МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
БІЛОЦЕРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ АГРАРНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКУЛЬТЕТ

Кафедра іхтіології та зоології

ЗАГАЛЬНА ІХТІОЛОГІЯ

Конспект лекцій
для студентів першого (бакалаврського) рівня вищої освіти спеціальності
207 “Водні біоресурси та аквакультура”

Біла Церква
2021

УДК 597.2/.5(076)

Рекомендовано до друку
методичною комісією
університету
(Протокол № 2 від 19.10. 2021 р.)

Укладачі: Гриневич Н.Є., доктор. вет. наук, професор;
Жарчинська В.С., асистент;
Присяжнюк Н.М., канд. вет. наук, доцент;
Слюсаренко А.О., канд. вет. наук, доцент;
Хом'як О.А., канд. с.-г. наук, доцент;
Михальський О.Р. ст. викладач;
Трофимчук А.М., канд. с.-г. наук, доцент.

Загальна іхтіологія: конспект лекцій для студентів першого (бакалаврського) рівня вищої освіти спеціальності 207 "Водні біоресурси та аквакультура" / Н.Є. Гриневич, В.С. Жарчинська, Н.М. Присяжнюк, А.О. Слюсаренко, О.А. Хом'як, О.Р. Михальський, А.М. Трофимчук. – Біла Церква, 2021. – 150 с.

Рецензент:
Олешко О.А. зав. кафедри аквакультури та прикладної гідробіології Білоцерківського НАУ, канд. с.-г. наук, доцент.

© БНАУ, 2021

ВСТУП

Іхтіологія – розділ зоології, що вивчає будову тіла, спосіб життя, систематику, індивідуальний та еволюційний розвиток, географічне поширення й структуру популяцій риб і круглоротих (міксин та міног), розробляє біологічні основи рибальства і рибництва. Основними завданнями сучасної іхтіології є: вивчення екології, етології та динаміки популяцій риб, видового складу риб відкритого океану, морських і прісноводних водойм, питань їхньої еволюції і систематики. Приділяє також значну увагу питанням практичного раціонального ведення рибного господарства у водоймах різного типу (аквакультура), охороні й відтворенню рибних ресурсів, обґрунтуванню біологічних основ океанічного рибного промислу тощо.

Іхтіологія тісно пов'язана із такими дисциплінами як зоологія, гідробіологія, гідрохімія, фізіологія та біохімія гідробіонтів, рибальство. Є складовою різних напрямів рибництва (ставового, індустріального, у водосховищах і природних водоймах), які разом забезпечують високу фахову підготовку технологів з виробництва продукції аквакультури.

Метою навчальної дисципліни є засвоєння знань про рибу як живий організм у всій різноманітності його життєдіяльності, численних особливостях і проявах природного середовища.

Видання рекомендується студентам денної та заочної форми навчання за спеціальністю 207 «Водні біоресурси та аквакультура», іхтіологам, морфологам, фахівцям ветеринарної медицини та науковим співробітникам, що працюють в галузі іхтіології та іхтіопатології.

ОЧІКУВАНІ КОМПЕТЕНТНОСТІ ВІДПОВІДНО ДО СТАНДАРТУ ВИЩОЇ ОСВІТИ

Компетентність за спеціальністю «Водні біоресурси та аквакультура» відповідно до освітньо-професійної програми
Інтегральна компетентність
Здатність розв'язувати задачі та практичні проблеми у галузі водних біоресурсів та аквакультури, щодо стану популяцій рідкісних і зникаючих видів риб відтворення різних видів риб в озерах і водосховищах.
Загальні компетентності
К02. Здатність зберігати та примножувати наукові досягнення у напрямку збереження іхтіофауни та застосування іхтіологічних показників у біомоніторингу.
К07. Здатність до пошуку, оброблення та аналізу інформації про стан та використання систем і підходів до охорони риб в Україні і світі з різних джерел.
К08. Знання та розуміння області вивчення біологічних інвазій як поширення рибоподібних і риб та розуміння професійної діяльності в даній галузі.
Спеціальні компетентності
К01. Здатність аналізувати умови водного середовища природного походження, у тому числі антропогенні впливи на риб та іхтіофауну водойм.
К09. Здатність сприймати нові знання в галузі вивчення динаміки чисельності та біомаси популяцій риб в озерах і водосховищах та інтегрувати їх з наявними.
К13. Здатність аналізувати господарську діяльність, щодо використання методів принципів складання рибопромислових карт.

ОЧІКУВАНІ РЕЗУЛЬТАТИ НАВЧАННЯ

Символ результатів навчання за спеціальністю «Водні біоресурси та аквакультура» відповідно до освітньо-професійної програми	Результати навчання з дисципліни
РН-5	Знати та розуміти основи рибництва: в гідробіології, гідрохімії, біофізиці, іхтіології, біохімії та фізіології гідробіонтів, генетиці, розведенні та селекції риб, рибальстві, гідротехніці, іхтіопатології, аквакультурі природних та штучних водойм на відповідному рівні для основних видів професійної діяльності.
РН-9	Використовувати знання і розуміння походження та будови, способів життя, поширення рибоподібних і риб, принципів і методів систематики, біологічних особливостей рибоподібних і риб під час вирощування об’єктів водних біоресурсів та аквакультури.
РН-16	Мати передові знання та навички в одному чи декількох з таких напрямів: гідрохімії, гідробіології, біофізики, біохімії, фізіології гідробіонтів, загальної іхтіології, спеціальної іхтіології, розведення та селекції риб, генетики риб, годівлі риб, марикультури, онтогенезу риб.

ЗМІСТ НАВЧАЛЬНОЇ ДИСЦИПЛІНИ

ЛЕКЦІЇ

Тема і зміст лекції	К-ть годин
Змістовий модуль 1 **Зовнішні ознаки, форма та будова тіла риб**	
1.1. Вступ. Історія становлення іхтіології як науки. Історія становлення іхтіології як науки. Видатні вчені-іхтіологи.	2
1.2. Походження та місце рибоподібних і риб у загальній системі тварин. Місце рибоподібних і риб у системі тваринного світу. Походження рибоподібних і риб.	2
1.3. Зовнішні ознаки, форма та будова тіла риб. Особливості будови тіла риб. Способи пересування риб.	2
1.4. Внутрішня будова рибоподібних і риб. Внутрішня будова круглоротих. Внутрішня будова хрящових риб. Внутрішня будова хрящових ганоїдів. Внутрішня будовакостистих риб.	2
1.5. Пристосування рибоподібних і риб до існування у водному середовищі. Рух рибоподібних і риб. Дихання рибоподібних і риб. Чуття рибоподібних і риб. Фоторецепція. Електрорецепція.	2
1.6. Розмноження (відтворення) рибоподібних і риб. Способи розмноження. Вік настання статевої зрілості. Статевий диморфізм. Співвідношення статей. Будова ікри і сперміїв. Відкладання ікри. Групи риб за способом відкладання ікри. Строки розмноження і особливості ікрометання. Турбота про потомство. Плодючість та відтворна здатність риб. Виживаність ікри і личинок.	2
1.7. Розвиток та життєвий цикл рибоподібних і риб. Життєвий цикл рибоподібних і риб. Метаморфоз у рибоподібних і риб.	2
Разом за змістовий модуль 1	**14**
Змістовий модуль 2 **Екологія риб**	
2.1. Поширення рибоподібних і риб. Особливості розподілу морських риб. Географічне поширення морських риб. Поширення риб у морях і океанах. Біполярне та амфібореальне поширення риб. Поширення риб у зоогеографічних областях. Поширення глибоководних риб. Поширення прісноводних риб.	2
2.2. Етологічні реакції риб. Характеристика та форми поведінки риб.	2
2.3. Міграції рибоподібних і риб.	2

Міграційний цикл рибоподібних і риб. Нерестові міграції. Кормові (нагульні) міграції. Зимувальні міграції. Вимушені міграції. Методи вивчення міграцій.	
2.4. Загальні принципи та класифікація методів оцінки чисельності риб. Оцінка чисельності і біомаси популяцій риб. Інструментальні методи оцінки чисельності риб. Комбіновані методи оцінки абсолютної чисельності риб. Методи оцінки відносної чисельності риб. Визначення чисельності і біомаси риб біостатичними методами.	2
2.5. Методи оцінки стану популяцій рідкісних і зникаючих видів риб. Методи виявлення рідкісних і зникаючих видів риб. Оцінка рівня охорони рідкісних і зникаючих видів риб. Екосистемна концепція управління.	2
2.6. Застосування іхтіологічних показників у біомоніторингу. Методологічні підходи до вибору індикаторних видів. Параметри для оцінки стану риб-індикаторів. Методика проведення мікроядерного тесту еритроцитів крові риб.	2
2.7. Акліматизація риб. Категорії процесу акліматизації. Критерії акліматизації. Форми цілемпрямованої акліматизації. Типи акліматизації. Фази процесів акліматизації. Поетапна акліматизація. Методи акліматизації. Оцінювання результатів акліматизації.	2
Разом за змістовий модуль 2	**14**
Всього годин	**28**

ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 1
ЗОВНІШНІ ОЗНАКИ, ФОРМА ТА БУДОВА ТІЛА РИБ

ЛЕКЦІЙНЕ ЗАНЯТТЯ № 1

Вступ. Історія становлення іхтіології як науки

План

1. Історія становлення іхтіології як науки.
2. Видатні вчені-іхтіологи.

1. Історія становлення іхтіології як науки. 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 риб і раковини молюсків. У багатьох країнах світу знайдені різні настінні зображення риб та інших водних тварин, наприклад, наскальні малюнки риб з берегів р. Урал і бухти Ая (Росія), що дозволяють навіть встановити їхню видову приналежність (рис. 1).

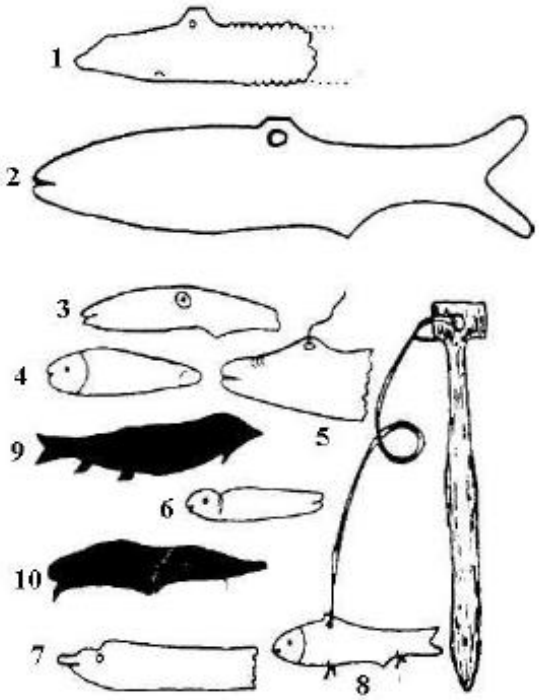


Рис. 1. Наскальні рисунки з берегів р. Урал: 1-8 – кам'яні риби (вироби древніх риболовів); 9 – висічене на скалі бухти Ая зображення нерпи; 10 – зображення осетра *(за Козловим В. І., 2002 р.)*

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).

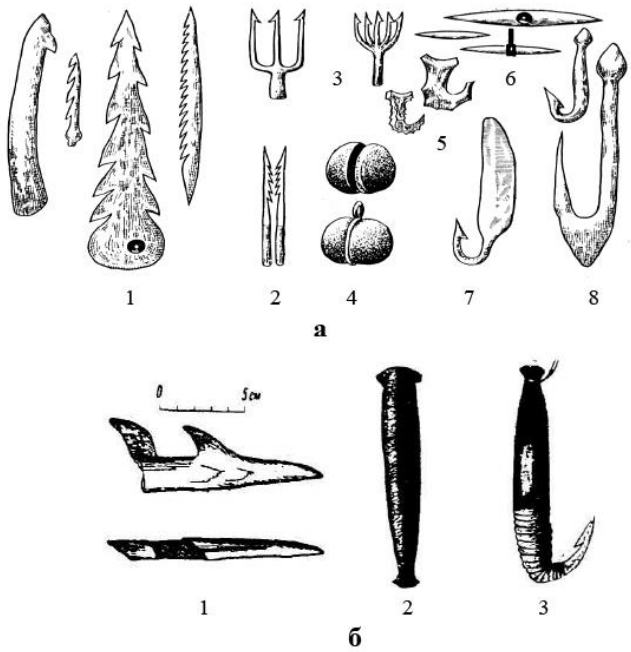


Рис. 2. Древні засоби для ловлі риби: а – рибальські пристосування в мезоліті за 9 тис. р до н.е. (1 – гарпуни; 2 – наконечники стріл; 3 – ості; 4 – кам'яні важки; 5 – кремінні гачки; 6 – давні форми гачків; 7 – бронзова блешня; 8 – кістяні гачки); б – снасті риболовів новокам'яного віку Східного Сибіру (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).

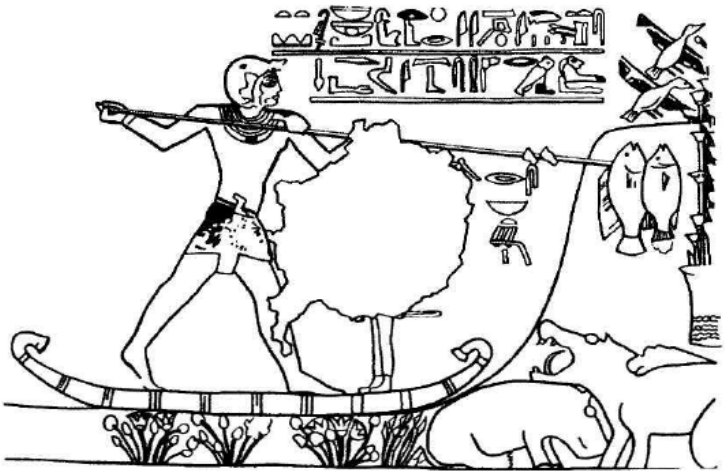


Рис. 3. Добування риби остями на папірусних човнах у Давньому Єгипті *(за Мельником О. П. та ін., 2008 р.)*

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.)*

2. Видатні вчені-іхтіологи. 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 рр.) до початку нашої ери.

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) працях 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 праць 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 схоластикою, 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.

Праці 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 вперед, 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 усієї 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.

Ще один 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 рибам. З інших іхтіологів заслуговують уваги Уіллугбі 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 Ласепеда. 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. 5), 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.

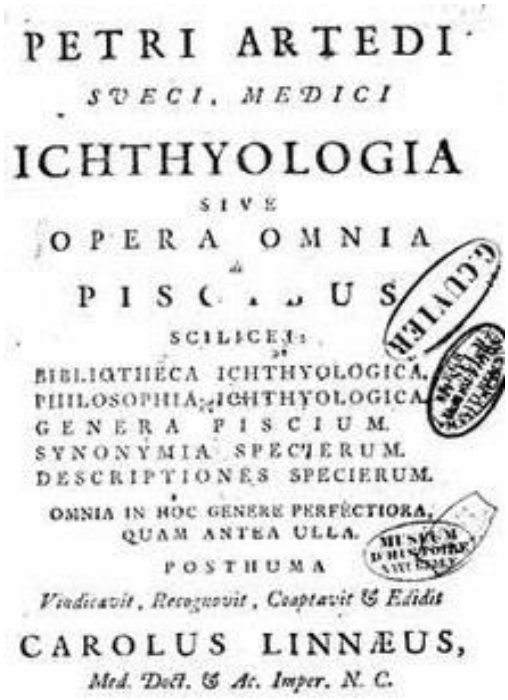

PETRI ARTEDI
SVECI, MEDICI
ICHTHYOLOGIA
SIVE
OPERA OMNIA
DE
PISCIBUS
SCILICET:
BIBLIOTHECA ICHTHYOLOGICA.
PHILOSOPHIA ICHTHYOLOGICA.
GENERA PISCIUM.
SYNONYMIA SPECIERUM.
DESCRIPTIONES SPECIERUM.
OMNIA IN HOC GENERE PERFECTIORA,
QUAM ANTEA ULLA.
POSTHUMA
Vindicavit, Recognovit, Coaptavit & Edidit
CAROLUS LINNÆUS,
Med. Doct. & Ac. Imper. N. C.

Рис. 5. 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 пожвавили 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 Ласепеда.

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 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 опису і систематиці риб.

Наприкінці XVIII століття 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 відрізку 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 детально 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 всередині цілого. Функціональна єдність організму розглядається як необхідна умова, що тільки і уможливлює існування живих істот. Форма і функція пов'язані нерозривно, і саме функція визначає будову органа.

Наступний вчений, після Кюв'є – 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 міксинових», «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 навів основні поняття про риб, їх 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 XIX 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 XVIII 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 ім'ям 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 річки Об та 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 «Zoograhia 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 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 напряму 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 Первозванний». 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, які очолював М. Кніпович, 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 століття: Берга Л., Солдатова В., Шмідта П., Державіна О., Суворова Є., Правдіна І., Аверінцева С., Борисова П., Монастирського Г., Крижанівського С., Лебедєва В., Васнецова В., Лінберга Г., Световідова О., Расса Т., Нікольського Г., Мойсеєва П., Марті Ю., Зуссер С., Микулина О. та багатьох інших.

Найбільший внесок у розвиток іхтіології зробив академік Л.С. Берг (1976-1950 рр.) (рис. 6).

Його справедливо називають головою радянської іхтіологічної школи, ним опубліковано понад 700 робіт. 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 вперше описані 17 родів, 38 видів і 51 підвид риб.

Із сучасників і послідовників Л.С. Берга варто відзначити ще одного видатного іхтіолога Г.В. Нікольського (1910-1977 рр.), автора багатьох цінних наукових робіт та досліджень із систематики, біології та екології риб (рис. 7).

Рис. 6. Лев Семенович Берг (1876-1950 рр.)

Рис. 7. Георгій Васильович Нікольський (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 видатних науковців – Солдатова В., дослідника лососевих і осетрових риб; Шмідта П., автора багатьох робіт про риб далекосхідних морів; Державіна О., що описав осетрових й лососевих Каспійського моря; Суворова Є., Правдіна І. й Аверінцева С., що створили підручники й методичні посібники з іхтіології; Борисова П., який досліджував іхтіофауну річок Сибіру та розробив основи лову каспійської кільки із залученням електричного світла; Монастирського Г., що розробив методи визначення віку й темпу росту риб, а також виявив закономірності, пов'язані з оцінкою стану їх запасів.

Україна, перебуваючи в XX ст. в складі єдиної радянської держави, мала також значну плеяду видатних іхтіологів, дослідження яких стосувались переважно саме іхтіофауни українських водойм. Серед них слід згадати наступних вчених: Белінга Д., Третьякова Д., Нікольського А., Владимирова В., Короткого І., Павлова П., Брюзгіна В., Мельничука Г., Бугая К., Пінчука В., Сухойвана П., Дячука І., Жукінського В., Коваля М. та інших.

Особливо слід відзначити дослідника риб України, професора-іхтіолога Д.Є. Белінга (рис. 8), який працював у Київському ветеринарному інституті (1922-1931 рр.), що пізніше ввійшов 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 сейсмосенсорну систему, написав визначник прісноводних риб іхтіофауни внутрішніх водойм (рис. 9).

Рис. 8. Белінг Дмитро Євстахійович (1882-1949 рр.)

Рис. 9. Третьяков Дмитро Костянтинович (1878-1950 рр.)

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 прісноводних риб, залишивши нам книгу «Загальні закономірності росту риб» (1950 р.).

Владимиров В.І. (1911-1976 рр.) (рис. 10) 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 зарегульованого стоку річки» тощо.

Рис. 10. Владимиров Володимир Іванович (1911-1976 рр.)

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 (Білоцерківський національний аграрний університет, КНУ ім. Т.Г. Шевченка, НУБіП України, Херсонський ДАУ та інші).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Дайте визначення іхтіології як науки, її мета і задачі.
2. Хто є автором праці «Система природи»?
3. Хто є автором книги «Історія риб»?
4. Хто є автором книги «Загальні закономірності росту риб»?
5. Назвіть основні етапи розвитку іхтіології та надайте стислу характеристику.
6. Назвіть видатних учених-іхтіологів минулого і охарактеризуйте їх вклад у розвиток науки.
7. Назвіть видатних учених-іхтіологів сучасності і охарактеризуйте їх вклад у розвиток науки.

ЛЕКЦІЙНЕ ЗАНЯТТЯ № 2

Походження та місце рибоподібних і риб у загальній системі тварин

План

1. Місце рибоподібних і риб у системі тваринного світу.
2. Походження рибоподібних і риб.

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 канального осьового 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 надкласи рибоподібних *(Marsipobranchii* або *Cyclostomes)* і риб *(Pisces)* разом становлять 48%, класи земноводних *(Amfibia)* – 6,0%, плазунів *(Reptilia)* – 14%, птахів *(Aves)* – 21% та ссавців *(Mammalia)* – 11% (рис. 11).

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

За визначенням Г.В. Нікольського (1980), під видом варто розуміти співтовариство вільно схрещуваних організмів, які володіють здатністю весь 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.

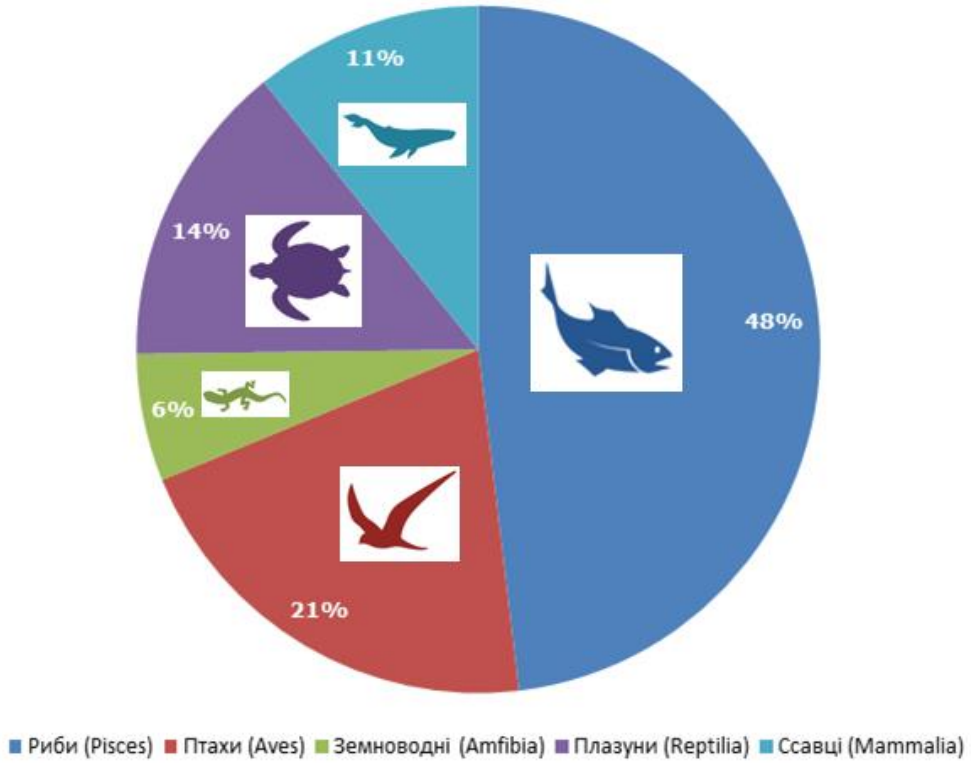


Рис. 11. Питома вага рибоподібних і риб за кількістю видів серед хребетних тварин

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 *географічні раси.* 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 змінюється 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 точкою 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 поширені 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 пристосувань, величезне пізнавальне й практичне значення в житті всіх народів і країн планети.

До підтипу хребетних належить надклас мішкозяброві рибоподібних з одним класом круглоротих *(Cyclostomata)*, які тепер представлені підкласами міног *(Petromyzones)* і міксин *(Myxini)*. Для класу круглоротих характерна досить примітивна будова порівняно із хрящовими й тим більше кістковими рибами. У представників цього класу відсутні щелепи, відсутні парні плавці, 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)*.

В основі вищевикладеної систематики лежить система, розроблена Л. Бергом (1940, 1948 рр.) і Л. Ліндбергом (1971 р.) з деякими уточненнями, доповненнями і змінами, які були пропоновані Матсубарою (1963 р.), Ромером (1966 р.), Нікольським (1971 р.), Мойсеєвим (1981 р.), Рассом (1983 р.), Микулиним (2003 р.), Жуковим (2004 р.), Нельсоном (2006 р.), Новіцьким та ін. (2007 р.).

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%. 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 рр.). 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 *(Actinipterygii)* 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 р.) розділили на вісім самостійних надрядів, залишивши за вихідним надрядом невизначений ранг без назви. Лише Нельсон (2006 р.) надає їм новий ранг дивізіону *(Division)*, який у багатьох системах не передбачається.

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 ордовицького до четвертного періодів дали початок круглоротим рибоподібним, древнім безщелепним рибам, першим щелепним (панцирним) рибам, хрящовим і кістковим (променеперим) рибам.

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

Прийнято вважати, що тварина, що дала початок рибоподібним і рибам, 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 скам'янілі їх залишки не збереглися, давно зникли, були зруйновані й розмиті. Можливо, це тіктаалік *(Tiktaalik roseae)* – риба із шиєю (рис. 12), вік якої датується 375 млн р. до н.е., рештки її знайдені біля озера 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.

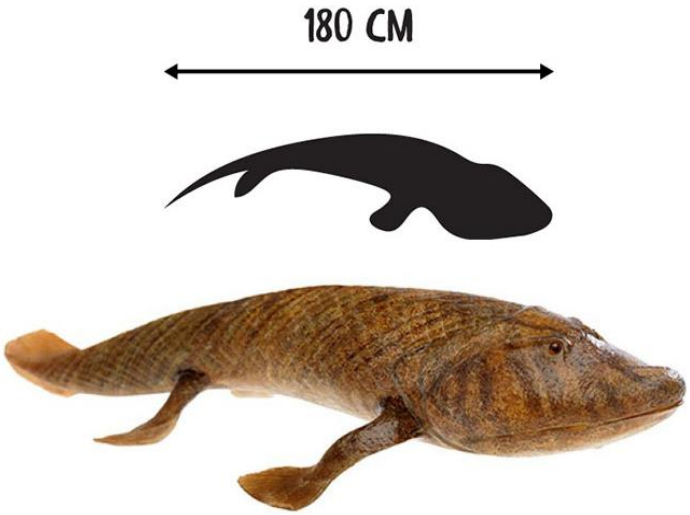


Рис. 12. *Tiktaalik roseae (Daeschles, Shubin & Jenkins, 2006)*

Зрозуміло, він не дуже нагадував рибу. Ця істота, наскільки її можна реконструювати, можливо нагадувала сучасного ланцетника, але знак 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. 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. Їх вважають попередниками костистих риб та інших хребетних тварин.

Вважається, що справжні безщелепні щиткові рибоподібні могли з'явитися приблизно 440 млн. років тому. Їх перші скам'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)*.

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 птераспіди і цефаляспіди.

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. Формування щелепного апарату дозволило рибам відірватися від дна, перейти до активного пошуку їжі, її захоплення, відкушування, дроблення. Учені їх назвали щелепнороті панцирні риби або, за їхній пластинчастий панцир, пластинчастошкіряні *(Palaeonisci)*. Вони були досить важкі й незграбні, деякі досягали довжини 10 м і більше. Мали твердий панцир із багатьох пластин, що покривали голову й передню частину тулуба. З ними пов'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 птеріхтіси. Невдовзі вони вимерли, послуживши основою для розвитку представників древньої гілки – щелепнозяброві риби *(Acanthodii)*, які трохи нагадували мініатюрних акул. Їхні скам'янілі залишки дають відповідь на походження парних плавців (замість них шипи) і розвиток щелеп із зябрових дуг (рис. 13).

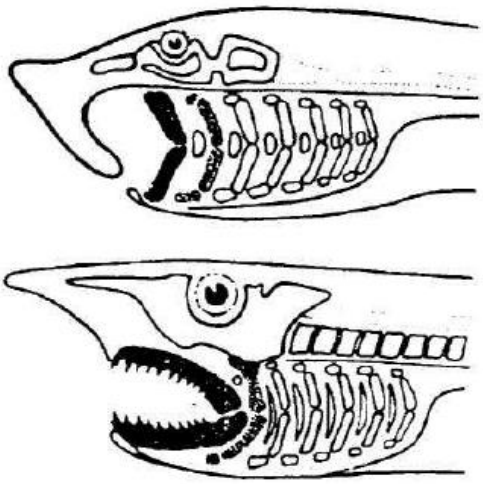


Рис. 13. Схема перетворення зябрових дуг риб у щелепний апарат
(за Микуліним Є.О., 2003 р.)

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

Повертаючись 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. Обидві ці групи мали низку переваг перед великоваговими щелепнозябровими й щелепноротими панцирними рибами, які поступово зникли.

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 рогозуб (Австралія).

Після дводишних почало підсилюватись процвітання кистеперих риб *(Crossopterygiimorpha)*, 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. 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 *(Latymeria chalumnae)* (рис. 14). Нині знайдено ще один вид кистеперих риб, близькоспоріднений із відомою латимерією.

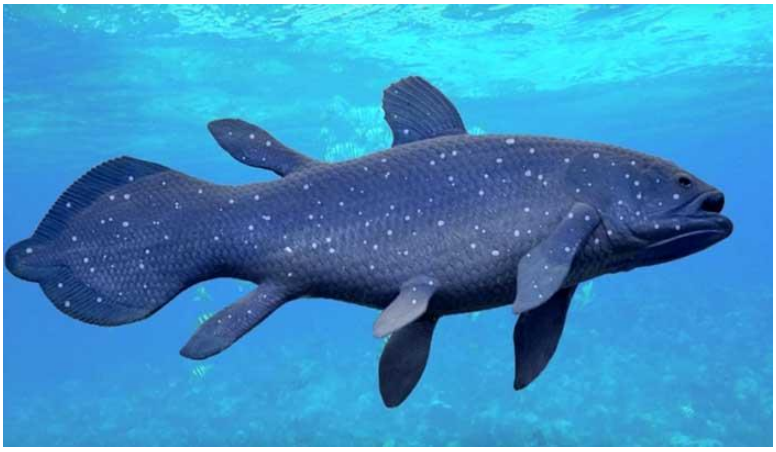


Рис. 14. *Latymeria chalumnae (Smith, 1939)*

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)*. 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, разючою пристосованістю до різних умов існування:

- від термальних джерел з температурою близько +50°С до водойм із температурами, близькими до замерзання (-2°С);
- від відкритих водойм до підземних печер;
- від високогірних ключових джерел до глибинних океанських западин (7 578 м);
- від прісних вод до дуже солоних (60-80‰).

