

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Т.І.Матвієнко

ІХТІОЛОГІЯ (ЗАГАЛЬНА ТА СПЕЦІАЛЬНА)
Частина 1

Конспект лекцій

Одеса
Одеський державний екологічний університет
2023

УДК 639.3
МЗЗ

Матвієнко Т. І.

МЗЗ Іхтіологія (загальна та спеціальна). Частина 1: конспект лекцій. Одеса: ОДЕКУ, 2023. 122 с.

ISBN 978-966-186-256-1

В конспекті лекцій висвітлені питання особливостей будови, способу життя, поширення та господарського значення груп і окремих видів рибоподібних та риб, розглянуто питання їх походження та еволюції, розкриті аспекти видоутворення біорізноманіття іхтіофауни водойм різного типу.

Розкриті питання особливостей зовнішньої та внутрішньої будови риб (морфологію і анатомію) та рибоподібних, специфіку їх росту, живлення, розмноження, життєвого циклу, міграцій, а також розподілу у навколишньому середовищі, особливості індивідуального розвитку (ембріологію).

Конспект лекцій для підготовки бакалаврів III року навчання денної та заочної форм навчання за спеціальністю 207 “Водні біоресурси та аквакультура”.

УДК 639.3

Рекомендовано методичною радою Одеського державного екологічного університету Міністерства освіти і науки України як конспект лекцій (протокол №7 від 27. 06. 2023 р.)

ISBN 978-966-186-256-1

© Матвієнко Т. І., 2023
© Одеський державний екологічний університет, 2023

ЗМІСТ

ВСТУП	4
1 БУДОВА РИБОПОДІБНИХ І РИБ	6
1.1 Зовнішня будова, шкірний покрив та форми тіла рибоподібних і риб.....	6
1.2 Внутрішня будова рибоподібних і риб.....	19
1.3 Скелет, м'язи та електричні органи рибоподібних і риб.....	23
1.4 Нервова система та органи чуття рибоподібних і риб	34
1.5 Серцево-судинна система та кровообіг рибоподібних і риб.....	45
2 ПРИСТОСУВАННЯ РИБОПОДІБНИХ І РИБ ДО ІСНУВАННЯ У ВОДНОМУ СЕРЕДОВИЩІ	54
2.1 Рух рибоподібних і риб.....	54
2.2 Дихання рибоподібних і риб.....	59
2.3 Органи живлення та травлення рибоподібних і риб...	63
2.4 Виділення та водно-сольовий обмін рибоподібних і риб.....	67
2.5 Органи відтворення рибоподібних і риб.....	70
3 СПОСІБ ЖИТТЯ (ЕКОЛОГІЯ Й ЕТОЛОГІЯ) РИБОПОДІБНИХ І РИБ	85
3.1 Риби і рибоподібні та абіотичні фактори водного середовища.....	88
3.2 Біотичні взаємовідносини та екологічні групи рибоподібних і риб.....	109
ВИКОРИСТАНІ ДЖЕРЕЛА	121

ВСТУП

Іхтіологія є розділом зоології, що вивчає риб і круглоротих (міног, міксин). Риби є найбільш чисельною групою хребетних тварин, що налічує більше 20 тис. видів. Це сприяло виділенню із зоології окремого розділу іхтіології – науки про риб (від грец. "*ichthys*" - риба, "*logos*" - поняття, вчення).

Іхтіологія вивчає:

- зовнішню і внутрішню будови риб (морфологію і анатомію);
- відношення риб до зовнішнього середовища (екологію);
- особливості індивідуального розвитку (ембріологію);
- історію розвитку видів, родів, родин тощо (еволюцію і філогенію);
- географічне поширення риб (зоогеографію).

Іхтіологія підрозділяється на:

- загальну іхтіологію (загальні питання морфології, анатомії екології, еволюції, походження, поширення риб);
- спеціальну іхтіологію (ознаки і біологію окремих видів риб).

Іхтіологія тісно пов'язана з гідрологією і гідробіологією. Розвиток іхтіології сприяв виділенню з неї окремих розділів: ембріології, фізіології, біохімії, паразитології, селекції риб, промислового рибальства та рибництва.

Іхтіологія як самостійна галузь знань, наука і навчальна дисципліна відокремилась від зоології хребетних, спрямувавши увагу на окрему групу найбільш низькоорганізованих хребетних тварин, що об'єднуються у класи круглороті (рибоподібні), хрящові і кісткові риби.

Дані іхтіології допомагають розумно вести рибальський промисел. Вивчення принципів орієнтування риб під водою, а також їх переміщення сприяє розвитку техніки, зокрема гідроакустики та гідродинаміки.

Риб стали досліджувати ще у давнину. Перші описи риб з'явилися ще в Стародавній Індії у 6 столітті до нашої ери. У Китаї в 1 тисячолітті до нашої ери з'явилися рукописні книги, в яких описували різних риб, спосіб їхнього життя та особливості харчування.

У 4 столітті до нашої ери у праці «Історія тварин» риби описані системно. Зробив це великий дослідник та філософ Аристотель. Дані Аристотеля були основними знаннями людства про риби до 15 століття і не розширювалися. Протягом 15-19 століть вченими різних країн були накопичені нові відомості про рибу. Зрештою, лише у 19 столітті іхтіологія стала самостійною науковою дисципліною.

На думку видатного вченого-іхтіолога, академіка Л.С.Берга іхтіологію доцільно розуміти як природну історію риб і рибоподібних. Іхтіологія вивчає зовнішню і внутрішню будову (морфологію та анатомію), відношення до

зовнішнього середовища – неорганічного і органічного походження (екологію, яку іноді називають біологією), історію індивідуального розвитку (ембріологію) і розвитку видів, родів, родин, рядів та інших систематичних груп (еволюцію або філогенію), географічне розповсюдження (зоогеографію) рибоподібних і риб.

Актуальні питання сучасної іхтіології пов'язані з:

- інтенсивним розвитком рибальства (океанічного, морського, внутрішніх вод);
- інтенсивним розвитком керованого рибного господарства.

Спрямовані на:

- інвентаризацію іхтіофауни та пошук нових промислових видів;
- вивчення розподілу, міграцій та поведінки риб;
- вивчення популяційної та генетичної структури популяцій промислових та культивованих видів;
- вивчення динаміки чисельності стад риб;
- репродуктивна біологія риб;
- біологічні засади охорони риб.

Крім того сучасна іхтіологія вивчає вплив різних екологічних факторів на поведінкові реакції і динаміку фізіолого-біохімічних процесів, на динаміку і чисельність популяцій риб, розробляє методи обліку їх запасів і прогнозування уловів, що у сучасних умовах дозволяє забезпечити науково обґрунтовану і ефективну організацію високопродуктивного і раціонального рибного господарства.

Метою вивчення дисципліни є формування уяви студентами теоретичних і практичних знань особливостей зовнішньої та внутрішньої будови риб (морфологію і анатомію) та рибоподібних, специфіку їх росту, живлення, розмноження, життєвого циклу, міграцій, а також розподілу у навколишньому середовищі, особливості індивідуального розвитку (ембріологію), історію розвитку видів, родів, родин тощо (еволюцію і філогенію).

У результаті вивчення дисципліни студенти повинні: знати: особливості зовнішньої та внутрішньої будови риб та рибоподібних; специфіку їх росту, розвитку, розмноження, живлення, життєвого циклу; основні міграційні процеси популяцій риб, їх розподіл у навколишньому середовищі, динаміку популяційних процесів основні поняття систематики, системи рибоподібних і риб, що нині живуть, і вимерлих; особливості внутрішньої і зовнішньої будови представників класу круглоротих, хрящових і кісткових риб; біологію і географічне розповсюдження риб різних систематичних угруповань.

1 БУДОВА РИБОПОДІБНИХ І РИБ

1.1 Зовнішня будова, шкірний покрив та форми тіла рибоподібних і риб

Риби - найчисленніша і різноманітніша група хребетних тварин (понад 20 тис. видів). В процесі тривалого історичного розвитку риби пристосувалися до різноманіття умов водного середовища, від особливостей яких залежать їх будова і спосіб життя.

Зовнішні ознаки. Тіло риби поділяється на голову, тулуб і хвіст. Межею між головою і тулубом є задній край зябрової кришки (без зябрової перетинки), а між тулубом і хвостом – анальний отвір.

На голові розрізняють такі частини:

- рило – від кінця морди до переднього краю ока;
- щока – ділянка від ока до заднього краю кістки передкришки;
- чоло (міжочноямковий простір) – проміжок між очима;
- горло – між зябровими перетинками і основою грудних плавників;
- підборіддя – ділянка на черевній стороні між нижніми щелепами і місцем прикріплення зябрових перетинок.

Між кінцем анального плавника і початком хвостового є хвостове стебло; тут зазвичай знаходиться найменша висота тіла, тоді як найбільша – перед спинним плавником.

При проведенні морфологічного аналізу у риб визначають пластичні (якісні) і меристичні (рахункові) ознаки. Пластичні ознаки вказують на екстер'єр риби, співвідношення окремих частин тіла і включають різні виміри. До меристичних ознак відносяться число хребців, зябрових тичинок, променів в плавниках та ін.

Форма тіла. Риби відрізняються великою різноманітністю форм тіла (рис. 1). Найбільш поширеними є:

1. Торпедовидна (веретеновидна). Тіло добре обтічне, добрі плавці, здатні до тривалих і швидких пересувань (тунці, скумбрії, лососі). Більшість риб мають форму тіла, близьку до цього типу.

2. Стріловидна. Голова загостреної форми, тіло довге, має рівномірну висоту майже по всій довжині, спинний і анальний плавники зсунуті до хвоста.

Риби тривалих пересувань не здійснюють, здатні до блискавичних кидків (щука, сарган та ін.).

3. Стрічкоподібна. Тіло сильно витягнуте, сплюснуте з боків. Це мешканці великих глибин, плавають повільно, вигинаючи усе тіло (шабля-

риба, оселедцевий король).

4. Вугроподібна. Тіло подовжене, на поперечному зрізі овальне. Риби плавають повільно, згинаючи усе тіло (міноги, міксини, вугор, в'юн).

5. Плоска. Тіло плоске, у одних риб тіло стисле з боків (лящ, місяць-риба, камбала), у інших – стисле в спинно-черевному напрямі (скат, морський біс). Це донні малорухливі риби.

6. Куляста. Тіло майже кулясте. Таку форму тіла мають їжак-риба, пінагор. Риби з такою формою тіла плавають дуже повільно.

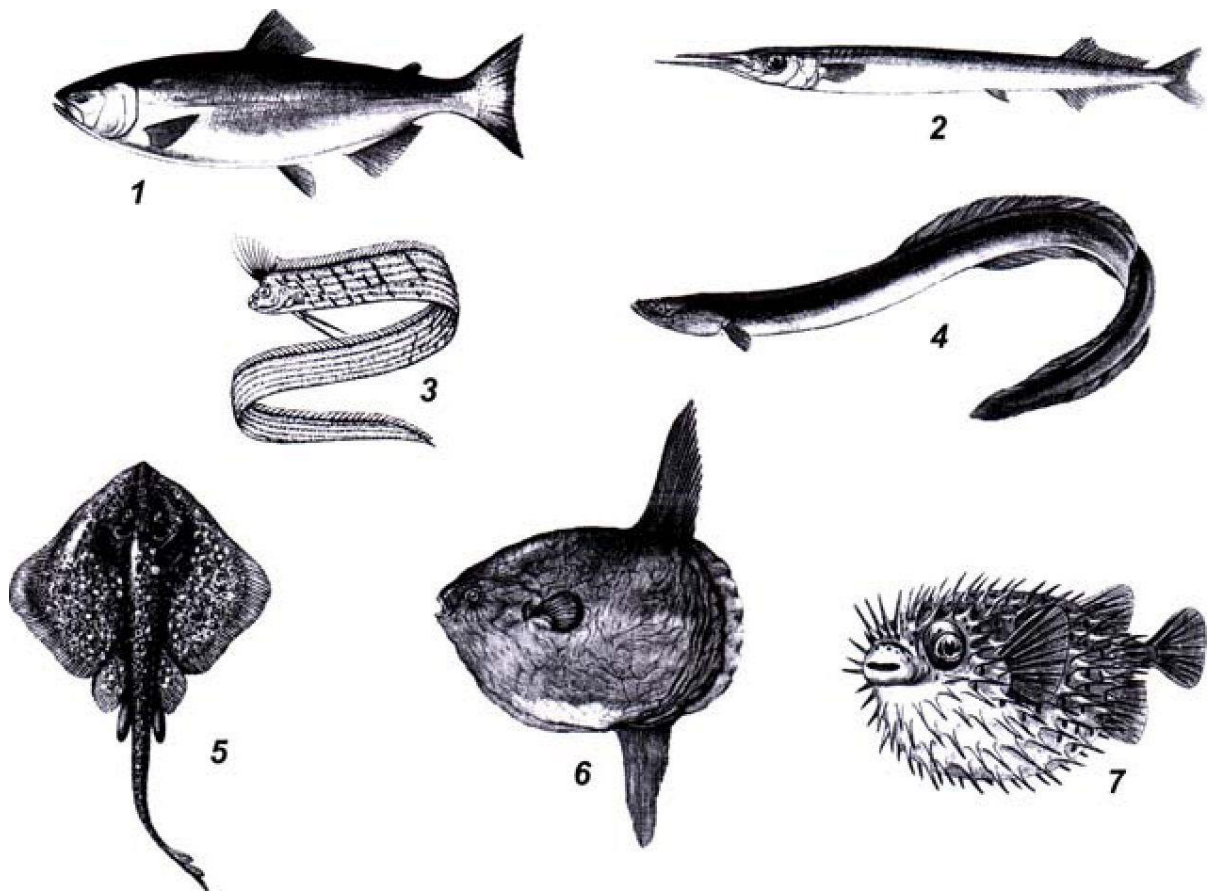


Рисунок 1.1 - Форми тіла риб

1 - лосось; 2 - сарган; 3 - оселедцевий король; 4 - вугор; 5 - скат;
6 - місяць-риба; 7 - риба-їжак

Багатьох риб складно віднести до якої-небудь з цих груп, вони займають проміжне положення, а деякі види мають незвичайну форму (коник-ганчірник).

Голова. Форма голови у риб досить різноманітна. У деяких видів верхня

щелепа витягується у довгий мечовидний придаток і є зняряддям нападу (меч-риби); іноді вона має пилкоподібний придаток (пила-риби). У деяких риб витягується вперед придаток нижньої щелепи (японський напіврил). Іноді обидві щелепи рівномірно витягнуто вперед на кшталт дзьоба (саргани). Веслоніс має голову з величезним лопатовидним розширенням. У морських голок рот витягнутий у довгу трубку; у міног і міксин він перетворений на потужний присосок. У акули-молота голова має форму молота, на кінцях якого розташовані очі.

На голові розташовані: рот, носові отвори, очі, жаберні отвори. Положення рта і його будова залежать від характеру живлення (рис. 1.2).

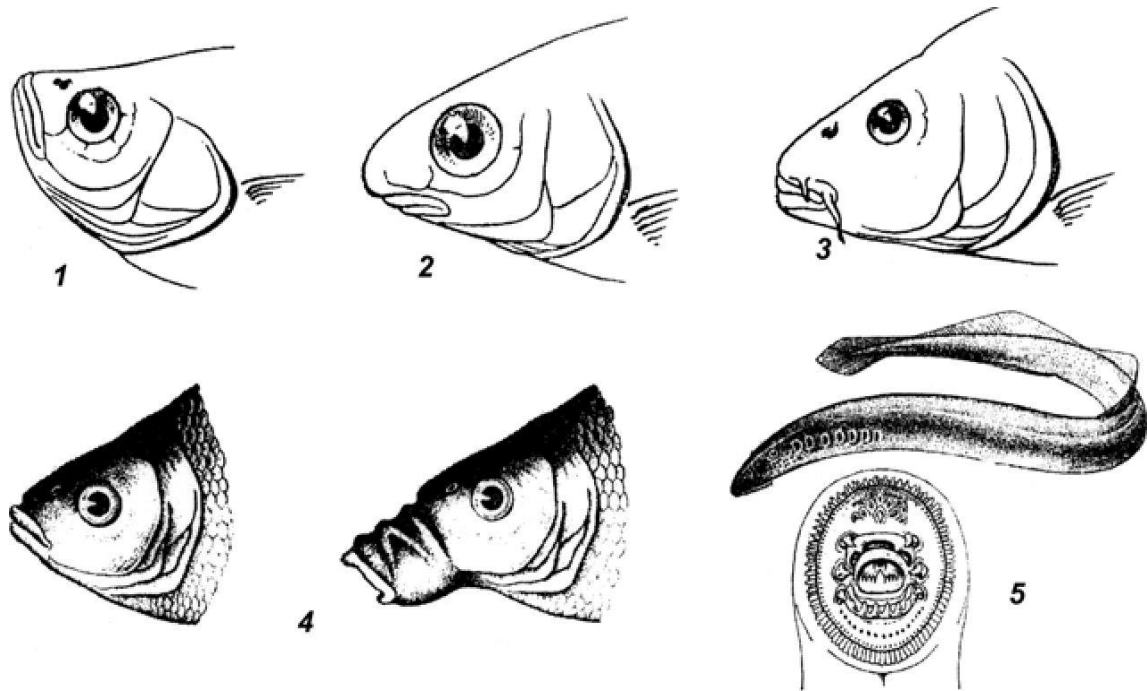


Рисунок 1.2 - Форми рта

1 - верхній; 2 - нижній; 3 - кінцевий; 4 - висувний; 5 - воронкоподібний

Розрізняють:

1) верхній (напівверхній) рот – нижня щелепа виступає вперед догори (ряпушка, чехоня, товстолобик);

2) кінцевий рот – щелепи мають однакову довжину (пелядь, омуль, скумбрія);

3) нижній (напівнижній) рот – верхня щелепа або роstrум сильно виступають вперед (хрящові, осетрові).

Риби, що живляться біля дна, зазвичай мають нижній (або напівнижній) рот, а планктофаги – верхній. Виняток становлять акули, у яких положення

рота пов'язане не з характером живлення (в основному вони хижаки), а визначається наявністю рострума, що виконує гідродинамічні функції. У багатьох акул рот досягає великих розмірів. Деякі глибоководні риби характеризуються непропорційно великими розмірами рота і здатні проковтувати здобич, яка за розмірами перевищує самих хижаків (великорот, мішкорот). У деяких риб завдяки виступу міжщелепних кісток рот може висуватися, утворюючи ротову трубку (осетрові, коропові).

По боках голови зазвичай розташовані очі. У деяких випадках очі зсунуті далеко вгору (звіздар малолусковий). У дорослих камбал обидва ока знаходяться на одній стороні. Існують і сліпі риби, які не мають очей.

Усі риби мають парні носові (чи нюхові) отвори з кожного боку голови, у міног і міксин – один отвір. У кісткових риб вони розташовуються попереду очей на верхній стороні голови, а у хрящових риб (акул, скатів, химер) – на нижній. У хрящових і осетроподібних риб позаду очей є отвори – бризкальця, що є залишком нефункціонуючих зябрових щілин.

Багато з риб мають на голові вусики – органи дотику і смаку (сом, тріска, минь, в'юн). Голова риб нерідко буває озброєна шпильками і колючками.

Позаду голови знаходяться зяброві щілини або отвори. У міксин з кожного боку по одному зябровому отвору, у міног – 7. Більшість акул і усі скати мають 5 зябрових щілин, що безпосередньо відкриваються назовні. У акул щілини відкриваються з боків тіла попереду або над основою грудних плавників, у скатів – з черевного боку, під основою грудних плавників. Химери мають 4 зябрових щілини, прикриті складкою шкіри на кшталт зябрової кришки. Кісткові риби мають лише одну зяброву щілину, прикриту справжньою зябровою кришкою.

Зяброві кришки у риб облямовані зябровими перетинками, які прикріплені до міжзябрового проміжку (у коропових) чи вільні (у оселедцевих). У деяких риб зяброві перетинки зростаються між собою, утворюючи складку (білуга).

У більшості риб з кожного боку розташована бічна лінія (*l.l.* – *linea lateralis*) – орган чуття. Зовнішній вигляд бічної лінії дуже різноманітний. У одних риб вона проходить у вигляді однієї прямої лінії від голови до основи хвоста (сазан, лосось), у інших – вона перервана (корюшки, наваги) або зігнута (чехоня). У терпуг розташовано по 5 бічних ліній з кожного боку, у ряду риб її зовсім немає, а є лише канали на голові (оселедцеві).

У ряді випадків бічна лінія використовується в якості систематичної ознаки. У риб рахують число луски, що входить до її складу а також визначають число рядів луски над бічною лінією до основи спинного плавника і під нею – до основи черевного.

Плавники. Розміри, форма, кількість, положення і функції їх різні.

Плавники дозволяють зберігати рівновагу тіла, беруть участь у русі.

Плавники підрозділяються на парні, такі, що відповідають кінцівкам вищих хребетних тварин, і непарні.

До парних відносяться:

- 1) грудні P (*pinna pectoralis*);
- 2) черевні V. (*p. ventralis*).

До непарних:

- 1) спинний D (*p. dorsalis*);
- 2) анальний A (*p. analis*);
- 3) хвостовий C (*p. caudalis*).

У лососевих, харацинових, косаткових та ін. позаду спинного плавника є жировий плавник, позбавлений плавникових променів (*p. adiposa*).

Грудні плавники звичайні у кісткових риб. Вони відсутні у муренових і деяких інших. У міног і міксин немає ні грудних, ні черевних плавників. У скатів грудні плавники збільшені і є основними органами руху. Особливо сильно розвинені грудні плавники у літаючих риб, що дозволяє їм ширяти в повітрі. У морського півня 3 промені грудного плавника пристосовані для повзання по ґрунту.

Черевні плавники займають у риб різне положення, що пов'язано з переміщенням центру ваги, викликаним скороченням черевної порожнини і концентрацією нутрощів в передній частині тіла.

Абдомінальним називають положення, коли черевні плавники знаходяться на середині черевця (акули, оселедцеподібні, коропоподібні). Торакальним положенням називають, коли вони зміщені в передню частину тіла (окунеподібні). Югулярним – розташовані спереду грудних плавників і на горлі (тріскові).

У деяких видів черевні плавники перетворені на колючки (колюшка), у деяких – у присосок (піногор). У самців акул і скатів задні промені черевних плавників перетворилися на злягальні органи – птеригоподії. Черевні плавники відсутні у вугрів, зубаткових та ін.

Спинних плавників може бути один (оселедцеподібні, карпоподібні), два (кефалеподібні, окунеподібні) або три (тріскоподібні). Розташування їх різне. У щуки спинний плавник зміщений назад, у оселедцеподібних, коропоподібних знаходиться посередині тіла, у риб з масивною передньою частиною тіла (окунь, тріска) один з них розташований ближче до голови.

У риби-вітрильника спинний плавник досягає великих розмірів, він довгий і високий, у камбали – у вигляді довгої стрічки уздовж спини і одночасно з анальним є основним органом руху. У скумбрієподібних (скумбрія, тунець, сайра) позаду спинного і анального розташовані маленькі додаткові плавники.

Іноді окремі промені спинного плавника витягуються в довгі нитки. У морського біса перший промінь спинного плавника зміщений на морду і перетворений у своєрідну вудку, що виконує роль приманки, у глибоководного вудильника на цій вудці розташований орган, що світиться. У риби-прилипали перший спинний плавник переміщений на голову і перетворений на присосок. У малорухомих придонних видів він слабо розвинений (сом) або може бути відсутнім (скати). Спинного плавника немає у електричного вугра.

Анальний плавник зазвичай буває один, у тріски їх два, у колючої акули він відсутній. Положення анального плавника досить різноманітне. У деяких видів він зміщений вперед (окуневі, камбалові).

Анальний плавник служить в якості кіля; у деяких випадках він є органом руху і сильно розвивається в довжину (камбала, вугор, електричний вугор, сом).

Хвостовий плавник відрізняється різноманітною будовою (рис. 1.3).

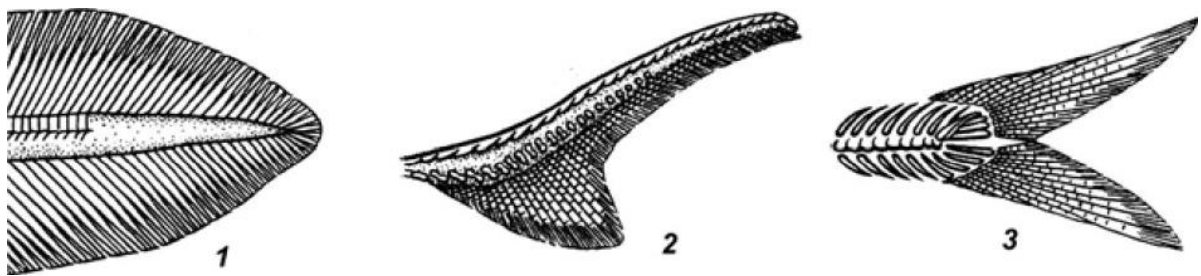


Рисунок 1.3 - Типи хвостових плавників
1 – протоцеркальний; 2 – гетероцеркальний;
3 – гомоцеркальний

Залежно від величини верхньої і нижньої лопатей розрізняють:

1) ізобатний тип – в плавнику верхня і нижня лопаті однакові (тунці, скумбрії);

2) гіпобатний тип – подовжена нижня лопать (летючі риби);

3) епібатний тип – подовжена верхня лопать (акули, осетрові).

За формою і розташуванням відносно кінця хребта розрізняють декілька типів:

1) протоцеркальний - у вигляді плавникової облямівки (міноги);

2) гетероцеркальний – несиметричний, коли кінець хребта заходить у верхню, найбільш подовжену лопать плавника (акули, осетрові);

3) гомоцеркальний – зовнішньо-симетричний, при цьому видозмінене тіло останнього хребця заходить у верхню лопать (костисті).

У костистих риб виділяють такі типи хвостових плавників: вильчатий

(оселедці), виїмчастий (лосось), усічений (тріска), округлий (минь, бички), півмісяцевий (тунці, скумбрії), загострений (бельдюга).

У макрурусів задня частина тіла сильно подовжена, а хвостового плавника практично немає. Повна відсутність хвостового плавника – явище рідкісне (морський коник).

Опорою плавників служать плавникові промені. У риб розрізняють гіллясті і негіллясті промені.

Негіллясті промені плавників можуть бути:

- 1) членистими (здатними гнутися);
- 2) нечленистими жорсткими (колючими), які у свою чергу бувають гладкими і зазубленими. Кількість променів в плавниках, особливо в спинному і анальному, є видовою ознакою.

Перші промені плавників часто перетворюються на потужні колючки, іноді забезпечені отруйними залозами.

Плавники виконують різні функції.

1. Хвостовий плавник створює рушійну силу, забезпечує високу маневреність риби при поворотах, виконує роль керма.

2. Парні плавники підтримують рівновагу і є рулями при поворотах і на глибині.

3. Спинний і анальний плавники виконують роль кіля, перешкоджаючи обертанню тіла навколо осі.

Шкіра. Шкіра риб виконує ряд важливих функцій:

- захист організму від дії зовнішнього середовища;
- участь в обміні речовин (осморегуляція, шкірне дихання);
- у шкірі розташовуються різні чутливі клітини.

Шкіра риб складається з двох шарів (рис. 1.4) :

- 1) верхнього – епідермісу ектодермального походження;
- 2) нижнього – дерми (кутиса, коріуму) мезодермального походження.

Межею між цими шарами служить базальна мембрана. Шкіру підстилає підшкірна сполучна тканина з жировими клітинами.

У круглоротих і риб епідерміс складається з декількох рядів епітеліальних клітин, верхні шари клітин ороговівають і постійно відтинаються. У більшості риб епідерміс багатий різними чутливими клітинами і вільними нервовими кінцівками, кровоносних судин в них немає. У дермі є і нерви, і кровоносні судини.

