю продукування.

Із цих двох життєвих стратегій риб, як не дивно, перша найбільш сприяє біологічному прогресу. За рахунок освоєння широких ареалів утворюється більш висока продукція і рибопродуктивність, зростає чисельність, а високі енергетичні затрати слугують лише засобом досягнення біологічного прогресу в збиток економним витратам енергії.

Формування рибопродуктивності природних і квазіприродних водойм відбувається внаслідок процесу природного та штучного відтворення риб і тісно пов'язане з ефективністю цього відтворення.

Продуктивність популяцій прісноводних риб, що визначається, насамперед, ефективністю їх природного відтворення, у великих водосховищах річок Дніпра, Волги, Дону та інших переважно залежить від потужної комплексної дії природних та антропогенних чинників, серед яких помітно домінують природні. Встановлено, що ефективність природного відтворення, в значній мірі, визначається дією таких глобальних факторів, як водність року, рівневий та температурний режими, наявність необхідного фонду нерестових площ і розвиток достатньої кількості кормових організмів риб. Серед усіх глобальних факторів максимальний вплив на ефективність процесів відтворення фітофільних риб (коропових і щукових) спричиняє переважно водність року та режим рівнів води, а також температура, кормова база риб.

Важлива роль у формуванні рибопродуктивності належить наявності та чисельності хижих видів риб. Спостерігається зниження загальної рибопродукції за різної питомої ваги хижаків (за Китаєвим С. П., 1984 р.):

Показники	Збільшення хижаків-іхтіофагів, %									
	0	5	10	20	30	40	50	70	90	100
Зниження рибопродукції, %	0	17	29	44	55	61	67	74	78	80
Коефіцієнт зниження	1,0	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,3	0,2	0,2

У середньоводні роки, порівняно із багатоводними, площа нерестовищ скорочується на 11,8%, а у маловодні – на 59,1%, що помітно впливає на ефективність нересту і урожайність поколінь риб. Ефективність відтворення інших видів риб пов'язана більше із впливом температури води, довжиною вегетаційного сезону, забезпеченістю кормом.

Продуктивність популяцій прісноводних риб великих водосховищ переважно залежить від ефективності відтворення фітофільних видів іхтіофауни, яка залежить від чисельності їх цьоголіток. За зниження або підвищення чисельності цьоголіток риб через 4-5 років відбувається збільшення (або зменшення) вилову дорослих риб, що визначає величину промислових уловів та рибопродуктивність водойм.

Підвищення ефективності нересту аборигенних видів риб. Як відомо, найбільш масовими аборигенними рибами внутрішніх водойм є фітофільні риби, тобто такі, нерестовим субстратом для яких є рослинність. Найкращими нерестовищами вважаються затоплені під час весняного водопілля прилеглі до водойм і водотоків понижені прибережні ділянки, зайняті луговою рослинністю. Такі угіддя добре прогріваються весняним сонцем, на них інтенсивно розвиваються мікроскопічні водянні організми, що є поживним

субстратом для ранньої молоді риб. Проте сьогодні, внаслідок масового зарегулювання водотоків, в роки з малою і середньою водозабезпеченістю більш чи менш суттєве затоплення прибережних (заплавних) лук може і не відбутися. В якості альтернативних нерестовищ у водоймах можуть виступати такі субстрати:

- підмиті і затоплені корені дерев (верб);
- минулорічні рештки жорсткої водяної рослинності (очерета, рогоза);
- ранньовеgetуюча водяна рослинність (рдест кучерявий).

Для того, щоб нерест фітофільних риб відбувся ефективно, слід запровадити такі заходи:

- уникати коливань або суттєвого зниження рівня води у водоймі протягом нерестового періоду (квітень-травень), аби не допустити обсихання ікри. Якщо уникнення зниження рівня води в цей період неможливе внаслідок експлуатаційних характеристик водойми, слід принаймні додержуватися м'якого режиму спрацювання – до 10 см протягом доби (це дає можливість ранній молоді "скотитися" у водойму);

- у разі руйнації прибережних ландшафтних комплексів провадити відновлення лучної рослинності;

- за потреби провадити розчистку підходів до нерестовищ у переднерестовий період;

- створювати штучні нерестовища (особливо встановлення штучних "гнізд" може бути результативним для підвищення ефективності нересту судака);

- забезпечувати належну рибоохорону.

Рівень промислової рибопродуктивності кожної конкретної водойми визначається під час іхтіологічних досліджень. Для більшості природних і квазіприродних водойм, де рибне господарство ведеться лише у вигляді промислу наявних рибних ресурсів або не ведеться взагалі, максимальна промислова рибопродуктивність не перевищує 30 кг/га.

Світові водні біологічні ресурси та їх вилов. Рибальство – це галузь виробничої діяльності людей, яка займається виловом риби із природних водойм (річок, озер, водосховищ, морів та океанів). Промисел (вилов) – вилучення якоїсь частини біомаси риб та інших водних організмів у вигляді корисної для людей рибопродукції або рибопродуктивності. Вся акваторія Світового океану та внутрішні водойми розподілені на 22 промислові райони (рис. 128).

До середини ХХ ст. країни Азії і Європи забезпечували 80-83% світового улову (з урахуванням улову китів 90%). На другому місці перебували країни Америки (18%), причому промисел вівся в основному в північній частині континенту (США й Канада). Країни Південної Америки не вели істотного промислового вилову водних об'єктів; частка країн Африки в ньому становила всього 3 відсотки.

У другій половині ХХ ст. в результаті розвитку промислу в Японії й Китаї домінувальне положення у світовому промислі зайняли країни Азії (до 45%). Водночас зменшилося відносне значення рибальства країн Північної Америки (з 17,3 до 7,3%) і Європи (з 29,3 до 19,0%). Збільшилася частка промислу країн Африки (з 5,7 до 6,3 %) і особливо країн Південної Америки (з 2,5 до 21,1%). Для рибальства країн Латинської Америки характерний монопромисел, що використовує запаси двох-трьох численних видів риб (перуанський анчоус, сардини і т.д.), з великою амплітудою флуктуацій.

Надалі відбувається відносно повільний, поступальний процес розвитку рибальства біля берегів Південної Америки й Африки. Цьому сприяло введення в сімдесятих роках 200-мильної зони, що обмежувала розвиток промислу іноземних держав у територіальних водах інших країн. В сучасних умовах більше 40% акваторії Світового океану припадає на 200-мильну зону.

На початку ХХ ст. серед усіх країн світу тільки 4 країни: Росія, Японія, Норвегія й Англія – щорічно виловлювали більше 1 млн т риби кожна. Надалі провідне положення Росії і Японії збереглося, але одночасно швидко збільшувався вилов у багатьох інших країн. На початку 90-років налічувалося більше 20 країн, вилов яких перевищував 1 млн т. Серед цих країн була і Україна (перебувала у складі СРСР), вилов якої налічував 1,2 млн тонн.

За даними ФАО в 1993-1996 рр. світовий промисел вийшов на максимальні допустимі величини вилову, який складав 102,2-115, 6 млн т. На перше місце за уловами вийшов Китай: 17,6-27,3 млн т. У першій десятці країн з уловами від 4 до 12 млн т перебувають Перу і Чилі (за рахунок перуанського анчоуса й чилійського сардинопса), Японія (сардина-івасі, смугастий тунець), США, Індія, Росія, Індонезія та інші (табл. 30).

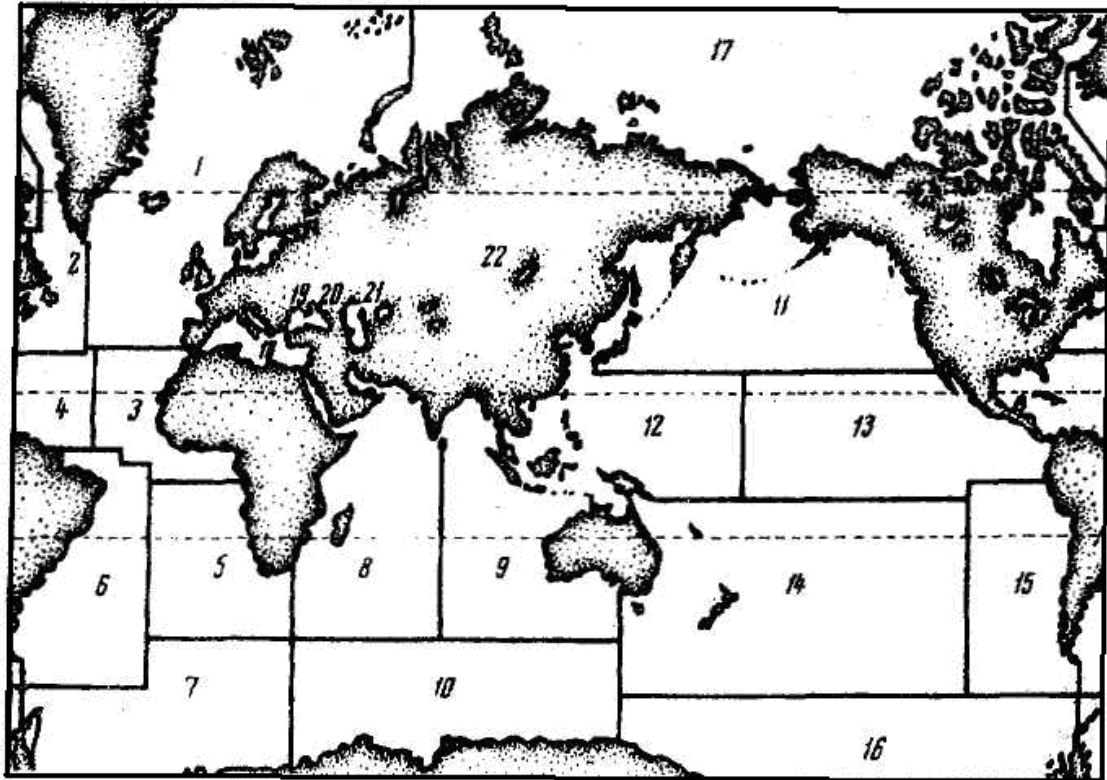


Рис. 128. Розподіл Світового океану та внутрішніх водойм на промислові райони:

1 – Північно-Східна Атлантика (ПСА); 2 – Північно-Західна Атлантика (ПЗА); 3 – Центрально-Східна Атлантика (ЦСА); 4 – Центрально-Західна Атлантика (ЦЗА); 5 – Південно-Східна Атлантика (Півд.СА); 6 – Південно-Західна Атлантика (Півд.ЗА); 7 – Антарктична частина Атлантичного океану (АЧА); 8 – Західна частина Індійського океану (ЗЧІ); 9 – Східна частина Індійського океану (СЧІ); 10 – Антарктична частина Індійського океану (АЧІ); 11 – Північна частина Тихого океану (ПЧТ); 12 – Західно-Центральна частина Тихого океану (ЗЦТ); 13 – Східно-Центральна частина Тихого океану (СЦТ); 14 – Південно-Західна частина Тихого океану (Півд.ЗТ); 15 – Південно-Східна частина Тихого океану (Півд.СТ); 16 – Антарктична частина Тихого океану (АЧТ); 17 – Арктика (А); 18 – Середземне море (СМ); 19 – Чорне море (ЧМ); 20 – Азовське море (АМ); 21 – Каспійське море (КМ); 22 – Прісноводні водойми СНГ (в цей район включено також Аральське море) (за Алексієнком В. Р., 2007 р.)

У США промисел гідробіонтів досяг свого оптимального рівня. У цій країні в основному споживають морську рибу. Прісноводне рибальство розвинене слабо.

Росія в силу економічних причин втратила своє провідне положення у світовому рибальстві й посідає сьоме місце в промислі гідробіонтів.

Загальний вилов водних живих ресурсів (ВЖР) у світі перевищив 100 млн т. Видовий склад уловів риб і інших гідробіонтів значно залежать від

сформованих вимог населення до водних об'єктів, розвитку риболовецького флоту, економічного розвитку країни тощо. Людство виловлює переважно об'єкти високого трофічного рівня й у невеликому асортименті. Так, з 28 тис. видів риб промислом використовується не трохи більше 1 тис., з них кілька десятків – з винятково високим ступенем вилову, що давно загрожує стану їх запасів. Ресурси традиційних об'єктів у деяких регіонах Світового океану експлуатуються з високою й навіть надмірною інтенсивністю.

Таблиця 30

Динаміка уловів водних живих ресурсів
 провідними країнами світу в 1993-1996 рр. (за даними ФАО), млн т
 (за Комаровою Г. В., 2006 р.)

№ з/п	Країна	Роки			
		1993	1994	1995	1996
1	Китай	17,6	20,7	22,7	27,3
2	Перу	8,5	11,6	9,0	9,6
3	Чилі	6,0	7,8	7,2	6,9
4	Японія	8,1	7,4	6,8	6,6
5	США	5,9	5,9	6,0	5,9
6	Індію	4,3	4,5	4,7	5,1
7	Росія	4,5	3,8	4,2	4,6
8	Індонезія	3,7	3,9	4,0	4,2
9	Інші	43,6	44,0	48,4	45,4
	Усього	102,2	109,6	113,0	115,6

Сім найбільш розповсюджених видів риб (атлантичний оселедець, японські анчоуси, китайська макрель та ін.) дуже інтенсивно чи навіть надмірно виловлюються. За даними ФАО майже 52% промислових риб піддані інтенсивному лову, переловлюється – 16%, є загроза знищення із-за різкого скорочення їх популяцій – 7 відсотків.

З іншого боку, запаси пелагічних риб, антарктичного кріля, а також деяких дрібних оселедцевих, анчоусових, макрелешукових, летучих риб використовують недостатньо. За розрахунках, тільки світних анчоусов можна добувати щорічно більше 10 млн тонн.

Важливим напрямом збільшення корисної рибопродуктивності Світового океану є аквакультура і її складова марікультура – тобто штучне відтворення водних біологічних ресурсів. Обсяги штучного відтворення гідробіонтів у світі ростуть із року в рік: в 1994 р. продукція аквакультури досягла разом із водоростями майже 25 млн т (табл. 31).

Таблиця 31

*Співвідношення уловів і продукції аквакультури в 1960-1994 рр.
(за даними ФАО), млн т (за Комаровою Г. В., 2006 р.)*

Показник	Роки							
	1960	1970	1980	1990	1991	1992	1993	1994
Загальний вилов:	36,9	65,2	72,0	97,4	97,4	98,8	101,5	109,6
у тому числі морський	34,1	59,2	64,5	82,7	82,5	83,1	84,5	90,4
Аквакультура:	-	-	-	12,4	13,1	14,4	16,3	18,4
у тому числі морська	-	-	-	4,2	4,4	4,9	5,6	6,0
Водорості								
Загальний вилов:	0,5	1,8	3,5	4,4	5,0	6,2	7,2	7,8
у тому числі морський	-	1,8	3,5	4,4	5,0	6,2	7,2	7,8
Аквакультура морська	-	-	-	3,1	4,1	4,9	5,3	6,5
Аквакультура внутрішніх водойм (тис. т)	-	-	-	0,6	0,6	0,7	0,8	0,8

З кожних 4 кг риби, 4 штук креветок і 4 штук лососів, що пропонує світовий ринок, по 1 кг і 1 штуці відповідно припадає на вирощену рибу, 27,1% – на водяних рослин (в основному це бурі й червоні водорості), 17,2% – на моллюсків, 4,2% – на ракоподібних. Економічно вигідно вирощувати рибу, потім – ракоподібних, водорості й моллюсків.

З риб вирощують в основному коропові й інші прісноводні види, спостерігається тенденція до збільшення продукції більш цінних об'єктів, що користуються попитом – лососів, канального сома, жовтохвоста, осетрових, гребінців, креветок.

У галузі аквакультури домінують країни азіатського регіону – Китай, Індія, Японія, Таїланд, Філіппіни, Республіка Корея, Тайвань та ін. (табл. 32).

Таблиця 32

Рівень вилову і аквакультури, а також співвідношення (%) між ними у провідних 20 країнах світу (за даними ФАО), т

№ з/п	Назва країни	Виллов		Аквакультура		Всього т
		т	%	т	%	
1	Китай	17 191 615	34,4	32 444 211	65,6	49 635 826
2	Перу	10 659 932	99,9	6 812	0,1	10 666 744
3	Японія	5 108 384	79,7	1 291 705	20,3	6 400 089
4	Індія	3 694 396	63,8	2 095 072	36,2	5 789 468
5	США	4 787 379	92,3	428 262	7,7	5 215 641
6	Індонезія	4 157 961	80,4	993 727	19,6	5 153 688
7	Чилі	4 547 936	90,0	425 058	10,0	4 972 594
8	Росія	4 027 188	97,6	77 132	2,4	4 104 320
9	Таїланд	2 923 579	72,2	706 999	27,8	3 630 578
10	Норвегія	2 895 841	85,3	487 920	14,7	3 383 761
11	Філіппіни	1 893 245	65,5	1 044 311	34,5	2 937 556
12	Південна Корея	1 824 478	72,0	697 866	28,0	2 522 344
13	Ісландія	2 000 023	99,9	3 623	0,1	2 003 646
14	В'єтнам	1 441 590	70,0	525 555	30,0	1 967 145
15	Бангладеш	1 004 264	62,5	657 121	37,5	1 661 385
16	Данія	1 534 089	93,8	43 609	6,2	1 577 698
17	Малайзія	1 289 245	86,7	167 898	13,3	1 457 143
18	Мексика	1 347 774	92,9	53 802	7,1	1 401 576
19	Тайвань	1 094 014	80,7	256 385	19,3	1 350 399
20	М'янма	1 069 726	91,4	98 912	8,6	1 168 638
	У підсумку	74 494 259	-	42 505 980	-	117 000 239

Їх частка становить 85% продукції аквакультури. Зокрема, за даними ФАО із сумарного обсягу світової продукції аквакультури 51,2% припадає на перших 20 країн, які мають сумарний вилов і виробництво продукції аквакультури більше 1 млн. т. Рівень штучного відтворення і вилову, а також співвідношення між цими компонентами у передових країн просто вражають. Слід звернути увагу і на різке зниження обсягів вилову – до 74,5 млн тонн.

Тільки в Китаї рівень розвитку аквакультури переважає більше половини (65,6%) порівняно з виловом (34,4%). В усіх інших країнах світу, включаючи і такі, як Індія (аквакультура – 2,1 млн т), Японія (1,3 млн т), Філіппіни (1,0 млн т), Індонезія (0,9 млн т) тощо, вилов переважає і нараховує від 60-70% до 90,0-99,9 (Перу, Ісландія, Росія, США та ін.)

Стає очевидним, що світовій спільноті необхідно переглянути стратегію використання водних біологічних ресурсів на користь розвитку продукції аквакультури, якщо ми хочемо зберегти видове різноманіття переважно морських і прісноводних видів риби.

Які ж перспективи розвитку промислу у Світовому океані? За розрахунками, загальний обсяг світового вилову може досягти 250-280 млн тонн (за Комаровою Г. В., 2006 р.):

Обсяг світового вилову (млн т):

	1990 р.	потенційний
Прісноводні гідробіонти:	13	25-30
у тому числі аквакультура	7	20-25
Морські гідробіонти:	89	220-250
у тому числі:		
традиційні;	81	120-150
низькотрофічні та ін.;	3	60-80
марикультура	5	40-50
Усього	120	250-280

І надалі рівень розвитку та вилову природних водних живих ресурсів буде знижуватись. У світовому рибальстві спостерігається наростання процесу переходу держав від рибальства необмежено вільного до національно-державного (в 200-мильних зонах) і міжнародного (у відкритому океані). Загострюється боротьба держав світу за сировинні (рибні) ресурси, ринки збуту морепродуктів. Одночасно в більшості країн посилюється суспільний рух на захист природи, обмеження використання природних ресурсів, створення заповідних акваторій, заборона на вилов багатьох видів риби тощо.

Значне збільшення вилову може бути за рахунок використання гідробіонтів більш нижчих трофічних рівнів (світних анчоусов, кріля тощо), інших перспективних об'єктів промислу у Світовому океані, але, в першу чергу, лише за рахунок аквакультури і особливо марикультури.

Видовий склад світових уловів риби. У Світовому океані живе більше 28 тис. видів риби, але промисловими є відносно деякі родини й види. Близько 100 видів складають основу будь-якого улову риби. Із цієї кількості 45-50% вилову доводиться на 21 вид риби, що належать до 8 родин, 35-40% риби припадає на інші 42 види тощо.

Серед загальної кількості риби, тих, які забезпечують улови понад одного млн т не більше двох десятків (табл. 33).

Таблиця 33
Улови видів риб із високою чисельністю і біомасою
у Світовому океані в 1992-1994 рр.(за даними ФАО), млн т
(за Комаровою Г. В., 2006 р.)

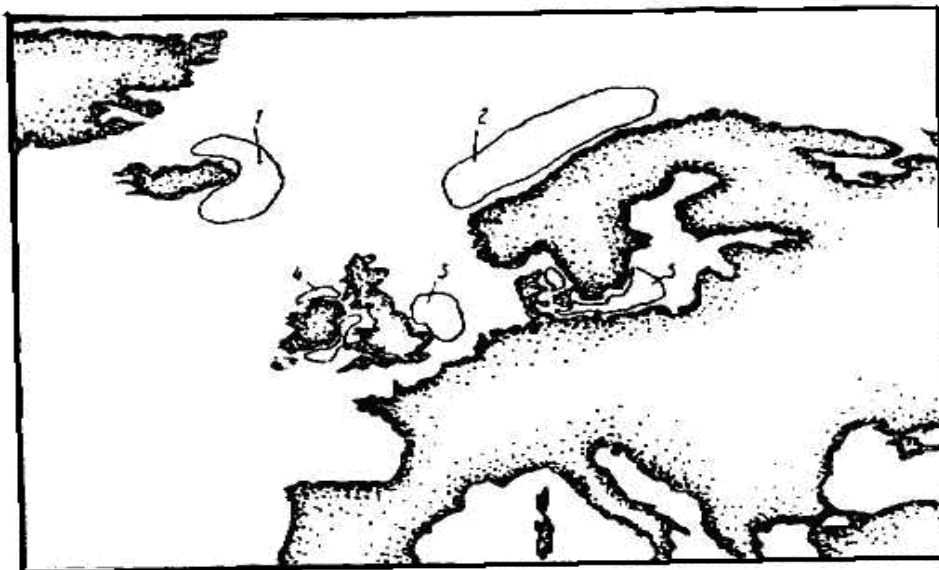
Промислові види риб	Роки вилову риби	
	1992	1994
Анчоус перуанський	5,5	11,9
Минтай	4,98	4,3
Ставрида перуанська	3,4	4,2
Білий товстолобик	1,6	2,2
Оселедець атлантичний	1,5	1,9
Амур білий	1,2	1,8
Сардинопс чилійський	2,1	1,8
Короп (сазан)	1,2	1,6
Скумбрія японська	0,9	1,5
Тунець смугастий	1,4	1,5
Тихоокеанська сардина-івасі	2,5	1,3
Тріска атлантична	1,2	1,24
Сардина європейська	1,19	1,2
Риба-шабля	-	1,08
Строкатий товстолобик	0,7	1,08
Тунець жовтоперий	1,1	1,075
Мойва	2,1	0,88
Скумбрія атлантична	0,78	0,86

Провідне місце в промислі займають оселедцеві риби, що забезпечують майже 25% світового улову. На другому місці – представники родин тріскових, потім ставридових, скумбрієвих.

Представники родини анчоусових піддані флуктуаціям (коливанням чисельності), тому їх частка в уловах варіює, наприклад у перуанського анчоуса 13-14 млн т у роки підйому чисельності й усього десятки тонн – у роки її зниження.

Представники 9 родин, насамперед мешканці прибережних і, менше, відкритих вод Світового океану: оселедцеві, тріскові, мерлузові, ставридові, скумбрієві, анчоусові, корюшкові, тунці й камбали – забезпечують майже 70% світового вилову морських риб.

Родина оселедцевих протягом всієї історії розвитку рибальства стійко посідає перше місце за обсягом вилову (за виключення періодів високої



чисельності перуанського анчоуса (1962-1974 рр.) і атлантичної тріски (1972 р.). З 1960 по 1970 рр. серед промислових видів оселедцевих домінували великі представники: океанічні оселедці - атлантичний й тихоокеанський (рис. 129).

Рис. 129. Промислові райони морських

та океанічних оселедцевих риб:

1 – ісландський оселедець; 2 – скандинавський оселедець; 3 – оселедець Північного моря; 4 – оселедець Ірландського моря; 5 – балтійський оселедець або салака (за Марті Ю. Ю., 1980 р.)

Виллов дрібних оселедцевих, що відносять до родів сардин, сардинел, сардинопсів, шпротів, став істотним лише з 1980 р.

Істотне значення в промислі належить *анчоусовим* риbam. Основний промисловий вид – перуанський анчоус. Його біомасу оцінюють в 20-24 млн т. Виллов коливається від 2-3 млн т до 14 млн тонн.

Тріскові й мерлузові займають друге місце з вилову – мешканці придонних мілководь і схилів Світового океану, а також неретичних зон (рис. 130). Їх частка в уловах складала – 16-18%. Половину уловів тріскових і мерлузових становив минтай (4-6 млн т), мерлуз виловлюють 1-1,5 млн т (12-18 %), пікши – 0,3-0,9 млн т (4-9%).

Інші види тріскових (мерлаг, путасу, сайда, трісочка Есмарка та ін.) становлять близько 10% загального вилову, однак їх значення в уловах в останні роки помітно зростає. Більша частина тріскових і мерлузових зараз добувається в басейні Тихого океану.

Важливе місце в промислі займають різні групи окунеподібних риб. Нижче для прикладу наведено промислові райони одного із масових їх представників – морського окуня (рис. 131).

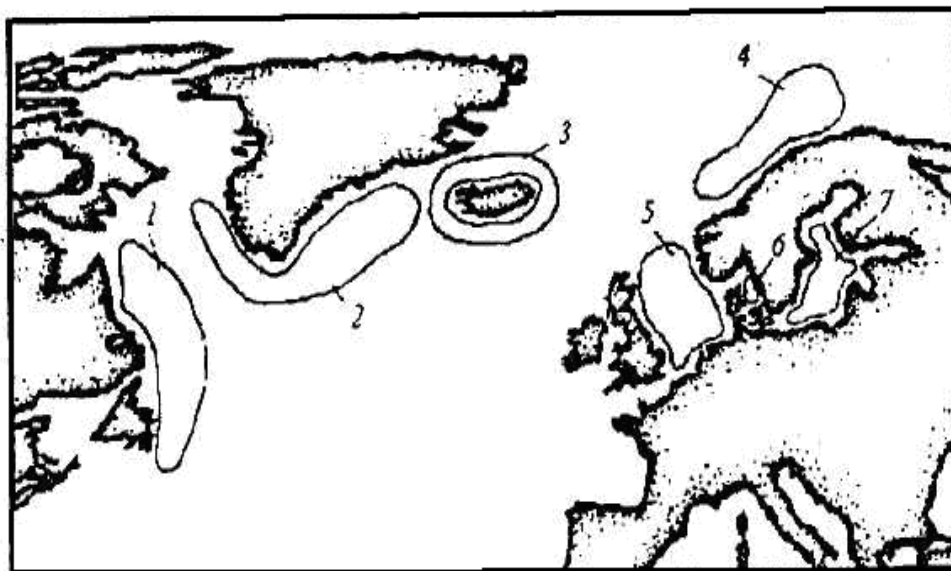


Рис. 130. Промислові райони морських та океанічних тріскових риб Атлантики:

1 – тріска північно-західного району Атлантики; 2 – гренландська тріска; 3 – тріска району Ісландії; 4 – арктично-норвезька тріска; 5 – тріска Північного моря; 6 – тріска західної частини Балтійського моря; 7 – тріска Центральної Балтики (за Марті Ю. Ю., 1980 р.)

Рис. 131. Промислові райони морських та океанічних окуневих риб (морського окуня):

1 – ньюфаундлендський, 2-3 – ісландсько-гренландський, 4 – норвезько-баренцовоморський (за Марті Ю. Ю., 1980 р.)

Інші окуневі – *ставридові* займають у промислі третє місце (близько 6 млн т). Більше половини їх добувають у Тихому океані, до того ж в уловах домінує чилійська ставрида (до 3 млн тонн).

Ловлять також японську ставриду, серіолу, зокрема жовтохвоста. В Атлантиці промисловими об'єктами є смугаста ставрида, звичайна, середземноморська та ін. Можливий вилов ставридових може бути збільшений до 8 млн тонн.

Виллов *скумбрієвих* перевищив 4 млн тонн. У промислі домінує японська скумбрія. До перспективних об'єктів скумбрієвих можна віднести тропічних представників (канагурт), широко розповсюджених у водах Індійського й західної частини Тихих океанів.

Родина *корюшкових* теж з-поміж провідних промислових родин завдяки дрібній морській рибиці – мойві. Виллов її в Північній Атлантиці в окремі роки перевищував 4 млн т. Інші промислові види родини (корюшки, снітки) забезпечують вилов не більше 300 тис. тонн.

Виллов *тунців* перевищував 3 млн тонн. На долю великих океанічних видів доводиться майже 1,5 млн т, більше 2 млн т становлять дрібні тунці. Серед великих видів домінують жовтоперий тунець (альбакор) і довгоперий, серед дрібних – смугастий. Басейн Тихого океану дає 66% вилову, Атлантичного – 14%, Індійського – 20%. На першому місці з улову тунців перебуває Японія (22% від загальних уловів), потім – Тайвань і Іспанія.

Частка *камбалових* у світовому промислі невелика і складає близько 1 млн тонн (2,1%). Найбільш чисельне стадо камбалових перебуває в Беринговому і Охотському морях. Внаслідок малорухомості камбалові легко піддаються перелову. Запаси камбалових у Світовому океані невеликі, загальний вилов у перспективі може скласти 1,5-2,0 млн тонн.

До риб, що мають істотне значення у світовому рибальстві, відносяться піщанкові, риби-шаблі й скорпенові. Кожна родина забезпечує вилов близько 1 млн тонн (0,8-1% світового улову). Менше цієї кількості дають представники керчакових, терпугових, спарових, кефалевих та ін. Особливо швидко збільшився вилов піщанок, насамперед атлантичної.

Виллов *лососєвих*, насамперед тихоокеанських, складає 1 млн т і має деяку тенденцію до збільшення в результаті кліматичних циклів, а також прийняття низки дієвих заходів з регламентації промислу в морі, розширення й удосконалювання рибоводних зусиль з їх штучного відтворення.

Виллов риби Україною. Структура вилову риби Україною складається із океанічного промислу, промислу в Азово-Чорноморському басейні (риболовна зона України) та внутрішніх водоймах. Океанічний промисел відбувається у 200-мильних прибережних водах інших держав та у відкритих

частинах океану за межами 200-мильних прибережних вод інших держав (табл. 34-35).

Загальний вилов. Загальний вилов риби разом із добутими іншими морепродуктами у період 1995-2006 рр. коливався у межах 187,2-420,0 тис. тонн. У 1995-1998 рр. вилов був на рівні 386-420 тис. т, у 1999-2001 рр. – 334-350 тис. т, в 2002 р. – 287,2 тис. т, у 2003 р. – 250,3 тис.т, в 2004 р. 230,2 тис. т, в 2005 р. – 225,0 тис. т і у 2006 р.(за 10 місяців) – 187,2 тис. тонн. Таким чином, вилов риби Україною за роками помітно скорочувався.

В уловах України за роками домінував океанічний промисел (понад 60-80%), хоч він і скоротився втричі. Ризикованим є те, що він ведеться переважно у виключних морських 200-мильних зонах інших держав.

Промисел в Азово-Чорноморському басейні і внутрішніх водоймах відповідно на рівні 20% і 10% (тобто в морях вищий вдвічі, а в останні роки – в 5-6 разів) за загальної тенденції його скорочення.

Однак, швидко зростає питома вага морепродуктів (з 3 до 40 тис. т): 31 до 14 відсотків.

Кількість користувачів, які отримали квоти на спеціальне використання риби та інших водних живих ресурсів на 2006 р. склала 615 суб'єктів підприємницької діяльності, з них не здійснювали вилов риби близько 130 користувачів. Таким чином на промислі працювало 485 користувачів.

Станом на 2006 р. вилов риби у внутрішніх водних об'єктах користувачами різних форм власності склав 51,6 тис. т, або 26,3% від загального ліміту. У тому числі вилов у Чорному морі складав 24,5 тис. т, Азовському морі 20,6 тис. т, у водосховищах дніпровського каскаду, озерах, лиманах та інших водоймах – 6,5 тис. тонн.

Таблиця 34

Вилов риби та добування морепродуктів Україною в 1995-1999 рр., тис. т (за Черніком В. Г. та ін., 2003 р.)

Показник	Роки вилову риби				
	1995	1996	1997	1998	1999
Океанічний промисел:	302,2	316,2	348,0	309,5	254,4
у 200-мильних зонах	279,5	306,9	346,2	307,9	251,1
у відкритому океані	22,7	9,3	1,8	1,6	3,3
Промисел в Азово-Чорноморському басейні	30,1	19,6	30,2	35,8	45,1
Промисел у внутрішніх водоймах	67,8	55,1	41,7	40,7	42,5
Всього:	400,2	390,8	420,0	386,1	342,0
риби	363,5	376,4	411,8	379,3	332,2

морепродуктів	36,7	14,4	8,2	6,8	9,8
---------------	------	------	-----	-----	-----

Таблиця 35

Виллов риби та добування морепродуктів Україною в 2000-2006 рр., тис. т (за

Черніком В. Г. та ін., 2003 р.;

даними Держкомрибгоспу України, 2008 р.)

Показник	Роки вилову риби					За роками, у %
	2000	2001	2002	2005	2006	
Океанічний промисел:	253,8	216,0	164,8	152,5	123,0	64,6-82,8
у 200-мильних зонах	175,0	193,0	-	-	-	50,0-82,4
у відкритому океані	78,8	23,0	-	-	-	0,4-22,5
Промисел в Азово-Чорноморському басейні	57,0	79,8	49,8	62,2	51,6	5,0-23,9
Промисел у внутрішніх водоймах	38,2	38,1	31,1	10,3	12,6	9,9-16,9
Всього:	350,1	334,0	287,1	225,0	187,2	100,0
риби	346,7	311,1	245,6	-	-	90,8-99,0
морепродуктів	3,4	22,9	41,5	-	-	1,0-9,2

За статистичними даними вилов риби та добування морепродуктів в Україні за 2006 р. становив 187,2 тис. тонн.

Оснoву промислу в Чорному морі складає шпрот, якого виловлено 18,9 тис. т., хамси чорноморської виловлено 4,4 тис. тонн.

В Азовському морі основою промислу є тюлька, вилов якої становив 8,2 тис. т., пелінгаса – 4,7 тис. т, бичків – 7,1 тис. т.

Питома вага у вилові промислових видів риб становила: хамса азовська й чорноморська 8% (4 625,6 т), шпрот 36,7% (18 948 т), тюлька, верховодка 16,6% (8 616,0 т), оселедцеві 0,5% (244,2 т), пелінгас 9,3% (4 785,8 т), камбали 0,3% (176,9 т), атерина 0,6% (295, 6 т), бички 13,8% (7149,4 т), лящ 0,3% (1 737,1 т), плітка (тараня) 3% (1 865 т), карась сріблястий 1,6% (838,0 т), плоскирка 1% (563,0 т).

Необхідно звернути увагу на катастрофічне зменшення уловів найцінніших риб України осетрових (рис. 132).