Основу сучасним променеперим рибам заклали древні палеоніски. Вони дали початок хрящовим ганоїдам *(Chondrosteimorpha)*, понад 250 млн. років тому; кістковим ганоїдам *(Holosteimorpha)*, 230 млн. років тому; костистим рибам *(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 близькими до кісткових ганоїдів є клюпеоїдні риби *(Clupeimorpha)*, які прямо або побічно виступають як вихідна форма для всіх інших.

Від древніх клюпеоїдних 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 гадоідним *(Gadomorpha)*. Одночасно із гадоідними з'явилися перкоідні *(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.

ЛЕКЦІЙНЕ ЗАНЯТТЯ № 3

Зовнішні ознаки, форма та будова тіла риб

План

1. Особливості будови тіла риб.
2. Способи пересування риб.

1. Особливості будови тіла риб. ***Тіло риб складається*** з голови, тулуба, хвоста і плавців. Межа, що відділяє *голову* від тулуба – це зябровий отвір. На голові розміщені рот, носові отвори, очі, зяброві отвори. *Тулуб* риб обмежений спереду зябровим отвором та ззаду хвостовою частиною. *Хвостова частина* – це частина тіла, яка лежить позаду анального отвору або на початку анального плавця. Ця межа відповідає, звичайно, порожнині тіла і початку хвостових хребців хребта.

Форма голови в риб дуже різноманітна в зв'язку з пристосуванням до умов проживання (рис. 15).

У *меч-риби* верхня щелепа витягнута в довге мечеподібне утворення, складає третину довжини всієї риби. Верхня щелепа, яка витягнута в «меч»,

являє собою сильну зброю для нападу і забезпечує рибі високу швидкість плавання. *Меч-риба* розвиває швидкість до 130 км/год. Завдяки високій швидкості плавання та активному способу життя вона поїдає самих різноманітних риб і головоногих молюсків (фактично будь-яких тварин, які зустрічаються на її шляху). Риби і кальмари, яких знаходять в шлунку *меч-риб* після її вилову та розтину, бувають перерубані на дві частини або мають інші сліди пошкодження, що нанесені «мечем». Трапляються випадки пошкодження цією рибою шлюпок і бортів. Інколи уламки «меча» витягували навіть із корпусів великих суден.

У *лопатоноса* голова у вигляді лопати. Ця форма голови визначається характером живлення риби, адже лопатоніс, що пливе у товщі води, тримає рот широко відкритим, захоплює планктонні організми та випускає воду крізь зяброві тичинки.

В *голки-риби* голова у вигляді трубки.Трубчасте рило *голки-риби* діє як піпетка, що втягує ракоподібних безхребетних. Здобич може втягуватися в рот з відстані до 4-х см.

Своєрідна форма голови в *акул-молотів*. Вони близькі за походженням до інших видів акул, але відрізняються своєрідною формою голови. Голова цих риб дуже сплощена зверху до низу та має з боків два великі вирости, на зовнішніх краях яких розташовані очі. На деякій відстані від них розміщені ніздрі. Якщо дивитись на голову цієї риби зверху то вона нагадує молот або кувалду. Така форма голови *акул-молотів* полегшує їм маневрування у вертикальній площині, а широко розташовані носові отвори надають можливість для більш чіткої орієнтації за запахами.

Рис. 15. Форми голови риб

Зяброві щілини розміщені з боків голови риб. У *кісткових* риб на голові є одна пара зябрових щілин, а в більшості акул і скатів їх 5. У химерових *(Chimaeridae)* 4 пари зябрових щілин, які прикриті складкою шкіри, що подібна до зяберної кришки. *Справжня зяброва кришка є лише у кісткових риб.*

Розміщення рота і його будова залежать від характеру харчування риби. Рот за розташуванням ротової щілини може бути верхнім, нижнім і кінцевим (рис. 16).

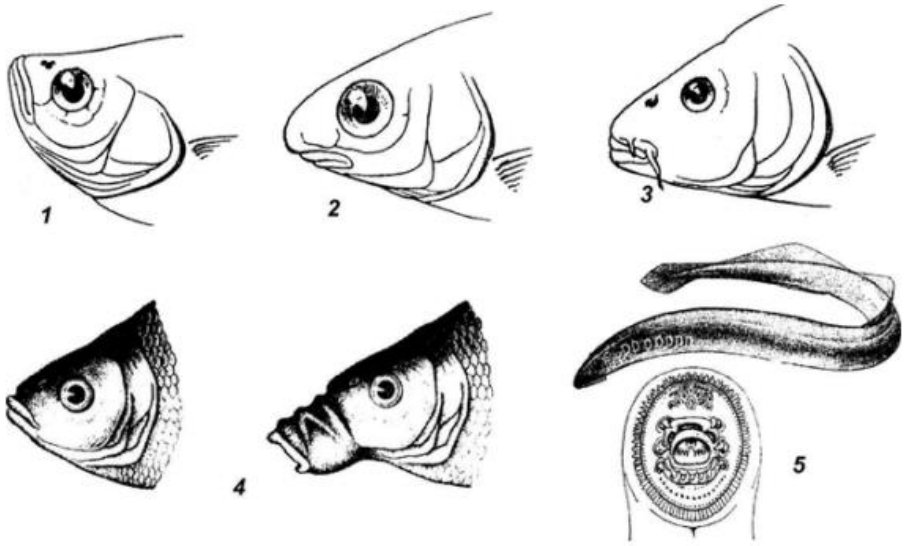


Рис. 16. Форми рота риб: 1 – верхній; 2 – нижній; 3 – кінцевиц; 4 – висувний; 5 – воронкоподібний

У осетра, коропа, ляща та інших риб рот висувний, з рухливими трубкоподібними щелепами. В роті деяких риб розташовані зуби. Будова зубів акул доволі різноманітна і своєрідна. У деяких видів, особливо із числа тих, які харчуються великою здобиччю, зубний апарат дуже міцний і являє собою страшну зброю.

У міног *(Petromyzontidae)* ротовий апарат пристосований до паразитичного способу життя, у вигляді лійки, обмежений ззовні шкірними губами та має чисельні рогові зуби, а в міксин рот без губ, у вигляді присоски та має дві пари вусиків.

Міксини – нічні тварини. Вдень вони занурюються в мул, а вночі ведуть активний спосіб життя, полюючи на поліхет та інших донних безхребетних. Вони також нападають на знесилених і малорухомих риб, а також поїдають мертвих риб. Зголодніла міксина повільно пливе проти течії, піднявши голову, розставивши вусики-щупальця і розширивши ніздрю. Повертаючи голову із сторони в сторону, міксина направляється до здобичі і нападає на неї.

Здійснюючи напад на рибу, міксина відриває шкіру та м’ясо і прогризає отвір в тілі жертви за допомогою сильних рогових зубів язика. Відриваючи шматки м’яса від великої риби, міксина зав’язує своє тіло у вузол та притискає тіло жертви.

Потрапивши в середину тіла риби через прогризений отвір або через зяброві щілини, міксини з’їдають спочатку внутрішні органи, починаючи з печінки, а потім поїдають і м’язи. Від такої риби залишається тільки шкіра та

скелет. Відомі випадки нападу міксин навіть на акул. Протягом багатьох місяців міксини можуть залишатися живими зовсім не живлячись.

У риб розрізняють різні форми рота:

- верхній рот, коли нижня щелепа сильно виступає вперед до верху (чехоня, товстолобики);
- напівверхній рот, коли нижня щелепа ледве виступає вперед (верховодка);
- кінцевий рот, коли щелепи мають однакову довжину: (пелядь, скумбрія);
- напівнижній рот, коли верхня щелепа ледве виступає вперед: (вобла, лящ);
- нижній рот, коли верхня щелепа сильно виступає вперед: (хрящові риби, осетрові, рибець).

Нижній рот може бути напівпівмісячним як у білуги або у вигляді поперечної щілини як у осетра або в підуста. У деяких риб рот має вигляд косої щілини, яка направлена доверху: синець, шемая. Риби, які харчуються вдень, переважно мають нижній або напівнижній рот, а планктофаги – верхній. Винятки становлять акули, у яких розміщення рота пов'язано не з характером харчування (вони в основному хижаки), а визначається наявністю рострума, який виконує гідродинамічні функції.

Очі розміщені в риб з боків голови. В деяких випадках очі зміщені далеко доверху, а в дорослої камбали обидва ока знаходяться на одній стороні. Деякі види риб зовсім не мають очей. Так, наприклад, в підземних водах печер Мексики живе риба *аноптихт*. Дорослі рибки мають рожевий колір та досягають 12 см. На перший погляд складається враження, що в аноптихта зовсім відсутні очі. Личинки цих риб після виклюву мають нормально розвинені очі з чорним пігментом. При подальшому розвитку в них проходить редукція сітківки, деформація та ущільнення ока, заповнення його камер хрящовою та жировою тканинами.

Очі *мулистого стрибуна* пристосовані до водного середовища та повітря. Ця риба полює на комах на суходолі. Тому її очі, щоб запобігати висиханню, можуть затягуватися тонкою плівкою.

Ніздрі риби – це зовнішні отвори органу нюху. У риб вони розташовані попереду очей як два невеликих отвори. У міног і міксин носові отвори непарні. На відміну від інших риб, в акули і скатів носові отвори знаходяться на нижній, а не на верхній стороні голови. *Нюх у риб залежить від об'єму води, який проходить через носову капсулу за певний час і тому розмір ніздрів залежить від швидкості руху риби.* У риб, які плавають повільно, ніздрі відносно великі, а у швидкоплаваючих – маленькі. При великих швидкостях руху вода в носовій капсулі змінюється достатнньо швидко. В житті швидкоплаваючих риб нюх, як правило, відіграє меншу роль, ніж у менш рухливих видів.

Доволі цікавою є будова рила та розташування ніздрів в риб родини хоботорилі *(Mastacembelidae)*. Найбільш характерна риса хоботорилих риб – сильно видовжене рило, що утворює хоботок, витягнутий кінець якого підтримується спеціальним хрящем. Цей хоботок дуже рухливий і чутливий. На

своєму кінці він несе ніздрі, які разом із самим хоботком утворюють трилопатевий придаток. Хоботорилі тримаються переважно у річках з спокійною течією і озерах з мулистим або піщаним дном, які густо поросли рослинністю. Це типові нічні хижаки, вдень вони ховаються в заростях під камінням або ж закопуються у грунт. Багато видів зариваються повністю, виставивши зовні тільки очі і хоботок. При цьому риби весь час на сторожі, безперервно поводячи хоботком, який відіграє роль нюхового локатора. Вони спостерігають за всім, що відбувається навкруги. З настанням сутінків вони виходять на полювання, живлячись черв'яками, личинками комах і дрібними крабами. Вистеживши жертву і підкравшись до неї, вони своїм хоботком обережно обмацують її і блискавично заковтують. Цим же хоботком риби риються в мулистому дні і викопують черв'яків.

Позаду очей у деяких риб (акули, скати, осетрові) розміщено по отвору з кожної сторони – *бризгальця,* які є залишком нефункціонуючої зябрової щілини. Деякі риби (сом, тріска, в'юн) мають на голові *вусики,* як органи дотику і смаку.

У більшості риб з кожної сторони тулуба розміщена ***бічна лінія*** **–** орган чуття, що являє собою підшкірний канал, заповнений рідиною специфічного іонного складу і чутливими рецепторами – волосковими клітинами епітелію. В деяких риб бічна лінія може перериватися, як у корюшки чи наваги, або бути зігнутою як у чехоні. У терпугів розміщено по 5 бічних ліній з кожної сторони, а деякі риби зовсім не мають бічної лінії, а мають лише підшкірні канали на голові (оселедцеві).

Плавці є характерною ознакою риб. Розміри, форма, кількість, розташування і функції плавців можуть бути різними. Плавці дозволяють зберігати рівновагу тіла, приймають участь у русі та гальмуванні. *Вони поділяються на парні, що відповідають кінцівкам вищих хребетних тварин, і непарні.*

До парних плавців відносяться грудні P. *(pinna pectoralis)* і черевні V. *(p. ventralis)* плавці. До непарних плавців належать хвостовий C. *(p. caudalis),* анальний A. *(p. analis)* і спинний D. *(p. dorsalis)* плавці. У лососевих, харацинових, косаткових риб та ін. позаду спинного плавця знаходиться жировий плавець *(p. adiposa)*, який не має плавцевих променів.

Грудні плавці підтримують рівновагу, а також надають тілу риби стійкість при нахилах і поворотах. Вони розміщені відразу за зябровими отворами і в залежності від виду риб знаходяться на різних рівнях. Грудні плавці відсутні в круглоротих, а також у деяких кісткових риб, наприклад у муренових.

У морського півня грудний плавець має три вільних промені у вигляді пальцеподібних придатків. Такий плавець використовується рибою для пересування по дну.

У летючих риб *(Exocoetidae)* грудні плавці досягають великих розмірів (до 4/5 довжини тіла). Найбільш характерною особливістю летючих риб є їх здатність до польоту, що розвинулась, мабуть, як пристосування для порятунку від хижаків. Ця властивість виражена у різних родів цих риб в неоднаковій мірі. Політ таких видів летючих риб як *Fodiator acutus*, які мають порівняно короткі

грудні плавці, менш досконалий, ніж у видів з довгими «крилами». При цьому еволюція польоту в межах родини відбувалась, очевидно, за двома напрямками. Один з них привів до утворення «двокрилих» летючих риб. Вони використовують під час польоту тільки грудні плавці, які мають дуже великі розміри. Типовим представником «двокрилих» летючих риб є звичайний довгокрил *(Exocoetus volitans)*.

Другий напрямок еволюції летючих риб представлений «чотирикрилими» летючими рибами (4 роди, близько 50 видів). Політ цих риб здіснюється за допомогою двох пар плавців, що трансформовані у «крила». В них збільшені не тільки грудні, але і черевні плавці, при чому на малькових стадіях розвитку і одні і другі плавці мають приблизно однакову довжину.

Обидва напрямки в еволюції польоту привели до утворення різноманітних форм тварин, що добре пристосовані до життя в поверхневих шарах океану. При цьому, крім розвитку «крил», пристосування до польоту в летючих риб проявляється у будові хвостового плавця, промені якого з'єднані між собою, а також незвичайному розвитку плавального міхура, який продовжується під хребтом до самого хвоста та в деяких інших особливостях.

Черевні плавці в риб, як і грудні, підтримують рівновагу. Ці плавці розташовані на тілі риб по-різному. Наприклад, черевні плавці в акул, лосося, сазана, оселедцевих розміщені на череві, а в окуня, судака вони розміщені під грудними плавцями. У тріскових черевні плавці розташовані попереду грудних, на горлі. У круглоротих, вугрів, зубаткових черевні плавці відсутні. Як приклад видозміни черевних плавців слід відмітити будову цих органів у родини присоскоперових *(Gobiesocidae)*. Ця спеціалізована група риб має вкорочене сплощене тіло та два присмоктувальні диски, що утворені з видозмінених черевних плавців. За допомогою цих дисків риби настільки щільно прикріплюються до підводного каміня, що зрушити з місця їх не можуть ні течії, ні хвилі.

Хвостовий плавець – важливий орган, що забезпечує рух риби, високу маневренність при поворотах та виконує роль руля. Наприклад, тільки єдиним помахом хвоста карась повертається на 90º. Хвостові плавці різних риб відрізняються за будовою. *У залежності від величини верхньої і нижньої лопаті розрізняють ізобатний, гіпо- і епібатний типи хвостових плавців.*

В ізобатному плавці верхня і нижня лопаті однакові (тунці, скумбрії), в гіпобатному- видовжена нижня лопать (летючі риби), а епібатному – верхня (акули, осетрові).

По формі і розміщенню відносно кінця хребта розрізняють декілька типів хвостових плавців:

- протоцеркальний – у вигляді плавцевої облямівки (міноги);
- дифицеркальний – зовнішньо і внутрішньо симетричний (дводишні);
- гетероцеркальний – несиметричний, коли кінець хребта заходить у верхню, найбільш видовжену лопать плавця (акули, осетрові);
- гомоцеркальний – зовнішньо симетричний, при цьому видозмінене тіло останнього хребця заходить у верхню лопать (костисті).

Достатньо своєрідно використовує хвостовий плавець морська лисиця. Це типова пелагічна акула з коричневою, сірою або чорною спиною та світлим черевом. Вона зустрічається у відкритому океані та поблизу берегів. Родина *морських лисиць (Alopiidae)* включає один рід та чотири види доволі своєрідних акул, основною особливістю яких є довгий хвостовий плавець. Його довжина складає близько половини загальної довжини тіла. Ця акула в якості головного засобу полювання використовує свій довгий хвіст. Наближаючись до косяка риби, морська лисиця починає крутитись навколо нього. Поступово круги стають меншими, а налякана риба збирається в компактну групу. Саме тоді акула кидається на свою здобич. В такому полюванні іноді приймає участь пара морських лисиць.

У деяких випадках морська лисиця діє хвостовим плавцем, як ціпом, яким глушить свою жертву. Живиться морська лисиця косяковими рибами та кальмарами, яких поїдає у великій кількості. У шлунку одного екземпляра морської лисиці довжиною близько чотирьох метрів було знайдено 27 великих скумбрій. Жертвою морської лисиці не завжди буває риба. Спостерігалися випадки, коли акула атакувала морських птахів, які сиділи на поверхні води.

Спинний і анальний плавці виконують роль кіля, який перешкоджає повертанню тіла навколо своєї осі і допомагають підтримувати нормальне його положення. Анальний плавець, як правило, буває один, але у тріски їх два, а в колючої акули немає зовсім. Розміщення плавців на тілі, їх розміри і будова у деяких видів риб відрізняються.

У малорухомих риб (скатів, колючої акули) ці плавці редуковані або відсутні. У риби-прилипали перший спинний плавець змістився на голову і перетворився в присоску.

Присосок являє собою видовжений овальний диск, який оточений пружним м’язовим валиком і розміщений на плоскій поверхні голови в передній частині спини. Видозмінені плавцеві промені розщеплені по довжині на плескаті половинки, які шарнірно закріплені боковою стороною всередині присоска перпендикулярно до повздовжньої осі тіла. В результаті утворюється деяка схожість до жалюзів з пластинами, які повертаються. При вільному плаванні риби ці пластини знаходяться в горизонтальному положенні, а коли вони притиснуті до якої-небудь рівної поверхні, то повертаються і займають стояче положення. При цьому в порожнині, що обмежена облямівкою присоска, утворюється серія камер з наявністю вакуума.

За допомогою свого присоска прилипали закріплюються до різних «живителів» – великих риб, черепах, китів, а іноді і до човнів та кораблів. Такий спосіб життя значно збільшує можливості пересування прилипал, хоча вони добре пристосовані і до самостійного плавання.

У зовнішньому скелеті плавців риб розрізняють гіллясті (м’які) та негіллясті (жорсткі) промені. У зв’язку з цим, кількість променів у різних систематичних груп риб є важливою ознакою і для характеристики окремих видів в іхтіології застосовується формула плавців. Вона передбачає опис кількості негіллястих (жорстких) променів римськими числами та кількості гіллястих (м’яких) променів арабськими числами.

Наприклад, формула спинного та анального плавців для золотого карася така: DIII-IV 14-21, AII-III 6-8. Це означає, що у золотого карася спинний плавець складається з 3-4 колючих та 14-21 м'ягких променів, а анальний з 2-3 колючих і 6-8 гіллястих променів.

Форма тіла риб пов'язана з засобами їх пересування. При швидкому русі парні плавці притискуються до тіла, а в тунців і пеламід спинні плавці складаються в особливі жолоби. В риб родини повзунові плавці використовуються для пересування по суші. Тіло у риб-повзунів продовгувате, спинний і анальний плавці довгі. Під час дощу або під час ранкової роси риби-повзуни нерідко виповзають з водойм і мандрують по суші, віддаляючись на сотні метрів від водойми та переповзаючи через каміння і повалені дерева. Повзуни – «ненаситні» риби. Вважають, що на сушу вони виповзають в пошуках дощових черв'яків і іншої поживи. Розмноження цих риб проходить у воді: риби-повзуни відкладають ікру і не піклуються про неї. При висиханні водойми риби-повзуни закопуються в мул і впадають в сплячку, або переповзають у іншу водойму.

Риби плавають із різною швидкістю, яка залежить від особливостей їх будови, фізіологічного стану, температури води і інших чинників. Найбільш рухливою є меч-риба, яка може розвивати швидкість до 33 м/с. Звичайний тунець, наприклад, плаває із швидкістю до 20 м/с, лосось – 5 м/с.

Риби родини вітрильникові легко відрізняються від інших родин дуже високим і довгим основним спинним плавцем, який має форму вітрила. При швидкому плаванні складений спинний плавець цих риб притискається до тіла, ховаючись в спеціальне заглиблення на спині (так само ховаються анальний і черевні плавці). Плавці цих риб піднімаються із свого укриття тільки при різких поворотах на великій швидкості. В тихі дні вітрильникових можна спостерігати і біля поверхні, коли вони повільно дрейфують з розгорнутими і виступаючими над поверхнею води спинними плавцями, можливо, використовуючи силу вітру для свого переміщення.

Вітрильникові належать до групи активних хижаків, які розвивають у воді величезну швидкість (100-130 км/год). Вони характеризуються могутнім видовженим тілом і списовидною загостреною видовженою верхньою щелепою. Швидкому плаванню сприяє зовнішня будова цих риб. Їхній «спис» служить для турбулізації набігаючого потоку і дуже зменшує аерогідродинамічний опір при русі у водному середовищі, а хвостові килі збільшують поперечну міцність хвостового стебла і виконують до того ж роль горизонтальних стабілізаторів.

2. Способи пересування риб. У риб відомі три способи пересування: плавання, повзання, політ.

Типовим для риб є плавання, яке здійснюється в основному за рахунок бокових вигинань тіла і хвоста. Дуже вигинають тіло риби з великим числом хребців. *Розрізняють два типи плавання за допомогою бокових вигинань тіла: вугреподібний і скумбрієподібний.*

Риби з вугреподібною формою тіла плавають *вугреподібно* (міноги, вугорь, в'юн). Вони хвилеподібно вигинають все тіло. Цей тип руху є найбільш економічним, хоча швидкості плавання при цьому невеликі.

При *скумбрієподібному* типі плавання риб велике значення має хвіст, за допомогою якого риба відштовхується від води і просувається вперед. На хвіст приходиться біля 40% всієї рушійної сили, яка створюється рибою при плаванні.

Ті риби, у яких будова тіла виключає можливість бокових вигинань тіла плавають за рахунок хвилеподібних рухів плавців (кузовок, спиноріг, коник, голка-риба, місяць-риба, електричні риби). Різні види риб при плаванні використовують різні плавці: вугор – анальний, місяць-риба і кузовок – хвостовий, скат – грудні.

Швидкість руху риб в деякій мірі залежить від довжини тіла, відповідно до чого визначається коефіцієнт швидкості, що дорівнює результату від поділу абсолютної швидкості руху риби на корінь квадратний від зоологічної довжини тіла риби або кількість довжини її корпусу (тіла) в секунду L/c.

В залежності від швидкості руху риб поділяють на наступні групи:

- дуже швидкоплаваючі (меч-риба, акули-мако) – коефіцієнт швидкості біля 70;
- швидкоплаваючі (лососі, скумбрії) – коефіцієнт швидкості 30-60;
- помірно швидкі (кефалі, тріска, оселедці) – коефіцієнт швидкості 20-30;
- нешвидкі (сазан, лящ) – коефіцієнт швидкості 10-20;
- повільноплаваючі (бички) – коефіцієнт швидкості 5-10;
- дуже повільноплаваючі (колючка, місяць-риба) – коефіцієнт швидкості менше 5.

Риби одного виду можуть плавати з різною швидкістю, у зв'язку з чим розрізняють крейсерську швидкість та швидкість в момент здійснення кидків. Швидкість при здійсненні кидка, яка досягає 30-70 L/c, риби розвивають протягом дуже короткого часу (при переслідуванні здобичі та втечі від хижаків). З крейсерською швидкістю, яка звичайно не перевищує 1-4 L/c, риби плавають протягом довгого часу. На швидкість руху риб впливають форма їх тіла, характер лускового покриву, наявність слизу.

Для повільноплаваючих риб, звичайно, характерне високе тіло і велика луска, а також вугреподібна, стрічкоподібна, кулеподібна форми тіла.

Швидкоплаваючі риби мають добре обтічну форму тіла, дрібну луску, тонке мускулисте хвостове стебло, нерідко з горизонтальними килями (тунці), дуже розвинутий, майже симетричний високий хвостовий плавець, допоміжні плавці позаду спинного і анального плавців (пеламіди, скумбрії). У багатьох з цих риб є своєрідні пристосування для швидкого плавання: жирові повіки (кефалі), лопаті у основи грудних плавців (лобан), видовжена луска на хвості (оселедець-чорноспинка).

Повзання по грунту є одним із способів переміщення, яке здійснюється в основному за допомогою грудних плавців і хвоста (окунь-повзун, морський чорт, багатопер, мулистий стрибун, морський півень). У період відпливу мулистий стрибун залишається у ямках з водою або виповзає на верхівки

мангрової рослинності та гілля дерев. Будова грудних плавців та наявність черевного присоска дозволяє цій рибі утримуватися на стовбурах дерев або на камінні.

Політ або стрибки властиві летючим рибам, які існують в пелагіалії тропічних і субтропічних вод Світового океану. Найбільшу відстань та тривалість досягає політ «чотирикрилих» летючих риб. Розвиваючи у воді значну швидкість, така риба вистрибує на поверхню води і деякий час ковзає по ній з розправленими грудними плавцями, енергійно прискорюючись за допомогою коливальних рухів зануреної у воду довгої нижньої лопаті хвостового плавця. Ще знаходячись у воді, летючі риби досягають швидкості близько 30 км/год, а на поверхні збільшують її до 60-65 км/год. Потім риба відривається від води і, розкриваючи черевні плавці, летить над її поверхнею. У деяких випадках летюча риба при польоті дещо відштовхується від води хвостом та отримує при цьому додаткове прискорення. Кількість таких дотиків може досягати трьох-чотирьох, причому, в такому випадку тривалість польоту зростає. Летюча риба, зазвичай, знаходиться в польоті не більше 10 с і пролітає за цей час декілька десятків метрів, але тривалість польоту може збільшуватися до 30 с, а відстань його становить до 200 і навіть 400 м. Тривалість польоту також залежить від атмосферних умов, при наявності слабкого вітру летючі риби пролітають більшу відстань та довше знаходяться в польоті.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. З чого складається тіло риб?
2. Розміщення ротового отвору риб та особливості його будови.
3. Плавці риб та їх функції.
4. Класифікація плавців риб.
5. Способи пересування риб.
6. Типи плавання риб.
7. Групи риб у залежності від швидкості руху.

ЛЕКЦІЙНЕ ЗАНЯТТЯ № 4

Внутрішня будова рибоподібних і риб

План

1. Внутрішня будова круглоротих.
2. Внутрішня будова хрящових риб.
3. Внутрішня будова хрящових ганоїдів.
4. Внутрішня будова костистих риб.

Внутрішня будова рибоподібних і риб пов’язана із особливостями розташування, наявністю або відсутністю внутрішніх органів.

1. Внутрішня будова круглоротих (рис. 17). Черевна порожнина, або вторинна порожнина тіла – целом, розташовується 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.

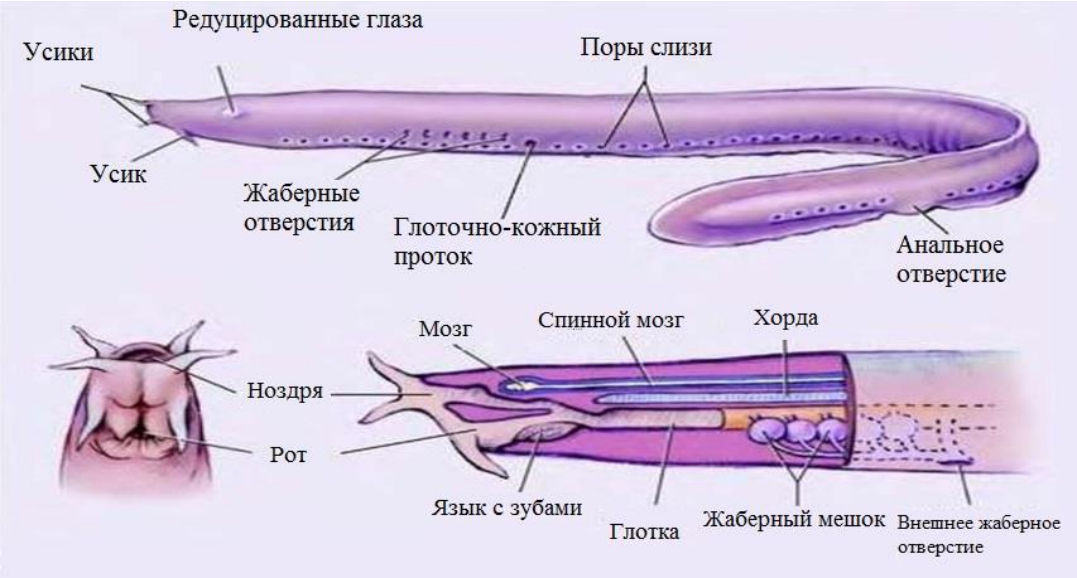


Рис. 17. Внутрішня будова міксини

2. Внутрішня будова хрящових риб (рис. 18). 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 кишечнику – тонкої кишки, що носить назву дванадцятипалої. До вентральної стінки дванадцятипалої кишки щільно прилягає черевна частина підшлункової залози. Далі йде розширений відділ кишечнику – 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.