Шкіра круглоротих і риб розрізняється за своєю будовою. У круглоротих шкіра гола, без луски, вкрита тонким шаром кутикули. Епідерміс містить велику кількість слизових клітин. Міксини, на відміну від міног, мають багатоклітинні слизові залози розташовані уздовж бічної лінії і виділяють значно більшу кількість слизу. Епідерміс підстиляється дермою, що

складається із сполучної тканини, волокна якої розташовані в подовжньому і поперечному напрямках. У круглоротих пігментні клітини розташовані на межі між дермою і підшкірною сполучною тканиною.

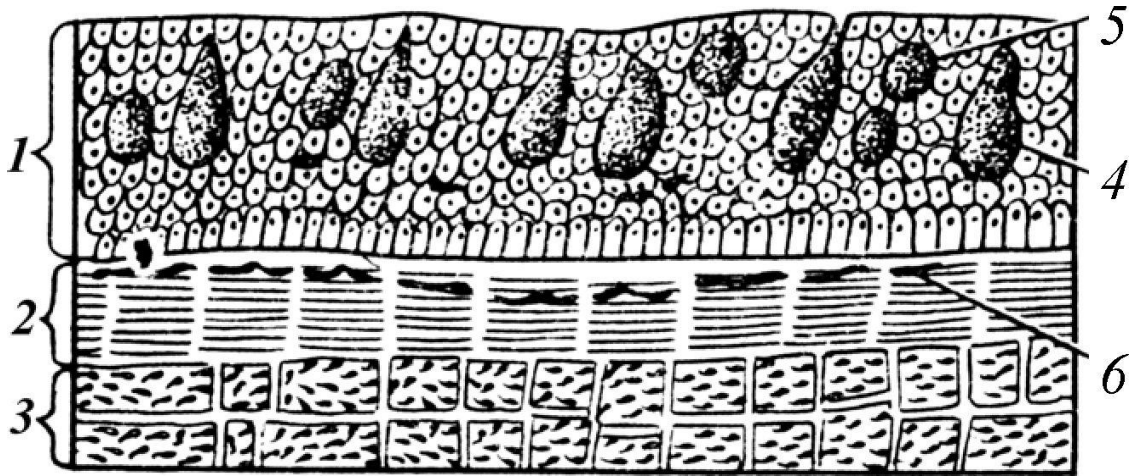


Рисунок 1.4 - Будова шкіри риб (осетр)

1 - епідерміс; 2 - дерма; 3 - підшкірна клітковина; 4 - бокаловидні слизові клітини; 5 - округлі клітини; 6 - пігментні клітини

Будова шкіри риб залежить від їх способу життя. У риб (як і у круглоротих) епідерміс включає:

- 1) нижній паростковий шар (один ряд циліндричних клітин);
- 2) середній шар (декілька рядів клітин, форма яких змінюється від циліндричної до сплющеної);
- 3) верхній шар (декілька рядів сплющених клітин).

У середньому шарі знаходяться залозисті клітини, що виробляють слиз: келихоподібні, округлі (серозні) і колбовидні. За глибиною залягання першими йдуть келихоподібні слизові клітини, дещо глибше – округлі (серозні), а в нижній частині, прилягаючи до базального шару, знаходяться колбовидні клітини. Костисті риби, що плавають повільно, як правило, мають округлі і колбовидні слизові клітини; риби, що плавають з середньою швидкістю – зазвичай келихоподібні і округлі, а ті, що швидко плавають – тільки округлі клітини. При цьому у повільних риб слизові клітини розташовуються рівномірно по всій поверхні тіла в один ряд.

Функції слизу:

- 1) зменшує тертя риби об воду;
- 2) захисна (бактерицидні властивості, коагуляція зважених у воді часток, оберігання зябер від засмічення).

Слиз риб розрізняється за біохімічним складом. У слизі швидких риб

білків більше ніж у повільних.

Дерма риб складається із сполучної тканини з великою кількістю колагенових волокон і виконує опорну функцію. У більшості риб дерма включає два шари:

1) верхній (тонкий прошарок рихлої сполучної тканини, що оточує луску);

2) нижній (щільна сполучна тканина), її лопаті входять між лусками, утворюючи лускові кишені.

У риб, що плавають повільно, дерма розвинена слабо, а у риб, що швидко плавають – товщина дерми збільшується, особливо в хвостовому відділі. Під дермою знаходиться підшкірний шар, що складається з рихлої сполучної тканини з жировими клітинами. Підшкірний шар добре розвинутий у костистих риб, у акул він на більшій частині тіла відсутній і тулубова мускулатура безпосередньо стикається з шкірою.

Риbam властиве різноманітне забарвлення, що залежить від наявності в шкірі пігментних клітин – хроматофор. Останні можуть залягати на межі верхнього і нижнього шарів дерми, а також у нижньому шарі дерми й у підшкірній сполучній тканині разом з жировими клітинами. Розрізняють такі види хроматофор:

1) *меланофори* (включають пігменти чорного та коричневого кольорів);

2) *ксантофори* (пігменти жовтого кольору);

3) *еритрофори* (пігменти червоного кольору);

4) *лейкофори* або гуанофори (містять кристали гуаніна, що надають шкірі риб сріблястого забарвлення).

Меланофори, ксантофори, еритрофори мають зірчасту форму з відростками, лейкофори (гуанофори) – овальну.

Забарвлення риб змінюється у зв'язку з віком, статтю або фізіологічним станом. Так, мальки лосося мають поперечні полоси, які на стадії смолтифікації зникають. Риби мають протекційне забарвлення (у пелагічних риб спинка темна, черевце світле). Великою різноманітністю відрізняється забарвлення жителів коралових рифів.

Деякі риби мають здатність змінювати своє забарвлення. Так, камбали, скати та деякі інші риби можуть змінювати забарвлення відповідно до довкілля. У риб зміна забарвлення залежить від пігменту, що знаходиться в хроматофорах, який може скорочуватися і розширюватися. Світлові подразнення сприймаються органами зору, і під впливом нервових імпульсів змінюється забарвлення риби. Засліплені риби втрачають здатність до зміни забарвлення. В період розмноження шлюбне забарвлення риб є результатом дії гормонів гіпофіза і статевих залоз. За всією своєю розмаїтістю колірної гами, яка властива риbam, що належать до різних, іноді досить віддалених

систематичних груп, прийнято виділяти наступні типи забарвлення риб.

Пелагічне забарвлення – синювата або зеленувата спина, сріблясті боки й черевце – характерні для риб, основний період життя яких проходить у товщі води (лососі, оселедці, анчоуси, ставриди, тюлька). Таке забарвлення робить їх малопомітними для ворогів, які перебувають у верхньому шарі води, а сріблясті боки й черевце зливаються з поверхнею води, що дезорієнтує хижаків, які живуть у нижніх шарах води, а також ускладнює їхній напад.

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

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

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

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

Сигнальне забарвлення – строкате, з яскравими плямами й смугами, характерне для мешканців тропічних вод і коралових рифів (риби-метелика, риби-ангела, риби-папуги, риби-хірурга). Таке забарвлення носить стратегію відлякування хижаків, забезпечуючи надійний захист риbam, або харчових конкурентів. Одним із різновидів сигнального забарвлення є "шлюбне забарвлення", що виникає внаслідок гормональних перебудов і проявляється в деяких видів риб у нерестовий період, будучи приваблюючим сигналом для

особин протилежної статі, засвідчуючи про готовність до нересту. Наприклад, самці деяких видів бичків (кругляки) темніють у шлюбний період, набуваючи практично чорного забарвлення; змінюють забарвлення тіла колючки, а кольорні гами далекосхідних лососів у період нерестового ходу відомі практично усім.

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

Окрім слизових залоз і пігментних клітин в шкірі риб є луска, органи, що світяться і отруйні залози. Вони розташовуються в основному біля основи шпильок або колючих променів плавників (рис. 1.5).

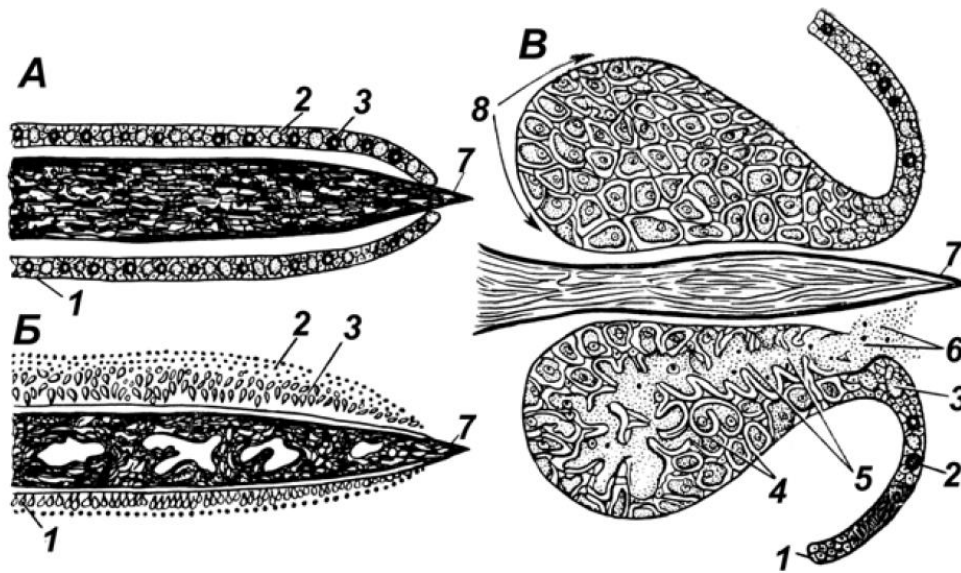


Рисунок 1.5 - Отруйні залози риб

А – одноклітинні залози епідерміса плавникової колючки; Б – комплекс одноклітинних залоз епідерміса хвостового шипа ската-хвостокола; В – компактна багатоклітинна залоза зябрової кришки морського дракончика:

1 - епідерміс; 2 - слизові клітини; 3 – залозисті клітини; 4 - опорні клітини; 5 – не справжній вивідний проток; 6 - отрута; 7 - шип; 8 – отруйна залоза

У риб розрізняють три типи отруйних залоз:

- окремі клітини епідермісу, що містять отруту (звіздар);
- комплекс отруйних клітин (скат-хвостокол);
- самостійна багатоклітинна отруйна залоза (бородавчатка).

Фізіологічна дія отрути, що виділяється, неоднакова. У ската-хвостокла отрута викликає гострий біль, сильний набряк, озноб, нудоту і блювоту в деяких випадках настає смерть. Отрута бородавчатки руйнує еритроцити, вражає нервову систему і призводить до паралічу, при попаданні отрути в кров призводить до смерті.

Іноді отрутовидільвальні клітини утворюються і функціонують тільки під час розмноження, в інших випадках - постійно. Риб ділять на:

1) активно отруйних (або ядоносних, що мають спеціалізований отруйний апарат);

2) пасивно отруйних (що мають отруйні органи і тканини).

Найбільш отруйними є риби із ряду іглобрюхоподібних, в яких у внутрішніх органах (гонади, печінка, кишечник) і шкірі міститься отрута нейротоксин (тетродотоксин). Отрута діє на дихальні і вазомоторні центри, витримує кип'ятіння протягом 4 годин і здатна викликати швидку смерть. М'ясо цих риб (іглобрюх, скельозуб) їстівне і в деяких країнах дуже цінується (Японія). Отруйні властивості має кров вугрів, ікра і молочко маринки і османа, слиз міноги.

Луска. Тіло більшості риб покрите лускою, у риб, що повільно плавають луска зазвичай відсутня (круглороті, сомові, деякі бички та скати).

У сучасних риб розрізняють три типи луски – плакоїдну, ганоїдну та кісткову (рис. 1.6). Плакоїдна луска є найбільш древньою, а ганоїдна та кісткова – її похідними.

Плакоїдна луска складається з ромбічної пластинки, що залягає у дермі, і шипа, направленою назовню. Шип може закінчуватись одним або декількома вістрями. Вона властива хрящовим риbam і впродовж життя неодноразово змінюється. Плакоїдна луска складається з трьох шарів:

- 1) вітродинтин (зовнішня емалеподібна речовина);
- 2) дентин (органічна речовина, просочена вапном);
- 3) пульпа (порожнина зуба, заповнена рихлою сполучною тканиною з кровоносними судинами).

Ганоїдна луска має ромбічну форму і бічний виступ у вигляді зуба, за допомогою якого луски з'єднуються між собою. Вона складається з трьох шарів:

- 1) ганоїн (верхній ущільнений);
- 2) космін (середній, що містить численні каналці);
- 3) ізопедин (нижній, що складається з кісткової речовини).

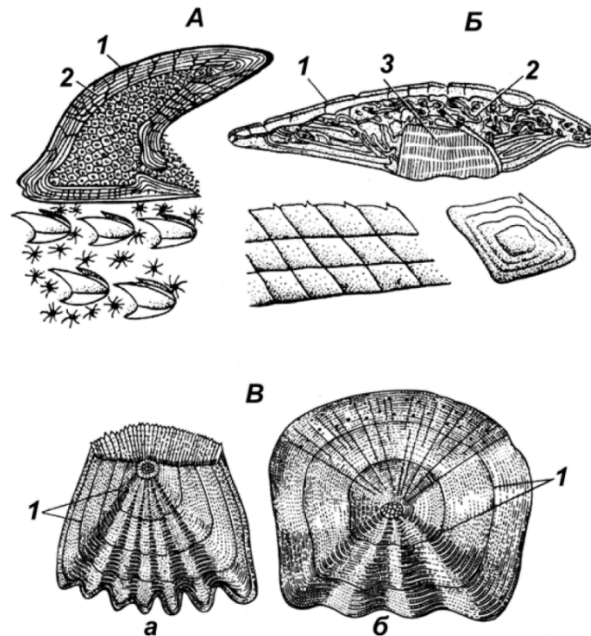


Рисунок 1.6 - Луска риб

А – плакоїдна: 1 - вітродентин, 2 - дентин;

Б – ганоїдна: 1 - ганоїн, 2 - космин, 3 - кістка;

В – кісткова: ктеноїдна (зліва), циклоїдна (справа), 1 - річні кільця

Ця луска властива панцирниковим рибам та багатоперим, зберігається на хвості у осетрових. Різновид ганоїдної луски – космоїдна у кистеперих риб (без верхнього шару ганоїна).

Кісткова луска утворилася в результаті перетворення ганоїдної – шари ганоїна та космина зникли і залишилася тільки кісткова речовина.

За характером поверхні розрізняють два типи кісткової луски:

- 1) циклоїдна з гладким заднім краєм (оселедцеві, коропові);
- 2) ктеноїдна, у якої задній край має шипики (окуневі) .

Циклоїдна луска є примітивнішою, ктеноїдна – прогресивнішою.

Помітною особливістю луски костистих риб є спосіб її закладки. Впроваджуючись своєю основою в лускову кишеню, уклучена в дерму, вона вільним кінцем черепицеподібно налягає на наступну луску.

У кістковій лусці є три шари:

- 1) верхній – прозорий, безструктурний;
- 2) середній – покривний, мінералізований, з реберцями або склеритами;
- 3) нижній – основний.

Нижній шар складений з тонких кісткових пластинок, що підстиляють одна іншу. Ріст луски відбувається таким чином, що під маленькою першою пластинкою, яка закладається у малька, наступного року закладається інша –

більшого розміру і т.д. Таким чином зверху знаходиться найменша і найбільш стара пластинка, а знизу – найбільша і молода. Кількість пластинок в нижньому шарі відповідає віку риби.

При інтенсивному рості на покривному шарі утворюються широкі і віддалені один від одного склерити з високими гребенями, а при уповільненні росту – вузькі і зближені склерити з низькими гребенями. При визначенні віку риб зони зближення склеритів (зазвичай темніші) називаються річними кільцями.

У деяких риб спостерігається ороговіння шкіри для захисту від механічних ушкоджень (у круглоротих, костистих і подвійнодихаючих). У шлюбний період у багатьох сигових і корошових риб з'являються так звані перлинні горбки (чи висип) і є результатом дії статевих гормонів.

Є риби з різними видами луски. Так, у деяких видів родини бичкових у різних частинах тіла буває циклоїдна і ктеноїдна луска; у груперів вище за бічну лінію – ктеноїдна, а нижче – циклоїдна; у полярних камбал самці мають ктеноїдну, самки – циклоїдну і т. д.

У деяких костистих луска не може бути віднесена ні до циклоїдної, ні до ктеноїдної; вона займає проміжне місце між звичайною лускою і шкірним зубом (ніж-риба).

Розміри луски можуть сильно розрізнятися від мікроскопічно маленької (вугри) до 5 см і більше (тарпони, вусані).

Органи світіння. Органи (фотофори), що світяться, властиві багатьом глибоководним видам риб. Фотофора складається з клітин (фотоцитів), що світяться, які містять особливу речовину – люциферин. Клітини, що світяться, є похідними залізистого епідермісу.

Органи, що світяться, у різних видів риб сильно відрізняються за будовою. Так, у анчоусів, що світяться, фотофора розташована на черевній стороні рядами. Фотофора має округлу форму і наповнена фотоцитами. Під фотоцитами знаходяться чорні пігментні клітини прикриті блискучим шаром, що виконує роль рефлектора. Перед клітинами, що світяться, знаходиться прозора змінена лусочка, що виконує роль лінзи. Деякі фотофори мають діафрагму, що дозволяє змінювати напрям і силу світла.

У риб спостерігаються сильні відмінності по числу органів, що світяться, їх розташуванню на тілі і випромінюваному світлу. У деяких видів риб в органах, що світяться, зустрічаються симбіотичні мікроорганізми – паличкоподібні бактерії, що викликають світіння (ліхтароокі риби).

1.2 Внутрішня будова рибоподібних і риб

Внутрішня будова рибоподібних і риб пов'язана із особливостями

розташування, наявністю або відсутністю внутрішніх органів.

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

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

Помітним перехватом шлунок відокремлюється від початкової частини 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.

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

Серцева сорочка – обмежує перикардіальну порожнину з розташованим у ній серцем – розміщується ближче до голови, у трикутнику між кістками плечового поясу. 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 самотійним анальним отвором.

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

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

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

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

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

Листок, що вистилає стінки черевної порожнини, називається парієтальний листок і має вигляд тонкої блискучої плівки. Його легко знайти, розглядаючи внутрішню поверхню вирізаної стінки тіла. На дорсальній стінці черевної порожнини тіла листок переходить на внутрішні органи, які він

обгортає, і з його допомогою органи підвішені до стінки тіла. Тут він вже називається вісцеральний листок.

Вся верхня частина черевної порожнини зайнята плавальним міхуром. З боків і дещо нижче плавального міхура тягнуться статеві залози – гонади. Залежно від пори року вони можуть бути або невеликими стрічкоподібними утвореннями, або (у період розмноження) величезними мішками, що займають, особливо в самок, майже весь простір черевної порожнини.

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

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

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

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

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

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

У сазана (коропа) внутрішні органи покриті великою кількістю жиру, який доводиться видаляти, щоб їх розглянути. У верхній частині порожнини тіла видно плавальний міхур, вентральна частина якого прикрита великим жировим тілом. З-під останнього виступає нижній край гонади. Статева залоза може бути по-різному розвинута залежно від віку риби і сезону. Вентральна частина порожнини заповнена петлями порівняно довгого в коропових риб кишечника, між ними лежать білуваті скупчення жиру. Від білуватого жиру відрізняються бурувато-червоним кольором частки печінки. Печінка включає в себе також тканину підшлункової залози і тому називається гепатопанкреас, вона має значні розміри і кілька лопатей. Дві

лопаті печінки, що мають вертикальний напрямок, видно на поверхні кишечника в передній частині порожнини і одна – велика, що йде горизонтально, – у середній частині кишечника під гонадою. Простежити весь хід кишечника через велику кількість жиру, що його покриває, важко.

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

1.3 Скелет, м'язи та електричні органи рибоподібних і риб

Скелет риб виконує опорну, захисну і рухову функції.

У риб скелет ділиться на зовнішній і внутрішній. Зовнішній скелет завжди буває кістковим. У хрящових риб його немає. Найбільш складний зовнішній скелет мають осетрові риби. У кісткових риб він представлений кістковою лускою. Внутрішній скелет складається з:

1. осьового;
2. скелета черепа;
3. скелета плавників та поясів парних плавників.

Осьовий скелет. Осьовий скелет представлений хордою або хребтом. Хорда утворена пружною і еластичною пузирчастою тканиною, оточеною оболонкою з колагенових волокон. У круглоротих (міног, міксин) вона зберігається впродовж усього життя. У інших риб хорда розвивається лише на ранніх етапах розвитку, а потім витісняється хребцями, що розвиваються навколо неї. У дорослому стані вона зберігається у суцільноголових, двоякодихаючих і хрящових ганоїдів (осетрових). У міног (на відміну від міксин) над хордою є маленькі хрящові палички - зачатки верхніх невральних дуг.

У більшості риб осьовий скелет представлений хребтом, який включає :

- тулубовий відділ з ребрами;
- хвостовий відділ без ребер.

У середині хребта зберігається хорда, яка пронизує тіла хребців і заповнює простір між ними. У риб хребці можуть бути:

- 1) амфіцільні – двовігнуті (більшість риб);
- 2) опистоцільні – опуклі спереду й увігнуті ззаду (панцирна щука).

Хребець включає:

тіло хребця;

невральну дугу з верхнім остистим відростком;
поперечні відростки (парапофізи).

До парапофізів в тулубовому відділі прикріплюються ребра. У наваг і деяких інших риб парапофізи утворюють здуття. У хвостовому відділі поперечні відростки хребців зростаються і утворюють гемальную дугу, яка закінчується нижнім остистим відростком. У невральному каналі проходить спинний мозок, в гемальному – хвостова артерія і хвостова вена.

У хвостовому відділі хребта хребці видозмінюються, перетворюються на розширені пластинки і служать опорою для хвостового плавника. Тіла останніх хребців зливаються і утворюють уростиль, спрямований у верхню лопать хвостового плавника. Нижні дуги називають гіпураліями, верхні, - уроневраліями.

У коропових риб, які мають Веберів апарат, кісточки, що входять до його складу (тринога – *tripus*, вставна - *incus*, чашовидна - *scaphium*, замок - *claustrum* та *os suspensorium*) виникають за рахунок зміни перших чотирьох хребців.

Риби розрізняються за числом хребців: у місяця-риби їх 17, атлантичного оселедця – 57, річкового вугра – 114.

У пластиножаберних хребці хрящові, в процесі розвитку вони звапнуються і стають дуже міцними.

У суцільноголових, двоякодихаючих і осетрових риб тіла хребців відсутні, осьовий скелет представлений хордою з невральними і гемальними хрящовими дугами. У осетрових хорда оточена хрящем.

До складу осьового скелета риб входять ребра, в тулубовому відділі вони примикають до поперечних відростків і утворюють опору порожнини тіла. У акулівих і осетрових риб ребра короткі, не охоплюють черевну порожнину розділяють великий бічний м'яз на дорзальную і вентральну частині. У скатів і морської голки ребер немає.

У мускулатурі багатьох риб є також мускульні кісточки, які можуть примикати до невральних дуг, до тіла хребця або ребер.

Скелет черепа. Скелет черепа ділиться на два відділи:

- 1) черепну коробку (осьовий або нейральний череп);
- 2) вісцелярний.

Черепна коробка служить для захисту головного мозку і органів чуття, для опори щелеп і зябрового апарату.

За своєю будовою черепна коробка може бути двох типів:

1) платибазальний череп, має широку основу, очні ямки розсунуті, між ними утворюється значний простір, де розташований головний мозок (міноги, акули, двоякодихаючі, хрящові і кісткові ганоїди нижчі костисті);

2) тропибазальний череп, очні ямки зближені, і мозок знаходиться в

задній частині черепної коробки.

Вісцелярний скелет представлений вісцелярними дугами:

- 1) передніми (перетворилися у риб в щелепний і під'язиковий апарати);
- 2) задніми (служать жаберними дугами).

Черепна коробка і вісцелярний скелет розвиваються незалежно один від одного. У круглоротих черепна коробка примітивна. Знизу і з боків вона обмежена хрящем, верхня частина її перетинкова, утворена тільки сполучною тканиною. Потиличний відділ не розвинений.

Вісцеральний скелет представлений вісцеральними дугами:

передніми, які перетворилися в складну систему губних хрящів, що підтримують присмоктувальну воронку;

задніми (8 дуг), які обмежують зяброві мішки і за допомогою чотирьох подовжніх перемичок утворюють зяброву решітку.

У хрящових риб черепна коробка суцільна хрящова. У ній виділяють ростральний (рострум), нюховий, очноямковий, слуховий і потиличний відділи.

Вісцелярний скелет складається з:

щелепної дуги, яка включає верхню щелепу, представлену небноквадратним хрящем (*palato-quadratum*), і нижню щелепу, що складається з меккелева хряща (*cartilago Meckeli*). На щелепах в декілька рядів розташовані зуби;

під'язикової (гіоїдної) дуги яка складається з парного верхнього елементу – гіомандибуляре (*hyomandibulare*), підвіска, що виконує роль, і геоїдів, нижні відділи яких з'єднуються за допомогою основного непарного гіоїдного хряща (*copula*);

п'яти зябрових дуг, кожна з яких складається з чотирьох елементів:

- глоточнозябрового (*pharyngobranchiale*);
- верхньозябрового (*epibranchiale*);
- середньозябрового (*ceratobranchiale*);
- нижньозябрового (*hypobranchiale*).

Нижні відділи зябрових дуг з'єднуються за допомогою основного зябрового хряща (*basibranchiale*). На гіоїдній дузі і середніх елементах зябрових дуг розташовані хрящові промінчики, що підтримують міжзяброві перегородки.

Залежно від способу прикріплення щелепного апарату до черепної коробки у риб розрізняють три типи черепів :

1) амфістилічний, щелепний апарат прикріпляється до бічних стінок черепної коробки в передній частині двома відростками, а в задній – за допомогою гіомандибуляре, або підвіски (древні акули, кісткові ганоїди);

2) гіостилічний, щелепний апарат прикріпляється до черепної коробки

тільки за допомогою підвіска (сучасні акули, хрящові ганоїди і костисті);

3) аутостилічний, верхня щелепа зростається з бічними стінками черепної коробки (суцільноголові, двоякодихаючі).

У скелеті хрящових ганоїдів (осетрових) зберігається хорда, багато хряща, але з'являються і кістки. Кістки у риб можуть бути:

1) хондральними, або первинними (утворилися за рахунок окостеніння хряща);

2) покривними, шкірними, або вторинними (з'явилися за рахунок шкірних утворень);

3) змішаними.

У осетрових є тільки покривні кістки, зовнішній скелет представлений:

1) покривними кістками черепа, розташованими згори і з боків;

2) п'ятьма рядами кісткових жучок (рудименти луски ганоїда) і дрібними кістковими пластинками, що знаходяться між ними;

3) покривними кістками плечового поясу;

4) лусками ганоїдів і фулькрами (вильчатими кісточками) на хвості.

Внутрішній скелет осетрових представлений:

1) хордою із зачатками дуг хребців;

2) черепом;

3) плавниками з їх поясами.

Кісткові елементи є і у внутрішньому скелеті.

Черепна коробка (суцільна хрящова) включає ростральний, нюховий, очноямковий, скроневиий і потиличний відділи. У основі черепної коробки лежить покривна кістка – парасфеноїд (*parasphenoideum*).

Вісцелярний скелет включає:

1) щелепний апарат (дугу);

2) під'язиковий апарат;

3) п'ять пар зябрових дуг, прикритих зябровою кришкою.

У щелепний апарат входять:

1) первинна верхня щелепа, яка представлена піднебінно-квадратним хрящем, піднебінними і крилоподібними кістками і виконує функцію неба; з'являються елементи вторинної щелепи (для захоплення і утримання здобичі) – міжщелепна (*praemaxillare*) і верхньощелепна (*maxillare*) покривні кістки;

2) нижня щелепа складається з меккелева хряща і покривних кісток.