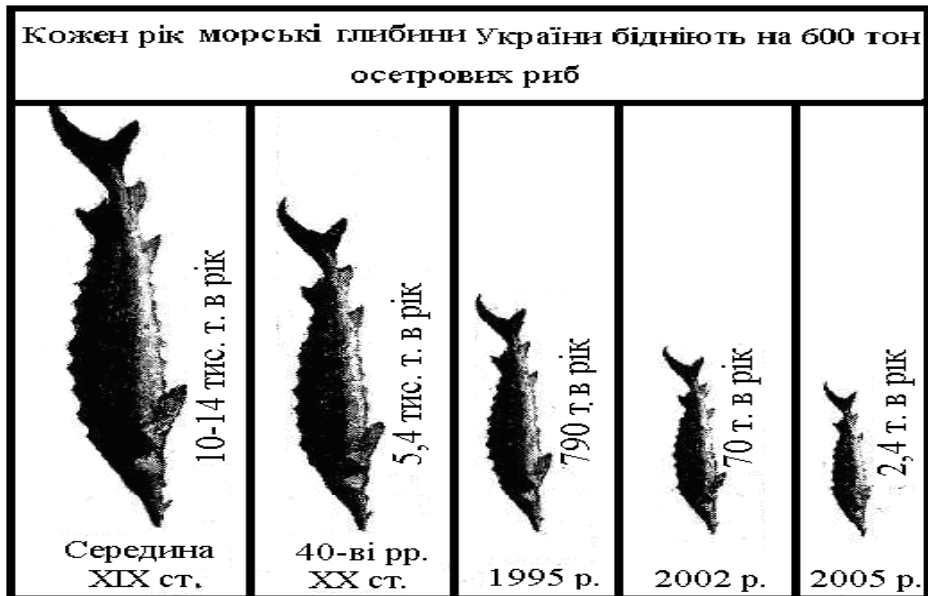


Рис. 132. Зниження уловів осетрових риб в Україні за останні три століття (XIX, XX та XXI ст.ст.)

Слід звернути увагу на структуру споживання риби і рибопродукції населенням України. Про це досить красномовно показує аналіз споживання риби і рибопродукції на душу населення України за 1980-2000 рр. порівняно з Росією, яка входить у провідну двадцятку країн з великим виловом риби (рис. 133).

У 1980-1990 рр. рівень споживання був високим (17-18 кг), в 1993 р. був найнижчим – всього 3,7 кг і поступово піднявся до 7,8 кг у 2000 р. Рівень споживання і надалі зростає: у 2003 р. він був 12,0 кг, у 2004 р. – 12,2 кг. А улови риби при цьому знизились у декілька раз.

Парадокс полягає в тому, що у 1990 р. за рівня споживання у 18,5 кг на душу населення улов України склав більше 1,2 млн т й імпорт риби до того ж був мізерним. Однак, у 2004 р., наприклад, за рівня споживання близько 12% вилов не перевищив 288 тис. т, але населенням України було спожито 600 тис. т риби. Було імпортовано понад 300 тис. т риби, аналогічна ситуація і в інші роки: у 2001 р. – 328,4 тис. т і у 2002 р. – 306,0 тис. тонн.

Очевидно, що у рибогосподарського комплексу України є серйозні проблеми, без вирішення яких неможливо відновити і реалізувати ті потенційні можливості, які були раніше і залишились в Україні.

Рибопродуктивність та вилов риби у водосховищах. Серед природних і квазіприродних водойм України, з яких можна отримати більш значну і якісну рибну продукцію, за площею переважають водосховища Дніпра (понад 700 тис. га).



Рис. 132. Споживання риби і рибопродукції на душу населення в Україні і Росії протягом 1980-2000 рр. (за Алимовим С. І. та ін., 2003 р.)

Після зарегулювання стоку ріки Дніпро греблями ГЕС, рибпромислова ситуація поступово погіршилась. Так, порушились природні нерестові і нагульні міграції риби, в утворених водосховищах значно змінились умови існування (розмноження, нагулу, зимівлі), розміри нерестових площ, чисельність і співвідношення окремих видів і екологічних груп. Греблі гідроелектростанцій перегородили міграційні шляхи багатьом цінним видам риби до традиційних нерестовищ верхів'я Дніпра, зокрема білузі, севрюзі, осетрам, вугру, шемаї та іншим, що стало основною причиною зникнення їх із іхтіофауни дніпровських водосховищ. А такі реофіли, як мінога, стерлядь, марена, меньок, носар, рибець стали надзвичайно рідкими видами, і чисельність інших суттєво зменшилась.

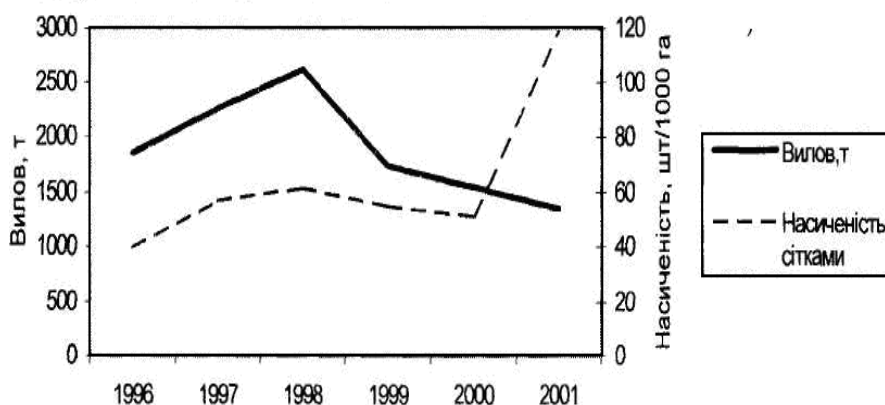
До зарегулювання стоку Дніпра середньорічний вилов риби в межах України становив 5,4 тис. тонн. У перші роки після створення водосховищ улови постійно збільшувалися. У цей період спостерігаються найбільш сприятливі умови для природного відтворення риби, ефективність нересту була досить високою, і в подальшому саме на цих численних поколіннях риби базувався промисел. Рибопродуктивність становила від 22 кг/га у Київському водосховищі до 41 кг/га у Каховському. Але за останнє десятиріччя загальний вилов риби з водосховищ дніпровського каскаду знизився з 22,15 тис. т до 8,4 тис. т, або в 2,5 рази погіршилась його якість та видовий склад. За цей період у Канівському водосховищі улови ляща знизились з 116 т до 23 т, судака – з 14 до 3 т, сома – з 8,6 до 3 т, щуки – з 113 до 2,5 тонн. Поряд із падінням уловів цінних видів риби скоротився вилов і другорядних. Так, порівняно з 1989 р., вилов плітки знизився з 312 т до 165 т, плоскирки – з 149 до 48 т, окуня – з 17 до 4 т. У Київському водосховищі серед цінних видів риби зменшились улови судака втричі (з 30 т до 10 т), щуки – майже в 10 разів (з 150 т до 16 т), ляща – в 1,5 рази (з 420 т до 220 тонн). Така сама тенденція спостерігалась і в інших

водосховищах. У Кременчуцькому водосховищі вилов ляща скоротився в 4 рази (з 3200 т до 700 т), судака - в 7 раз (з 500 т до 70 т). В Каховському водосховищі добування ляща зменшилось з 3600 т до 270 т, сома – з 300 т до 2 т, судака – з 1200 т до 45 т, сазана – з 470 т до 5 т, щуки – з 500 т до 17 тонн. Причиною падіння уловів є комплексна дія чинників абіотичного і техногенного походження.

Всі чинники за класифікацією Л. О. Кудерського (1986 р.) розділяють на постійні, тривалі дії й змінні. Постійні чинники – це величина акваторії водоймища й обсяг водної маси; чинники тривалої дії – переформування й руйнування берегової лінії й ґрунтів на мілководдях, зникнення затоплених чагарників і лісів тощо, скорочення мілководь внаслідок заростання, заболочуваності й погіршення санітарно-біологічного режиму. Постійні чинники спричиняють рибопродуктивність водоймищ, їх значення визначається проектами водоймищ і ними майже неможливо управляти під час їх експлуатації.

Найбільш потужний вплив на формування рибопродуктивності внутрішніх водойм чинять саме антропогенні фактори: порушення і знищення місць існування риб, надмірний промисел, незаконний браконьєрський вилов, вплив вселених видів, зменшення і погіршення кормової бази риб, пряме (осетрові) чи випадкове знищення окремих видів риб та інше. Наприклад, дія надмірного промислу очевидна на Каховському водосховищі, де насиченість сітками зростає, а улови риби стрімко падають (рис. 134).

Рис. 134. Динаміка уловів риби на насиченість сітками в Каховському водосховищі у 1996-2001 рр.



(за Бузевичем І. Ю., 2004 р.)

Заходи з підвищення рибопродуктивності природних і квазіприродних водойм. Однією з умов стабілізації та підвищення рибопродуктивності природних водойм (водосховищ, рік, озер, лиманів) є наявність в них певної кормової бази, яка б забезпечила відповідну рибопродуктивність. Слід зазначити, що наявність ще досить високої біомаси фітопланктону у водосховищах та інших водоймах,

пов'язана із недовикористанням природної кормової бази цих водойм рослиноїдними видами риб, зокрема білим товстолобиком. Тільки у Каховському водосховищі потенційний приріст іхтіомаси за рахунок залишкової біомаси зоопланктону може становити 126 кг/га, зообентосу – 74 кг/га, кормових моллюсків – 330 кг/га. Значним резервом в отриманні якісної рибної продукції в широкому асортименті є водосховища дніпровського каскаду, рибогосподарський фонд яких становить понад 700 тис. га. Біологічна продуктивність дніпровських водосховищ може забезпечити вирощування понад 20 тис тон промислово-цінних видів риб, для чого щорічно у водосховища дніпровського каскаду необхідно випускати понад 30 млн екземплярів дворічок рослиноїдних риб.

Істотним резервом поповнення рибних запасів водойм є ефективно використання в рибогосподарських цілях недовикористаного водного фонду малих водосховищ. Це водойми комплексного призначення і рибництво в цих специфічних водоймах має другорядне значення. Малі водосховища як об'єкти рибогосподарської експлуатації – це якісно нові типи водойм, освоєння яких є одним із перспективних напрямів сучасної пасовищної аквакультури, що передбачає створення ресурсозберігальної технології вирощування риби у цих водосховищах.

До цього часу не повною мірою і не зовсім ефективно використовують лиманні рибні господарства. Додаткове підзариблення 6 тис. га цих водойм промислово цінними видами риб в кількості 28 млн екземплярів забезпечить вилов із цих водойм до 74 тис. т товарної риби.

Звертає увагу значний резерв природної кормової бази у водоймах різного типу у вигляді значної біомаси моллюсків дрейсени (за підрахунками спеціалістів її запаси складають у каналі Дніпро-Донбас до 30 тис. т, в дніпровських водосховищах – майже 67 млн т, у водоймах-охолоджувачах Криворізької ДРЕС- понад 38 тис. т., у водоймі-охолоджувачі Миронівської ДРЕС – 605 тис. т. Слід зазначити, що дрейсена у водоймах утворює компактні групи (друзи), всередині яких окремі особини зв'язані між собою бісусом. Такі групи недоступні для представників місцевої іхтіофауни (ляща, плітки, сазана, в'язя, плоскирки). Через недоступність споживання багатьма видами риб крупної дрейсени і груп моллюсків встановлюється трофічний тупик. Однак, увесь цей існуючий резерв природної кормової бази може бути використаний чорним амуром – облігатним моллюскоїдом, здатним споживати великих моллюсків і їх групи. Він є одним з перспективних об'єктів вселення у водойми з великим запасом дрейсени.

Значні резерви із збільшення вирощування риби закладені в озерах України, площа яких досягає більше 100 тис. га. Навіть лише часткове їх рибогосподарське використання може забезпечити додаткове отримання понад 2,5 тис. т. товарної риби.

У багатьох водоймах виявлено високий рівень детриту, тобто завислих у воді та осілих на дно водойм дрібних, не розкладених сапрофітно, часток

рослинних і тваринних організмів, або їх метаболітів. Як відомо, детрит є поживою для водяних так званих детритоїдних тварин, у тому числі і риб, зокрема піленгаса, товстолобика та багатьох інших. Вселення у водойми детритоїдних риб може суттєво поліпшити структуру іхтіоценозів та підвищити рибопродуктивність.

Для рибогосподарських цілей в Україні можна використати не менше 13,5 тис. га водойм-охолоджувачів енергетичних об'єктів. Незважаючи на відносно невисокий рівень розвитку природної кормової бази у багатьох водоймах-охолоджувачах (у середньому 5,0-8,8 г/л біомаса фітопланктону і 1,2-1,3 г/м³ біомаса зоопланктону), у разі посадки на вирощування майже 1 млн екземплярів рибопосадкового матеріалу можна отримати біля 4,7 тис. тонн рибної продукції. Лише вселення у водойми-охолоджувачі 3,6 млн екземплярів рослиноїдних видів риб дасть можливість підвищити їх рибопродуктивність до 2,5 ц/га і додатково отримати 3,4 тис. т товарної рибної продукції.

Значним резервом поповнення рибних запасів у водоймах є упорядкування аматорського і спортивного рибальства. Відомо, що до цього часу співвідношення між промисловим і так званим любительським виловом риб водойм становить приблизно 1:1, що не сприяє раціональному використанню і збереженню їх рибних ресурсів.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке первинна продукція і як вона утворюється?
2. Наведіть основні терміни і поняття рибопродуктивності.
3. Назвіть основні складові рибопродуктивності природних водойм.
4. Які ви знаєте основні промислові райони?
5. Охарактеризуйте сучасний стан світового промислу риб і участь у ньому України.
6. Охарактеризуйте основні групи промислових риб у світовому і українському промислах.
7. Назвіть основні етапи становлення вилову іхтіофауни Світового океану.
8. Охарактеризуйте динаміку українського промислу.
9. Назвіть основні причини зниження уловів риби.
10. Охарактеризуйте поняття вилову риби, штучного вирощування і рівня споживання.

2.9.2. Прогнозування вилову риби

Запаси риб. Прогноз вилову риби із різноманітних водойм спирається, в першу чергу, на запаси риб, які необхідно встановити. У разі встановлення запасів риб підраховують *загальний запас*, що включає чисельність усіх розмірно-вікових груп й біологічних категорій, а також *промисловий запас* –

частину загального запасу, що використовується промислом. Крім того, є ще *нерестовий запас*, що враховує чисельність всіх плідників популяції.

Завдяки вивченню запасів можливе раціональне планування уловів, визначення величини капіталовкладень у рибну промисловість і розробка заходів, спрямованих на збереження й збільшення запасів промислових риб.

З великої кількості факторів, що впливають на стан запасів риб, слід виділили головні, які є в основою оцінювання стану запасів і прогнозування можливого вилову риб:

1) *урожайність молоді риб*. Необхідно встановити рівень урожайності молоді риб. Доцільно вести облік молоді риб, що скочується, для встановлення її підсумкової величини;

2) *швидкість росту риб*, вона залежить від багатьох причин – стану кормової бази, кількості споживачів їжі, факторів зовнішнього середовища і т.д. Спостереження за швидкістю росту дають можливість визначити час вступу популяції у промислове стадо;

3) *віковий склад нерестової популяції риб*. Багаторічні щорічні спостереження дають можливість вивчати появу в промислі й зникнення з нього поколінь чисельності, а отже, і прогнозувати збільшення або зменшення запасу і рівня вилову даного виду;

4) *величини поповнення й смертності риб*. Повторність приходу риб на нерест можна встановити за нерестовими марками. Знаючи величину залишку популяції, можна визначити загальну смертність (суму природної й промислової смертності). Звичайно збирають статистичні дані про улови за декілька років – це і є дані про промислову смертність.

Принципи побудови прогнозу вилову риби. Прогноз вилову риби – це передбачення подальшого ходу динаміки чисельності їх стада і біомаси. Він заснований на знанні закономірностей, яким підкоряється розвиток динаміки чисельності і біомаси риб, хід яких передбачається, тобто для побудови прогнозу вилову риб необхідна наявність теорії. Чим ближче теоретичні подання до дійсності, тим надійніше прогноз вилову.

Всі сучасні методи прогнозу можна об'єднати в 3 наступні групи:

1) прогноз вилову риби, заснований на аналізі статистики їх уловів, на даних про вирішальне значення вилову в динаміці стада і про постійну величину поповнення, що відповідає промисловій смертності;

2) прогноз вилову риби, заснований на даних про наявність корелятивного зв'язку між ходом гідрологічних явищ і динамікою чисельності стада;

3) прогноз вилову риби, заснований на обліку потужності окремих поколінь, що входять у нерестове стадо, і на аналізі співвідношення поповнення й залишку.

Це умовно, але загалом відбиває основні підходи до прогнозування змін чисельності й можливих уловів.

Прогноз на основі аналізу гідрологічних умов водойм. Періодичні коливання уловів часто бувають тісно зв'язані зі зміною тих або інших факторів абіотичного середовища (температура рівня води у водоймах, величини стоку річок та ін.).

Так званий *фоновий прогноз* складається з використанням декількох гідрологічних показників, що дозволяє в багатьох випадках (коли встановлені корелятивні зв'язки з аналізованими елементами середовища) одержати досить задовільне орієнтування в процесах, що протікають у водоймі, і умовах життя промислових риб. Незважаючи на відхилення загальна тенденція зберігається.

Біологічні принципи побудови прогнозу вилову риб. Довгостроковий промисловий прогноз ставить своїм завданням давати рибній промисловості відомості про якісну й кількісну характеристику сировинної бази як на найближчий рік, так і на перспективу.

До *довгострокового прогнозу* входять:

- 1) максимально допустима величина вилову кожного виду риб;
- 2) розмірний і віковий склад нерестового стада;
- 3) статева структура нерестового стада;
- 4) якісна характеристика (маса, жирність, вгодованість) риб кожної вікової групи.

Довгостроковий прогноз поділяють на *оперативний*, розроблений на наступний рік, і *перспективний*.

Можливий вилов може бути визначений *рівним торішньому* за наявності наступних умов:

- 1) якщо темп росту особин близький до середнього максимального, за якого забезпечується максимальна продуктивність популяції й мінливість росту в межах кожної вікової групи незначна;
- 2) якщо вік статевої зрілості звичайно не вищий за середнє значення для цієї популяції, значна частина особин дозріває в мінімальному віці статевої зрілості, що властиво цій популяції, віковий ряд уперше риб, що вперше дозрівають, дуже розтягнутий;
- 3) якщо улови як загальні, так і на промислове зусилля залишаються з року у рік відносно стабільними за постійної інтенсивності рибальства;
- 4) якщо кормова база, встановлена до початку періоду нагулу, близька до такої за минулі роки.

Улов має бути *знижений*, а в деяких випадках необхідно *ввести тимчасову заборону* промислу, якщо:

- 1) темп росту високий і не змінюється у зв'язку зі змінами чисельності стада риб;
- 2) статева зрілість рання й віковий ряд короткий (стискається);
- 3) улови як загальні, так і на промислове зусилля, падають;
- 4) кормова база висока.

Можливе *підвищення величини вилову* порівняно з виловом за попередні роки, якщо:

- 1) темп росту риб вповільнюється;
- 2) вік статевого дозрівання зрушується в бік більш старших вікових груп і віковий ряд дозрівання довгий (розтягується);
- 3) улови стабільні або зростають (як загальні, так і на промислове зусилля);
- 4) кормова база до початку сезону нагулу близька до такої за попередні роки, але під час сезону нагулу інтенсивно виїдається.

Треба враховувати взаємний вплив поколінь риб на ріст, тому що від росту залежить прогноз строку вступу поповнення в нерестове стадо. Паралельно з розробкою біологічного прогнозу варто складати прогноз за гідрологічними умовами, тобто так званий фоновий прогноз.

Його завдання полягає в тому, щоб:

- 1) дати характеристику умовам життя популяції на найближчі роки;
- 2) виявити ті фактори або градієнти факторів, які можуть викликати масову загибель риб, головним чином молоді, або різко змінити умови життя популяції;
- 3) на основі зіставлення гідрометеорологічних явищ і динаміки уловів виявити загальну тенденцію в динаміці чисельності й біомаси популяції риб.

Слід пам'ятати, що у разі складання прогнозу, вилов риби необхідно проводити поквартально.

Перший квартал – не більше 25% усього річного вилову, другий квартал – для усіх видів риб заборонений нерестовий період. У третьому кварталі слід виловлювати до 55% риби, а в четвертому – 20%.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке запас риб?
2. Які ви знаєте методи прогнозу риб?
3. Що таке фоновий прогноз?
4. Що таке довгостроковий прогноз?
5. За яких умов прогноз на вилов риби збільшується?
6. За яких умов прогноз на вилов риби зменшується або вводиться заборона?

2.10. Охорона рибоподібних і риб

Система та підходи до охорони риб в Україні і світі. Вимирання видів такий же звичайний процес у розвитку рослин і тварин, як і процес виникнення нових видів. Проте, до перетворення людини у силу, яка здатна змінити природу планети, на місце вимираючих видів ставали нові, і у кожному наступному епоху розвитку Землі кількість видів збільшувалась. З розвитком людства процес вимирання видів змінився. Місце вимираючих тепер не займають нові види з новими ознаками та пристосуваннями. Почався етап вимирання рослин і тварин, період значного скорочення видової різноманітності під впливом господарської діяльності людини. Внаслідок зростаючого використання природних ресурсів у промислове виробництво включаються нові території, сучасний рівень розвитку техніки сприяє швидкому знищенню і виснаженню живої природи, порушенню її взаємозв'язків, викликає втрати окремих елементів природи, які немає можливості відтворити; не є винятком з цього і такий елемент живої природи, як риби.

Охорона рибного населення водойм зараз стала першочерговим завданням. Проте вона не може розглядатись окремо, а є складовим елементом їх використання. Людина здавна впливає на рибне населення водойм. Наслідки цього впливу часто важко передбачити. Так, зарегулювання стоку річок та їх гірлових ділянок призвели до того, що осетрові та деякі оселедцеві риби зараз із промислових переходять до розряду зникаючих і навіть рідкісних. Зміна умов життя у гірських річках під впливом лісосплаву, вирубування лісів, забруднення та гідробудівництва виявились згубними для лососевих, харіусових та деяких коропових риб. Одночасно область поширення деяких видів, наприклад, тюльки, бичків, зокрема кругляка, головача, гінця, зірчастої пуголовки, розширилася завдяки змінам, внесеним людиною у прісноводні водойми.

Риби – найбільш велика група хребетних тварин. Із відомих 28 тис. видів риб біля 3% світової фауни включені до списку видів, що занесені до "Червоної книги Міжнародного союзу охорони природи" (1948 р.) – МСОП (за Павловим Д.С., 1992 р.).

У "Червону книгу СРСР" (1984 р.) було включено 9 видів (осетрові – 5 та лососеві – 4) риб (3%), а кількість видів, яких необхідно було включати у 1992 р., досягло 13 відсотків. У цій книзі від України перебував лише один вид – атлантичний осетер.

Головною причиною скорочення чисельності і зникнення видів риб було визнано зростаючий антропогенний вплив, серед яких можна виділити фізичні, хімічні та біологічні форми впливу.

Серед різноманітних факторів антропогенного впливу на риб, за даними МСОП, перше місце за загрозою належить знищенню місць їх існування (78%), друге – впливу вселених видів (28%). Як не дивно, але надмірний вилов риби складає лише 12 відсотків.

Охорона рибоподібних і риб проводиться через охорону водних екосистем та охорону окремих видів риб. Загальноприйнятою є точка зору про необхідність охорони не тільки видів риб, а і їх підвидів, екологічних форм, сезонних рас, і окремих популяцій.

Для забезпечення охорони створюються різноманітні заповідні території (акваторії): заповідники, заказники (ландшафтні, гідрологічні, геологічні, лісові, ботанічні, зоологічні, орнітологічні, іхтіологічні та ін.), пам'ятки природи, державні природні парки, заповідні парки-пам'ятки садово-паркового мистецтва. Природно-заповідний фонд України у 1990 р. включав 5,5 тис. різних об'єктів на території загальною площею 1 млн 184 тис. га, що складало 2,0% від усієї території країни.

Для позначення стану загрози виду риб широке розповсюдження отримали 9 категорій "Червоної книги МСОП" – зниклі (вимерлі), зниклі у дикому стані (зниклі у природі), критично загрожувані (зникаючі), загрожувані (під загрозою зникнення), вразливі, ті, що скорочують чисельність, рідкісні, невизначені та відновлені.

Велике значення має визначення критичного рівня чисельності риб, необхідних для відтворення (у ссавців це 500-1000 особин). Мабуть, в сучасних умовах для риб критичний рівень чисельності не є таким актуальним, як збереження місць існування і відтворення.

Концептуально *підходи* до охорони і збереження риб мають бути такими:

1) *екосистемний* – контроль за станом водних екосистем, створення охорони водойм і акваторій, а також нових водних екосистем. У світі питома вага водойм-заповідників нараховує 2,7% від їх загальної площі. У Литві ще у 1974 р. було створено 14 іхтіологічних заказників в басейнах річок довжиною 1210 км для охорони нерестовищ. У Німеччині, починаючи з 1966 р., на місці колишніх вугільних кар'єрів було створено 5 тис. га нових водойм найбільше з них – Зефбенбергське озеро (1000 га), де рН від початкового 2,7 став у 1987 р. 6,0;

2) *біоценотичний* – контроль за складом і структурою біоценозу, акліматизація і реакліматизація риб, створення (конструювання) нових біоценозів;

3) *біотопічний* – охорона біотопів від антропогенного впливу, оптимізація нових умов життя (побудова рибопропускних і рибозахисних споруд), меліорація водойм (створення проток і каналів для пропуску плідників і молоді), створення нових біотопів і ділянок існування (створення штучних рифів, нерестовищ тощо), підбір водойм-рефугіїв (зі схожими умовами для переживання несприятливих факторів). Зазначимо, що майже 80% видів риб знаходяться під негативним впливом руйнування біотопів;

4) *видовий* – контроль за станом рідкісних і зникаючих видів риб, підтримка просторово-генетичної структури, створення нових популяцій і таксонів;

5) *популяційний* – підтримка і збільшення чисельності популяцій, регламентація промислу, підвищення резистентності популяцій. Штучне відтворення популяцій шляхом зариблення, зміна місць нересту популяцій, їх термофільності чи термофобності і т.д.

б) *організмений* – штучне відтворення риб, утримання і розведення в неволі, введення нових видів в аква- і марикультуру;

7) *генотипічний* – створення низькотемпературних генетичних банків.

З риб України рідкісними видами, які характеризуються вузькими областями поширення і невеликою чисельністю, проте їм не властива тенденція до скорочення, але їх зникнення може бути викликане дією будь-якої випадкової причини, можна вважати яльця Данилевського, бобирця, чопа малого, йоржа смугастого та деяких інших. Багато з них поширені тільки на певних територіях, тобто є ендеміками. Загрожує зникання внаслідок різкого скорочення чисельності оселедцю чорноморському, форелі струмковій, харіусу європейському, рибцю тощо. До зникаючих видів, яким загрожує вимирання і виживання яких у природі неможливе без спеціальних заходів охорони, належать білуга, осетер атлантичний, осетер чорноморський, шип, стерлядь, севрюга, лосось чорноморський, лосось дунайський, вирезуб, шемая, судак морський тощо. Відомості про минуле і сучасне поширення, чисельність виду, дані про біологічні особливості, причини скорочення області поширення та пропоновані заходи охорони викладено у так званих червоних книгах, де знаходяться списки видів тварин і рослин, офіційно визнаних як об'єкти, що потребують охорони.

У 1994 р. було опубліковано "Червону книгу України" (останній варіант), до якої було внесено 34 види рибоподібних і риб (16% від загальної кількості риб), які належали до 9 рядів (міногородібні, осетроподібні, лососеподібні, коропоподібні, голкоподібні, окунеподібні, скорпеноподібні, камбалоподібні та **вудильнікоподібні**) (рис. 135).

Статус цих видів риб в національному і міжнародних списках має такий вигляд (табл. 36).

З них 20 видів риб повністю живуть у прісних водах чи заходять до них у певні періоди свого життя; це стосується і круглоротих. Немає сумніву, що у недалекому майбутньому зазначений список риб України поповниться новими видами, бо ніяких істотних заходів з охорони, які ще не внесено у списки видів Червоної книги України, не проводиться, або вони проводяться у таких мізерних масштабах, що на відновлення чисельності цих видів надіятись не можна.

Таблиця 36

Статус риб прісних вод України, які знаходяться

у національному і міжнародних охоронних списках

(за Долинським В. Л. та ін., 2008 р.)

Назва (укр.)	ЧКУ	МСОП	Б К	СМ S	CITE S	CLES	П Б
--------------	-----	------	--------	---------	-----------	------	--------

РИБОПОДІБНІ							
Мінога угорська	III	LR/nt	-	-	-	EN	
Мінога українська	III	DD	III	-	-	EN	-
КІСТКОВІ РИБИ							
Шип	I	EN Alcade-2d	-	II	2		+
Стерлядь	II	VU Alc+2d	III	II	2	VU	-
Осетер атлантичний	I	CR A2d	II	II	1	EX	+
Білуга чорноморська	II	EN A2d	II III	-	2		+
Лосось чорноморський	I	-	-	-	-		+
Лосось дунайський	I	-	III	-	-		+
Харіус європейський	I	LR/Lc	3	-	-	VU	-
Умбра	II	VU (Alace)	II	-	-		-
Вирезуб	I	DD	III	-	-		-
Ялець Данилевського	II	-	-	-	-		-
Ялець-андруга закарпатський	II	-	III	-	-	VU	-
Пічкур дунайський довговусий	III	DD	III	3	-	EN	-
Марена дніпровська	II	-	-	-	-		-
Марена кримська	III	-	-	-	-		-
Шемая дунайська	IV	-	-	-	-		-
Рибець малий	I	-	-	-	-	CR	-
Чоп великий	III	VU	III	-	-	EN	-
Чоп малий	III	VU (Alce)+2ce	III	-	-	EN	-
Йорж смугастий	II	VU (Flace)	III	-	-	EN	-

ЧКУ – Червона книга України (Червона Книга..., 1994);

МСОП – Червона книга Міжнародного Союзу охорони природи (оцінювання видів станом на жовтень 2007 р.);

БК – Бернська конвенція ("2" - Додаток II, "3" – Додаток III до Конвенції);

CMS – Боннська конвенція ("2" - Додаток II, "3" – Додаток III к Конвенції (станом на березень 2004 р.);

CITES – Вашингтонська конвенція, ("1" - Додаток I, "2" – Додаток II до Конвенції), валідний від 13.09.2007 р.;

ПБ – Протокол до Бухарестської конвенції;

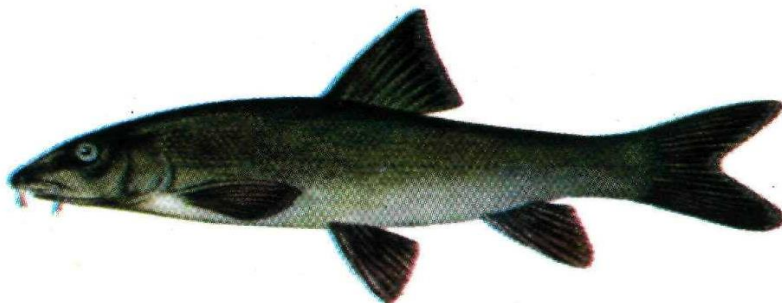
CLES – Carpathian List Of Endangered Species (Карпатський червоний список).



Вирезуб



Марена дніпровська



Марена кримська

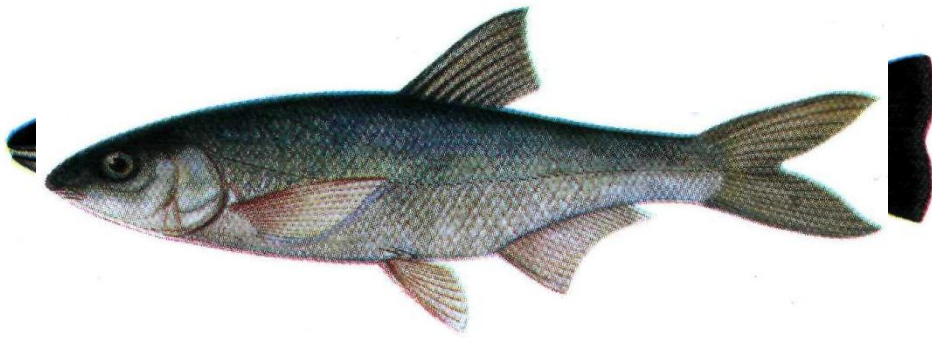
Осетр атлантичний



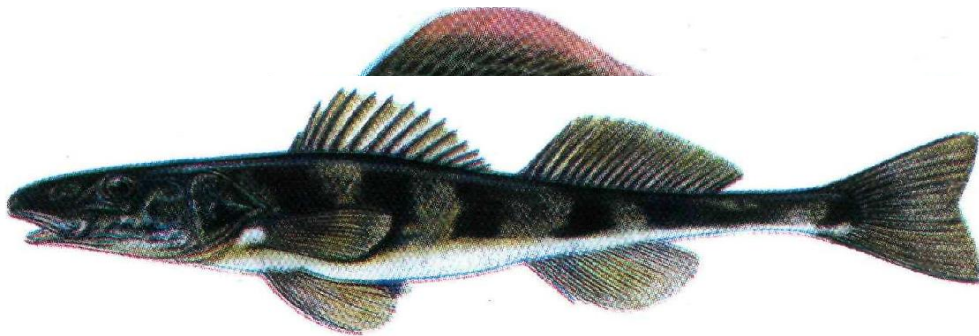
Шемая

Рис. 135. Червонокнижні риби прісних вод України

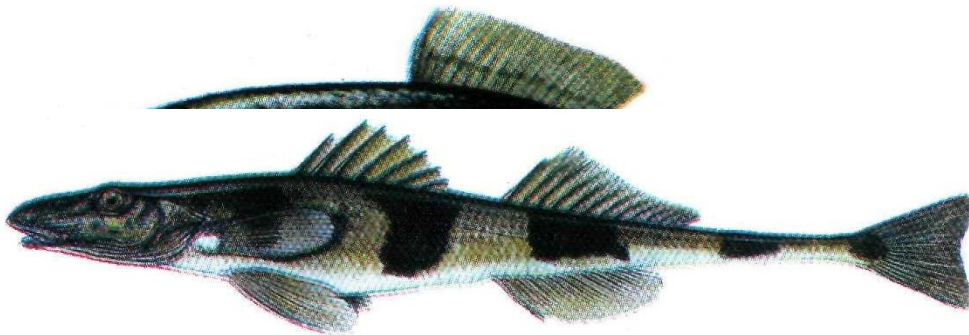
Продовження рис. 135



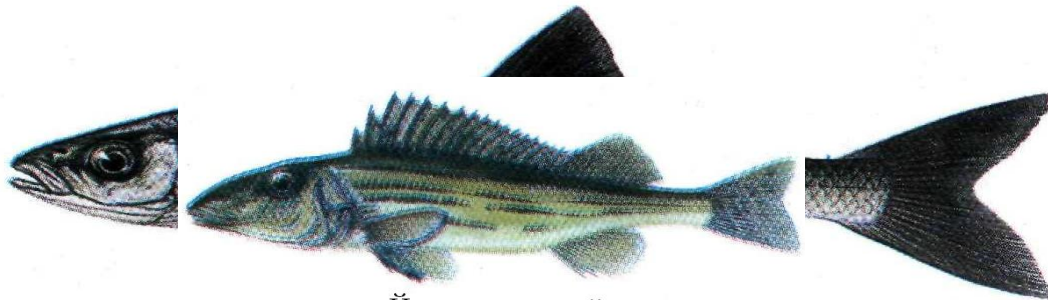
Рибець малий



Чоп великий



Чоп малий



Йорж смугастий

Ялець Данилевського

Продовження рис. 135

Закінчення рис. 135

Зараз зроблена спроба визначити абсолютну вартість виду, який перебуває у критичному стані. За світовими стандартами, вона становить 5-7 млн доларів.

Риби України та їх охорона. Складаючи списки риб будь-якої водойми, до них заносять всіх представників, які хоча б раз були знайдені у живому стані у її межах. Кількість взятих на облік у такий спосіб видів і підвидів риб, виявлених у річках і озерах України та у водах Азовського і Чорного морів, що омивають її суходіл, становить близько 200. У середньому можна вважати, що у Чорноморсько-Азовській водоймі, або у солоних морських водах живе приблизно сто видів і підвидів риб і стільки ж у прісних водах – у річках, озерах, водосховищах.