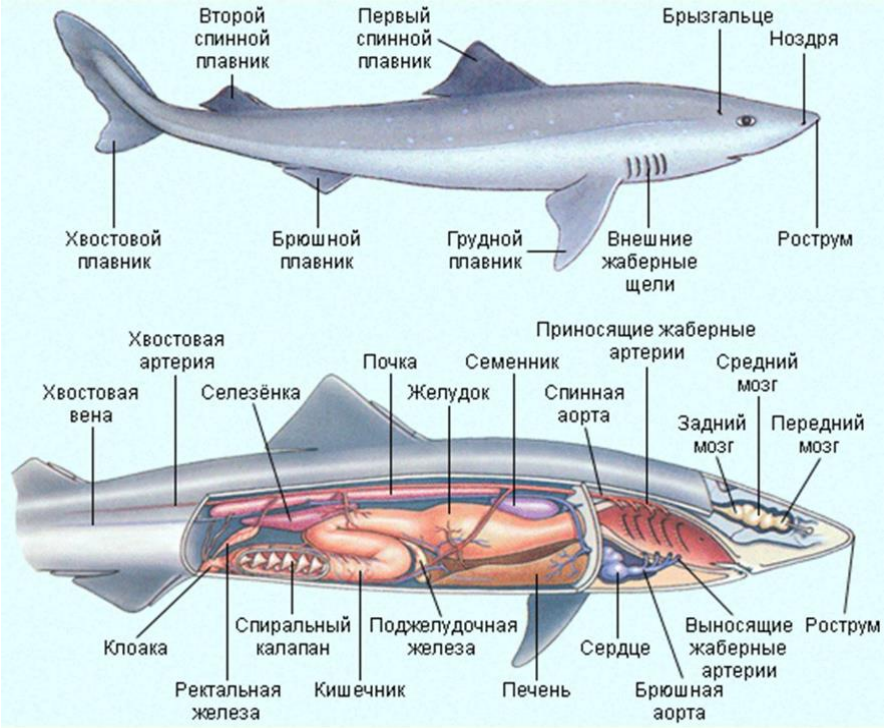


Рис. 18. Будова (зовнішня і внутрішня) хрящових риб

3. Внутрішня будова хрящових ганоїдів. 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 – розміщається ближче до голови, у трикутнику між кістками плечового поясу. Перикардіальна 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 кишечнику.

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 целома 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 целома.

4. Внутрішня будова костистих риб (рис. 19). Всі внутрішні органи знаходяться у порожнині тіла – целомі, 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 перикардіальної, задній – черевної порожнин.

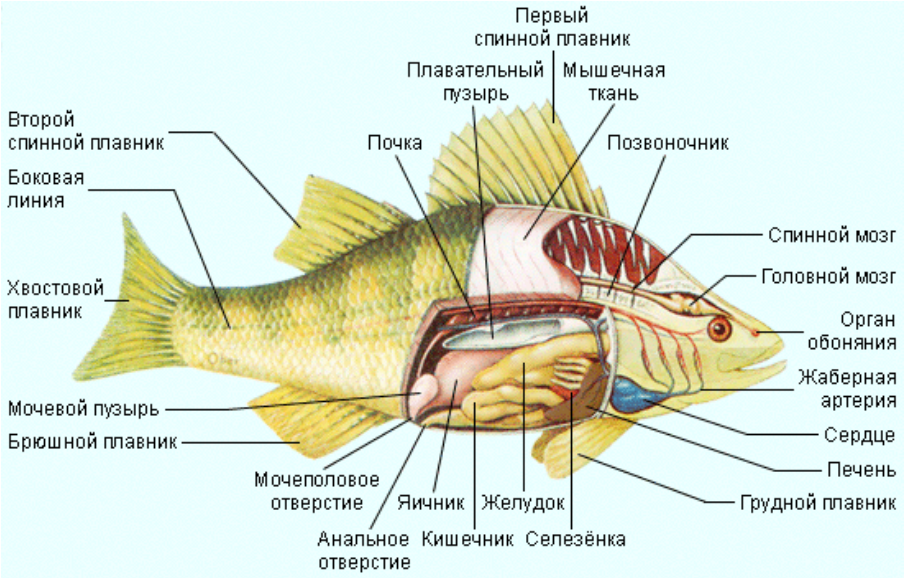


Рис. 19. Внутрішня будова костистих риб (на прикладі окуня звичайного)

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 кишечнику. Далі кишечник тягнеться назад уздовж вентральної стінки черевної порожнини і закінчується анальним отвором.

У петлі між шлунком і початком кишечнику 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 кишечнику.

В окуня на відміну від щуки шлунок більш короткий і має вигляд сліпого виросту, тому що місця впадання стравоходу і виходу кишечнику 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 кишечнику 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 кишечнику, 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 кишечнику в передній частині порожнини і одна – велика, що йде горизонтально, – у середній частині кишечнику під гонадою. Простежити весь хід кишечнику 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 перікардіальної 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 кишечнику костистих риб?

ЛЕКЦІЙНЕ ЗАНЯТТЯ № 5

Пристосування рибоподібних і риб до існування у водному середовищі

План

1. Рух рибоподібних і риб.
2. Дихання рибоподібних і риб.
3. Чуття рибоподібних і риб.
4. Фоторецепція.
5. Електрорецепція.

1. Рух рибоподібних і риб. У риб відомі три способи руху – плавання, повзання, політ та 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.

У риб розрізняють два типи плавання (за допомогою бічних вигинів тіла):

1. *Вугреподібний (змієподібний, 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 зв'язку з цим у швидкоплаваючих риб змінилися кінцеві форми хвостового плавця.

Швидкість руху риби залежить від форми тіла, фізіологічного стану, температури води, наявності слизу (меч-риба – до 33 м/с, тунець – до 20 м/с, лосось – до 5 м/с).

Швидкість руху перебуває в певній залежності й від довжини тіла. У зв'язку з цим визначається *коефіцієнт швидкості плавання риб* (Кс) – частка від розподілу абсолютної швидкості плавання риби на корінь квадратний від її

довжини, тобто це кількість довжин корпуса риби, які вона пропливає за секунду:

$$Кс = \frac{V}{\sqrt{L}}$$

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 (кефаль, оселедці, тріска) – коефіцієнт швидкості плавання до 20-30;

г) нешвидкоплавні (сазан, лящ) – 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 менше 5.

Необхідно також враховувати, що риби одного і того ж виду плавають із різною швидкістю, у зв'язку з чим, розрізняють основні *кидкову* й *крейсерську швидкості.*

Кидкову швидкість 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 «вмикається» максимальна швидкість (Кс = 30-70 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 залишається незмінною досить довго (мінімум протягом години). Водночас риба ще здатна робити короткі швидкі ривки ($К_с$ = 1-4 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 розшукують їжу на різних за умовами ділянках водойми. Зони можливих швидкостей риб схематично мають наступний вигляд (рис. 20).

Найбільш повільними рибами водойм України є лящ і сазан. 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. 1).

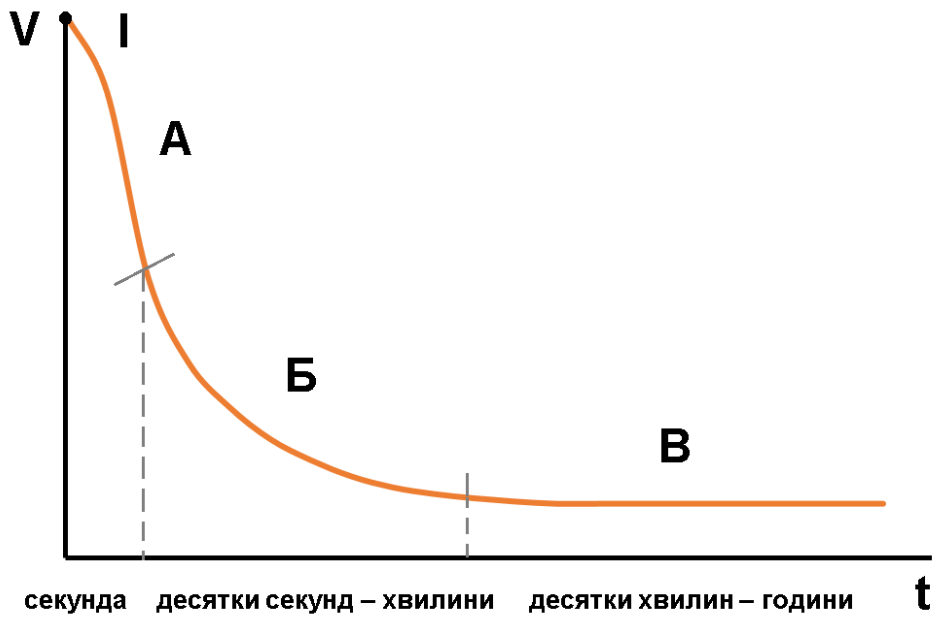


Рис. 20. Схема зміни здатності риб плавати на різних швидкостях:
t – тривалість плавання; V – швидкість плавання; I – максимально доступна швидкість

Таблиця 1

Швидкості руху деяких видів риб *(за Булаховим В.Л. та ін., 2007 р.)*

Вид риби	**Довжина риби, см**	**Швидкість, яку розвиває риба, см/с**
Щука	16-38 см	148-209
	40-44 см	279 (у разі переляку)
Плітка	20-24 см	122 (у разі переляку)
Краснопірка	22 см	130 (кидок)
	24 см	94 (у 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 (у разі переляку)
Окунь	3-24 см	42 (максимальна)
		126 (у разі переляку)
		165 (у зграї в разі переляку)
Бичок-кругляк	10-15,5 см	100 (максимальна)

Рух риб у водному середовищі забезпечують гідростатичні особливості їх 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 риб, які в зграї швидко плавають.

Показник плавучості – відношення щільності тіла риби до щільності води. Дорівнює нулю в акул та багатьох інших пелагічних риб.

У донних риб він стає негативним, що дозволяє їм утримуватися на дні, не затрачаючи мускульних зусиль (у камбал – 0,06; скатів – 0,07; у деяких глибоководних навіть – 0,12).

Відносна невагомість досягається серед риб різними способами.

У хрящових риб, шляхом накопиченя жиру, переважно в печінці, рідше в інших тканинах. В акул маса печінки досягає 14-25% загальної маси тіла, а в кісткових риб 1-8%. Важливу роль відіграє й склад жирів, які мають різну «підйомну силу».

У кісткових риб, 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. Таким чином, тіло риби є складною системою гідродинамічних пристосувань, що працюють комплексно, забезпечують плавання та відповідають життєвим потребам виду.

Окрім різних видів плавання багатьом рибам властиві політ, повзання, іноді стрибки. Політ у риб може бути різним. Наприклад, у летючих риб – це ширяння. Звичайно йому передує розвиток великої швидкості під час руху під кутом до поверхні. Під час наближення до поверхні риба починає енергійно працювати нижньою частиною гіпобатного хвостового плавника і вискакує з води, пролітаючи певну відстань за відносно короткий проміжок часу.

Багатьом рибам 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 вихори.

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.

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 (рис. 21). Коли мінога живиться, «вітрило» перекриває дихальну трубку й дихання здійснюється через зовнішні зяброві отвори.

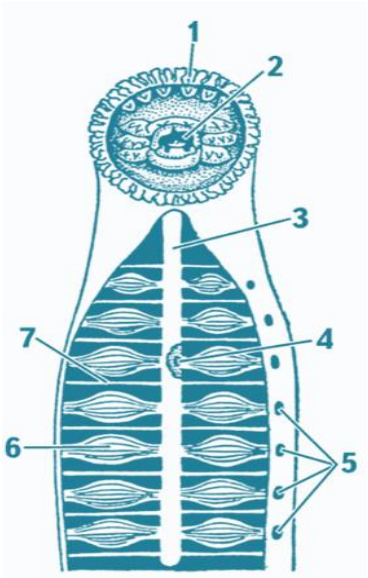


Рис. 21. Ротова лійка та зябровий апарат міноги: 1 – шкірні складки; 2 – ротовий отвір; 3 – дихальна трубка; 4 – внутрішній зябровий отвір; 5 – зовнішні зяброві отвори; 6 – зябровий мішок; 7 – мішкозяброва перегородка

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 (рис. 22). Будова зябер, розміри, форма залежать від виду риб, тобто від екології їх існування.

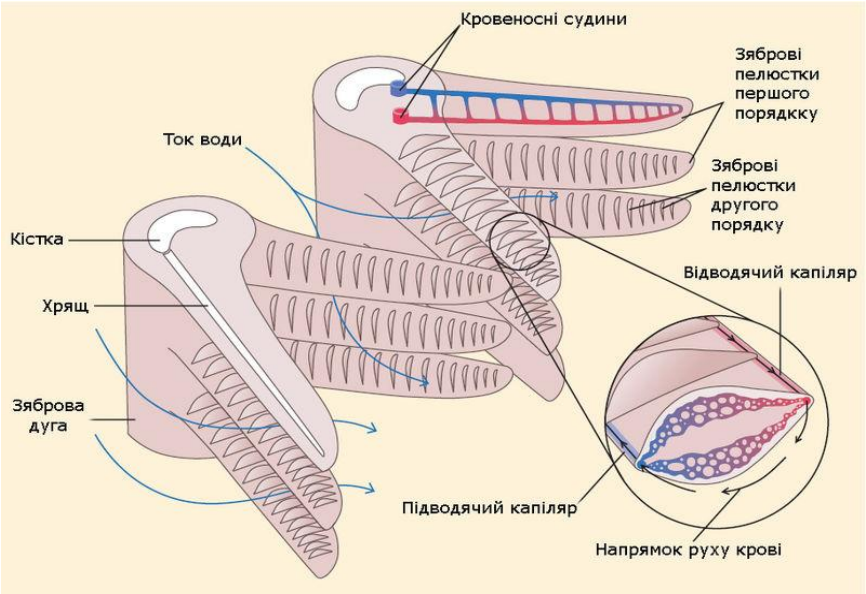


Рис. 22. Зябровий апарат риб

Зяброві пелюстки кріпляться на зябрових дугах (хрящових або кісткових), які є опорними елементами. Опуклою стороною вони спрямовані назад, увігнутою до рота риби. 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. 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 розвинене 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 пелюсток, робоча поверхня зябер порівняно невисока.

Більш досконалим виглядає зябровий апарат химер, у яких зникли вирости міжзябрової перегородки, і збільшилася корисна поверхня зябрових пелюсток. 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: випинання у ротовій порожнині, надзябровий (лабіринтовий) орган, плавальний міхур, ділянки кишечнику, вирячування у шлунку тощо.

У зябрах костистих риб міжзяброва перегородка зникає, пелюстки повністю звільняються й значно збільшується їх корисна площа, зберігається тільки 4 окостенілі зяброві дуги. 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. 23).

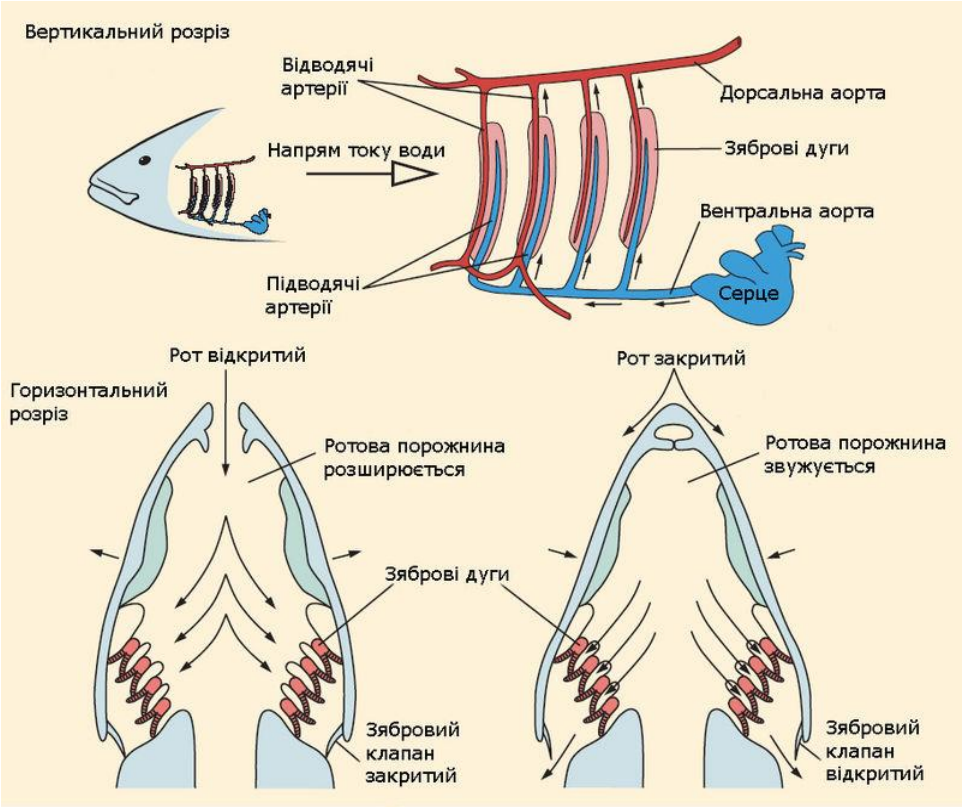


Рис. 23. Схема дихання риб

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.

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 $м^3$ 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 водно-сольовому обміні (осморегуляції) морських риб, маючи солевидільні клітини; беруть участь у хеморецепції, за допомогою чутливих клітин, 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. 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 рибам і рибоподібним.

У середньому вважається, що частка шкірного дихання складає приблизно 10%. 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, мульний стрибун) – до 40-85%. 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, 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, макроподи, гурамі), деяких оселедців, сомів, змієголова, окунів. 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 – забезпечує рибам 1/2 ділянки кишечнику, 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%.

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. 24).

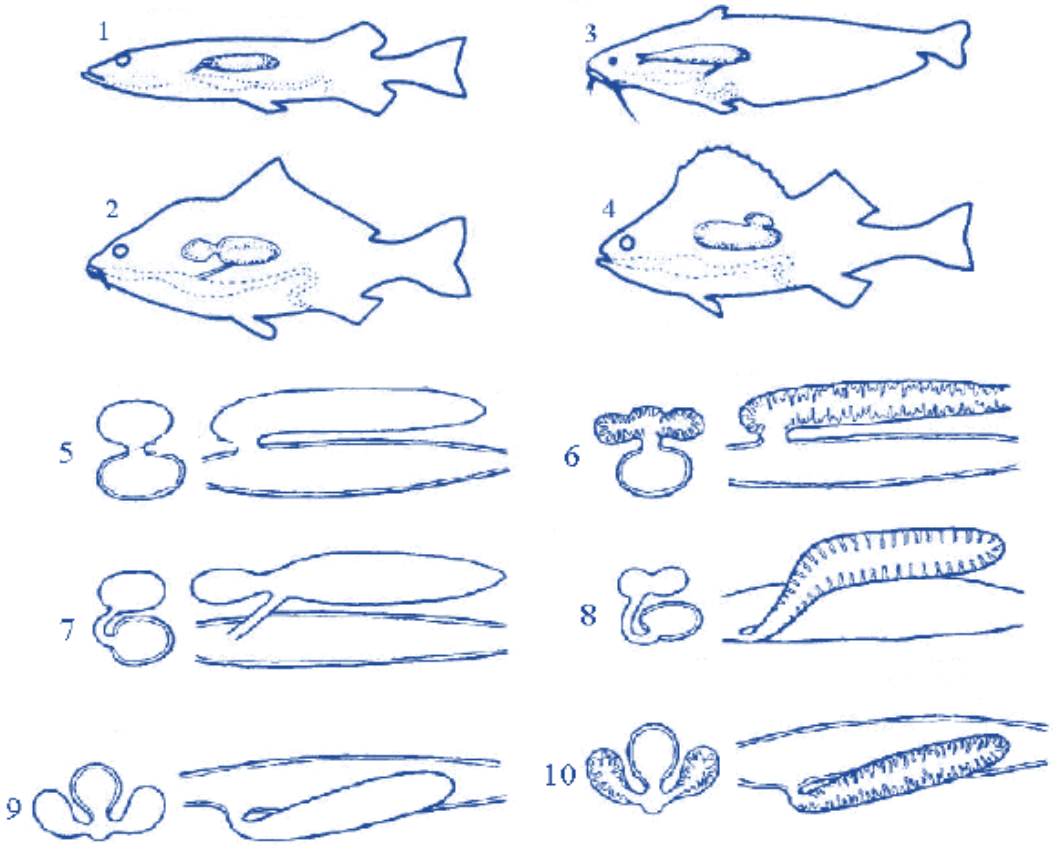


Рис. 24. Форми та будова (поперечний і повздовжній розріз) плавального міхура риб: 1 – однокамерний з'єднаний протокою з кишечником (щукові); 2 – однокамерний з'єднаний з лабіринтом внутрішнього вуха і кишечником (сомові); 3 – двокамерний з'єднаний протокою з кишечником (коропові); 4 – двокамерний ізольований (окуневі); 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.)

Плавальний міхур перетворюється в парну або непарну камеру, що сполучається з верхньою частиною стравоходу. Стінки плавального міхура мають комірчасту структуру для збільшення внутрішньої (робочої) поверхні й густо пронизані капілярами. При цьому утворюється «легеневе» коло кровообігу.

Використання для дихання плавального міхура характерно значній кількості видів риб (вугор, в'юн, сазан, лин).

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 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 – сприймають 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. Це органи механічної рецепції – сейсмосенсорні 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. Вони виявляють наближення хижака або жертви, пливуть 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, тиляпії) 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 пічкура мінімальна кількість лусок 40, а максимальна – 45. При цьому над бічною лінією пічкурів 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 пічкура – LL = 40-45, а для в’язя – LL = 56-61.

В осетрових формула бічної лінії заміняється кількістю бічних бляшок (жучок). 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.

У риб чутливі клітини утворюють бруньку – *невромаст*, що складається із групи клітин, волоски яких укриті драглеподібним чохликом – *купулою*, що дуже легко рухається від потоків води (рис. 25).

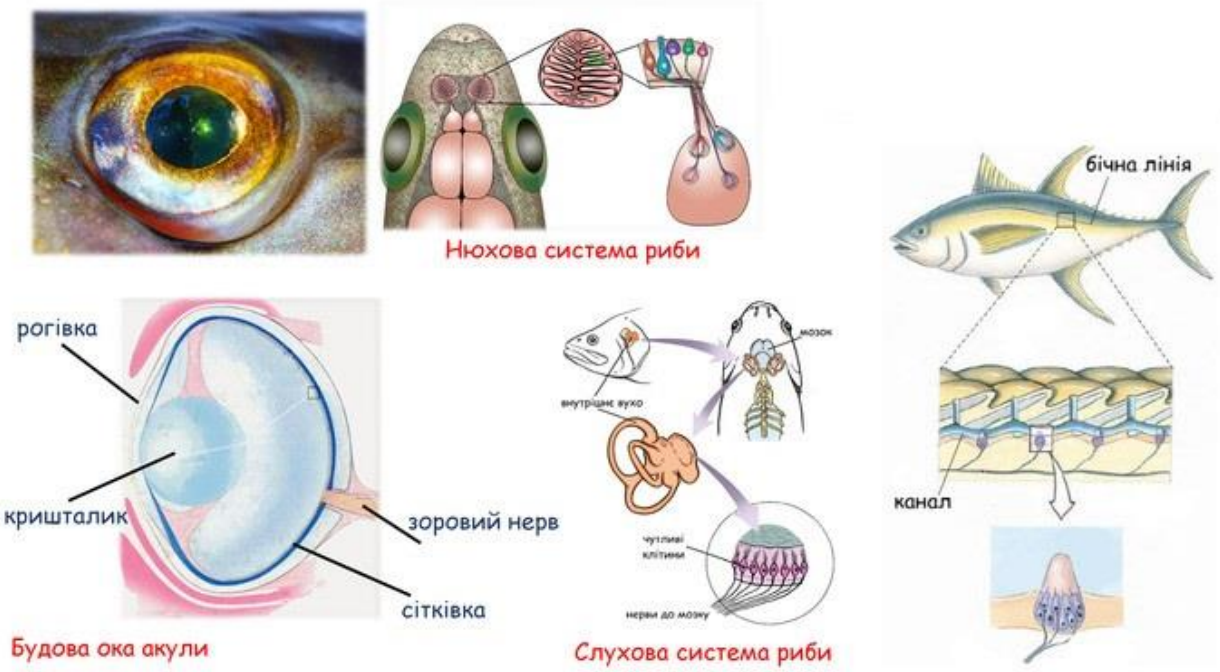


Рис. 25. Органи чуття риб

До невромаста підходить нервове 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.

Деякі риби мають на тілі розгалуження або кілька бічних ліній, як, наприклад, тиляпії, терпуги, нототенії, кликачі, льодяна риба та інші. 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.

Канали бічної лінії, сенсорних каналів і каналів сейсмосенсорної системи риб (тріскові) заповнені слизом, а в їх порожнині випинаються купули невромастів, що вловлюють коливання води.

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 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 мотиля, який рухається, з відстані до 4 см, незнайомі предмети досліджує, спрямовуючи в їх бік коливання й току води, які утворюються рухом грудних плавців, зябрової кришки, рота й хвостового стебла.

Органи слуху і 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. 25).

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.

Порожнина лабіринту заповнена ендолімфою, від лабіринту відходить ендолімфатичний канал, що у більшості видів закінчується сліпо. 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. У місцях розташування отолітів 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.

Звукова чутливість підвищується в деяких риб за допомогою плавального міхура, що є резонатором і рефлектором звукових коливань.

Передача звукових коливань від плавального міхура до внутрішнього вуха може здійснюватися:

- за допомогою системи кісточок апарату Вебера (коропові, сомові);
- сліпих виростів плавального міхура (оселедцеві, тріскові).

Риби, що мають Веберів апарат дуже чутливі до звуків (1-1,5 кГц), зазвичай риби сприймають звуковий діапазон 5-15 кГц (кілогерц).

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 дослідах 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 м.

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. За їх допомоги 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 вистелене добре розвиненими складками нюхового епітелію (фігурні складки – розетки різної форми й величини), розташовані на голові (рис. 25).

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. 25).

Між чутливим епітелієм риб нюховим і смаковим спостерігається помітна різниця в мікроструктурній будові.

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.

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, виділену із 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, орієнтацію у просторі.

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 різний смак: солодкий, гіркий, солоний, кислий. 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 pH – на рівні 0,05-0,07. Смакові бруньки постійно поновлюються, тривалість їх існування становить від 3 до 20 діб.

4. 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, звіздар, 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 відзначена 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 переміщаються 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), розпливчасте – на 10-15 м. У загальній схемі очі риб мають багато спільного з наземними хребетними. Трохи сплощене 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. 25).

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 рогівку, далі через зіницю (отвір в райдужній оболонці) 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 налаштування на різкість кришталика 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. Сріблястa оболонка – своєрідне дзеркало *(тапетум)*, підсилює зір при слабкому освітленні. Чим менше світла в місці перебування виду – тим сильніше розвинений тапетум.

Залежно від орієнтації на світло чи темряву в сітківці ока костистої риби відбувається відповідна за змістом ретиморфна реакція.

Це пов'язано із наявністю тих чи інших світлочутливих клітин (паличок і колбочок), за якими риб поділяють 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 парієтальний і пінеальний органи.

Деяким рибам (камбалоподібні) в процесі онтогенезу властива очна асиметрія – переміщення обох очей на один бік тіла.

У більшості риб очі розміщені з обох боків. Зір у них переважно монокулярний:

- під час розгляду предметів над водою поле зору кожного ока близько 97° по горизонталі;
- під час розгляду предметів у воді поле зору кожного ока 160-170° за горизонталлю й близько 150° за вертикаллю;
- бінокулярний зір становить 20-30°;
- «сліпа зона» за рибами 10-25°. Відносні розміри очей риб залежать від умов їх існування;
- в умовах поганої освітленості очі (особливо глибоководних риб) відносно великі або дуже малі, а іноді й відсутні (редукуються);

- у донних риб очі зміщуються до верхньої частини голови, іноді підняті, набувають «телескопічної форми»;

- деякі риби здатні бачити у двох середовищах (водному і повітряному) відразу – «подвійний» зір у чотириокої риби. Рогівка у неї поділена темною пігментною смугою й ділить у такий спосіб зіницю.

5. Електрорецепція. 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-симетричного типу. 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 рибам 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. Якими способами рухаються риби у воді?
2. Які типи плавання виділяють у риб? Наведіть приклади зв'язку типу плавання з формою тіла.
3. Від чого залежить швидкість плавання риб?
4. Що таке коефіцієнт швидкості плавання риб? Напишіть формулу.
5. На які групи поділяють риб за коефіцієнтом швидкості плавання? Наведіть приклади.
6. Які гідростатичні особливості будови тіла притаманні рибам?
7. Охарактеризуйте додаткові органи дихання риб.
8. Охарактеризуйте будову і функції плавального міхура риб.
9. Роль шкірного дихання у риб.
10. Охарактеризуйте будову і функції бічної лінії риб.
11. Які звуки і в якому діапазоні чують риби?
12. Що таке мікроасматики і макроасматики?
13. Які кути поля зору у риби під водою і над водою?

ЛЕКЦІЙНЕ ЗАНЯТТЯ № 6

Розмноження (відтворення) рибоподібних і риб

План

1. Способи розмноження.
2. Вік настання статевої зрілості.
3. Статевий диморфізм.
4. Співвідношення статей.
5. Будова ікри і сперміїв.
6. Відкладання ікри. Групи риб за способом відкладання ікри.
7. Строки розмноження і особливості ікрометання.
8. Турбота про потомство.
9. Плодючість та відтворна здатність риб.
10. Виживаність ікри і личинок.

1. 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:

- зовнішнє (у більшості риб);

- внутрішнє (у хрящових риб, у деяких костистих – морський окунь, бельдюга; багатьох коропозубоподібних – 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 статева структура популяції представлена самцями і самками порівну.

Риб розрізняють:

- *яйцеродних,* 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 (рис. 26) (міксини, рогаті акули, котяча акула, акула-пилкохвіст, ромботілі скати, суцільноголові);

Рис. 26. Розмноження хрящових риб

- *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-хвостокола, стінки задніх відділів яйцепроводів («матки») мають навіть особливі вирости, якими через бризкальця в ротову порожнину ембріонів надходить поживна рідина. Часто таких риб хибно називають «живородними»;

- *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, кунична 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:

- *Партеногенез* – розвиток ікри без запліднення, який доходить тільки до стадії дроблення (оселедець, осетрові, лососеві, коропові) 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.