Під'язиковий апарат і зяброві дуги влаштовані у осетрових так само, як у акул. Зябровий апарат прикритий кістковою зябровою кришкою.

Двоякодихаючі риби мають скелет, що має високу спеціалізацію. У осьовому черепі у них багато хряща, але розвиваються і кісткові елементи, в основному покривного походження. До складу потиличного відділу черепа входять три перші хребці. Небноквадратний хрящ зростається з бічними

частинами хрящової черепної коробки, тому гіомандібуляре втрачає функцію підвіски (аутостилічний тип черепа). Нижня щелепа представлена меккелевим хрящем спереду від якого розвивається покривна сплениальна кістка із зубами (*spleniale*), що зберігається також у кісткових ганоїдів і многоперів.

Скелет костистих риб кістковий. По своєму походженню кістки у них можуть бути хондральними, покривними і змішаними. Череп костистих (як і у інших риб) ділиться на черепну коробку і вісцелярний скелет. У черепній коробці можна виділити дах черепа, дно, нюховий, очноямковий, вушний і потиличний відділи. Дах і дно черепної коробки утворені покривними кістками. Дах черепної коробки включає кістки: парні носові (*nasale*), лобові (*frontale*) і тім'яні (*parietale*). Дно черепної коробки складається з: сошника (*vomer*) та парасфеноїда (*parasphenoideum*).

У нюховий відділ зазвичай входять:

1) непарна середня нюхова кістка (*mesethmoideum*), що примикає знизу до сошника;

2) парні бічні нюхові кістки (*ectoethmoideum*).

У деяких риб середня нюхова кістка відсутня (щука). Ці кістки хондральні, а у нижчих костистих риб вони замінюються покривними і мають іншу назву: середня нюхова кістка називається верхньонюховою (*supraethmoideum*), а бічні нюхові – передлобовими (*praefrontale*).

Очноямковий відділ утворений великими очними ямками і клиновидними кістками і включає:

1) очноклиновидну кістку (*orbitosphenoideum*), у судака відсутня, оскільки очноямкові западини сильно зближені;

2) основну клиновидну кістку (*basisphenoideum*);

3) парні бічні клиновидні кістки (*laterosphenoideum*).

Очноямкова орбіта оточена навколоочними кісточками, передня, найбільша з них, називається слізною.

Вушний відділ з кожного боку представлений п'ятьма кістками:

1) клиновидновушною (*sphenoticum*);

2) криловидновушною (*pteroticum*);

3) верхньовушною (*epioticum*);

4) передневушною (*prooticum*);

5) задньовушною (*opisthoticum*), яка у деяких риб відсутня (щука).

До верхньовушної і задньовушної кісток за допомогою задньоскроневої кістки прикріплений плечовий пояс.

Потиличний відділ має чотири кістки, що оточують потиличний отвір: верхньопотилична (*supraoccipitale*), основна потилична (*basioccipitale*) і дві бічні потиличні (*exoccipitale*). У примітивних костистих в черепній коробці

зберігається багато хряща.

Вісцелярний скелет у костистих (як і у осетрових) складається з щелепної дуги, під'язикової, п'яти пар зябрових дуг, прикритих зябровою кришкою.

У щелепну дугу входить верхня і нижня щелепи. У костистих окрім первинних щелеп представлених окостеніннями небноквадратного і меккелева хрящів і пов'язаних з ними покривних кісток, розвиваються ще і вторинні щелепи, утворені покривними кістками, що обмежують ротовий отвір.

Елементами первинної верхньої щелепи є піднебінна (*palatinum*), три крилоподібні – зовнішня (*ectopterygoideum*), внутрішня (*entopterygoideum*), задня (*metapterygoideum*), а також квадратна (*quadratum*) кістки. Піднебінна кістка змішаного походження, внутрішня і зовнішня крилоподібні є покривними а задня крилоподібна і квадратна – хондральними кістками.

Вторинна верхня щелепа складається з покривних кісток: передщелепної або міжщелепної (*praemaxillare*) і верхньощелепної (*maxillare*). На передщелепній кістці є зуби (судак, окунь) або їх немає (коропові).

Нижня щелепа включає кістки: зубну (*dentale*), зчленовану (*articulare*) і кутову (*angulare*). Зчленована кістка є окостенінням меккелева хряща, а зубна і кутова кістки – покривними. Вторинною нижньою щелепою є велика зубна кістка (у багатьох риб із зубами).

Під'язикова дуга складається з:

- 1) підвіска або гіомандибуляре (*hyomandibulare*);
- 2) додаткової кістки (*symplecticum*);
- 3) паличкоподібної кістки (*interhyale*);
- 4) гіоїдів (*hyoideum*).

Підвісок (гіомандибуляре) служить для прикріплення щелепного апарату до черепної коробки. Додаткова кістка сполучає гіомандибуляре з квадратною, а паличкоподібна кістка зв'язує гіомандибуляре з гіоїдами. Гіоїдна частина складається з чотирьох під'язикових (гіоїдних) кісточок: верхньопід'язикової (*epihyale*), середньопід'язикової (*ceratohyale*) і двох маленьких нижньопід'язикових (*hypohyale*). Внизу гіоїди з'єднуються за допомогою непарної язичної (*glossohyale*) або основної під'язикової кістки (*basihyale*), яка виконує роль язика. Від верхньо- і середньо- під'язикових кісток відходять промені, які підтримують зяброву перетинку – продовження шкірної складки, що облямовує зяброву кришку.

Під гіоїдами знаходиться непарна задньопід'язикова, або горлова, кісточка (*urohyale*), яка за допомогою зв'язок з'єднується з плечовим поясом. У багатоперів, кісткових ганоїдів (амії), латимерії горло прикрите великими горловими (гулярними) пластинками (*gulare*).

У костистих риб п'ять пар зябрових дуг, п'ята дуга недорозвинена. У судака, окуня на п'ятій дузі знаходяться дрібні нижньоглоткові зуби (утримування здобичі), у коропових - великі глоткові зуби (перетирання їжі). Кожна з інших зябрових дуг складається з тих же кісток як у акулочивих і осетрових риб: глоточнозябрових (*pharyngobranchiale*), верхньозябрових (*epibranchiale*), середньозябрових (*ceratobranchiale*), нижньозябрових (*hypobranchiale*). Зяброві дуги внизу з'єднуються непарною основною зябровою кісточкою (*basibranchiale*) або копулою (*copula*). На самих верхніх глоточнозябрових кісточках у судака і окуня знаходяться дрібні верхньоглоточні зуби, у коропових риб вони відсутні, у них над нижньоглоточними зубами розташовується тверде рогове утворення – жорно для перетирання їжі.

Зяброві дуги прикриті зябровою кришкою, що складається з чотирьох кісток: кришки (*operculum*), підкришки (*suboperculum*), міжкришки (*interoperculum*) та передкришки (*praeoperculum*).

Плавники та їх пояси. Основу спинного і анального плавників складають радіалії (птеригофори). До них приєднуються плавникові промені, що підтримують тонку шкірну складку. У хрящових риб радіалії хрящові, а плавникові промені є шкірними еластиновими нитками – еластотрихії. У осетрових радіалії також хрящові, а плавникові промені, як і у всіх кісткових риб, представлені шкірними кістковими променями – лепидотрихіями. У кісткових ганоїдів і костистих риб число радіалій відповідає числу плавникових променів, в усіх інших риб – кількість плавникових променів більша, ніж підтримувальних їх елементів. Основи радіалій спинних і анальних плавників уклинюютьсЯ між остистими відростками хребців.

Хвостовий плавник у хрящових і осетрових риб гетероцеркальний. У хрящових він представлений еластотрихіями, які підтримуютьсЯ хребтом, що заходить у верхню лопать, і його верхніми і нижніми дугами. У осетрових скелет хвостового плавника складається з лепидотрихій на верхній частині плавника є особливі вильчаті кісточкі – фулькри, а з боків – лусочки ганоїдів. Хвостовий плавник підтримується хордою і дугами хребців. У костистих риб хвостовий плавник також складається з лепидотрихій, але підтримуютьсЯ вони видозміненими елементами останніх хребців – уростилем і гіпурале.

Парні плавники складаються з поясів плавників та скелетів вільного плавника. У круглоротих парні плавники відсутні.

У хрящових риб плечовий пояс представлений хрящовою дугою. У ній виділяють лопаткову (дорзальну) та коракоедну (вентральну) частини. Скелет вільної кінцівки складається з трьох базалій, радіалій, розділених на 2-3 хрящики, та еластотрихій, що підтримують шкірну лопать.

Тазовий пояс або пояс черевних плавників у риб з осьовим скелетом не

пов'язаний. У хрящових він представлений невеликою хрящовою пластинкою, до якої причленяється скелет черевного плавника, що складається з: довгого базального променя, радіалій і плавникових променів - еластотрихій. У самців задні кінці базалій і радіалій перетворені в злягальний апарат – птеригоподій.

У осетрових пояс грудних плавників складається з хряща і покривних кісток. У хрящовому поясі виділяють: коракоїдний, мезокоракоїдний, лопатковий і надлопатковий хрящі. З покривних кісток є: 1) ключиця (*clavicula*); 2) клейтрум (*cleithrum*); 3) задній клейтрум (*postcleithrum*); 4) верхній клейтрум (*supracleithrum*); 5) задньоскронева кістка (*posttemporale*). Тазовий пояс у осетрових представлений двома хрящовими пластинками – базиптеригіями.

У костистих риб пояс грудних плавників кістковий і складається з: 1) лопатки (*scapula*); 2) коракоїда (*coracoideum*); 3) трьох кісточок клейтрум (як у осетрових); 4) задньоскроневої кістки. Обидва клейтрума на черевній стороні тіла з'єднуються між собою, а на спинній стороні за допомогою верхнього клейтрума і задньоскроневої кістки прикріплюються до черепа, що забезпечує майже нерухоме зміцнення плечового поясу. Тазовий пояс у костистих риб представлений парою трикутних кісток.

Парні плавники у риб бувають:

- 1) бісеріальні (двоякодихаючі);
- 2) унісеріальні (кистепері);
- 3) прості (променепері).

У плавнику бісеріального типу від довгої центральної членистої осі (базалій) відходять з двох сторін бічні членики (радіалії), до яких причленяються шкірні кісткові плавникові промені - лепідотрихії, що підтримують шкірну лопать. У деяких риб радіалії можуть редукуватися. У плавнику унісеріального типу радіалії розташовані тільки з одного боку від базалій. З поясом кінцівка зчленовується за допомогою одного членика центральної осі. У простому плавнику базалії редукуються.

У осетрових скелет грудних і черевних плавників складається з хрящових радіалії (їх не більше 10) і лепідотрихій. Радіалії, розчленовані на 2-3 елементи, у дорослих риб частково костеніють. По зовнішньому краю грудного плавника проходить товстий кістковий промінь.

У костистих риб в скелеті грудних плавників розвивається декілька радіалій, а в черевних плавниках їх зазвичай немає, і плавникові промені причленяються до тазового поясу.

Мускулатура. Мускулатура риб ділиться на:

- 1) соматичну або парієнтальну (мускулатуру тіла);
- 2) вісцелярну (мускулатуру внутрішніх органів).

Соматична мускулатура складається з поперечносмугастих м'язів, вісцелярна – в основному представлена гладкими м'язами.

У соматичній мускулатурі риб виділяють наступні відділи: мускулатуру тулуба, голови і плавників. Тулубова (чи рухова) мускулатура є найбільш розвиненою, вона сегментована, що є пристосуванням для бічних вигинів тіла при плаванні. М'язові сегменти (міомери) відокремлені один від одного з'єднувальнотканинними прошарками (міосептами). Послідовне скорочення міомерів лівої і правої сторін викликає хвилеподібні вигини тіла.

У риб тулубова мускулатура розрізняється за кольором, структурою і функціям. У ній розрізняють м'язові волокна:

- 1) білі (світлі);
- 2) червоні (темні);
- 3) проміжні.

Білі м'язові волокна пристосовані до аеробного обміну речовин і відповідають за короткочасні кидки риб; червоні волокна пристосовані до анаеробного обміну речовин і відповідають за тривалу роботу помірної інтенсивності.

У більшості костистих риб тулубова мускулатура представлена в основному білими м'язами. Червоні м'язи у них зазвичай розташовані місцями на поверхні тіла, а у багатьох риб червоні м'язи – уздовж бічної лінії. Відносна кількість червоних м'язів у риб пов'язана з їх плавальною здатністю. У активних плавців спостерігається великий відсоток червоних м'язів (тунці, скумбрії), у повільних риб в постійному русі знаходяться плавники і зяброві кришки, які в основному складаються з червоних м'язів.

У круглоротих тулубова мускулатура представлена двома подовжніми м'язовими тяжами. Міомери мають невеликі вигини, розташовані криво і таким чином, що попередній міомер накладається на подальший, у якого залишається вільним лише задній край (рис. 1.7). У круглоротих вже намічається диференціація тулубової мускулатури: в черевній частині з'являються парні косі м'язи і прямий м'яз живота.

У риб тулубова мускулатура також представлена двома бічними м'язами, але міомери розділені горизонтальною перегородкою на дорзальну і вентральну частини. Міомери розташовані криво, утворюють із зовнішнього боку вигини вершини яких в дорзальній і вентральній частинах спрямовані назад. Кількість міомерів відповідає кількості хребців, кожен міомер починається від середини одного хребця і закінчується на середині іншого.

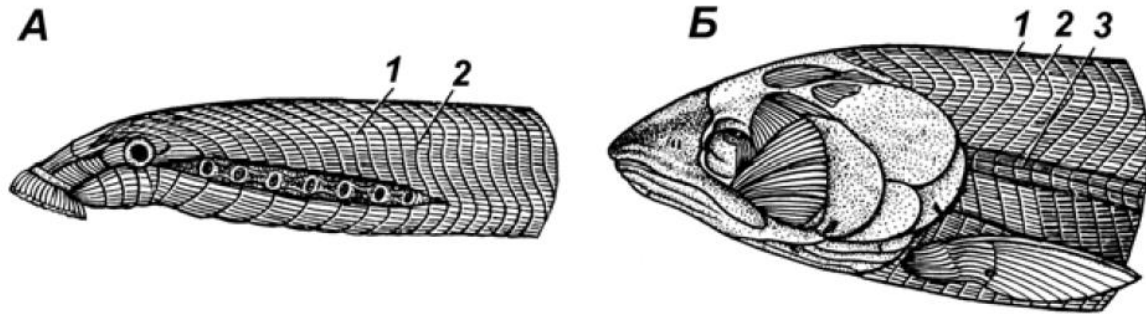


Рисунок 1.7 - Мускулатура круглоротих і риб

А - мінога; Б - лосось

1 - міомери; 2 - міосепти; 3 - горизонтальна перегородка

Мускулатура хрящових і кісткових риб має схожу будову. Проте у хрящових риб тулубова мускулатура (як і у круглоротих) диференціюється слабо. У них з'являються парні косі і прямі м'язи живота. У костистих риб відбувається подальше диференціювання тулубової мускулатури і з'являється мускулатура зябрової кришки.

У більшості костистих риб розвиваються:

- 1) довгий м'яз спини, розташований з кожного боку уздовж усієї спини; міомери у ньому спочатку спрямовуються назад, а потім знову вперед;
- 2) зовнішній косий м'яз живота, розташований у верхній частині вентрального тяжа; волокна м'яза спрямовані криво від верхнього краю вниз і назад;
- 3) внутрішній косий м'яз живота, утворює усю бічну стінку, тобто увесь вентральний тяж; волокна м'яза спрямовані від верхнього краю вниз і вперед;
- 4) прямий м'яз живота розташований в передній частині черевної сторони; волокна йдуть в подовжньому напрямі.

Соматична мускулатура голови у риб включає:

- 1) надзяброві м'язи;
- 2) підзяброві м'язи;
- 3) шість пар очних м'язів.

Мускулатура плавників складається з пучків м'язів, що відходять від тулубових міомерів.

У більшості риб м'язи безбарвні, у деяких видів вони забарвлені (у осетрів - жовтуваті, у лососів - помаранчеві). Хрящові риби мають своєрідний хімічний склад м'язів з підвищеним вмістом сечовини: до 1,5-2,8% у морських видів, близько 0,7% у прісноводних (пила-риба). У костистих риб кількість сечовини в м'язах не перевищує 0,02-0,03%.

Електричні органи. Існують риби (близько 300 морських і прісноводних видів), у яких у процесі еволюції сформувались

високоспеціалізовані електричні органи, які забезпечують електромагнітну рецепцію або генерують електроімпульси різної величини. Електричні органи є своєрідною видозміною м'язової тканини, що розвиваються із зачатків поперечносмугастої мускулатури, і розміщені в різних частинах тіла риб (рис. 1.8).

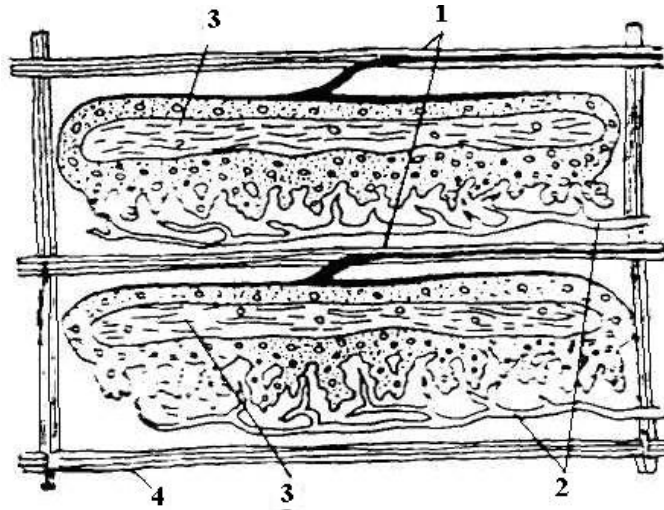


Рисунок 1.8 - Будова електричного органа (дві електричні пластини):
1 – кровоносні судини; 2 – нерви, що підходять до органа; 3 –
центральний шар; 4 – оболонка з драглистичної сполучної тканини (за
Шерманом І. М., Пилипенком Ю. В., 1999 р.)

М'язові волокна перетворюються в електричні пластинки, відділені одна від одної студенистою сполучною тканиною. До кожної пластинки підходить знизу гілочка нерва, а зверху розгалужені кровоносні судини. Нижня частина пластинки електрично негативна, а верхня – позитивна. Електричні пластинки (скупчення по 35-40 рядів) утворюють призми, які у свою чергу компонується в електричний орган. Наприклад, в електричного ската кожний орган (а він парний) містить до 600 призм, а в сукупності до 100-200 тис. електричних пластинок.

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

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

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

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

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

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

1.4 Нервова система рибоподібних і риб

Нервова система зв'язує організм із зовнішнім середовищем і регулює діяльність внутрішніх органів.

Нервова система представлена:

- 1) центральною (головний і спинний мозок);
- 2) периферична (нерви, що відходять від головного і спинного мозку).

Периферична нервова система ділиться на:

- 1) соматичну (іннервує поперековосмугасту мускулатуру, забезпечує чутливість тіла, складається з нервів, що відходять від спинного мозку);
- 2) вегетативну (іннервує внутрішні органи ділиться на симпатичну і парасимпатичну, складається з нервів, що відходять від головного і спинного мозку).

Головний мозок риб включає п'ять відділів:

- 1) передній мозок (*telencephalon*);
- 2) проміжний мозок (*diencephalon*);
- 3) середній мозок (*mesencephalon*);
- 4) мозочок (*cerebellum*);
- 5) довгастий мозок (рис. 1.9).

Усередині відділів головного мозку знаходяться порожнини. Порожнини

переднього, проміжного і довгастого мозку називаються шлуночками, порожнина середнього мозку – сильвієвим водопроводом (вона сполучає порожнини проміжного і довгастого мозку).

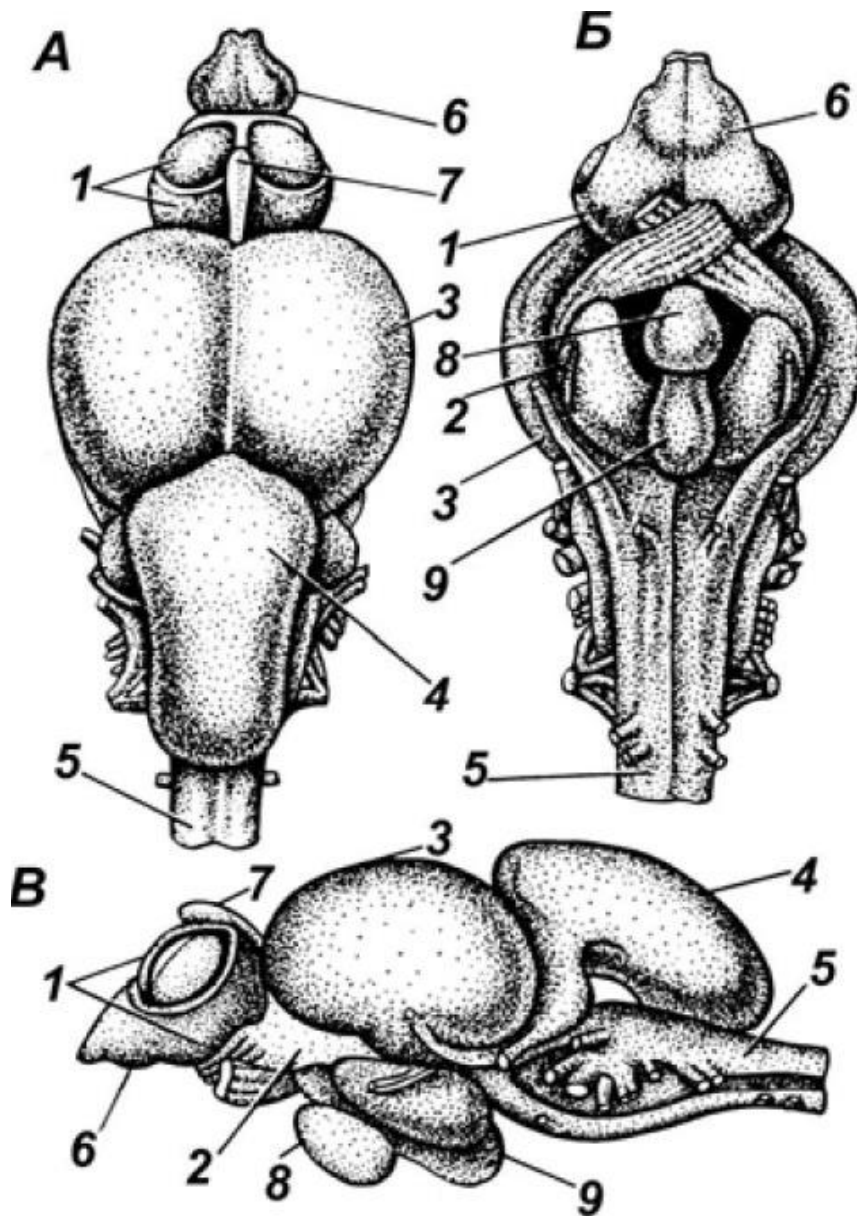


Рисунок 1.9 - Будова головного мозку (лосось)

А - вигляд зверху; Б - вигляд знизу; В - вигляд збоку

1 - передній мозок; 2 - проміжний мозок; 3 - середній мозок (зорові доли);
4 - мозочок; 5 - довгастий мозок; 6 - нюхові доли; 7 - епіфіз; 8 - гіпофіз; 9 -
судинний мішок

Передній мозок у риб представлений двома півкулями з неповною

перегородкою між ними і однією порожниною. У передньому мозку дно і боки складаються з нервової речовини, дах у більшості риб епітеліальний, у акул вона складається з нервової речовини. Передній мозок є центром нюху, регулює функції зграєвої поведінки риб. Вирости переднього мозку утворюють нюхові долі (у хрящових риб) і нюхові цибулини (у костистих риб).

У проміжному мозку дно і бічні стінки складаються з нервової речовини, дах – з тонкого шару сполучної тканини. У нім розрізняють три частини:

- 1) епіталамус (надгорбова частина);
- 2) таламус (середня, або горбова частина);
- 3) гіпоталамус (підгорбова частина).

Епіталамус утворює дах проміжного мозку, в задній його частині розташований епіфіз (залоза внутрішньої секреції). У міног тут розміщені пінеальні і парапінеальні органи, що виконують світлочутливу функцію. У риб парапінеальний орган редукується, а пінеальний перетворюється на епіфіз.

Таламус представлений зоровими горбами, розміри яких пов'язані з гостротою зору. При слабкому зорі вони невеликі або відсутні.

Гіпоталамус утворює нижню частину проміжного мозку і включає воронку (порожнисте вирощування), гіпофіз (залоза внутрішньої секреції) і судинний мішечок, де утворюється рідина, що заповнює шлуночки головного мозку.

Проміжний мозок служить первинним зоровим центром, від нього відходять зорові нерви, які попереду воронки утворюють хіазму (перехрещення нервів). Також цей проміжний мозок є центром перемикання збуджень, які поступають з усіх відділів мозку пов'язаних з ним, а через гормональну діяльність (епіфіз, гіпофіз) бере участь в регуляції метаболізму.

Середній мозок представлений масивною основою і зоровими долями. Дах його складається з нервової речовини, має порожнину - сильвієвий водопровід. Середній мозок є зоровим центром, також регулює тонус м'язів і рівновагу тіла. Від середнього мозку відходять окорухові нерви.

Мозочок складається з нервової речовини, відповідає за координацію рухів, пов'язаних з плаванням, сильно розвинений у швидких видів (акула, тунець). У міног мозочок розвинений слабо і не виділяється в самостійний відділ. У хрящових риб мозочок представляє порожнисте вирощування даху довгастого мозку, який згори налягає на зорові долі середнього мозку і на довгастий мозок. У скатів поверхня мозочка розділена борознами на 4 частини.

У довгастому мозку дно і стінки складаються з нервової речовини, дах утворений тонкою епітеліальною плівкою, усередині нього розташована

порожнина шлуночку. Від довгастого мозку відходять більшість головних нервів (з V по X), що іннервують органи дихання рівноваги і слуху, дотики, органи чуття системи бічної лінії, серце, травну систему. Задній відділ довгастого мозку переходить в спинний мозок.

Риби залежно від способу життя мають відмінності в розвитку окремих відділів головного мозку. Так, у круглоротих добре розвинений передній мозок з нюховими долями, слабо розвинений середній мозок і недорозвинений мозочок; у акул - добре розвинений передній мозок мозочок і довгастий мозок; у костистих пелагічних рухливих риб з хорошим зором - найбільш розвинені середній мозок і мозочок (скупбрія, летка риба, лососі) і так далі.

У риб від головного мозку відходить 10 пар нервів:

I. Нюховий нерв (*nervus olfactorius*) відходить від переднього мозку. У хрящових і деяких костистих нюхові цибулини примикають безпосередньо до нюхових капсул і з'єднуються з переднім мозком за допомогою нервового тракту. У більшості костистих риб нюхові цибулини примикають до переднього мозку, а від них до нюхових капсул йде нерв (щука, окунь).

II. Зоровий нерв (*n. opticus*) відходить від дна проміжного мозку і утворює хіазму (перехрещення), іннервує сітківку ока.

III. Окоруховий нерв (*n. oculomotorius*) відходить від дна середнього мозку, іннервує один з очних м'язів.

IV. Блоковий нерв (*n. trochlearis*) починається від даху середнього мозку, іннервує один з очних м'язів.

Всі інші нерви починаються від продовгуватого мозку.

V. Трійчастий нерв (*n. trigeminus*) розділяється на три гілки, іннервує щелепну мускулатуру, шкіру верхньої частини голови, слизову оболонку ротової порожнини.