Життя частини представників рибного населення пов'язане з тимчасовим відвідуванням, з одного боку, солоних морських вод, із другого – прісних вод, переважно річок, у зв'язку з чим їх обліковують як морських, так і прісних риб. Найбільша кількість видів та підвидів постійно чи тимчасово живе у осолонених водах, тобто у зоні контакту морських і прісних вод. Одночасно є представники рибного населення, повний життєвий цикл яких може бути і у солоних, і у прісних, і у осолонених водах. Останнє виявлено зовсім недавно внаслідок вивчення змін у складі рибного населення водосховищ – штучно створених водойм, обов'язковою ознакою яких є можливість регулювання витрати води і її рівня залежно від господарських потреб людини. До подібних явищ необхідно віднести і рукотворні ріки – канали, якими перекидають води на сотні кілометрів; ними риби одержали можливість проникнути у райони, де їх раніше не було. Завдяки цьому рибне населення окремих регіонів збагатилось на нових представників.

До того ж одночасно з корисними представниками рибного населення у водойми попадають і такі види, наявність яких із господарської точки зору не можна визначити доцільно.

Інколи цьому сприяють і любителі розведення риб – у кімнатних умовах, коли вони з тих чи інших причин випускають у природні водойми своїх вихованців; там вони інколи знаходять прийнятні умови для життя, досягаючи значної чисельності. Все це впливає на видовий склад рибного населення кожної водойми, чисельність його представників.

Цьому ж сприяє і промисел, і ловіння риби рибалками-любителями, роль яких особливо поблизу населених пунктів прирівнюється до промислового рибальства. Усе зазначене сприяло тому, що деяких представників рибного населення стали виловлювати все у меншій кількості. У зв'язку з цим дослідники стали звертати увагу на чисельність всіх видів риб у окремих водоймах, басейнах рік, певних регіонів і навіть континентів.

Так стали розрізняти види риб, чисельність яких збільшується, але одночасно виявились і такі, чисельність, яких скорочується, або вони уже

зникли, якщо не у межах своєї області поширення, то у окремих її частинах; одночасно виявлено і види, які зустрічаються рідко, хоча їх середовище життя істотно не змінювалось. Одержані дані про сучасний склад рибного населення водойм України мають не тільки пізнавальне значення, а й для приватної організації промислового і любительського рибальства раціональне використання запасів риб, організації їх охорони як компонентів водних екосистем – річок, озер, водосховищ, природа яких істотно залежить від діяльності людини.

В Україні діють декілька рівнів охорони риб:

1) *повна* охорона риб, які занесені до "Червоної книги України" (34 види);

2) *неповна* охорона риб, які знаходяться в межах заповідних акваторій, або охороняються певними розділами Правил промислового і любительського рибальства України (штрафи, промислова міра, величина виловів, розмір вічка та ін.). Найбільш важливими для охорони є іхтіологічні заказники, яких нараховується 35 (табл. 37);

3) *часткова* охорона усіх риб, які знаходяться на нерестовищах під час забороненого для лову періоду (трохи більше двох місяців).

Види занесені до "Червоної книги України" отримали найвищий статус охорони – повна і цілковита охорона. Відповідності до книги у них є 7 категорій:

4) *зниклі* види риб – про які після неодноразових пошуків, проведених у типових акваторіях або інших відомих та можливих місцях поширення, відсутня будь-яка інформація про їх існування у водоймах;

5) *зникаючі* види риб – знаходяться під загрозою зникнення, збереження яких є малоімовірним, якщо продовжиться дія згубних факторів, що впливають на їх стан;

6) *вразливі* види риб – у найближчому майбутньому можуть бути віднесені до категорії зникаючих, якщо продовжиться дія факторів, що впливають на їх стан;

7) *рідкісні* види риб – популяції яких невеликі, на сьогодні не відносяться до зникаючих чи вразливих, хоча їм і загрожує небезпека;

8) *невизначені* види риб – відносять до зникаючих, вразливих або рідкісних, однак достовірна інформація, за якою їх можна було б записати до однієї з них, відсутня;

9) *недостатньо відомі* види риб – які можна було б віднести до однієї з перерахованих вище категорій, однак у зв'язку з відсутністю повної достовірної інформації питання залишається невизначеним;

10) *відновлені* види риб – популяції яких завдяки вжитим заходам щодо їх охорони не викликають стурбованості, однак не підлягають використанню і вимагають постійного контролю.

Іхтіологічні заказники природно-заповідного фонду (ПЗФ) України
(за Долинським В. Л. та ін., 2008 р.)

№ з/п	Назва іхтіологічних заказників	Область	Площа, га км	Рік створення	
1	Озеро Соминець	Волинська	46,0	1983	
2	Балка Велика Осокорівка	Дніпропетровська	2000,0	1982	
3	Балка Ворона		422,0	1985	
4	Ріка	Закарпатська	394	1972	
5	Кантина		25,0	1984	
6	Біла та Чорна Тиса		39,3	1990	
7	Усть Чорна		1,3	1990	
8	Кісва		400,0	2002	
9	Процівський		Київська	563,0	1999
10	Озеро Вербне	31,0		1994	
11	Деркульський	Луганська	90,0	1992	
12	Донецький		247,0	1995	
13	Айдарський		158,4	1998	
14	Айдарський		192,0	2002	
15	Олександрівський	Миколаївська	62,50	1984	
16	Південнобузький		40,00	1984	
17	Деражнянський	Рівненська	100,0	1983	
18	Прип'ятський		3155,0	1983	
19	Козівський	Тернопільська	2,42	1994	
20	Касперівсько-Городокський		36,8	1984	
21	Городоксько-Добрівлянський		51,0	1984	
22	Роський	Черкаська	123,0	1984	
23	Бернівський острів	Чернівецька	25,0	1984	
24	Репужинські острови		14,0	1996	
25	Сіретський		5019,0	1992	
26	Орестовський		156,0	2001	
27	Непоротівський		9,0	2001	
28	Куютинський		16,0	2001	
29	Митківський		369,0	2001	
30	Дарабанське плесо		32,0	1994	
31	Василівська вирва		7,0	1992	
32	Черемошський		3288,0	2001	
33	Глиницький		15,6	2002	
34	Неполоківецький		26,8	2002	
35	Кам'яна гряда		Чернігівська	1,0	1999

Наприклад, після проведення досліджень у Каховському водосховищі у 1995 р. серед усіх видів риб до охоронних категорій було віднесено:

1) зниклі (16 видів) – мінога українська, білуга чорноморська, шип, стерлядь, осетер чорноморсько-азовський, севрюга чорноморська, лосось чорноморський, вирезуб, бобирець дніпровський, усач дніпровський, шемая дунайська, клепець, синець, вугор річний, йорж донський (носар) і бичок пуголовочка;

2) зникаючі (3 види) – ялець, головень і підуст звичайний;

3) вразливі (6 видів) – оселедець чорноморсько-азовський, пузанок чорноморсько-азовський, рибець звичайний, судак волзький (берш), білизна, чехоня;

4) рідкісні (1 вид) – перкаріна;

5) невизначені (2 види) – в'юн, миньок;

6) недостатньо відомі (0 видів) – відсутні;

7) відновлені (0 видів) – відсутні (за Щербухою А. Я. та ін., 1995).

Виділення видів риб, яких охороняють. Для виділення видів риб, яких необхідно охороняти, необхідно провести екологічне оцінювання стану їх популяцій. Пропонується для такого оцінювання і виділення застосовувати загальні та спеціальні критерії, які аналізуються шляхом ранжованої у бік зменшення чи збільшення (присутності чи відсутності тощо порівняльного оцінювання (табл. 38-39).

Таблиця 38

Загальні критерії для порівняльного оцінювання таксонів з метою їх охорони (за Павловим Д. С., 1992 р.)

№ з/п	Критерій	Порівняльне оцінювання критеріїв				
		Окрема популяція без статусу таксона	Підвид, екоформа	Вид	Рід	Родина і таксони більш високого рангу
1	Рівень можливих генетичних втрат	Окрема популяція без статусу таксона	Підвид, екоформа	Вид	Рід	Родина і таксони більш високого рангу
2	Область розповсюдження	Дуже широка: зона Світового океану, різні континенти	Широка: декілька великих водних басейнів	Вузька: басейн великої водойми	Дуже вузька: декілька невеликих водойм	Ендемічна: окрема невелика водойма
3	Вихідний ареал	Суцільний	Стрічковий	Мозаїчний	Переривистий	Крапковий
4	Екологічна	Еврібіонтний	Еврібіонтний за	Стенобіонтний	Стенобіонтний	Високоспе-

	валент- ність		окремими основним и ознаками	за 1-2 озна- ками	за декіль- кома ознаками	ціалізова- ний
--	------------------	--	---------------------------------------	-------------------------	--------------------------------	-------------------

№ з/п	Критерій	Порівняльне оцінювання критеріїв				
		Розроблена і проста	Розроблена, але складна	Слаборозроблена і дорога	Здійснюються перші кроки з відтворення	Не розроблена
5	Технологія відтворення в неволі					
6	Значення як ресурсу: економічного, рекреаційного, естетичного та ін.	Невідоме	Деяке значення	Значення з однієї позиції	Значення за декількома позиціями	Виключно важливе значення за декількома позиціями

Таблиця 39

Спеціальні критерії для порівняльного оцінювання таксонів з метою їх охорони в межах частини ареалу, що аналізують (за Павловим Д. С., 1992 р.)

№ з/п	Критерій	Порівняльне оцінювання критеріїв				
		На всій території	На більшій частині території	На меншій частині території	На окремих ділянках	На одній ділянці
1	Розповсюдження					
2	Популяційна структурованість	Багато дискретних популяцій	Декілька дискретних популяцій	Багато субпопуляцій	Декілька субпопуляцій	Єдина популяція
3	Зустрічність	Кругом багаточисельний	Багаточисельний на окремих ділянках	Звичайний але малочисельний	Рідкісний	Поодинокий: випадкова зустрічність

4	Тенденція загального екологічного стану екосистеми	Покращується	Стабільний	Погіршується	Критичний	Катастрофічний зворотнє
5	Тенденція стану біотопів	Покращується	Стабільна	Повільно погіршується	Швидко погіршується	Зникають на всій території
6	Тенденція в змінах чисельності	Збільшується	Стабільна	Знижується	Швидко знижується	Давно не зустрічались
7	Рівень моніторингу	Розвинений	Задовільний	Посередній	Незадовільний	Відсутній

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які рівні охорони риб ви знаєте?
2. Які види риб входять до Червоної книги України?
3. Назвіть основні складові державної системи охорони та відтворення рідкісних та зникаючих видів риб.
4. Охарактеризуйте іхтіофауну України за категоріями Червоної книги.
5. Що таке повна, неповна та часткова охорона риб?
6. Назвіть загальні критерії виділення рідкісних і зникаючих видів риб.
7. Назвіть спеціальні критерії виділення рідкісних і зникаючих видів риб.

Розділ III ПОШИРЕННЯ РИБОПОДІБНИХ І РИБ

3.1. Поширення морських і океанічних риб

Особливості розподілу морських риб. Сучасний розподіл риб у водоймах земної кулі визначається як умовами їхнього життя, так і їх історією. У минулі геологічні епохи відбувалося зникнення одних і поява інших видів. Води, у яких живуть риби, займають три чверті поверхні планети. Умови перебування риб значно розрізняються. Види пристосувалися до існування в певних умовах.

Основними факторами географічного поширення риб є: геологічні зміни морів і континентів, глибини, температура, солоність, газовий режим водойм.

На континентах на поширення риб істотно впливають механічні перешкоди (гори, ділянки суші і т.д.), в океанах – материки, екологічні фактори (температура, солоність, глибини та ін.).

Останнім часом масштаби цілеспрямованого впливу людини на іхтіофауну прісноводних і морських басейнів зростають і впливають на географічний розподіл риб. Так, у результаті акліматизації в Білому морі з'явилася горбуша (далекосхідний вид), у Каспійському морі – азовська кефаль і т.д. Інтенсивний промисел знизив чисельність і зменшив ареал деяких промислових видів (перуанський анчоус, атлантичні й тихоокеанські оселедці, багато видів камбал тощо). Добре відомі приклади великомасштабних заходів, у результаті яких тихоокеанські лососі стали мешканцями річок Нової Зеландії й Кольського півострова; атлантичний оселедець шед створив високочисельну популяцію в Тихому океані; далекосхідна кефаль успішно прижилась в Чорному морі; амурські рослиноїдні риби широко поширилися в різних країнах і т.д.

Таким чином, людина своєю промисловою й іншою діяльністю може істотно змінювати природні межі географічного поширення риб.

Розподіл риб у водоймах носить зональний характер. Розрізняють географічну (широтну) зональність і зміну життя за глибинами.

Умови життя риб у прибережних зонах морів, відкритих частинах і на великих глибинах істотно різняться. *Прибережна зона* є районом підвищеної продуктивності. Тут живе молодь різних видів риб, типовими представниками є донні види (бички, камбала, морські карасі та ін.). У межах материкової міліни (7,4% акваторії Світового океану) добувають майже 80% усього світового улову риби.

Фауна поверхневих вод океану (глибини до 200 м) відрізняється меншою розмаїтістю порівняно із прибережною зоною, однак чисельність деяких видів

значно вища. Серед багатьох пелагічних видів, як мирних, так і хижих, виражений зграйний спосіб життя (сайра, тунці, летючі риби та ін.).

Глибоководна іхтіофауна різноманітна (майже 2 тис. видів риб) і складається із планктофагів (світний анчоус, батилагові зайці), бентофагів (макруруси) і хижаків (алепізавр, великорот та ін.).

Широтна зональність у розподілі глибоководної іхтіофауни виражена дуже слабо. Основна закономірність географічного зонального розподілу риб – це збільшення кількості видів від високих широт до низьких. Так, у Білому морі налічується близько 50, у Чорному – 180, у Середземному – 375 видів риб.

Закономірність у зональному розподілі риб пов'язана з різним висотним положенням водойми. Морські фауністичні комплекси риб різних широт розрізняються за біологією (Додаток 3.1.1.). Серед них бореальний атлантичний (сайда, атлантичні тріска й оселедець), бореальний тихоокеанський (палтус, тихоокеанські тріска й оселедець), кельтійський (шпрот, мерланг, путасу), середземноморський (анчоус, сардина, ставрида), понтійський (судак морський, перкаріна, тюлька).

У високоширотних водоймах немає рослиноїдних риб. Сезонність живлення добре виражена тільки в риб помірних зон. Плідність у риб збільшується від високих широт до низьких. Строки розмноження риб у високих широтах більш короткі, і характер нересту в них одноразовий. У риб високих широт паразитів менше, ніж у риб низьких широт.

Деякі риби-космополіти широко поширені й зустрічаються у всіх океанах (акула-катран – *Squalus acanthias* L.). У той же час є види (ендеміки), які живуть тільки в певних водоймах (голом'янка – в о. Байкал).

Широтна зональність океанічних вод може порушуватися під впливом течій. Так, теплі течії дозволяють просунутися на північ тепловодній фауні й, навпаки, холодні течії – на південь холодноводній іхтіофауні.

Течії пасивно переносять ікру й личинок риб, фіто- і зоопланктон. Зони апвелінгу служать місцями скупчення риб і їхнього промислу.

Географічне поширення морських риб. Всіх риб розподіляють за окремими зоогеографічними областями, які у свою чергу розділяють на під-області. Іноді застосовують дрібніший розподіл, виділяючи провінції, округи.

Вид прагне розширити ареал перебування. Чим старше вид, тим більше його ареал. За межі географічного ареалу зазвичай беруть лінію, що з'єднує крайні місця знаходження особин даного виду.

Риби займають насамперед ті ділянки, до умов яких вони краще пристосовані. Одні види, проникаючи в нове середовище перебування, змінюються, інші не виживають у нових умовах і гинуть.

Земна поверхня постійно змінювалась. Відбувалися корінні геологічні зміни. Часто суша ставала морем, а море перетворювалося в сушу. Мінявся клімат. Холодні води ставали теплими, і навпаки. Всі ці зміни обумовлювали як зникнення старих і утворення нових видів риб, так і розселення їх у водах Земної кулі.

Риби володіють широкою пристосованістю. На Земній кулі майже немає місця, де б не жив який-небудь вид риб. Вони зустрічаються на великих глибинах Світового океану під величезним тиском, у темних печерах, артезіанських колодязях, гарячих джерелах, де температура води досягає +40°C, і за від'ємних температур в арктичних водах.

Риби – стародавні тварини, відомі із силуру, тобто вони виникли 400 млн років тому. Видове різноманіття риб набагато більше, ніж інших хребетних. Різні умови їх перебування різні за глибиною, температурою, солоністю, газовим режимом, освітленістю і т.д. Серед костистих риб 8,3 тис. видів прісноводних, 11,6 тис. морських, інші прохідні. Кожний вид пристосовується до певних умов існування, для кожного з них характерні відомі параметри температур, солоності та ін. Залежно від вимогливості до цих факторів риб ділять на евригалічних і стеногалічних, евритермних і стенотермних і т.д.

Зовнішні умови (фізичні, хімічні, біологічні) є головними причинами, що визначають сучасне поширення риб. Основними факторами географічного поширення риб є: геологічні зміни в минулому морів і континентів; глибини морів, що обмежують переміщення донних риб, які живуть у прибережних районах; різкі температурні розходження водних мас у межах акваторії Світового океану й у континентальних водоймах; розходження в солоності й газовому режимі вод.

В океанах поряд з наявністю материкових перешкод особливе значення для розселення риб здобувають екологічні умови: температура, солоність, глибини й ін.

Поширення риб у морях і океанах. Якщо врахувати, що умови життя риб у прибережних зонах, на великих глибинах або у відкритій частині морів (пелагіалі) істотно розрізняються, то розподіл їх варто розглядати залежно від місць перебування. Залежно від глибини й рельєфу за вертикаллю дно океанів і морів розділяється на: материкову обмілину, або шельф, з дуже невеликим і плавним зниженням дна до глибини близько 200 м; материковий схил, або батіаль, з різким зниженням дна в межах глибин від 200 до 3000 м; ложа океану, що підрозділяється на абісаль (від 3000 до 6000 м), яка переходить у глибоководні жолоби, або ультраабісаль, до глибини 11 тис. метрів.

Акваторію морів і океанів розділяють на прибережну, або неритичну, зону над материковою обмілиною, і океанічну зону над материковим схилом і океанічним ложем.

За вертикаллю океан розділяється на епіпелагіаль (верхній шар до глибини 150-200 м), мезопелагіаль (200-1000 м), батіпелагіаль (1000-3000 м), абісопелагіаль (3000-6000 м) і ультраабісаль – понад 6000 м.

Площа материкової обмілини становить 7,4% акваторії Світового океану, але в її межах одержують близько 80% усього світового улову. Її рибопродуктивність майже в 50 разів перевищує таку схему. Саме тут і в прилеглих частинах периферійної зони океану, тобто в межах 20-25% його загальної площі, продукується переважна частина фіто- і зоопланктону, а також бентосу, що є основними кормами більшості риб.

Зони підвищеної продуктивності звичайно характерні для районів із підвищеними концентраціями біогенних елементів – з'єднань азоту, кремнію й фосфору, які звичайно приносяться в приповерхні горизонти (ділянки активного фотосинтезу) з більш глибоких зон, де біогенні елементи знаходяться в надлишку. Такі підйоми глибоких вод звичайно властиві

районам шельфу, схилу й підняттям океанічного ложа, а також ділянкам зіткнення водних мас різного походження – фронтальним зонам.

Біополярне і амфібореальне поширення риб. *Амфібореальне* (переривчасте) поширення риб має місце, якщо ті самі або близькі види живуть в Атлантичному і Тихому океанах, але відсутні в Північному Льодовитому океані (оселедець, тріска, навага, лосось, палтус та ін.). Допускають, що в теплі геологічні періоди ці риби мали єдину область поширення (Арктика), але потім у результаті похолодання загинули, або в період потепління проникли з одного басейну в іншій.

Біополярне поширення риб спостерігається, коли подібні види живуть в океанічних водах північної й південної півкулі, але відсутні в тропічній і екваторіальній зонах (міксини, сардина, анчоус, морський окунь, оселедець, оселедцева акула та ін.). Допускають, що холодноводні риби північного походження проникли на південь через тропіки в період похолодання тропічних вод або через зони великих глибин. Берг Л. С. вважав, що в період похолодання тропічних зон в один із льодовикових періодів велика кількість відносно холодноводних риб змогли перебороти тропіки й з'явитися в іншій півкулі.

Поширення риб в зоогеографічних областях. Загалом риб розподіляють за окремими зоогеографічними областями, які у свою чергу розділяють на підобласті. Географічна або широтна зональність морської іхтіофауни в першу чергу пов'язана із кліматичними розходженнями високих і низьких широт (ступенем прогрітості океанічних вод).

Виділяють п'ять великих географічних областей (рис. 136).

- Області холодних вод:
 - 1) *арктична*;
 - 2) *антарктична*.
- Області помірних вод:
 - 3) *бореальна* (помірковано тепловодна в північній півкулі);
 - 4) *нотальна* (помірковано тепловодна в південній півкулі).

- Область теплих вод:
5) тропічна (і субтропічна).

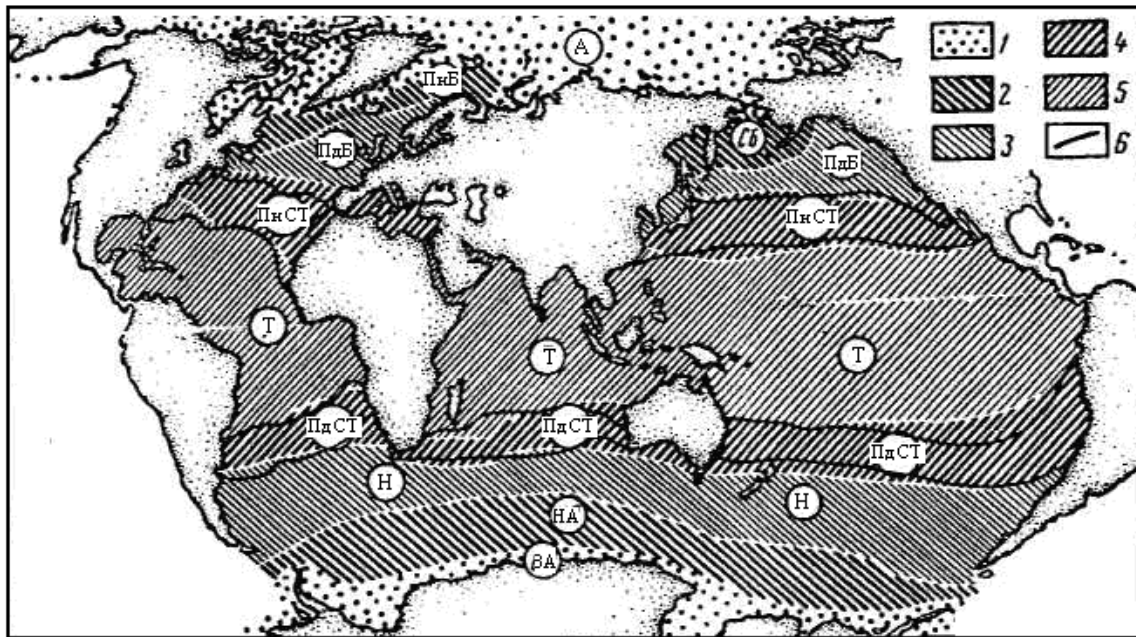


Рис. 136. Схема іхтіогеографічного районування епіпелагіалі Світового океану (за нектонними рибами).

Гомологічні регіони позначені однаково:

1 – арктична (А) та високоарктична (ВА); 2 – північнобореальна (ПвБ)

та нижньоарктична (НА); 3 – південнобореальна (ПдБ) та нотальна (Н);

4 – північносубтропічна (ПвСТ) та південносубтропічна (ПдСТ);

5 – тропічна (Т); 6 – положення ізотерми 20°C у літній та зимовий час

(за Мойсєєвим П. О. та ін., 1981 р.)

Межами тропічної області слугує зимова ізотерма +15°C, середня температура бореальної області +8-10°C, нотальної +7-8°C. В Арктиці й Антарктиці середня температура близька до 0°C. Географічні області розрізняють за складом іхтіофауни. Так, в арктичній області переважають бельдюгові, скорпенові, терпугові та лососеві види, в бореальній – більшість складають тріскові, камбалові, оселедцеві, скумбрієві, в тропічній – світні анчоуси, летючі риби, корифенові, парусникові і т.д.

Арктична область. Для неї характерні дуже низькі температури води (звичайно в межах від -2°C до +6°C). Ендеміки відсутні. З непромислових риб зустрічаються: чотирирогий бичок – *Myoxocephalus quadricornis* L., деякі види із родини бельдюгових – *Zoarcidae*, наприклад лікод – *Lycodes pallidus* Collet., гімнеліс – *Gymnelis viridis* Fabr., деякі представники родини *Liparidae* – *Liparis punctulatus* Parr., родини лисичок *Agonidae* – *Aspidophoroides olrikii* Lutk.

Із промислових риб типовими є: полярна камбала – *Liopsetta glacialis* (Pall.), мойва – *Mallotus villosus* Mull., навага – *Eleginus navaga* (Pall.), тріска Борисова – *Arctogadus Borisovi* Drgag., полярна трісочка-сайка – *Boreogadus saida* (Lep.), поширення якої наведено на рис. 137г.

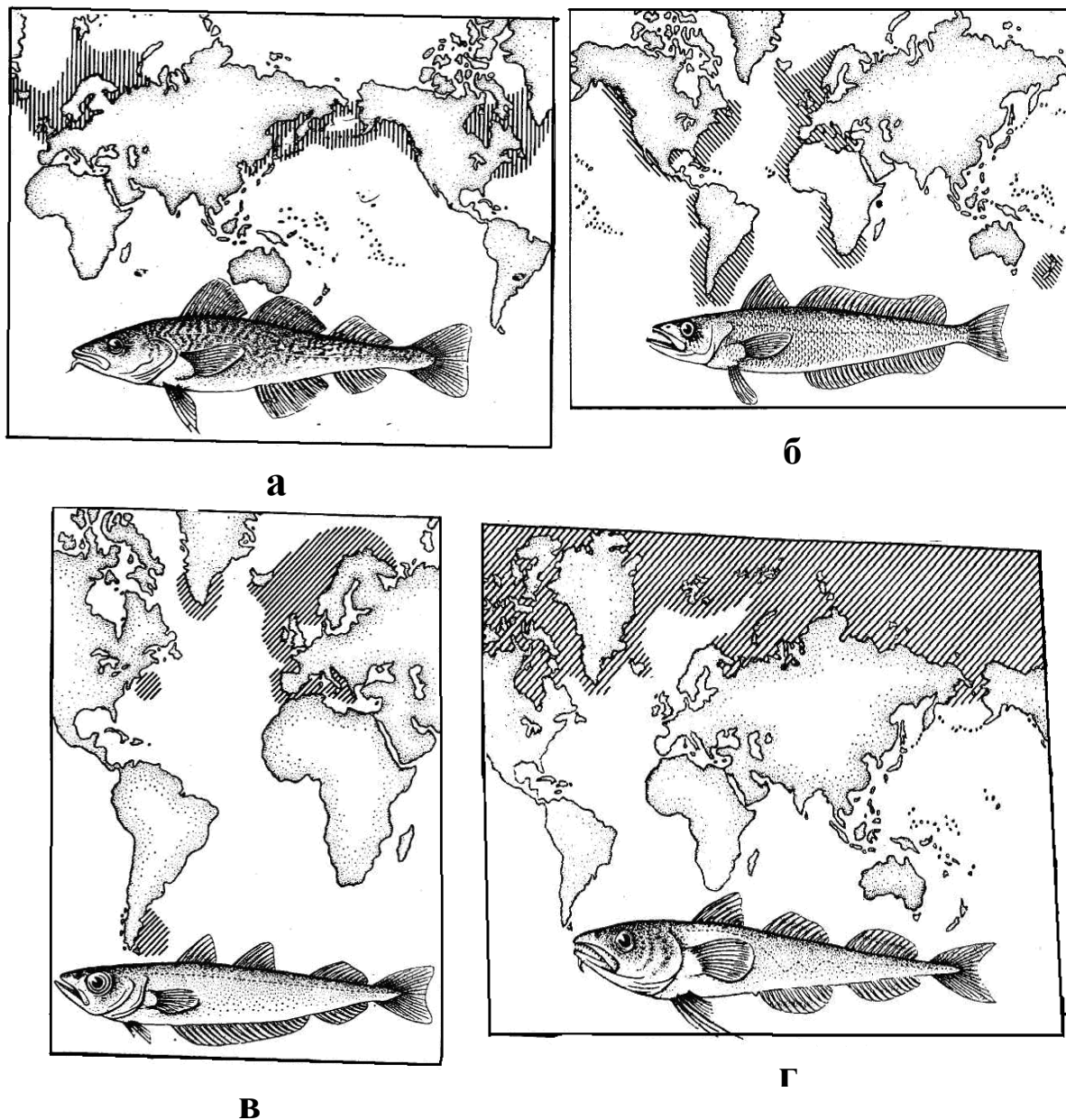


Рис. 137. Области поширення морських та океанічних тріскових риб:
а – загальна схема поширення тріски; *б* – поширення мерлузи європейської;
в – поширення путасу; *г* – поширення сайки (полярна трісочка)

(за Марті Ю. Ю., 1980 р.)

У межах арктичних шельфових зон і особливо в передгірлових просторах широко поширені лососеві й корюшкові: голец – *Salvelinus alpinus* (L.), омуль – *Coregonus autumnalis* (Pall.), зубаста корюшка – *Osmerus eperlanus dentex* Stein., осетрові: сибірський осетер – *Acipenser baeri* Brand.

Іхтіофауна Арктики бере початок з Атлантичного й Тихого океанів. У морі Лаптевих, Карському, Східносибірському й Чукотському морях, що відносяться до арктичної області, іхтіофауна дуже бідна. Так, у Карському морі живе 61 вид, з них 32 в основному морські непромислові види. У морі Лаптевих налічується всього 28 видів, з них 19 морських.

Східні і північно-східні частини Баренцового моря входять до арктичної області. Його західні райони в результаті впливу потоків теплої течії Гольфстрім відносяться до бореальної області. Кількість бореальних видів риб у Баренцовому морі поступово збільшується, у той час як у східній арктичній частині багато холодноводних мешканців – навага, сайка, полярна камбала. У Баренцовому морі живуть 114 видів риб, з них 97 морських (арктичних 19,6%). Найбільше представлені тріскові – 12, бельдюгові – 13, камбалові – 11 видів і підкамінщиків – 10 видів. Промислове значення мають 20 видів, причому найбільший вилов забезпечують тріска, пікша, морський окунь, сайка, оселедець.

Біле море входить до арктичної області. У ньому живе близько 57 видів риб. Поряд з арктичними формами (чотирирогий бичок, навага, полярна камбала та ін.) у ньому живуть бореальні, більш теплолюбні риби (біломорська тріска, біломорський оселедець, бичок-керчак, піщанка та ін.).

Антарктична область. Ця велика океанічна область примикає до льодового Антарктичного материка й не має прохідних і напівпрохідних риб. Специфічна морська іхтіофауна представлена в основному представниками родини *Nototheniidae*, з 110 видів якої майже половина (50) є антарктичним ендеміками, а також родинami *Bathydraconidae*, *Chaenichthyidae*, *Zoarcidae*, *Liparidae*, *Cottidae*.

Бореальна область. Для неї характерні значні сезонні коливання температури води: звичайно від 0-5°C до +12°C в Атлантичному океані й 0-1,7°C до +8°C у Тихому океані. Поряд із відносною видовою бідністю бореальної іхтіофауни порівняно із тропічною, чисельність популяцій деяких видів досить значна. Тут живуть і є основою промислу риби, що здійснюють протяжні міграції (оселедець, тріска, пікша, сайда, макрель) або ті, що утворюють щільні скупчення (морські окуні, камбали, мойва та ін.). Области поширення оселедцевих риб наведено на рис. 138а-в.

Значні відмінності щодо областей поширення мають окремі бореальні види тріскових риб – тріска, мерлуза і путасу (рис. 137а-в).

Іхтіофауна тихоокеанської бореальної області більш різноманітна, чим атлантичної: так, поблизу тихоокеанського узбережжя Північної Америки вона в 6 разів вища за кількістю видів риб, ніж атлантичного. У Тихому океані живуть 620 видів, в Атлантичному – біля 100-110 (спільних видів у цих океанах лише 25-30). В Атлантичному океані немає жодного ендемічної родини, у той час як у Тихому океані їх багато, наприклад родина терпугові – *Hexagrammidae*.

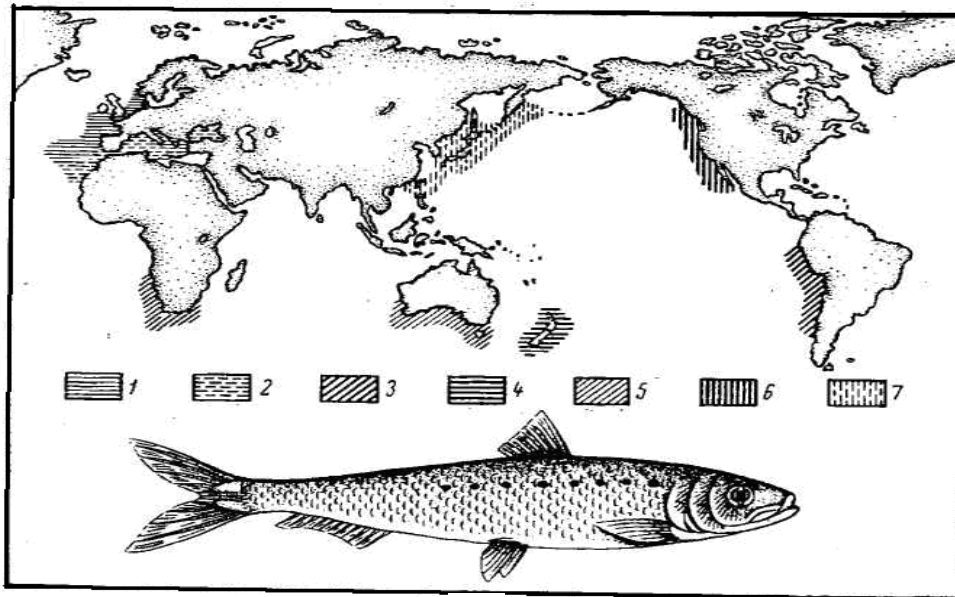


Рис. 138. Области поширення морських та океанічних оселедцевих риб:

різних сардин (1-6) та далекосхідної сардини івасі (7) (1 – *Sardina pilchardus pilchardus*; 2 – *S. p. sardina*; 3 – *Sardinops sagax sagax*; 4 – *S. s. neopilchardus*; 5 – *S. s. ocellata*; 6 – *S. s. caerulea*; 7 – *S. s. melanosticta*)
(за Марті Ю. Ю., 1980 р.)

У тихоокеанській бореальній області живуть родини: підкамінщиків, терпугові, лисичкові, камбалові, скорпенів. З огляду на наведені співвідношення кількості видів, розглядають тихоокеанську іхтіофауну як найдавнішу, вважаючи, що основне поповнення атлантичної іхтіофауни походило з Тихого океану. Прийнято вважати, що батьківщиною тієї або іншої родини є море, де найбільша кількість родів і видів даної родини, батьківщиною роду – район, де більше видів цього роду. У Тихому океані більше родин із більшою кількістю родів і видів, чим в Атлантичному.

У той же час у тріскових і оселедцевих в Атлантичному океані налічується значно більше видів, чим у Тихому океані, і тому вважається, що їх батьківщина – Атлантика.

У південній частині бореальної області з'являються інші риби, які заміщують більш північніших. Наприклад, камбалові заміщуються калкановими, корюшкові – саланковими, тріскові – горбильовими. У оселедцевих рід *Clupea* заміщується родом *Sprattus*. З'являються родини анчоусових, скумбрієвих, ставридових. Тут відносно більше пелагічних і прохідних риб, у той час як на півночі більше придонних і донних риб.

Балтійське море відносять до бореальної області. Воно відносно замкнуте й опріснене, його іхтіофауна складається з морських і прісноводних бореальних форм.

У західній, більш солоній частині Балтійського моря живуть морська камбала, ліманда й інші морські риби, характерні для сусіднього Північного моря. Кількість видів морських риб швидко зменшується із заходу на схід: у Каттегаті – 75, західній частині Балтійського моря – 30, центральній частині – 26, в Ботнічній і Фінській затоках – 20.