- *Гіногенез* – народження самок, коли сперматозоїди близьких видів риб 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 риб до гермафродитів відносять кам'яного окуня, у якого в гонадах розвиваються ікра й сперматозоїди, але дозрівання їх зазвичай відбувається почергово; 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 риб.

Залежно від характеру розмноження риб поділяють на:

1) *моноциклічних* – риби після однократного (один раз) ікрометання гинуть (річковий вугор, тихоокеанські лососі, річкова мінога);

2) *поліциклічних* – риби розмножуються протягом життя декілька і значно більше раз (більшість риб).

2. Вік настання статевої зрілості. Вік настання статевої зрілості в риб 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 риб залежить від видової приналежності, умов перебування риби, умов живлення і довжини. Статеве дозрівання риб 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. На швидкість дозрівання впливають і кліматичні умови. Зокрема, настання статевої зрілості пов'язано також з досягненням певного рівня вмісту жиру в організмі риб.

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%).

3. 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 запліднениям 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 органу 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.

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 коропових, 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 розміщений 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).

4. 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 кожну 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.

5. Будова ікри і сперміїв. 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 бичкоподібних – грушоподібні ікринки на нижньому кінці обрамлені розеткою ниток для прикріплення до субстрату; в анчоусових – еліпсоподібні ікринки тощо.

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. 2).

Таблиця 2

Розміри ікринок хрящових і кісткових риб
(за Мойсеєвим П.О. та ін., 1981 р.)

Назва риби	Розмір, мм	Назва риби	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 Ліманда, найбільші – у лососевих (кета). Хрящові риби мають найбільші яйця, так у різнозубих акул довжиною 1,5 м довжина яйцевої капсули близько 10 см.

Розвиток ембріонів у деяких з них триває дуже довго – 18-22 місяці (катран). Це пов’язано із яйцеживородінням і живородінням, зокрема у самок акул і скатів, для яких характерна наявність «матки-плаценти» з відростками.

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).

2. *Вторинна* – студениста, липка (розвивається над первинною оболонкою), з різноманітними відростками для прикріплення яєць до субстрату. На анімальному полюсі обох оболонок розміщений 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).

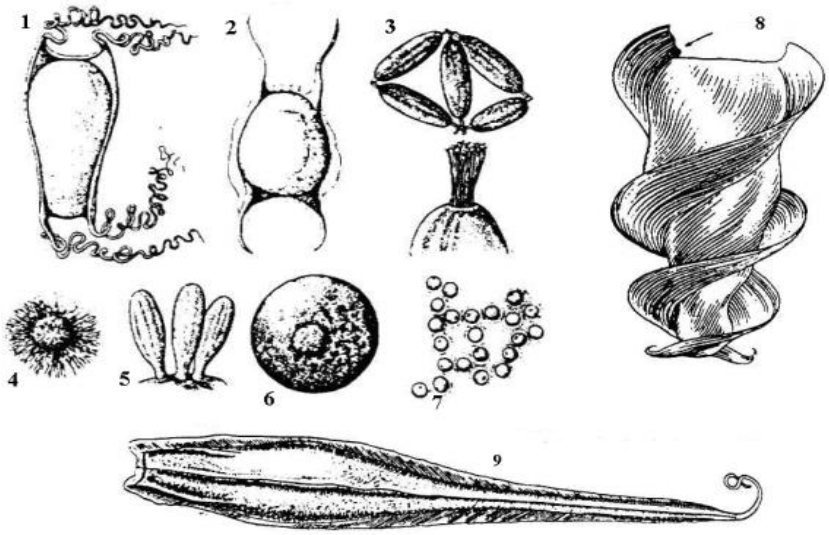


Рис. 27. Форми ікринок (яєць) самок риб:
1 – акули; 2 – ската; 3 – міксини; 4 – саргана; 5 – бичка; 6 – кети; 7 – окуня; 8 – акули (*Heterodontus japonicus D.*); 9 – химери
(за Мойсеєвим П.О. та ін., 1981 р.)

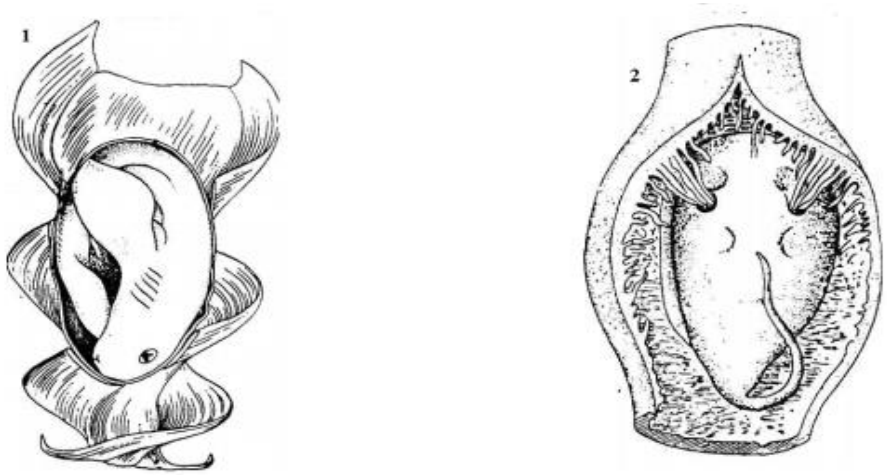


Рис. 28. «Молочне живлення» ембріонів хрящових риб:
1 – розітнуте яйце акули (*Heterodontus japonicus D.*); 2 – «молочне» живлення ембріона ската *(за Нікольським Г.В., 1974 р.)*

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 сперматозоїді 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 акулових, кистеперих). У голівці міститься ядро. Поперед ядра в акулоподібних, осетрових і деяких інших риб

розміщується акросома. 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. 29).

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 довша – до декількох діб (тихоокеанські оселедці), у прісній воді – не більше 1-3 хвилин (у більшості риб − коропові, лососеві, окуневі).

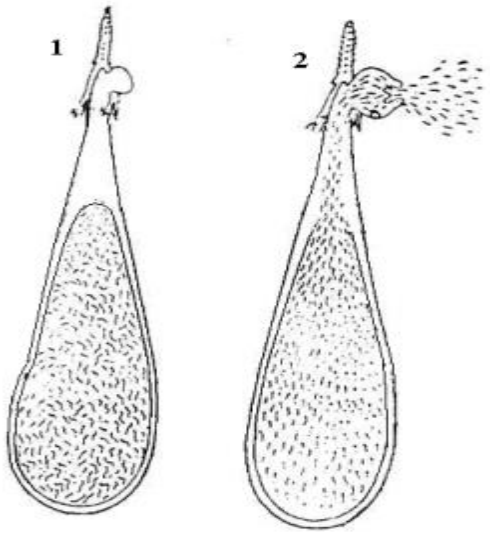


Рис. 29. Сперматофор риб (*Horaichthys setnai K.*): 1 – сперматофор; 2 – сперматофор із сперміями, що його залишають *(за Нікольським Г.В., 1974 р.)*

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, запліднeної великими сперматозоїдами, народжуються переважно самки, дрібними – самці. Це має важливе значення під час штучного розведення цінних видів риб.

6. Відкладання ікри. Групи риб за способом відкладання ікри. 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°С, тріски +3,6°С, атлантичного оселедця +4,5°С, сазана 13°С. У багатьох коропових риб найбільш інтенсивний нерест спостерігається за температури +18-20°С 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 групи:

1) *пелагофіли* – відкладають плаваючу ікру в товщу води (майже всі оселедцеві, зокрема кілька, 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 водяної 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);

5) *остракофіли* – відкладають ікру в мантійну 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;

8) *індиферентні,* що можуть відкладати ікру на будь-який субстрат: рослини, каміння та інші предмети (той же окунь).

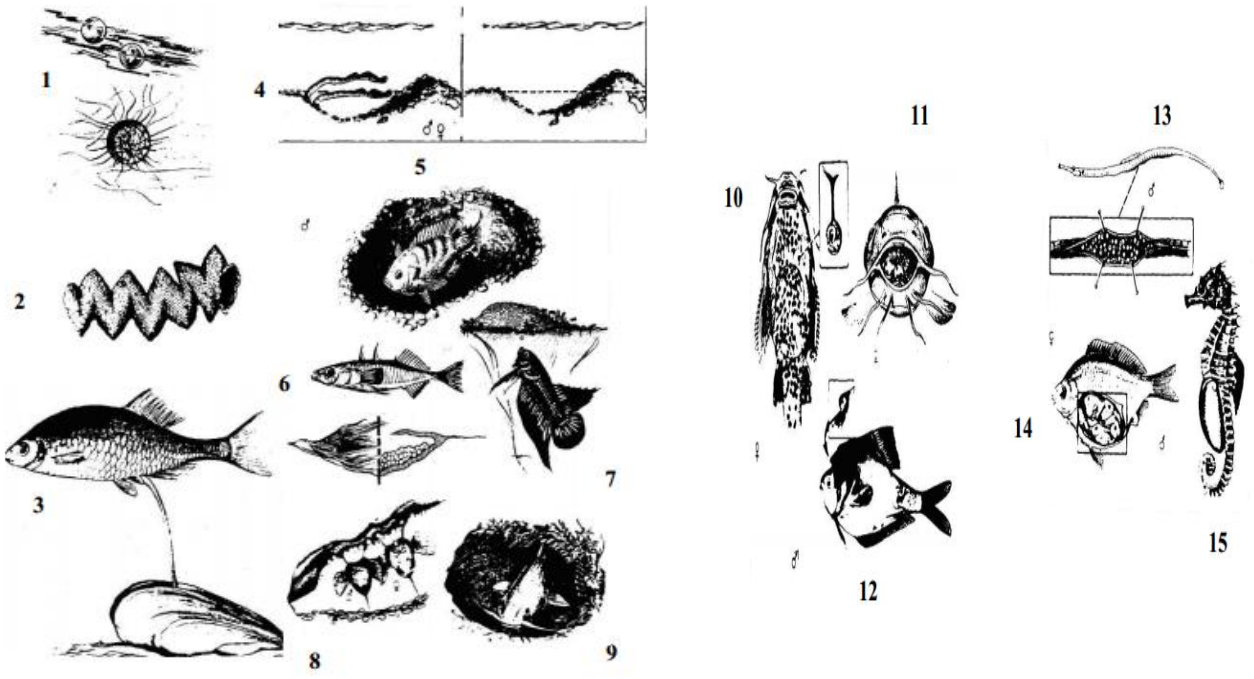


Рис. 30. Способи відкладання та виношування ікри і мальків у різних видів риб: 1 – плаваюча ікра риб (тюлька, сарган) у товщі води; 2 – клейка ікра (окунь) на дні водойми; 3 – відкладання ікри рибами (гірчак) в мантійну порожнину молюска; 4 – відкладання ікри рибоподібними (мінога) на перекатах річки на піщане дно ; 5, 6, 7, 8, 9 – відкладання та охорона ікри рибами (сонячний окунь, триголкова колючка, бійцівська рибка, золота рибка, сом) в гнізді; 10, 11, 12 – відкладання і виношування ікри рибами (сом, сом-галеіхт, куртус) зовнішнє; 13, 14, 15 – відкладання і виношування ікри і мальків рибами (риба-голка, живородка, морський коник) внутрішнє
(за Карлом Леглером та ін., 1977 р.)

7. 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, сиги, 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.

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 та сім'яників самців. До того ж розвиток відбувається поступово від I стадії і завершується VI стадією, після цього відбувається повернення переважно на II стадію.

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 ооцити (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.

8. 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.

Гніздобудування. Багато риб будують гнізда, куди відкладають ікру з наступною охороною. Серед таких риб найбільш відомі лососеві (*Salmonidae*), окуневі (*Percidae*).

Тихоокеанські й атлантичні лососі хвостом виривають у ґрунті гнізда довжиною до 2-3 м, шириною 1,5-2 м, відкладають у них ікру, запліднюють її й засипають гравієм.

Самець колючки споруджує гніздо з рослинних залишків у вигляді муфточки й охороняє ікру (рис. 31). 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.

Рис. 31. Самець колючки споруджує гніздо

Використовують різні підводні ніші для влаштовування гнізда бички (*Gobiidae*). У процесі охорони гнізд відбувається й інтенсифікація водообміну з поліпшенням газового режиму.

Лабіринтові риби (гурамі, 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, тиляпія) 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 приростають 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. 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.

9. Плодючість і відтворна здатність риб. У риб розрізняють абсолютну (індивідуальну), відносну, видову (абсолютну) і популяційну плодючості. В рибництві користуються робочою плодючістю самок риб.

Абсолютна індивідуальна плодючість – це кількість ікри, що відкладається самкою протягом одного нерестового періоду. 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, 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.

Відносна плодючість – 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.

Однак у деяких видів (горбуша, салака, севрюга й ін.) відносна плідність із збільшенням довжини й маси тіла особин зменшується.

Видова абсолютна плодючість – 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.

Показник видової плодючості – умовна величина, що залежить від низки факторів: індивідуальної плодючості, віку настання статевої зрілості, кількості ікрометань самки за період життя тощо (табл. 3).

Таблиця 3

Показники видової плодючості риб *(за Мойсеєвим П.О. та ін. 1981 р.)*

Вид риби	Середня індивідуальна плодючість, шт. ікринок	Вік настання статевої зрілості, роки	Період між двома ікрометаннями, років	Показник видової плодючості
Білуга	2400000	16-20	5	1,17
Севрюга	200000	10	3	1,50
Стерлядь	25000	3-4	2	4,25
В'язь	80000	3-5	1	16,82
Верховодка	250000	3-5	1	22,36
Окунь	150000	2-3	1	117,60
Бичок-кругляк	800	1	1	800,0

Більш точною оцінкою видової плідності є показник *популяційної плодючості*– 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.

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. У коропових риб ікра розвивається протягом 3-6 днів, у наваги – 3-4 місяців, у лососів – до 5-6 місяців.

10. Виживаність ікри і 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. 4).

Таблиця 4

Показники смертності деяких видів морських риб в ембріональний і личинковий періоди їх розвитку *(за Мойсеєвим П.О. та ін., 1981 р.)*

Вид риби	Смертність ікринок, ембріонів, передличинок і личинок риб, %		
	Загальна від ікринок до кінця личинкового періоду	У ембріональний і передличинковий періоди	У личинковий період
Чорноморська хамса	99,9	96,1	3,8
Азовська хамса	99,8	97,9	1,9
Тихоокеанська сардина	99,6	96,8	2,8
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. Від чого залежить вік настання статевої зрілості риб?
3. Які типи ікри та її будова у різних видів риб?
4. Наведіть приклади статевого диморфізму риб.
5. Назвіть і дайте визначення стадіям зрілості риб.
6. Які види плодючості риб Ви знаєте?
7. Що таке індекс та коефіцієнт зрілості рибоподібних і риб?
8. Наведіть приклади турботи про потомство у риб.
9. Які основні фактори визначають виживаність ікринок?

ЛЕКЦІЙНЕ ЗАНЯТТЯ № 7

Розвиток та життєвий цикл рибоподібних і риб

План

1. Життєвий цикл рибоподібних і риб.
2. Метаморфоз у рибоподібних і риб.

1. 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 поділити на три фази, яким характерна наявність певних життєвих періодів.

- *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 ікринки до моменту переходу особини на зовнішнє (екзогенне) живлення, ембріон живиться за рахунок жовтка, отриманого від материнського організму.

Включає 2 підперіоди: *ембріональний* – розвиток усередині яйцевої оболонки, а у живородних – у тілі самки, й *передличинковий (вільного ембріона)* – у процесі якого відбувається звільнення (виклов) 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.

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, каламутність 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.

Наприклад, личинковий період розвитку білого товстолобика нараховує 5 підперіодів (етапів) і продовжується близько 22 діб.

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.

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 посиленим 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 наступає 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 на дорослу форму риби.

Закладаються зачатки статевих залоз, поступово переходять на живлення характерними кормовими об'єктами. 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, риба-голка пухлощока чорноморська, тюлька чорноморсько-азовська, атерина 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.

2. 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. 32).

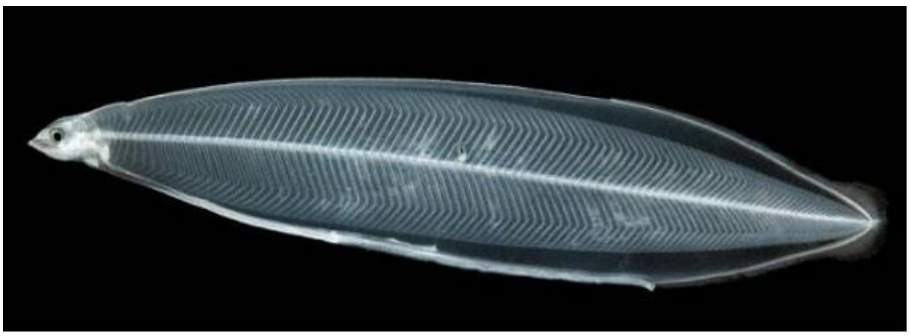


Рис. 32. Личинка річкового вугра (лептоцефал)

Протягом 2-3 років вони дрейфують за течією Гольфстрім, перетворюючись в прозорих скловидних вугрів (рис. 33), які заходять у річки,

озера та інші водойми Європи, де ростуть, втрачають прозорість і перетворюються в дорослих вугрів.

Рис. 33. Скловидні вугрі

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. Після завершення метаморфозу молода камбала починає вести придонний спосіб життя (рис. 34).

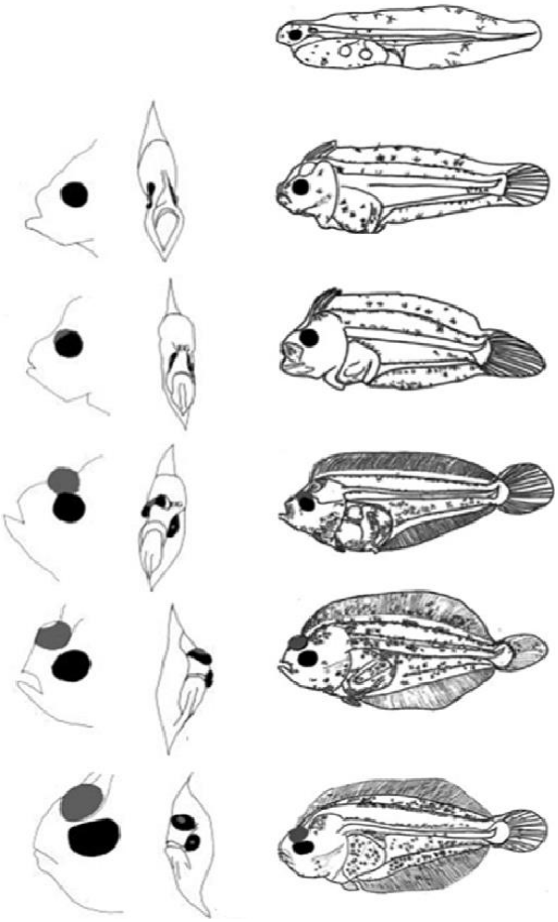


Рис. 34. Розвиток камбали (на прикладі *Paralichthys dentatus* L., 1766)

Розвиток з метаморфозом характерний і для однієї із найбільш плодючих риб, а саме місяць-риби, а також багатьом іншим рибоподібним і рибам.

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.

ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 2
ЕКОЛОГІЯ РИБ

ЛЕКЦІЙНЕ ЗАНЯТТЯ № 8

Поширення рибоподібних і риб

План

1. Особливості розподілу морських риб.
2. Географічне поширення морських риб.
3. Поширення риб у морях і океанах.
4. Біполярне та амфібореальне поширення риб.
5. Поширення риб у зоогеографічних областях.
6. Поширення глибоководних риб.
7. Поширення прісноводних риб.

1. 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 чисельну 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 мілини (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), бентофагів (макруруси) і хижаків (алепізавр, великорот та ін.).

Широтна зональність у розподілі глибоководної іхтіофауни виражена дуже слабко***. 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. 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, перкарина, тюлька).

У високоширотних водоймах немає рослиноїдних риб. Сезонність живлення добре виражена тільки в риб помірних зон. ***Плодючість 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 оз. 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.

2. Географічне поширення морських риб. Всіх риб розподіляють за окремими зоогеографічними областями, які у свою чергу розділяють на підобласті. 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. Змінювався 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°С, 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 поділяють на еврігалінних і стеногалінних, еврітермних 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; різкі температурні розходження водних мас у межах акваторії Світового океану й у континентальних водоймах; розходження в солоності й газовому режимі вод.

3. 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 поділяється 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. 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 основним кормом більшості риб.

Зони підвищеної продуктивності звичайно характерні для районів із підвищеними концентраціями біогенних елементів – з'єднань азоту, кремнію й фосфору, які звичайно поширюються в ділянки активного фотосинтезу з більш глибинних зон, де біогенні елементи знаходяться в надлишку. Такі підйоми глибинних вод, властиві районам шельфу, схилу й підняттів океанічного ложа, а також ділянкам зіткнення водних мас різного походження – фронтальним зонам.

4. Біполярне та 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.

Біполярне поширення риб спостерігається, коли подібні види живуть в океанічних водах північної й південної півкуль, 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.

5. Поширення риб у 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.

Області холодних вод:

1) арктична;

2) антарктична.

Області помірних вод:

3) бореальна (помірно тепловодна в північній півкулі);

4) нотальна (помірно тепловодна в південній півкулі).

Область теплих вод:

5) тропічна (і субтропічна).

Межами тропічної області слугує зимова ізотерма +15°С, середня температура бореальної області +8-10°С, нотальної +7-8°С. В Арктиці й Антарктиці середня температура близька до 0°С. 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 (в межах від -2°С до +6°С). Ендеміки відсутні. З непромислових риб зустрічаються: чотирирогий бичок – *Myoxocephelus 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 Drjag.,* полярна трісочка-сайка – *Boreogadus saida (Lep.).*

У межах арктичних шельфових зон і особливо в передгирлових просторах широко поширені лососеві й корюшкові: голець – *Salvelinus alpinus (L.),* омуль – *Coregonus autumnlis (Pall.),* зубаста корюшка – *Osmerus eperlanus dentex Stein.,* осетрові: сибірський осетер – *Acipenser baeri Brand.*

Іхтіофауна Арктики бере початок з Атлантичного й Тихого океанів. У морі Лаптєвих, Карському, Східносибірському й Чукотському, 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 Лаптєвих налічується всього 28 видів, з них 19 – морських.

Східна і північно-східна 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 підкамінщикові – 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 арктичним 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 родинами *Bathydraconidae, Chaenichthyidae, Zoarcidae, Liparidae, Cottidae.*

Бореальна область. Для неї характерні значні сезонні коливання температури води: звичайно від 0-5°С до +12°С в Атлантичному океані й 0-1,7°С до +8°С 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.).

Значні відмінності щодо областей поширення мають окремі бореальні види тріскових риб – тріска, мерлуза і путасу.

Іхтіофауна тихоокеанської бореальної області більш різноманітна, ніж 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 жодної ендемічної родини, у той час як у Тихому океані їх багато, наприклад родина терпугові – *Hexagrammidae.*

У тихоокеанській бореальній області живуть родини: підкамінщикові, терпугові, лисичкові, камбалові, скорпенові. 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, ніж в Атлантичному.

У той же час, у тріскових і оселедцевих в Атлантичному океані налічується значно більше видів, ніж 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 – салаковими, 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, бельдюга, 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). 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. Серед окуневих є риби, які перебувають у різних зоогеографічних областях, наприклад, морський півень (жовта тригла).

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 складається з екваторіальної й субтропічної підобластей, відрізняється високими й відносно постійними температурами води, що звичайно коливаються від +20°С до +28°С. 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. 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 літоральній зоні численні бичкові здатні виповзати на сушу, своєрідні риби-чотириглазки. Широко представлені летючі 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-хвостоколи в Амазонці, акули в Тигрі і Євфраті. Серед тропічних риб найбільш часто зустрічаються отруйні.

6. Поширення глибоководних риб. Глибоководні риби, тобто ті, що існують глибше 200 м, налічують близько 2 тис. видів, що відносяться до 80 родин (із 495).

Глибоководних риб поділяють 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. Вивчення глибоководної іхтіофауни є технічно складним процесом, його історія нараховує близько 120 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.*

7. Поширення прісноводних 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 солонуватоводні 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. *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.), табл. 5.

Таблиця 5

Фауністичні комплекси та їх представники

Фауністичний комплекс	Види-представники
Бореальний передгірський	харіус, гольян
Бореальний рівнинний	щука, карась
Арктичний прісноводний	сиг, лосось
Понтокаспійський прісноводний	лящ, білизна
Третинний рівнинний	сазан, в'юн
Передньо-Азіатський	храмуля, бистрянка
Нагірно-Азіатський	осман, маринка
Туркестанський	голець, лопатоніс
Індо-Африканський	змієголов
Китайський	білий 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:

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.

Палеарктична область (до неї входять акваторії територій Росії, України, інших держав Європи тощо). Вона ділиться на 6 підобластей: Циркумарктичну (Циркумполярну), 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 (родини, роди та види) рибоподібних і риб: лососеві – *Salmonidae*, харіусові – *Thymalidae*, щукові – *Esocidae*, окуневі – *Percidae*, осетрові – *Acipenseridae*; лопатоноси – *Scaphirhynchys*, підкамінщики – *Cottus*, прохідні річкові міноги – *Lampetra*, морські міноги – *Petromyzon*; миньок – *Lota lota*.

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 підобласті є перевага риб із родини лососевих і, особливо, представників роду сигів, що мають важливе промислове значення. Зовсім мало риб із родини коропових і немає сомових. Представники роду лососів живуть у європейській та далекосхідній (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 налічується 40 видів риб, із яких більше половини – ендеміки, характерні тільки для цього озера. Ендемічні 2 родини. Наприклад, голом'янки – *Comephoridae* (з 8 родами). Із промислових риб ендемічний підвид байкальського омуля (родина *Cottocomephoridae*) *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), коропові (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 коропових. Лососеві представлені слабко, 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.

Понто-Азовська провінція включає басейни рік Чорного і Азовського морів. У ній багато риб ендемічних родів (13), в тому числі: тюльки – *Clupeonella*, перкарини – *Percarina*, бички-пуголовки – *Bentophillus*. 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 середземноморської.

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, шемая, вусач.

В *Аральському окрузі* (басейн Аральського моря) є 3 види лжелопатоносів – *Pseudoscaphirhyncynhus*, які близькі до роду лопатоносів – *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 – *Schizthorax argentatus Kessl*, балхашський окунь – *Perca scherenki Kessl*. Чисельний сазан (проникнув випадково на початку XX 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 – *Catosmidae*, коропові – *Cyprinidae*, щукові – *Esocidae*, окуневі – *Percidae*, вугреві – *Anguillidae*, осетрові – *Acipenseridae*. У цій області багато видів риб з ендемічних родин: панцирні щуки – *Lepidosteidae*, мульні риби – *Amiidae*, перкопсові – *Percopsidae*, печерні коропозубі – *Amblyopsidae*, луноглазі – *Hiodontidae*.

Амурська область. За складом іхтіофауни вона займає перехідне положення між Палеарктичною 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 сиги, харіуси, миньок, з південних – змієголов, жовтощок, товстолобик, китайський окунь, амури. 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 коропоподібних. 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 Krifft* 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: Чілійсько-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.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Назвіть основні фактори, які зумовлюють розповсюдження риб.
2. Наведіть загальні закономірності поширення риб у водоймах світу.
3. Що таке біполярне та амфібореальне поширення риб? Приклади.
4. Назвіть основні зони широтного розподілу морської іхтіофауни.
5. Назвіть основні зоогеографічні зони поширення риб.
6. Назвіть основних представників (риб) зоогеографічних областей.
7. Охарактеризуйте поширення глибоководних риб.
8. Які існують іхтіогеографічні області розповсюдження прісноводних риб?
9. Що таке фауністичний комплекс? Приклади.
10. Охарактеризуйте поширення прісноводних коропових риб.
11. Охарактеризуйте поширення прісноводних окуневих риб.

ЛЕКЦІЙНЕ ЗАНЯТТЯ № 9

Етологічні реакції риб

План

1. Характеристика та форми поведінки риб.

1. Характеристика та форми поведінки риб. Під поведінкою риб розуміють індивідуальні або групові соматовегетативні 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).

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 (пристосувальні) 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. 6).

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. 35).