VI. Нерв, що відводить (*n. abducens*), іннервує один з очних м'язів.

VII. Лицьовий нерв (*n. facialis*) має багато гілок, іннервує окремі частини голови.

VIII. Слуховий нерв (*n. acusticus*) іннервує внутрішнє вухо.

IX. Язикоглотковий нерв (*n. glossopharyngeus*) іннервує слизову оболонку глотки, мускулатуру першої зябрової дуги.

X. Блукаючий нерв (*n. vagus*) має багато гілок, іннервує мускулатуру зябер, внутрішні органи, бічну лінію.

Спинний мозок розташований в спинномозковому каналі, утвореному верхніми дугами хребців. У центрі спинного мозку проходить канал (невроціль), продовження шлуночку головного мозку. Центральна частина спинного мозку складається з сірої речовини, периферична - з білого. Спинний мозок має сегментну будову, від кожного сегменту, число яких

відповідає кількості хребців, з двох сторін відходять нерви.

Спинний мозок за допомогою нервових волокон пов'язаний з різними відділами головного мозку, здійснює передачу збуджень нервових імпульсів, також є центром безумовних рухових рефлексів.

Органи чуття. Органи хімічної рецепції і дотику. Органи хімічної рецепції служать для отримання інформації про речовини, розчинені у воді, смаку їжі. Вони включають:

- 1) органи нюху;
- 2) органи хімічної нюхової рецепції.

Органи нюху (нюхові мішки) розташовані в носовій порожнині. У риб зазвичай парні носові отвори (ніздрі). Ніздря розділена шкірястим клапаном і має два отвори, вода заходить в нюховий мішок через передній отвір і виходить через заднє. Порожнина нюхового мішка має складки (розетки) і вистилає слизовою оболонкою, пов'язаною з нервовими закінченнями. До органів нюху підходять нюхові нерви, що відходять від переднього мозку, і волокна трійчастого нерва.

Круглороті мають непарний орган нюху (у міксин він сполучається з глоткою, у міног - ні). У міног ніздря веде в довгий канал, задня стінка якого утворює нюхову капсулу з чутливими клітинами. Канал триває до початку хорди утворюючи пітуітарний виріст. До верхньої частини цього виросту прилягає гіпофіз. Нюховий канал міног називають також назогіпофізарним. Рух води (блокування надходження і виштовхування її назад) в нюховій капсулі здійснюється за рахунок зміни об'єму пітуітарного виросту. У міксин пітуітарний виріст відкривається отвором в ротову порожнину, тому у міксини, що зарилася в мул, вода може надходити до зябрових мішків через ніздрі.

Риби мають парні органи нюху. У хрящових риб парні ніздрі розташовані зазвичай на черевній стороні рила. У усіх риб (за винятком двоякодихаючих і кистеперих) ніздрі з порожниною глотки не сполучаються.

За допомогою органів нюху риби знаходять їжу, розрізняють стать, фізіологічний стан риб, орієнтуються в просторі. Деякі види дуже чутливі до запахів (акули, прохідні лососеві, минь, вугор та ін.). Так акули здатні розпізнавати запах крові на відстані до 2 км.

Риби чуйно реагують на сигнали небезпеки, на речовини, що виділяються з шкіри при пораненні. Реакція риб різна: одні зариваються в мул, інші затаюються, треті вистрибують з води і так далі.

Органи нюху відіграють важливу роль при міграціях риб. Так, лососеві риби запам'ятовують запах (хімічний склад) річки, в якій вони виклюнулися з ікринки, і через декілька років після нагулу в морі повертаються для розмноження в рідну водойму (явище хомінга - знаходження будинку).

Досліди з міченням личинок показали, що з 13 тис. виловлених на нерестовищах риб 34% увійшли точно до тих річок і струмків, де вони виклюнулися з ікри, 65% - в сусідні і лише 1% був спійманий на значному видаленні від місць мічення.

Органи хімічної нюхової рецепції сприймають різні хімічні показники середовища (солоність, активна реакція середовища, концентрація вуглекислоти та ін.) і представлені:

- 1) смаковими нирками (скупчення клітин, що відчують);
- 2) смаковими клітинами (клубковидні, кущовидні, веретеневидні);
- 3) вільними нервовими закінченнями.

У риб центр хімічної нюхової рецепції знаходиться в довгастому мозку.

Смакові нирки і клітини розташовані головним чином в слизовій порожнині рота, на вусиках, зябрах, голові, променях плавників. Риби розрізняють відтінки смаку (солоне, гірке, кисле). Гострота смаку пов'язана з екологічними особливостями виду (харчова спеціалізація тип місця життя, міра розвитку інших рецепторів). Так, сліпа мексиканська печерна рибка розпізнає розчин глюкози при концентрації 0,005%.

Риби здатні сприймати тактильні (дотик, тиск), больові, температурні відчуття. Тактильні відчуття сприймаються за допомогою органів дотику. До них відносяться дотикові тільця (скупчення клітин, що відчують), розсіяних по поверхні тіла. Багато дотикових точок розташовано на голові, вусиках і плавниках риби. Риби мають невисоку больову чутливість через низький рівень розвитку нервової системи.

Риби дуже чутливі до змін температури. Температура води сприймається рибами за допомогою терморцепторів (вільних нервових закінчень), розташованих в поверхневих шарах шкіри. Невеликі відхилення в температурі води можуть змінити шляхи міграцій і терміни нересту риб. Кісткові риби здатні розрізнити перепади температур в 0,4°C.

Електричні рецептори і електричні органи риб. Електричні імпульси риб за характером ділять на:

- 1) неелектричні (більшість інших риб).
- 2) слабкоелектричні (морміри, гімнарх, гімнот та ін.);
- 3) сильноелектричні (електричні сом, вугор, скат);

Електричні поля утворюються навколо тіла будь-якої риби. Неелектричні риби створюють слабкі електричні імпульси 100-200мкВ в результаті нервово-м'язової діяльності. У зграї електричні поля окремих риб підсумовуються і утворюється загальне біоелектричне поле, яке впливає на поведінку і орієнтацію риб. Слабко- і сильноелектричні риби мають спеціалізовані електричні органи.

Риби сприймають електричні поля по-різному. У слабо- і сильноелектричних риб (за винятком електричного сома і звіддаря) є спеціальні електрорецептори, які входять в систему органів чуття бічної лінії. У неелектричних риб (окрім хрящових, деяких осетрових, сомових) електрорецептори не виявлені. Але вони здатні сприймати електричний струм, діючий на інші рецептори і вільні нервові закінчення. Електричні органи риб служать ним для захисту, нападу на здобич і орієнтації.

Електричні органи усіх електричних риб є парними, симетрично розташованими з боків тіла структурами, які складаються з електричних пластинок, зібраних у стовпчики.

У ската електричні органи (до 25% маси риби) нагадують бджолині стільники. Один орган складається приблизно з 600 шестигранних призм, розташованих вертикально. У кожній призмі налічується до 40 електричних пластинок, що мають вигляд дисків відокремлених драглистою сполучною тканиною. Кожна призма є своєрідною електричною батареєю.

У вугра величезні електричні органи (близько 30% маси тіла) тягнуться з боків майже уздовж усього тіла і також складаються з призм, але з горизонтальним розташуванням. У кожному органі налічують близько 70 призм, кожна містить близько 6 тис. електричних пластинок.

У сома парні електричні органи (близько 25% маси тіла) розташовані під шкірою уздовж тіла і сходяться по середній лінії спинною і черевною сторін. У драглистій речовині електричних органів знаходиться велика кількість електричних пластинок (близько 2 млн) розташованих упоперек тіла.

Нервовими центрами електричних органів у риб є електричні доли довгастого мозку і спинний мозок.

Основними елементами електричних органів у більшості риб є електричні пластинки. Електрична пластинка має дві сторони:

- 1) мембранну, або лицьову (до неї підходять нервові закінчення);
- 2) зворотну (до неї підходять кровоносні судини).

У момент збудження мембранна сторона пластинки стає електронегативною, а зворотна - електропозитивною. Електричні клітини в стовпчиках або призмах сполучені послідовно (тобто збільшується загальна напруга) а ряди стовпчиків в електричних органах сполучені паралельно (тобто збільшується загальна сила струму).

Величина генерованої напруги різна. Мешканці прісних вод із слабкою електропровідністю (електричний вугор і сом) генерують струм високої напруги: вугор до 600В при силі струму 1,2А, сом до 350В при силі струму в десять долі ампера. Мешканці морських вод з хорошою електропровідністю генерують розряди меншої напруги, але високої сили струму (електричний скат 40-60В при силі струму 50-60А).

Звіздарі і звичайні скати займають проміжне положення між сильно- і слабкоелектричними рибами. Вони мають спеціалізовані органи невеликого розміру, які розташовані в хвостовій частині тіла (скат) або на голові (звіздар). Напруга створювана скатом-морською лисицею, складає близько 4В. Слабкоелектричні риби мають невеликі хвостові електричні органи, створювана напруга - десяті долі вольта.

У круглоротих (морська мінога і міксини) є слабкий електричний орган на голові, здатний створювати слабе електричне поле напругою до 1 мілівольта. По зміні цього поля тварини відчують наближення іншого організму або перешкоди.

Органи зору. Очі у більшості риб розташовані з боків голови. Зір у риб монокулярний, тобто кожне око бачить самостійно (поле зору по горизонталі 160-170°, по вертикалі близько 150°). У багатьох риб кришталик виступає з отвору зіниці, що збільшує поле зору. Спереду монокулярний зір кожного ока перекривається, і утворюється бінокулярне (всього 15-30°). Основний недолік монокулярного зору неточна оцінка відстані (рис. 1.10).

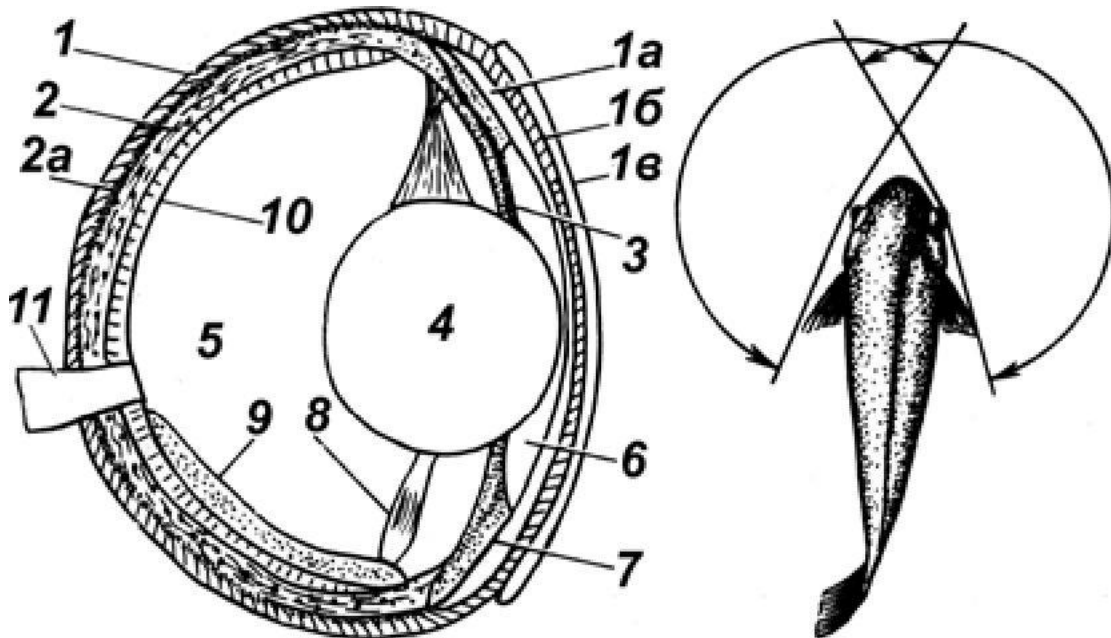


Рисунок 1.10 - Будова ока і поле зору риб

1 - склера; 1а, 1б, 1в - шари рогівки; 2 - судинна оболонка;
2а - пігментний шар судинної оболонки; 3 - радужина; 4 - кришталик; 5 - задня камера; 6 - передня камера; 7 - кільцева зв'язка; 8 - скорочувальний м'яз;
9 - серповидний відросток; 10 - сітківка; 11 - зоровий нерв

У багатьох прісноводних риб зіниця нерухома, деякі види можуть його

звужувати і розширювати (вугор, камбали, звіддар, хрящові). Очі більшості риб не мають повік, у деяких акул є мигальна перетинка, у кефалі і деяких оселедців розвиваються жирові повіки.

Очі риб мають три оболонки:

- 1) склера (зовнішня);
- 2) судинна (середня);
- 3) сітківка, або ретина (внутрішня).

Склера захищає око від механічних ушкоджень, в передній частині ока утворює прозору рогівку сплющеної форми. За допомогою судинної оболонки здійснюється кровопостачання ока. У ділянці, де в око входить зоровий нерв, розташовується характерна для риб судинна залоза. У передній частині ока судинна оболонка переходить у веселкову, таку, що має отвір, - зіниця, в яку видається кришталік.

Сітківка включає:

- 1) пігментний шар (пігментні клітини);
- 2) світлочутливий шар (світлочутливі клітини: палички і колби);
- 3) два шари нервових клітин.

У більшості риб в сітківці є палички і колби. Палички функціонують в темряві і нечутливі до кольору, колби сприймають кольори.

Кришталік у верхній частині підтримується зв'язкою, а в нижній частині він за допомогою особливого м'яза (дзвоник Галлера) прикріплюється до серповидного відростка на дні очного яблука, який є у більшості костистих риб. Кришталік у риб кулястий і своєї форми не змінює. Акомодация (налаштування на різкість) здійснюється не шляхом зміни кривизни кришталіка, а за допомогою м'яза (дзвоник Галлера), який підтягує або видаляє кришталік від сітківки. Кришталік має таку ж щільність, як і вода, внаслідок чого світло, проходячи через нього, не заломлюється і на сітківці виходить чітке зображення.

Залежно від наявності світлочутливих клітин (паличок, колб) риб підрозділяють на:

1) присмеркових (у пігментному шарі мало меланіну, в сітківці є тільки палички);

2) денних (в пігментному шарі багато меланіну, в сітківці палички нечисленні колби великі).

Риби сприймають світлові хвилі в 400-750нм. Майже усі риби (окрім присмеркових і більшість хрящових) мають кольоровий зір і деякі з них можуть змінювати забарвлення тіла.

У риб різна гострота зору. Зазвичай вони бачать предмети на відстані не більше 10-15м. Хрящові риби є найбільш далекозорими, оскільки здатні звужувати і розширювати зіницю ока.

Зі зменшенням освітленості у одних видів розмір очей збільшується, і вони здатні уловлювати слабке світло (глибоководні риби - морський окунь, анчоуси, що світяться), у інших - розмір очей зменшується (мінь, річковий вугор). У ряду глибоководних і печерних риб очі відсутні.

У повітряному середовищі очима риби майже не бачать, у деяких з них для цієї мети в очах є спеціальні пристосування. У риби чотириочки кожне око розділене горизонтальною перегородкою на дві частини. У верхній частині ока кришталик спрощений, а рогівка опукла, що дозволяє бачити у повітряному середовищі.

Орган рівноваги і слуху. Круглороті і риби мають парний орган рівноваги і слуху, який представлений внутрішнім вухом (чи перетинковим лабіринтом) і розташований в слухових капсулах задньої частини черепа. Перетинковий лабіринт складається з двох мішечків:

- 1) верхній овальний;
- 2) нижній круглий.

У хрящових лабіринт розділений на овальний і круглий мішечки не повністю. У багатьох видів від круглого мішечка відходить вирощування (лагена), що є зачатком равлика. Від овального мішечка у взаємно перпендикулярних площинах відходять три півкруглі канали (у міног - 2, у міксин - 1). На одному кінці півкруглих каналів є розширення (ампула). Порожнина лабіринту заповнена ендолімфою. Від лабіринту відходить ендолімфатична протока, яка у костистих риб закінчується сліпо, а у хрящових сполучається із зовнішнім середовищем (рис. 1.11).

Внутрішнє вухо має волоскові клітини, які є закінченнями слухового нерва і розташовані ділянками в ампулах півкруглих каналів, мішечках і лагене. У перетинковому лабіринті є слухові камінчики або отоліти. Вони розташовуються по три з кожного боку: один найбільший, отоліт - в круглому мішечку, другий - в овальному, третій - в лагене. На отолітах добре видно річні кільця, по яких у деяких видів риб визначають вік (корюшка, йорж та ін.).

Верхня частина перетинкового лабіринту (овальний мішечок з півкруглими каналами) виконує функцію органу рівноваги, нижня частина лабіринту сприймає звуки. Будь-яка зміна положення голови викликає рух ендолімфи і отолітів і дратує волоскові клітини.

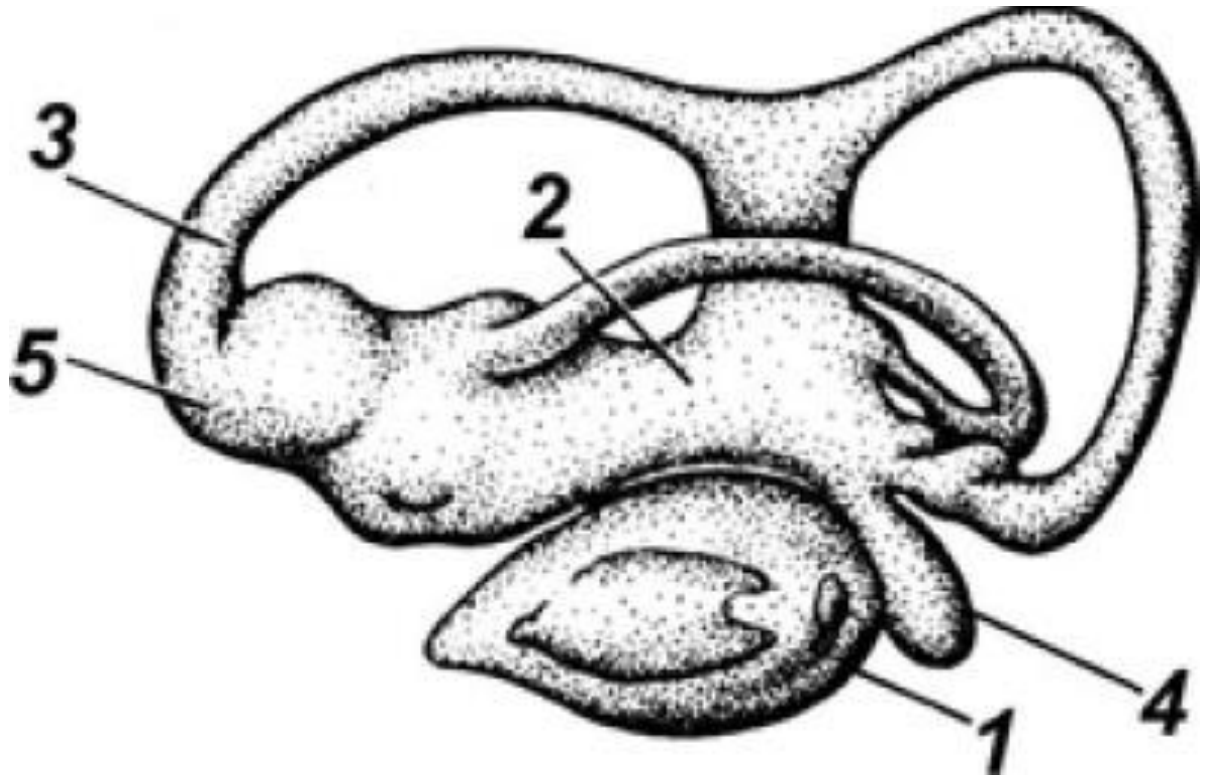


Рисунок 1.11 - Орган рівноваги та слуху
 1 - круглий мішечок; 2 - овальний мішечок; 3 - півкруглі канали; 4 - зачаток равлика; 5 - ампули півкруглих каналів

Риби сприймають у воді звуки в діапазоні від 5Гц до 15кГц, звуки вищих частот (ультразвуки) рибами не сприймаються. Риби сприймають звуки також і за допомогою органів чуття системи бічної лінії. Чутливі клітини внутрішнього вуха і бічної лінії мають схожу будову, іннервуються гілками слухового нерва і відносяться до єдиної акустиколатеральної системи (центр в довгастому мозку). Бічна лінія розширює діапазон хвиль і дозволяє сприймати низькочастотні звукові коливання (5-20Гц), що викликаються землетрусами, хвилями тощо.

Чутливість внутрішнього вуха підвищується у риб з плавальним міхуром, який є резонатором і рефлектором звукових коливань. З'єднання плавального пухиря з внутрішнім вухом здійснюється за допомогою Веберова апарату (у коропових), сліпих виростів плавального пухиря (у оселедцевих, тріскових) або особливих повітряних порожнин. Найбільш чутливими до звуків є риби, що мають Веберів апарат. За допомогою плавального міхура, пов'язаного з внутрішнім вухом риби здатні сприймати звуки низьких і високих частот.

Органи чуття системи бічної лінії. Будова і розташування органів

чуття системи бічної лінії специфічні для кожного виду риб. Система бічної лінії (чи сейсмоденситивна система) включає звичайні і ампулярні органи.

До звичайних органів відносяться невромасти (чи нирки, що відчують), які представляють комплекс чутливих клітин з волосками на кінці. У багатьох риб невромаст утворює драглистий виступ (купулу), куди входять волоски чутливих клітин. Купули легко колишуться під дією струмів води. Невромасти розташовуються на поверхні тіла в поглибленнях. Вони дозволяють рибам орієнтуватися у воді і сприймати звуки низьких частот. Клітини невромастів іннервуються бічною гілкою блукаючого нерва.

У круглоротих органи чуття системи бічної лінії представлені численними дрібними горбками на шкірі, особливо на голові. У кожному горбку є жолобок, на дні якого знаходиться невромаст.

У хрящових риб є невромасти, розташовані у відкритих (у примітивних акул і химер) і закритих каналах (у інших риб); бульбашки Сави (Савишеві бляшки) - невромасти, прикриті видозміненою плакоїдною лускою (у електричних скатів); спіракулярні органи.

У осетрових є невромасти, розташовані в каналах і коротких кісткових трубочках шкіри, і спіракулярний орган.

У більшості костистих риб невромасти знаходяться в замкнених каналах, які тягнуться уздовж тулуба, утворюючи бічну лінію, заходять на голову. Канали бічної лінії і голови заповнені слизом, в їх порожнину виступають купули нирок, що відчують. Із зовнішнім середовищем канали з'єднуються через отвори в лусці.

Ампулярні органи (чи ампули Лоренцини) відносяться до електрорецепторів. Вони розташовані в головному відділі риб, є тільки у пластинозябрових (акули, скати). Ампулярні органи мають вигляд капсул, які занурені в шкіру. Від капсул відходять трубочки що відкриваються отворами на поверхні шкіри. Капсули заповнені желеподібною речовиною, на їх стінках розташовані чуттєві клітини з волосками на вершині. До кожної капсули підходять нервові закінчення.

До органів чуття системи бічної лінії відносяться також електрорецептори, які є майже у всіх електричних риб і у деяких неелектричних костистих. Вони схожі по будові з чутливими клітинами системи бічної лінії, але не мають волоска.

1.5 Серцево-судинна система та кровообіг рибоподібних і риб

Кров. Основними функціями крові є:

1) транспортна (переносить поживні речовини, кисень, продукти обміну, залоз внутрішньої секреції та ін.);

2) захисна (захищає від шкідливих речовин і мікроорганізмів).

Кількість крові у круглоротих коливається від 4 до 5% від загальної маси тіла, у риб - від 1,5 (скат) до 7,3% (ставрида).

Кров риби складається з:

1) плазми (чи кров'яної рідини);

2) формених елементів: еритроцитів (червоних), лейкоцитів (білих) і тромбоцитів (кров'яних пластинок).

Риби в порівнянні з ссавцями мають складнішу морфологічну структуру крові, в кров'яному руслі у риб є формені елементи на усіх фазах їх розвитку оскільки разом із спеціалізованими органами в кровотворенні беруть участь також стінки кровоносних судин.

Еритроцити риб мають еліпсоїдну форму і містять ядро. Їх кількість залежить від статі, віку риб, умов зовнішнього середовища і коливається від 90 тис./мм³ (акула) до 4 млн./мм³ (пеламіда). Еритроцити містять гемоглобін (дихальний пігмент), що переносить кисень від органів дихання до усіх клітин тіла. Вміст гемоглобіну в крові риб залежить від їх рухливості, у швидких видів він вище. Більшість риб мають червону кров, у деяких антарктичних видів кров і зябра безбарвні, кров майже не містить еритроцитів (крижана риба). В умовах низької температури води і високого вмісту в ній кисню дихання цих видів риб здійснюється шляхом дифузії кисню в плазму крові через капіляри шкіри і зябер. Це малорухомі риби, і відсутність гемоглобіну у них компенсується посиленою роботою великого серця і усієї системи кровообігу.

Лейкоцити захищають організм риб від шкідливих речовин і мікроорганізмів. Їх кількість у риб велика і залежить від виду, статі, фізіологічного стану, наявності захворювань та ін. У йоржа їх налічується від 75 до 325 тис./мм³ (у людини їх 6-8 тис. /мм³). Велика кількість лейкоцитів у риб свідчить про високу захисну функцію крові.

Лейкоцити діляться на:

1) зернисті (гранулоцити);

2) незернисті (агранулоцити).

У риб немає загальноприйнятої класифікації лейкоцитів.

Тромбоцити – відносно великі клітини з ядром, у риб численні, беруть участь в згортанні крові.

Таким чином для крові риб характерно:

- наявність ядра в еритроцитах і тромбоцитах;
- порівняно невелика кількість еритроцитів і малий вміст гемоглобіну;
- велика кількість лейкоцитів і тромбоцитів.

Перші дві свідчать про примітивність кровоносної системи риб, третя –

про її високу спеціалізацію.

Кровотворні органи. У кровотворенні риб беруть участь різні спеціалізовані органи і ділянки. У осетрових кровотворення в основному відбувається в лімфоїдному органі, який розташований у дорсальній частині черепа, у костистих риб – за черепом перед нирками (тут формуються усі типи формених елементів крові).

Органами кровотворення у риб також є:

- 1) головна нирка;
- 2) селезінка;
- 3) тимус;
- 4) зябровий апарат;
- 5) слизова оболонка кишечника;
- 6) стінки кровоносних судин;
- 7) перикард у костистих і ендокард у осетрових риб.

Головна нирка у риб не відокремлена від тулубової і складається з лімфоїдної тканини (тут утворюються еритроцити і лімфоцити).

Селезінка у риб має різноманітну форму і розташування. У міног селезінки, що сформувалася, немає, її тканина розташована в оболонці спірального клапана кишковика. У більшості риб селезінка є окремим органом, де утворюються еритроцити, лейкоцити і тромбоцити, а також відбувається руйнування загиблих еритроцитів. Крім того, селезінка виконує захисну функцію (фагоцитоз лейкоцитів) і є депо крові.

Тимус (зобна або вилочкова залоза) розташований в зябровій порожнині. У ньому розрізняють поверхневий, корковий і мозковий шари. У тимусі утворюються лімфоцити, він стимулює також їх утворення в інших органах. Лімфоцити тимуса здатні до продукування антитіл, що беруть участь у виробленні імунітету.

Кровоносна система включає серце і систему кровоносних судин. Серце у риб розташоване поблизу зябер в невеликій навколосерцевій порожнині, у міног – у хрящовій капсулі. Серце у риб двокамерне (одно передсердя і один шлуночок) і включає чотири відділи:

- 1) передсердя (*atrium*);
- 2) шлуночок (*ventriculus cordis*);
- 3) венозний синус або венозна пазуха (*sinus venosus*);
- 4) артеріальний конус (*conus arteriosus*).

Венозний синус є невеликим тонкостінним мішком, в якому скупчується венозна кров. З венозного синуса вона надходить в передсердя, а потім в шлуночок. Усі отвори між відділами серця забезпечені клапанами, що попереджає зворотний потік крові.

У хрящових риб артеріальний конус примикає до шлуночку, стінка

артеріального конуса утворена, як і шлуночку, серцевою поперечносмугастою мускулатурою, а на внутрішній поверхні є система клапанів (рис. 1.12).