До головних промислових риб Балтійського моря в першу чергу варто віднести салаку, балтійську кільку (шпрот), що забезпечують більше 90% загального вилову, а також лосося, вугра, річкову камбалу.

У найбільш опрісненій Фінській затоці зустрічається 69 видів риб, з них 30 морських, 10 прохідних, 27 прісноводних і 2 різноводних.

Арктичним реліктом, що зберігся від холодноводної у минулому іхтіофауни Балтики, є чотирирогий бичок-підкамінщик. Ендемічні такі підвиди, як салака, балтійська тріска, балтійська кілька, балтійська камбала.

У Чорному й Азовському морях живе близько 180 видів і підвидів риб. У Чорному морі налічується 112 вселенців із Середземного моря: анчоуси (хамса), кефаль, скумбрія, ставрида, пеламіда, камбалові та ін., у той час як до реліктових відносять 31 вид (підвид), серед яких оселедець роду *Alosa*, бички та ін. Налічується 37 видів і підвидів прісноводних риб, що живуть у слабосолоному Азовському морі.

Каспійське і Аральське моря відокремилися від Чорного до з'єднання останнього із Середземним морем, що, в сполученні із чергуванням у минулому їх опріснень, призвело до значного збідніння іхтіофауни, до складу якої в Каспійському морі входять близько 100 видів, в Аральському – 20 видів.

До основних промислових риб Каспійського моря варто віднести каспійську кільку (більше 80% вилову), воблу, ляща, сазана, кутума, судака, білугу, осетра, севрюгу. В Аральському морі найбільше промислове значення мають лящ, сазан, вобла й білизна.

Бореальна далекосхідна область. Берингове море, розташоване в північній частині Тихого океану, з'єднується вузькою Беринговою протокою із басейном Північного Льодовитого океану й широко стикується з тихоокеанськими водами глибокими протоками Алеутських островів. Іхтіофауна представлена 297 видами й 11 підвидами, значно збіднена (60 видів) у північній частині. Характерні такі риби, як терпуга, камбала, морський окунь, палтус, вугільна риба та ін.; зустрічаються арктичні види, вихідці із Чукотського моря: полярна тріска, чотирирогий лабрадорський бичок.

Найбільше промислове значення мають минтай, камбала, морські окуні, лососеві, тріска, вахня, терпуги.

В Охотському морі живе 276 видів риб, з них 50 глибоководних, в основному ендеміків. Багато видів мають подібні форми в Японському (124 види) і Беринговому (112 видів) морях. Особливо представлені підкамінщики (50 видів), пінагор, бельдога, камбала. Основними промисловими рибами є минтай, оселедець, камбала, лосось і тріска.

Японське море провального походження, відділене від океанічного басейну мілководними протоками, чим пояснюється досить бідна глибоководна іхтіофауна. Вона в основному бореального типу, але для південних районів характерні представники субтропічної фауни (летюча риба, вітрильник, молот-риба). Відомо близько 600 видів, що входять майже в усі ряди костистих морських риб. Значні сезонні температурні коливання й більша широтна довжина пояснюють наявність у складі іхтіофауни як холодолюбних (оселедець, минтай, навага та ін.) так і теплолюбних (сардина-івасі, шабля-риба, тунець і ін.) форм. Зокрема, теплолюбні тунці (окунеподібні), які розповсюджені в

субтропічній зоні, в теплий час року заходять у бореальну зону (рис. 139а). Серед окуневих є риби, які перебувають у різних зоогеографічних областях, наприклад, морський півень (жовта тригла) (рис. 139б).

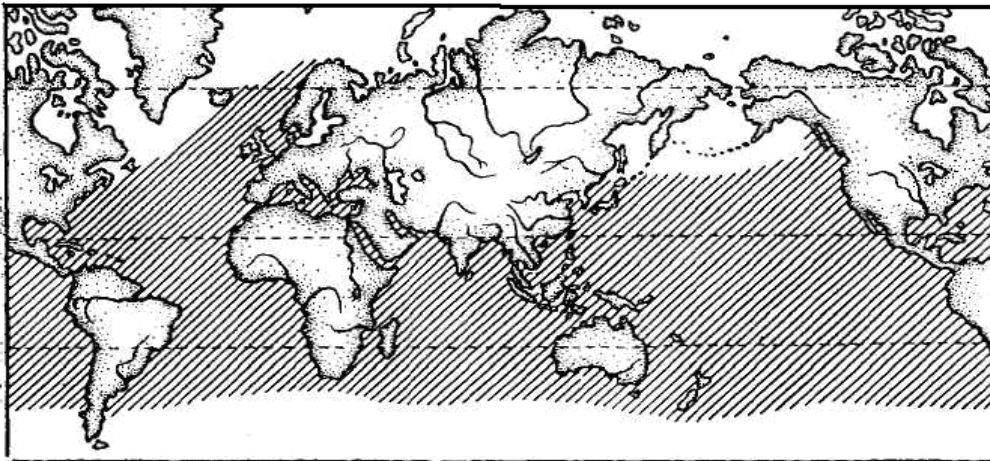
Нотальна область. Для цієї області помірних вод південної півкулі характерна добре виражена зміна сезонів протягом року. Видова розмаїтість тут менша, ніж у бореальній області, через менші площу, довжину шельфів та розмаїтість умов перебування. Відносна перевага відкритих морських районів сприяє великій розмаїтості глибоководних форм. Основні й найбільш різноманітні у видовому відношенні родини: Nototheniidae, значення має анчоус – *Engraulis ringens jenyns*.

Тропічна (і субтропічна) область. Вона складається з екваторіальної й субтропічної підобластей, відрізняється високими й відносно постійними температурами води, що звичайно коливаються від +20°C до +28°C. Солоність складає 34-36 ‰. Досить істотне розходження (температурне й щільнісне) між поверхневими й підповерхневими шарами води. Течії звичайно мають широтний напрямок зі сходу на захід або із заходу на схід.

Тропічна область характеризується винятково великою розмаїтістю іхтіофауни, форм і забарвлення її видів. Тут головним чином у межах Індійського й Тихого океанів, збереглися представники найдавнішої іхтіофауни й насамперед акули і скати. Особливо неповторні, гарні, яскраві за забарвленням й різноманітні за кількістю видів, окунеподібні коралових островів.

У літторальній зоні численні бичкові здатні виповзати на сушу, своєрідні риби-чотириглазки. Широко представлені літаючі риби, вугреподібні (близько 20 родин) і багато пелагічних риб: оселедцеві, анчоусові, ставридові, скумбрієві. Немає риб родин Cottidae, Zoarcidae і майже немає представників Gadidae.

Багато морських форм пристосувалися до життя в прісних водах: серед них річкові скати-хвостокіли в Амазонці, акули в Тигрі і Євфраті. Серед тропічних риб найбільш часто зустрічаються отруйні.



а



Рис. 139. Области поширення морських та океанічних окуневих риб:
А – тунця; Б – морського півня (жовта тригла)

(за Марті Ю. Ю., 1980; Парінім М. В., 1988 р.)

Поширення глибоководних риб. Глибоководні риби, тобто ті, що існують глибше 200 м, налічують близько 2 тис. видів, що відносяться до 80 родин (з 495). Глибоководних риб розділяють на 2 групи:

1) *істинно глибоководні (давньоглибоководні)* – мають спеціальні пристосування для життя на глибинах: органи світіння, телескопічні очі і т.д., мешканці великих глибин (оселедцеподібні, вугреподібні тріскоподібні);

2) *шельфоглибоководні (повторноглибоководні)* – не мають спеціальних пристосувань для життя на глибинах, зустрічаються в основному в межах материкового схилу, не опускаються на глибини (окунеподібні, камбалоподібні). Глибоководна фауна кількісно найбільш багата у верхніх шарах батіалі (від 200 до 3000 м), із глибиною забезпеченість їжею знижується й зменшується загальна біомаса риб.

Давньоглибоководні риби мають спеціальні пристосування для життя на глибинах – органи світіння, сильно розвинений орган бічної лінії, телескопічний (або скорочений) орган зору. Забарвлення в основному чорне або темно-коричневе, іноді тіло взагалі не пігментоване. Кістки скелету збіднені на солі кальцію. Різко виражений статевий диморфізм. Давньоглибоководні риби зустрічаються серед оселедцеподібних, вугреподібних і тріскоподібних.

Повторноглибоководні риби мають невластиву високу спеціалізацію для життя на глибинах, а за своїм походженням вони є еволюційними гілками прибережних шельфових форм. Зустрічаються в основному в межах схилу, не опускаючись на глибини. Повторноглибоководні є серед окунеподібних і камбалоподібних. До них належать риби родин Liparidae, Moridae, Brotulidae.

Умови життя на великих глибинах досить своєрідні й характеризуються відсутністю світла, повільними рухами води, значно більшим тиском, низькими малозмінними температурами води, стійкими солоністю й газовим режимом і т.д. Вивчення глибоководної іхтіофауни є технічно складним процесом, його історія нараховує близько 100 років, і ступінь вивченості на сьогодні невеликий.

Глибоководна іхтіофауна досить різноманітна й складається із планктофагів, хижих і бентосоїдних риб. Найбільш чисельні серед планктофагів риби родин: світні анчоуси – *Myctophidae*, батілагові – *Bahtylagidae*. Представники родини ящероголових – *Synodontidae* ведуть донний спосіб життя. До бентосоїдних глибоководних риб належить родина довгохвості – *Macrouridae*, а до глибоководних хижаків – алепізавр (*Alepisaurus* sp.), великорот – *Eurypharynx pelecanoides* Vail., що відноситься до ряду *Saccopharyngiformes*.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Назвіть основні фактори, які зумовлюють розповсюдження риб.
2. Наведіть загальні закономірності розповсюдження риб у водоймах світу.
3. Що таке амфібореальне і біполярне розповсюдження риб, приклади?
4. Назвіть основні зони широтного розподілу морської іхтіофауни.
5. Назвіть основні зоогеографічні зони поширення риб.
6. Назвіть основних риб – представників зоогеографічних зон.
7. Охарактеризуйте поширення глибоководних риб.

3.2. Поширення прісноводних рибоподібних і риб

Умови розподілу риб у морях і океанах відмінні від умов розселення риб на континентах, тобто прісноводних риб. На континентах особливо істотне значення мають механічні перешкоди – гірські ланцюги, пустелі, довжина суші між водоймами і т.д.

У континентальних водоймах велике значення в розподілі іхтіофауни має течія води. Верхів'я річок, зазвичай, населені реофільними видами, пристосованими до перебування у швидкому потоці води (форель, гольян, підкамінщик), у нижніх ділянках з повільною течією живуть озерно-річкові види (лящ, окунь, судак та ін.), в естуарних ділянках річок, окрім прісноводних, зустрічаються солонувато-водні риби (річкова камбала, бички, колючка та ін.). В іхтіофауні річок істотну роль відіграють прохідні риби (лосось та ін.).

Окремі екологічні групи прісноводних риб об'єднані у фауністичні комплекси (Додаток 3.2.1). *Фауністичні комплекси* – група видів прісноводних риб, зв'язаних між собою спільністю географічного походження (зони), до абіотичних і біотичних умов якої вони пристосувались (за Нікольським Г. В., 1980 р.):

Фауністичні комплекси:

- | | |
|----------------------------------|--------------------|
| 1. Бореальний передгірський | харіус, гольян |
| 2. Бореальний рівнинний | щука, карась |
| 3. Арктичний прісноводний | сиг, лосось |
| 4. Понтокаспійський прісноводний | лящ, білизна |
| 5. Третинний рівнинний | сазан, в'юн |
| 6. Передньо-Азіатський | храмуля, бистрянкa |
| 7. Нагірно-Азіатський | осман, маринка |
| 8. Туркестанський | голець, лопатонос |
| 9. Індоеафриканський | змієголов |
| 10. Китайський | амур, верхогляд |

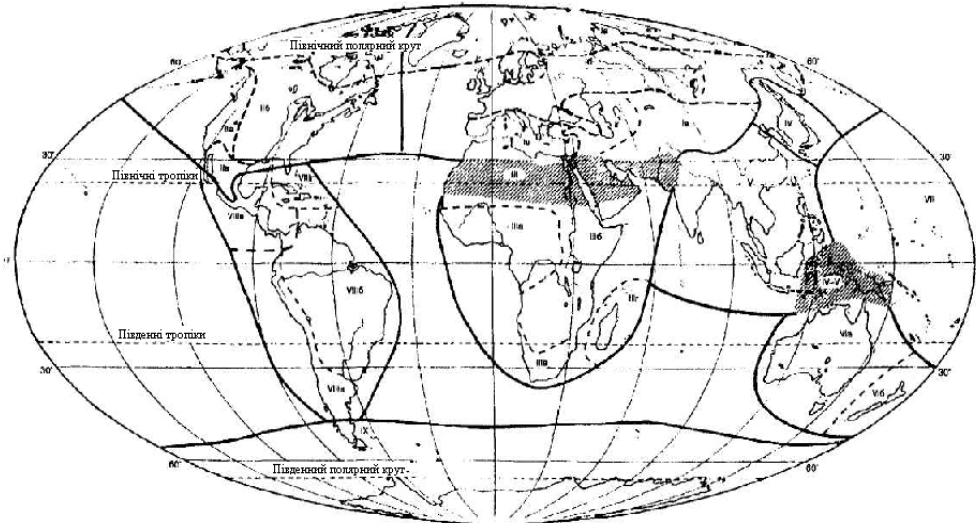
Закономірності розподілу риб у великих озерах схожі з такими в морях (донні, пелагічні та інші види), в озерах відсутня глибоководна іхтіофауна (виключення складає оз. Байкал).

Прісноводна іхтіофауна розділена на зоогеографічні області, що значно відрізняються за складом іхтіофауни. Існують 9 зоогеографічних областей і 19 підобластей поширення прісноводних риб (рис. 140):

- 1) Палеарктична (Євразія), 6 підобластей;
- 2) **Неоарктична** (Північна Америка), 3 підобласті;
- 3) Амурська;
- 4) Китайсько-Індійська (Сино-Індійська);
- 5) Африканська (Ефіопська), 4 підобласті;
- 6) Австралійська, 2 підобласті;

- 7) Полінезійська;
- 8) Південноамериканська, 4 підобласті;
- 9) Антарктична.

Рис. 140. Схема зоогеографічного районування материків (штрихуванням позначені



перехідні зони, належність яких суперечлива):

- I – **Палеарктична** область, включає такі підобласті: а – Циркумарктичну; б – Євро-Сибірську; в – Середземноморську; г – Арало-Каспійську; д – Байкальську; є – Нагірно-Азіатську. II – **Неоарктична** область, включає такі підобласті: а – Західно-Американську; б – Східно-Американську; в – Сонорську. III – Африканська область, включає такі підобласті: а – Західно-Африканську; б – Східно-Африканську; в – Південно-Африканську; г – Мадагаскарську. IV – Амурська область. V – Китайсько-Індійська область. VI – Австралійська область, включає такі підобласті: а – Австралійську; б – Новозеландську. VII – Полінезійська область. VIII – **Південноамериканська** область включає такі підобласті: а – Чилійсько-Патагонську; б – Бразильську; в – **Центральноамериканську**; г – Антильську. IX – Антарктична область (за Микулиним О. Є., 2003 р.)

Палеарктична область (до неї входять акваторії територій Росії, України, інших держав Європи тощо). Вона ділиться на 6 підобластей: Циркумарктичну (Циркумпольну), Євро-Сибірську, Байкальську, Середземноморську, Арало-Каспійську і Нагірно-Азіатську. Палеарктична область охоплює водойми всієї Європи, невеликої ділянки Північної Африки, Азії до півночі від Гімалаїв і Амуру.

Для цієї області характерні такі таксони (родина, роди та види) рибоподібних і риб: лососеві – Salmonidae, харіусові – Thymalidae, щукові – Esocidae, окуневі – Percidae, осетрові – Acipenseridae; лопатоноси – Scaphirhynchus, підкамінщики – Cottus, прохідні річкові міноги – Lampetra, морські міноги – Petromyzon; миньок – Lota lota (L.).

Циркумарктична область ділиться на 2 провінції: *льодовитоморська* (включає водойми Шотландії, Південної Норвегії, Ісландії, Гренландії, півночі європейської частини Росії, значних просторів Сибіру) і *тихоокеанська* (представлена водоймами Анадира, Охотського сухопутного району і Камчатки).

Вона бідна ендемічними формами: є тільки один вид (чорна риба) – *Dallia pectoralis* Bean., що живе на Чукотці й Алясці. Відмінною рисою під області є перевага риб із родини лососевих і, особливо, представників роду сівгів, що мають важливе промислове значення. Зовсім мало риб із родини корошових і немає сошових. Представники роду лососів живуть у європейській та далеосхідній (Камчатка) частинах підзони, але відсутні в Сибіру (Сибірський округ).

Байкальська підобласть включає лише акваторію оз. Байкал. Територія підобласті відносно невелика, але дуже своєрідна за складом іхтіофауни. Найбільш глибоководне у світі озеро збереглося ще з третинного періоду.

Іхтіофауна складається в основному із ендемічних представників. У Байкалі існує 40 видів риб, із яких більше половини ендеміки, характерні тільки для цього озера. Ендемічні 2 родини. Наприклад, голом'янки – *Comphoridae* (з 8 родами). Із промислових риб ендемічний підвид байкальського омуля (родина *Cottocomphoridae*) *Coregonus autumnalis* Georg., що має істотне промислове значення.

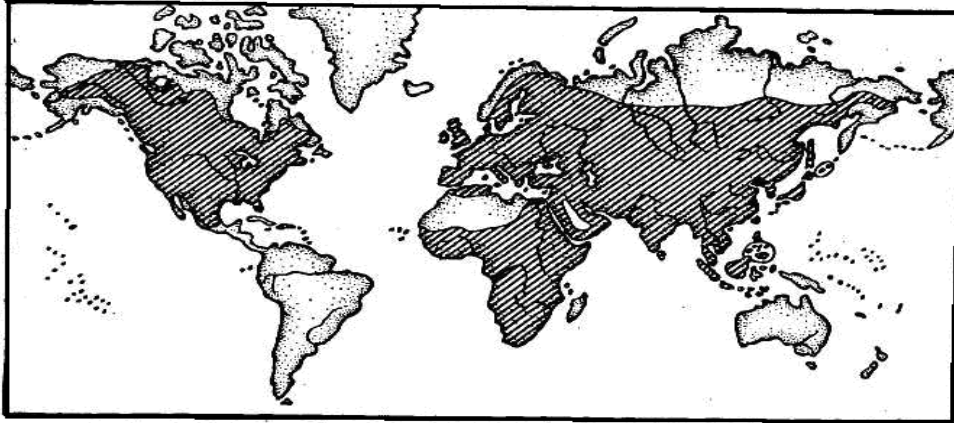
Євро-Сибірська підобласть включає дві провінції: Балтійську і власне *Євро-Сибірську*.

Балтійська провінція включає басейни річок Балтійського моря й за складом іхтіофауни є перехідною від Циркумарктичної до Середземноморської підобластей. Іхтіофауна цієї провінції небагата, у ній представлені лососеві (сиги, палія), корошові (лящ, жерех, вусач, плітка), щукові, харіусові, підкамінщики.

Середземноморська підобласть займає акваторію всієї Європи на південь від Циркумарктичної підобласті, північної частини Африки, значної території Туреччини й Ірану, басейни рік Чорного і Азовського морів.

Для цієї підобласті характерна перевага корошових (рис. 141а). Лососеві представлені слабо, що відрізняє її від попередньої. Велика кількість риб з ендемічних родів (32 роди), наприклад каспійсько-чорноморські оселедці – *Alosa*, тюльки – *Clupeonella*, білизна – *Aspius*, чехоня – *Pelecus*, підуст – *Chondrostoma* та ін.

Цікаво відзначити риси подібності середземноморської підобласті і міссісіпської **Неоарктичної** області Північної Америки. Так, басейни річок Дунаю, Волги, Міссісіпі мають загальні види: щука, окунь, миньок. Середземноморська підзона ділиться на 6 провінцій.



а



б



в

Рис. 141. Области поширення прісноводних риб:

а – коропових б – окуневих (окунь, судак); в – вугрових (прохідний прісноводний вугор) (за Микулиним О. Є., 2003 р.)

Понто-Азовська провінція включає басейни рік Чорного і Азовського, морів. У ній багато риб ендемічних родів (13), в тому числі: тюльки – *Clupeonella*, перкаріни – *Percarina*, бички-пуголовки – *Ventophyllus*. Тут широко представлені осетрові, багато плітки (вобла, тараня), судаків, бичків.

Льодовикова епоха відтіснила на південь у цю провінцію багато видів риб, що вимерли в північних районах (умбра, в'юн). У Чорноморському окрузі цієї провінції є ендеміки – дунайський лосось, йорж-носар, чоп.

Арало-Каспійська підобласть включає басейни річок Каспійського і Аральського морів. За походження іхтіофауна близька до середземно-морської.

У каспійському окрузі ендемічними є рід каспійські міноги. Порівняно з іншими округами тут численні осетрові, оселедці роду *Alosa*. Як у морі, так і в пониззях річок, живе збіднена фауна Каспійського моря. Основні промислові риби: лящ, сазан, вобла, шема, вусач.

В Аральському окрузі (басейн Аральського моря) є 3 види лжеплатонів – *Pseudoscaphirhynchus*, які близькі до роду лопатонів – *Scaphirhynchus* із р. Міссісіпі. В Аральському морі відсутні бички, морські голки, немає оселедцевих (в 1953 р. була завезена салака).

Нагірно-азіатська підобласть охоплює внутрішні водні басейни центральної Азії й верхів'я великих річок: Амудар'ї, Сирдар'ї, Інду, Гангу та ін.

Іхтіофауна бідна. Характерна наявність маринок – *Schizothorax*, османів – *Diptychus*, достатньо видів роду гольців – *Nemachilus*.

У балхашській провінції промислове значення мають ендемічні види: балхашська маринка – *Schizothorax argentatus* Kessl, балхашський окунь – *Percascherenki* Kessl. Чисельний сазан (проникнув випадково на початку ХХ ст.) успішно акліматизовані судак і сом.

Неоарктична область (охоплює водойми території Північної Америки). Вона ділиться на 3 підобласті: Західно-Американську, Східно-Американську і Сонорську, до складу яких входить низка провінцій, зокрема *Міссісіпська* і *Колорадська*.

У цій області живе близько 700 видів риб. Є загальні родини з Палеоарктичною областю: чукучанові – *Catostomidae*, коропові – *Cyprinidae*, щукові – *Esocidae*, окуневі – *Percidae*, вугреві – *Anguillidae*, осетрові – *Acipenseridae* (рис. 141б,в). У цій області багато видів риб з ендемічних родин: панцирні щуки – *Lepidosteidae*, мультні риби – *Amiidae*, перкопсові – *Percopsidae*, печерні коропозубі – *Amblyopsidae*, луноглазі – *Hiodontidae*.

Амурська область. За складом іхтіофауни вона займає перехідне положення між Палеоарктичною і Китайсько-Індійською областями. До неї входить басейн річки Амуру й близьких до нього інших річок, а також водойми Кореї, Сахаліну і Японії.

Для іхтіофауни характерне сполучення сибірських і південних форм. В Амурі живуть 85 видів риб. З північних форм зустрічаються тихоокеанські лососі, деякі сиби, харіуси, миньок, з південних – зміголов, жовтощок, товстолобик, китайський окунь, амурі. З ендемічних видів для Амуру характерні калуга, амурський осетер, амурська щука, сом Солдатова.

Китайсько-Індійська область включає водойми півдня Азії, Китаю, Індії, Цейлону, Індокитаю, островів малайського архіпелагу.

За складом іхтіофауна близька до Африканської області. Характерне багатство видів сомоподібних і короноподібних. Багато ендемічних сомів, коропових, щіпавок. Найпоширенішою є родина коропових.

Африканська (Ефіопська) область охоплює водойми Африки, крім самої північної частини. До її складу входять 4 підобласті: *Західно-Африканська*, *Східно-Африканська*, *Південно-Африканська* і *Мадагаскарська*.

Іхтіофауна Африки надзвичайно багата, включає 2510 видів. Багато ендемічних видів риб (з 46 відомих родин 16 – ендеміки). Для більшості ендемічних родин, за винятком родини Mormyridae, характерна невелика кількість представників. Самі чисельні родини: Cichlidae, Characinidae, Cyprinidae, Bagridae, Mormyridae та ін. У прісних водах Африки зустрічаються морські форми: скат-хвостокол, морські язики. Характерні для зони такі унікальні за значенням ендеміки, як дводишні риби – Protopterus, багатопері – Polypterus і Calamoichthys, електричний сом та ін.

Австралійська область включає водойми Австралії, Нової Зеландії, Тасманії, складається із 2 підобластей: *Австралійської* та *Новозеландської*.

Дуже мало прісноводних риб. Характерними є прісноводні дводишні риби – Neoceratodus forsteri Kriffт і кістковоязичні – Scleropages із ряду оселедцеподібних. Інші риби зв'язані своїм походженням з морем: родини Melanotaeniidae, Alabetidae, Plotosidae. Дуже різноманітною є іхтіофауна галаксієвих риб – Galaxiidae.

Південноамериканська область. Вона охоплює прісні водойми Південної Америки. До її складу відносять 4 підобласті: *Чилійсько-Патагонську*, *Бразильську*, *Центральноамериканську* і *Антільську*.

Іхтіофауна багата й своєрідна. Чисельні сомові – Siluridae, кістковоязичні – Osteoglossidae, харацинові – Characinidae, коропозубі – Cyprinodontidae, електричні вугрі – Gymnotidae, дводишні – Lepidosirenidae та ін. У Південній Америці, як і в Австралії, відсутні коропові риби (рис.141а).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які існують іхтіогеографічні області розповсюдження прісноводних риб?
2. Що таке фауністичні комплекси і які з них ви знаєте?
3. Дайте визначення та охарактеризуйте структуру фауністичних комплексів риб.
4. Охарактеризуйте поширення прісноводних коропових риб.
5. Охарактеризуйте поширення прісноводних окуневих риб.
6. Охарактеризуйте поширення прісноводних вугрових риб.

3.3. Поширення рибоподібних і риб у водоймах України

Водойми України та їх рибне населення. Територія України багата на різноманітні водойми. З іншого боку, Україна має велику кількість водойм, придатних для вирощування і вилову значної кількості риби – більше 2,6 млн га (табл. 40).

Таблиця 40

Загальний фонд рибогосподарських водних об'єктів України, тис. га

№ з/п	Категорія водойм	Показник
1.	Стави, тис. га	214,4
2.	Водосховища, тис. га	733,6
3.	Лимани, тис. га	335,0
У тому числі південні лимани		
Одеської, Миколаївської і Херсонської областей:		
	прісні, тис. га	140,8
	солоні, тис. га	143,7
4.	Озера, тис. га	214,1
5.	Затоки морів, тис. га	1 136,6
Всього площа водойм		2 633,7
6.	Річки (довжиною понад 10 км), тис. км	100,7

Моря. На півдні її омивають води Чорного та Азовського морів. В них впадає переважна кількість річок, більшість з яких відноситься саме до басейнів Чорного та Азовського морів і тільки 4% – до басейну Балтійського моря.

Для вирощування і вилову риби можуть бути використані численні внутрішні водойми України. Серед внутрішніх водойм, площа яких перевищує 1 млн га, водосховища складають 797 тис. га водних площ (рис. 142).

Річки. Україною протікає майже 3 тис. річок довжиною від 10 км і більше, загальна довжина яких перевищує 90 тис. км; 115 річок мають довжину понад 100 км.

Річкова сітка України складається із річок басейну Дніпра, Дунаю, Дністра, Південного Бугу, Сіверського Дінця, Західного Бугу, річок чорноморського та азовського прибережжя. Більшість їх тече з півночі на південь, лише деякі – з півдня на північ.

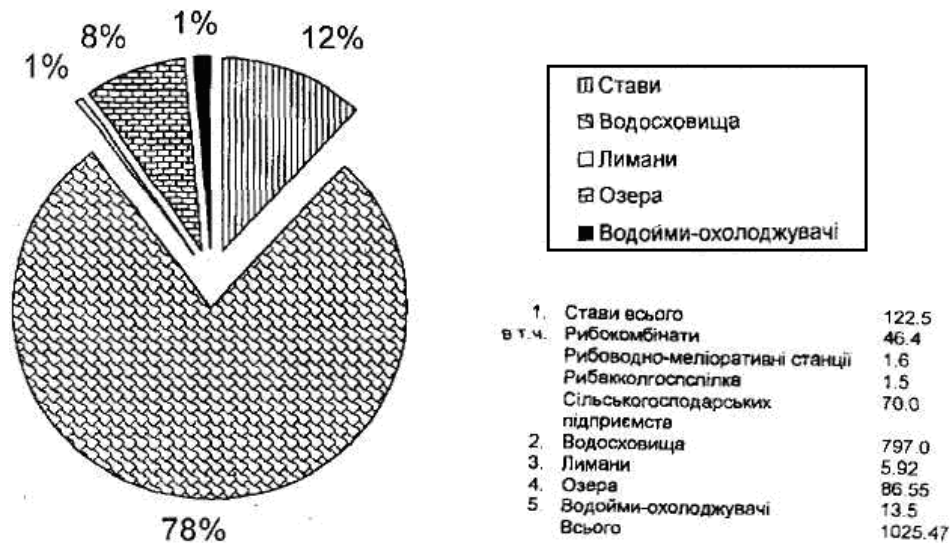


Рис.142. Наявність водного фонду України, який використовується для вирощування і вилову риби, тис. га (за Гринжєвським М. В., 1998 р.)

Напрямок течії малих річок залежить від місцевих умов, переважно від рельєфу; вони течуть у різних напрямках.

Найбільш густа річкова сітка у горах і височинах, менша – у низинних місцях; наприклад, у Карпатах вона становить до 1,10 км/км², у Донбасі – до 0,05 км/км², у деяких районах півдня України ступінь розвитку річкової сітки знижується до нуля / яйли Криму, межиріччя Дніпра та Молочної/; незначний розвиток її спостерігається у нижній течії Десни, у верхніх течіях Остра, Трубіжа, Супою.

Залежно від місцевих умов розрізняють три типи річок:

1) *річки розчленованих рівнин* є найпоширенішими, до них належать притоки Дніпра, Сіверського Дінця, Південного Бугу, більшість лівобережних приток Дністра і річки степової зони. Вони характеризуються широкими долинами, пологими схилами (кути падіння складають 1-10 м/км), поступовим зниженням з просуванням до їх гирлових ділянок. Швидкість їх течії не перевищує 0,2-0,5 м/с, збільшуючись під час повені до 1 м/с і більше.

2) *річки гірського типу* – витoki яких знаходяться у Карпатах (притоки Тиси, верхньої течії Дністра та його правобережних приток, верхів'я Пруту та Серету) і річки в Кримських горах. Долини цих річок вузькі, з критими схилами, кути падіння досягають 60-70 м/км у верхів'ях, знижуючись до 5-10 м/км у пониззях. Їх русла вузькі: у верхів'ях не більше 10-20 м, у нижній течії розширюються до 100 м, швидкість течії води становить 1-2 м/с, під час повені вона зростає у 2-3 рази. В той час, як річки Криму пересихають на тривалий період або переходять у підземні потоки, річки Карпат пересихають рідко і на короткий термін часу.

3) річки Поліської низини мають незначні кути падіння (до 1 м/км), із широкими, слабо розчленованими долинами, у їх басейнах багато заболочених місць (притоки Прип'яті).

Більшість річок використовуються комплексно. Переважаючим видом використання є водопостачання, у зв'язку з чим на багатьох річках споруджені водосховища, від яких беруть початок канали.

Найбільші річки мають транспортне значення; воно організоване на Дніпрі, Десні, Прип'яті, Дністрі, Стирі, Горині, Снові, Сеймі, Сіверському Дінці і у пониззях деяких інших річок. Багато річок використовують для одержання електроенергії, у зв'язку з чим їх русла перегороджують греблями, через що природний вигляд багатьох річок змінився і продовжує змінюватись.

Озера. На території України більше 3 тисяч природних озер, загальна площа яких перевищує 2 тис. км² (рис. 143).

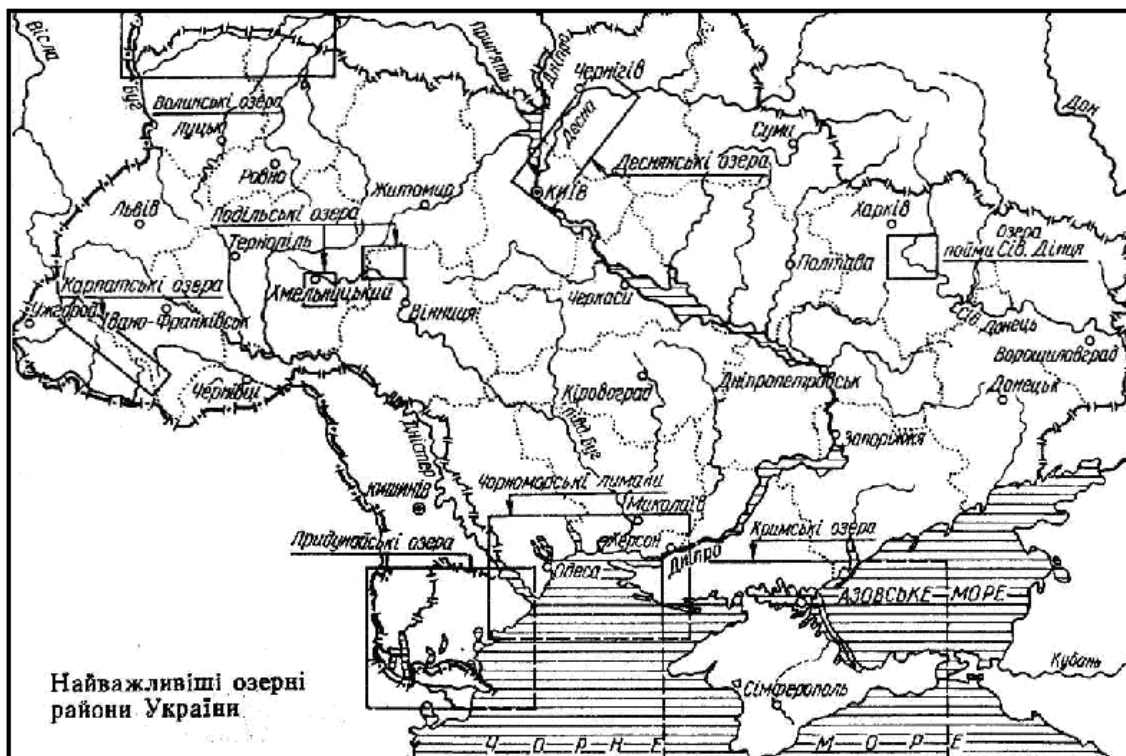


Рис.143. Найважливіші озерні райони України, в яких відбувається вилов риби

Невеликі озера є у заплавах більшості річок. Багато великих озер і закритих лиманів знаходиться вздовж берегів Чорного та Азовського морів, води яких характеризуються підвищеною солоністю. Значна кількість озер розміщена у плавнях Дунаю, а також у північній частині країни.

Водосховища. На території України знаходиться понад 22 тис. штучних водойм (водосховищ, ставів), площа яких перевищує 7 тис. км². Особливо багато водосховищ побудовано у басейнах Росі, Південного Бугу, Тясмина, Супою, лівобережних приток Дніпра і на річках Донбасу.

Болота. Заболочених територій особливо багато на територіях Ровенської, Волинської, та Чернігівської областей, менше їх у Одеській, Полтавській, Житомирській та Київській областях; значні площі боліт осушені. Вплив господарської діяльності людини все яскравіше виявляється на всіх типах водойм, починаючи з боліт і закінчуючи морями.

Еколого-географічна характеристика рибного населення водойм України. Територія України охоплює південно-західну частину Східноєвропейської рівнини, де у напрямку з півночі на південь змінюються одна за другою зони мішаних лісів, лісостепу і степу, закінчуючись азовсько-чорноморським узбережжям.

У гірських системах Карпат і Криму зональність порушується, приймаючи вертикальний характер.