Таблиця 6

Форми оборонної поведінки риб

Види поведінкових реакцій	**Обставини**	**Риби**
Бурхлива безладна активність	Стимули страху – поява хижака, раптові звуки, тінь, світло	Всі види риб, особливо зграйні – хамса, атерина, піщанка, верховодка
Маневри (віялоподібні, Ф-подібні, кругові)	Напад і переслідування хижака	Дрібні зграйні риби
Поступовий відхід	Постійно подразнювальний фактор – погана якість води, запах, нестача O_2, шум	Усі риби
Затаювання після втечі у	Напад хижака, вперте	Одиночні донні риби –

випадковій схованці	переслідування	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, риби-клоуни, риби-лоцмани
Використання колючок і отруйних шипів	Напад хижака	Колючки, скати, скорпени, дракончики.
Використання отрут, що виділяють у воду	Поява хижака	Деякі види морських язиків
Використання електричних розрядів	Напад або тривога	Різні види електричних риб

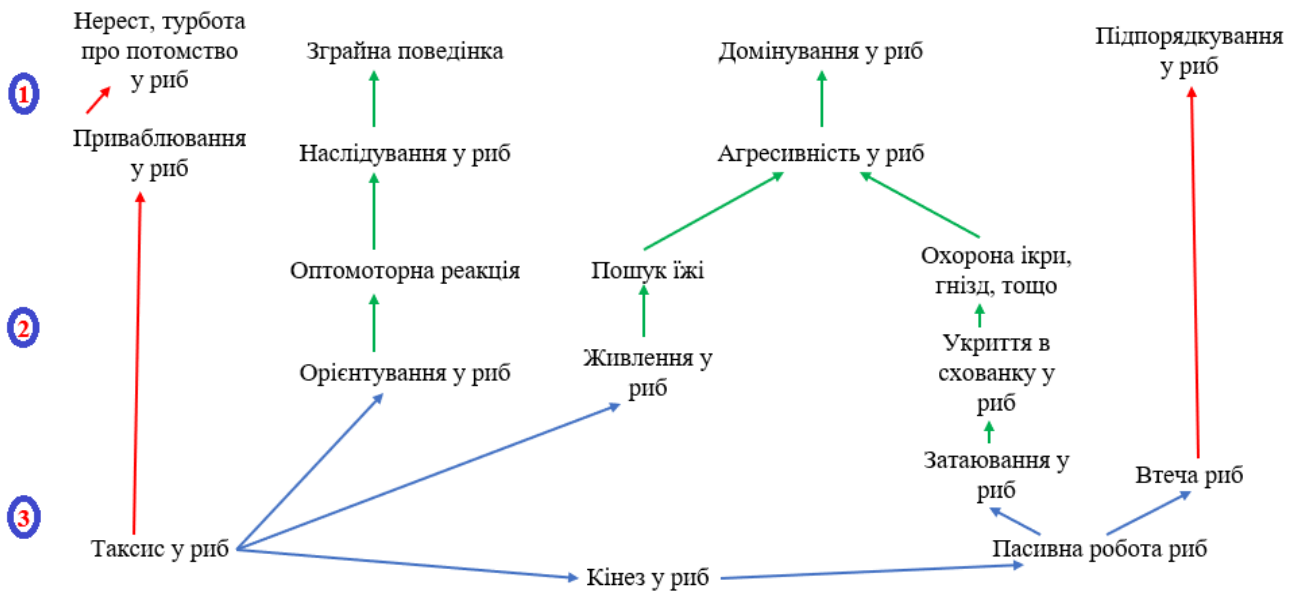


Рис. 35. Схема розвитку форм поведінки риб у онтогенезі:
1 – складні інстинкти; 2 – стереотипні форми поведінки;
3 – найпростіші форми поведінки

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 налаштовані особини свого виду тощо).

Однією з розповсюджених форм кінезу можна вважати *мобілізаційно-панічну оборонну реакцію*, що демонструють дрібні зграйні риби (верховодка, атерина, 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 зиґзаґами, 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.

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 хижаком 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, ніж 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. Вираженням 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 закопуються 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, 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 сейсмосенсорних органів.

Індивідуальна і групова поведінка риб. *Поведінка риб* – складний багаторівневий процес, що складається з реакцій двох типів:

1) задоволення сугубо 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 режимом;

2) задоволення соціально орієнтованих потреб стада, зграї, групи риб. У природі риби-одинаки зустрічаються вкрай рідко, самітність 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.

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 плодючістю. Наприклад, місяць-риба відкладає до 300 млн, тріска – до 10 млн. ікринок.

Однак у риб є приклади турботливого ставлення до потомства (колючка, бички, судак, лабіринтові риби, тиляпія та ін.). У цьому випадку плодючість 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. Цікаво, що гніздо із кладкою заплідненої ікри в судака у випадку загибелі головного самця охороняють інші самці.

Самки тиляпій 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, бельдюги, гупі 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* (цихлідові, судак, колючка та ін.);
- *сигналізації про наявність їжі* (плітка).

Прикладом статевих взаємин першої групи слугує конкурентна поведінка самців. Дуже яскраво цю поведінку демонструють гупі та бійцівські рибки, 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. 36).

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 гуппі, коли самець веде або затримує самку.

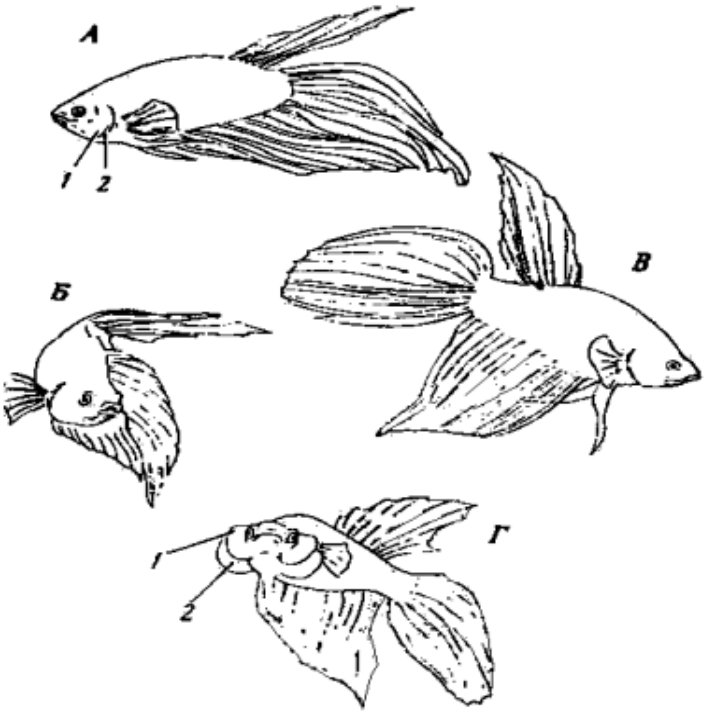


Рис. 36. Демонстрація загрози у сіамської бійцівської рибки (1 – зяброва кришка, 2 – зяброва мембрана): А, Б – риба, що не демонструє загрози; В, Г – риба, що демонструє загрозу (В – риба стоїть боком до суперника, Г – риба стоїть головою до суперника) *(за Хайндом Р., 1975 р.)*

У таблиці 7 представлено вторинні статеві ознаки, за якими самець розпізнає самку, а самка самця.

Таблиця 7

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 залицяння самця (переслідування)
Півники	Забарвлення самки: металевий відлив, поява смуг на тілі. Надування зябрового апарату. Проходження за самцем	Яскраве забарвлення тіла, більші розправлені плавці. Специфічне залицяння самця. Ритуальні удари хвостом
Гупі	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. Зиґзаґоподібні 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 мають *феромони,* а також *звукова, тактильна* й *електрична сигналізації.*

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 мureною 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 риб-лоцманів. Риби-лоцмани супроводжують акулу цілодобово. Вони провокують хижака до атаки, здійснюючи першими кидки на жертву. Риби-лоцмани 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. Малюсінький 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 у 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 міксинам, 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. Зазвичай, 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. Риб, 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 зграя ділиться на дві частини й перед хижаком виявляється порожнеча. Зграя 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. Зграя риб більш схильна до консервативної поведінки, через активне уникнення всього нового.

Зграйний спосіб життя забезпечує кращу виживаність як молоді, так і дорослих риб. Зграя ефективніша в пошуку корму, розпізнаванні небезпек і знаходженні міграційних шляхів.

Кількість особин у зграї може бути різна: 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 дуже видозмінюватися.

У більшості видів риб за швидкого руху зграя має клиноподібну форму, харчування – округлу. Реакція на небезпеку дуже відрізняється в різних видів риб. Наприклад, зграя анчоуса у випадку небезпеки перетворюється в щільну кулю, а зграя 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.

Зграя має своє індивідуальне електричне, а також гідродинамічне поле. Вона залишає після себе хімічний слід.

У зграях між окремими членами складаються взаємини двох типів:

- *рівноправні* (зграя неструктурована, наприклад у хамси, верховодки);
- *ранжировані* (з ватажком, наприклад тунці, окуневі, кефаль).

Зграя може бути прив’язана до певного місця водойми *(територіальна зграя).* Інший тип зграї *(ходова зграя)* постійно переміщається водоймою. В основі підтримування цілісності зграї лежить реакція проходження, тобто вроджена реакція окремої особини пливти за іншими. Як структурована, так і неструктурована зграя має дві зони: *внутрішню* й *зовнішню.*

На фактори зовнішнього середовища реагує центральна частина (ядро) зграї. Риби, що перебувають на периферії зграї, наслідують ядро, тобто пливуть за ним. Експерименти з моделями показали, що зграя як єдине ціле починає рух у тому випадку, якщо переміщення ініціювали не менш 30% особин ядра. Руху зграї передує 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. 8).

Таблиця 8

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 поділяють 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, біолюміненсцентні 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. Це гідродинамічні поля, низькочастотні імпульси, різні акустичні ефекти, електричні поля риб.

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. Класифікуйте форми поведінки рибоподібних і риб.
2. Форми оборонної поведінки риб.
3. Що таке кінез риб?
4. Що таке таксиси риб?
5. Що таке оптомоторна реакція риб?
6. Назвіть вторинні статеві ознаки розпізнання статі риб.
7. Класифікуйте сигнали для здійснення комунікацій риб.

ЛЕКЦІЙНЕ ЗАНЯТТЯ № 10

Міграції рибоподібних і риб

План

1. Міграційний цикл рибоподібних і риб.
2. Нерестові міграції.
3. Кормові (нагульні) міграції.
4. Зимувальні міграції.
5. Вимушені міграції.
6. Методи вивчення міграцій.

1. Міграційний цикл рибоподібних і риб. *Міграція* – закономірне масове переміщення риб із 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 осілі (плітка, тараня).

Треба відзначити, що лише дуже мала кількість видів веде чисто осілий 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. 37):

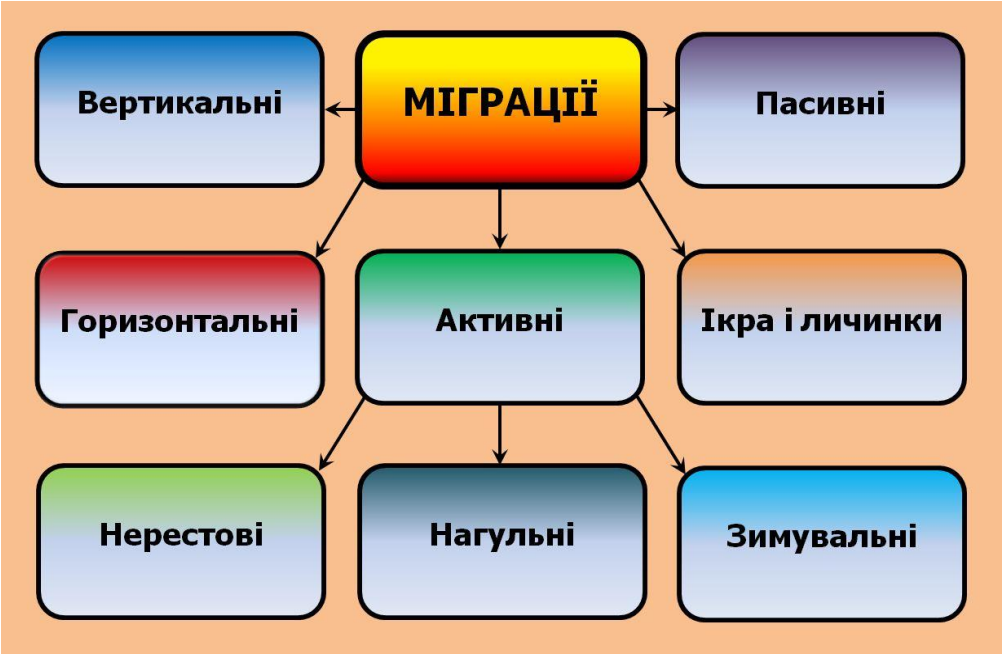


Рис. 37. Загальна схема міграційного циклу риб

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 р.) у риб існують відносно відокремлені біофізіологічні угрупування, які відповідають стадіям розвитку. Всі разом вони утворюють неперервний ланцюг біологічних угрупувань (міграційний цикл), поповнюючи одна одну (рис. 38).

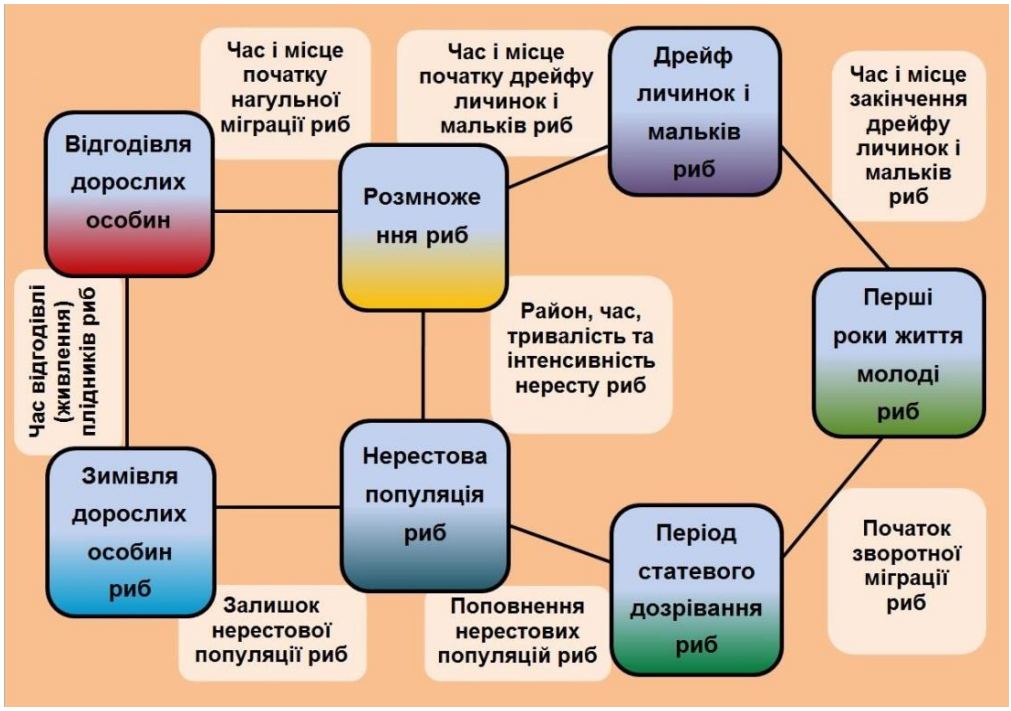


Рис. 38. Загальна схема міграційного циклу морських та океанічних риб

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 еврібіонтності); сезонні переміщення риб віком з 3 до 8 років – 3000 км (фаза сезонних переміщень); повернення на нерест – 1200-1300 км (фаза скорочення еврібіонтності). Загальна довжина міграційного циклу тріски за 7-8 років перевищує 5700 км (рис. 39).

У прісноводних риб міграційний цикл, на думку Піддубного А.Г. і Малиніна Л.К. (1988 р.), також включає перебування і переміщення в межах трьох основних біотопів – репродукційного, нагульного і зимувального (рис. 40).

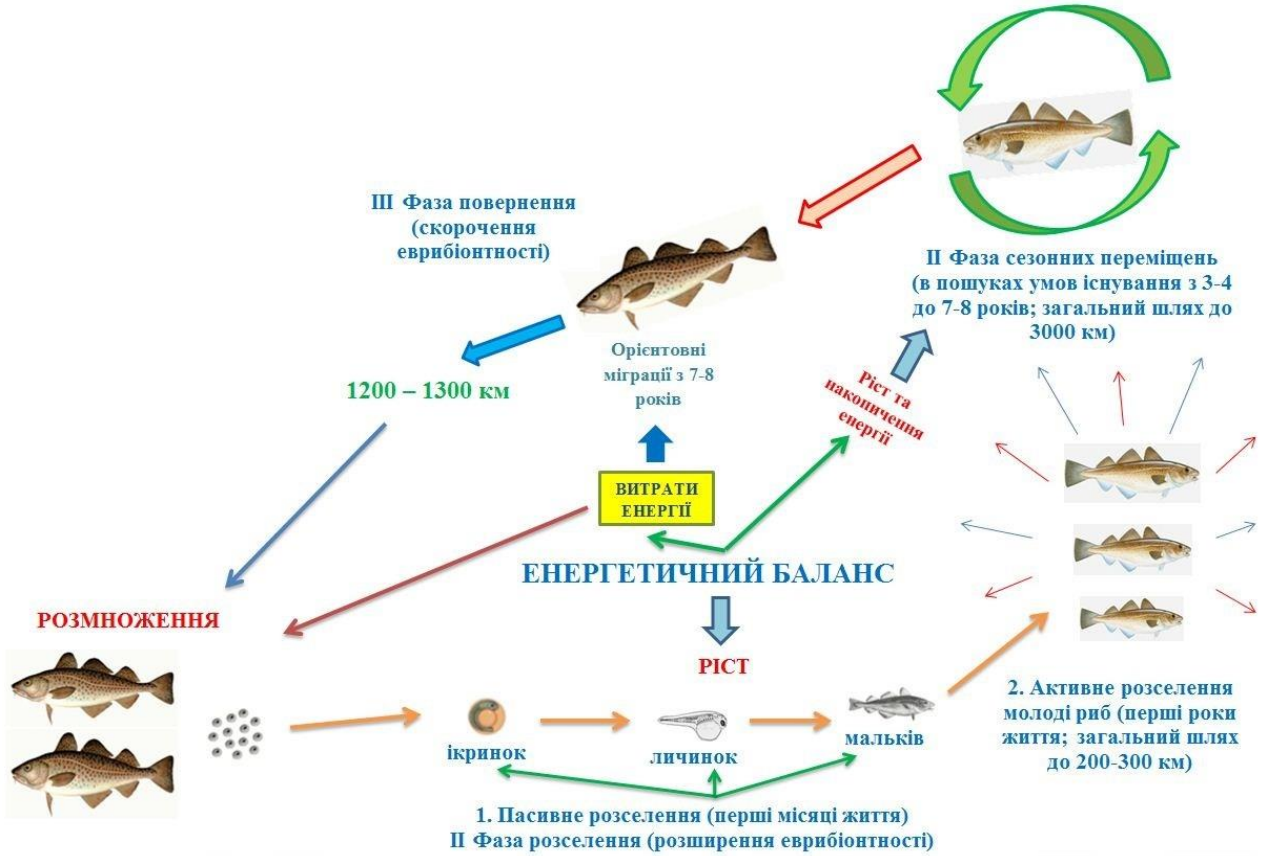
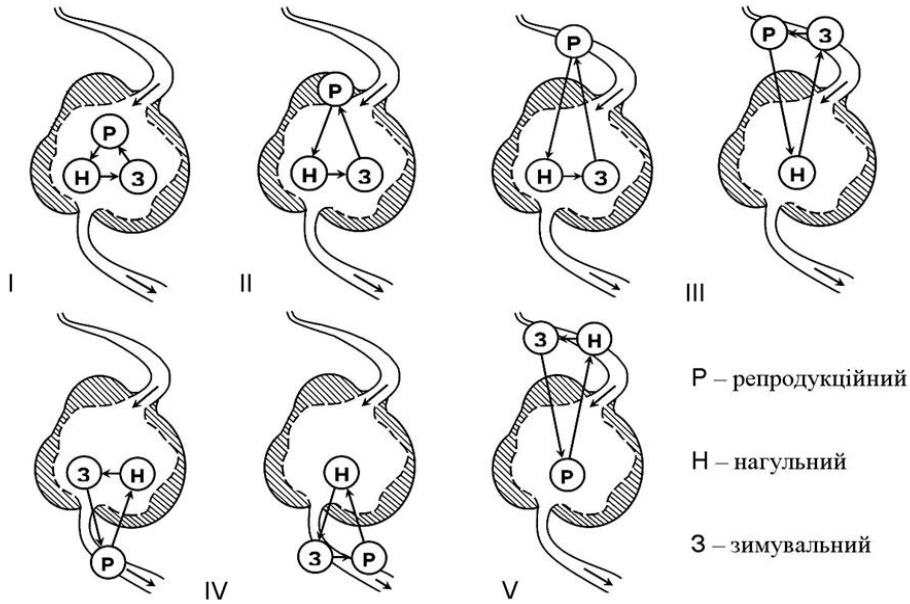
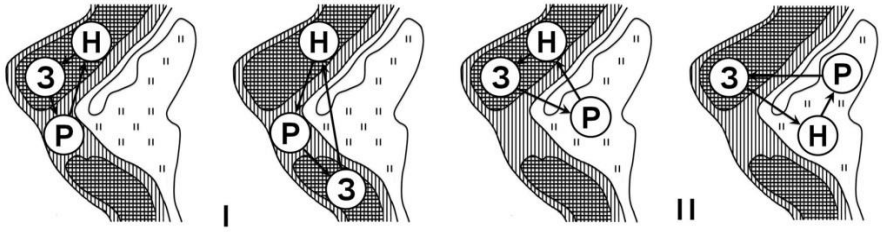


Рис. 39. Схема міграційного циклу (включаючи розселення і зворотну міграцію) тріски



А



Р – репродукційний **Н** – нагульний **З** - зимувальний

Б

Рис. 40. Типи міграційних циклів риб внутрішніх водойм (Р, Н, З – біотопи):
А – ріка-озеро, водосховище, море: І тип – переміщуються на обмеженій акваторії (сигові, оселедцеві, коропові); ІІ тип – переміщуються в різні біотопи для нересту, а також для нагулу і зимівлі (літофільні і псамофільні риби);
ІІІ 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: І тип – переміщення жилих річкових риб-реофілів;
ІІ тип – переміщення жилих лімнореофільних риб
(за Піддубним А.Г., Малініним Л.К., 1988 р.)

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.

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 поділяють на вертикальні і горизонтальні, активні і пасивні, анадромні і катадромні, 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.

Пасивну міграцію здійснюють і дорослі оселедці, які час від часу впадають у стан спокою і переносяться течіями. Риби-їжаки здатні роздувати тіло за рахунок повітряних міхурів, підніматись на поверхню і долати значну відстань поверхнею води за допомогою вітру.

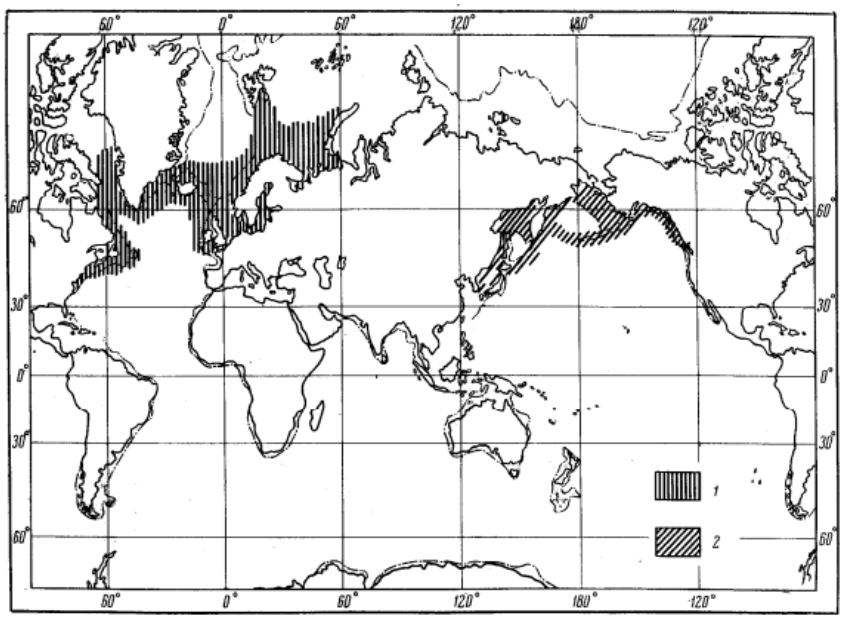


Рис. 41. Поширення оселедців: 1 – атлантичного; 2 – тихоокеанського

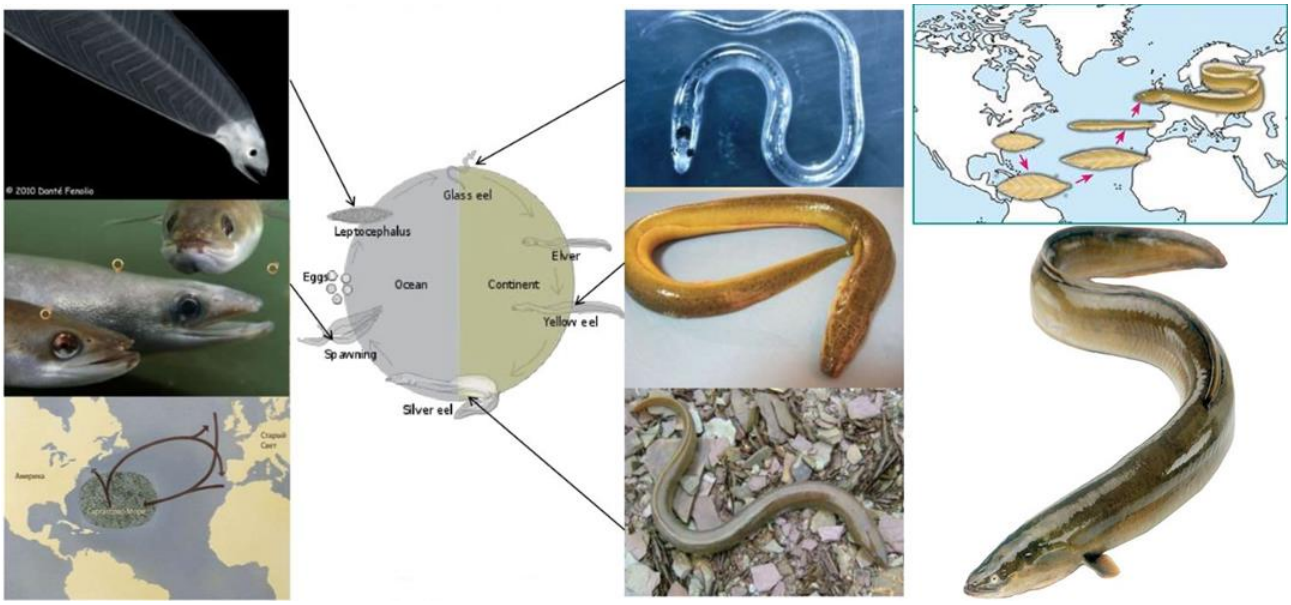


Рис. 42. Міграція європейського вугра (*Anguilla anguilla* L., 1758)

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).

2. Нерестові міграції риб – 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 поділяють 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. 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, ніж у морі.

Катадромні міграції – це переміщення риб із річок в озера, лимани, моря: річковий вугор, деякі види бичків, галаксієві риби. Деякі з морських риб для

ікрометання відходять із прибережної зони лиманів і морів на більші глибини (морська камбала).

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 виділяють наступні раси:

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 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.

3. 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. Переміщення 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 р.) 5 етапів: щоденний – передвечірнє підіймання 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. 43).

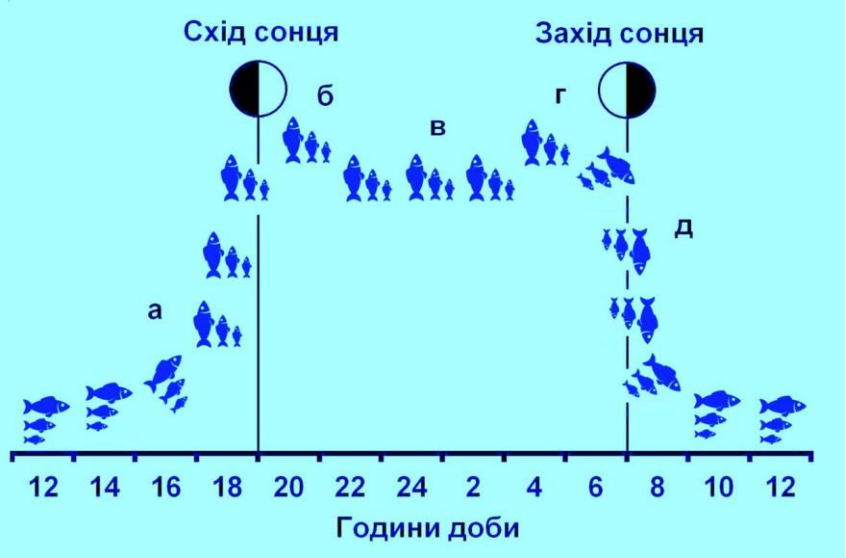


Рис. 43. Схема добових вертикальних міграцій планктоноїдних риб:
а – підіймання зграй риб у поверхневі шари води; б – живлення риб ввечері у поверхневому шарі води; в – перебування риб розріджено вночі у поверхневому шарі води; г – підживлення риб у повеневому шарі води на світанку;
д – опускання риб в нижні шари води зі сходом сонця

Молодь багатьох видів риб також мігрує за вертикаллю, випливаючи 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.

4. Зимувальні міграції риб – 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 м. 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.

5. Вимушені міграції риб – 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°С 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 масою близько 5000 т (маса окремих екземплярів 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.

6. 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 іхтіологічних 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 досить довго зберігались.

Взагалі, поведінка міченої риби практично має не відрізнятися 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 поплавкові, порожнинні пластмасові, магнітні та ін.

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.

Для введення і закріплення міток на тілі чи в тілі риб використовують різноманітні знаряддя, пристрої та інструмент: підводні рушниці, пістолети, щипці, таври тощо.

Окрім вивчення міграцій риб, існує спосіб визначення запасів риб із використанням мічених риб, через відношення загальної кількості помічених і випущених у водойму риб до кількості риб із мітками, які знайдені в улові.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Охарактеризуйте міграційний цикл морських риб.
2. Охарактеризуйте міграційний цикл прісноводних риб.
3. Класифікуйте міграції риб.
4. Назвіть основні етапи добової вертикальної міграції риб.
5. Що таке вимушені міграції риб?
6. Наведіть способи орієнтації, швидкість і протяжність міграцій риб.
7. Охарактеризуйте методи вивчення міграцій риб.

ЛЕКЦІЙНЕ ЗАНЯТТЯ № 11

Загальні принципи та класифікація методів оцінки чисельності риб

План

1. Оцінка чисельності і біомаси популяцій риб.
2. Інструментальні методи оцінки чисельності риб.
3. Комбіновані методи оцінки абсолютної чисельності риб.
4. Методи оцінки відносної чисельності риб.
5. Визначення чисельності і біомаси риб біостатичними методами.

Визначення стану запасів, тобто чисельності промислових риб та інших водних об'єктів є найважливішим завданням іхтіологічних і рибогосподарських досліджень, завдяки яким запроваджується система охоронних заходів, встановлюється величина промислового вилучення, визначається оптимальний допустимий вилов, планується раціональне використання запасів.