У костистих риб і круглоротих замість артеріального конуса є цибулина аорти (*bulbus aortae*), що є розширеною частиною черевної аорти. На відміну від артеріального конуса цибулина аорти складається з гладкої мускулатури і клапанів не має.

Дводишні риби мають складнішу будову серця у зв'язку з розвитком легеневого дихання. Передсердя майже повністю розділене на дві частини перегородкою, що звисає згори. У ліву частину поступає артеріальна кров з легенів, в праву – венозна кров з венозної пазухи, таким чином, в лівій частині серця тече більше артеріальна кров, а в правій – більше венозна.

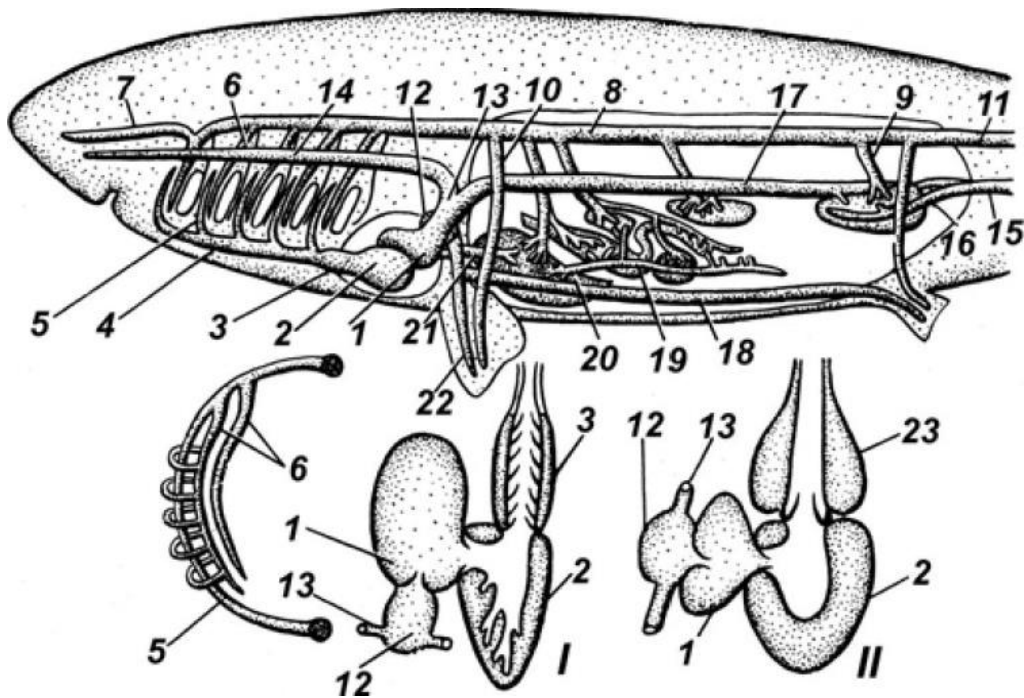


Рисунок 1.12 - Кровоносна система акули, будова серця акул (I) і костистих риб (II)

1 - передсердя; 2 - шлуночок; 3 - артеріальний конус; 4 - черевна аорта; 5 – приносяча зяброва артерія; 6 - виносна зяброва артерія; 7 - сонна артерія; 8 - спинна аорта; 9 - ниркова артерія; 10 - підключична артерія; 11 - хвостова артерія; 12 - венозний синус; 13 - кюверова протока; 14 - передня кардинальна вена; 15 - хвостова вена; 16 - зворотна система нирок; 17 - задня кардинальна вена; 18 - бічна вена; 19 - підкишкова вена; 20 - зворотна вена печінки; 21 - печінкова вена; 22 - підключична вена; 23 - цибулина аорти

Серце круглоротих і риб (за винятком дводишних) містить тільки венозну кров.

Частота скорочень серця специфічна для кожного виду і залежить від віку, фізіологічного стану риби, температури води. У дорослих особин серце скорочується досить повільно – 20-35 раз на хвилину, а у памолоді значно частіше (наприклад, у мальків осетра – до 142 раз на хвилину). При підвищенні температури частота скорочень серця збільшується, а при зниженні зменшується. У багатьох видів в період зимівлі серце скорочується 1-2 рази в хвилину (лящ, сазан). Кров'яний тиск в черевній аорті у хрящових риб коливається в межах 7-45 мм рт.ст., у кісткових риб 18-120 мм рт.ст.

Кровоносна система риб замкнута і включає:

- 1) артерії (судини, що виносять кров з серця);
- 2) вени (судини, що приносять кров до серця).

Артерії і вени розпадаються в органах і тканинах риб на капіляри. У риб (окрім дводишних) є тільки один круг кровообігу (рис. 1.13).

У костистих риб венозна кров з серця через цибулину аорти надходить в черевну аорту (*aorta ventralis*), а з неї по чотирьох приносних зябрових артеріях – в зябра. Окислюючись у зябрах, артеріальна кров потрапляє в корені спинної аорти черепа по чотирьох виносних зябрових артеріях, що змикаючись попереду, утворюють головний круг, від якого в різні частини голови відходять судини. Позаду зябрового відділу корені спинної аорти зливаються і утворюють спинну аорту (*a. dorsalis*), яка проходить в тулубовому відділі під хребтом. Від спинної аорти відгалужуються артерії, що забезпечують артеріальною кров'ю внутрішні органи, м'язи, шкіру. Далі спинна аорта йде в гемальний канал хвостового відділу хребта і називається хвостовою артерією (*a. caudalis*). Усі артерії розпадаються на мережу капілярів, через стінки яких відбувається обмін речовинами між кров'ю і тканинами. З капілярів кров збирається у вени.

Основними венозними судинами є передні і задні кардинальні вени.

З головного відділу венозна кров збирається від верхньої частини голови в передні кардинальні вени (*vena cardinalis anterior*); від нижньої частини голови (в основному від вісцелярного апарату) – в непарну яремну (югулярну) вену (*v. jugularis inferior*); з грудних плавників – в підключичні вени (*v. subclavia*).

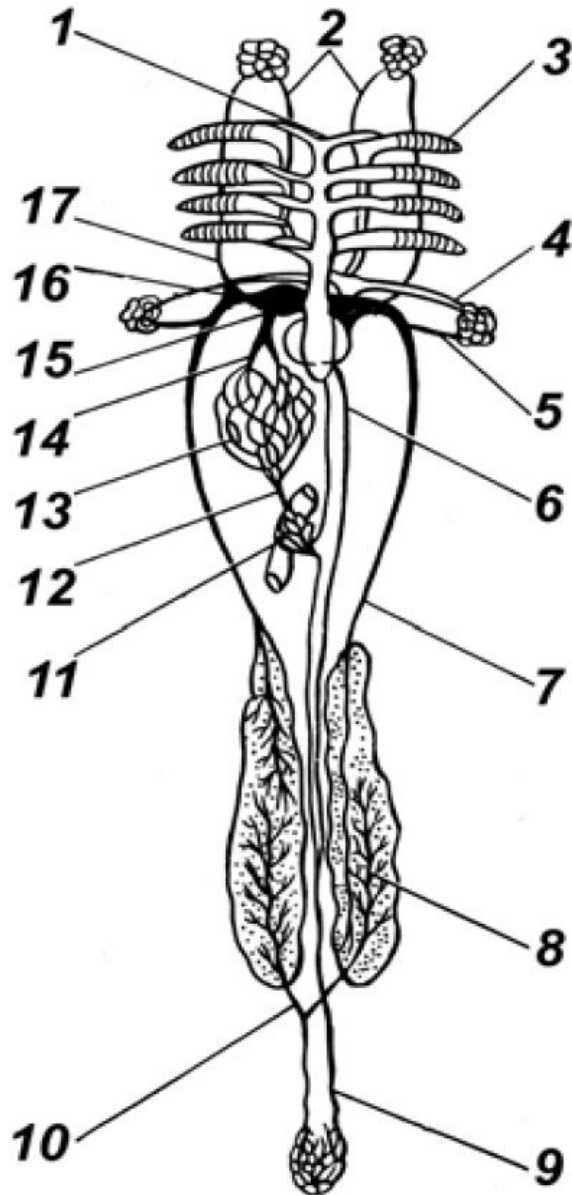


Рисунок 1.13 - Кровоносна система костистих риб

1 - черевна аорта; 2 - сонні артерії; 3 - зяброві артерії; 4 - підключична артерія; 5 - підключична вена; 6 - спинна аорта; 7 - задня кардинальна вена; 8 - судини нирок; 9 - хвостова вена; 10 - зворотна вена нирок; 11 - кровоносні судини кишок; 12 - зворотна вена печінки; 13 - судини печінки; 14 - печінкові вени; 15 - венозна пазуха; 16 - кюверова протока; 17 - передня кардинальна вена

З хвостового відділу венозна кров збирається в хвостову вену (*vena caudalis*), що проходить у гемальному каналі хребта під хвостовою артерією. На рівні заднього краю нирок хвостова вена розділяється на дві зворотні вени

нирок (*v. portae renalis*), які розгалужуються в нирках на мережу капілярів, утворює зворотну систему нирок. Венозні судини, що виходять з нирок, називаються задніми кардинальними венами (*v. cardinalis posterior*). По дорозі до серця вони приймають вени від органів розмноження, стінок тіла. На рівні заднього кінця серця задні кардинальні вени зливаються з передніми і утворюють парні кюверові протоки (*ductus cuvieri*), що несуть кров у венозний синус.

Від травного тракту, травних залоз, селезінки, плавального пухиря кров збирається у ворітну вену печінки (*v. portae hepatis*), яка входить в печінку і, розгалужуючись на мережу капілярів, утворює зворотну систему печінки. З печінки кров збирається в печінкову вену (*v. hepatica*) і впадає безпосередньо у венозний синус.

Таким чином, риби мають дві зворотні системи – нирок і печінки. У костистих риб будова зворотної системи нирок і задніх кардинальних вен неоднакова. Так, у деяких риб в правій нирці ворітна система нирок недорозвинена, і частина крові, минувши ворітну систему відразу проходить в задні кардинальні вени (щука, окунь, тріска).

Риби мають істотні відмінності в схемі кровообігу.

Круглороті мають вісім приносних зябрових артерій і стільки ж виносних. Надзяброва судина непарна, коренів аорти немає. У них відсутні зворотна система нирок і кюверові протоки, немає нижньої яремної вени.

Хрящові риби мають п'ять приносних і десять виносних зябрових артерій. Є підключичні артерії і вени, які забезпечують кровопостачання грудних плавників і плечового поясу, а також бічні вени, що починаються від черевних плавників. Вони проходять по бічних стінках черевної порожнини і в ділянці серця зливаються з підключичними венами. Задні кардинальні вени на рівні грудних плавників утворюють розширення – кардинальні синуси.

У дводишних риб артеріальна кров сконцентрована в лівій половині серця, по черевній артерії переважно надходить в передні приносні зяброві артерії, з яких вона прямує в голову і спинну аорту; венозна кров з правої половини серця переважно проходить в задні приносні зяброві артерії, а потім в легені. При повітряному диханні кров в легенях збагачується киснем і по легеневих венах поступає в ліву частину серця. У дводишних риб окрім легеневих вен є черевна і великі шкірні вени, а замість правої кардинальної утворюється задня порожниста вена.

Лімфатична система риб є незамкнутою. Лімфа є тканинною рідиною, по складу близькою до плазми крові, з формених елементів крові вона містить лише лімфоцити. Лімфатична система пов'язана з кровоносною системою і відіграє велику роль в обміні речовин. Під час циркуляції крові частина плазми, омиваючи клітини тканин, потрапляє в лімфатичні капіляри, а потім

по лімфатичній системі назад в кров.

Лімфатична система складається з лімфатичних капілярів, які переходять в середні і більші лімфатичні судини, по яких лімфа рухається до серця. Лімфатична система, доповнюючи функцію венозної системи, здійснює відтік тканинної рідини.

Найбільш великими лімфатичними судинами у риб є:

1) парні підхребетні (проходять по сторонах спинної аорти від хвоста до голови);

2) парні бічні (проходять під шкірою уздовж бічної лінії).

Через ці і головні судини лімфа виливається в задні кардинальні вени.

У риб також є непарні лімфатичні судини: дорзальна, вентральна, спинальна. У риб немає лімфатичних вузлів, у деяких видів риб під останнім хребцем знаходяться парні лімфатичні серця у вигляді овальних тіл, які проштовхують лімфу до серця. Руху лімфи також сприяють робота тулубової мускулатури і дихальні рухи. У хрящових риб лімфатичні серця і бічні лімфатичні судини відсутні. У круглоротих лімфатична система відособлена від кровоносної системи.

Питання для самоперевірки

1. Будова шкіри та її функції.
2. Які утворення зустрічаються на тілі риб?
3. Що таке фулькри і де вони знаходяться?
4. Які типи луски виділяють у риб?
5. У яких риб збереглась ганоїдна луска?
6. Як росте кісткова луска?
7. Які пігментні клітини зустрічаються у риб, їх функція?
8. Які органи, що світяться у риб ви знаєте? Наведіть приклади.
9. Наведіть приклади риб, які мають отруйні залози, їх функція.
10. Які отруйні залози у риб? Отруйні і отрутні риби.
11. В якій частині тіла лежить печінка міног?
12. Скільки лопатей має печінка хрящових риб?
13. Яким отвором відкривається назовні пряма кишка хрящових риб?
14. Яку форму має пілорична залоза хрящових ганоїдних риб?
15. Як називаються сліпі вирости кишечника костистих риб?
16. Назвіть основні групи м'язів у риб.
17. Які м'язи найбільш розвинути у риб і чому?
18. Яка будова тулубних м'язів?
19. На якій частині тіла риби найбільш складна будова м'язів?

20. Які функції виконують м'язи плавців?
21. Опишіть будову і функцію електричних органів, наведіть приклади.
22. На які частини поділяється внутрішній скелет риби?
23. Із яких дуг складається вісцеральний апарат?
24. Опишіть скелет тулуба.
25. Опишіть скелет черепа.
26. Охарактеризуйте скелет парних і непарних плавців.
27. Який тип з'єднання щелепного апарату з черепною коробкою у кісткових риб?
28. У яких риб (щука, сазан, миньок, окунь) череп платібазального, а у яких тропібазального типу?
29. Чим відрізняються хребці тулубового відділу від хребців хвостового відділу?
30. Які особливості будови хвостового плавця у судака і минька?
31. Опишіть будову непарних і парних плавців кісткових риб.
32. Опишіть особливості будови крові у риб та головні функції.
33. Опишіть особливості кровоносної системи хрящових та дводишних риб.
34. Опишіть особливості кровоносної системи кісткових риб.
35. Назвіть органи кровотворення осетрових.
36. Назвіть відділи серця осетрових.
37. Опишіть схему будови кровоносної системи кісткової риби.
38. У якій частині тіла у риб розташоване серце і з яких відділів воно складається?

2 ПРИСТОСУВАННЯ РИБОПОДІБНИХ І РИБ ДО ІСНУВАННЯ У ВОДНОМУ СЕРЕДОВИЩІ

2.1 Рух рибоподібних і риб

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

Типовим є плавання, що здійснюється переважно за рахунок бічних вигинів тіла й хвоста. Згинання тіла є результатом м'язових скорочень риби. Сильніше згинаються риби з великою кількістю хребців. У деяких хрящових риб їх може бути понад 300 (365 – морська лисиця), у вугра – 117, в оселедців, лососів понад 50. У місяця-риби всього 17 хребців і згинатись її тіло не може. У такій же ситуації перебувають риби, тіло яких захищене в кістковий панцир (кузовки, голка-риба, спиноріг). У цьому випадку вони можуть плавати тільки за рахунок ундулюючого (хвилеподібного) руху плавців (скати, камбала).

У більш-менш нормальних тулубних плавців розрізняють два типи плавання (за допомогою бічних вигинів тіла):

1. *Вугреподібний (змісподібний, ундулюючий)* – хвилеподібно вигинаючись тілом. Це найбільш економічний тип пересування, але швидкості при цьому невеликі (вугор, шабля-риба, в'юн, міноги).

2. *Скомброїдний* – часте хвилеподібне згинання тільки задньої, хвостової частини тіла. Передня частина – розтинач, клин. Основне значення має потужний хвіст, на його частку доводиться до 40% всієї рушійної сили. За його допомогою риба нібито відштовхується від води й просувається вперед. Але за більших швидкостей робота хвостового плавця стає малоефективною. У цьому зв'язку у швидкоплавних риб змінилися кінцеві форми хвостового плавця.

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

Швидкість руху перебуває в певній залежності й від довжини тіла. У зв'язку із цим визначається *коефіцієнт швидкості плавання риб* (K_c) – частка від розподілу абсолютної швидкості (V) плавання риби на корінь квадратний від її довжини (L), тобто ця кількість довжин корпусу риби, які вона пропливає за секунду:

$$K_c = \frac{V}{\sqrt{L}}$$

Залежно від швидкості руху розрізняють наступні групи риб:

- а) дуже швидкоплавні (шабля-риба, тунці, деякі акули) – коефіцієнт швидкості плавання до 70;
- б) швидкоплавні (лосось, скумбрія) – коефіцієнт швидкості плавання до 30-60;
- в) помірно швидкоплавні (кефалі, оселедця, тріску) – коефіцієнт швидкості плавання до 20-30;
- г) нешвидкоплавні (сазан, лящ, плітка) – коефіцієнт швидкості плавання до 10-20;
- д) повільноплавні (бички) – коефіцієнт швидкості плавання до 5-10;
- е) дуже повільноплавні (місяць-риба, кузовок, колючка) – коефіцієнт швидкості плавання менший 5.

Необхідно також враховувати, що риби одного і того ж виду плавають із різною швидкістю, у зв'язку із чим, розрізняють основні кидкову й крейсерську швидкості. Прийнято також максимальні та проміжні швидкості риб.

Кидкову швидкість (burst speed) риби розвивають під час кидків на здобич або в першу секунду втечі від хижака. Так, щука, кидаючись на жертву, за 1 секунду прискорюється до 100 км/год. Тривалість кидкової швидкості вкрай невелика – частка секунди, секунда, після чого "включається" максимальна швидкість ($K_c = 30-70 L/C$).

Максимальна швидкість розвивається рибами під час сильного переляку або втечі від переслідування хижака. Цю швидкість вони витримують недовго, від 20 секунд до декількох хвилин, але після цього зберігають здатність до більш повільного руху.

Крейсерська швидкість (cruising speed) залишається незмінною досить довго (мінімум протягом години). Водночас риба ще здатна робити короткі швидкі ривки ($K_c = 1-4 L/C$). З такою швидкістю здійснюють сезонні міграції прохідні риби (наприклад, лососі). Так, під час міграції атлантичного лосося з Баренцового моря в Біле середня крейсерська швидкість риби в морі досягає 20 км/добу, у ріках – знижується до 8-12 км/добу.

Проміжна швидкість це та з якою рухаються риби обмежений час і їх працездатність, наприклад, можливість здійснення різких кидків, поступово знижується. Така швидкість характерна для риб, які протягом доби розшуковують їжу на різних за умовами ділянках водойми.

Зони можливих швидкостей риб схематично мають наступний вигляд (рис. 2.1).

Найбільш повільними рибами водойм України можна визнати ляща й сазана. За відсутності у дорослих особин природних ворогів їх крейсерська та проміжна швидкість плавання становить 12-14 км/год. Трохи швидше

пересувається окунь – 17 км/год, під час переслідування здобичі його швидкість збільшується до 20 км/год, кидкова швидкість – до 25 км/год. Судак звичайний за жертвою може гнатися, розвиваючи швидкість до 27 км/год, але довго так рухатися не має фізичної можливості (табл. 1).



Рисунок 2.1 - Схема зміни здатності риби плавати на різних швидкостях: t – тривалість плавання; V – швидкість плавання; I – максимально доступна швидкість (за Булаховим В.Л. та ін., 2007 р.)

Таблиця 1 – Швидкості руху деяких видів риби (за Булаховим В.Л. та ін., 2007 р.)

Вид риби	Довжина (вага) риби, см або г	Швидкість, яку розвиває риба, см/с
Щука	16-38 см	148-209
	40-44 см	279 (в разі переляку)
Плітка	20-24 см	122 (в разі переляку)
Краснопірка	22 см	130 (кидок)
	24 см	94 (в разі переляку)
Лящ	–	12,6 (протягом 1 хв)
Плоскирка	1,8-2,6 см (мальок)	33
Судак	39-44 см	60-100 (протягом 1 хв)
		191 (в разі переляку)
Окунь	3-24 см	42 (максимальна)
		126 (в разі переляку)
		165 (у зграї в разі переляку)
Бичок-кругляк	10-15,5 см	100 (максимальна)

Способи руху. Різноманітність умов мешкання риб визначає і способи їх руху. У риб відомі три способи руху – плавання, повзання і політ.

Плавання – основний тип руху, який здійснюється в основному за рахунок бічних вигинів тіла і хвоста. Сильніше за вигинають тіло риби з великим числом хребців. Коротке тіло місяця-риби (всього 17 хребців) згинатися не може. Риби, у яких будова тіла унеможливорює бічні вигини плавають за допомогою хвилеподібних рухів плавників: електричний вугор – анального; місяць-риба і козубенька – хвостового; скати – грудних.

Розрізняють два типи плавання за допомогою бічних вигинів тіла :

1) вугроподібний – у риб при русі хвилеподібно згинається усе тіло. Це найбільш економічний тип руху, швидкість плавання при цьому невелика (мінога, вугор, в'юн).

2) скумбрієвидний – у риб при плаванні велике значення має хвіст, за допомогою якого риба відштовхується від води і просувається вперед на долю якого припадає близько 40% усієї рушійної сили (скумбрія, лосось).

Рух риб у водному середовищі забезпечують такі 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, осетра, головня й багатьох інших пелагічних риб.

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

Відносна невагомість досягається серед риб різними способами.

Хрящові риби вирішили його шляхом нагромадження жиру, переважно в печінці, рідше в інших тканинах. В акул маса печінки досягає 14-25% загальної маси тіла, а в кісткових риб 1-8 відсотків. Важливу роль відіграє й склад жирів, які мають різною "піднімальною силою".

Кісткові риби вирішили питання плавучості за рахунок утворення спеціального гідростатичного органу – плавального міхура, порожній виріст спинної або черевної сторони початкової частини стравоходу.

2. Виникненням під час руху гідродинамічних сил, які зумовлюються формою тіла й деяких його частин: парних і непарних плавців, хвоста тощо.

Таким чином, тіло риби є складною системою гідродинамічних пристосувань, що працюють комплексно, забезпечують плавання та

відповідають життєвим потребам виду.

Крім різних видів плавання багатьом ридам 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 хвоста і вискакує з води, пролітаючи відстань до 200-400 м на висоті 18 м за 15 секунд.

До нетривалого польоту здатні риби роду кілечеревних, у яких в основі грудних плавців особливі м'язи, завдяки яким кілечеревні можуть здійснювати нетривалий політ на 3-5 м, за допомогою помахів плавців. Це риби пересохлих африканських водойм (харацінові).

Багатьом ридам 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 роstrum під час руху з більшими швидкостями струмені води охоплюють голову, утворюючи газову порожнину, наповнену повітрям і парами води, завдяки чому більша частина опору тертя доводиться на повітря, а не на воду.

Велике значення має змащення тіла слизом. Слід зазначити на так званий *ефект Томпса*. Розмір луски і її розподіл по тілу тісно пов'язаний зі ступенем рухливості. У риб з великою частотою биття хвостом наявність луски затрудняє рух і згинання тіла. Зменшення розмірів луски або повне зникнення у хвостовій частині тіла риб, із збереженням корсету з луски лише біля грудних плавців, призводить до згладжування ламінарного потоку. Слід зауважити, що додаткові плавці в задній частині тіла також розбивають вихри.

2.2 Дихання рибоподібних і риб

Риbam властиві два типи дихання: водне (за допомогою зябер і шкіри) і повітряне (за допомогою шкіри, плавального пухиря, кишковика і надз'ябрових органів). Органи дихання риб діляться на: 1) основні (зябра); 2) додаткові (усі інші).

Основні органи дихання. Головною функцією зябер є газообмін (поглинання кисню і виділення вуглекислого газу), вони беруть участь також у водно-сольовому обміні, виділяють аміак і сечовину.

У круглоротих органи дихання представлені зябровими мішками (ентодермального походження), які утворилися в результаті відділення від глотки. У міноги є сім пар зябрових мішків з двома отворами в кожному з них: зовнішнім і внутрішнім, що веде в дихальну трубку і здатним закриватися. Дихальна трубка утворилася в результаті розподілу глотки на дві частини: нижню дихальну і верхню травну. Закінчується трубка сліпо, а від ротової порожнини відокремлена особливим клапаном. У личинки міноги (піскорийки) дихальної трубки немає і внутрішні зяброві отвори відкриваються прямо в глотку. У більшості міксин зовнішні зяброві отвори з кожного боку об'єднуються в загальний канал, який відкривається далі за останній зябровий мішок. Крім того, носовий отвір у міксин сполучається з глоткою. Вода у круглоротих поступає через ротовий отвір в глотку або дихальну трубку (у дорослих міног і міксин), потім в зяброві мішки, звідки виштовхується назовні. При живленні вода засмоктується і виводиться через зовнішні зяброві отвори. У тих, що закопалися в мул міксин вода поступає в зяброві мішки через носовий отвір.

У ембріонів риб дихання здійснюється за рахунок розвиненої мережі кровоносних судин на жовтковому мішку і в плавниковій складці. У міру

розсмоктування жовткового мішка збільшується кількість кровоносних судин на плавникових складках, боках, голові. У личинок деяких риб розвиваються зовнішні зябра – вирости шкіри, забезпечені кровоносними судинами (двоякодихаючі, многопер, в'юн та ін.).

Основними органами дихання дорослих риб є зябра (ектодермального походження).

У більшості хрящових риб є п'ять пар зябрових отворів (у деяких 6-7) і стільки ж зябрових дуг. Зябрової кришки немає, виняток становлять суцільноголові (химери), у яких зяброві щілини прикриті шкірною складкою. У акул зяброві отвори розташовуються з боків голови, у скатів – на нижній поверхні тіла. Кожна жабра хрящових риб складається з:

- 1) зябрової дуги;
- 2) зябрових пелюсток;
- 3) зябрових тичинок.

Від зовнішньої сторони зябрової дуги відходить міжзяброва перегородка, зяброві пелюстки покривають її з двох сторін, при цьому задній край перегородки залишається вільним і прикриває зовнішній зябровий отвір (рис.2.2). Зяброві перегородки підтримуються хрящовими опорними променями. Зяброві тичинки знаходяться на внутрішній поверхні зябрової дуги. Біля основи міжзябрової перегородки розташовуються кровоносні судини: 1) зяброва артерія, що приносить, по якій йде венозна кров; 2) дві виносячі зяброві артерії з артеріальною кров'ю.

Зяброві пелюстки, розташовані на одній стороні перегородки, утворюють полужабру. Таким чином, жабра складається з двох напівзябер, що знаходяться на одній зябровій дузі, а сукупність двох напівзябер, обернених в одну зяброву щілину, утворює зябровий мішок. На перших чотирьох з п'яти зябрових дугах є по два напівзябра, а на останній зябрових пелюсток немає, але в першому зябровому мішку на гідній дузі є ще одна напівзябра. Отже, у хрящових риб є чотири з половиною зябра.

У хрящових риб до органів дихання можуть бути віднесені бризкальця, що є рудиментарною зябровою щілиною. Вони розташовуються позаду очей і сполучаються з ротоглотковою порожниною. На передній стінці бризкалець є клапани, а на задній стінці – несправжня жабра, що забезпечує кров'ю органи зору. Бризкальця є у хрящових і осетрових. У хрящових риб на відміну від кісткових риб зябра не виділяють продукти азотистого обміну і солі.

У акул при диханні вода поступає через ротовий отвір і виходить через зовнішні зяброві щілини. У скатів вода поступає в ротоглоткову порожнину через відкриті клапани бризкалець, а при закритті клапанів виходить назовні через зяброві щілини.