У кожній із зазначених ландшафтно-географічних зон сформовані певні типи водойм, але головними з них є річки, найбільші з яких, пройшовши через всі зони чи їх частину, зберігаючи той же напрям, що і зони, вливають свої води у Чорне та Азовське моря. Ландшафтно-географічна зональність накладає свій відбиток на розподіл риб, який обумовлений спільністю кліматичних умов, швидкістю течії річок, солоністю води у зонах контакту річкових і морських екосистем.

Різний характер водойм і окремих їх ділянок позначається на специфіці іхтіофауни, яка населяє ці водойми. Деякі види риб часто зустрічаються в одному басейні, відсутні в іншому, у одних річках загальні для них види чисельні, у інших – рідкісні.

Різноманіття екологічних груп видів риб має значні відмінності на різних ділянках річки: гірська частина – форель, маринка, голец; передгірська частина – харіус, гольян, бабць; рівнинна частина – вусач, в'язь, сом; нижня частина – плітка, окунь, ляц; естуарна частина – камбала, атеріна, бички (рис. 144).

Так, у верхніх ділянках басейну Дніпра і Південного Бугу виявляється не більше 40 видів, у нижніх – близько 100 із 112 видів, характерних для цих басейнів. Така ж кількість видів зустрічається і в басейні Дністра. Трохи більше їх у басейні Дунаю, але значно менше у річках північно-західної частини Азовського моря і Криму. Допускається, що можливими "центрами" видоутворення риб у Каспійсько-Чорноморському басейні були і залишаються нижні ділянки Дністра, Південного Бугу і Дніпра.

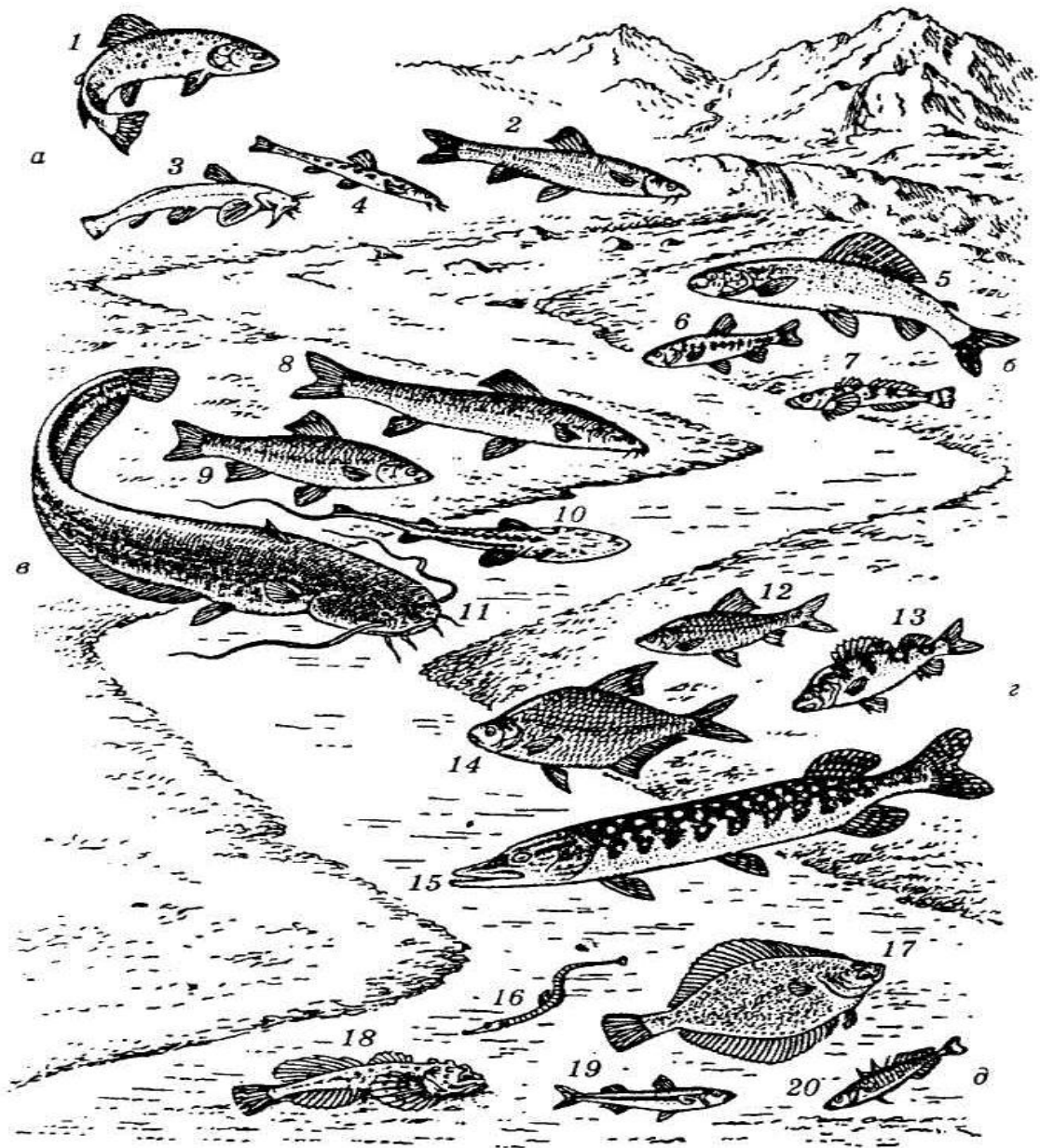


Рис.144. Різноманіття екологічних груп видів риб на різних ділянках річки:

а – риби гірської частини річки (1 – форель, 2 – маринка, 3 – туркестанський сомик, 4 – голец); *б* – риби передгір'я (5 – харіус, 6 – гольян, 7 – бабця-головач); *в* – риби рівнинної частини (8 – вусач, 9 – в'язь, 10 – лопатоніс, 11 – сом звичайний); *г* – риби нижньої течії (12 – плітка, 13 – окунь звичайний, 14 – лящ, 15 – щука); *д* – риби естуаріїв (16 – мала голка-трубка, 17 – камбала річкова, 18 – бичок-гонець, 19 – атерина чорноморська, 20 – колючка триголкова) (за Романенком В. Д., 2001 р.)

Різні ніші кожної водойми, які відрізняються одна від одної умовами існування, займають певні групи або фауністичні комплекси риб. Найчіткіше

вони виявляються у гірських районах і контактних зонах прісних і морських вод.

Рибне населення річок України розділяють на три основні фауністичні комплекси:

- гірський (охоплює верхні течії річок до висоти 450-500 м над рівнем моря. У гірських ділянках рік основу рибного населення складають холодолюбні види, які живуть у текучих водах. Такими рибами є форель струмкова, харіус європейський, миньок, голян, щіпавка, бабець. Вони, як правило, не виходять за межі гірських зон. Переважають, як за чисельністю, так і за поширенням форель струмкова, голян і бабець;

- передгірський, який займає середні течії рік до висоти у межах 200-500 м над рівнем моря. Основу передгірського фауністичного комплексу становлять теплолюбні види, які живуть у проточних водах: підуст, марена, вирезуб, головень, голець, білизна, пічкур, рибець, гірчак, чоп великий, чоп малий, йорж звичайний, бичок пісочник та ін.;

- рівнинний, що включає нижні течії рік до висоти 200-250 м над рівнем моря. Рівнинний комплекс складають види, що живуть як у стоячих, так і в слабо текучих водах. З них необхідно зазначити щуку, коропа, ляща, окуня, в'язя, плоскирку, вівсянку, верховодку, чехоню та ін. Тут живуть і риби заплавних водойм – карась, лин, в'юн. У складі цього комплексу переважають риби, які розмножуються в умовах чітко вираженої течії води.

Якщо розглядати поширення риб у річках Карпат, то рівнинний комплекс іхтіофауни найчіткіше представлений у басейні Дністра, де умови для риб сприятливі навіть у верхній течії. У його лівобережні притоки риби рівнинного комплексу проникають інколи до витоків, тоді як у правобережних притоках, витoki яких знаходяться у Карпатах, вони є лише у передгірлових ділянках найбільших приток. У басейнах Прута та Серету, а також Тиси риби рівнинного комплексу зустрічаються тільки у нижніх течіях річок.

Загалом можна дійти висновку, що у складі рибного населення карпатських річок переважають види, які живуть переважно на течії. Так, кількість холодноводних риб у Сереті становить понад 50, у Тисі – понад 40%, а гірських районах басейнів Дністра та Прута – трохи більше 30%, що свідчить про значне збільшення видового складу цих риб у двох зазначених річках.

На склад рибного населення істотний вплив чинить господарська діяльність людини. Так, нераціональне ведення лісотехнічних та гідробудівельних робіт призводить до зміни співвідношення видів у складі рибного населення Карпат і Передкарпаття. Внаслідок акліматизаційних робіт гірський комплекс поповнився такими цінними видами, як форель райдужна. Одночасно сомик карликовий або американський, який самостійно проник у водойми Закарпаття, може негативно вплинути на природне відтворення аборигенних риб цих водойм.

Загалом у водоймах українських Карпат виявлено понад 60 видів і підвидів риб, які відносять до 13 родин. Серед них значно переважають коропові, яких виявлено понад 30 видів; кількість видів в інших родинях зменшується у такій послідовності: окуневі (7), лососеві (6), бичкові (5), в'юнові (4), сомові і бабцьові (по 2), харіусові, щукові, умброві, тріскові та колючкові (по 1).

Дунайським притокам Передкарпаття та Закарпаття (Тиса, Прут, Серет) властиві риби-ендеміки: лосось дунайський, ялець-андруга, йорж смугастий, чоп малий, бабець. Загальними ендеміками цих річок та верхньої і середньої течії Дністра є умбра, чоп великий, пічкур дністровський.

У той же час у басейні Дністра зустрічаються види так званого дніпровського комплексу: вирезуб, носар, марена дніпровська. Це свідчить про те, що склад рибного населення можна розглядати як перехідний від карпатського типу і, що у далекому минулому басейн Дністра був зв'язаний з басейнами Південного Бугу, Дніпра і Дону. У цілому риби Дністра частіше представлені у Дунаї, ніж у басейнах Південного Бугу та Дніпра.

У складі рибного населення Дунаю нараховують 25 родин, що об'єднують 113 видів і підвидів; в українській ділянці цієї річки відомо 20 родин, у складі яких нараховують 84 представників. В останні роки іхтіофауна цього району поповнилась значною кількістю вселенців. Тут звичайними стали сонячний окунь, амур білий, товстолобик білий, товстолобик чорний, чебачок амурський, гібриди товстолобиків, білуги із стерляддю (бестер). У Дунаї найбільша кількість ендеміків, частина яких вже згадувалась. Описаний у 1974 р. новий вид йоржа дунайського не можна визначити таким, бо він виявлений і у басейнах Дніпра (Десна, Канівське та Кременчуцьке водосховища). Рідкісними видами української ділянки Дунаю є шип, осетер, лосось чорноморський, тараня, шемая, клепець, марена, чопи, йоржі, пічкури, міноги.

У басейні Дністра відомо 105 видів і підвидів риб 28 родин; у цьому регіоні немало риб-вселенців: окунь смугастий, амур білий, товстолобик білий, товстолобик строкатий, гібрид останніх двох видів, чебачок амурський, рідше зустрічається гібрид білуги із стерляддю (бестер), амур чорний, піленгас, гольян річковий. Дуже рідкісними у Дністрі стали осетрові, оселедець керченський, анчоус, вирезуб, шемая, синець, деякі бички. Є відомості про те, що у Дністрі з'явився представник амурської фауни – ротан-головешка.

У басейнах Дніпра та Південного Бугу відомо 106 видів і підвидів риб. Новими є амур білий, амур чорний, товстолобик білий, товстолобик строкатий, піленгас, окунь смугастий, чебачок амурський; реальність існування деяких представників (гамбузія, змієголов, сизові) та деяких із названих сумнівна.

На сьогодні у басейнах Дніпра і Південного Бугу, Дністра та української ділянки Дунаю відомо 34 родини, які об'єднують понад 150 видів і підвидів риб та рибоподібних. Багато загальних рис у видовому складі рибного населення є не тільки у названих басейнах, а й у басейнах Азовського моря та Криму, що обумовлено спільністю походження їх тваринного та рослинного світу. Так, у річках Криму виявлено 56 видів, у північно-західній частині Азовського моря – 59, у р. Дон – 72, з яких у Сіверському Дініці зустрічається близько 40.

Видовий склад риб водойм України змінюється, починаючи із зони Полісся і закінчуючи ділянками Чорного та Азовського морів, які прилягають до території України. До того ж представники кожного з комплексів займають просторово певні місця, де вони можуть нормально існувати. Порушення природних умов унаслідок гідробудівництва чи інших дій людини, а інколи і природних сил сприяє появі нового середовища і відповідних йому тваринних і рослинних організмів,

тобто їх комплексів. Нерідко над їх структурою природа “працює” протягом тривалих геологічних періодів. Теж саме відбувається і у разі порушення нормального перебігу природних процесів у водоймах, які зазнають докорінної перебудови складної екосистеми. Наприклад, зарегулювання стоку Дніпра і Дністра відповідно греблями Каховської та Дубосарської гідроелектро-станцій призвело до зміни складу і чисельності риб не тільки у водосхо-вищах, що появились вище гребель, а й у пониззях, де переважаючими стали риби рівнинного комплексу і зникли ті з них, які постійно жили у водах із швидкою течією і добре ненасиченою киснем водою.

Відомо, що тепер найбільший стік води у Дніпровсько-Бузькому лимані перемістився з весни на осінньо-зимовий період, коли її втрати на зрошення найменші. Швидкість постування води у море є тим сигналом, який заставляє риб розпочинати переміщення.

Весною високий рівень води сприяє проникненню в озера нижньої течії Дніпра плідників напівпрохідних риб. Після зарегулювання його стоку греблею Каховської ГЕС посилюються коливання рівня води у цих водоймах навіть протягом доби, що негативно вплинуло не тільки на процеси нересту риб, а й на умови розвитку ембріонів у відкладеній ікрі.

Скорочення проточності сприяло відокремленню водойм від загальної водної системи, заростанню, погіршенню кормової бази молоді риб. У разі недостатчі кисню як у літньо-осінній період, так і взимку під крижаним покривом, риби переміщувались із озер у русло, а у відокремлених водоймах відмічались часткові задухи. Одночасно гинули і їх кормові організми.

Це призвело, наприклад, до зникнення верховодки, улови якої до зарегулювання становили 7% від всіх виловлюваних в озерах риб. Одночасно зникли і риби, які вимагають високого вмісту кисню у воді, зокрема: йорж, носар, в'язь, білізна.

Загальна рибопродуктивність озер зменшилась більш ніж на 50%. У той же час різко збільшилась чисельність карася сріблястого. Так, у 1973 р. його вилов становив четверту частину всієї риби, яка тут здобувалася, що перевищувало улов будь-якої іншої риби (без обліку тюльки). Про наявність виключно сприятливих умов для карася сріблястого свідчить приблизно рівна кількість самців і самок у водоймі, тоді як раніше перших було зовсім небагато (на 50-60 самок припадав один самець). Таке зростання чисельності певного виду називають “біологічним вибухом”.

Подібне спостерігалось і у пониззі Дністра, де зміна стоку і його скорочення негативно вплинули на риб, які потребують значного вмісту кисню у воді (бички, йорж), і сприяли різкому зростанню невибагливих до газового режиму і процесу заболочення риб, зокрема в'юна.

Так, у 1965 р. вилов бичків становив 300 т, або понад 35% всього вилову риби у цьому районі. Значні улови були і йоржа. Одночасно в'юн у промислі був відсутній. У 1972 р. вилови в'юна були понад 300 т, що становило понад 41% загального вилову риби. Зниження чисельності риб, які вимагають значного вмісту кисню у воді, зумовлено не посиленням їх промислу в минулому, а погіршенням якості води у пониззі Дністра.

Подібні явища відбуваються і у водосховищах, споруджених на річках: річкові риби, які потребують значного вмісту кисню у воді, швидкої течії, зникають; їх рибне населення складається з видів, які значно менше вимогливі до течії води, вмісту кисню у певних горизонтах водної товщі. Одним із таких видів є тюлька, яка за ланцюгом водосховищ Дніпра піднялась аж до верхнього з них – Київського, і стала промисловими об'єктам. Отже, скорочення і перерозподіл стоку рік викликало різкі гідробіологічні і гідрологічні зміни, що істотно вплинуло на чисельність окремих видів чи їх груп.

Своєрідні умови склались у так званих контактних районах, де зливаються прісні і морські води, тобто у **понизі Дніпра**, Південного Бугу і Дністра (лимани), у понизі Дунаю – зона "ріка-море". У них зустрічаються риби, які ведуть прохідний і напівпрохідний спосіб життя, витримують значні коливання солоності води, або дотримуються тільки морських чи прісних вод. Вище контактних зон розміщені гирлові ділянки річок, куди, крім чисто прісноводних, заходять прохідні та напівпрохідні риби. Природно, що і в тому, і в іншому районі риби утворили комплекси, між представниками яких є поступові переходи і поширені води не рівномірно. У контактних районах спостерігається переходи від суто річкового населення до суто морського – чорноморського.

Перший (прісноводні риби) з таких комплексів включає прісноводні форми, здатні витримувати лише тимчасові осолонення до 4-6‰. Ними є стерлядь, щука, окунь, йорж, чоп, головень, карась, лин, марена, гірчак, умбра, вівсянка, верховодка, в'юн, щіпавка, миньок, окунь сонячний та ін., які не зустрічаються у контактній зоні.

Другий (різноводні або солонуватоводні риби) комплекс включає прісноводні форми, які живуть у зоні солонуватої води (6-8‰), але можуть постійно жити у прісних водах. Це переважно напівпрохідні риби: тараня, лящ, рибець, судак, чехоня, частково плоскирка, тюлька, деякі оселедці.

Третій (морські риби) комплекс об'єднує деяких мешканців Чорного моря, які здатні витримувати різкі коливання солоності води – від прісної до 16-18‰. Це прохідні та морські риби: атерина, деякі оселедці, осетрові (білуга, осетер, севрюга), вугор, окунь смугастий, піленгас, деякі бички, лосось чорноморський та ін. Вони періодично тягнуться до прісних вод, інколи можуть утворювати там значні концентрації.

У пригирловому узмор'ї північно-західної частини Чорного моря підмічено понад 110 видів і підвидів риб, з яких понад 20 постійно живуть у цьому водному просторі; прісноводні види зустрічаються тут випадково. Більшість морських риб відносять до теплолюбних, у зв'язку з чим на зиму вони переміщуються у тепліші райони моря або залишають його води повністю.

Нарешті варто зазначити, що із представників рибного населення, які живуть у прісних водах України, є:

- поширені, які освоюють найбільші простори, білуга, севрюга, осетри, тюлька, плітка, головень, білизна, вівсянка, лин, верховодка, пічкури, марени, рибці, плоскирка, лящ, чехоня, карась, короп, щіпавка, сом, йорж звичайний, окунь, судак, деякі бички та ін.;

- рідкісні, хоча й поширені на значній території, білуга чорноморська, лосось дунайський, харіус європейський, вирезуб, ялець Данилевського, ялець-андруга, пічкур дунайський довговусий, марена дніпровська, марена кримська, шемая дунайська, рибець малий, судак морський, чоп великий, чоп малий, йорж донський (носар), йорж смугастий. Всі вони занесенні до «Червоної книги України» (1994), а тому потребують особливої уваги не лише з боку громадськості, а й державних установ.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Охарактеризуйте водойми України та склад іхтіофауни.
2. Назвіть основні зони поширення риб України і їх типових представників.
3. Які фауністичні комплекси риб є в Україні, їх представники?
4. Охарактеризуйте іхтіофауну басейнів великих річок України.
5. Назвіть комплекси іхтіофауни контактних зон України.

3.4. Біологічні інвазії – як поширення рибоподібних і риб

Розселення та переселення рибоподібних і риб здійснювалось завжди переважно в країнах з теплим кліматом. На сьогодні іхтіофауна внутрішніх водойм деяких країн світу на 30-40% складається з переселенців. Роботи щодо вселення нових видів риб, зазвичай, були спрямовані на розширення ареалів цінних видів риб, підвищення промислової продуктивності водойм.

Інтродукція, інтервенція та інвазія риб. *Інтродукція.* З метою збереження і збільшення запасів цінних видів риб практикують вселення окремих видів риб із одного водосховища в інше, або із других водойм, які мають аналогічні умови для життя вселенців. Інтродуцентами є види риб, вселені в природні водойми з метою риборозведення і підвищення рибопродуктивності. Серед них білий амур, білий і строкатий товстолобик, чудський сиг та ін.

Інтервенція. Видами-інтервентами є еврибіонтні види, здатні внаслідок збільшення чисельності їх популяцій і змін умов мешкання, у тому числі під впливом антропогенних чинників, активно і значно розширювати свій ареал. До риб-інтервентів відносяться колючка триголкова, тюлька азово-чорноморська, морська голка, бичок-головач, бичок-кругляк, бичок-цуцик, бичок-пуголовка зірчаста.

Крім риб-інтервентів у водоймах поширились безхребетні реліктової каспійської планктофауни, які в докаскадний період мешкали і пониззі річок. Близько 30% загальної біомаси зоопланктону та половини біомаси зообентосу водосховищ складають безхребетні понто-каспійського комплексу.

Інвазія. Інвазійними є види риб, вселені в природні водойми випадково, під час рибницьких заходів чи несанкціонованого розселення і не відносяться до об'єктів риборозведення. До них відносяться головешка-ротан, сомик карликовий канадський, чебачок амурський і сонячний окунь.

Під *біологічною інвазією* розуміється географічне поширення виду на територію, раніше не заселену цим видом, тобто за межі ареалу внаслідок кліматичних, тектонічних і антропогенних змін.

Таким чином, до біологічних інвазій відноситься вселення чужорідних видів, що відбулися внаслідок:

- природних переміщень, пов'язаних із флуктуаціями чисельності й кліматичними змінами (проникнення ротана-головешки);
- інтродукції важливих у господарському відношенні видів (завезення амурського чебачка із рослиноїдними рибами);
- випадковим завезенням нових видів із баластними водами і т.д.

Біологічні інвазії впливають на водні екосистеми. Вплив інвазійних видів на аборигенні проявляється в зміні середовища перебування аборигенних видів шляхом зміни структури й функції екосистеми; вони можуть стати конкурентами або хижаками для аборигенних видів і сприяти їх витісненню; вони здатні переносити й самі викликати різні захворювання.

Інвазійне вселення нових видів може призводити до зниження чисельності й до зникнення цінних видів риби, що має важкі економічні наслідки.

Принципи формування відносин до видів-вселенців. Подальше відродження аквакультури пов'язане з впровадженням технологій вирощування нових нетрадиційних видів риби і безхребетних. Воно продиктоване світовими тенденціями скорочення обсягів океанічного промислу, особливо вилову цінних видів риби, що веде до звуження асортименту пропонованої на ринках багатьох країн рибної продукції.

Однак, впровадження нових видів в аквакультуру має певні проблеми, пов'язані з усвідомленням світовим співтовариством загрози, що можуть приховувати в собі чужорідні види-вселенці. Найбільш яскравими прикладами негативного ефекту від неконтрольованого вселення чужорідних видів є численні випадки, які призвели до витіснення аборигенних видів.

Виходячи з негативного досвіду натуралізації, світовим співтовариством було розроблено і прийнято низку угод, спрямованих на захист і відновлення біорізноманіття. Це насамперед Конвенція ООН про біорізноманіття (Ріо-де-Жанейро, 1992 р.) і Пан-Європейська Стратегія охорони біорізноманіття (Софія, 1995 р.), а також "Порядок Денний XXI сторіччя", принципи якої найбільш повно відбиті в книзі "Caring for the Earth" (2004). Радою Європи схвалено Європейську Стратегію відносно інвазійних чужорідних видів. Ці документи висувають вимогу для країн не допускати появи на своїй території чужорідних видів, і навіть, за можливості, сприяти їх знищенню. Відповідно до цих конвенцій країни, які її підписали, зобов'язані «запобігати інтродукції чужорідних видів, які загрожують екосистемам, місцям перебування або видам, контролювати або знищувати такі чужорідні види».

Все це робить досить скрутним розширення асортименту продукції з риби й нерибних продуктів шляхом введення в аквакультуру нових видів. Ще більш проблематичним виглядає поліпшення шляхом акліматизації структури промислових стад квазіприродних водойм, таких, як водоймища.

Розуміючи, наскільки важко заперечувати положення міжнародних угод, тим більше вже підписаних і ратифікованих різними країнами (Україною також), були сформульовані деякі базові принципи, наслідуючи які можна реально оцінити наслідки надходження чужорідних видів риби на дану територію (акваторію) у зв'язку з необхідністю ведення господарської діяльності, а не відкидати огульно будь-яку подібну спробу (за Шевченком П. Г. та ін., 2005).

1. Види, що живуть на суміжній території, є для території акліматизації екологічно безпечними, тому що остання лежить в зоні їх екологічного песимума (у протилежному випадку, вони жили б на території акліматизації).

Прикладом тут можуть слугувати види сигових риб, таких, як чудський сиг, рипус, пелядь, муксун, для яких внутрішні водойми України в основному перебувають за межами температурного оптимуму. Саме тому, незважаючи на перші невдачі, сигових можна розглядати як перспективних риб для рибного господарства водоймищ, особливо глибоководних. Вони не складуть конкуренції **туводним** видам тепловодного комплексу, однак, можуть істотно поліпшити структуру промислових стад, як це мало місце в інших регіонах.

2. Види, що живуть в умовах географічної далекості щодо території акліматизації, можуть представляти серйозну небезпеку за одночасного виконання таких умов:

- виду-акліматизанта властива віолентна позитивна стратегія, тобто він "захоплює територію й утримує її за собою, придушуючи, заглушаючи суперників енергією життєдіяльності й повнотою використання ресурсів середовища" (висока плідність, активне хижацтво, більша трофічна активність);

- територія акліматизації є зоною екологічного оптимуму для виду-акліматизанта.

У випадку, коли вид за своєю життєвою стратегією не є віолентним, він ніколи не дасть потужного спалаху, й тому не є небезпекою для аборигенних видів. Із цієї причини екологічно безпечним виглядає навіть випадкове потрапляння в природні водойми веслоноса, тому що він не володіє віолентною життєвою стратегією за жодним із перерахованих показників.

У тому випадку, якщо територія акліматизації лежить за межами зони екологічного оптимуму виду, для підтримки необхідної щільності його популяції потрібно прикласти значних зусиль. Так, види китайського комплексу (білий і строкатий товстолобики, білий і чорний амури) в умовах України та інших країн Європи не можуть розмножуватися внаслідок недостатньо високих температур та відсутності певних умов у нерестовий період, а для підтримки чисельності промислових стад у водоймищах необхідно щорічно проводити їх зариблення. Водночас в умовах США, де в пониззі Міссісіпі температурний і гідрологічний режими досить сприятливі для нересту китайських коропів, останні становлять більшу небезпеку: білий амур, у випадку його надмірного розмноження, здатний істотно підірвати кормову базу манат – рідких північноамериканських сирен, а чорний амур – знищити популяції багатьох ендемічних видів молюсків.

Одним із видів біологічної інвазії є акліматизація риб, переселення й культивування риб людиною.

Акліматизація риб. Акліматизація риб є складовою частиною комплексних заходів щодо відтворення рибних запасів. У завдання акліматизаційних робіт входить підвищення продуктивності й господарської цінності водойм, поліпшення видового складу іхтіофауни, а також збереження й збільшення чисельності цінних видів риб.

Розрізняють основні поняття поетапної акліматизації, зокрема такі:

- *інтродукцію* (переселення і вселення виду), як перший етап процесу акліматизації;

- *акліматизація* – процес пристосування переселених особин до нових умов середовища і утворення живої популяції;
- *натуралізація* – кінцевий етап акліматизації і можливість господарського використання риби-вселенця.
- Крім розглянутих, часто використовують такі поняття:
- *реакліматизація* – інтродукція особин ту водного в минулому виду, що зник, з метою відновлення його популяції;
- *аутоакліматизація* – самостійне вселення водних організмів із подальшою їх акліматизацією й натуралізацією в новій водоймі.

Критерії акліматизації:

- 1) *географічний* – показує можливість акліматизації риби-вселенця;
- 2) *біотичний* – виявляє наявність вільних поживних ресурсів, видів конкурентів, ворогів та ін.;
- 3) *екологічний* – розглядає відповідність екологічних вимог для риби-вселенця;
- 4) *господарський* – вивчає господарську доцільність інтродукції.

Форми цілеспрямованої акліматизації:

- 1) *промислово-господарська (повна)* – передбачає акліматизацію риб у природних водоймах з наступною їх натуралізацією, промисловим і кормовим використанням;
- 2) *аквакультурна (поетапна)* – передбачає використання об'єктів акліматизації для рибницьких господарств (вирощування в природних водоймах до певної стадії розвитку).
- 3) *прицільна* – ґрунтується на можливості вселення особин нового виду з меліоративними цілями.

Виходячи із взаємин переселенця з аборигенними видами водойм виділяють 5 типів акліматизації:

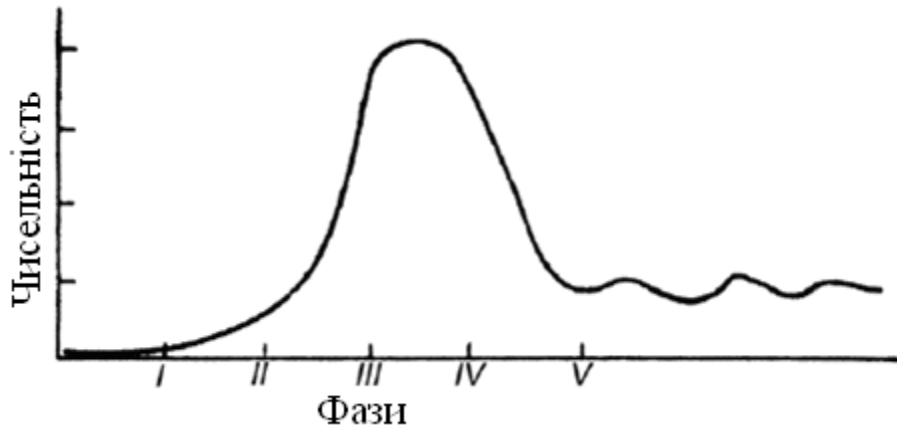
- 1) *впровадження* – за наявності у водоймі вільної ніші;
- 2) *заміщення* – передбачає заміну малоцінних аборигенних риб більш цінними;
- 3) *відторгнення* – вселення у водойму нового виду риб, що не може конкурувати з аборигенами, але буде не чисельним і займе обмежений ареал;
- 4) *поповнення* – поповнення рибою-переселенцем бідної іхтіофауни водойми, що перебуває в ізоляції (гірські, острівні озера);
- 5) *конструювання* – передбачає цілеспрямоване формування іхтіофауни нових водойм, які щойно створені.

Виділяють 5 фаз процесу акліматизації будь-якого виду риб у нових умовах існування (рис. 145):

Рис. 145. Фази акліматизації риб-вселенців:

I – виживання риб; II – розмноження й наростання чисельності риб;
III – вибух чисельності риб; IV – встановлення біотичних відносин (загострення протиріч і спад чисельності); V – натуралізація риб-вселенців
(за Ільмастом М. В., 2005 р.)

I – *виживання* переселених особин у нових для них умовах (період



фізіологічної адаптації). Ця фаза триває від моменту вселення особин до появи їхнього потомства.

II – *розмноження* й початок формування популяції (ріст і розвиток, розселення, дозрівання й розмноження);

III – *вибух чисельності* (максимальна чисельність) переселенця;

IV – *загострення протиріч* переселенця з біотичним середовищем (внутрішньовидових і міжвидових відносин за кормові ресурси, з хижаками, з аборигенами і т.д.);

V – *натуралізація* в нових умовах (остаточна адаптація в новій водоймі, чисельність популяції, величина ареалу та ін. приходять у відповідність до умов середовища). У водоймі завершується формування нової екоморфи із властивими для її особин і популяції специфічними особливостями: з'являється морфофізіологічний вигляд особин; виробляються нові характерні риси біології і поведінки; встановлюються нерестові й нагульні ареали, шляхи міграцій тощо.

Методи акліматизації:

1) *пасивний* - здійснення вибору і переносу риби, як об'єкта акліматизації, в нову водойму за дії людського чинника. Далі акліматизація проходить без втручання людини (позитивне завершення залежить від природи самого інтродуцента);

2) *активний* – передбачає втручання людини в процес акліматизації риби в новій водоймі шляхом проведення рибницько-меліоративних і охоронних заходів;

3) *радіальної акліматизації* – передбачає спочатку вселення риби у водойму, в якій вона проходить фазу натуралізації, а потім отримане потомство використовують для розселення в інших водоймах;

4) *східчастої акліматизації* – передбачає поступове просування промислової риби в нові райони, що різко відрізняються за кліматичними умовами від району, де розташована його корінна водойма.

Результати акліматизації зазвичай оцінюють за *трибальною системою*:

I бал (*виживання інтродуцентів*) – піймання в новій водоймі переселених риб-вселенців;

II бали (*біологічний ефект*) – відбулося розмноження риб-інтродуцентів і виживання їх потомства в новій водоймі;

III бали (*промисловий ефект*) – риби-переселенці утворили чисельну популяцію, натуралізувались і увійшли у промисел або харчові ланцюги нової для них водойми.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке інтродукція, інтервенція і інвазія риб?
2. Дайте визначення безпечним і небезпечним рибам-інтродуцентам.
3. Назвіть основні поняття акліматизації риб.
4. Назвіть критерії акліматизації риб.
5. Назвіть типи акліматизації риб.
6. Які ви знаєте фази акліматизації риб?
7. Як оцінюють результати акліматизації риб?