Чисельність і біомаса популяцій риб постійно перебувають у динамічному стані і можуть змінюватись на протязі коротких та тривалих періодів. На динаміку чисельності популяцій впливають як абіотичні (природно-кліматичні зміни, гідрологічний, температурний і газовий режим, мінеральний склад) та біотичні (чисельність кормових організмів, прес хижаків і паразитів, внутрішньовидова та міжвидова конкуренція), так і антропогенні (гідробудівництво, промислове навантаження, забруднення) чинники.

1. Оцінка чисельності і біомаси популяцій риб здійснюється як в абсолютних, так і у відносних показниках. В процесі визначення чисельності та біомаси популяцій риб використовують наступні поняття:

Чисельність риб – кількість особин даного виду, розрахована на одиницю площі, або об'єму (екз./м^2; екз./м^3). При цьому слід розрізняти абсолютну, відносну і промислову чисельність.

*Абсолютна чисельність риб (*N) – сумарна кількість особин популяції в межах ареалу мешкання, або певної водойми (озеро, водосховище, затока, лиман), виражена у абсолютних величинах (тис. екз.).

Промислова чисельність риб – допустима кількість особин риб одного виду, яка може бути освоєна промислом і вилучення якої не зумовить підрив абсолютної чисельності популяції (тис. екз.).

Іноді застосовується поняття *щільності риб*, яке також характеризує чисельності популяції, віднесену до одиниці простору, тобто площі (N/S) або об'єму (N/V), що необхідно при порівняльній оцінці концентрації певного виду риб в різних водоймах. В окремих випадках додатково вживають поняття – *екологічна щільність,* тобто чисельність або біомаса риб, що припадає на одиницю заселеного простору – площі або об'єму, яку фактично може зайняти популяція.

Врожайність молоді – чисельність життєстійкої молоді риб на одиницю площі або в одиниці об'єму (екз./м^2; екз./м^3), визначену на стандартних станціях екологічних спостережень.

Біомаса риб або *іхтіомаса* (В) – це сумарна вага всіх особин в популяції, або групи видів, чи іхтіоценозу, яку виражають в одиницях маси сухої або сирої речовини, віднесеної до одиниці площі чи об'єму (г/м^2; кг/м^3).

Іхтіомаса промислового запасу – промисловий запас, виражений в одиницях маси.

Приріст іхтіомаси риб – збільшення загальної біомаси (покоління або промислового запасу) за рахунок росту риб протягом певного періоду, який буває абсолютним (річний, місячний, добовий) і відносним.

Крім абсолютних величин для характеристики чисельності популяцій риб на практиці застосовуються відносні показники, серед яких слід звернути увагу на наступні.

Відносна чисельність риб (N%) – чисельність популяції або її певної частки, виражена в умовних, тобто непрямих показниках (вилов на одиницю площі, на промислове зусилля, індекс врожайності). Даний показник може бути використаний для характеристики чисельності однієї популяції по відношенню до іншої.

Відносна біомаса риб (В%) – характеризує біомасу однієї популяції по відношенню до іншої, виражена в умовних показниках, тобто у вигляді частки одного виду в улові або іхтіоценозі.

Індекси чисельності і біомаси – величини, які адекватно описують стан запасів риб за непрямими ознаками, що мають кількісну характеристику, пропорційно абсолютної чисельності. До індексів чисельності належать:

- улов, що припадає на одиницю промислового зусилля, який виражається для трала – уловом на 1 годину тралення, для невода – уловом за одне притоніння, для ставної сітки – уловом за добу на одну сітку стандартної довжини;
- улов на зусилля, що може виражатися з урахуванням промислового сезону (улов на одне судно, середньодобовий улов на одного рибалку).

Абсолютна і відносна чисельність, або біомаса риб визначається прямим та непрямим обліком риб, біостатистичними, статистичними, аналітичними, математичними та комбінованими методами.

Для всіх методів визначення оцінки чисельності та біомаси популяцій риб використовують наступні принципи:

- при оцінці чисельності враховується специфічність екологічних умов існування окремих популяцій риб та іхтіоценозів в цілому для кожної конкретної водойми;
- чисельності риб притаманні значні коливання, що пов'язані з віком, природно-кліматичними умовами, промисловим тиском;
- всі наявні методи засновані на концепції ведення раціонального промислу, який передбачає екологічно виважений об'єм вилову, що не перешкоджає стабільному відтворенню популяцій риб.

В. Гензеном і С. Апштейном (1897 р.) вперше був запропонований *метод оцінки чисельності риб методом площ,* який передбачав *випадковий, рівномірний і нерівномірний розподіл мережі станцій.*

Даний метод був запропонований для обліку пелагічної ікри та оцінки чисельності плідників на нерестовищі, заснований на уявленні про те, що кількість відкладеної ікри пропорційна кількості плідників. Відповідно, знаючи кількість ікри, яка визначається методом площ, середню плодючість самок і співвідношення статей, які встановлюються при проведенні стандартних іхтіологічних робіт, можна оцінити чисельність батьківського стада:

$$N_{♀♂}=(N_{ікр.}/n)*♀♂$$

де: $N_{♀♂}$ – чисельність нерестового стада, тис. екз.;

$N_{ікр}$ – загальна кількість відкладених ікринок в обстеженому районі, тис. ікринок;

n – середня плідність самок, тис. ікринок;

♀♂ – співвідношення самців і самок у нерестовому стаді.

$$N_{ікр.}=(P/g)*Q$$

де: P – середнє число ікринок в улові, тис. ікр.;

g – обловлений об'єм;

Q – загальний об'єм води в дослідженому районі.

Цей метод застосовується для оцінки запасів різних видів риб, які мають як пелагічну, так і донну ікру. Проте він характеризується наявністю досить суттєвих похибок, пов'язаних з недоообліком загибелі ікри на різних стадіях розвитку, нерівномірністю її розподілу в товщі води чи на дні нерестовищ, недоліками в конструкціях контрольних знарядь лову.

Надалі принцип даного методу С. Аверинцевим (1948 р.) і Г. Монастирським (1952 р.) був запропонований та успішно адаптований для оцінювання чисельності популяції (стада) промислових риб за обліком чисельності риб на досліджуваній ділянці з подальшою екстраполяцією на весь район тралового рибальства. Для оцінки чисельності цим способом слугує формула:

$$N = S_m/s * KK_1$$

де: S – площа району обліку;

s – площа тралення за одиницю часу;

m – середній улов за одиницю часу;

K – коефіцієнт горизонтальної уловності трала;

K_1 – коефіцієнт вертикальної уловності трала.

При застосуванні даного методу на практиці проблематичним залишається тільки визначення – коефіцієнтів K і K_1, які залежать від конструктивних особливостей трала та поведінки риб залежно від виду, віку, стану риби, часу доби, погодних умов та ін.

Метод площ П. Шевченко (1994 р.) для визначення абсолютної чисельності пелагічних риб у внутрішніх водоймах виражений наступною формулою:

$$N = (n * V) / (v * k_y)$$

де: N – абсолютна чисельність риб, екз.;

n – приведена середня кількість риб на один лов (тралення), екз.;

V – загальний об'єм водойми, її частини або зони, $м^3$;

v – об'єм обловленого знаряддям лову простору, $м^3$;

k_y – середній коефіцієнт уловистості контрольного знаряддя лову

Значення коефіцієнту уловистості (k_y) для контрольних знарядь лову для малькової волокуші – 0,69, для тралів довжиною 3,5 і 13 м відповідно – 0,10 і 0,36, при траленні в світлий час доби.

Подальший розвиток метод площ отримав відносно пелагічних риб – контрольні облови у поєднанні з визначенням площ, які займають скупчення риб, за допомогою рибопошукових гідролокаційних приладів.

Для інших видів риб метод площ застосовується в комплексі з біостатистичним методом. При цьому, необхідно розглянути питання концентрації риб, що перебувають на певній площі.

Так, у випадку, коли можливий рівномірний або випадковий розподіл станцій на акваторії, але дотримуються умови нормальності розподілу риб, використовуються стандартні статистичні показники.

У випадку, коли умови нормальності розподілу риб не дотримуються, використовують метод ізоліній, тобто метод оцінки чисельності на основі аналізу розподілу, або аналітичний спосіб розрахунку середньої концентрації скупчення риб.

У випадку, коли рівномірний або випадковий розподіл станцій можливий тільки по виділеним обмеженим біотопам, розрахунок чисельності здійснюється окремо по кожному біотопу за стандартними статистичними показниками.

У випадку, коли рівномірний або випадковий розподіл станцій не можливий, розрахунок чисельності здійснюється по виділеним обліковим майданчикам, тобто оцінка проводиться шляхом інтегрування даних контрольних уловів з окремих станцій.

На підставі отриманих даних контрольних уловів на кожній станції розраховується загальна чисельність риби і визначається середня арифметична величина її концентрації, стандартне відхилення і похибка. Подальше множення середньої концентрації на площу водойми дає величину загальної чисельності угруповання риб в межах даної гідросистеми.

Такий метод узагальнення виявився найбільш простим, що визначило найбільш широке його використання, проте не позбавило від суттєвого недоліку – метод придатний при тільки нормальному розподілі риб по акваторії.

Загальну схему розрахунку чисельності риб за методом площ має наступний вигляд:

1. На стандартних станціях у різних частинах водойми проводять контрольні облови активними знаряддями лову (трали, неводи, волокуші). Основні параметри: коефіцієнт уловистості і площа охоплення облову.

2. В результаті обробки уловів (масові проміри та відбір матеріалу на аналіз) по всіх станціях отримують набір значень за чисельністю для кожного розмірного класу і по біомасі в цілому. При цьому слід враховувати , що за низьких уловів постає проблема недостовірності.

3. За величинами уловів і площ облову спочатку розраховують середні улови, потім – концентрацію риб на кожній станції.

4. Узагальнюються результати по окремим станціям і визначається середня концентрація риби в середньому за улов або для кожної розмірної групи на окремій станції. Просте усереднення можливе тільки у разі випадкового або рівномірного розподілу станції розташовані нерівномірно, і якщо розподіл по водоймі ненормальний, то визначення середня концентрації має здійснюватися за спеціальними методиками.

5. Середні концентрації перемножуються на площу акваторії.

Оцінка чисельності риб методом площ, коли випадковий і рівномірний розподіл мережі станцій не можливий, здійснюється з застосуванням методу ізоліній, на основі характеристик розподілу та аналітичним способом.

Метод ізоліній. На практиці нормальний закон розподілу частин не виконується, що дає велику статистичну помилку розрахунку середнього арифметичного. Тому акваторію розбивають на ділянки шляхом проведення ізоліній, які з'єднують станції з однаковою концентрацією риб.

Шкала ізоліній вибирається таким чином, щоб мінімізувати похибку середньої. Середнє арифметичне, площа та ін. показники для кожної зони визначаються окремо.

Похибка залежить від того, з яким кроком розбита акваторія.

Метод оцінки чисельності на основі характеристик розподілу.

Розрахунок статистичних показників здійснюється за умови логнормального розподілу, при якому нормальний розподіл має логарифм випадкової величини.

Характер розподілу може бути обумовлений способом організації популяції риб. Особливості поведінки різних видів риб зумовлюють агрегований, тобто плямистий характер їх розподілу. Тому контрольні улови на різних станціях можуть радикально відрізнятися. У зв'язку з цим провести ізолінії не вдається.

Розрахунок логнормального розподілу проводиться аналогічно з використанням логарифмів. При цьому з розрахунків виключаються всі порожні тралення, так, як логарифма нуля не існує.

Аналітичний спосіб розрахунку середньої концентрації. Розрахунки проводяться таким же чином, як у методі ізоліній, проте окремо для кожного біотопа. При цьому, для виділення біотопів необхідно попередньо з'ясувати морфологічні особливості водойми і розподілу риб в її межах.

Застосування нестатистичних методів дозволяють оцінити чисельність і біомасу в межах окремих станцій з подальшим інтегруванням (множенням) за площею, прете не забезпечують оцінку похибки. Підсумовуючи чисельність по всіх станціях і розділивши її на частку обстеженої площі по відношенню до

всієї водойми, визначається загальна чисельність угруповання риби. Недоліком є вплив суб'єктивного чинника.

Метод оцінки чисельності мігруючих видів риб. Метод запропонований Ф. Барановим у 1960 р. з використанням закидного невода. Розрахунок загальної кількості риби, яка пройшла через ділянку річки, проводиться за формулою:

$$N = nvYT$$

де: N – абсолютна чисельність риб, екз.;
n – число на одиницю площі, екз.;
Y – ширина річки в місці лову;
T – час, що пройшов між послідовним закиданням невода.

Слід зазначити, що об'єктивність даного методу низька. Тому найширше на практиці застосовують кількісний облік прохідних риб під час їх нерестової міграції протягом кількох років (облік локальних стад). Облік ведуть візуально та за допомогою фотолічильників.

В. Протасовим і Ю. Мітрохіним (1960 р.) був розроблений спеціальний прилад для підрахунку кількості риб та вимірювання їх довжини на основі фотоелементів. На сьогодні у рибній промисловості застосовують сучасне цифрове обладнання.

У великих річках облік чисельності стад ведуть за допомогою *методу періодичного облову рухомих зграй плавучими сітками.* Перед цим попередньо проводять заміри глибин і отримують площу поперечного перерізу ріки. В нерестовий період протягом доби, через кожні 3-4 години за допомогою плавучих сіток з визначеними параметрами (площею, розміром вічка і коефіцієнтом уловистості).

Недоліками даного методу є значна трудоємність і травмонебезпечність, а також значні похибки при нерівномірному нерестовому ході риб.

Для визначення урожайності покатної молоді прохідних та напівпрохідних видів риб застосовують *метод спеціальних пасток,* що охоплюють частину водотоку на кількох станціях на різних горизонтах і в різний час доби. При цьому попередньо визначають площу гирла, швидкість течії і час скочування молоді, коефіцієнт уловистості пастки.

Це трудомісткий візуальний метод, що використовують переважно на малих річках.

2. Інструментальні методи оцінки чисельності риб. До них належать електрострумооблікові пристрої та електротрали, гідроакустичні, фотограмметричні прилади, гідростати та наукові субмарини з телеустановками. Найчастіше використовують гідроакустичні прилади – гідролокатори та ехолоти.

Будь-який інструментальний метод має два послідовні етапи:

- визначення об'єму чи площі акваторії, що зайнята скупченням риби;
- визначення кількості риб в одиниці цього простору (екз./м^3, екз./милю^2).

Гідроакустичний метод. Визначення обсягу скупчень риб і навіть окремих екземплярів у скупченнях визначається за допомогою ехометричних (гідроакустичних) приладів, що генерують ехосигнали.

Коли скупчення риб розріджені, їх підрахунок здійснюють за інтенсивністю ехозапису.

В щільних скупченнях щільність скупчень визначають наступним чином:

- шляхом підводної фото- та телезйомки і розрахунком об'єму води, де реєструється риба;
- шляхом розміщення бортового виносного ехолота в скупченні риби;
- шляхом калібрування – при цьому ехолот попередньо калібрують відповідно до програмних цілей.

Основні труднощі методу – це видова ідентифікація, тому він зазвичай супроводжується контрольними обловами.

Проте гідроакустичний метод дозволяє оперативно виявляти сировинні ресурси в реальному часі.

На підставі виміряних значень щільності риб формують контур розподілу промислових об'єктів та оцінюють біомасу їх скупчень.

Джерелами похибок гідроакустичних зйомок є:

- неточне знання акустичних характеристик скупчень і водного середовища;
- недосконалість методів оцінки щільності і біомаси;
- обмежені можливості гідроакустичної та вимірювальної апаратури;
- особливості стану, поведінки і розподілу видів риб;
- чинники суб'єктивного характеру.

При роботі ехолотом на розріджених концентраціях риб середню щільність їх скупчень (p, екз./м^3) визначають за формулою:

$$p = \frac{N`}{h2 * Vc * t * tg^{\alpha`}/2}$$

де: $N`$ – число відміток за час, год.;
h – глибина водойми;
Vc – швидкість судна, м/год.;
α`– кут випромінювання

Досить широко використовуються математичні моделі обробки даних методом апроксимації уловів з урахуванням щільності розподілу риб:

$$(X_j\ y)\ i\ (r_j),\ j = 1 \ldots N$$

де: $(X_j\ y)$ – координати j-й крапки площини;
r_j – значення параметра в даній крапці;
N – загальне число крапок.

На заданому полі значень підбирається багаточлен F(x,y), який найкраще апроксимує це поле за методом найменших квадратів таким чином, щоб мінімальною була наступна сума:

$$S\ F\ (X_j\ y) - r)^2 = \min,\ j = 1\ldots$$

За допомогою даного методу глобальної апроксимації можна одержати наближені значення параметра в кожному квадраті водойми площею, рівною площі облову.

Метод локальної апроксимації відрізняється тим, що всю площу водойми ділять на кілька районів, для кожного з яких знаходять свій багаточлен найкращого наближення:

$$F_j\ (x_j\ y),\ j = 2\ldots n$$

де: n – число районів, щоб кожна із сум $S\ F\ (X_j\ y) - r)^2 = \min,\ j = 1\ldots N$.

Метод локальної апроксимації дозволяє суттєво зменшити похибку при розрахунках.

В даний час гідроакустичний метод (тралово-акустичний) є одним з основних методів визначення запасів пелагічних та придонно-пелагічних морських промислових видів риб. Спільно з біологічним методом він дозволяє контролювати запаси з похибкою 20-30%, що є досить прийнятною величиною.

Метод мічення риб застосовують для риб з тривалим життєвим циклом у відносно обмежених акваторіях. При цьому, певну кількість відловлених риб мітять і випускають назад у водойму. Надалі, за числом мічених риб по відношенню до повторно виловлених, судять про загальну чисельність риби. Співвідношення виражається наступною формулою:

$$N / C = n / c$$

де: N – чисельність промислового стада риб;
C – величина промислового вилову;
n – число помічених і випущених риб;
c – число повторно впійманих риб з мітками.

Недоліками методу є нерівномірний розподіл мічених риб у водоймі та скорочення їх числа через природну і промислову смерність.

Метод продуктивних показників використовує отримані кількісні характеристики харчування риб і показника продуктивності кормової бази. Так, як риби виїдають тільки частину кормових організмів, то, знаючи її величину та коефіцієнти використання кормової бази рибою та спожитої їжі, можна визначити яка частина енергії переходить на наступний рівень і трансформується у рибо продукцію.

Розрахунок здійснюється за наступною формулою:

$$N = R / r$$

де: N – кількість риб, що споживають кормовий ресурс;
R – загальна кількість корму, спожитого стадом за одиницю часу;
r – харчовий раціон однієї особини.

Недоліком методу є суттєва неточність, але його використовують при розрахунку збитків від рибогосподарської діяльності на водоймі та прогнозованих обсягів вирощуваної риби.

3. Комбіновані методи оцінки абсолютної чисельності риб застосовуються на внутрішніх водоймах через неможливість застосування інших методів чи одним типом знарядь лову.

Схеми комбінованої оцінки чисельності риб.

1. Використовують закидний невід (прибережжя) і трал (глибоководна частина). Чисельності риб визначають методом площ для кожної зони, а потім підсумовують.

2. Використовують закидний невід (прибережна зона) і ставні сітки (глибоководна частина). Метод застосовують при неможливості тралення. В першому випадку чисельність риб визначають методом площ, в другому – розподіл риб по акваторії.

3. Аналогічно можна проводити контрольні вилови за наступними комбінаціями: прибережна зона – ставні сітки, центральна зона – трал або прибережна зона – закидний невід, центральна зона – ехолотна зйомка.

На основі гідролокаційних і біотелеметричних досліджень з урахуванням рельєфу дна, інтенсивності мулонакопичення, даними гідробіологічних спостережень складають карту водойми із зазначенням найбільш продуктивних зон.

4. Методи оцінки відносної чисельності риб дозволяють судити про зміни в складі і чисельності риб у порівнянні з попередніми роками без визначення абсолютної величини запасу. Для них характерна більша точність. Визначення відносної чисельності покоління дозволяє розрахувати величину поповнення промислового стада, що не залежить від величини запасу і врахувати величину промислової смертності для кожної вікової групи.

Метод аналізу рибопромислової статистики використовується при розвиненому багаторічному промислі і наявності достовірної промислової статистики.

За аналізом загальних уловів можна простежити багаторічні коливання величини стада і визначити загальну тенденцію зміни його іхтіомаси. Такий аналіз дозволяє встановити ступінь впливу промислового рибальства на чисельність популяції (стада) виду риб.

При цьому важливим показником є улов на промислове зусилля – улов знаряддям лову або судном за одиницю часу.

При постійній інтенсивності промислу протягом ряду років, улови відображатимуть динаміку чисельності стада.

Недоліком методу є його залежність від рівня достовірності промислової статистики і обліку техніко-економічних показників рибальства.

Метод аналізу вікового складу улову базується на припущенні, що природна смертність риб залишається більш-менш стабільною з року в рік. Тому на основі аналізу вікового складу промислового стада за низку років, кількість яких дорівнює віковому проміжку з моменту вступу в промислове

стадо і до досягнення рибою граничного віку, визначити чисельність виловлених риб певного покоління та динаміку чисельності за минулий період.

Метод статистичного аналізу заснований на оцінці врожайності окремих поколінь риб у зв'язку з подальшим на них промисловим навантаженням. Суть полягає у кількісному обліку молоді, в процесі якого здійснюється відносна оцінка чисельності. Недолік методу: потреба в тривалих багаторічних спостереженнях за чисельністю поповнення та щорічною віковою структурою в промисловій популяції риб.

5. Визначення чисельності і біомаси риб біостатистичними методами вперше запропонували радянські науковці Ф. Баранов та О. Державін на початку XX століття. В подальшому групу цих методів розвивали М. Чугунов, Є. Бойко, П. Тюрін, Т. Дементьєва.

Суть методів в тому, що на основі вибірок вивчається вікова структура промислових уловів і оцінюється чисельність кожного покоління, після чого складанням кількості особин у всіх поколіннях в у лові визначається мінімальна величина промислового запасу.

Таким чином, промисловий запас – це сума особин відповідних вікових груп:

$$Ra + Rb + Rc = \Sigma Na + \Sigma Nb + \Sigma Nc$$

де: Na, Nb, Nc – чисельність відповідних вікових груп;
a, b, c – число років, прожитих віковою групою.

Недоліками методу є обов'язковість розрахунку запасів риб при однаковій інтенсивності промислу і недооцінка природної смертності риб.

Метод Ф. Баранова базується на припущенні, що при інтенсивному і сталому характері рибальства, снує залежність між граничним віком риб і часткою запасів, яку щорічно виловлюють з водойми. Встановлюються величини граничних вікових, що дає можливість визначити промисловий вилов та смертність у відносних величинах.

Метод Ф. Баранова слугує для орієнтовної оцінки чисельності риб у водоймах, що інтенсивно оновлюються, за умови сталості промислу і природного відтворення риби.

Метод О. Державіна базується на даних чисельності кожного покоління на протязі його життя. Передбачає складання розрахункових таблиць, що містять дані про улови досліджуваного стада риб за ряд років відповідно до вікових груп.

Цей метод є досить об'єктивним. Недоліком є неврахування природної смертності риб і необхідність постійного моніторингу.

Метод П. Тюріна заснований на напрацюваннях Ф. Баранова, але з урахуванням природної смертності риб.

За його методикою оцінка чисельність оцінюється в три етапи.

1. Оцінка величини природної смертності:

- природна смертність має вигляд кривої з мінімумом у віці статевого дозрівання;

- коефіцієнт смертності – 100%;

- величина мінімуму у віці масового статевого дозрівання в залежності від граничного віку риб в пробі за методом Ф. Баранова.

2. За характером кривої для кожної групи визначають коефіцієнти смертності.

3. Розраховується відносний коефіцієнт промислової смертності.

Метод Т. Дементьєвої отримав певні модифікаційні рішення. За наступною схемою визначаються:

- розмірно-вікова структура промислової популяції на підставі середніх проб, зібраних відціджуючими знаряддями лову;
- співвідношення між залишком і поповненням промислового угруповання;
- темп зростання і дозрівання основних вікових груп (поколінь), що складають промислове стадо та причини коливань їх чисельності та змін росту;
- передбачувана потужність поколінь на підставі обліку цьоголіток контрольними знаряддями лову;
- чисельність поколінь і промислова смертність на підставі динаміки вікового складу та будується модель запасу риб;
- щільність популяції в період нерестових або зимувальних скупчень за показниками уловів на промислові зусилля;
- відносна чисельність запасу, промислового стада і поповнення разом з біологічним обґрунтуванням їх формування;
- коефіцієнт кореляції між фактичними уловами, щільністю популяції і чисельністю поколінь, за допомогою екстраполяції встановлюється величина можливого улову від запасу.

Таким чином, підсумувавши основні положення розглянутих модифікацій біостатистичних методів, можна констатувати, що всі вони базуються на наступних даних:

- результати оцінки стану рибних запасів не основі даних про віковий склад уловів за послідовний ряд років;
- розподіл довжини риб в уловах за послідовний ряд років;
- порівняння результатів обліку врожайності молоді при стандартних зйомках;
- промислова статистика уловів риб за ряд років.

У вузькому розумінні будь-який біостатистичний метод оцінки чисельності передбачає порівняння відносної величини поколінь промислової популяції риб, зіставлення вікового складу і розподілу довжини риби в уловах за послідовний ряд років.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які поняття використовуються у процесі визначення чисельності та біомаси популяцій риб?
2. Принципи визначення оцінки чисельності та біомаси популяцій риб.
3. Оцінка чисельності риб методом площ.
4. Інструментальні методи оцінки чисельності риб.
5. Метод аналізу рибопромислової статистики.

ЛЕКЦІЙНЕ ЗАНЯТТЯ № 12

Методи оцінки стану популяцій рідкісних і зникаючих видів риб

План

1. Методи виявлення рідкісних і зникаючих видів риб.
2. Оцінка рівня охорони рідкісних і зникаючих видів риб.
3. Екосистемна концепція управління.

1. Методи виявлення рідкісних і зникаючих видів риб. Вирішення проблеми збереження біорозмаїття іхтіофауни включає розробку єдиних підходів і стратегій охорони риб, що передбачає визначення чітких критеріїв оцінки стану тих видів, популяції яких знаходяться у депресивному стані і вимагають запровадження охоронних заходів.

Кожен вид є унікальною біологічною і систематичною одиницею, що сформувалась в процесі еволюції та характеризується специфічним набором адаптацій до відповідних екологічних умов середовища існування. Набір індивідуальних адаптацій, який визначається і характеризується видоспецифічними біологічними параметрами, забезпечує потенційну безперервність існування виду в часі та просторі. У тих випадках, коли якісні або кількісні зміни екологічних умов існування під впливом лімітуючих чинників різного походження, перевершують можливості адаптивних властивостей виду, або виходять за межі допустимих значень його біологічних параметрів, поступово проявляються процес деградації, що може завершитись занепадом чи повним зникненням виду.

Основна суть процесу деградації полягає у стійкому переважанні показників смертності над щорічним приростом популяції, що зумовлює поступове зниження її щільності до критичного рівня. Вид який перебуває у процесі деградації, отримує назву рідкісного або такого, що потрапляє під загрозу зникнення. Це служить підставою для занесення таких видів до «червоних реєстрів», у тому числі до Червоної книги України, в окремих випадках до міжнародного червоного списку (червоної книги) Міжнародного союзу охорони природи (МСОП) або Європейського червоного списку чи Червоної книги хребетних Європи, що надає їм особливого екологічного та законодавчого статусу.

Для позначення стану виду за ступенем загрози його існуванню, широке поширення отримали категорії, визначені і запроваджені у «Червоній книзі МСОП»:

- extinct (EX) – зниклі;
- extinct in the wild (EW) – зниклі в дикій природі;
- critically endangered (CR) – перебувають під критичною загрозою;
- endangered (EN) – перебувають під загрозою;
- vulnerable (VU) – знаходяться в уразливому стані;
- near threatened (NT) – близькі до уразливого стану;
- least concern (LC) – знаходяться під найменшою загрозою;

- data deficient (DD) – даних недостатньо;
- not evaluated (NE) – загроза не оцінюється.

В останні роки все більше поширення отримує ідея щодо створення нової інформаційної форми про рідкісні та зникаючі види тваринного світу, що знайшла відображення у формуванні «Червоного списку загрозливих видів» (Red List of Threatened Animals). Даний реєстр формується Всесвітнім центром моніторингу навколишнього середовища (Кембридж, Великобританія), за участі більш як тисячі членів Комісії по рідкісним видам, та видається під егідою Міжнародного союзу охорони природи, проте не вважається варіантом або аналогом «Червоної книги МСОП».

Структурною основою нової системи є два головні блоки, до першого з яких віднесені таксони, що знаходяться під загрозою зникнення, до другого – таксони низького ризику.

Перший блок, у свою чергу, підрозділяється на три основні категорії, які складають головний інформаційний масив і є попередженням серйозності загрози страти представників цих таксонів у недалекому майбутньому:

- таксони, що перебувають у критичному стані (CR);
- таксони, що перебувають під загрозою зникнення (EN);
- таксони, що знаходяться в уразливому стані (VU).

Другий блок включає представників, які не відносяться до жодної з ланок першої групи, і складаються з наступних трьох категорій:

- таксони, що залежать від ступеня та рівня заходів охорони (CD);
- таксони, що близькі до переходу в групу уразливих (NT);
- таксони мінімального ризику (LC).

Дещо осторонь перебувають ще дві категорії, які практично втратили відношення до проблеми охорони своїх представників:

- таксони, що повністю зникли (EX);
- таксони, що збереглися тільки у неволі (EW).

У зв’язку з цим, одна з головних задач іхтіологічних досліджень даного напрямку полягає у визначенні критеріїв для виявлення статусу видів, що підлягають запровадженню щодо них системи охоронних заходів. На сьогодні дослідниками узагальнено і виділено вісім біологічних параметрів, за якими надають оцінку екологічного стану виду (табл. 9). Їх аналіз дозволяє сформувати фактичне уявлення і створити теоретичну модель, які відображатимуть загальні екологічні характеристики, що свідчитимуть про початок або можливі передумови процесу деградації будь-якого конкретного виду, про його депресивний стан. Комплексна оцінка визначених біологічних параметрів є підставою та причиною виділення та переведення певного виду в особливу категорію рідкісних або тих, що перебувають під загрозою зникнення.