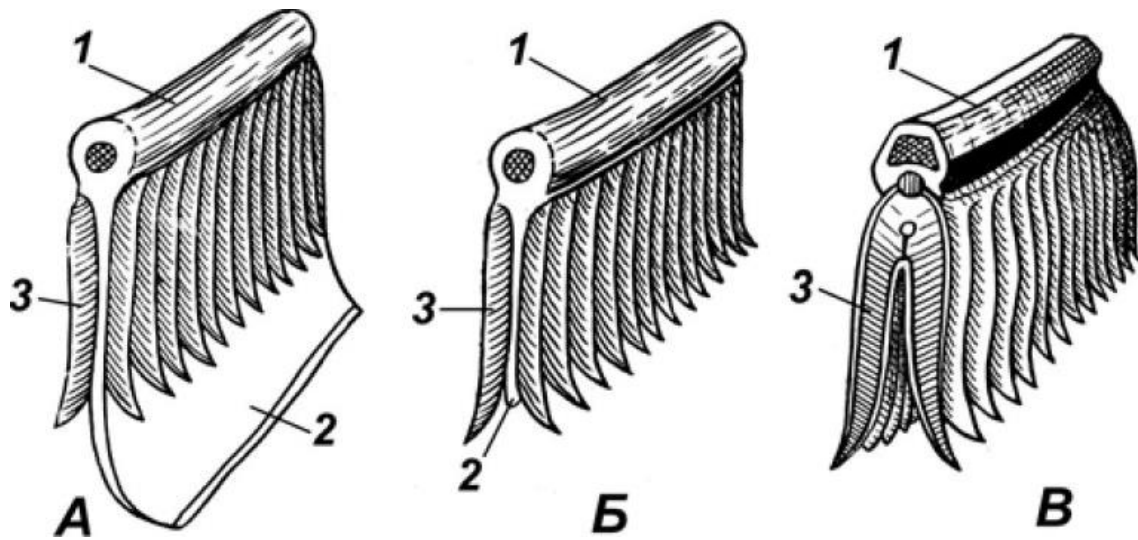


Рисунок 2.2 - Схема зябрового апарата
 А - хрящова риба; Б - хімера; В - костиста риба
 1 - зяброва дуга; 2 - зяброва перегородка; 3 - зяброві пелюстки

Осетрові риби в зябрах мають короткі міжзяброві перегородки. Їх редукція пов'язана з появою зябрової кришки, від якої відходять зяброві перетинки, що прикривають зябра знизу. У осетрових (як і у хрящових риб) є п'ять пар зябрових дуг, на останній зябровій дузі прихованою під шкірою, зябрових пелюсток немає. Передній ряд зябрових пелюсток розташовується на внутрішній поверхні зябрової кришки і утворює напівжабру гідної дуги (оперкулярну жабру). У осетрових, як і у хрящових, є чотири з половиною зябра. На внутрішній поверхні зябрової дуги в два ряди розташовані зяброві тичинки.

У костистих риб є чотири зяброві дуги і стільки ж повних зябер (задня, п'ята, зяброва дуга зябер не несе). Кожна жабра складається з двох напівзябер, але у зв'язку з наявністю розвиненої зябрової кришки міжзяброва перегородка повністю редукується і зяброві пелюстки прикріплюються безпосередньо до зябрової дуги, що збільшує дихальну поверхню зябер. Основу зябра складає кісткова зяброва дуга, на якій розташовуються зяброві пелюстки трикутної форми. Зяброві пелюстки з обох боків покриті зябровими пелюсточками (чи респіраторними складочками), де і відбувається газообмін. Біля основи зябрових пелюсток лежать хлоридні клітини, які виводять солі з організму. По внутрішньому краю зябрової пелюстки проходить підтримувальний хрящовий промінь, уздовж якого тягнеться пелюсткова артерія, а по протилежній стороні - пелюсткова вена. Біля основи зябрових пелюсток проходить та, що приносить і виносить зяброві артерії. На внутрішній поверхні зябрової дуги розташовані зяброві тичинки різних

розмірів і форми.

При зябровому диханні кісткових риб вода через рот поступає в глотку, проходить між зябровими пелюстками, віддає кисень в кров, отримує вуглекислоту і виходить із зябрової порожнини назовні.

Зяброве дихання може бути:

1) активним, вода через ротовий отвір засмоктується в глотку і омиває зяброві пелюстки за рахунок руху зябрових кришок (у усіх риб);

2) пасивним, риби плавають з прочиненими ротом і зябровими кришками а струм води створюється за рахунок руху самої риби (у риб, що мешкають у воді з високим вмістом кисню).

Додаткові органи дихання. В процесі еволюції у кісткових риб, що живуть у водоймах, де існує дефіцит кисню, розвинулися додаткові органи дихання.

Шкірне дихання властиве майже усім рибам. У риб теплих стоячих водойм через шкіру надходить близько 20% споживаного кисню, іноді ця величина може підвищуватися до 80% (короп, карась, лінь, сом). У риб, що мешкають у водоймах з високим вмістом кисню, шкірне дихання не перевищує 10% від загального споживання кисню. Памолодь, як правило, інтенсивніше дихає шкірою, чим дорослі особини.

Деяким видам властиве повітряне дихання, яке здійснюється за допомогою наджаберних органів, що мають різну будову. У верхній частині глотки у багатьох з них розвиваються парні порожнисті камери (надзяброві порожнини), де слизова оболонка утворює численні складки, пронизані кровоносними капілярами (змієголов). У повзунових (лабіринтових) риб складки слизової оболонки підтримуються лабіринтоподібно зігнутими кістковими пластинками, що відходять від першої зябрової дуги (повзун, півники, гурами, макроподи).

У кларієвих сомів від зябрової порожнини відходить непарний деревовидно розгалужений надзябровий орган, розташований згори і ззаду зябер. У мішкозябрових сомів додатковими органами дихання є парні довгі сліпі мішки, які відходять від зябрової порожнини і тягнуться під хребтом до хвоста.

Риби з надзябровими органами пристосувалися до дихання атмосферним киснем і, будучи позбавленими можливості підніматися і заковтувати повітря у поверхні, гинуть від задухи навіть у воді, багатій киснем.

У деяких риб спостерігається кишкове дихання. Внутрішня поверхня частини кишковика у них позбавлена травних залоз і пронизана густою мережею кровоносних капілярів, де відбувається газообмін. Повітря, що заковтується через рот проходить через кишковик і виходить назовні через анальний отвір (в'юн) або виштовхується назад і виходить через рот (тропічні

соми). У ряду тропічних риб для дихання повітрям використовується шлунок або спеціальне сліпе вирощування шлунку, заповнене повітрям.

Плавальний міхур риб також бере участь в газообміні. У дводишних риб він перетворився у своєрідні легені, вони мають комірчасту будову і сполучаються з глоткою. Повітря при диханні поступає в легені через ротове або носові отвори.

Серед двоякодихаючих риб є однолегеневі (рогозуб) і дволегеневі (протоптер, лепідосирен). У однолегеневих легеня розділена на дві частини і добре розвинені зябра, тому вони однаково можуть дихати і легенями, і зябрами. У дволегеневих плавальний міхур парний, зябра недорозвинені. Коли риби знаходяться у воді, легені є додатковими органами дихання, а у висохлих водоймах, коли вони зариваються в ґрунт, легені стають основним органом дихання.

Плавальний міхур є додатковим органом дихання і у деяких інших відкритопухирних риб (багатопер, амія, панцирна щука, харацінові). Він пронизаний густою мережею кровоносних капілярів, а у деяких з'являється осередистість, що збільшує внутрішню поверхню.

2.3 Органи живлення та травлення рибоподібних і риб

Травна система риб представлена травним трактом і травними залозами.

Травний тракт включає:

- 1) ротову порожнину;
- 2) глотку;
- 3) стравохід;
- 4) шлунок;
- 5) кишковик.

Залежно від характеру живлення риб ці відділи значно розрізняються. Круглороті мають ротовий апарат типу, що смоче, він розпочинається з присмоктувальної воронки, на дні якої розташований ротовий отвір. На внутрішній поверхні воронки розташовані рогові зуби. В глибині воронки є потужний язик із зубчиками. За допомогою воронки круглороті присмоктуються до жертви і язиком просвердлюють її тіло. Біля язика є парні слинові залози які виділяють в рану речовини, що перешкоджають згортанню крові і розчинювальні білки. Таким чином, в ротову порожнину поступає частково перетравлена їжа.

Хижі риби мають великий хапальний рот, озброєний зубами. Багато бентосоїдних риб мають усмоктувальний рот у вигляді трубки (коропові, морська голка); планктоноїдні – великий або середній рот з дрібними зубами або без них (сиги, оселедці та ін.); перифітоноїдні – рот у вигляді поперечної

щілини, розташованої на нижній стороні голови, нижня губа покрита роговим чехликом (підуст, храмуля).

У більшості риб в ротовій порожнині на щелепах є зуби, що є видозміненою плакоїдною лускою. Зуб включає:

- 1) вітродентин (зовнішній емалеподібний шар);
- 2) дентин (просочена вапном органічна речовина);
- 3) пульпу (порожнина заповнена сполучною тканиною з нервами і кровоносними судинами).

Зуби, як правило, не мають коренів і у міру зношування замінюються новими. У суцільноголових і двоякодихаючих риб зуби ростуть безперервно; у багатьох мирних видів зубів в ротовій порожнині немає (коропіві).

Зуби можуть знаходитися не лише на щелепах, але і на інших кістках ротової порожнини і навіть на язиці. Хижі риби мають гострі, загнуті назад зуби, які служать для схоплювання і утримування здобичі. У багатьох скатів зуби плоскі. У зубаток передні зуби конічні і призначені для схоплювання здобичі, а бічні і задні сплюснені - для розчавлювання раковин молюсків та ін.

Справжнього язика, що має власну мускулатуру, риби не мають. Його роль виконує непарний елемент під'язикової дуги (копула).

Ротова порожнина риб переходить в глотку, стінки якої пронизані зябровими щілинами, що відкриваються назовні, із зябровими дугами. На внутрішній стороні зябрових дуг розташовуються зяброві тичинки, будова яких залежить від характеру живлення риб. У хижих риб зяброві тичинки нечисленні, короткі і призначені для оберігання зябрових пелюсток і утримування здобичі; у планктофагів – численні, довгі, служать для відціджування харчових організмів (рис. 2.3). Число зябрових тичинок на першій зябровій дузі для деяких видів є систематичною ознакою (сигові).

У деяких риб в дорзальній стінці глотки розвивається особливий надзябровий орган, який служить для концентрації дрібної їжі (товстолобик).

Хижі риби мають: 1) верхньоглоткові зуби (на верхніх елементах зябрових дуг); 2) нижньоглоткові зуби (на п'ятій недорозвиненій зябровій дузі). Глоткові зуби мають вигляд майданчиків, покритих дрібними зубчиками і служать для утримання здобичі.

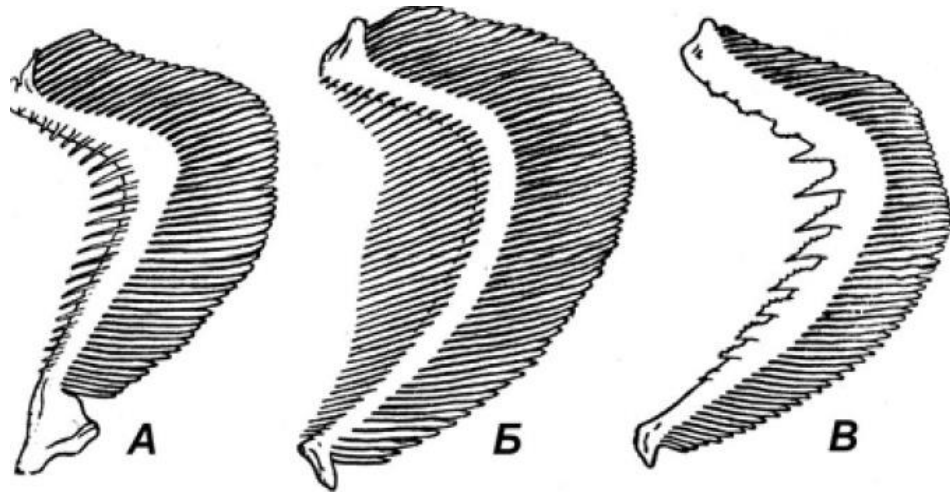


Рисунок 2.3 - Зяброві тичинки планктоноїдних і хижих риб
 А - невський сиг; Б - муксун; В – судак

У корошових риб сильно розвинені нижньоглоткові зуби, які розташовані на п'ятій недорозвиненій зябровій дузі. На верхній стінці глотки у корошових знаходиться тверда рогова освіта – жорно, яке бере участь в перетиранні їжі. Глоткові зуби можуть бути однорядні (лящ, плітка), дворядні (густера, шемає), трирядні (рис. 2.4). Глоткові зуби змінюються щорічно.

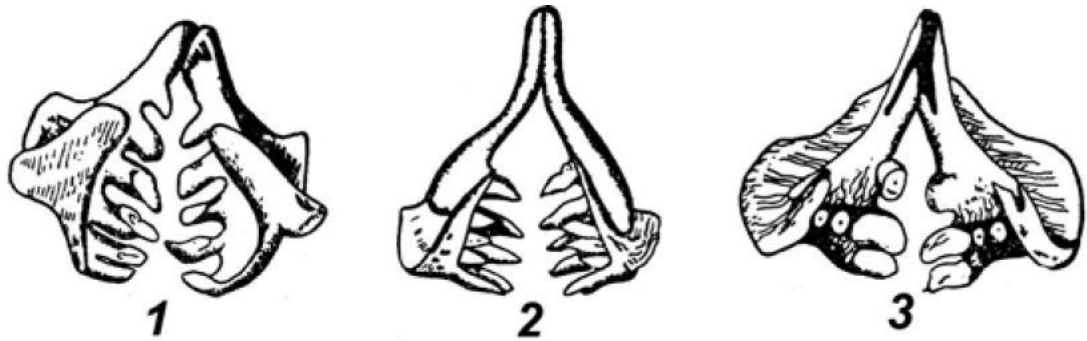


Рисунок 2.4 - Глоткові зуби
 1 – однорядні (плітка); 2 – дворядні (жерех); 3 – трирядні (сазан)

У ротовій і глотковій порожнині риб є залози, слиз яких не містить травних ферментів, але полегшують проковтування їжі.

Глотка переходить у короткий стравохід. У представників загону голкобрюхоподібних стравохід утворює повітряний мішок, який служить для роздмухування тіла.

У більшості риб стравохід переходить в шлунок. Будова і розміри

шлунку пов'язані з характером живлення. Так, щука має шлунок у вигляді трубки, у окуня – сліпого вирощування, деякі риби мають зігнутий шлунок у вигляді букви V (акули, скати, лосось та ін.) який складається з двох відділів: 1) кардіального (переднього); 2) пілоричного (рис. 2.5).

У круглоротих стравохід переходить у кишковик. У деяких риб шлунку немає (коропові, двоякодихаючі, цельноголовіе, морські півні, багато бичків, морський біс). Їжа у них із стравоходу поступає в кишковик, який ділиться на три відділи: передній, середній і задній. У передню частину кишковика впадають протоки печінки і підшлункової залози.

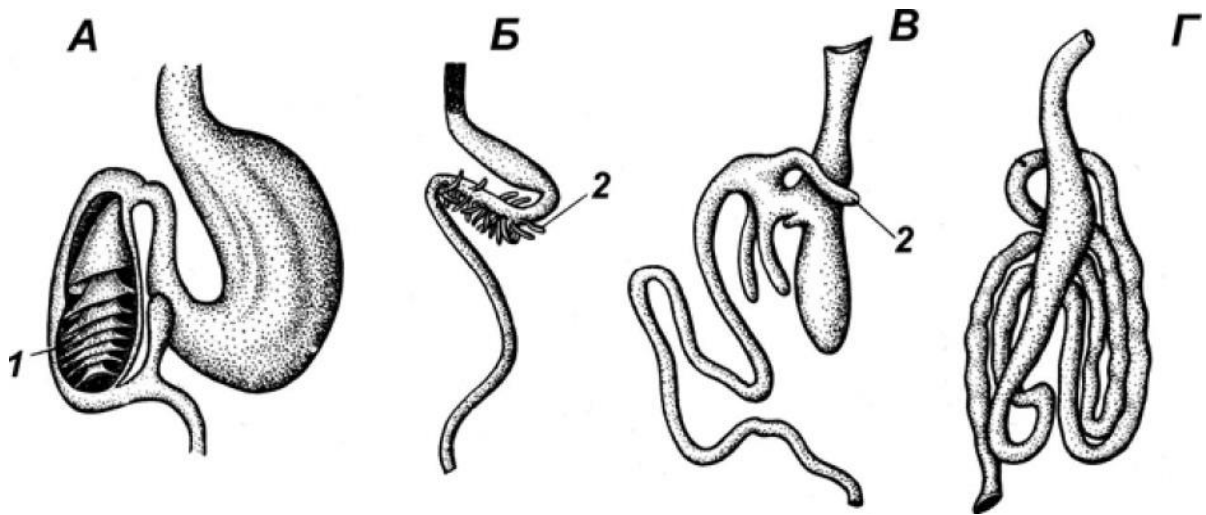


Рисунок 2.5 - Будова кишковика риб
 А - скат; Б - лосось; В - окунь; Г - короп;
 1 - спіральний клапан; 2 - пілоричні придатки

Для збільшення усмоктувальної поверхні кишковик риб має ряд особливостей :

- 1) складчаста внутрішня поверхня;
- 2) спіральний клапан – виріст стінки кишки (у круглоротих, хрящових риб, хрящових і кісткових ганоїдів, дводихних, кистеперих, лососевих);
- 3) пілоричні придатки (оселедцеві, лососеві, скумбрієві, кефалеві); придатки відходять від переднього відділу кишковика, у піщанок – один придаток, у річкового окуня – три, у макрелі – близько 200; у осетрових пілоричні придатки зрослися і утворили пілоричну залозу що відкривається в кишковик; кількість пілоричних придатків у деяких видів є систематичною ознакою (лососеві, кефалеві);

4) збільшення довжини кишковика; довжина пов'язана з калорійністю їжі; у хижих риб – короткий кишковик, у товстолобика що живиться

фітопланктоном, довжина кишкового в 16 разів більше довжини тіла.

Кишкови́к закінчується анальним отвором, який зазвичай розташований в задній частині тулуба попереду статевого і сечового отворів. У хрящових і двоякодихаючих риб зберігається клоака.

Травні залози. У передній відділ кишкового впадають протоки двох травних залоз: печінки і підшлункової залози.

Хрящові риби мають велику тридольну печінку (10-20% маси тіла). У костистих риб печінка може складатися з однієї, двох або трьох доль. Печінка виробляє жовч, яка емульгує жири і посилює перистальтику кишкового. У печінці відбувається також знешкодження отруйних речовин, що поступають з кишкового, здійснюється синтез білків і вуглеводів, накопичуються глікоген, жир, вітаміни (акули, тріскові).

Хрящові і великі осетрові риби мають відособлену підшлункову залозу. У багатьох риб тканина підшлункової залози знаходиться в печінці і називається гепатопанкреасом (коропові), у деяких риб вона розташована поблизу жовчного міхура і його проток, селезінки у кишковому мезентерії. Підшлункова залоза виділяє в кишкови́к ферменти, що переварюють жири, білки і вуглеводи. Островкові клітини (ендокринні) виробляють гормон інсулін, що регулює рівень цукру в крові.

Вважають, що пілоричні придатки разом зі збільшенням усмоктувальної поверхні несуть ферментативну функцію. Окрім власних травних ферментів у рослиноїдних видів риб в травленні беруть участь ферменти що виділяються мікроорганізмами (симбіотичне травлення), що постійно живуть в кишковому.

2.4 Виділення та водно-сольовий обмін рибоподібних і риб

Видільна система риб служить для виведення з організму продуктів обміну і забезпечення його водно-сольового складу. Вона включає:

1) основні органи (парні тулубові нирки з їх вивідними протоками - сечоводами);

2) додаткові органи (шкіра, зябра і кишкови́к).

У хребетних тварин в процесі еволюції сформувалися три типи нирок:

1) передни́рка або головна (пронефрос);

2) тулубова або первинна (мезонефрос);

3) тазова або вторинна (метанефрос).

Передни́рка розвивається в ембріогенезі у нижчих хребетних тварин (круглороті, риби, земноводні). У дорослому стані у них функціонує тулубова (чи первинна) нирка. У вищих хребетних (амніот) в ембріогенезі функціонує тулубова нирка, а у дорослих - тазова (чи вторинна).

Переднирка (чи головна нирка) закладається в передній частині порожнини тіла у вигляді 6-7 видільних каналців і складається з миготливих воронок з каналцями (нефростом), які одним кінцем (воронкою) відкриваються в порожнину тіла, а іншим кінцем (каналцем) - у вивідну протоку (сечовід). До верхньої частини воронки примикає клубочок кровоносних капілярів. Продукти розпаду потрапляють в канали переднирки з ціломічної рідини через миготливі воронки, а з крові - шляхом фільтрації через судинні клубочки. У круглоротих і риб головна нирка функціонує на ранніх стадіях розвитку. У деяких риб вона зберігається у вигляді 2-3 каналців в дорослому стані (бички, атерина, бельдюга), у більшості риб вона перетворюється в лімфоїдний орган, що бере участь в кровотворенні.

У дорослих круглоротих і риб позаду переднирки розвиваються тулубові мезонефричні нирки, які є стрічкоподібними тяжами темно-червоного кольору і розташовуються нижче хребта майже уздовж усієї порожнини тіла.

Основну масу тулубової нирки заповнюють нефрони. Нефрон складається з:

1) мальпігієва тільця (клубочок капілярних судин, поміщений у боуменову капсулу);

2) видільні каналці.

Сечові (видільні) каналці відходять від капсул об'єднуються у більші та впадають в сечоводи.

У більшості риб миготливих воронок в нирках немає, вони зберігаються у деяких хрящових, а також у осетрових і амій.

У нирках виділяють три відділи: передній, середній і задній, які у різних риб мають різну форму. В усіх риб передній відділ представляє переднирка (головна нирка). У багатьох видів риб деякі відділи правої і лівої нирок зливаються.

Продукти обміну речовин доставляються в нирки з кров'ю. Нирки отримують артеріальну кров з ниркових артерій; венозну кров - по зворотних венах з хвостового відділу. Артеріальна кров по ниркових артеріях надходить до судинних клубочків де фільтрується й утворюється первинна сеча. Кровоносні судини, що виходять з судинних клубочків, разом з судинами ворітної системи нирок обплітають видільні каналці, збираються разом і утворюють задні кардинальні вени. У середній частині видільних каналців відбувається зворотне всмоктування корисних для організму речовин (цукру, вітаміни, амінокислоти, вода) і утворюється вторинна, або остаточна, сеча. У хрящових риб основним компонентом сечі є сечовина у костистих - аміак (аміак набагато токсичніший за сечовину). Двоякодихаючі риби, що впадають у заціпеніння при висиханні водойм, в активному стані виділяють аміак, а у заціпенінні - сечовину, яка накопичується в організмі, але після пробудження

виводиться.

Вивідною протокою головної нирки є пронефричний канал, який при розвитку тулубової нирки розділяється на два канали: вольфів і мюлерів. У самиць хрящових риб мюлерів канал виконує функцію яйцепроводу, у самців він атрофується. Вольфів канал у круглоротих, костистих і самиць хрящових риб виконує функцію сечоводу.

У самців хрящових риб на ранніх стадіях розвитку вольфів канал виконує одночасно функції сечоводу і сім'япроводу. У дорослих хрящових утворюється самостійний сечовід, що відкривається в сечостатевої синус і потім у клоаку, вольфів канал у них стає сім'япроводом.

У костистих риб клоаки немає (за винятком дводишних), видільна і статеві системи повністю розділені. Сечоводи (вольфові канали) у них при виході з нирок об'єднуються в непарну протоку, яка в задній частині черевної порожнини утворює сечовий міхур. Сечовий міхур відкривається назовні сечовим отвором позаду анального (у дводишних в клоаку).

Виділення продуктів розпаду тісно пов'язане з водно-сольовим обміном риб. У морських і прісноводних риб ці процеси протікають по-різному.

Морські хрящові риби живуть в ізотонічному середовищі (тобто осмотичний тиск крові і тканинних рідин дорівнює тиску довкілля). У них ізотонічність внутрішнього і зовнішнього середовища забезпечується за рахунок утримання в крові та тканинних рідинах сечовини і солей (концентрація сечовини в крові у них досягає 2,6%). Через нирки назовні у них виводяться лише надлишки сечовини, солей і води, кількість сечі, що виділяється, невелика (2-50 мл на 1 кг маси тіла на добу). У морських хрящових риб для виведення надлишку солей сформувалася особлива ректальна залоза, що відкривається в пряму кишку.

Усі прісноводні риби живуть в гіпотонічному середовищі (тобто осмотичний тиск крові і тканинних рідин вищий, ніж в довкіллі), тому вода постійно проникає в організм через шкіру, зябра, з їжею. Щоб уникнути обводнення прісноводні риби мають добре розвинений фільтраційний апарат нирок, що дозволяє їм виділяти велику кількість сечі (50-300 л на 1 кг маси тіла на добу). Втрата солей з сечею компенсується активною їх реабсорбцією в ниркових каналцях і поглинанням солей зябрами з води, частина солей надходить з їжею (рис. 2.6).

Морські костисті риби живуть в гіпертонічному середовищі (тобто осмотичний тиск крові і тканинних рідин нижчий, ніж в довкіллі), тому вода виходить з організму через шкіру, зябра, з сечею і фекаліями. Щоб уникнути висушення вони п'ють солону воду (від 40 до 200 мл на 1 кг маси на добу), яка з кишечника всмоктується в кров. Надлишок солей з кишечника видаляється з каловими масами, а також виводиться секреторними

(хлоридними) клітинами зябрового апарату. У морських костистих риб зменшується число клубочків в нирках, а у деяких риб вони зникають зовсім (морська голка, морський біс). Таким чином, нирки виводять невелику кількість сечі (0,5-20 мл на 1 кг маси тіла на добу).

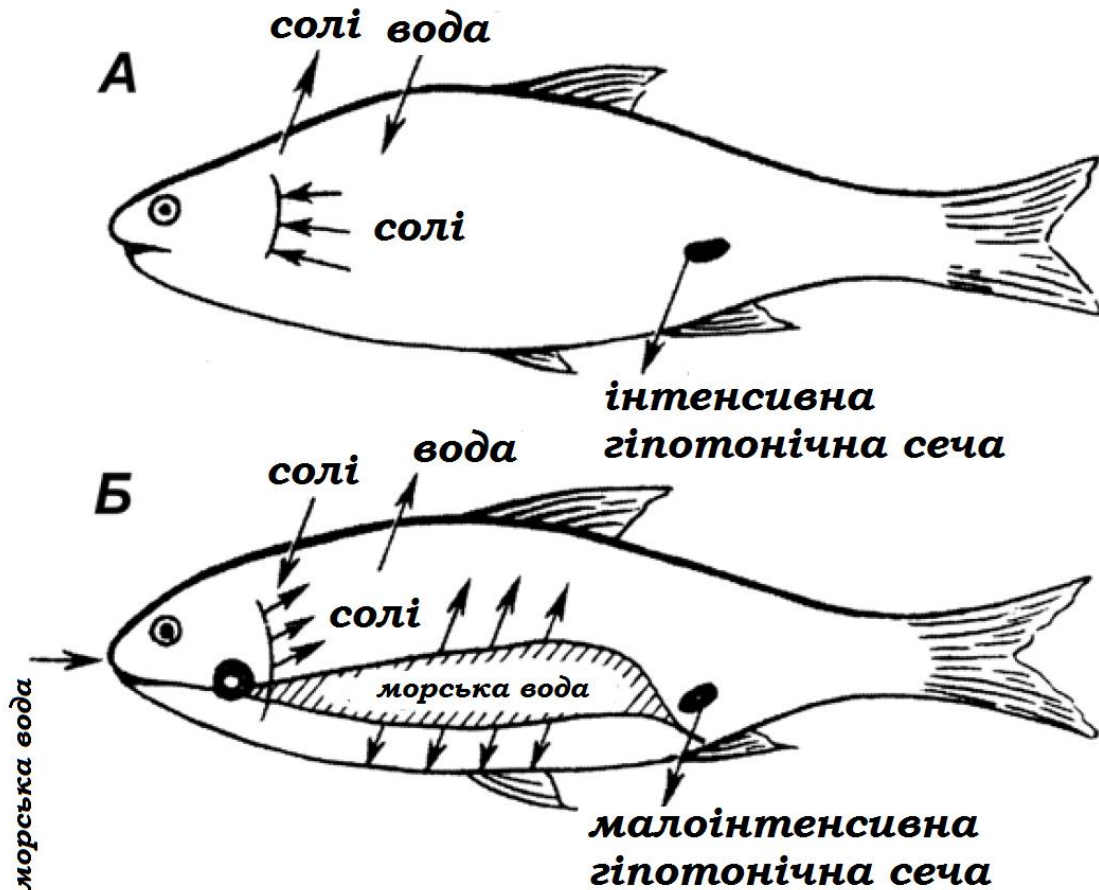


Рисунок 2.6 - Водно-сольовий обмін костистих риб
А - прісноводні риби; Б - морські костисті риби

Прохідні риби при переході з одного середовища в інше можуть змінювати спосіб осморегуляції: в морському середовищі вона здійснюється як у морських риб, а в прісній – як у прісноводних. Такі адаптації до водно-сольового обміну дозволили костистим риbam широко освоїти прісні і солоні водойми.