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Азово-черноморская тюлька в сообществах гидробионтов Кременчугского водохранилища / Шевченко П. Г., Шерстюк В. В., Гусынская С. Л. [и др.] // Гидробиол. журнал. – 1994. – Т. 30, № 2. – С.28-35.
- Алексієнко В. Р. Іхтіологія : посіб. [для студ. біологічних фак-тів] / В. Р. Алексієнко. – К. : Укр. фітосоціолог. центр, 2007. – 116 с.
- Алимов С. І. Рибне господарство України: стан і перспективи / С. І. Алимов. – К. : Вища освіта, 2003. – 336 с.
- Анисимова И. М. Ихтиология / И. М. Анисимова, В. В. Лавровский. – М. : Агропромиздат, 1991. – 288 с.
- Баклашова Т. А. Ихтиология / Т. А. Баклашова. – М. : Агропромиздат, 1980. – 324 с.
- Баклашова Т. А. Практикум по ихтиологии / Т. А. Баклашова. – М. : Агропромиздат, 1990. – 223 с.
- Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Міноги (Petromyzontes). Риби (Pisces) / В. Л. Булахов, Р. О. Новіцький, О. Є. Пахомов, О. О. Христов. – Дніпропетровськ : Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2007. – 304 с.
- Биологические основы управления поведением рыб. – М. : Наука, 1970. – 301 с.
- Брюзгин В. Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам / В. Л. Брюзгин. – К. : Наук. думка, 1969. – 187 с.
- Бузевич І. Ю. Сучасний стан промислу на дніпровських водосховищах / І. Ю. Бузевич // Рибне господарство, 2004. – Вип.63. – С.16-18.
- Вилер А. Н. Определитель рыб морских и пресных вод Северо-Европейского бассейна / А. Н. Вилер. – М. : Легк. и пищ. пром-сть, 1983. – 432 с.
- Годівля риб : підручник / [Шерман І. М., Гринжевський М.В., Желтов Ю. О. та ін.]. – К.: Вища освіта, 2001. – 269 с.
- Гринжевський М. В. Аквакультура України (організаційно-економічні аспекти) / М. В. Гринжевський. – К. : Вільна Україна, 1998. – 364 с.
- Делямуре С. Л. Рыбы пресных водоемов / С. Л. Делямуре. – Симферополь : Крым, 1966. – 80 с.
- Дементьева Т. Ф. Биологическое обоснование промысловых прогнозов / Т. Ф. Дементьева. – М. : Пищевая пром-сть, 1976. – 239 с.
- Дженсен Альберт К. Живой мир океанов / К. Альберт Дженсен. – С-Пб. : Гидрометеоиздат, 1994. – 256 с.
- Дольник В. Р. Рыбы. Атлас : учеб. пособие / В. Р. Дольник, М. А. Козлов. – СПб. : ЧеРо-на-Неве, М. : Изд-во МГУ, 2000. – 32 с.
- Дрягин П. А. О полевых исследованиях размножения рыб / П. А. Дрягин // Изв.ВНИИОРХ. – М. : Пищепромиздат, 1952.– .–

- Т. XXX. – 1952. – С.3-67.
- Жизнь животных. ; под ред. Расса Т. С. – [2-е изд., перераб.]. – М. : Просвещение, 1983. – . – .
- Т. 4 : Ланцетники. Круглоротые. Хрящевые рыбы. Костные рыбы. – 1983. – 575 с.
- Жукинский В. Н. Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе / В. Н. Жукинский. – М. : Агропромиздат, 1986.– 248 с.
- Жуков П. И. Справочник по экологии пресноводных рыб / П. И. Жуков. – Минск : Наука и техника, 1988. – 310 с.
- Жуков П. И. Справочник по ихтиологии, рыбному хозяйству и рыболовству в водоемах Белоруссии : в 2 т. / П. И. Жуков. – Минск: ОДО Тонпик, 2004.– . – .
- Т. 1. – 2004. – 286 с.,
- Т. 2. – 2004. – 168 с.
- Зуссер С. Г. Суточные вертикальные миграции морских планктоноядных рыб / С. Г. Зуссер. – М. : Пищ. пром-сть, 1971. – 224 с.
- Иванов А. А. Физиология рыб : учеб. пособие для вузов / А. А. Иванов. – М. : Мир, 2003.– 284 с.
- Ильмаст Н. В. Введение в ихтиологию : учеб. пособие / Н. В. Ильмаст. – Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2005. – 148 с.
- Институт гидробиологии. – К. : Наук. думка, 1984. – 142 с.
- Исаев А. И. Рыбное хозяйство водохранилищ / А.И. Исаев, Е. И. Карпова. – М. : Агропромиздат, 1989. – 255 с.
- Карпевич А. Ф. Формирование популяций рыб-акклиматизантов / А. Ф. Карпевич // Динамика численности промысловых рыб. – М. : Наука, 1986. – С.42-54.
- Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон / С. П. Китаев. – М. : Наука, 1984. – 207 с.
- Козлов В. И. Экологическое прогнозирование ихтиофауны пресных вод (на примере Понто-Каспийского региона) / В. И. Козлов. – М. : ВНИРО, 1993. – 252 с.
- Козлов В. И. Рыбы в сказаниях народов мира / В. И. Козлов. // Гуманитарный экологический журн., 1999.– Т. 1, Вып. 2. – С. 3-11.
- Козлов В. И. Аквакультура в истории народов с древнейших времен / В. И. Козлов. – М. : ДФ АГТУ, 2002. – 350 с.
- Комарова Г. В. Промысловая ихтиология : учеб. пособие /

Г. В. Комарова. – Астрахань : Изд-во АГТУ, 2006. – 192 с.

Константинов В. М. Зоология позвоночных : учеб. [для студ. биол. фак. пед. вузов] / Константинов В. М., Наумов С. П., Шаталова С. П. – М. : Издательский центр "Академия", 2000. – 496 с.

Кудерский Л. А. Типы популяций промысловых рыб / Л. А. Кудерский // Динамика численности промысловых рыб. – М. : Наука, 1986. – С.231-245.

Лебідь О. М. Англійсько-український іхтіологічний словник-посібник: навч. посіб. / Лебідь О. М., Шерман І. М., Пилипенко Ю. В. – Сімферополь : Таврія, 2002. – 148 с.

Линберг Г. У. Определитель рыб и характеристика семейств мировой фауны / Г. У. Линберг. – Л. : Наука, 1971. – 470 с.

Маркевич О. П. Визначник прісноводних риб України / О. П. Маркевич, І. І. Короткий. – К. : Рад. шк., 1954. – 276 с.

Марти Ю. Ю. Миграции морских рыб / Ю. Ю. Марти. – М. : Пищ. пром-сть, 1980. – 248 с.

Мельник О. П. Анатомія риб : підручник / Мельник О. П., Костюк В. В., Шевченко П. Г. – К. : Центр учб. літ-ри, 2008. – 624 с.

Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / [Арсан О. М, Давидов О. А., Дьяченко Т. М. та ін.] ; за ред. В. Д. Романенка. – К.: ЛОГОС, 2006. – 408 с. (Євтушенко М. Ю., Шевченко П. Г. Риби (нектон)). – С. 156-193).

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. – М. : Наука, 1974. – 254 с.

Микулин А. Е. Зоогеография рыб : учеб. пособие / А. Е. Микулин. – М. : ВНИРО, 2003. – 436 с.

Многолетние изменения и проблемы сохранения видового разнообразия рыб бассейна Днепра на примере Каховского водохранилища / Щербуха А. Я., Шевченко П. Г., Коваль Н. В. [и др.] // Вест. зоологии. – 1995. – № 1. – С. 22-32.

Моисеев П. А. Ихтиология / Моисеев П. А., Азизова Н. А., Куранова И. И. – М. : Легк. и пищ. пром-сть, 1981. – 380 с.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб / Г. В. Никольский. – М. : Пищ. пром-сть, 1974. – 446 с.

Никольский Г. В. Экология рыб / Г. В. Никольский. – М. : Высш. шк., 1974. – 367 с.

Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб / Г. В. Никольский. – М. : Пищевая пром.-сть, 1980. – 183 с.

Новицкий Р. А. Морфологические аномалии рыб Днепровского водохранилища (на примере берша *Stizostedion volgensis*) / Р. А. Новицкий, В. Я. Гассо // Вест. зоологии. – 1999. – № 1-2. – С. 79-64.

Определитель рыб Азовского моря / [Дирипаско О. А., Изергин Л. В., Яновский Э. Г., Демяненко К. В.]. – Бердянск : ЗАО «Газета «Приазовский рабочий», 2001. – 107 с.

Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1953. – 320 с.

Парин Н. В. Рыбы открытого океана / Н. В. Парин. – М. : Наука, 1988. – 272 с.

Поддубный А. Г. Миграции рыб во внутренних водоемах / А. Г. Поддубный, Л. К. Малинин. – М. : Агропромиздат, 1988. – 224 с.

Пономарев Ю. Б. Ловля рыбы в водохранилищах / Ю. Б. Пономарев, В. Я. Линник. – Минск : Ураджай, 1983. – 128 с.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин. – М. : Пищ. пром-сть, 1966. – 376 с.

Пресноводные рыбы : справочник. – М. : Астрель, 2001. – 288 с.

Пигулевский С. В. Рыбы опасные для человека / С. В. Пигулевский. – Л. : Медицина, 1964. – 115 с.

Раритетна іхтіофауна прісних водойм України (крім Карпатського регіону) / [Долинський В.Л., Гончаренко Н.І., Афанасьєв С.О., Кирилюк О.П.]. – К. : Фітосоціо-центр, 2008. – 100 с.

Романенко В. Д. Основы гидроэкологии : учебник / В. Д. Романенко. – К. : Обереги, 2001. – 728 с.

Рыбы Подмосковья / [Шатуновский М. И., Огнев Е. Н., Соколов Л. И., Цепкин Е. А.]. – М. : Наука, 1988. – 143 с.

Рыбы СССР / [Лебедев В. Д., Спановская В. Д., Савваитова К. А. и др.] – М. : Мысль, 1969. – 447 с.

Скорняков В. И. Практикум по ихтиологии / Скорняков В. И., Апполова Т. А., Мухордова Л. Л. – М. : Агропромиздат, 1986. – 269 с.

Солдатов В. К. Промысловая ихтиология / В. К. Солдатов. – М. : Снабтехиздат, 1934. – . – .

Ч. 1. – 1934. – 320 с.

Стенько Ю. М. Опасные морские животные / Стенько Ю. М., Михельсон Д. А., Родников А. В. – М. : Агропромиздат, 1989. – 64 с.

Суворов Е. К. Основы ихтиологии / Е. К. Суворов. – М. : Советская наука, 1948. – 579 с.

Тероваль Ф. Морские рыбы в европейских водоемах / Ф. Тероваль. – М. : Астрель, 2002. – 288 с.

Хайнд Р. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии / Р. Хайнд. – М. : Мир, 1975. – 848 с.

Червона книга України. Тваринний світ. – К. : Укр. енциклопедія, 1994. – 464 с.

Шерман І. М. Іхтіологічний російсько-український тлумачний словник / І. М. Шерман, Ю. В. Пилипенко. – К. : Альтернатива, 1999. – 272 с.

Шерстюк В. В. Экология питания тюльки (*Clupeonella cultriventris cultriventris* Nordmann) в Кременчугском водохранилище / Шерстюк В. В., Гусынская С. Л., Шевченко П. Г. // Гидробиол. журнал. – 1994. – Т. 30, №3. – С.16-25.

Школьник Юлия. Подводный мир. Полная энциклопедия / Юлия Школьник. – М. : Эксмо, 2007. – 257 с.

Шульман Г. Е. Продуктивность рыб Черного моря / Г. Е. Шульман, С. Ю. Урденко. – К. : Наук. думка, 1989. – 188 с.

Шмидт П. Ю. Миграции рыб / П. Ю. Шмидт. – М. : Изд-во АН СССР. – 1947. – 361 с.

Щербуха А. Я. Рыбы наших водоемов / А. Я. Щербуха. – К. : Рад. школа, 1987. – 159 с.

Щербуха А. Я. Українська номенклатура іхтіофауни України / А. Я. Щербуха. – К. : Зоомузей ННПМ НАН України, 2003. – 50 с.

Юдкин И. И. Ихтиология / И. И. Юдкин. – М. : Пищ. пром-сть, 1970. – 380 с.

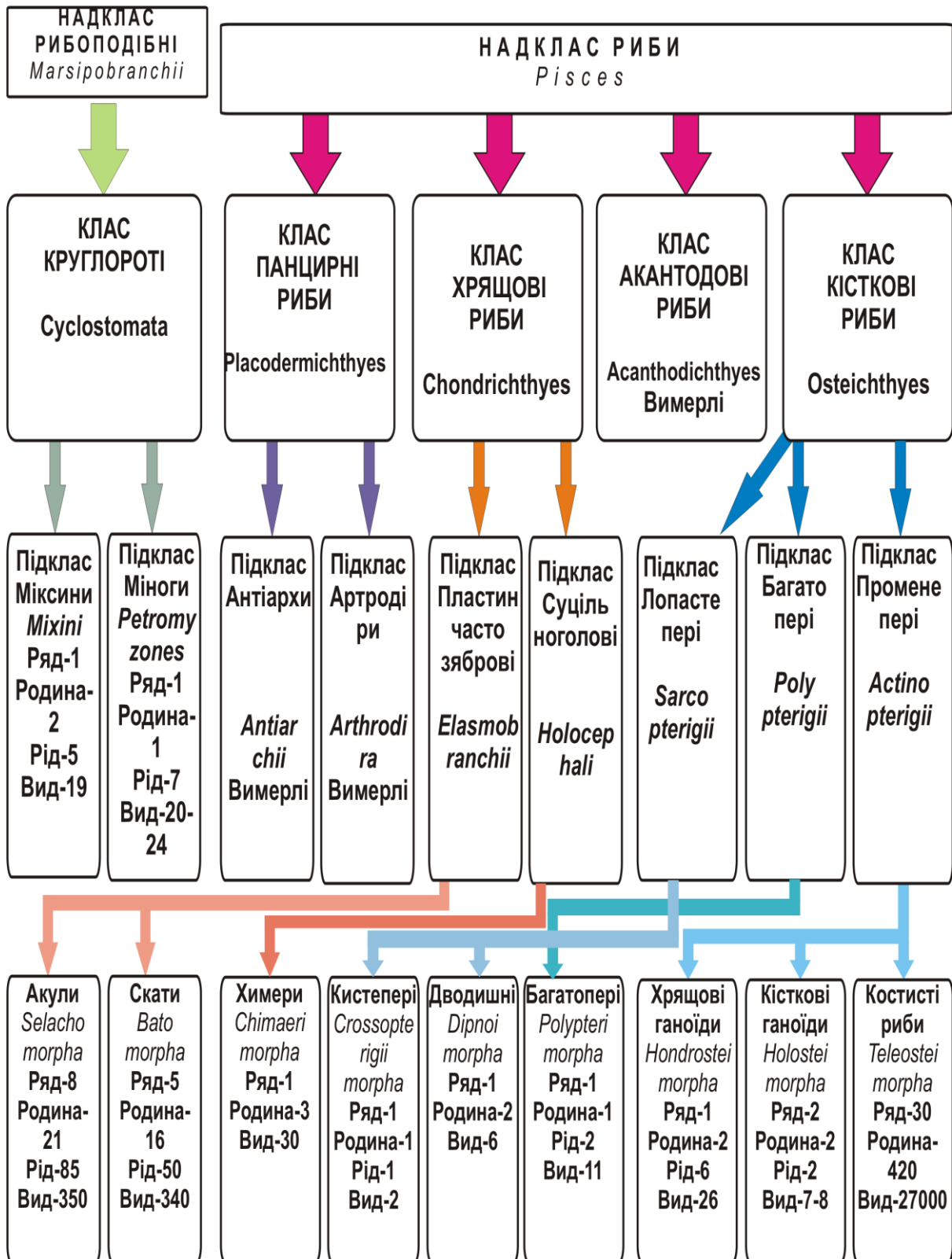
Ichthyology / [Karl F. Lagler, John E. Bardach, Robert R. Miller, Dora R. May Passino]. – New York : John Wiley. Sons, 1977. – 506 p.

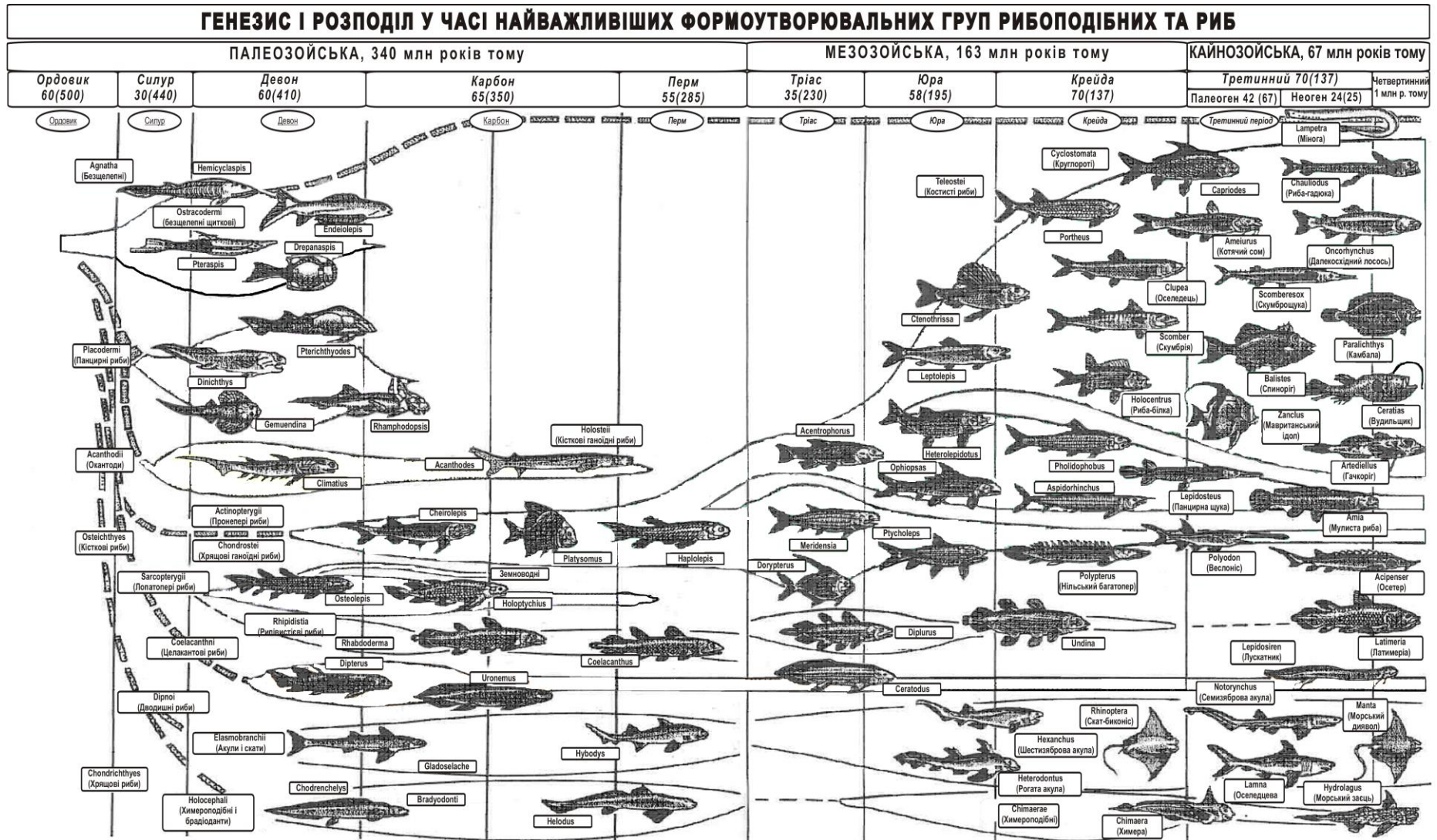
Fish / Written by Steve Parcer. – London : Dorling kindersley, The natural history museum, 1990. – 64 p.

Nelson J. S. Fishes of the World / J. S. Nelson. – [3-rd ecl.]. – 1994. – 600 p.

Додаток 1.2.1

СИСТЕМА РИБОПОДІБНИХ ТА РИБ





УСТАТКУВАННЯ ДЛЯ ІХТІОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

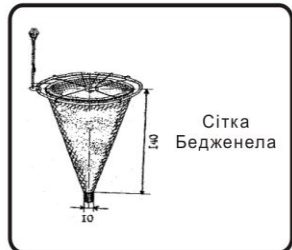
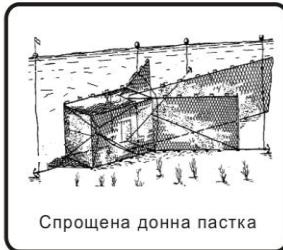
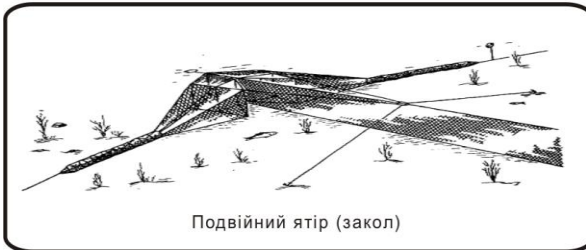
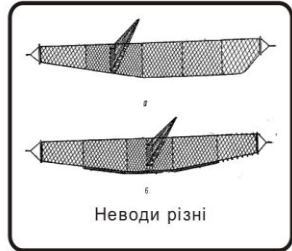
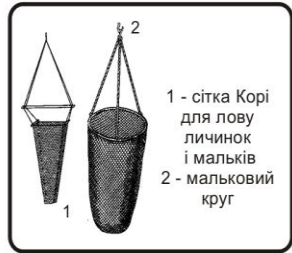
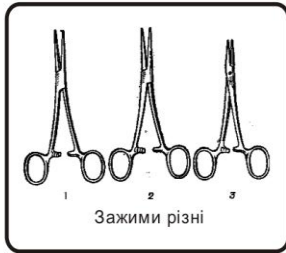
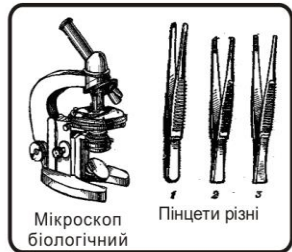
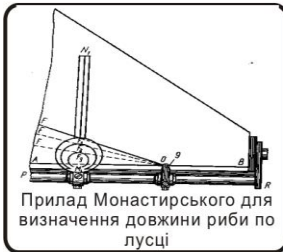
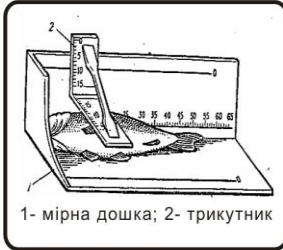
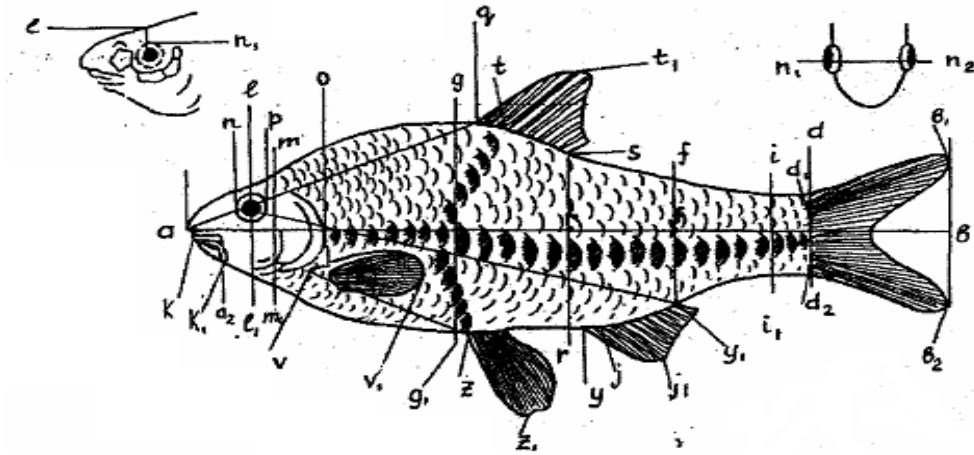


СХЕМА ВИМІРЮВАНЬ КОРОПОВИХ РИБ (CYPRINIDAE)



Ab – довжина всієї риби (L);
 ad – довжина без хвостового
 плавця (стандартна) (1);
 od – довжина тулуба (Icor);
 an – довжина рила (Ir);
 пр – діаметр ока (do);
 ро – позаочна відстань (po);
 In₁ – висота лоба (ho);
 In₂ – ширина лоба (io);
 aa₂ – довжина верхньої щелепи
 (mx);
 kk₁ – довжина нижньої щелепи
 (mn);
 ao – довжина голови (Ic);
 mm₁ – висота голови біля
 потилиці (hc);
 ll₁ – висота голови через
 середину ока (hc₁);
 gg₁ – найбільша висота тіла (H);
 ii₁ – найменша висота тіла (h);
 aq – антедорсальна відстань (aD);

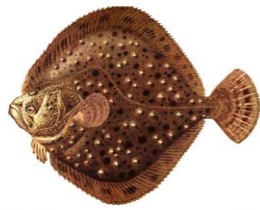
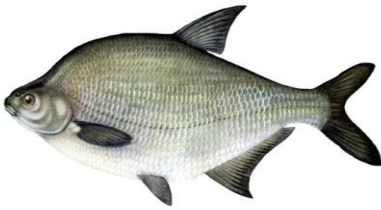
zd – постдорсальна відстань (pD);
 fd – довжина хвостового стебла (pI);
 av – антепектральна відстань (aP);
 az – антевентральна відстань (aV);
 ay – антеанальна відстань (aA);
 qs – довжина основи спинного
 плавця (1D);
 tt₁ – найбільша висота спинного
 плавця (hD);
 uu₁ – довжина основи анального
 плавця (1A);
 jj₁ – найбільша висота анального
 плавця (hA);
 vv₁ – довжина грудного плавця (IP);
 zz₁ – довжина черевного плавця (IV);
 vz – пектровентральна відстань (PV);
 zu – вентроанальна відстань (VA);
 d₁b₁ – довжина верхньої лопаті
 хвостового плавця (IC₁);
 d₂b₂ – довжина нижньої лопаті
 хвостового плавця (IC₂).

Додаток 1.4.1

ФОРМИ ТІЛА РИБ



1. СПЛЮЩЕНА ДОРЗОВЕНТРАЛЬНО (СКАТИ)



2. СПЛЮЩЕНА БІЛАТЕРАЛЬНО (КОРОПОВІ, КАМБАЛОВІ)



3. СТРИЛОПОДІБНА (САРГАН)

4. НЕВИЗНАЧЕНА (МОРСЬКИЙ КОНИК)



5. ЗМІЄПОДІБНА (ВУГОР, МІНОГА)

6. КУЗОВКОПОДІБНА



7. СТРИЧКОПОДІБНА (РИБА-ШАБЛЯ)

8. ТОРПЕДОПОДІБНА (СКУМБРІЯ, ЩУКА)



9. КУЛЕПОДІБНА (РИБА-ЇЖАК)

10. ЗМІШАНА (СОМОВІ)

РОТОВІ ОТВОРИ ТА ГЛОТКОВІ ЗУБИ РИБОПОДІБНИХ І РИБ

РОЗТАШУВАННЯ ТА ТИПИ РОТОВИХ ОТВОРІВ РИБОПОДІБНИХ І РИБ



Ротовий отвір і голова міноги

Верхній рот (Чехонь)



Нижній рот (Оселедцева акула)



Нижній рот (Атлантичний осетр)



Напівнижній рот (Вобла)



Напівверхній рот (Салака)



Кінцевий рот (Сазан)



Кінцевий рот (Щука)



Верхній рот (Чехонь)



Верхній рот (Верхогляд)

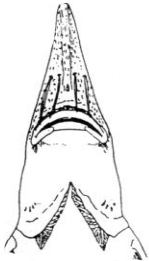


Нижній рот (Річковий сиг)

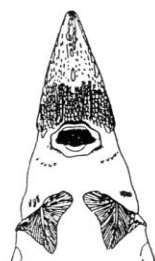


Нижній рот (Муксун)

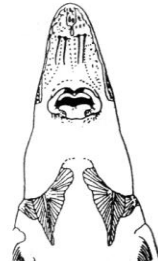
РОЗТАШУВАННЯ І ФОРМИ РОТОВИХ ОТВОРІВ У ОСЕТРОВИХ РИБ



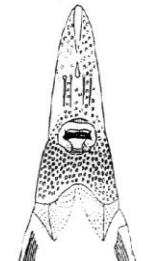
Білуга



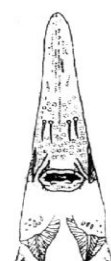
Шип



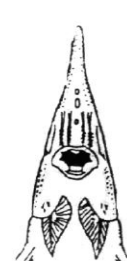
Російський осетр



Атлантичний осетр



Севрюга

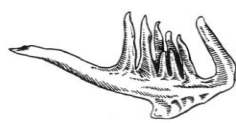


Стерлядь

ГЛОТКОВІ ЗУБИ КОРОПОВИХ І ЧУКУЧАНОВИХ РИБ



Однорядні (Плітка)



Дворядні (Білизна)



Трирядні (Маринка)

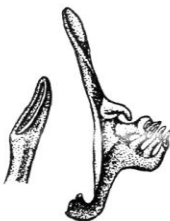


Однорядні (Чукучан)

ГЛОТКОВІ ЗУБИ КОРОПОВИХ РИБ



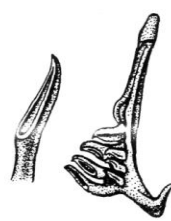
Однорядні
Плітка



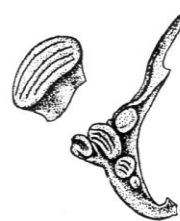
Ляц



В'язь

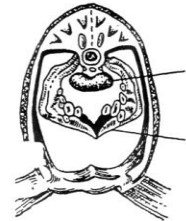


Дворядні
Плоскирка



Трирядні
Сазан

ГЛОТКОВИЙ АПАРАТ У КОРОПОВИХ РИБ

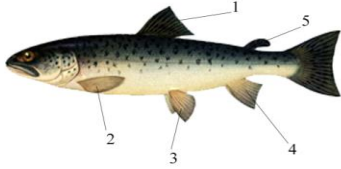


1 – жорночко
2 – глоткові зуби

Додаток 1.4.3

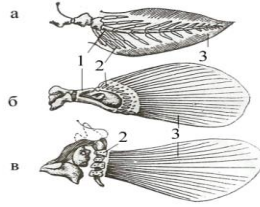
ПЛАВЦІ РІЗНИХ ВИДІВ РИБ

РОЗМІЩЕННЯ ПЛАВЦІВ НА ТІЛІ РИБ



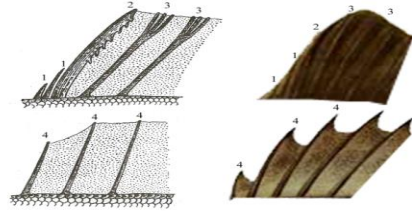
1 - спинний плавець; 2 - грудний плавець;
3 - черевний плавець; 4 - анальний плавець;
5 - жировий плавець (лососеподібні, сомоподібні та інші риби)

БІСЕРАЛЬНИЙ ТА УНІСЕРСАЛЬНИЙ ТИПИ ПЛАВЦІВ



а - неоцератора, б - багатопера, в - судака
1 - базалії;
2 - радіалії;
3 - лепідотрихії

ПРОМЕНІ ПЛАВЦІВ РИБ



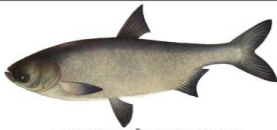
1 - м'які нерозгалуджені;
2 - колючий зазубрений промінь;
3 - м'які розгалуджені;
4 - колючий гладкий промінь



ОСЕЛЕДЦЕВА АКУЛА
(*Lamna nasus*)



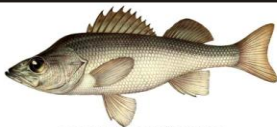
ТУНЕЦЬ
(*Thunnus thunnus*)



СТРОКАТИЙ ТОВСТОЛОБ
(*Aristichthys nobilis*)



ТРИСКА
(*Gadus morhua*)



БАЛХАШСЬКИЙ ОКУНЬ
(*Perca schrenkii*)



РОГАТКА ЛЬОДОВИМОРСЬКА
(*Myoxocephalus quadricornis*)



БЕЛЬДЮГА ЄВРОПЕЙСЬКА
(*Zoarces viviparus*)

D	P
V	A
D1, D2	P
V	A
D	P
V	A
D1, D2, D3	P
V	A1, A2
D1, D2	P
V	A
D1, D2	P
V	A
D	P
V	A

ПЛАВЦІ: А - анальний (Analis); Р - грудний (Pectoralis); V - черевний (Ventrals); D - спинний (Dorsalis)

ХВОСТОВІ ПЛАВЦІ РИБОПОДІБНИХ І РИБ

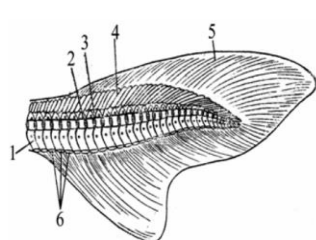
ФОРМИ ХВОСТОВОГО ПЛАВЦЯ У РІЗНИХ ВИДІВ РИБОПОДІБНИХ І РИБ



РІЗНІ ТИПИ ХВОСТОВОГО ПЛАВЦЯ РИБОПОДІБНИХ І РИБ

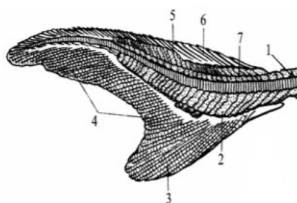


БУДОВА ХВОСТОВОГО ПЛАВЦЯ РИБОПОДІБНИХ І РИБ



Скелет хвостового плавця акулі – катрана:

- 1 – хребет;
- 2 – основний елемент нижньої дуги;
- 3 – верхня вставочна пластинка;
- 4 – дорзальні хрящі;
- 5 – еластичні промені



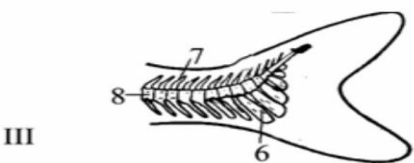
Скелет хвостового плавця стерляді

- 1 – хребет;
- 2 – вентральні остисті відростки;
- 3 – лепідотрихії;
- 4 – хвостовий плавець;
- 5 – дорзальні остисті відростки;
- 6 – фулькри;
- 7 – базидорзалії

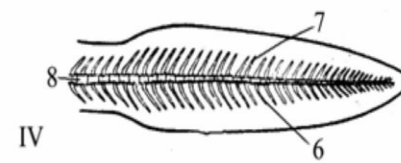
СКЕЛЕТ ХВОСТОВИХ ПЛАВЦІВ РИБОПОДІБНИХ І РИБ



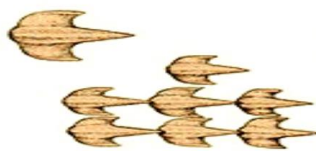
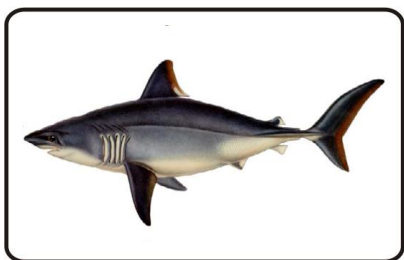
- I – протоцеркальна (первинно-симетрична) форма (викопні);
 II – гетероцеркальна (асиметрична) форма (осетри);
 III – гомоцеркальна (несправжньосиметрична) форма (костисті);
 IV – діфіцеркальна (симетрична) форма (дводишні)



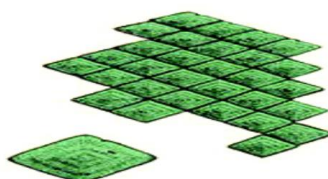
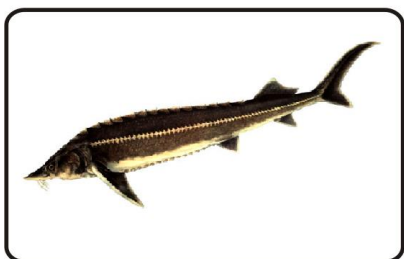
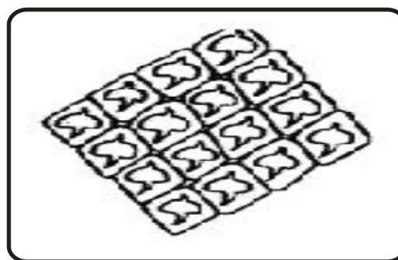
- 1 – дорзальні промені плавця;
- 2 – невральні дуги;
- 3 – хорда;
- 4 – гемальні дуги;
- 5 – вентральні промені плавця;
- 6 – вентральні остисті відростки;
- 7 – дорзальні остисті відростки;
- 8 – хребці



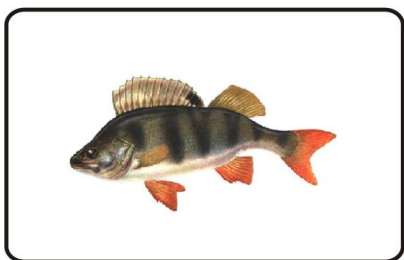
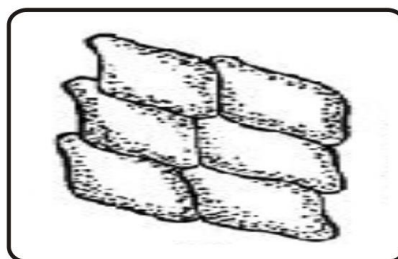
ТИПИ І БУДОВА ЛУСКИ РИБ



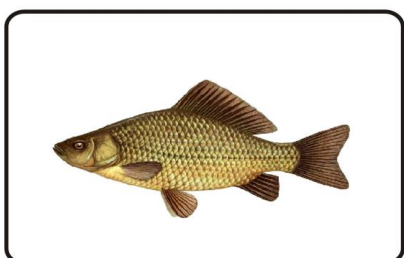
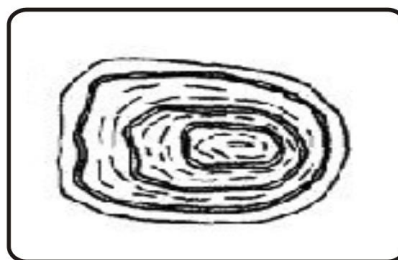
1 - ПЛАКОЇДНА ЛУСКА