Таблиця 9

Співвідношення біологічних параметрів виду і критеріїв загрози

Біологічні параметри	Індикатори деградації виду
Чисельність популяції виду	- відносно стабільна, але початково низька; - висока, але стабільно скорочується; - початково мала і продовжує скорочуватися
Структура і площа ареалу	- фрагментація ареалу під впливом антропогенних чинників; - стабільне скорочення загальної площі ареалу; - реліктовий характер ареалу; - ареал ендемічного виду (вузькоареальний вид)
Екологічна специфіка виду	- жорсткий і безальтернативний зв'язок з певними екологічними факторами (стенобіонтний вид)
Ефективність (успішність) відтворення і смертність	- розміри смертності стійко домінують над ефективністю відтворення; - основні чинники смертності стійко прогресують; - успішність розмноження низька і стійко знижується
Структура популяції	- стійкі зміни в статевій і віковій структурі популяції; - стійке скорочення частки статевозрілих особин в популяції
Характер зв'язку з середовищем існування	- жорсткий зв'язок з певними біотопами; - глибока і незворотна трансформація необхідних місць існування під впливом антропогенних чинників
Рухливість виду, наявність регулярних міграцій	- підвищена смертність під час далеких міграцій; - зміна традиційних міграційних шляхів
Ставлення до людини	- антропофобія, тобто загострена реакція на появу людини

Для прийняття рішення щодо надання виду охоронного статусу, достатньо наявності хоча б одного з наведених у таблиці індикаторів за певними біологічними параметрами, які свідчать про реальну загрозу. Прояв двох або більше індикаторів деградації сигналізують про наявність значної загрози виду. Процес деградації виду обов'язково відбувається під впливом низки лімітуючих чинників. Їх набір і форми впливу досить широкі та різноманітні, але всі вони, в тій чи іншій мірі, позначаються на індикаторних показниках біологічних параметрів виду (табл. 10).

Таблиця 10

Основні форми прояву лімітуючих чинників

Лімітуючі чинники	Форми негативного прояву
Переексплуатація популяції виду	- загальне скорочення чисельності популяції виду; - порушення статевої та вікової структури популяцій; - зниження успішності розмноження; - збільшення пресу вибіркового вилучення на окремі систематичні, вікові і статеві групи; - руйнування екологічних зв'язків і загального балансу в екосистемах
Загибель тварин на техноспорудах і транспортних магістралях	- загальне скорочення чисельності виду; - порушення структури популяцій
Загибель тварин на шляхах міграції та в місцях зимівлі	- загальне скорочення чисельності виду; - зміна шляхів міграції та місць зимівлі
Загибель тварин в процесі сільськогосподарської та інших видів антропогенної діяльності	- загальне скорочення чисельності виду; - скорочення успішності розмноження
Хімічне забруднення довкілля	- загальне скорочення чисельності виду; - порушення структури популяцій; - скорочення успішності розмноження
Направлене знищення людиною представників певного виду	- загальне скорочення чисельності виду; - посилення пресу впливу людини на окремі види
Невибіркова загибель тварин при виникненні надзвичайних ситуацій	- загальне скорочення чисельності виду
Загибель тварин від епізоотій	- загальне скорочення чисельності виду
Трансформація і руйнування оптимальних місць існування	- скорочення площі і подальша фрагментація ареалу; - скорочення репродуктивного потенціалу; - скорочення або втрата кормової бази; - збільшення пресу хижаків; - загальне скорочення чисельності виду; - порушення структури популяцій
Біологічне забруднення середовища	- прямий негативний вплив інтродуцентів; - посилення конкурентних відносин; - можливості порушення генофонду; - виникнення епізоотій

Дія факторів занепокоєння	- скорочення площі ареалу та осередків середовища існування; - зниження потенціалу розмноження; - скорочення кормової бази; - збільшення рухливості; - збільшення пресу хижаків
Поглиблення процесу фрагментації ареалу	- подальше скорочення площі ареалу; - зниження успішності розмноження; - порушення статевої та вікової структури популяцій; - руйнування міжпопуляційних зв'язків; - зростання можливостей гібридизації між підвидами; - загальне ослаблення життєвості популяцій

В основі методологічного підходу щодо виявлення рідкісних і зникаючих видів лежить коректне, виважене і обачливе ставлення до біологічних об'єктів, дослідження яких здійснюється з використанням сучасних і загальноприйнятих екологічних, гідробіологічних, іхтіологічних та інших методів. При цьому перевага має віддаватись моніторинговим дослідженням, збору інформації та фактів з використанням непрямих біологічних показників, а бажано опосередкованих критеріїв.

2. Оцінка рівня охорони рідкісних і зникаючих видів риб. Для оцінки стану певних таксонів з метою виявлення рідкісних і зникаючих риб застосовують загальні та спеціальні критерії. При цьому виділено дві концепції охоронних заходів (видову і екосистемну) та запропоновано низку підходів (екосистемний, біоценотичний, біотопічний, видовий, популяційний, організменний, генотипний) до їх реалізації.

На початковому етапі досліджень дуже важливим вихідним моментом є визначення того таксономічного рівня, з якого має починатись запровадження у дію системи охоронних заходів. Одним з перших кроків до збереження всього розмаїття живих організмів є саме виявлення тих таксонів, які дійсно перебувають під загрозою зникнення.

За наявними матеріалами існує дві групи для експертної порівняльної оцінки видів і таксонів більш низького порядку з метою визначення доцільності та необхідності їх охорони. У першому випадку передбачається використовувати критерії тільки для загальної оцінки, в другому – застосування спеціальних критеріїв для оцінки в межах аналізованої частини ареалу.

У першій групі одним з найважливіших критеріїв оцінки є рівень можливості генетичних втрат, які можуть виникнути у разі зникнення даного таксону. Критерії другої групи відображають стан видів, які мають більш вузьку область поширення, тобто повинні вимагати більшої уваги і надання переваги перед видами з широким ареалом мешкання.

Загальним підходом до охорони видів має стати положення, що охорона живої природи повинна розглядатися як одна з обов'язкових сторін управління біологічними ресурсами. Переважна більшість вчених вважають, що

принципово важливим для процесу управління – розглядати проблему охорони за рівнями організації живого.

У галузі управління біологічними ресурсами немає загальноприйнятого рішення, тому стосовно завдань охорони живої природи пропонується наступна структура, яка послідовно включає такі поняття:

- концепція – загальний методологічний підхід, що сприяє виділенню об'єктів управління (охорони);
- принцип – спеціальний методологічний підхід, в основі якого лежить вихідне наукове положення про об'єкт управління;
- стратегія – основне завдання при управлінні даним об'єктом, тобто аксіома його охорони;
- способи – сукупність основних методів і прийомів щодо організації стратегії;
- заходи та пристрої – організаційні та технічні засоби реалізації методів правління.

Враховуючи вищевикладену систему понять, необхідно акцентувати увагу на двох концепціях охорони живих організмів – видовій та екосистемній. При розгляді видової концепції виділяють наступні об'єкти управління – вид, популяція, організм або група організмів. генотип. При цьому формуються і відповідні управлінські підходи – видові, популяційні, організменні та фенотипічні, які різняться за своєю стратегією та способами реалізації (табл. 11).

Таблиця 11

Видова концепція управління

Об'єкт управління	**Початкове наукове положення**	**Стратегія**	**Способи**
Видовий підхід			
Вид	Вид є найменшою генетично закритою системою, що являє собою об'єднання інтегрованих популяцій	Збереження видової популяційної системи	Контроль над станом рідкісних і зникаючих видів, підтримання просторово-генетичної структури популяцій
Популяційний підхід			
Популяція	Популяція є формою існування виду як елементарна одиниця еволюційного процесу	Збереження конкретних популяцій виду	Підтримка і збільшення чисельності популяцій, підвищення її резистентності, регламентування

			промислу
Організменний підхід			
Організм, група організмів	Організм є елементарною одиницею життя, відтворення виду здійснюється на рівні пар або груп організмів	Забезпечення відтворення пар або повний контроль над їх утриманням	Відтворення в штучних умовах, введення нових видів в аква- і марикультуру
Генотипний підхід			
Генотип	Генотип є спадковою інформацією про властивості організмів виду	Зберігається сукупністю генів, здатних до коваріантної редуплікації	Збереження носіїв спадкової інформації шляхом створення низькотемпературних генетичних банків (кріоконсервація генома)

3. Екосистемна концепція управління. Розглядаючи екосистемну концепцію, слід виділити інші об’єкти управління – екосистему (біогідроценоз), біоценоз і біотоп, до яких запроваджуються відповідні підходи з певною системою стратегій та способів вирішення проблеми (табл. 12).

Таблиця 12

Екосистемна концепція управління

Об’єкт управління	**Початкове наукове положення**	**Стратегія**	**Способи**
Екосистемний підхід			
Екосистеми	Види знаходяться в закономірному зв’язку з умовами їх існування, утворюючи систему взаємообумовлених біотичних явищ і процесів	Збереження екосистеми як середовища існування видів	Контроль над станом водних екосистем, створення водойм-заповідників, формування охоронних акваторій, створення нових водних екосистем
Біоценотичний підхід			

Біоценоз	Кожний вид у природі існує в тісному взаємозв'язку з групою інших видів	Збереження всіх груп інших видів, пов'язаних з даним видом	Контроль над складом і структурою біоценозу, акліматизація і реакліматизація, створення нових біоценозів
Біотопічний підхід			
Біотоп	Види і біоценози можуть існувати тільки за наявності певного комплексу абіотичних умов	Збереження біотопів з усім комплексом абіотичних умов	Охорона біотопів, оптимізація нових умов, меліорація водойм, створення нових біотопів і ділянок проживання, підбір водойм-репродукторів

В основі ***екосистемного підходу*** лежить фундаментальне наукове положення про те, що види знаходяться в закономірному і тісному зв'язку з умовами їх існування, утворюючи систему взаємообумовлених біотичних та абіотичних явищ та процесів. Даному принципу відповідає і стратегія управління, основні зусилля якої спрямовані на забезпечення контролю над станом водних екосистем, створення охоронних водойм і акваторій зі статусом об'єктів природно-заповідного фонду (заповідник, національний парк, заказник).

До охоронних водойм, прикладом яких є водойми-заповідники, або водайми-заказники, відносяться ті, які охороняються в межах всієї своєї акваторії, або навіть в межах всього водозбірного басейну.

Охоронні акваторії є більш низьким рівнем реалізації системи охоронних заходів, так як їх застосування поширюється тільки на певну обмежену частину водойми. Застосування такої охоронної стратегії розповсюджується на окремі озера і річки, що входять до складу територій наземних заповідників, або на прибережні морські заповідники. Впровадження методу охоронних акваторій є досить зручним, особливо це стосується водойм з великою площею водозбору, для яких він є єдиним практично можливим. Проте його застосування доцільне у випадку охорони видів, які ведуть осілий, а не мігруючий спосіб життя, для охорони місць зимівлі (зимувальних ям) або нерестових ділянок.

В системі охоронних заходів застосовується і метод «річкових хованок риб», або «річкових заповідників», який полягає в охороні досить протяжних ділянок річок, що задовольняє екологічним вимогам видів, включаючи їх обмежені міграції. Позитивне значення таких «річкових хованок риб» особливо виражене на верхніх ділянках річки, в яких мешкають рідкісні і зникаючі види, наприклад, харіусові і вусачеві зони, так як вони відносно менш забруднені і, як правило, не судноплавні.

З поступовим рухом вниз за течією рівень антропогенного впливу, як правило, зростає, що суттєво ускладнює проблеми захисту гідроекосистем. Особливо це стосується рівнинних і гирлових ділянок річок.

Формування нових водних екосистем як елемент стратегії по збереженню рідкісних і зникаючих видів риб, пов'язаний зі створенням спеціалізованих рибоводних ставів та водосховищ різного типу. Таке стратегічне рішення є новим рівнем можливостей, спрямованих на конструювання нової екосистеми з заданими властивостями.

Процес знань на екосистемному рівні організації живої природи дозволяє все більшою мірою керувати процесом формування нових водних екосистем штучного походження для забезпечення вимог рідкісних і зникаючих видів риб, що особливо актуально для тих видів, які віддають перевагу водоймам з уповільненим типом водообміну.

В основі ***біоценотичного підходу*** до охорони лежить фундаментальне наукове положення про те, що всі різновидові угруповання в природі існують в тісному взаємозв'язку між собою. Таким чином, збереження певного виду має забезпечуватись на рівні біоценозу, що вимагає збереження всієї біотичної спільноти, пов'язаної з ним. У цьому зв'язку, контроль за складом і структурою біоценозу забезпечується оптимізацією будь-якого антропогенного впливу, здатного змінювати характеристики біоценозу.

Особливо важкий такий контроль в промислових районах, де здійснюється інтенсивне і недостатньо екологічно виважене рибальство. В результаті направленого селективного промислу, як правило, відбувається зменшення іхтіомаси і скорочення ареалів поширення найбільш цінних в промисловому відношенні членів іхтіоценозів, місце яких поступово займають короткоциклічні дрібні малоцінні види з низькими комерційними показниками.

При зникненні певного виду зі складу іхтіоценозу, його присутність може бути відновлена тільки шляхом цілеспрямованої інтродукції або реакліматизації. При зміні структури іхтіоценозу насиченість його видів, зокрема чисельність рідкісних і зникаючих риб, може підтримуватись виключно за рахунок штучного розведення у системі спеціалізованих рибоводних підприємств (рибоводні заводи, нерестово-вирощувальні господарства).

Створення нових біоценозів, що передбачає запровадження елементів конструювання, є досить складним завданням, вирішення якого можливе, проте вимагає значних матеріальних ресурсів і тривалого терміну реалізації.

В основі ***біотопічного підходу*** лежить фундаментальне наукове положення про те, що види і біоценози можуть існувати тільки за наявності певного комплексу абіотичних умов. Цей принцип є одним з найважливіших як для збереження рідкісних і зникаючих видів риб, так і для охорони рибних ресурсів в цілому. Визначено, що близько 80% видів риб, занесених до «Червоної книги МСОП», знаходиться негативним впливом низки чинників різного походження, які призводять до руйнування місць проживання.

Охорона місць існування рідкісних і зникаючих видів риб забезпечується, в першу чергу, системою запобіжних заходів, спрямованих на призупинення

подальшої трансформації біотопів, що відбувається під дією антропогенних чинників, їх відновлення, і носить, головним чином, характер законодавчих, обмежувальних та заборонних дій. Єдиним можливим і реальним рішенням цієї проблеми на перспективу є зміна всієї концепції природокористування, запровадження жорсткої системи контролю за антропогенним навантаженням, екологізація технологій промисловості, сільського господарства і транспорту.

Один з поширених методів охорони місць існування рідкісних і зникаючих видів риб є меліорація водойм, яка широко застосовується при розчищенні і підготовці нерестових ділянок, при забезпеченні пропуску плідників на заплавні нерестовища, при оптимізації умов зимівлі.

Створення нових біотопів і ділянок мешкання в першу чергу спрямоване на поліпшення умов природного нересту і розвитку молоді. Одним із дієвих заходів у цьому напрямі є застосування різноманітних штучних нерестовищ, серед яких у рибогосподарській практиці найбільше поширення набули нерестові гнізда різних конструкцій, плавучі рамні нерестовища, нерестовища-перемети.

Створення нових біотопів лежить і в основі застосування штучних рифів, які отримують все більше поширення в прибережних морських акваторіях.

В основі ***видового підходу*** лежить фундаментальне наукове положення, що вид є системою інтегрованих популяцій. У зв'язку з цим, по відношенню до видів, що знаходяться під загрозою зникнення, обов'язковим є збереження такої системи.

Вирішення цього завдання забезпечується трьома способами:

- контролем та поточною оцінкою стану популяцій рідкісних і зникаючих видів риб;
- підтриманням просторово-генетичної структури популяцій, що пов'язано зі збереженням генетичного розмаїття виду, загально обсягу генетичної інформації і рівня внутрішньої мінливості (особливої уваги заслуговують популяції, що є унікальними формами даного виду);
- створення нових популяцій видів риб у зв'язку з їх цілеспрямованою акліматизацією в спеціально підібраних за своїми екологічними умовами водоймах, або з реакліматизацією в колишніх ареалах після відновлення необхідних життєвих умов, істотно збільшує їх шанси на виживання.

В основі ***популяційного підходу*** лежить положення про те, що популяція – це форма існування виду, яка є елементарною одиницею еволюційного процесу і володіє унікальним генофондом. Підтримка і збільшення чисельності популяції забезпечується, з одного боку, різного роду заборонними заходами (наприклад, повна заборона промислу риб з малочисельними популяціями), з іншого – заходами по штучному відтворенню даного виду. Роль таких заходів стає особливо важливою і актуальною, коли порушення процесу природного відновлення популяції має виражений характер.

Регламентування промислу стосується, насамперед, оптимізації процесу експлуатації окремих популяцій і передбачає підтримання їх чисельності та внутрішньо-популяційної структури (вікової і статевої). Промислове навантаження на окремих акваторіях в даний час набуває настільки потужного

впливу, що здатне протягом одного-двух сезонів знищити майже повністю ту чи іншу популяцію риб або так змінити її структуру, що вона перетворюється в малочисельну і депресивну.

В основі ***організменного підходу*** лежить положення про те, організм є елементарною одиницею життя, а відтворення виду здійснюється на рівні статевозрілих пар або груп організмів. Цілком природно, що в цьому випадку охороні підлягає не вся існуюча популяція, а тільки статевозріла її частина, яка визначає відтворювальний потенціал виду.

В основі ***генотипного підходу*** лежить фундаментальне наукове положення про те, що спадкова інформація про головні властивості і ознаки виду зберігається в генах, сукупність яких є генотипом окремих організмів. Збереження носіїв спадкової інформації є ще однією стратегією охорони видів.

Генотипний принцип в якості самостійного способу передбачає за умови реалізації одного проекту – забезпечення тривалого зберігання генотипної інформації, тобто створення генетичних банків рідкісних і зникаючих видів. Це особливо необхідно там, де практично вичерпані всі резерви щодо охорони і збереження природних популяцій виду, а також там де неконтрольована інтродукція у супроводі з гібридизацією веде до зникнення чистих природних популяцій, тобто до втрати генофонду.

В основі створення низькотемпературних генетичних банків лежить метод кріоконсервації сперміїв, ікри, ембріонів і соматичних клітин риб, подальше їх зберігання протягом досить тривалого часу (десятиліття, навіть століття). В даний час вже створені банки заморожених клітин зникаючих видів тваринного світу в Техаському медичному центрі, в зоопарку в Сан-Дієго та в інших установах. Один з таких банків – Низькотемпературний банк біологічних об’єктів створений і функціонує при Інституті проблем кріобіології і кріомедицини (м. Харків, Україна), де, наприклад, започатковано формування колекції генетичного матеріалу осетрових видів риб.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які Ви знаєте категорії «Червоної книги МСОП»?
2. Співвідношення біологічних параметрів виду і критеріїв загрози.
3. Основні форми прояву лімітуючих чинників для визначення процесу деградації видів.
4. Охарактеризуйте концепції охоронних заходів рибоподібних і риб.
5. Що лежить в основі екосистемного підходу охорони риб?
6. Що лежить в основі популяційного підходу охорони риб?
7. Що лежить в основі генотипного підходу охорони риб?

ЛЕКЦІЙНЕ ЗАНЯТТЯ № 13

Застосування іхтіологічних показників у біомоніторингу

План

1. Методологічні підходи до вибору індикаторних видів.
2. Параметри для оцінки стану риб-індикаторів.
3. Методика проведення мікроядерного тесту еритроцитів крові риб.

1. Методологічні підходи до вибору індикаторних видів. Одним з основних інструментів для вивчення екологічного стану водних об'єктів є система біологічної діагностики (оцінки), що використовує методи біотестування та біоіндикації. Перші передбачають лабораторну оцінку реакцій тест-організмів, які вводяться у водне середовище на певний час та спрямовані на виявлення факту гострої або хронічної токсичності досліджуваних зразків води, відносно до контрольних. В якості тест-реакцій використовується широкий набір характеристик та параметрів як рослинних, так і тваринних організмів різних систематичних груп, від рівня всього організму до рівня клітини.

Виключно важливу роль діагностики слід відмітити з появою цілого ряду забруднювачів, що небезпечні у надзвичайно низьких концентраціях, проявляють синергізм та адаптивність, виступають в якості мутагенів або про мутагенів і, при цьому не фіксуються за звичайного хімічного аналізу води.

Основою біотестування забруднення навколишнього середовища є відповідна реакція гідробіонтів (тест-об'єктів) на пригнічувальний або згубний вплив токсичних речовин, які потрапили у воду. В якості тест-об'єктів переважно використовують безхребетних та риб, які одночасно є чутливими до токсикантів і зручними у використанні. Недоліком біотестування є те, що лабораторні культури гідробіонтів різко реагують на вплив екотоксикантів. Це може призвести до недостатньої достовірності результатів діагностики природних вод.

На відміну від лабораторних тест-організмів, у біоіндикаційних дослідженнях гідроекосистем використовуються представники місцевого гідробіоценозу, які завдяки буферним властивостям організму, в процесі фіто- та онтогенезу адаптуються до умов конкретних водойм. Складнощами у реалізації даних методів є сезонна мінливість присутності більшості індикаційних гідробіонтів і те, що вони реагують не на один чинник, а на зміну зальної екологічної ситуації.

Біоіндикацію з використанням різних видів риб поділяють на два рівні – організменний та екосистемний. Організменний рівень ґрунтується на використанні окремих видів риб в якості біомоніторів, екосистемний – цілісних угруповань іхтіоценозу. Але на сьогодні перевага дослідженням на рівні організму.

Зокрема такі світові системи моніторингу як Environmental Monitoring and Assessment Program (EMAP, 1992), Mid-Atlantic Highlands Assessment (MAHA,

1997), European Environment Agency (EEA, 2003), Australian and New Zealand Guideline for Fresh Marine Water Quality (ANZECC and ARMCANZ, 2000), Environment Canada (EC, 2004) при тривалій дії забруднень води, особливо токсичного характеру, використовують відгуки певних функціональних систем організму риб, які діагностують у відповідних умовах за певний проміжок часу.

При цьому слід прийняти до уваги, що не існує єдиного універсально критерію оцінок змін стану гідро екосистем. Наприклад, при оцінках евтрофування водойм найбільш чітку картину формують зміни фітопланктонних угруповань, при закисленні вод – зообентосу, при токсичному забрудненні – порушення в організмі риб.

Зокрема, в умовах інтенсивного забруднення стійкість організму риб визначають за здатністю ефективно метаболізувати та виводити токсичні речовини, які надходили до їх організму. Патологічні зміни в тілі риб дозволяють визначити ступінь токсичності водного середовища та оцінити кумулятивні ефекти, а також сформувати уявлення про потенційну небезпеку для людини речовин, що надходять до водойм.

Для відбору іхтіологічного матеріалу на біоіндикацію використовують переважно закидні неводи та волокуші. Кожний екземпляр виміряється, визначається його стать і зрілість, вгодованість тощо. Всі дані заносяться в журнал з зазначенням часу, місця вилову та знаряддя лову.

При комплексній оцінці стану іхтіофауни порівнюють найбільш важливі зовнішні і внутрішні ознаки зі стандартними значеннями за нормального розмноження, розвитку і росту риб.

2. Параметри для оцінки стану риб-індикаторів. Стан риб-індикаторів оцінюють за наступними групами параметрів.

Етолого-морфологічні показники:

- зміни у поведінці риб – стан, частота та ритм дихання, рухливість, ознаки асфіксії, положення тіла;
- зміни зовнішнього вигляду – нетипове забарвлення (шкіри, луски, плавців, зябер, очей, скелету), виразки на шкірі, ерозія плавців, аномалія скелету, поява пухлин і крововиливів.

Морфо-фізіологічні показники:

- зміни зовнішнього вигляду внутрішніх органів;
- зміни лінійно-вагових характеристик та індексів гонад, печінки, серця, селезінки;
- зміни в стані зябрового апарату.

Морфо-біохімічні показники:

- зміни нуклеїнового індексу (ДНК/РНК);
- зміни вмісту загальних ліпідів, холестерину в сиворотці крові, м’язах, печінці й гонадах;
- зміни вмісту білка і вологи у м’язах, печінці та гонадах;
- гематологічні зміни (концентрація гемоглобіну і сироткового білка, імуноглобуліни в сиворотці крові);
- зміни інших біохімічних показників (металтіонеїнів тканин, азоту сечовини, антиоксидантних ферментів тощо).

Екоморфо-біологічні показники:

- зміни біорозмаїття, тобто видового складу;
- зміни коефіцієнтів екологічного розмаїття, схожості іхтіофауни;
- зміни морфологічних індексів риб;
- зміни показників росту риб;
- зміни (кількісні та якісні) у характері живлення;
- зміни чисельності та біомаси;
- зміни запасів та величини вилову;
- зміни плодючості (низький відсоток запліднення, аномальний ембріогенез тощо);
- зміни в структурі популяцій, розподілу та видового багатства;
- зміни у показниках природної смертності;
- зміни індексів жирності, вгодованості, м'ясистості, масонакопичення.

На підставі аналізу змін, які відбулись у риб-індикаторів за певною групою ознак, можна зробити висновок про їх етологічний і фізіологічний стан, зробити припущення щодо характеру впливу на організм зовнішніх чинників.

Наприклад, по стану зябер риб можна визначити наявність у воді токсичних речовин (аміак, хлор, важкі метали та ін.).

Дуже показовими є зміни стану печінки – зростає її маса та змінюється хімічний склад.

Внаслідок стресу, викликаного забрудненням води, зменшується селезінка.

При токсичному навантаженні на гідроекосистему у риб збільшується маса серця, прискорюється обмін речовин та знижується плодючість.

Все більше поширення в системі біоіндикації отримує група показників, що називаються біомаркерами. Біомаркери – це білкові молекули, які знешкоджують токсиканти і дозволять судити про їх хімічний характер.

Зменшення вмісту РНК у тканинах свідчить про перебування організму риб у стресовому стані під дією забруднюючих речовин.

Також в останні роки все більше впроваджують гематологічні методи дослідження риб-біоіндикаторів, зокрема фізіологічний стан риб визначають за вмістом гемоглобіну.

Пріорітетним напрямком повинна стати розробка експрес-методів для оперативної діагностики «здоров'я екосистеми». Прикладом є методична розробка М. Клименко, Ю. Пилипенко і О Бєдункової «Експрес-метод оцінки еколого-токсикологічного стану водного середовища за допомогою мікроядерного (MN) тестування периферійної крові риб» (2016). Вона дає змогу оцінити цитогенетичний гомеостаз як на рівні окремого організму риб, так і на рівні популяції, що є індикатором стресу та дії мутагенних факторів у гідросистемі в режимі реального часу. Його розробили після виявлення фактів порушень у клітинах красної крові різних видів риб під дією кумулятивного токсикозу і у випадках токсичного стресу (амітоз еритроцитів – вони стають двоядерними або багатоядерними).

Метод дає високу точність визначення рівня антропогенного впливу на представників іхтіофауни та оперативність висновку про «здоров'я» гідроекосистеми.

3. Методика проведення мікроядерного тесту еритроцитів крові риб. Методика складається з двох етапів – польового і лабораторного.

У польових умовах здійснюється відбір гематологічного матеріалу, формування кров'яних препаратів і їх первинна обробка, в лабораторних умовах – фарбування препаратів, подальше їх опрацювання, аналіз та оцінка.

Серед переваг «Експрес-методу оцінки еколого-токсикологічного стану водного середовища за допомогою мікроядерного (MN) тестування периферії крові риб» слід виділити наступні позиції:

- локальність, тобто врахування фонових концентрацій забруднюючих речовин без необхідності їх вимірювань;
- оцінка впливу не ізольованих шкідливих чинників, а реально існуючих у водному середовищі комплексу речовин;
- врахування віддалених наслідків впливу забруднення на рибні ресурси та гідроекосистему;
- можливість визначення верхньої та нижньої межі діючих факторів;
- можливість уточнення якісних характеристик цитогенетичного гомеостазу риб у міру накопичення нових даних про адаптації їх організмів до шкідливих впливів;
- можливість і зручність проведення порівняльних оцінок різних досліджуваних екосистем.

Для обліку ядерних порушень вибірок різних видів риб використовують зведену таблицю 13.

Таблиця 13

Зведена таблиця обліку ядерних порушень еритроцитів крові риб

Вид риб	**Стать та вік особин**	**Кількість проаналізованих клітин**	**Кількість клітин з порушеннями**				**Частота порушень, %**		
			мікро ядра	два ядра	інші	всього	на особину	на вік	на вид
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	♂ / 0^+	N_1	X_1	Y_1	Z_1	Σ_1	$M_1 = (\Sigma_1 * 1000)/N_1$		$\bar{M} \pm m$
	♀ / 2^+	N_2	X_2	Y_2	Z_2	Σ_2	$M_2 = (\Sigma_2 * 1000)/N_2$	$\bar{M} \pm m$	
	…	…	…	…	…	…	…		
	…	…	…	…	…	…	…	$\bar{M} \pm m$	
	…	…	…	…	…	…	…		
	…	…	…	…	…	…	…	$\bar{M} \pm m$	
	…	…	…	…	…	…	…		
	…	…	…	…	…	…	…	$\bar{M} \pm m$	
	♂ / 4^+	N_n	X_n	Y_n	Z_n	Σ_n	$M_n = (\Sigma_n * 1000)/$		

							N_n		
		$\Sigma(N_1 - N_9)$	$\Sigma(N_1 - N_n)$	$\Sigma(N_1 - N_n)$	$\Sigma(N_1 - N_n)$	$\Sigma(N_1 - N_n)$			

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Дайте визначення поняттям «біоіндикація» та «біотестування»?
2. Що є основою біотестування забруднення навколишнього середовища?
3. Назвіть групи параметрів за якими оцінюють стан риб-індикаторів.
4. Методика проведення мікроядерного тесту еритроцитів крові риб.