2.5 Органи відтворення рибоподібних і риб

Система відтворення риб представлена статевими залозами або гонадами (у самців - насінник, у самиць - яєчник) і вивідними протоками.

Круглороті мають примітивну систему відтворення. Вони усі роздільностатеві, мають непарні гонади часточкової будови. Вивідні протоки у них відсутні і зрілі статеві продукти через розриви стінок гонади потрапляють спочатку в порожнину тіла, а потім через статеві пори надходять до сечостатевого синусу і виводяться назовні. Запліднення у круглоротих зовнішнє.

Хрящові мають складну систему відтворення, їм властиве внутрішнє запліднення, яйцеживородження, а у деяких живонародження.

Самці хрящових риб мають парні насінники, від них відходять сім'явивідні канали, які, пройшовши через передню частину нирок, потрапляють у вольфові канали. Передня частина нирок видільної функції не несе і перетворюється на придаток насінника. Вольфові канали на ранніх етапах розвитку виконують роль сечоводів і сім'япроводів, у дорослих риб, коли з'являються відособлені сечоводи, тільки роль сім'япроводів. У задній частині сім'япроводу у статевозрілих самців утворюється розширення - насінна бульбашка. Сім'япроводи правої і лівої сторони відкриваються в порожнину сечостатевого сосочка. Поряд з ними туди ж відкриваються отвори тонкостінних порожнистих виростів - насінних мішків (залишки мюлерових каналів). Сечостатевий сосочок відкривається в порожнину клоаки. Формування чоловічих статевих клітин відбувається в каналцях насінника. Недозрілі сперматозоїди по сім'явивідних каналцях потрапляють в передню частину нирки (придаток насінника) і в його каналцях дозрівають. Зрілі сперматозоїди, пройшовши по сім'япроводу, скупчуються в насінних бульбашках і насінних мішках. Під час запліднення стінки насінних бульбашок і насінних мішків скорочуються, і сперматозоїди викидаються в клоаку самця а потім за допомогою птеригоподій (копулятивних органів) вводяться в клоаку самиці (внутрішнє запліднення).

Самиці хрящових риб (а також осетрових, дводишних та деяких костистих) мають парні яєчники, які у них відособлені від яйцепроводів. Роль яйцепроводів у хрящових виконують мюлерові канали. Парні яйцепроводи відкриваються в порожнину тіла непарною воронкою. Дозріле яйце через розрив стінки фолікула випадає в порожнину тіла і через воронку в яйцепровід, де і відбувається його запліднення. У яйцепровадах розташовуються скорлупові залози, де яйце спочатку покривається драглистою білковою оболонкою, а потім щільною рогоподібною оболонкою, що часто має вирости і джгути. У задній частині яйцепроводи мають особливі розширення - матки, що відкриваються разом з сечовим сосочком в клоаку.

У осетрових риб сечостатева система займає проміжне положення між хрящовими і костистими рибами. У них (як і у дводишних риб) зберігаються яйцепроводи з воронками. Обидва яйцепроводи зливаються разом і

відкриваються одним отвором назовні позаду анального. Клоаки немає. Запліднення зовнішнє. Від насінників відходять насінні каналці, які, як і у хрящових, пройшовши через передню частину нирок, потрапляють в загальні вивідні протоки (вольфові канали), що являються одночасно і сечоводами. Крім того у самців осетрових зберігаються рудименти яйцепроводів з воронками, які сполучаються із загальною вивідною протокою.

Костистим риbam властивий повний розподіл статевої і видільної систем. Вольфові канали виконують роль сечоводів, мюлерові канали повністю зредуковані. Більшість риб мають парні статеві залози. Статевими протоками служать особливі короткі канали, що є задньою подовженою частиною гонад.

У самців насінники складаються з системи насінних каналців, що відходять від його стінок і впадають в загальну вивідну протоку. Канальці насінника відкриваються в семяпровод, в нижній частині якого іноді утворюється розширення - насінна бульбашка. Семяпроводи обох насінників відкриваються назовні загальним статевим або сечостатевим отвором.

Залежно від форми насінника і розташування вивідної протоки розрізняють насінники:

1) циприноїдного типу (чи ацинозні насінники); поперечний зріз насінника округлий або овальний; насінні каналці сильно галузяться і відкриваються у вивідну протоку, що проходить уздовж його верхньої частини; ділянки насінних каналців нагадують ампули, бульбашки (коропові, осетрові, лососеві, оселедцеві, сомові, щучі);

2) перкоїдного типу (чи радіальні насінники); на поперечному зрізі мають форму трикутника; насінні каналці розташовуються радіально і майже не галузяться; вивідна протока знаходиться з верхнього боку насінника і глибоко занурена в його товщу (окуневі).

У самиць яєчники мають внутрішню порожнину, в яку звішуються яйцеродні пластинки. У більшості костистих риб оболонка яєчника продовжується у вигляді короткої протоки - яйцепроводу в сечостатевий синус або в самостійний статевий отвір (яєчник закритого типу). У деяких видів (лососеві, в'юни, муренові) яйцепроводів немає, яйця випадають в порожнину тіла і через статевий отвір виходять назовні (яєчник незамкнутий - відкритого типу).

Запліднення у більшості кісткових риб зовнішнє, у небагатьох видів внутрішнє. При внутрішньому заплідненні самець вводить сім'я в статеві шляхи самиці за допомогою спеціальних злягальних органів: генітального сосочка (бички-головачі); гоноподія - зміненої ділянки анального плавника (гамбузія); приапія - округлого органу, скелет якого утворений елементами плечового і тазового поясів (неостетус).

Більшість видів кісткових риб роздільностатева. Проте є виключення - у

кам'яних окунів і морських карасів відмічений нормальний гермафродитизм: кожна особина має і чоловічу, і жіночу статеві залози, що зазвичай дозрівають по черзі, що запобігає самоzapлiдненню. У деяких губанових риб обидві залози можуть функціонувати паралельно, що супроводжується швидким перетворенням особини з самця в самицю і назад (морський юнкер).

Риби розмножуються статевим шляхом. У окремих випадках у риб зустрічається:

1. Партеногенез (розвиток ікри без запліднення), розвиток ікри доходить тільки до стадії дроблення (оселедці, осетрові, лососеві коропові) і лише у виняткових випадках до личинки, що доживає до розсмоктування жовткового мішка (минь, салака). У більшості випадків такий розвиток не призводить до отримання життєздатної памолоді, але у іссиккульського чебачка при партеногенетичному розвитку ікри спостерігається нормальне потомство. У лососей незапліднені ікринки, які опинившись в нерестовому горбі разом із заплідненими, нерідко розвиваються партеногенетично. В результаті вони не загнивають і уся кладка яєць не гине.

2. Гіногенез (народження самиць), сперматозоїди близьких видів риб проникають в яйце і стимулюють його розвиток проте запліднення при цьому не відбувається. В результаті такого розмноження в потомстві спостерігаються одні самиці. У Середній Азії, Західному Сибіру і Європі зустрічаються популяції срібного карася, у водоймах Мексики - молінезії (загін карпозубоподібні), що включають практично одних самок.

Риби, як правило, одностатеві, але серед них зустрічаються і гермафродити. Серед костистих риб до гермафродитів відноситься кам'яний окунь, у якого в гонадах розвиваються ікра і сперматозоїди, але дозрівання їх зазвичай відбувається по черзі, і червоний пагелл, у якого впродовж життя відбувається зміна (реверсія) статі: у молодих особин гонади функціонують як яєчники, у більше старших - як насінники. Зрідка гермафродитизм зустрічається у оселедцевих, лососевих, коропових, окуневих риб.

У риб запліднення буває:

- 1) зовнішнє (у більшості риб);
- 2) внутрішнє (у хрящових риб, у деяких костистих - морський окунь, бельдюга; багатьох карпозубоподібних - гамбузія, гуппі, мечоносці та ін.).

Риб розділяють на:

- 1) яйцеродних, що відкладають яйця в зовнішнє середовище (більшість видів);
- 2) яйцеживородних, народжуючих мальків. Запліднені яйця затримуються в задніх відділах яйцепроводів і розвиваються там до виходу молоді (більшість хрящових риб - катран біла акула, лисяча акула, пилонос); у деяких видів, наприклад, у ската-хвостокла, стінки задніх відділів

яйцепроводів ("матки") мають навіть особливі вирости, по яких через бризкальця в ротову порожнину ембріонів поступає поживна рідина;

3) живородних - у риб в задніх відділах яйцепроводів ("матці") утворюється щось схоже з плацентою ссавців, а ембріон отримує поживні речовини з кров'ю матері (блакитна акула, кунья акула та ін.).

Пристає значення живонародження і яйцеживородження риб полягає в тому, що при внутрішньоутробному розвитку забезпечується велика виживаність памолоді.

Залежно від характеру розмноження риб розділяють на:

1) моноциклічних - риби після одноразового ікрометання гинуть (річковий вугор, тихоокеанські лососі, річкова мінога, байкальська голомянка);

2) поліциклічних - риби розмножуються впродовж життя по декілька разів (більшість риб).

Вік настання статевої зрілості у риб значно коливається - від 1-2 місяців (гамбузія) до 15-30 років (осетрові). Раніше дозрівають риби з коротким життєвим циклом (тюлька, снеток і деякі бички - у віці 1 року), риби з тривалим життєвим циклом стають статевозрілими значно пізніше (атлантична тріска - в 7-10 років, морський окунь - в 12-15 років тощо).

Вік статевого дозрівання риб залежить від видової приналежності, умов мешкання риби, в першу чергу від умов відгодівлі. Настання статевої зрілості у риб відбувається при досягненні певної довжини. Як правило, чим краще живиться риба, тим швидше вона росте а отже, швидше дозріває. Самці зазвичай дозрівають раніше самиць.

На швидкість дозрівання роблять вплив і кліматичні умови. Так, у ляща статева зрілість настає в Аральському морі в 3-4 роки, в Північному Каспії в 3-6, на Середній Волзі в 6-7, в Ладозькому озері в 8-9 років.

Вік настання статевої зрілості має важливе значення для визначення розміру вилову риби і оцінки сировинних ресурсів. У короткоциклічних риб, що дозрівають на 2-3 році життя (кільки, шпроти, сардини та ін.) допустиме промислове вилучення з популяції може скласти 40-60%, у довгоживучих риб це вилучення має бути значно менше (5-20%).

Статевий диморфізм. У більшості риб статевий диморфізм (вторинні статеві ознаки) не проявляється, самиць і самців зовні важко відрізнити. У деяких видів вторинні статеві ознаки яскраво виражені: самиці більші за самців, самцям властиві яскравіше забарвлення, подовжені плавники та ін. Самці полярної камбали мають ктеноїдну луску, самиці - циклоїдну. У самців хрящових риб є злягальні органи (птеригоподии), у самиць їх немає; у самців ліня на відміну від самиць потовщений перший промінь черевних плавників тощо.

У деяких риб в переднерестовий період під впливом статевих гормонів з'являється шлюбний наряд, який зникає після нересту. У багатьох корошових, сігових риб на голові і тілі самців розвиваються рогові утворення білого кольору - "перлинний висип"; самці бичка-кругляка до часу нересту стають повністю чорними; черевце самця колюшки з сріблястого стає яскраво-червоним. У тихоокеанських і атлантичних лососів під час нересту сріблясте забарвлення темніє, на тілі з'являються чорні, малинові плями спостерігаються значні морфологічні зміни (щелепи подовжуються і загинаються, спостерігаються зміни черепного скелета, у горбуші зростає горб).

Співвідношення статей. Співвідношення статей є пристосовною властивістю риб і спрямовано на забезпечення успішного відтворення. У більшості риб воно близьке 1:1.

Співвідношення статей у риб може мінятися під впливом різних чинників. У групі значний розвиток сапролегнії іноді супроводжується перетворенням більшої частини самиць, що вижили, на самців. Дія високої температури на мальків зеленого мечоносця призводить до переважання самців.

Гормональні препарати також можуть сприяти зміні нормальних співвідношень статей у риб. У рибництві при розведенні товарної риби може мати місце спрямована зміна статі шляхом введення в корм стероїдних гормонів (веселкова форель).

Серед риб розрізняють:

- 1) моногамів - з однією самицею зазвичай нереститься один самець (сьомга);
- 2) полігамів - на одну самицю доводиться 3-4 і більше самців (сазан) або один самець забезпечує запліднення ікри декількох самиць (колюшка).

Терміни розмноження і особливості ікрометання. Залежно від термінів розмноження розрізняють риб:

- 1) весінньонерестуючих (щука, окунь, харіус);
- 2) літньонерестуючих (сазан, осетер, хамса);
- 3) осінньо-зимовонерестуючих (сьомга, тихоокеанські лососі, сиги, минь, навага).

Терміни розмноження кожного виду, а також терміни викльову личинок і розвитку памолоді пов'язані із забезпеченістю їх їжею. Так, щука розмножується відразу після танення льоду - значно раніше за корошових риб що дозволяє їй памолоді досягти довжини 5-6см і повністю перейти на живлення личинками корошових риб.

Терміни розмноження одного і того ж виду можуть бути різними. За тривалістю періоду ікрометання виділяють 2 групи риб :

1) з одноразовим нерестом - уся ікра дозріває одночасно (щука, сиг, лосось);

2) з порційним ікрометанням - ікра дозріває і виметається порціями впродовж тривалого часу (хамса, уклейка каспійські оселедці, сом та ін.).

У колюшки процес ікрометання вимірюється декількома секундами, у вобли і окуня - годинами, у сазана і ляща - цілодобово. Тріска, що метає за нерестовий сезон 3-4 порції ікри, проводить на нерестовищі 1,5-2 місяці, султанка - 3 місяці.

Нерідко у одного і того ж виду в одній водоймі спостерігається одноразове, а в іншому порційне ікрометання. Так, у ляща в Аральському морі спостерігається порційне ікрометання, а у північних водоймах (Онежське озеро та ін.) він метає ікру одноразово.

Порційне ікрометання є пристосуванням виду до дії чинників середовища і сприяє збільшенню плодючості, більшій виживаності ікри і личинок, кращому живленню памолоді завдяки рівномірному використанню кормової бази.

Шкала, коефіцієнт і індекс зрілості. Для оцінки ступеню зрілості статевих продуктів у риб застосовуються шкали зрілості, з яких найбільш поширеною для поліциклічних риб з одноразовим ікрометанням є шестибальна шкала:

I стадія - ювенальна (juvenales), статевонезрілі риби. Статеві клітини яєчників простим оком не видно, і стать візуально не визначається. Яєчники і насінники мають вигляд тонких прозорих тяжей жовтуватого або рожеуватого кольору.

II стадія - дозріваючі особини або особини із статевими продуктами, що розвиваються, після ікрометання. Ікринки дуже дрібні і видні тільки під лупою. Яєчники прозорі і безбарвні, уздовж них проходить велика кровоносна судина. Насінники збільшуються в розмірах втрачають прозорість і мають вигляд округлих тяжів сіруватого або блідо-рожевого кольору.

III стадія - особини, у яких статеві залози далекі від зрілості, але порівняно добре розвинені. Яєчники заповнюють від 1/3 до 1/2 усієї черевної порожнини, наповнені непрозорими ікринками, ясно помітними неозброєним оком. Насінники щільні, пружні. При натисканні з насінників не можна виділити рідких молочок. Колір їх - від рожеувато-сірого до жовтуватобілого.

IV стадія - особини, у яких статеві залози майже досягли повного розвитку. Яєчники і насінники мають найбільшу величину і заповнюють до 2/3 усієї черевної порожнини. Ікринки округлі, прозорі і при натисканні витікають. Насінники м'які білого кольору наповнені рідкими молочками, при натисканні витікають.

V стадія – особини, які мають текучість. Ікра і молочка настільки зрілі, що вільно витікають при легкому натисканні на черевце.

VI стадія - особини, що віднерестилися. Статеві продукти виметані повністю. Гонади у вигляді спадаючих мішків. У яєчниках можуть спостерігатися ікринки, що залишилися, в насінниках - залишки сперми. Яєчники і насінники запалені, темно-червоного кольору. Через деякий час після розмноження яєчники і насінники переходять в II стадію зрілості.

У риб з порційним ікрометанням стадія зрілості визначається станом тієї порції, яка найбільш розвинена і раніше усіх буде виметана. Після вимету 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. Потім після завершення усього нерестового періоду стан яєчника оцінюється як такий, що знаходиться в VI, а потім в II стадії. Якщо ж овоцити (резерв майбутнього року), що залишилися, вступають в ріст вже на VI стадії, то яєчник з VI стадії переходить в III і позначається VI-III.

При оцінці міри 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 та ін.). У риб з осінньо-зимовим нерестом найбільш високий коефіцієнт зрілості восени (лососі). Індекс зрілості - процентне відношення коефіцієнта зрілості гонад, вичислене в окремі періоди дозрівання гонад, до максимально можливого коефіцієнта зрілості.

Будова статевих продуктів. Ікринки риб розрізняються за формою, розміром, кольором, наявністю жирових крапель, будовою оболонки. У риб ікринки зазвичай мають кулясту форму, але зустрічаються і інші форми. У представників сарганоподібних - куляста ікринка з ниткоподібними виростами; у бичковидних – грушевидні ікринки на нижньому кінці забезпечені розеткою ниток для прикріплення до субстрату; у анчоусових - еліпсоподібні ікринки (рис. 2.7).

Величина ікринок, як і інші морфологічні ознаки, є стабільною ознакою виду. Великі риби відкладають ікру більшого діаметра. Розміри ікринок залежать від вмісту в них поживної речовини (жовтка) і значно коливаються. Серед костистих риб найбільш дрібні ікринки зустрічаються у камбали-лиманди, найбільші – у лососевих (кета). Хрящові риби мають найбільші яйця, так у різнозубих акул завдовжки 1,5м довжина яєчної капсули біля 10см. Розвиток ембріонів у деяких з них триває дуже довго - 18-22 місяці (катран).

Забарвлення ікринок специфічне для кожного виду. Ікра, що

розвивається в менш сприятливих кисневих умовах, зазвичай забарвлена інтенсивніше. У ряпушки ікра жовта, у лососів - помаранчева, у щуки - темно-сіра, у сазана - зеленувата, у терпугів - смарагдово-зелена, блакитна рожева і фіолетова. Жовтуватий і червонястий колір ікри пояснюється наявністю дихальних пігментів (каротиноїдів). Пелагічні ікринки, що розвиваються при достатньому вмісті кисню, пігментовані слабо.

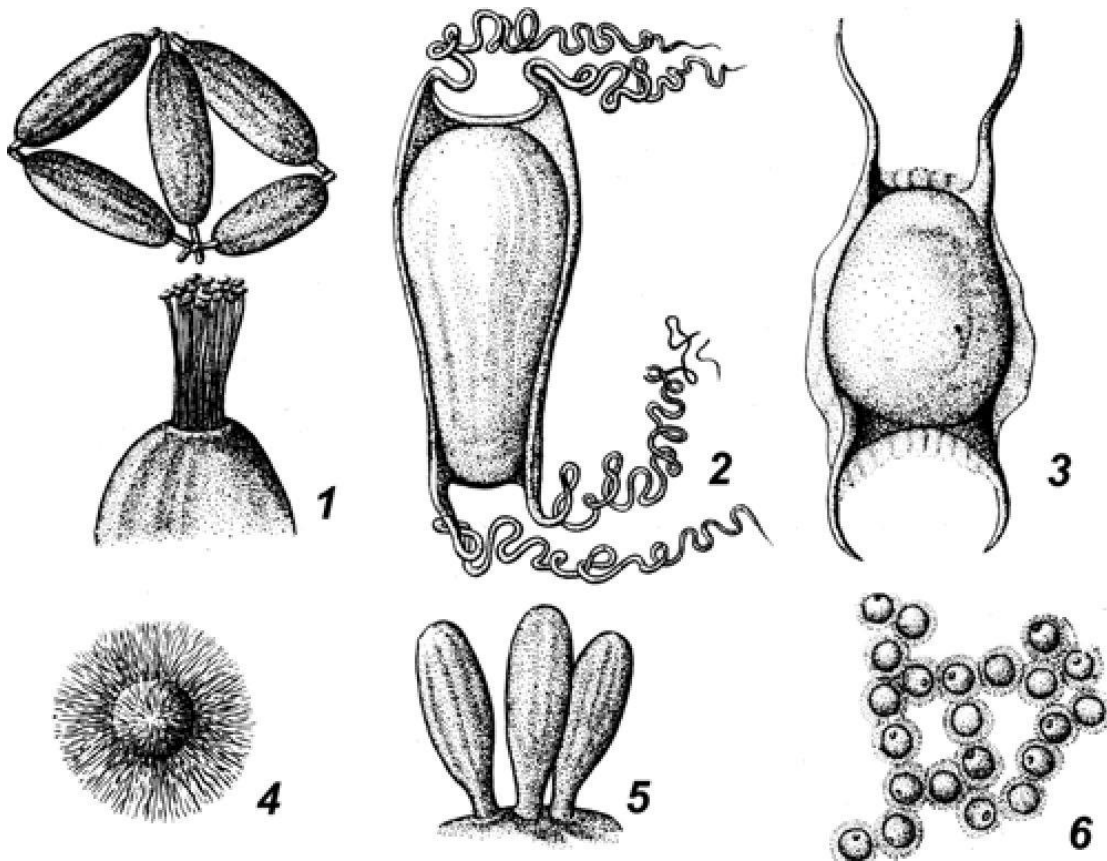


Рисунок 2.7 - Форми яйцеклітин

1 - міксина; 2 - акула; 3 - скат; 4 - сарган; 5 - бичок; 6 - окунь

Ікринки багатьох риб містять одну або декілька жирових крапель, які забезпечують плавучість ікринок.

Ікринки зовні покриті оболонками:

1. Первинна - жовткова (промениста) оболонка, утворена самим яйцем, пронизана численними порами, по яких в яйце надходять поживні речовини під час його розвитку в яєчнику. У деяких видів ця оболонка двошарова (осетрові).

2. Вторинна - драглиста, липка (розвивається над первинною оболонкою), з різноманітними виростами для прикріплення яєць до

субстрату.

На анімальному полюсі обох оболонок розташований особливий канал – мікропіле, по якому при заплідненні сперматозоїд проникає в яйце. У костистих є один канал, у осетрових їх може бути декілька.

3. Третинна - рогова (у хрящових риб і міксин) і білкова (тільки у хрящових).

У міног, як і у костистих риб, ікринки дрібні, у міксин вони еліпсоподібної форми завдовжки 2-3см. На роговій оболонці міксин є гачкоподібні відростки, за допомогою яких яйця прикріплюються один до одного і до підводних предметів. Рогова оболонка хрящових риб значно більше самого яйця, часто від неї відходять рогові нитки, за допомогою яких яйце прикріплюється до водних рослин.

Сперматозоїди значно відрізняються у різних видів риб. У сперматозоїді розрізняють голівку, середню частину і хвіст (рис. 2.8).

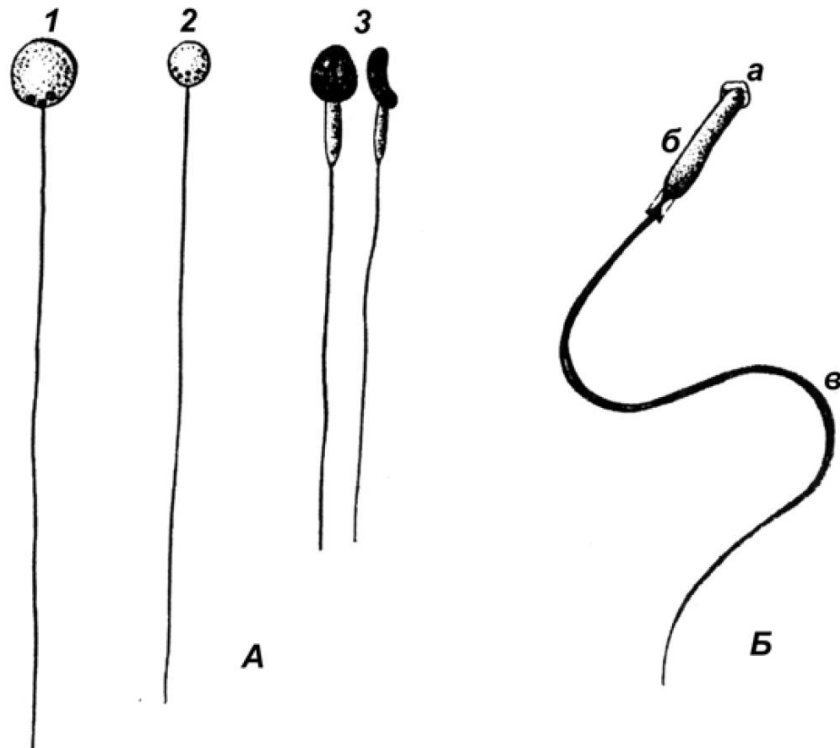


Рисунок 2.8 - Сперматозоїди костистих (А) і хрящових (Б) риб
1 - карась; 2 - щука; 3 – підкам'янець (вид голівки із сплющеного боку і збоку); а - акросома; б - голівка; в – хвіст

Форма голівки різна: куляста (у більшості костистих риб), паличкоподібна (у осетрових і деяких костистих), списоподібна (у двоякодишаючих), циліндрична (у акул, кистеперих). У голівці

поміщається ядро. Попереду ядра у акулкових, осетрових і деяких інших риб розташовується акросома. У костистих її немає. Сперма, що виділяється самцем, складається із сперматозоїдів, занурених в спермiальну рiдину, схожу за складом з фізіологічним розчином. У спермiальній рiдині сперматозоїди нерухомі. При зіткненні з водою їх активність різко зростає. Зустрiвши ікринки, вони проникають в них через мікропіле, після чого відбувається запліднення. Тривалість активності сперматозоїдів залежить від солоності і температури води. У солоній воді вона значно довша - до декількох діб (тихоокеанські оселедці), в прісній воді - не більше 1-3 хвилин (у більшості риб - коропові, лососеві, окуневі).

У одного і того ж самця сперматозоїди якісно не однакові і розрізняються за величиною, при центрифугуванні виділяють: дрібні (легкі), середні (проміжні) і великі (важкі). Серед великих сперматозоїдів у великій кількості зустрічаються Х-гамети, серед дрібних – Y-гамети. Таким чином, з ікри, заплідненої великими сперматозоїдами, народжуються переважно самиці, дрібними - самці. Це має важливе значення при штучному розведенні цінних видів риб.