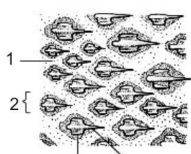
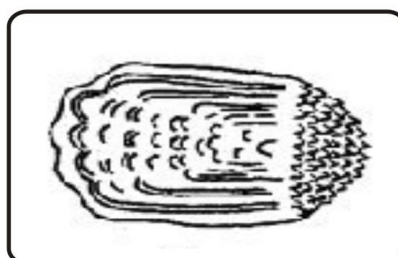
2 - ГАНОЇДНА ЛУСКА



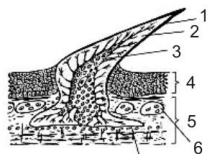
3 - КСЕНОЇДНА ЛУСКА



4 - ЦИКЛОЇДНА ЛУСКА

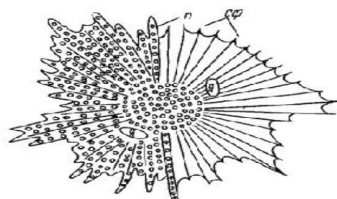


А - ВИД ЗВЕРХУ



Б - ПОВЗДОВЖНІЙ РОЗРІЗ

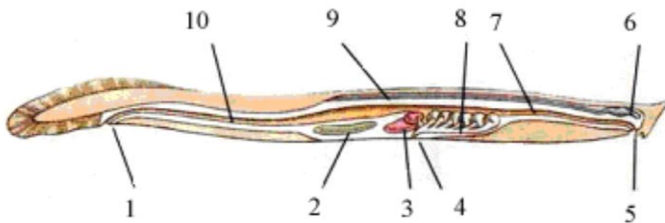
ПЛАКОЇДНА ЛУСКА ХРЯЦОВИХ РИБ
 А - вид зверху (1 - епідерміс; 2 - луска; 3 - базальна пластина; 4 - шип);
 Б - поздовжній розріз (1 - емаль; 2 - дентин; 3 - центральна пульпарна порожнина з каналцями; 4 - епідерміс; 5 - дерма; 6 - кровоносна судина; 7 - базальна пластина)



МЕЛАНОФОР КАРАСЯ
 Праворуч – фаза контракції,
 ліворуч – фаза експансії
 я – ядра,
 п – пігментні зерна,
 сф – кісткова фібрила

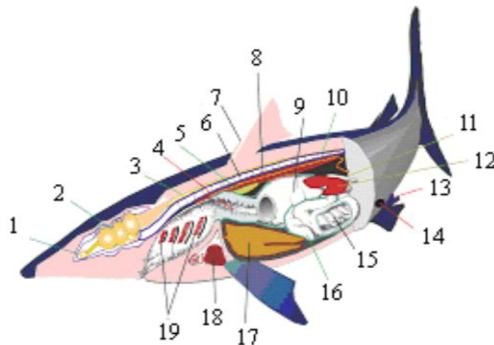
БУДОВА РИБОПОДІБНИХ І РИБ

ВНУТРІШНЯ БУДОВА МІНОГИ



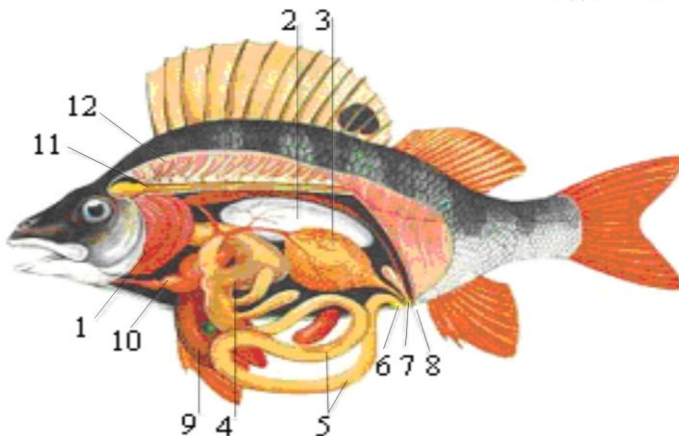
- 1—анальний отвір;
- 2—печінка;
- 3—серце;
- 4—зябровий отвір;
- 5—рот;
- 6—мозок;
- 7—стравохід;
- 8—зябровий мішок;
- 9—хорда;
- 10—кишечник

ВНУТРІШНЯ БУДОВА АКУЛИ



- 1—цибулина аорти; 2—головний мозок; 3—спинний мозок;
- 4—стравохід; 5—сім'яник;
- 6—хребет; 7—шип; 8—нирка;
- 9—шлунок; 10—сечовід;
- 11—рихтальна залоза;
- 12—селезінка; 13—птеригоподій;
- 14—анальний отвір;
- 15—спіральний клапан;
- 16—підшлункова залоза;
- 17—печінка; 18—серце;
- 19—зябра

ВНУТРІШНЯ БУДОВА ОКУНЯ



- 1 – зябра;
- 2 – плавальний міхур;
- 3 – сечовий міхур;
- 4 – шлунок;
- 5 – кишечник;
- 6 – анальний отвір;
- 7 – статевий отвір;
- 8 – сечовий отвір;
- 9 – печінка;
- 10 – серце;
- 11 – спинний мозок;
- 12 – місце розташування овала

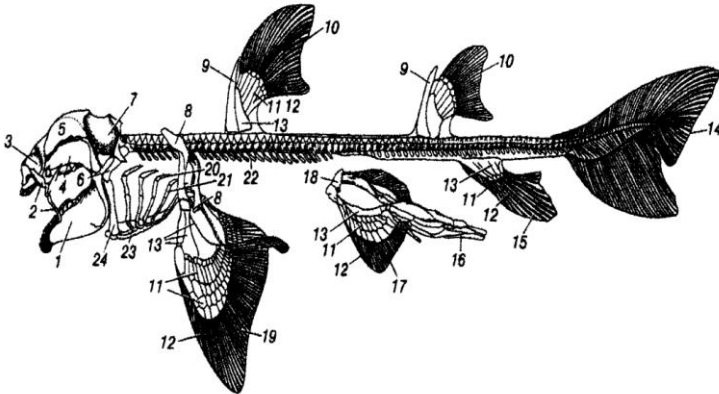
СКЕЛЕТ РИБОПОДІБНИХ І РИБ

СКЕЛЕТ МІНОГИ



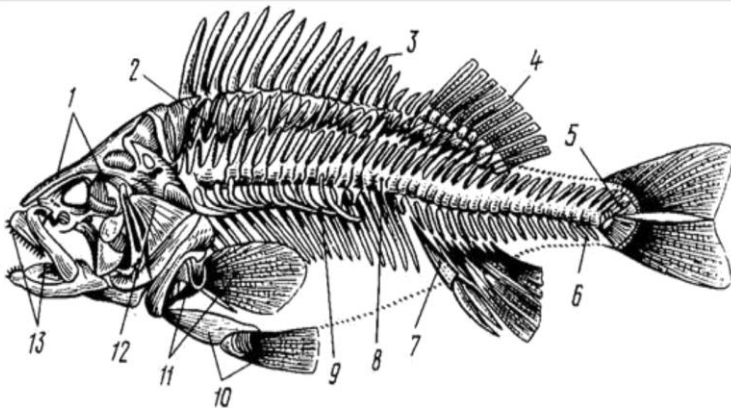
- 1 – верхні хрящі ротового відділу;
- 2 – хрящова дужка очної ямки;
- 3 – отвір нюхової капсули;
- 4 – слухова капсула;
- 5 – неавральні дуги;
- 6 – волокниста оболонка спинного мозку;
- 7 – шкірні плавцеві промені;
- 8 – поздовжня зв'язка, що сполучає верхівки неавральних дуг;
- 9 – волокниста оболонка спинної аорти;
- 10 – хорда; 11 – присерцевий хрящ;
- 12 – хрящі зябрової решітки;
- 13 – хрящ язика;
- 14 – кільцевий хрящ рота

СКЕЛЕТ АКУЛИ



- 1 – нижня щелепа; 2 – губні хрящі;
- 3 – нюхова капсула; 4 – піднебінно-квадратний хрящ; 5 – очна ямка;
- 6 – під'язиково-нижньощелепний хрящ;
- 7 – слухова капсула; 8 – плечовий пояс;
- 9 – плавцеві шипи; 10 – спинні плавці;
- 11 – радіальні елементи плавців;
- 12 – шкірні промені плавців; 13 – базальні елементи плавців; 14 – хвостовий плавець;
- 15 – анальний плавець;
- 16 – птерігоподії самця; 17 – черевний (тазовий) плавець;
- 18 – тазовий пояс; 19 – грудний плавець;
- 20 – глотко-зябровий елемент; 21 – верхній зябровий елемент; 22 – ребра;
- 23 – базальний зябровий елемент;
- 24 – рижково-під'язиковий елемент

СКЕЛЕТ ОКУНЯ

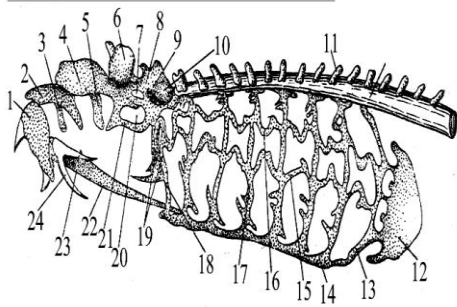


- 1 – кістки черепа;
- 2 – основні елементи спинного плавця;
- 3,4 – промені спинного плавця;
- 5 – уростиль;
- 6 – хвостові хребці;
- 7 – анальний плавець;
- 8 – тулубні хребці;
- 9 – ребра з придатками;
- 10 – кістки і промені черевного плавця;
- 11 – кістки і промені грудного плавця;
- 12 – зяброва кришка;
- 13 – верхня і нижня щелепи

Додаток 1.4.8

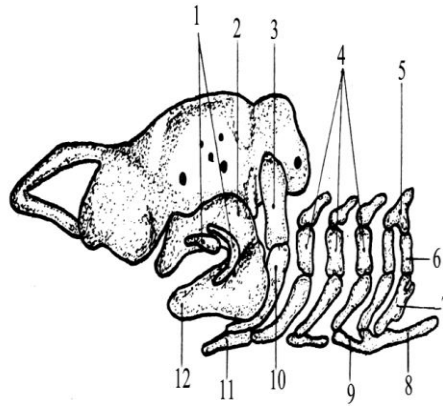
ЧЕРЕПИ РИБОПОДІБНИХ І РИБ

Скелет черепа міноги



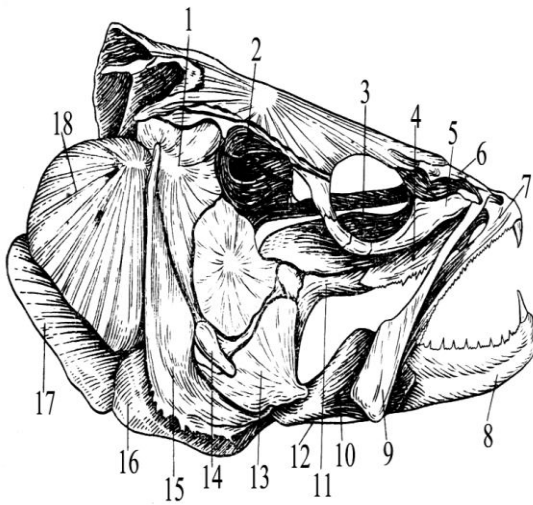
1—кільцевий хрящ; 2— покривний хрящ; 3— бічний хрящ; 4— трабекулярний хрящ; 5— ромбоподібний хрящ; 6— нюхова капсула; 7— отвір для II нерва; 8— черепна коробка; 9— отвір для IV, V, VI пар нервів; 10—слухова капсула; 11— верхня дуга хребця; 12—серцевозябровий хрящ; 13—восьма зяброва дужка; 14—вентральна комісура; 15— гіпотрематична комісура; 16—епітерматична комісура; 17—зяброва дужка; 18—нижньощелепний хрящ; 19—перша зяброва дужка; 20—підочний отвір; 21—підочноямковий хрящ; 22—язиковий хрящ; 23—остистий хрящ; 24—сполучний хрящ

Скелет черепа акули

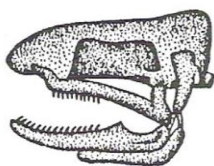


1—губні хрящі; 2—піднебінноквадратний хрящ; 3—гіомандибулярний хрящ; 4—1, 2, 3-я зяброві дуги; 5—фарінгобрахіале; 6—епібранхіале; 7—кератобранхіале; 8—базібранхіале; 9—гіпобранхіале; 10—гіоїд; 11—базігіале; 12—меккелів хрящ

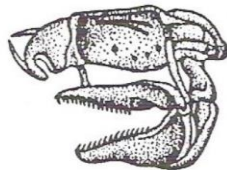
Скелет черепа судака



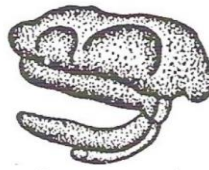
1 — під'язиково-нижньощелепна кістка;
2 — задня крилоподібна кістка;
3 — внутрішня крилоподібна кістка; 4 — піднебінна кістка;
5 — слізна кістка; 6 — носова кістка;
7 — передверхньощелепна кістка; 8 — зубна кістка;
9 — верхньощелепна кістка; 10 — суглобова кістка;
11 — зовнішня крилоподібна кістка; 12 — кутова кістка;
13 — квадратна кістка; 14 — симплектикум або власне підвісок;
15 — передкришкова кістка; 16 — міжкришкова кістка;
17 — підкришкова кістка; 18 — кришка.



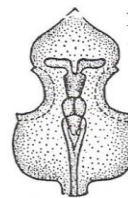
Амфістиличний



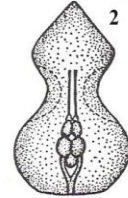
Гностиличний



Автостиличний



1. Платібазальний



2. Тропібазальний

РУХ ТА ТИПИ ПЛАВАННЯ РИБОПОДІБНИХ І РИБ

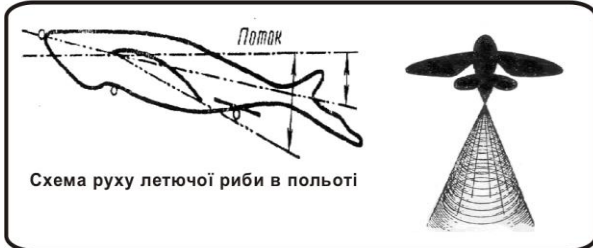


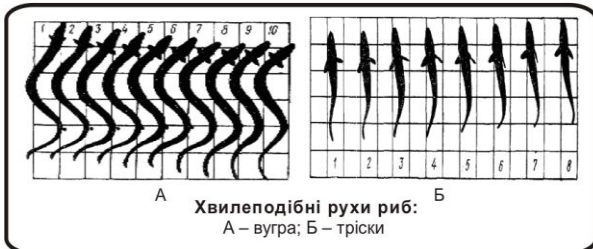
Схема руху летючої риби в польоті



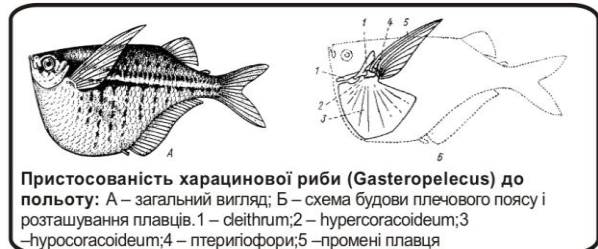
Чотирикрила летюча риба
Cheilopogon pinnatibarbatus



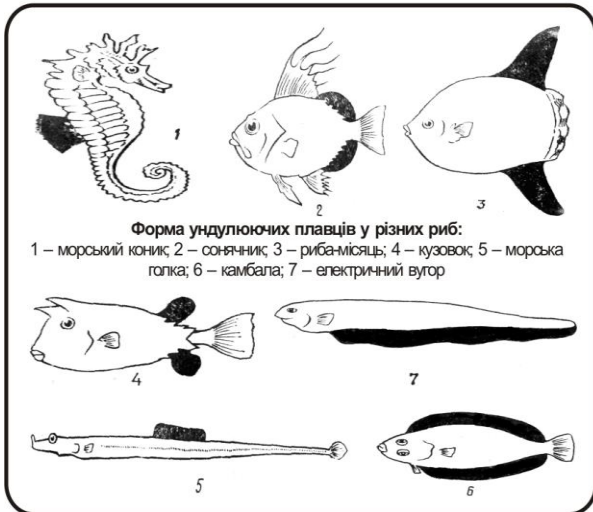
Схема вертикальних сил, які виникають у разі поступального руху акул чи осетрової риби в напрямку поздовжньої осі тіла: 1- центр тяжіння; 2- центр динамічного тиску; 3- сила залишкової маси; V_0 - підймальна сила, яка створюється корпусом; V_p - підймальна сила, яка створюється грудними плавцями; V_r - підймальна сила, яка створюється рострумом; V_v - підймальна сила, яка створюється черевними плавцями; V_c - підймальна сила, яка створюється хвостовим плавцем. Вигнуті стрілки показують дію обертального моменту



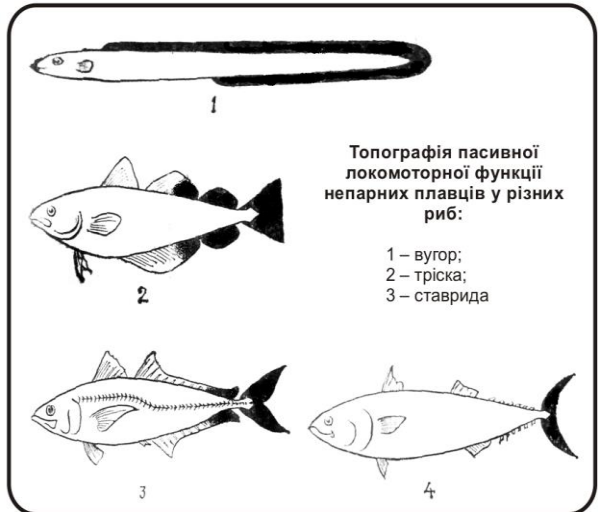
Хвилеподібні рухи риб:
А – вугра; Б – тріска



Прийосованість харацінової риби (*Gasteropelecus*) до польоту: А – загальний вигляд; Б – схема будови плечового поясу і розташування плавців. 1 – cleithrum; 2 – hypercoracoideum; 3 – hypocoracoideum; 4 – птеригіофори; 5 – промені плавця



Форма ундулюючих плавців у різних риб:
1 – морський коник; 2 – сонячник; 3 – риба-місяць; 4 – кузовок; 5 – морська голка; 6 – камбалка; 7 – електричний вугор



Топографія пасивної локомоторної функції непарних плавців у різних риб:

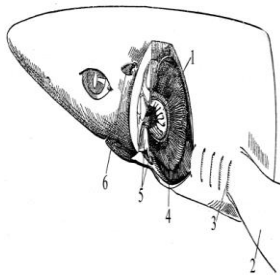
- 1 – вугор;
- 2 – тріска;
- 3 – ставрида



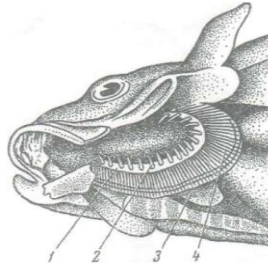
Органи стабілізації руху у риб – спинний та анальний плавці: Плавці цих риб працюють як киль корабля, перешкоджаючи завалюванню тіла на бік. Вони можуть підніматися і опускатися. В зв'язку з різними способами життя у різних видів риб спинні плавці набули різних форм

Додаток 1.5.2

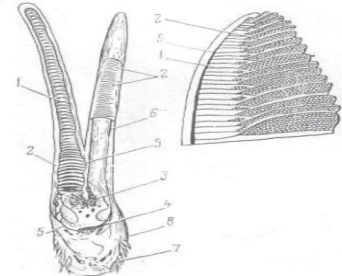
ОРГАНИ ДИХАННЯ РИБ



1. Розпрепарований перший зябровий мішок акул:
 1 – перша зяброва дуга;
 2 – грудний плавець;
 3 – зяброва щілина;
 4 – передня напівзябра;
 5 – глід;
 6 – бризкальце



2. Зябровий апарат костистої риби:
 1-перша зяберна душка;
 2-зяберні тичинки;
 3-серце;
 4-зяберні пелюстки

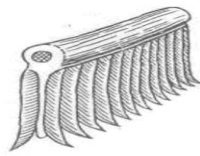


3. Будова зябрового апарату костистих риб:
 1-зяберні пелюстки;
 2-зяберні пелюсточки;
 3-зяберна артерія (кров венозна);
 4-зяберна вена (кров артеріальна);
 5-пелюсткова артерія;
 6-пелюсткова вена;
 7-зяберні тичинки;
 8-зяберна дуга

4. РОЗВИТОК ЗЯБРОВОГО АПАРАТУ РИБ



Хрящова риба



Химера

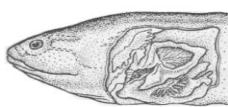


Кісткова риба

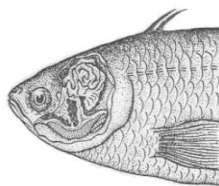


Сиг

5. ДОДАТКОВІ ОРГАНИ ДИХАННЯ РИБ



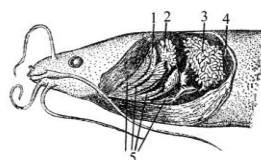
Кучія



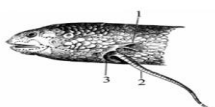
Окунь-повзун



Зміголов



Сом Кларія



Протоптер

6. ЛИЧИНКОВІ ЗЯБРА РИБ



Африканський лускатник



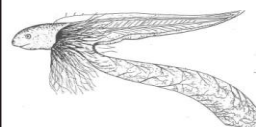
Личинка протоптера



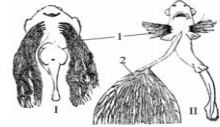
Американський лускатник



Багатопер



Гімнарх



Скат (1), акула (2)



Австралійський рогозуб

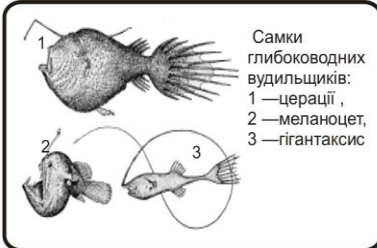


В'юн

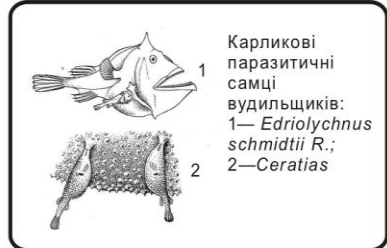
СТАТЕВИЙ ДИМОРФІЗМ ТА ПРИСТОСУВАННЯ ДО НЕРЕСТУ РИБ



Чорноротий вудильщик - (морський чорт) (*Lophiopus setigerus*)



Самки глибоководних вудильщиків:
1—церації, 2—меланоцет, 3—гігантаксис



Карликові паразитичні самці вудильщиків:
1—*Edriolychnus schmidti* R.; 2—*Ceratias*



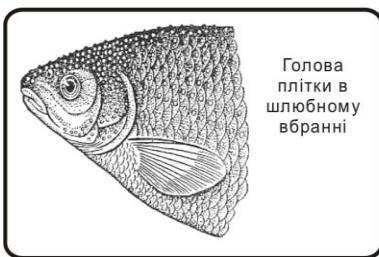
Сьомга *Salmo salar* (Самець та самка в шлюбному вбранні)



Горбуша *Oncorhynchus gorbusha* (самець та самка в шлюбному вбранні)



Нерка *Oncorhynchus nerka* та кіжуч *Oncorhynchus kisutch* (самці в шлюбному вбранні)



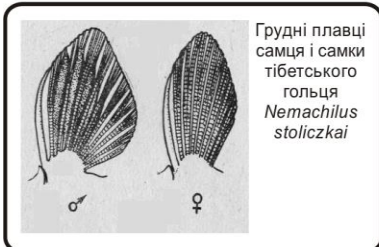
Голова плітки в шлюбному вбранні



Птеригоподи й ската



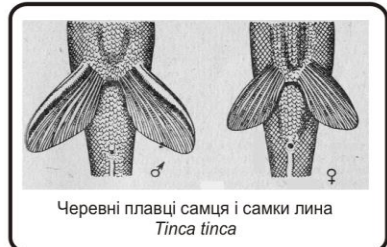
Голова самця кутума *Rutilus frisii* в шлюбному вбранні



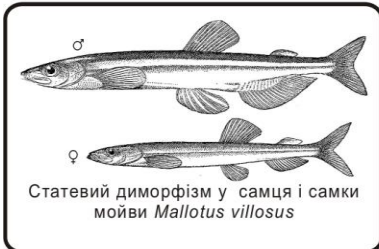
Грудні плавці самця і самки тибетського гольця *Nemachilus stoliczkae*



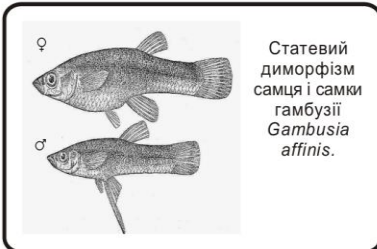
Спинні плавці самця і самки лабео *Labeo dero*



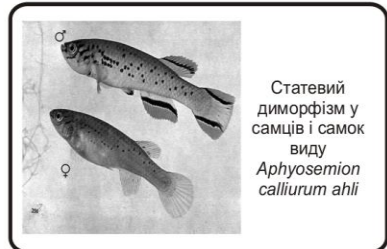
Черевні плавці самця і самки лина *Tinca tinca*



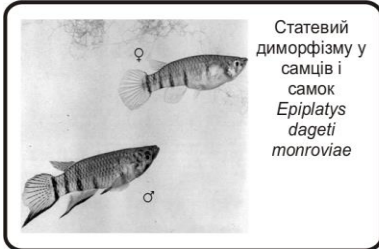
Статевий диморфізм у самця і самки мойви *Mollietis villosus*



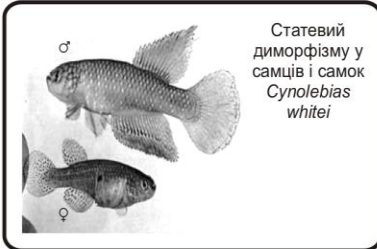
Статевий диморфізм самця і самки гамбузії *Gambusia affinis*.



Статевий диморфізм у самців і самок виду *Aphosemion calliurum ahli*



Статевий диморфізму у самців і самок *Epiplatys dageti monroviae*



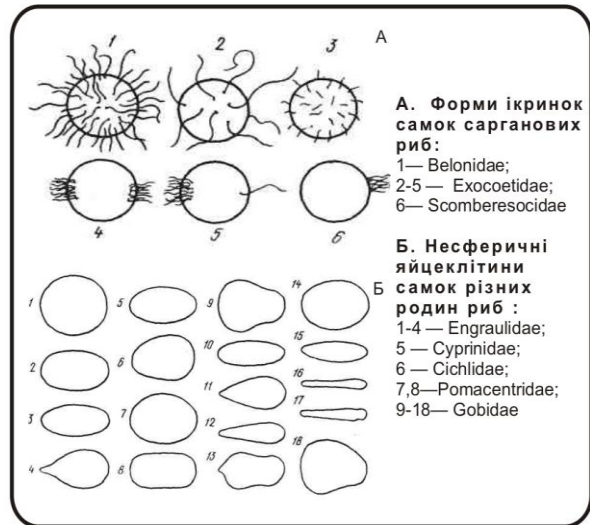
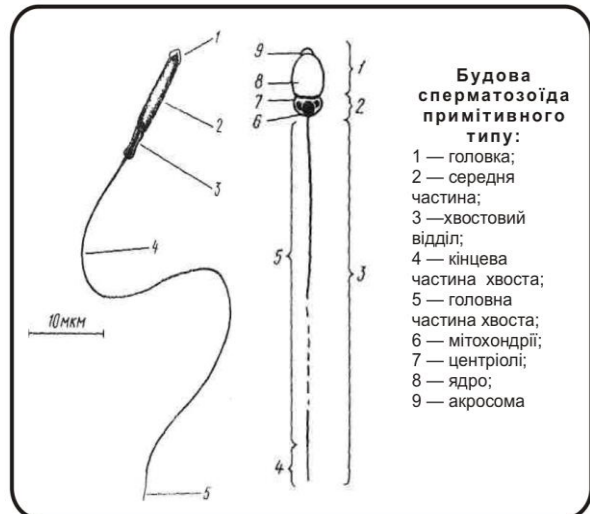
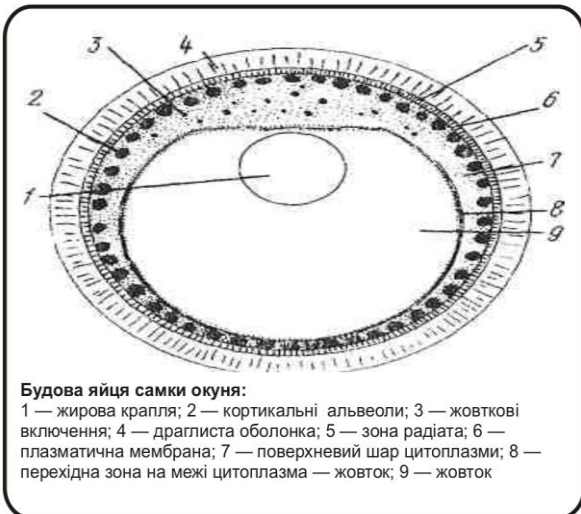
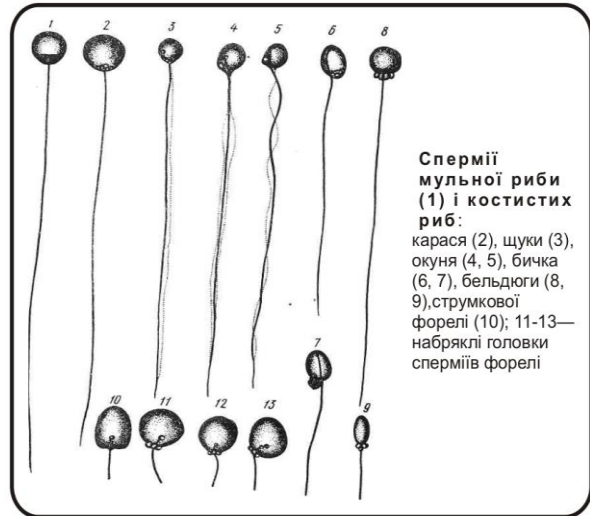
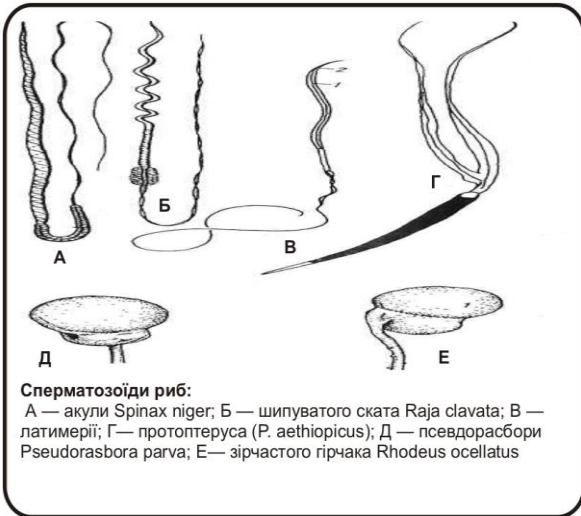
Статевий диморфізму у самців і самок *Synolebias whitei*



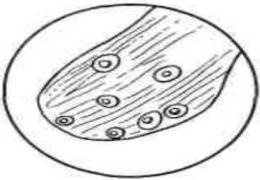
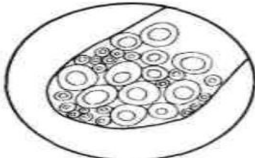
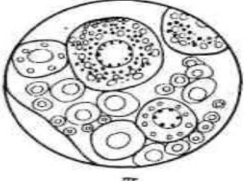
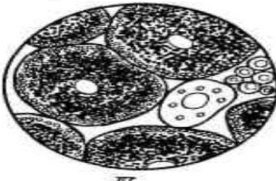
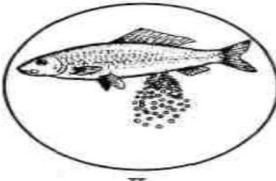
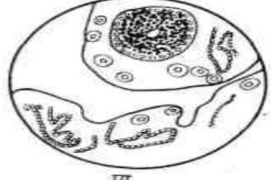
Статевий диморфізм у самців і самок мечоносія роду *Xiphophorus*

Додаток 2.3.2

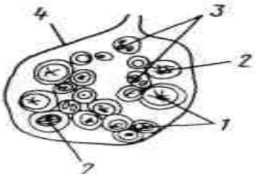
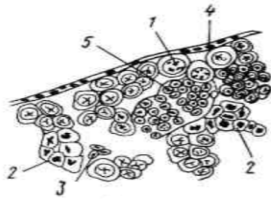
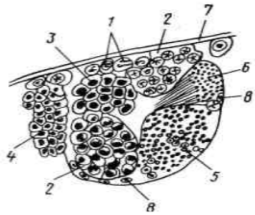
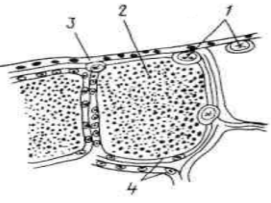
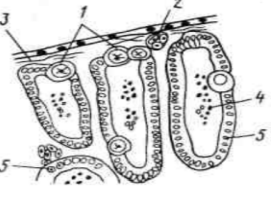
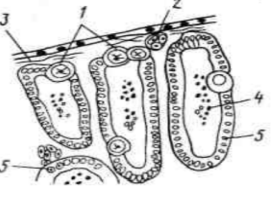
ФОРМА І БУДОВА ІКРИ ТА СПЕРМІЇВ РИБ



ШКАЛА ЗРІЛОСТІ ЯЄЧНИКІВ САМОК РИБ

СТАДІЯ ЗРІЛОСТІ	ЗОВНІШНІЙ ВИГЛЯД	МІКРОСКОПІЧНА БУДОВА	ГРАФІЧНЕ ЗОБРАЖЕННЯ
I	Статеві залози у вигляді прозорих тонких ниток. Неозброєним оком статі розрізнити не можна. Стадії не повторюються (буває один раз в житті)	Статеві клітки – овогонії виявляються серед клітин гермінативного епітелію (овогоніальний період)	 I
II	Яєчники представлені склоподібними тяжами: м'які, рожево-жовтуватого відтінку. Яєчник здається зернистим. По стінках тягнуться великі кровоносні судини	Численні овоцити періоду малого (протоплазматичного) зростання. Вони округлої або багатокутної форми, щільно прилягають один до одного. Є статеві клітини попередніх фаз розвитку	 II
III	Яєчники округлої форми, жовтувато-оранжевого кольору, займають близько 1/2 – 1/3 довжини порожнини тіла. Вони наповнені дрібними непрозорими жовтуватими ікринками. У разі розрізу яєчника ікринки тримаються грудками	Овоцити лежать більш густо унаслідок збільшення їх розмірів. Є молодші генерації	 III
IV	Яєчники сильно збільшені в об'ємі і займають більше половини (іноді до 2/3) порожнини тіла. Вони туго набиті непрозорими ікринками. Стінки яєчника прозорі. З'являються поодинокі великі і прозорі ікринки. Кількість таких ікринок збільшується	Овоцити старшої генерації знаходяться в кінці періоду трофоплазматичного росту, тобто у фазі наповнення жовтком. Є овоцити молодших генерацій. Іноді зустрічаються залишки дегенеруючих зрілих ікринок (у статевозрілих риб)	 IV
V	Яєчники досягають максимальних розмірів, вони наповнені ікринками, які витікають за слабого погладження черевця. Ікринки прозорі кулеподібні	Овоцити старшої генерації досягли дефінітивних розмірів. Глибки жовтка зливаються (у більшості видів). Ядро невиразне. Овоцити виходять із фолікул. Присутні овоцити молодших генерацій	 V
VI	Стінки яєчника спадають, стають в'ялими, непрозорими, складчастими, червоно-синового кольору. Спусташений яєчник сильно зменшується в об'ємі. Через деякий час запалення проходить, яєчник поступово яснішає, стає ясно-рожевим і переходить в стадію II	Спорожні фолікули, дегенеруючі невідкладені ікринки, що залишилися, зрілі ікринки, овоцити молодших генерацій	 VI