ЛЕКЦІЙНЕ ЗАНЯТТЯ № 14

Акліматизація риб

План

1. Категорії процесу акліматизації.
2. Критерії акліматизації.
3. Форми цілемпрямованої акліматизації.
4. Типи акліматизації.
5. Фази процесів акліматизації.
6. Поетапна акліматизація.
7. Методи акліматизації.
8. Оцінювання результатів акліматизації.

1. Категорії процесу акліматизації. Акліматизація риб є складовою частиною комплексних заходів із відтворення рибних запасів. У завдання акліматизаційних робіт входить підвищення продуктивності і господарської цінності водойм, поліпшення видового складу фауни, а також збереження і збільшення чисельності цінних видів риб.

Розрізняють основні поняття акліматизації:

Інтродукція – перенесення (переміщення) організмів в нову область або біотоп за межі їх ареалів існування з метою введення в культуру. Інтродукція завжди є першим етапом процесу акліматизації, але не завжди закінчується акліматизацією інтродуцента.

Вселення – перенесення особин певного виду в область або умови, які практично не відрізняються від умов їх початкового місця існування, технологічний термін, який часто використовують під час інтродукцій.

Зариблення – це регулярний випуск молоді одного і того ж виду риб на нагул в апробовані водойми. Зарибненням можна назвати і регулярний випуск молоді аборигенних видів у природну для них водойму з метою підтримання чисельності місцевої популяції, яка внаслідок яких-небудь причин втратила свої нерестові угіддя.

Акліматизація – єдиний процес пристосування інтродукованих особин і їх нащадків до нових умов середовища, формування в цих умовах нової популяції виду на основі обмеженого генофонду і під дією природного відбору,

внаслідок чого подальші покоління переселенців зазнають біологічних і морфо-фізіологічних змін, формується нова екологічна форма даного виду. Акліматизація може розглядатися як процес затвердження виду в новому середовищі існування.

Натуралізація – це завершальна фаза процесу акліматизації, коли вселенець пристосувався до нових умов, визначилися його екологічна ніша і взаємостосунки з аборигенами в екосистемі водойми, яка заселяється; встановилася рухома рівновага чисельності нової популяції і з'явилася можливість використання її в кормових або промислових цілях.

Реакліматизація – інтродукція особин виду з метою відновлення його популяцій у межах природного у минулому ареалі, де на сьогодні цей вид з яких-небудь причин зник або знаходиться на межі зникнення.

Рекрути – форми, відібрані для переселення.

Аутоакліматизація – мимовільне, спонтанне саморозселення гідробіонтів із наступною їх натуралізацією у новому середовищі.

2. Критерії акліматизації. Для попереднього оцінювання доцільності і можливості проведення акліматизаційних робіт використовують кілька основних критеріїв, запропонованих Б.Г. Іоганзеном (1963) і розвинених Т.С. Рассом (1965):

Географічний критерій – показує можливість акліматизації обраного рекрута у новій водоймі, з огляду на відповідність зони вселення географічному ареалу поширення виду, дозволяє оцінити можливість поширення виду, який переселяється, у новій географічній зоні.

Для попереднього оцінювання доцільності проведення акліматизаційних робіт щодо гідробіонтів за географічним критерієм необхідно проаналізувати сучасний ареал поширення виду, дослідити його палеоареал та спрогнозувати потенційні ареали поширення обраного рекрута

Екологічний критерій – відображає відповідність умов існування у новій водоймі екологічним вимогам виду-інтродуцента. Особлива увага звертається на задоволення потреб виду в критичні періоди його життєвого циклу (період нересту, зимівлі, розвитку личинок тощо).

Попереднє оцінювання доцільності проведення акліматизаційних робіт за екологічним критерієм здійснюють за схемою, зображеною на рисунку 44.

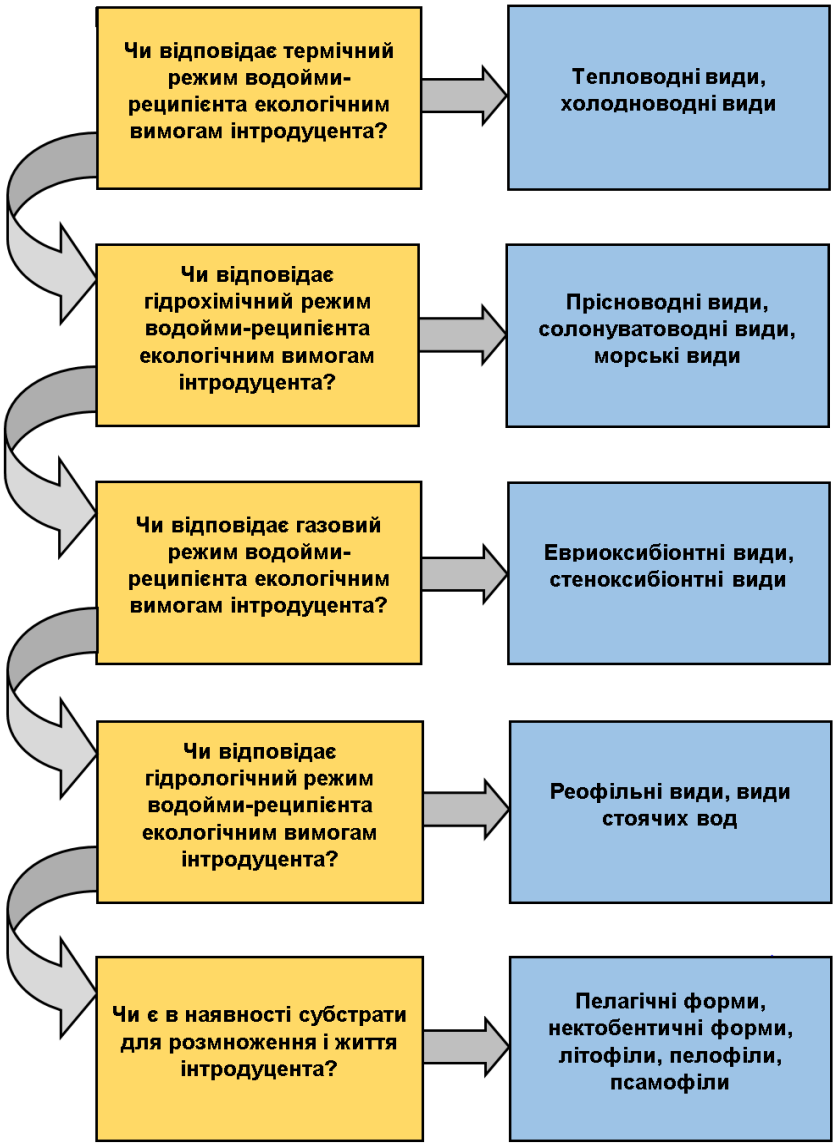


Рис. 44. Оцінювання доцільності акліматизації нового виду за екологічним критерієм

Біотичний критерій – виявляє наявність вільних кормових ресурсів для всіх стадій розвитку рекрута у водоймі, яка заселяється, дозволяє оцінити їх обсяги та доступність для споживання, встановлює наявність або відсутність близьких йому видів, можливих конкурентів і ворогів, інвазійних і інфекційних захворювань тощо. Цей критерій дає змогу оцінити можливість відновлення біотичних зв'язків виду-інтродуцента з навколишнім середовищем.

Господарський критерій (за Б.Г. Іоганзеном), *промисловий* (за Т.С. Рассом) – передбачає господарську доцільність інтродукції обраного виду, яку оцінюють за смаковими якостями і поживною цінністю об'єкта вселення, масовістю його популяцій, доступністю його для промислу чи використання як кормовий ресурс.

Проведення акліматизації нового виду гідробіонтів у обраній водоймі найуспішнішим буде за позитивної оцінки відносно всіх перерахованих критеріїв.

3. Форми цілеспрямованої акліматизації. Залежно від мети проведення акліматизаційних робіт виділяють такі форми цілеспрямованої акліматизації гідробіонтів (рис. 45).

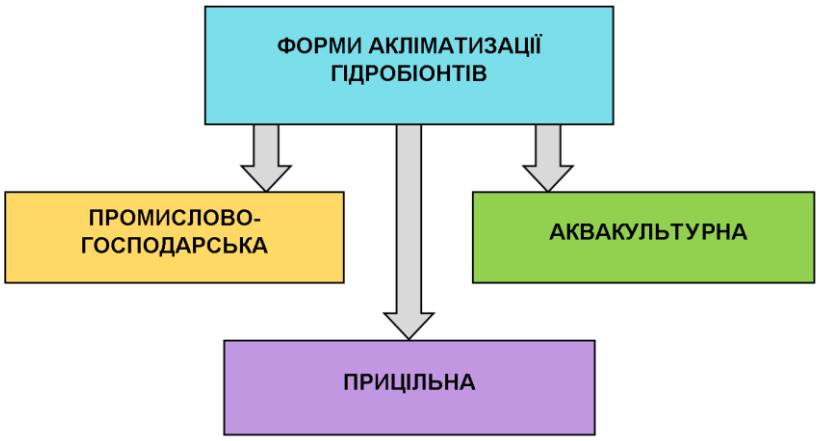


Рис. 45. Форми цілеспрямованої акліматизації

Промислово-господарська – ґрунтується на повно циклічній акліматизації диких водних об’єктів у природних водоймах (водорості, вищі водяні рослини, безхребетні, риби, ссавці) з подальшою їх натуралізацією і промисловим та кормовим використанням; варіантом промислово-господарської акліматизації виду є реакліматизація аборигенних видів у межах природного ареалу їх поширення з метою нарощування чисельності до промислових запасів чи поповнення кормових ресурсів.

Аквакультурна – акліматизація нових об’єктів для ставових, нагульних і садкових господарств, риборозплідників, для вирощування у природних водоймах до певних стадій розвитку або етапів життєвого циклу; ця форма ґрунтується на можливості поетапної акліматизації організмів.

Переслідуючи мету широкого розселення промислово цінних видів, неможливо обмежитися тільки повно циклічною акліматизацією гідробіонтів у природних водоймах.

Багато інтродуцентів, особливо цінні види, виявляються нездатними натуралізуватися у нових умовах. Одні в новому середовищі існування здатні нагулюватися і дозрівати, але не знаходять місця для нересту; для їх розмноження потрібні рибоводні заводи або розплідники (осетрові, лососеві і ін.). Інші інтродуценти можуть тільки нагулюватися, а дозрівати і розмножуватися будуть у материнській водоймі (вугор, тропічні креветки, кефаль). Треті здатні завершувати свій біологічний цикл у розплідниках, ставах теплових електростанцій або господарствах на термальних водах тощо.

Прицільна – введення в екосистему представників нового виду з чітко визначеною метою – подавити малоцінний вид, знищити шкідника або збудника хвороб, використати резерви специфічного корму. Як приклад прицільного переселення гідробіонтів можна назвати акліматизацію мізид – ці раки заповнили відсутню ланку в харчовому ланцюзі молоді судака і білизни і сприяли збільшенню їх чисельності. Вселення білого амура в канали і

нерестово-вирощувальні господарства південної зони України для придушення надмірного розвитку вищої водяної рослинності, а також вселення тиляпії в стави електростанцій, в яких ці риби знищують надмірні зарості м'якої водної рослинності і фітопланктону, використання білого товстолобика для зниження рівня розвитку фітопланктону та чорного амура для знищення біоперешкод у вигляді друз молюсків на гідроспорудах водойм-охолоджувачів енергетичних об'єктів також є прикладами прицільної акліматизації.

4. Типи акліматизації. Кожен інтродуцент у водоймі-реципієнті займає певну екологічну нішу і вступає у своєрідні взаємовідносини з аборигенами. За характером взаємовідносин переселенців і аборигенів водойм, де проводиться акліматизація, розрізняють наступні її типи: *акліматизація проникнення, акліматизація заміщення, акліматизація поповнення, акліматизація відторгнення, акліматизація конструювання.*

Акліматизація проникнення має місце, коли у водоймі вселення наявна відносно вільна екологічна ніша. Інтродуцент займає вільний простір, використовує резерви корму і не вступає у конкурентні відносини з аборигенними видами або їх конкуренція ослаблена.

Науковою основою цілеспрямованої акліматизації у цьому випадку є вибір таких форм, які вводяться в біоценози водойм з якнайменшими втратами для останніх і використовують переважно резервні корми. Переселенці поповнюють видовий склад фауни водойми і збільшують загальний вихід товарної продукції. Цей тип акліматизації є найбільш біологічно виправданим і господарсько доцільним.

Акліматизація заміщення має місце тоді, коли переселенці не знаходять вільних екологічних ніш і вступають з аборигенами в конкурентні взаємовідносини. Якщо інтродуцент виявиться більш конкурентоспроможним, ніж аборигени, то він може потіснити або навіть витіснити окремі види місцевого населення і зайняти їх місце в угрупованні. Під час вибору форм для цього типу акліматизації уникають об'єктів, здатних нашкодити цінним аборигенам.

Акліматизація заміщення може бути корисною за необхідності сконструювати фауну водойм, замінивши малоцінних аборигенів більш вигідними промислово цінними видами. Але для придушення малоцінних або небажаних видів до рекрута ставлять особливі вимоги: його життєстійкість і конкурентоспроможність повинні бути вищими, ніж у пригнічуваного виду, що в особливо цінних видів зустрічається дуже рідко.

Акліматизація поповнення передбачає збагачення складу збідненого населення ізольованих водойм, або тих, де у результаті різких змін режимів умови існування стали несприятливими для аборигенних видів (заселення озер гірських хребтів, островів тощо).

Акліматизація відторгнення спостерігається тоді, коли місцева фауна чинить потужний опір переселеному об'єкту і він не може проникнути у біоценоз, і якщо виживає, то займає найбільш незручні для аборигенів біотопи, розташовуючись у крайових зонах місцевих біоценозів, що не дозволяє йому сформувати численну популяцію.

Акліматизація конструювання – найбільш складний тип. Інтродуценти підбираються для побудови окремих угруповань гідробіонтів, харчових ланцюгів, і навіть, цілої фауни водойм. Така необхідність виникає в разі утворення великих штучних водойм, наприклад під час формування водосховищ. У разі виникнення нових водойм вигідно конструювати бажану, найбільш відповідну і найкориснішу флору і фауну. У цьому випадку акліматизація окремих видів замінюється акліматизацією угруповань, пов'язаних трофічними відносинами і таких, що якнайкраще відповідають абіотичним умовам середовища існування. Передбачається, що комплекси переселенців не зустрінуть помітного опору біотичного середовища або цей опір чинитимуть малоцінні або смітні види, що підлягають пригніченню. Це вищий тип акліматизації – спрямоване конструювання населення водойм з метою раціонального використання їх абіотичних і біотичних можливостей і досягнення високого виходу корисної продукції.

5. Фази процесів акліматизації. Для процесу акліматизації нового виду гідробіонтів у середовищі водойми-реципієнта характерний фазовий перебіг. Виділяють п'ять основних фаз (вузлових етапів) акліматизації (рис. 46), які послідовно змінюють одна одну.

1 фаза – виживання переселених особин у нових для них умовах існування, так званий період фізіологічної адаптації інтродуцентів. У цей період відбувається пристосування переселених особин до нових діапазонів коливань факторів водного середовища (температури, кисневого режиму, гідрохімічного, гідрологічного режимів тощо), до нових кормових об'єктів, визначаються необхідні фізіологічні зміни в організмі на всіх етапах його розвитку. Ця фаза триває від моменту вселення особин нового виду у водойму-реципієнт до появи їх потомства.

2 фаза – розмноження переселених особин і формування нової популяції. Ця фаза починається від появи потомства інтродуцентів і триває доки не сформується нова популяція. У цей час відбувається поступове розселення переселених особин та їх потомства, освоєння відповідних біотопів для розмноження, осідання личинок, визначаються їх екологічні ніші у новій водоймі.

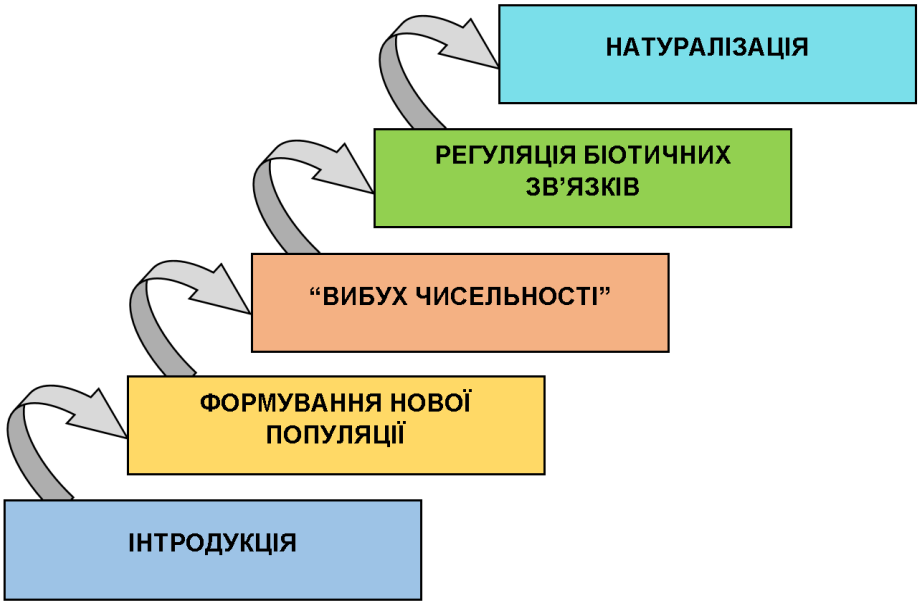


Рис. 46. Фази повноциклічної акліматизації гідробіонтів

Якщо умови існування виявилися сприятливими для розмноження переселенця, а ефективність його нересту висока, то відбувається поступове розширення ареалу, швидке збільшення чисельності і перехід у наступну фазу.

3 фаза – фаза «вибуху чисельності» інтродуцентів. Вибух чисельності спостерігається за безперешкодного використання вселеними особинами та їх потомством раніше накопичених і маловикористовуваних у цьому біотопі кормових ресурсів і за слабкої напруги біотичних відносин між компонентами гідробіоценозів (відсутність паразитів, мала кількість ворогів, кормових конкурентів, незаселений біотоп тощо). У цей період формується максимальна чисельність переселенців, визначається максимальний ареал виду, виявляються його потенційні можливості для розмноження, розселення і завоювання нових просторів. Проявляється дія природного відбору.

Якщо у цей час один із факторів середовища виявиться несприятливим (малий резерв кормів, обмежені об'єми субстрату для розмноження або гостра конкуренція за місце існування, наявність паразитів або ворогів), різке підвищення чисельності може і не відбутися, тоді фаза «вибуху чисельності» випадає і процес акліматизації вступає у наступну фазу.

4 фаза – загострення суперечностей переселенця з біотичним середовищем водойми-реципієнта. У разі значного накопиченні чисельності нової популяції неминуче загострення внутрішньовидових відносин у ній і міжвидових відносин з видами-аборигенами. Загострення можуть виникнути через відносне перенаселення біотопу, максимальне використання кормових ресурсів та їх виснаження, а також внаслідок несприятливого впливу хижаків. У результаті встановлення біотичних зв'язків переселенця з живим оточенням намічається поступове, а іноді і різке зниження чисельності нової популяції.

5 фаза – натуралізація виду в нових умовах. Поступово у низці поколінь пристосування акліматизанта до умов існування досягають такого рівня, що чисельність популяції, величина ареалу й інші показники приходять у

відповідність абіотичним і біотичним умовам середовища і настає остання фаза акліматизації – натуралізація виду. У результаті дії природного відбору адаптації переселенців закріплюються генетично, відповідно до вимог навколишнього середовища визначаються морфофізіологічні ознаки особин, виникають нові риси в біології і поведінці популяції, окреслюються нерестові і нагульні ареали, шляхи міграцій тощо. На цій фазі завершується формування нової екоморфи переселеного виду. Популяція переселенців перестає бути «новою» і стає рівноправним членом гідробіоценозу, визначаються масштаби її продуктивності і можливість експлуатації як кормового або промислового об'єкта.

Проходження видом усіх п'яти фаз процесу акліматизації називається повноциклічною акліматизацією.

Повноциклічна акліматизація застосовується для диких видів у природних водоймах під час використання промислово-господарської форми акліматизації, коли новий вид здатний розмножуватися у водоймі-реципієнті і наростити промислову чисельність новоствореної популяції. Варіантом повноциклічної акліматизації є реакліматизація, тобто відновлення виду у водоймах, розміщених у межах його природного ареалу поширення, де він внаслідок яких-небудь причин зник.

Проте дуже часто під час вселення нових видів у новообрані для них водойми може спостерігатися випадіння окремих фаз із процесу акліматизації і вона не закінчується натуралізацією виду у водоймі-реципієнті. Підтримання чисельності нової популяції досягається впровадженням штучного розмноження інтродуцентів та їх повторними пересадками. Така акліматизація називається ***неповноциклічною або поетапною.***

6. Поетапна акліматизація – це незавершена акліматизація, коли деякі етапи розвитку вселенця не можуть відбуватися у природних умовах водойми, яка заселяється і проходять в інших водоймах або за участю людини. Наприклад, лососевих і осетрових на ранніх стадіях розвитку витримують у риборозплідниках перед випуском у нову для них водойму, де відбуватиметься їх подальший розвиток і формування популяції вже без участі людини. В інших випадках ранні етапи розвитку проходять у природних умовах (кефаль, креветки тощо), а ріст і дозрівання – у риборозплідниках, ставах, лагунах тощо. Поетапна акліматизація гідробіонтів застосовується під час використання аквакультуральної і прицільної форм акліматизації і набуває все більшого значення у сучасних акліматизаційних роботах щодо риб та безхребетних аж до їх повного одомашнення.

7. Методи акліматизації. Оскільки цілеспрямована акліматизація гідробіонтів – це досить специфічна сфера діяльності людини, яка несе певні ризики для навколишнього середовища, у процесі її становлення сформувалися власні чотири методи проведення робіт з вселення гідробіонтів у нові водойми.

Виділяють активний і пасивний методи та методи радіальної і ступінчатої акліматизації.

Суть *активного методу* полягає в тому, що людина активно втручається в процеси підготовки і проведення інтродукції, обирає вид для акліматизації,

відбирає посадковий матеріал, визначає місце і час збору, а потім місце і час випуску інтродуцентів і у подальшому активно втручається у процеси виживання і пристосування інтродуцента, допомагаючи йому прийомами культивування, селекції, гібридизації, годівлі, охорони.

Суть *пасивного методу* полягає в тому, що роль людини обмежена вибором і перенесенням об'єкта акліматизації у новий регіон або водойму; решта етапів процесу залежить від природи інтродуцента.

Метод радіальної акліматизації базується на активному методі, а суть його полягає у створенні людиною під повним її контролем у розплідниках чи нерестово-вирощувальних господарствах плідникових стад інтродуцентів, забезпечення дозрівання плідників, отримання від них потомства, застосування до потомства методів попередньої адаптації щодо незвичного вираження основних абіотичних факторів майбутнього середовища існування і подальше розселення адаптованих особин в інші водойми однієї природно-кліматичної зони.

Метод ступінчастої акліматизації також базується на активному методі, а суть його полягає у поступовому перенесенні, просуванні нового виду в невластиву йому кліматичну зону через низку проміжних акліматизацій. Цей метод надзвичайно тривалий, оскільки вимагає завершення декількох біологічних циклів об'єктівінтродуцентів на кожному етапі. При цьому більшість видів все ж таки втрачають свої промислові якості чи екстер'єрні ознаки. Ніякий метод ступінчастої акліматизації, як би повільно він не проводився, не дозволяє переступити межу властивостей видів, а тільки дещо відсуває сублетальні зони умов існування до летальних. Цей метод є найменш ефективним, але він дозволяє у деяких випадках досить успішно освоювати нові об'єкти для аквакультури.

8. Оцінювання результатів акліматизації. Успішність проведених робіт з акліматизації нового виду гідробіонтів оцінюють за трибальною шкалою.

За такого оцінювання:

1 бал – відповідає факту виживання вселених особин у водоймі-реципієнті, навіть якщо не відбулося їх розмноження;

2 бали – оцінюють біологічний ефект від інтродукції, тобто формування нової популяції інтродуцентів за рахунок розмноження переселених особин і виживання їх потомства;

3 бали – оцінюють промисловий ефект від акліматизації, тобто формування численної нової популяції виду, здатної до самовідтворення, входження переселенців до трофічних ланцюгів як кормові ресурси чи можливість використання нової популяції у промислі.

Промислово-господарська акліматизація вважається цілком успішною, якщо її результати можна оцінити в 3 бали. Отримання біологічного ефекту, який оцінюється в 2 бали, також свідчить про достатню успішність проведених акліматизаційних робіт, але вказує на необхідність більш тривалого їх підготовчого (латентного) періоду. Оцінка в 1 бал для промислово-господарської акліматизації є негативною. Аквакультурнах0 і прицільна акліматизація вважаються успішними вже за оцінювання в 1 бал, оскільки вони

базуються на поетапній акліматизації, яка передбачає можливість відсутності природного нересту для нового об’єкта у водоймі-реципієнті, а поповнення його кількості буде відбуватися за рахунок повторних пересадок та регулярного зарибнення.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що таке акліматизація, інтродукція, вселення?
2. Критерії акліматизації.
3. Типи акліматизації.
4. Фази процесів акліматизації.
5. Методи акліматизації.
6. Оцінювання результатів акліматизації.

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

Основна література

1. Дехтярьов П.А., Євтушенко М.Ю., Шерман І.М. Фізіологія риб. Київ, 2014. 315 с.

2. Мельник О.П., Костюк В.В., Шевченко П.Г. Анатомія риб. Київ, 2008. 624 с.

3. Пилипенко Ю.В., Шевченко П.Г., Цедик В.В. та ін. Методи іхтіологічних досліджень: навчальний посібник. Херсон, 2017. 432 с.

4. Плотников Г.К., Пескова Т.Ю., Шкуте А. и др. Основы ихтиологии. Сборник классических методов ихтиологических исследований для использования в аквакультуре. Латвия, 2018. 253 с.

5. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. Москва, 1966. 376 с.

6. Шерман І.М., Пилипенко Ю.В., Шевченко П.Г. Загальна іхтіологія: підручник. Київ, 2009. 454 с.

Додаткова література

1. Анисимова И.М., Лавровский В.В. Ихтиология. Москва, 1991. 288 с.

2. Баклашова Т.А. Ихтиология. Москва, 1980. 323 с.

3. Вавилкин А.П., Иванов А.С., Куранова И.И. Основы ихтиологии и рыбоводства. Москва, 1985. 71 с.

4. Жизнь животных. Рыбы / Под. Ред. Т.Р. Расса. Москва, 1971. Т.4. Ч.1. 656 с.

5. Иванов А.А. Физиология рыб. Москва, 2003. 284 с.

6. Ильмаст Н.В. Введение в ихтиологию. Петрозаводск, 2005, 148 с.

7. Кауфман З.С. Эмбриология рыб. Москва, 1990. 272 с.

8. Моисеев П.А., Азизова Н.А., Куранова И.И. Ихтиология. Москва, 1981. 384 с.

9. Никольский Г.В. Частная ихтиология. Москва, 1950. 436 с.

10. Попов П.А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов: монография. Новосибирск, 2007. 526 с.

11. Шерман И.М., Пилипенко Ю.В. Ихтиологический русско-украинский толковый словарь. Киев, 1999. 272 с.

Посилання на ресурси мережі INTERNET

1. Акліматизація риб URL: https://nubip.edu.ua/sites/default/files/u1.pdf

2. Історія розвитку іхтіології URL: https://studfile.net/preview/7786755/page:2/

3. Міграції риб URL: http://www.zoolog.com.ua/povedinka26.html

4. Особливості будови риб URL: https://subject.com.ua/biology/universal/66.html

5. Охорона рідкісних і зникаючих видів риб URL: https://ru.osvita.ua/vnz/reports/ecology/18910/

6. Форми тіла риб URL: https://khr.darg.gov.ua/_osoblivosti_formi_tila_u_rib_0_0_0_826_1.html

ЗМІСТ

ВСТУП 3
ОЧІКУВАНІ КОМПЕТЕНТНОСТІ 4
ВІДПОВІДНО ДО СТАНДАРТУ ВИЩОЇ ОСВІТИ
ОЧІКУВАНІ РЕЗУЛЬТАТИ НАВЧАННЯ 5
ЗМІСТ НАВЧАЛЬНОЇ ДИСЦИПЛІНИ 6
ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 1 8
ЗОВНІШНІ ОЗНАКИ, ФОРМА ТА БУДОВА ТІЛА РИБ
Лекційне заняття № 1 8
Вступ. Історія становлення іхтіології як науки.
Лекційне заняття № 2 19
Походження та місце рибоподібних і риб у загальній системі тварин
Лекційне заняття № 3 28
Зовнішні ознаки, форма та будова тіла риб
Лекційне заняття № 4 37
Внутрішня будова рибоподібних і риб
Лекційне заняття № 5 42
Пристосування рибоподібних і риб до існування у водному середовищі
Лекційне заняття № 6 60
Розмноження (відтворення) рибоподібних і риб
Лекційне заняття № 7 74
Розвиток та життєвий цикл рибоподібних і риб
ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 2 79
ЕКОЛОГІЯ РИБ
Лекційне заняття № 8 79
Поширення рибоподібних і риб
Лекційне заняття № 9 91
Етологічні реакції риб
Лекційне заняття № 10 102
Міграції рибоподібних і риб
Лекційне заняття № 11 112
Загальні принципи та класифікація методів оцінки чисельності риб
Лекційне заняття № 12 123
Методи оцінки стану популяцій рідкісних і зникаючих видів риб
Лекційне заняття № 13 134
Застосування іхтіологічних показників у біомоніторингу
Лекційне заняття № 14 138
Акліматизація риб
РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА 148

Навчально-методичне видання

ЗАГАЛЬНА ІХТІОЛОГІЯ

Конспект лекцій
для студентів першого (бакалаврського) рівня вищої освіти спеціальності
207 “Водні біоресурси та аквакультура”

Гриневич Наталія Євгеніївна
Жарчинська Валерія Сергіївна
Присяжнюк Наталія Михайлівна
Слюсаренко Алла Олександрівна
Хом’як Олександр Андрійович
Михальський Олег Ральфович
Трофимчук Алла Михайлівна