ШКАЛА ЗРІЛОСТІ СІМ'ЯНИКІВ САМЦІВ РИБ

СТАДІЯ ЗРІЛОСТІ	ЗОВНІШНІЙ ВИГЛЯД	МІКРОСКОПІЧНА БУДОВА	ГРАФІЧНЕ ЗОБРАЖЕННЯ
I	Статеві залози розвинені дуже слабо, мають вигляд тоненьких ниточок. Неозброєним оком статі розрізнити не можна. Стадія не повторюється	У тканині сім'яника розкидані статеві клітини — сперматогонії (сперматогаональний період), формою і розміром вони схожі з овогоніями ювенільних самок. Для розпізнавання статі потрібно звертати увагу, на анатомічну будову гонади: 1-сперматогоній; 2-сперматогоній, що діляться; 3-кровоносна судина з еритроцитами; 4-оболонка сім'яника	
II	Сім'яники представлені тонкими білуватими або трохи розовуватими тяжами. Кровоносні судини на їх поверхні не помітні	Разом із сперматогоніями виявляються сперматоцити I порядку: 1-сперматогоній; 2-сперматогоній, що діляться; 3-кровоносна судина з еритроцитами; 4-оболонка сім'яника; 5-циста з дрібними сперматогоніями	
III	Сім'яники на всьому етапі ущільнені, в кінцевому відділі звужені, щільні, пружинисті, білуватого або розовуватого кольору від безлічі дрібних кровоносних судин. На поперечному розрізі сім'яник виглядає гострокутним, краї його не зливаються; молочка немає	У сім'яниках ампули заповнені, як сперматоцитами I і II порядку та сперматидами, так і сперматозоїдами. Є і сперматогонії: 1-сперматогоній; 2-циста з сперматоцитами I і II порядку; 3-циста з сперматоцитами, що діляться, I порядку; 4-циста з сперматоцитами, що діляться, II порядку; 5-циста з сперматидами; 6-циста із зрілими сперматозоїдами; 7-оболонка сім'яника; 8-фолікулярний епітелій	
IV	Сім'яники великі, молочно-білого кольору, менш пружні. У разі натискання на черевце виділяються невеликі краплі молочка	Різко збільшена кількість ампул із сформованими сперматозоїдами. Інші ампули містять сперматиди, тобто продовжується асинхронність у розвитку клітин, підготовлених до нересту: 1-сперматогоній; 2-сперматозоїд; 3-оболонка сім'яника; 4-фолікулярний епітелій	
V	Нерестовий стан, сперма рясно виділяється за самого слабого погладження черевця. Сім'яники найбільшого розміру, вони еластичні, молочно-білі або трохи кремового відтінку	Ампули сім'яників у периферичній і центральній частинах наповнені сперматозоїдами, які лежать на периферії, ніби-то на хвилях: 1-сперматогоній; 2-кровоносна судина; 3-оболонка сім'яника; 4-залишкові сперматозоїди; 5-фолікулярний епітелій	
VI	Сім'яники звільнені від сперми, малі, м'які, рожеві з бурим відтінком, на розрізі кутові. У повторно-нерестуючих риб статеві залози переходить на II стадію	Стінки сім'яних каналців потовщені. Просвіти каналців вузькі, в них зустрічаються окремі невідкладені сперматозоїди. В пристінних ділянках лежать сперматогонії: 1-сперматогоній; 2-кровоносна судина; 3-оболонка сім'яника; 4-залишкові сперматозоїди; 5-фолікулярний епітелій	

ВІДКЛАДАННЯ ТА ЗАХИСТ ІКРИ У РІЗНИХ ВИДІВ РИБ



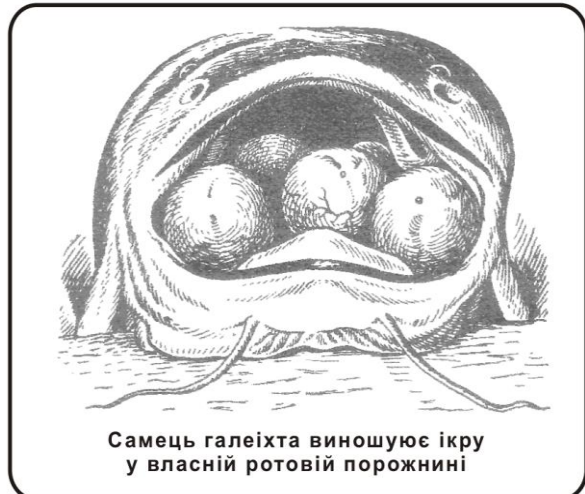
Кладки ікри: тихоокеанського оселедця- А; коропа-Б; ротана-В; окуня-Г



Гірчак відкладає ікру в мантийну порожнину раковини беззубки



Самець судака стереже відкладену на дно кладку ікри



Самець галеїхта виношує ікру у власній ротовій порожнині



Пінагор стереже кладку ікри

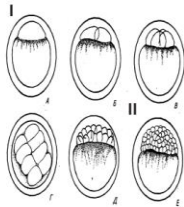


Самець триголкової колючки заганяє самку в побудоване ним гніздо

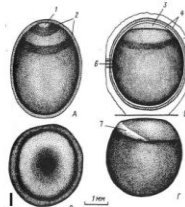
Додаток 2.4.1

РОЗВИТОК ТА ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ РИБ

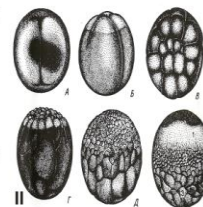
АКТИВАЦІЯ І ДРОБЛЕННЯ ЯЙЦЯ РИБ



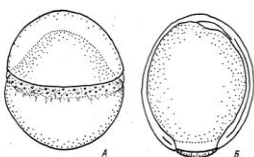
I етап — А-активація і утворення плазматичного горбка у сазана.
II етап—дроблення: Б—2 бластомери; В—4 бластомери; Г—8 бластомерів; Д—32 бластомери; Е—128 бластомерів



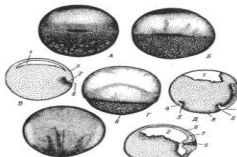
I етап — осетра до активації (А), після неї (Б, В), на стадії світлого серпа (Г): 1 — полярна пляма; 2 — пігментні кільця; 3 — перивітеліновий простір; 4 — подвійна промениста оболонка; 5 — хоріон; 6 — мікропіле; 7 — світлий серп.
II етап — дроблення яйця осетра: А — ділення 1; Б—ділення 2 (4 бластомери); В — ділення 4; Г — ділення 7; Д—рання бластула; Е— пізня бластула



ГАСТРУЛЯЦІЯ У РИБ

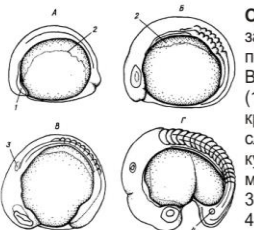


Гастрюляція у сазана:
 А — початок обростання (7 год);
 Б — завершення обростання, помітні закладки тіла зародка і невелика жовткова пробка (9 год)

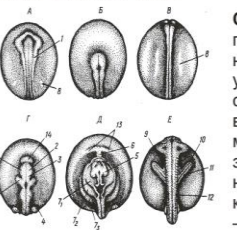


Гастрюляція у осетра: А—поява темної смужки; Б—рання гастрюла (В—в розрізі); Г—пізня гастрюла (Д—в розрізі); Е—замикання бластопора (Ж—в розрізі): 1 — бластоциль, 2—гастроциль, 3 — верхня губа бластопора, 4—нижня губа бластопора, 5 — бластопор, 6 — зовнішній шар, 7 — внутрішній шар, 8 — жовткова пробка

ОРГАНОГЕНЕЗ У РИБ

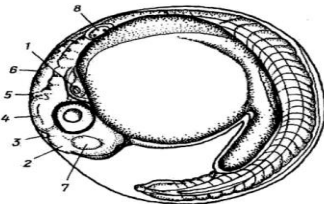


Органогенез у сазана: А — закладка зародка (10 год), Б — поява зачатків очей (13 год); В—поява слухових плакод (15 год); Г — поява в очах кришталиків, порожнин в слухових зачатках і купферової кульки (18—20 год): 1 — головна мезодерма, 2 — бічна пластинка, 3 — слухова плакода, 4 — купферова кулька

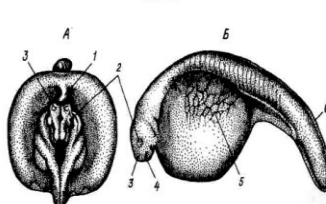


Стадії розвитку зародка осетра: А — нервової пластинки; Б, В — пізньої нейрули (утворення нервової трубки і головного відділу); Г — утворення трьох мозкових міхурів; Д — закладки серця; Е — розвитку переднирки: 1 — нервові валіки; 2-4 — передній, середній і задні мозкові міхури; 5 — зачатки очей, 6 — серце, 7 — зачатки зябрових дуг; 8 — зачатки системи виділення, 9 — ниркові каналці, 10-11 — збірний і виносний канали, 12 — соміти, 13 — бічна пластинка, 14 — залоза вилуплювання

ОБОСОБЛЕННЯ ХВОСТОВОГО ВІДДІЛУ РИБ

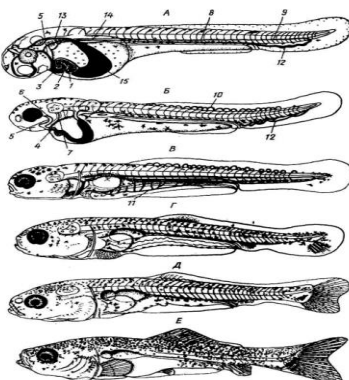


У сазана: відчленування хвостового відділу від жовткового міхура: 1 — серце; 2 — передній мозок; 3 — епіфіз; 4 — середній мозок; 5 — зачатковий мозочок; 6 — довгастий мозок; 7 — нюхова капсула; 8 — слухова кулька (отоліти)

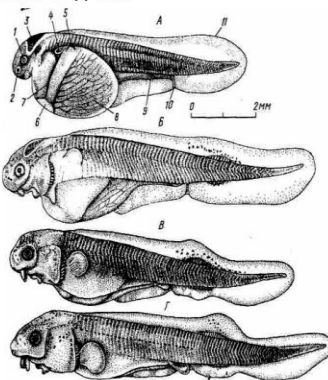


У осетра: А — вигинання і початок пульсації серцевої трубки; Б — розвиток судин на кишці: 1 — серце; 2 — очі; 3 — нюховий мішок; 4 — залоза вилуплення; 5 — судини на жовтковому мішку; 6 — зачаток плавцевої складки

ЛИЧИНКОВИЙ ПЕРІОД РИБ

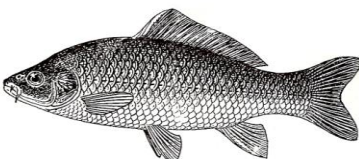


У сазана:
 А — розвиток ембріональної судинної системи, вік 1 доба 10 год; Б — розвиток зяброво-щелепного апарату, 2 доби 5 год (на цьому етапі відбувається вилуплювання); В — змішане живлення, 4—5 дб; Г — повне зовнішнє живлення, 6 дб; Д — розвиток променів в непарних плавцях, 8—9 дб; Е — розвиток променів і парних плавців



У осетра: А — передличинка після вилуплення: 1 — очі; 2 — нюховий мішок; 3 — довгастий мозок; 4 — петля збирних каналів переднирки; 5 — зачаток грудного плавця; 6 — серце; 7 — кюверова протока; 8 — судини на проміжній кишці; 9 — задня кишка; 10 — клоака; 11 — плавцева складка. Б—передличинка на етапі осідання на дно; В — личинка на етапі змішаного живлення, Г—личинка на етапі живлення планктоном

СТАТЕВОЗРІЛИЙ ПЕРІОД РИБ



РОЗМІРИ ТА РІСТ РИБ

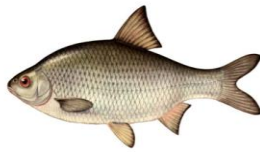
МАКСИМАЛЬНІ РОЗМІРИ І ВІК РІЗНИХ ВИДІВ РИБ



Вид риби: **Хамса**
 Водойма: **Азовське море**
 Максимальні розміри, см: **13**
 Максимальний вік, роки: **3**



Вид риби: **Шпрот**
 Водойма: **Балтійське море**
 Максимальні розміри, см: **16**
 Максимальний вік, роки: **6**



Вид риби: **Вобла**
 Водойма: **Північний Каспій**
 Максимальні розміри, см: **35**
 Максимальний вік, роки: **10**



Вид риби: **Лящ**
 Водойма: **Аральське море**
 Максимальні розміри, см: **45**
 Максимальний вік, роки: **15**



Вид риби: **Срібний карась**
 Водойма: **Амур**
 Максимальні розміри, см: **40**
 Максимальний вік, роки: **12**



Вид риби: **Сазан**
 Водойма: **Амур**
 Максимальні розміри, см: **90**
 Максимальний вік, роки: **16**



Вид риби: **Океанічний оселедець**
 Водойма: **Північне море**
 Максимальні розміри, см: **37**
 Максимальний вік, роки: **23**



Вид риби: **Тріска**
 Водойма: **Баренцове море**
 Максимальні розміри, см: **169**
 Максимальний вік, роки: **25**



Вид риби: **Севрюга**
 Водойма: **Баренцове море**
 Максимальні розміри, см: **214**
 Максимальний вік, роки: **31**



Вид риби: **Білуга**
 Водойма: **Північний Каспій**
 Максимальні розміри, см: **576**
 Максимальний вік, роки: **Більше 120**

Формула визначення довжини риби за Ейнаром Леа:

$$L_n = \frac{V_n}{V} \cdot L$$

L_n -довжина риби у віці n років; V - довжина луски від центру до краю; V_n -відстань від річного кільця до центру луски у віці n років; L -виміряна довжина риби.

Формула визначення довжини риби за Р. Лі:

$$L_n = \frac{V_n}{V} (L-a) + a$$

L_n -довжина риби у віці n років; V - довжина луски від центру до краю; V_n -відстань від річного кільця до центру луски у віці n років; L -виміряна довжина риби; a -довжина риби в момент утворення її луски.

Формула пропорціонального приросту логарифмів довжини риби до логарифмів довжини луски за Г. Н. Монастирським:

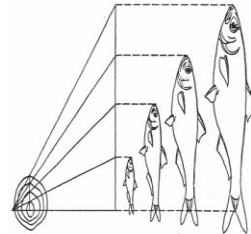
$$\lg y = \lg k + n \lg x$$

y -довжина риби; x -відповідна довжина луски; $\lg k$ -відрізок відмежувальної прямої рівняння на осі ординат; n -кутовий коефіцієнт.

Формула характеристики росту риби за В. В. Васнецовим:

$$\frac{\lg l_2 - \lg l_1}{0,4343 - (T_1 - T_2)}$$

0,4343- модуль переходу від натуральних логарифмів до десятичних; l_1 і l_2 -довжини риби у віці 1 і 2 роки; T_1 і T_2 -проміжок часу (зазвичай 1 рік).



Співвідношення між швидкістю росту риби та її лускою (принцип прямолінійної залежності покладений в основу формули Ейнара Леа).

Відносні прирости довжини (CI) та маси (Cp) тіла риби:

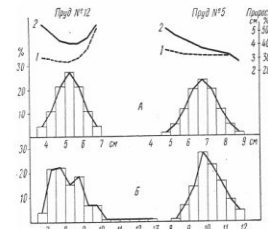
$$Cp = \frac{P_n - P_{n-1}}{P_{n-1}} = \frac{R_p}{P_{n-1}}$$

$$CI = \frac{l_n - l_{n-1}}{l_{n-1}} = \frac{R_l}{l_{n-1}}$$

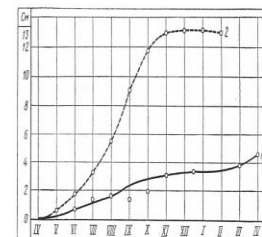
Абсолютні прирости довжини (RI) та маси (Rp) тіла риби:

$$R_l = l_n - l_{n-1}$$

$$R_p = P_n - P_{n-1}$$



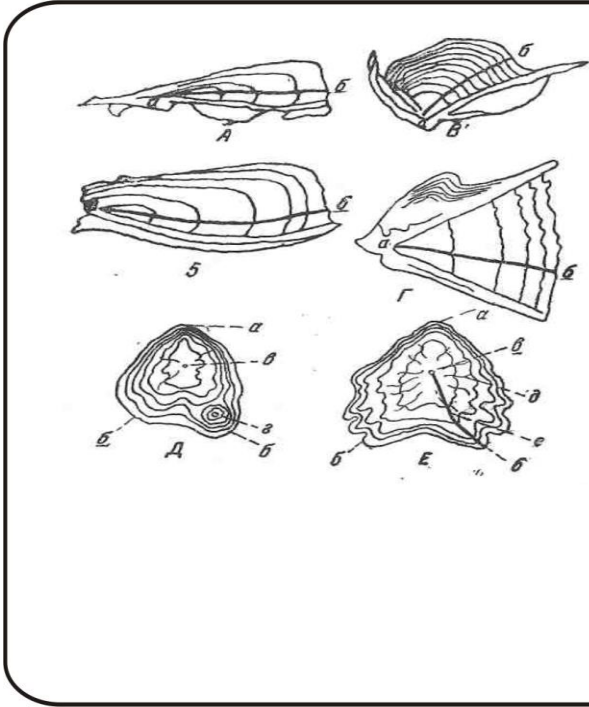
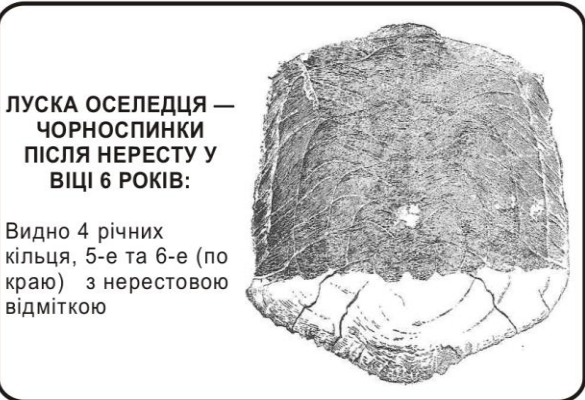
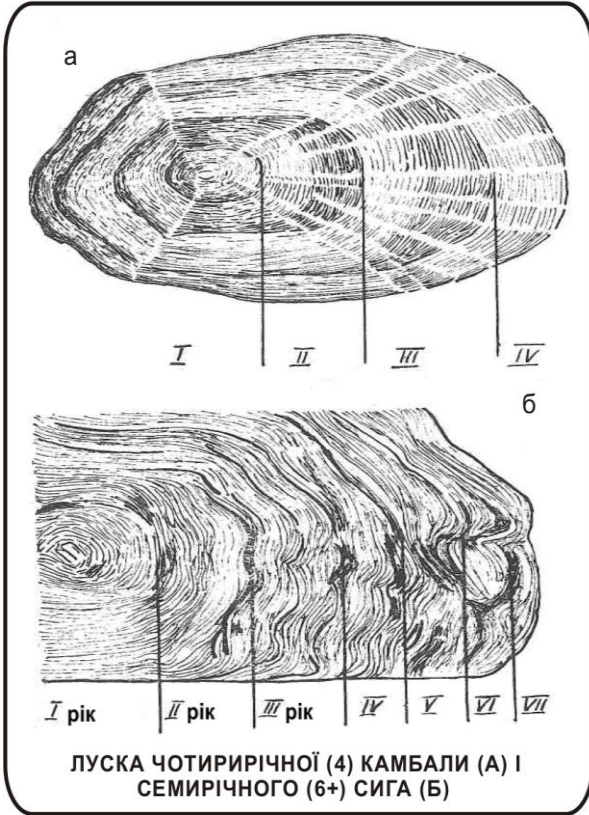
Приріст різних розмірних груп та зміна розмірного складу цьоголіток коропи(сазана) у водоймах з бідною (№ 12) та багатою кормовою базою (№5); А-початок вирощування; Б-



Ріст камбали в ареалі на місці виходу з ікри (1) і на місці акліматизації (2).

Додаток 2.5.2

ВИЗНАЧЕННЯ ВІКУ РИБ

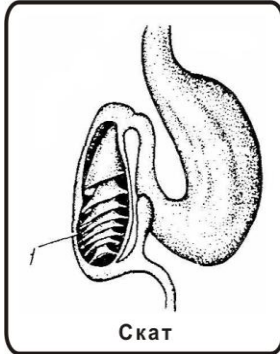


РІЧНІ КІЛЬЦЯ НА КІСТКАХ РИБ:

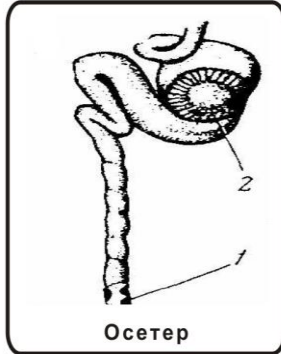
А-клеитрум вобли;
 Б-клеитрум ляща;
 В-клеитрум осетрових;
 Г-кришкова кістка окуня; ;
 Д-зріз променя севрюги;
 Е-зріз променя осетра;

а—верхня частина;
 б— бокові лопаті;
 в – центр;
 г – додатковий центр;
 д—радіальна борозна;
 е—лінія вимірювань зрізу

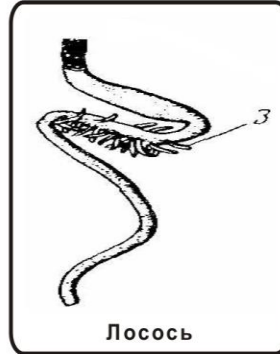
КИШКОВО-ШЛУНКОВІ ТРАКТИ РИБ



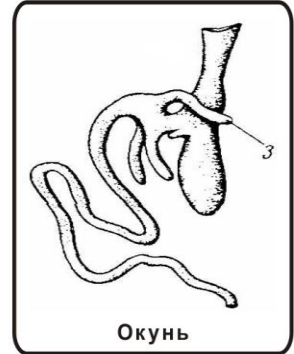
Скат



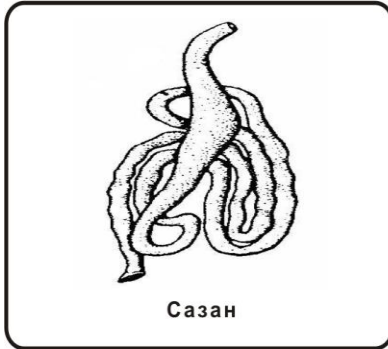
Осетер



Лосось



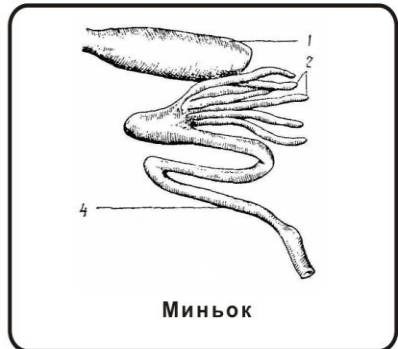
Окунь



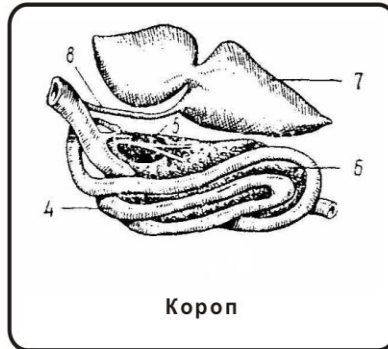
Сазан



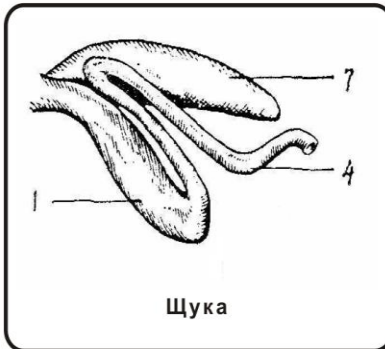
Товстолобик



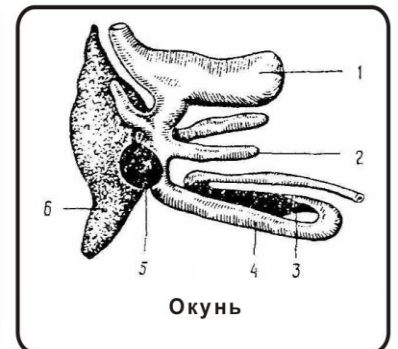
Миньок



Короп



Щука



Окунь

ПІДПИСИ (ПОЯСНЕННЯ) ДО МАЛЮНКУ

1 – шлунок; 2 – пілоричні придатки; 3 – селезінка; 4 – кишечник; 5 – жовчний міхур; 6 – печінка; 7 – плавальний міхур; 8 – повітряний канал.

ВИДИ РИБ

Щука
Окунь
Лящ
Білий амур
Піленгас
Білий товстолобик

ХАРАКТЕР ЖИВЛЕННЯ

Іхтіофаг
Іхтіофаг
Зообентофаг
Макрофітофаг
Детритофаг
Фітопланктофаг

ВІДНОСНА ДОВЖИНА ТРАВНОГО КАНАЛУ ДО ДОВЖИНИ ТІЛА РИБ

1,0
1,1
1,2
3,1
4,5
11,5

Додаток 2.7.1

МІГРАЦІЙНІ ШЛЯХИ РИБ

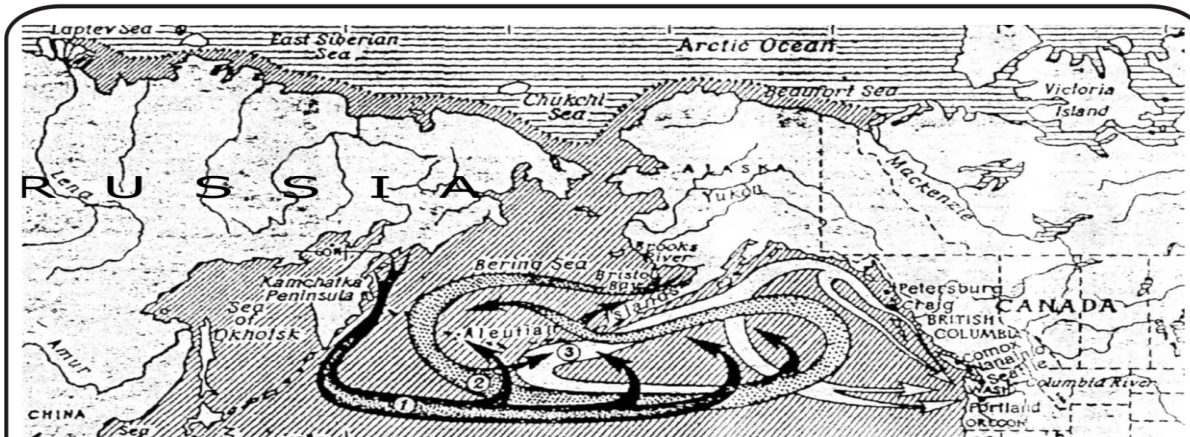


СХЕМА МІГРАЦІЇ ГОРБУШІ, НЕРКИ ТА ЧАВИЧІ:

Косим штрихуванням позначено зону розповсюдження тихоокеанського лосося.
Стрілками позначено міграційні шляхи: 1- Брістольської нерки; 2- Колумбійської чавичі; 3- Горбуші



СХЕМА МІГРАЦІЙ МОРСЬКИХ ОСЕЛЕДЦІВ В АТЛАНТИЧНОМУ ОКЕАНІ:

1- *Clupea harengus*; 2- *Clupea harengus membras*; 3- *Clupea harengus pallasii*

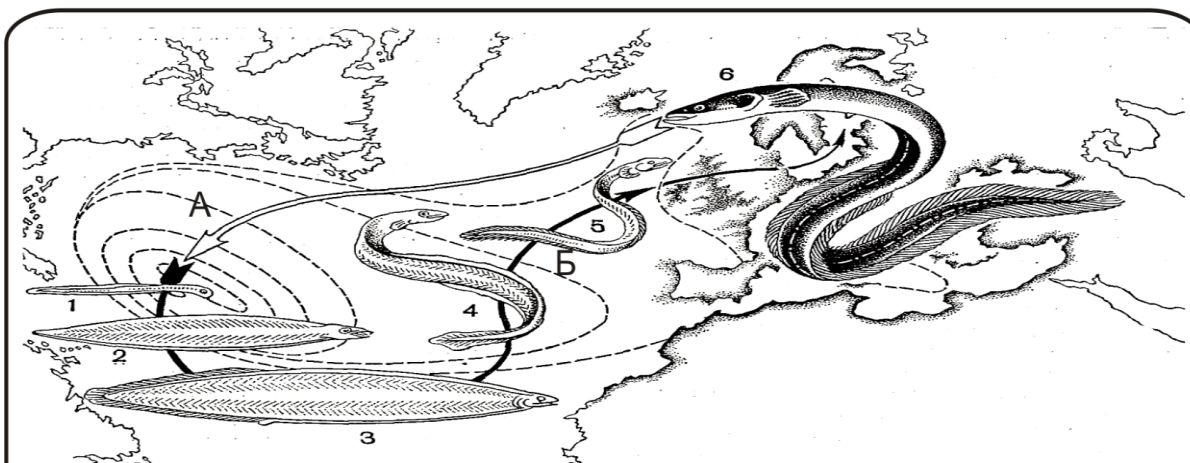


СХЕМА НЕРЕСТОВОЇ МІГРАЦІЇ (А) І ПАСИВНОГО ПЕРЕНОСУ ЛИЧИНОК (Б) ЄВРОПЕЙСЬКОГО ВУГРА: 1- передличинка; 2,3,4- личинка 2-3 роки, її перетворення; 5,6- скляний, дорослий вугор

МІЧЕННЯ ТА МІТКИ РИБ

Мічення риб підрізанням плавців

Мічення коропів тавруванням (а, б)

Тавро / код	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0
Обозначення	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0

Тавро та його розшифрування

Підводна рушниця для мічення:
1 – буртик голки для мічення; 2 – ручка курка; 3 – бойок; 4 – спусковий важіль; 5 – шпигля спускового важеля; 6 – спусковий гачок

Схема індивідуального мічення риб: мічення барвниками

а) Індивідуальне мічення племінних риб: крапками і цифрами на них позначені місця введення барвників і відповідні цифрові позначення міток; пунктирними кільцями відмічені мітки риби з індивідуальним номером: 1 9 8;

б) Групове мічення риб: крапками і цифрами на них позначені місця введення оранжевого барвника і відповідні цифрові значення міток кружком позначені риби генерації

Мітки різного типу:
А – мітка Петерсена; Б – мітка для лососів; В – внутрішня мітка для оселедцевих; Г – гідростатична мітка Леа

Підвісні мітки:
1 – гідростатична мітка Э. Леа; 2 – пластмасова пластинка; 3 – овальна мітка; 4, 5 – паперові мітки на фотопапері; 6, 7 – мітки з тонкої целулоїдної пластинки; 8 – каплевидна пластмасова мітка

Скобова мітка:
1 – внутрішня сторона нижньої губки щипців з виїмкою; 2 – вигляд зверху; 3 – загальний вид щипців зі вставленою між губками міткою; 4 – вигляд знизу; 5 – мітки в зігнутому вигляді збоку; 6 – розпрямлена мітка

Пістолет для мічення плоских риб:
1 – магазин міток; 2 – пластиковий диск; 3 – тіло риби; 4 – голка; 5 – нейлонова жилка з пластиковими трубочками; 6 – ударний стижень

Електронні мітки для мічення риб різного розміру

Риба із звуковою міткою

Звуковий передавач

Типи міток і способи їх прикріплення:
1 – гідростатична; 2 – пластинчаста; 3 – мітка Петерсена; 4 – типу «спагетті»; 5 – стрілоподібна; 6 – ультразвукова

Пристрій для "м'якого" термального таврування риб:
1 – ручка; 2 – упорна шайба; 3 – нагрівальний елемент; 4 – тримач; 5, 6 – майданчик, пази для знаків

Мітка Гільберта і щипці для мічення

Додаток 3.1.1

МОРСЬКІ ФАУНІСТИЧНІ КОМПЛЕКСИ

БОРЕАЛЬНИЙ АТЛАНТИЧНИЙ КОМПЛЕКС



ТРИСКА АТЛАНТИЧНА
(*Gadus morhua*)



САЙДА
(*Pollachius virens*)



ОСЕЛЕДЕЦЬ АТЛАНТИЧНИЙ
(*Clupea harengus*)

ТИХООКЕАНСЬКИЙ БОРЕАЛЬНИЙ МОРСЬКИЙ КОМПЛЕКС



ТРИСКА ТИХООКЕАНСЬКА
(*Gadus macrocephalus*)



ПАЛТУС БІЛОКОРИЙ
(*Hippoglossus hippoglossus*)



ОСЕЛЕДЕЦЬ СХІДНИЙ
(*Clupea pallasii*)

КЕЛЬТІЙСЬКИЙ МОРСЬКИЙ КОМПЛЕКС



ШПРОТ ЄВРОПЕЙСЬКИЙ
(*Sprattus sprattus*)



МЕРЛАНГ
(*Merlangius merlangus*)



ПУТАСУ ПІВДЕННА
(*Micromesistius australis*)

СЕРЕДЗЕМНОМОРСЬКИЙ МОРСЬКИЙ КОМПЛЕКС



АНЧОУС ЄВРОПЕЙСЬКИЙ
(*Engraulis encrasiolus*)



САРДИНА ЄВРОПЕЙСЬКА
(*Sardina pilchardus*)

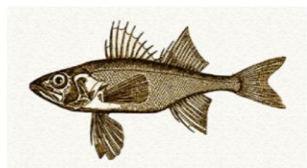


СТАВРИДА СРЕДИЗЕМНОМОРСЬКА
(*Trachurus mediterraneus*)

ПОНТІЙСЬКИЙ МОРСЬКИЙ КОМПЛЕКС



СУДАК МОРСЬКИЙ
(*Stizostedion marina*)



ПЕРКАРИНА
(*Percarina demidoffi*)



ТЮЛЬКА ЧОРНОМОРСЬКА
(*Clupeonella delicatula*)

ПРИСНОВОДНІ ФАУНІСТИЧНІ КОМПЛЕКСИ

АРКТИЧНИЙ ПРИСНОВОДНИЙ КОМПЛЕКС



ГОЛЕЦЬ АРКТИЧНИЙ
(*Salvelinus alpinus*)



КУНДЖА
(*Salvelinus leucomaenis*)



СИГ УСУРІЙСЬКИЙ
(*Coregonus ussuriensis*)

БОРЕАЛЬНИЙ ПЕРЕДГІРНИЙ ПРИСНОВОДНИЙ КОМПЛЕКС



ТАЙМЕНЬ
(*Hucho taimen*)



ХАРИУС
(*Thymallus thymallus*)



ГОЛЬЯН АМУРСЬКИЙ
(*Phoxinus lagowskii*)

БОРЕАЛЬНИЙ РІВНИННИЙ ПРИСНОВОДНИЙ КОМПЛЕКС



ЩУКА
(*Esox lucius*)



ПЛІТКА
(*Rutilus rutilus*)



КАРАСЬ ЗОЛОТИЙ
(*Carassius carassius*)

БАЙКАЛЬСЬКИЙ АВТОХТОННИЙ КОМПЛЕКС



ВЕЛИКА БАЙКАЛЬСЬКА ГОЛОМ'ЯНКА
(*Comephorus baicalensis*)

ДАВНІЙ ВЕРХНЬОТРЕТИННИЙ, АБО ПРИСНОВОДНИЙ АМФИБОРЕАЛЬНИЙ КОМПЛЕКС



СОМ
(*Silurus glanis*)



СУДАК
(*Stizostedion lucioperca*)



САЗАН
(*Cyprinus carpio*)

КИТАЙСЬКИЙ РІВНИННИЙ КОМПЛЕКС



ТОВСТОЛОБИК
(*Hypophthalmichthys molitrix*)



АМУР БІЛИЙ
(*Ctenopharyngodon idella*)



ГОЛЕЦЬ ТІБЕТСЬКИЙ
(*Noemacheilus stoliczkai*)



ЩІПАВКА ПЕРЕДНЬОАЗІАТСКА
(*Sabanejewia aurata*)



ПІЧКУР-ГУБАНЬ
(*Chilogobio czerskii*)



ОСМАН ГОЛИЙ
(*Diptychus dybowskii*)