Відкладання ікри. Початок нересту риб залежить від різних чинників (готовність статевих продуктів, температура і солоність води, наявність нерестового субстрату та ін.). З абіотичних чинників важливою є температура води. Кожному виду в період розмноження властиві оптимальні і граничні температури води. При негативній температурі розмножуються сайка, наваги, арктичні і антарктичні риби. Мінімальна температура води, при якій можливий нерест, у наваги - 2,3°C, тріски +3,6°C атлантичному оселедцеві +4,5°C, сазана 13°C. У багатьох коропових риб найбільш інтенсивний нерест спостерігається при температурі +18-20°C і вище.

Риби відкладають ікру в різних умовах, одні види нерестяться в припливно-відпливній зоні (пінагор), інші в океанічній пелагіалі на глибинах більше 1000м (вугор). Переважна більшість морських риб нерестяться в районах прибережної зони, які відносно прогріваються, на глибинах менш 500м, там, де висока концентрація кормових організмів і личинки забезпечені їжею. Якщо умови для розмноження відсутні і ікрометання не відбувається або ікра метається не повністю, вона розсмоктується.

Ікру розрізняють:

- 1) пелагічну (плаваючу);
- 2) донну (демерсальну), відкладається на ґрунт і донну рослинність.

Залежно від місця нересту у риб виділяють наступні групи:

- 1) літофіли - відкладають ікру на кам'янисто-гальковий ґрунт (осетрові, лососеві, кутум, шема, голавль, підуст);
- 2) фітофіли - відкладають ікру на рослини і водорості (вобла, лящ, сазан,

карась, окунь, тихоокеанський оселедець);

3) псамофіли - відкладають ікру на пісок (піскар);

4) пелагофіли - відкладають плаваючу ікру в товщу води (кілька, хамса, атлантична тріска, чехоня, білий Амур, товстолобик);

5) остракофіли - відкладають ікру в раковини двостулкових молюсків (горчаки).

Турбота про потомство. Більшість риб не піклуються про своє потомство. Проте існує ряд видів, які споруджують різні гнізда, охороняють ікру і личинок.

Тихоокеанські і атлантичні лососі хвостом виривають в ґрунті гнізда завдовжки до 2-3м, шириною 1,5-2м, відкладають в них ікру, запліднюють її і засипають гравієм. Самець колюшки споруджує гніздо з рослинних залишків у вигляді муфти і охороняє ікру. Самець судака розчищає на дні місце для майбутньої кладки ікри, потім охороняє її, очищає від мулу, змиваючи його сильними рухами грудних плавників. Якщо кладка залишається без сторожового самця, то охорону продовжує інший. Лабіринтові риби будують гніздо з бульбашок повітря обволікаючи їх клейкими виділеннями з рота. Самець пінагору охороняє кладку ікри, відкладену в літоральній зоні і при обсиханні поливає ікру з рота водою.

Деякі риби виношують запліднену ікру, так, самиця тилипії тримає її в ротовій порожнині. Найбільш досконалою формою турботи про потомство можна розглядати живонародження у риб.

Плодючість і відтворювальна здатність риб. У риб розрізняють абсолютну (індивідуальну), відносну і робочу плодючості.

Абсолютна (індивідуальна) плодючість - кількість ікри, що відкладається самицею впродовж одного нерестового періоду.

Плодючість риб є пристосовною властивістю виду і значно коливається. Найбільш низьку плодючість мають хрящові риби. Скат-манта народжує одне дитинча. У акул плодючість коливається від 2 до 100 яєць або мальків і тільки полярна акула метає близько 500 великих яєць завдовжки 8см (без рогової оболонки). У костистих риб найбільшу плодючість мають риби, що виметують пелагічну ікру (місяць-риба - до 300 млн. ікринок, мольва - близько 60 млн., тріска - до 10 млн. ікринок).

Для риб, що проявляють турботу про потомство, характерна менша плодючість. Так, живородна бельдюга виметує від 10 до 400 личинок, колюшка відкладає 60-550 ікринок.

Кількість і якість ікри залежать від маси тіла, віку, жирності і чинників середовища. З ростом риби і збільшення її маси тіла абсолютна плодючість підвищується.

Риби здатні регулювати плодючість залежно від умов середовища, що

змінюються. Велика плодючість виробляється у видів в умовах інтенсивнішої смертності. Зміна абсолютної плодючості регулюється через зміну забезпеченості їжею. Поліпшення умов відгодівлі призводить до прискорення темпу росту, а отже, до вищої плодючості однорозмірних риб. У зв'язку з цим плодючість одного виду в різних водоймах різна і відбиває умови існування риб, а також спрямована на забезпечення певної величини поповнення.

Відносна плодючість - ця кількість ікринок, що доводиться на 1г маси тіла самиці.

Робоча плодючість є кількістю ікринок, що отримується від однієї самиці для цілей рибоводів. У пеляді вона складає біля 70% абсолютної (індивідуальною) плодючості.

У ряді випадків розраховують видову абсолютну і популяційну плодючість.

На відтворювальну здатність риб сильний вплив робить їх вік, оскільки якість статевих продуктів упродовж життя різна. У більшості видів найбільш високоякісне потомство виходить від риб середнього віку. Молоді і дуже старі особини дають менш життєстійке потомство.

Тривалість інкубаційного періоду, виживаність ікри і личинок. У риб тривалість інкубаційного періоду коливається від декількох годин (даніо) до 22 місяців (колюча акула). Для інкубації ікри потрібно певну кількість тепла, що виражається в градусоднях. Ця величина міняється залежно від температури води. При підвищенні температури води (у межах, властивих цьому виду) розвиток ікри протікає швидше. У коропових риб ікра розвивається впродовж 3-6 днів, у наваги - 3-4 місяців, у лососів - до 5-6 місяців

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 в порівнянні з усіма іншими періодами життя риби. Основними чинниками, що визначають виживання ембріонів і передличинок, є температура води, солоність, газовий режим, вітер, хвилювання. Велика плодючість деяких риб не може свідчити про їх високу чисельність, оскільки виживання ікри і личинок дуже низьке.

Метаморфоз. У деяких риб розвиток личинок проходить з метаморфозом (камбала, річковий вугор, місяць-риба та ін.). Камбала має симетричних личинок, які плавають у верхніх шарах води спиною догори з часом вони поступово опускаються в глибші шари води і втрачають двосторонню симетрію, одне око у них переходить на іншу сторону тіла, і після завершення метаморфоза молода камбала починає вести придонний спосіб життя. Личинки річкового вугра (лептоцефали), що викльовуються з ікринок в Саргасовому морі, мають листоподібну форму. Впродовж 2-3 років

вони дрейфують з течією Гольфстрім, перетворюються на прозорих вугроподібних рибок, які заходять в річки Європи, де ростуть втрачають прозорість і перетворюються на дорослих вугрів.

Питання для самоперевірки

1. Якими засобами рухаються риби у воді?
2. Які типи плавання виділяють у риб? Наведіть приклади зв'язку типу плавання з формою тіла.
3. Які типи плавання притаманні мінозі, міксині, вугру?
4. Від чого залежить швидкість плавання риб?
5. Що таке коефіцієнт швидкості плавання риб? Напишіть формулу.
6. На які групи розподіляють риб за коефіцієнтом швидкості плавання? Наведіть приклади.
7. Які гідростатичні особливості будови тіла притаманні рибам?
8. Охарактеризуйте будову органів дихання.
9. Функції дихальної системи.
10. Охарактеризуйте додаткові органи дихання риб.
11. Які риби (щука, короп, миньок, окунь) відкритоміхурні, а які закритоміхурні?
12. Скільки води прокачується рибою через зябра за добу на 1 кг?
13. Охарактеризуйте будову і функції плавального міхура риб.
14. Які риби використовують для дихання плавальний міхур?
15. Роль шкірного дихання у риб.
16. Особливості травної системи круглоротих.
17. Особливості травної системи хрящових риб.
18. Особливості травної системи хрящових ганоїдів.
19. Особливості травної системи кісткових риб.
20. Назвіть всі органи травної системи.
21. Які залози пов'язані з травною системою?
22. Назвіть відділи травного тракту окуня, минька, щуки і сазана.
23. Які види риб (щука, сазан, миньок, окунь) мають шлунок, а у яких він відсутній?
24. Будова видільної системи круглоротих.
25. Будова видільної системи хрящових риб.
26. Будова видільної системи осетрових риб.
27. Будова видільної системи кісткових риб.
28. Осморегуляція та її значення для риб.

29. Особливості водно-сольового обміну у пойкилоосмотичних круглоротих.

30. Особливості водно-сольового обміну у гіпо- і гіперосмотичних риб.

31. Загальна будова і функції статевої системи рибоподібних і риб.

32. Органи розмноження у хрящових риб, їх особливості.

33. Органи розмноження кісткових риб.

34. У яких риб яєчник непарний?

35. У чому виражаються первинні і вторинні статеві ознаки, наведіть приклади.

36. Які ооцити присутні в річному циклі самок риб?

37. Що таке яєчники закритого і відкритого типу?

38. За якими ознаками самців риб розділяють на ціпріноїдний та перкоїдний типи?

39. Які складові будови оболонок ікринок риб?

40. Що таке мікропіле?

3 СПОСІБ ЖИТТЯ (ЕКОЛОГІЯ Й ЕТОЛОГІЯ) РИБОПОДІБНИХ І РИБ

Біологічна наука єдина, але досить багатопланова і розподіляється на декілька дисциплін, з яких морфологія вивчає будову організмів, систематика – їхню природну систему, фізіологія – функції органів і цілком організму, екологія – спосіб життя. Екологія риб представляє основний розділ загальної іхтіології, що орієнтований на вивчення характеру динаміки популяцій риб, внутрішньовидових (зграї, косяки, колонії) і міжвидових угруповань, розподілу, міграцій, ритму живлення, харчових взаємин, розмноження та іншого. Екологія досліджує добовий, сезонний і життєвий цикл риби, специфіку й особливості її взаємозв'язків з абіотичними й біотичними факторами середовища.

Організм і середовище представлені системою взаємозв'язків, серед яких виділяють абіотичні й біотичні взаємозв'язки, взаємообумовлені і досить динамічні, що визначають явища динамічної рівноваги.

Абіотичні фактори середовища водних екосистем базуються на гідрології, фізико-хімічних особливостях води й зумовлені природними або антропогенними визначальниками.

Біологічні фактори середовища водних екосистем мають іншу природу й зумовлені флорою й фауною, що водиться в конкретних водоймах або в їх досить виражених локальних акваторіях. До того ж біотичні взаємини, на відміну від абіотичних підрозділяються на міжвидові й внутрішньовидові, що особливо мають значення для риб.

Міжвидові біологічні взаємини найбільш яскраво проявляються у зв'язку з кормовими організмами, хижаками, збудниками інфекційних і інвазійних захворювань, нерестовими субстратами, внутрішньовидові – обумовлені взаєминами між статевими і різновіковими групами, батьківськими організмами й потомством.

Зупиняючись на теоретичних аспектах сучасної екології риб, необхідно відзначити, що в їх основі лежить принцип, що будь-яка особина, будь-якого виду, популяції, нормально живе й функціонує у своєму конкретному, у деяких випадках, досить специфічному середовищі, поза взаємодією з яким існування неможливе. Однак не слід забувати про те, що специфіка живого організму визначає його здатність адаптуватися до дещо динамічних умов навколишнього середовища, а це у свою чергу забезпечує його існування й розвиток.

Взаємини конкретної особини певного виду з окремими елементами біотичних і абіотичних параметрів середовища не відбуваються ізольовано.

Цей процес являє собою нерозривну і єдину систему взаємозв'язків.

До того ж необхідно досить гнучко представляти про те, що визначальні зв'язки існування особини (провідні або лімітуючі) не є постійними. Ці зв'язки закономірно змінюються особливо за зміни етапів розвитку риб.

Таким чином, очевидно, що характер взаємин виду з навколишнім середовищем досить специфічний, більше того різні особини одного виду в межах ареалу характеризуються досить специфічними взаєминами.

Розглядаючи питання екології риб, необхідно оперувати конкретними визначеннями, маючи точні подання про зміст цих визначень і застосовуваних термінів. У цьому зв'язку нами покладено в основу запропоновані Г.Нікольським (1974) основні загальні поняття, які використовуються в загальній екології і є досить коректними для застосування в екології риб.

Місцеперебування або *середовище перебування* (біотоп, станція перебування) – елемент або компонент, стосовно риб, гідросфери, де живе вид або популяція. Між мешканцями щодо локальних ділянок акваторії існують прямі пристосувальні відносини. Іншими словами середовище являє собою суму елементів зовнішнього світу в їхніх відносинах з організмом, популяцією, видом.

Умови життя (існування) – частки, окремі елементи середовища, які мають визначальне значення в конкретних зв'язках на рівні виду, популяції з навколишнім середовищем. Умови існування, що сформувалися, мають відносно стійкі зв'язки організмів виду з компонентами навколишнього середовища (окремими акваторіями). Їх розглядають як *нішу* або *загальну нішу*. Пропонується розуміти під власне нішею своєрідну специфіку відносин, що визначають єдність виду і його середовища.

Існує більше вузьке поняття – *спеціальна ніша*, що відбиває комплекс відносин риби з компонентами середовища у зв'язку з певною функцією організму. Система спеціальних ніш зв'язаних між собою, утворює *загальну нішу*.

При цьому взаємодія конкретних видів із середовищем має пристосувальний характер. Сам процес пристосування досить складний і багатоплановий. Він представлений специфічною системою структур, функцій і поведінкових реакцій окремих особин, популяцій і виду загалом, що забезпечує життя в межах певних умов. Пристосування, або явище пристосування не є загальним, воно достатньо конкретне й прив'язане до певного компонента середовища.

Пристосування – це властивість виду, що забезпечує його збереження й процвітання в конкретних умовах, умовах виникнення й фізіологічного розвитку. У цьому плані, мабуть, усі видоспецифічні особливості й

властивості носять пристосувальний характер, забезпечуючи взаємодію організмів з факторами середовища перебування.

Популяція – сукупність особин одного виду риб із загальним генофондом, що протягом великої кількості поколінь населяють певний простір з відносно однорідними умовами перебування. Екологія стосовно риб вивчає спосіб життя видів, об'єднаних загальним поняттям іхтіофауна, яку представлено окремими популяціями конкретних видів у межах ареалу.

Сучасне рибне господарство висуває перед екологією риб, іхтіологією загалом, низку глобальних, перспективних і локальних оперативних проблем, від успішного рішення яких залежить благополуччя людства в планетарному масштабі.

Щоразу збільшуваний інтерес людства до екології – науки про біологічні системи надорганізменого рівня, її найтісніший зв'язок з актуальними проблемами сучасної цивілізації, серед яких домінують:

- загроза виснаження природних ресурсів;
- забруднення й отруєння середовища промислово-побутовими відходами;
- руйнування об'єктивно існуючих природних угруповань.

Вид перебуває в тісному взаємозв'язку, взаємодіє із флорою й фауною в межах ареалу, а глибина їхніх взаємин на різному рівні здатна впливати на певні види риб. Своєрідність біотичного фону або біотичних факторів полягає в тому, що вони представлені не тільки міжвидовими, але й внутрішньовидовими відносинами.

Очевидно, що в процесі адаптації риб до умов життя, представлених сукупністю абіотичних і біотичних факторів, протікали певні морфофункціональні зміни. У цьому зв'язку очевидно, що розмаїтість умов перебування значною мірою представлена сучасною видовою розмаїтістю рибоподібних і риб, що надає цікавий матеріал для суджень про середовище й вид, отриманий у результаті вивчення їх викопних форм.

Ця концепція деякою мірою пояснює ту обставину, що серед хребетних тварин риби є групою, до складу якої входить найбільша кількість видів, представлених сучасною іхтіофауною.

За значної розмаїтості зовнішнього вигляду й внутрішньої будови риб, їх способу життя, для них характерні й загальні риси, зумовлені спільністю походження й пристосованістю до життя у водному середовищі.

Види риб, аналогічно всім іншим живим організмам, населяють і представляють певні місця перебування. У свою чергу зі специфікою місцеперебування зв'язана й досить виражена видова специфіка або видовий склад рослин і тварин.

Кожна область знань у процесі становлення й розвитку проходить шлях

від спеціального до загального. Розділ присвячений екології риб, є частиною іхтіології, і у цьому плані не є винятком. Нагромадивши достатню інформацію з видової розмаїтості риб і місць їх перебування, що виглядає логічним кроком, з'явилися спроби узагальнення й диференціювання риб на екологічні групи, керуючись прилученням їх до певних місць перебування.

Взаємозв'язки риб і середовища носять взаємозумовлений характер, визначаючи певну залежність, яка проявляється в тім, що у разі зміни однієї системи зв'язків наступають певні зміни іншої систем зв'язків. У цьому зв'язку під час досліджень в галузі взаємин між рибою й окремими елементами середовища необхідно розуміти, що такий підхід досить умовний, у природі фактично всі відносини організму й середовища взаємозумовлені й взаємозалежні. До того ж не слід ігнорувати факт стану самої риби. Залежно від виду, віку, статі, вгодованості, жирності, стадії зрілості статевих продуктів, загального фізіологічного стану взаємодія риби з навколишнім середовищем загалом і з окремими елементами середовища буде досить різною.

В останні десятиліття виняткову значимість і вплив на екосистеми набули антропічні або антропогенні фактори. Ця група факторів зумовлена діяльністю людини й пов'язана з її безпосереднім вторгненням в середовище існування, що є результатом винятково своєрідного впливу на природну біосферу.

Антропогенні фактори за характером свого впливу на рибу можуть бути диференційовані на прямі й непрямі, що впливають опосередковано на флору й фауну гідроекосистем, елементом яких є риба з досить складною системою взаємозв'язків.

Передбачувана інформація носить попередній характер, будучи своєрідним переходом, введенням у досить складний розділ системи наук про іхтіофауну водойм, якою є екологічна фізіологія риб.

3.1 Риби і рибоподібні та абіотичні фактори водного середовища

За екологічними ознаками та типом розвитку клас Круглороті (*Cyclostomata*) та надклас Риби (*Pisces*) належать до екологічної групи Анамній (*Anamnia*).

Анамнії – це первинноводні хребетні тварини, у яких відсутні зародкові оболонки і зародковий сечовий міхур. Яйце розвивається у воді. Воно вкрите драглистою оболонкою, яка забезпечує існування і збереження форми яйця у воді. Зовнішня шкаралупчаста оболонка відсутня, жовток невеликий. Необхідна вода для зародка надходить ззовні через проникливі яйцеві оболонки. Через них також виводяться продукти обміну. Личинка, що

вилуплюється, живе у воді.

Шкіра дорослих аномній здатна пропускати воду і газу, вона бере участь у газовому і водному обміні та видільному процесі. А ще вкрита слизом і має велику кількість шкірних залоз. Для аномній характерні протонефричні й мезонефричні видільні системи. У них відсутня кора головного мозку. Дихають все життя або тимчасово зябрами, вилучаючи кисень із води, мають інші додаткові органи дихання атмосферним повітрям.

Круглороти і риби є суто водними істотами, все життя яких минає у водному середовищі. Лише незначна кількість видів може дуже короткий час перебувати в наземному середовищі. Різноманітність водойм, які відрізняються між собою гідрологією, хімічними властивостями, фізичними чинниками тощо, обумовлюють різні умови існування для риб і круглоротих, що і забезпечує їх надзвичайну біорізноманітність.

Очевидно, що в процесі філогенезу конкретні види риб адаптувалися до специфіки середовища, придбали корисні ознаки, які дозволили їм забезпечити становлення виду в ареалі. Придбані ознаки в процесі еволюції передавалися й закріплювалися в нащадків, що призвело до утворення добре адаптованих до специфіки середовища видів, сформувавши природний ареал.

Для зручності вивчення екології риб усі екзогенні фактори зовнішнього середовища доцільно розділити на 2 групи: абіотичні й біотичні (табл. 2).

Абіотичні фактори – фактори неорганічної природи. Все живе, а, отже, всі гідробіоти перебувають у постійній взаємодії з навколишнім середовищем. У цьому плані рибоподібні й риби природно не є винятком, практично все їх життя не тільки найтіснішим способом пов'язане, але й значною мірою зумовлене середовищем, яким є вода.

Розглядаючи абіотичні фактори середовища, а стосовно гідробіонтів, зокрема риб, вода виступає як природне середовище, необхідно розглянути її фізичні властивості.

Вода як екологічний чинник у житті риб. Щільність, в'язкість, тиск і рух водних мас, як показники фізичних особливостей середовища, визначаються з одного боку кількістю розчинених у воді солей, а з іншого – температурою води. Однак, абстрагуючись від генезису явища, необхідно відзначити значущість цих факторів у житті риб. Вони визначають умови існування риб на різних глибинах, що виражається в конкретних величинах тиску й умови переміщення риб у товщі води. У цьому зв'язку очевидно, що конкретні види риб у процесі філогенезу повинні були виробити й виробили певні пристосування, забезпечуючи перебування й ефективно їх переміщення в товщі води, що зокрема знайшло своє вираження в значному зниженні щільності тіла, виробленню характерних його форм й способів руху в середовищі, що характеризує різною щільністю й в'язкістю.

Таблиця 2 – Класифікація екзогенних абіотичних і біотичних факторів середовища існування риб (за Жукінським В.М., 1986 р.)

За значенням для виживання риб	За характером і силою впливу на риб		
	Реалізуючі		екстремальні або летальні
	оптимальні	толерантні або лімітуючі	
Абіотичні фактори			
<i>Імперативні</i>			
1. Солоність і іонний склад води 2. Температура води 3. Наявність кисню у воді 4. Концентрація водневих іонів (рН) 5. Освітлюваність	Сприятливі величини	Субоптимальні і сублетальні величини	Летальні величини окремих факторів. Згубні природні явища (прямий і опосередкований, роздільний і сумарний вплив факторів)
<i>Факультативні</i>			
6. Концентрація вуглекислоти 7. Концентрація сірководню 8. Концентрація аміаку 9. Механічний вплив (тиск)	Сприятливі величини	Субоптимальні і сублетальні величини	Летальні величини окремих факторів. Згубні природні явища (прямий і опосередкований, роздільний і сумарний вплив факторів)
Біотичні фактори			
<i>Імперативні</i>			
10. Кількість і якість їжі	Оптимальна і над мірна кількість їжі	Мала кількість і низька калорійність їжі	Відсутність їжі
11. Хижаки	-	Мала або сприятлива кількість Хижаків	Велика або пере- важна кількість хижаків
<i>Факультативні</i>			
12. Інфекційні та інвазійні хвороби	-	Хронічні	епізоотії

Щільність тіла риб наближається або трохи вища щільності води. У більшості ж видів риб, які можуть бути віднесені до спритних плавців, щільність тіла й щільність води практично ідентичні. У цьому зв'язку існує поняття плавучості, що прийнято в іхтіології й, за суттю, є відношенням щільності тіла риби до щільності води. У варіантах, коли щільність тіла риби й води однакові в спеціальній літературі пропонують терміни нульова плавучість або нейтральна плавучість. Іншими словами риби у воді практично невагомі. Для придонних риб відзначається деяка негативна плавучість, що дозволяє їм легко адаптуватися до перебування в придонних шарах, не додаючи додаткових зусиль.

Своєрідне прагнення риб, якщо можна так виразити цей процес, до досягнення нульової або нейтральної плавучості, здійснюється своєрідними механізмами вирівнювання. Для різних систематичних груп ці механізми різні. Їх функціональність може бути досягнута шляхом акумуляції жиру, наявності плавального міхура, а в період ембріогенезу ця особливість проявляється в наявності таких гідростатичних пристосувань, якими є перивітеліновий простір ікринок, оводнення жовтка й наявність у ньому жирових крапель.

Ґрунт і завислі у воді частки. Наземні тварини, зокрема хребетні, до яких належить й риба, за своєю специфікою менш пов'язані із твердим субстратом, багато видів практично не використовують його як опору, не контактують із ним протягом всього свого життя. Однак об'єктивно, без перебільшення, можна стверджувати про наявність контактів із ґрунтом водойм більшості видів риб, які реалізуються в різній формі.

У більшості випадків зв'язок риби із ґрунтом не носить прямого характеру, а проявляється в процесі живлення кормовими організмами, перебування яких прив'язано до певних ґрунтів або видів субстратів, що за змістом однозначно. В окремих випадках спостерігається безпосередній зв'язок риби із ґрунтами, що проявляється у високому рівні адаптації риб до фізичних властивостей ґрунтів.

Ґрунт особливий вплив здійснює на придонних і донних риб, менше на пелагічних. Серед риб (лососеві) є також літофіли, які закопують свою ікру тільки в галькові ґрунти. Але найбільший вплив ґрунту здійснюється на придонних риб, які постійно з ним зв'язані під час живлення і розмноження.

Найчастіше риба віддає перевагу ґрунтам, які відзначаються наявністю кормових організмів, приурочених до тих або інших ґрунтів. Наприклад, сазан, лящ віддають перевагу мулистим ґрунтам, осетрові – піщаним, черепашковим.

На абсолютно м'яких ґрунтах, механічний склад яких досить зручний, живуть види рибоподібних і риб, що закопуються, на твердих, кам'янистих

грунтах живуть види, які в процесі еволюції сформували специфічний орган для фіксації на кам'янистих грунтах – своєрідний присмоктувач.

Таким чином, усіх риб, що використовують ґрунт як притулок, можна розділити на:

- види, що закопуються, воліють до м'яких ґрунтів (личинка міноги – піскорийка, вугор, камбали, скати, піщанки, щіпавка);
- риби, що фіксуються, тягнуться до кам'янистих ґрунтів (із присмоктувачами).

Найбільш яскравим прикладом закопування є африканський протоптер (дводишні), який заривається в ґрунт під час посухи, утворюючи своєрідний кокон і впадаючи в літню сплячку. З наших риб – аналогічне поведіння у в'юна, лина, карася, щіпавки.

Багато риб не відносяться до тих, що закопується, але досить глибоко проникають у ґрунт у пошуках їжі (карась – до 5-6см, лящ – до 10см, сазан – до 13-18см). У деяких риб для цих функцій виробилася своєрідна форма рила –лопатоніс.

У складі сучасної іхтіофауни широко представлені види, що володіють досить складними пристосуваннями, які дозволяють їм плазувати по ґрунту. Отже, ґрунт використовується рибами під час пересування – повзання по ґрунту (повзуни, тригла, морський чорт, зірчатка). Як виняток варто згадати про види, які в окремі періоди життя змушені пересуватися сушею, що визначило низку особливостей у будові кінцівок і хвоста, їхньої адаптації до руху твердим ґрунтом.

Риби, життя яких тісно пов'язане із глибинами, , характеризуються специфічним забарвленням і малюнком, декілька аналогічних пристосувань характерні для ікри, передличинок і личинок певних видів риб.

Особлива роль ґрунту в розмноженні риб. Ціла група видів риб у процесі розмноження використовує різноякісні ґрунти як нерестові субстрати, що викликає винятковий інтерес щодо оптимізації умов природного відтворення. Тут і побудова гнізд (від простих ямок до нір і нерестових бугрів), закопування ікри в пісок (піщанка, атеріна), відкладання її під камені й у порожнину між стулками молюсків.

Окремі види зариваються в ґрунт і живуть у такий спосіб досить довго, демонструючи дивні форми адаптації.

Завислі частки. Завислі тверді частки мінерального походження відіграють істотну роль у житті риб, безпосередньо впливаючи на прозорість води. Високі концентрації завислих твердих часток, властиві декільком континентальним акваторіям і прибережним ділянкам морів, значно знижують прозорість води.

Вплив завислих часток на рибу найбільш яскраво простежується в

річкових системах з добре вираженою течією і носить механічний характер. Ця обставина для деяких видів риб, що живуть у текучих водах, визначила наявність певних особливостей, що забезпечують адаптацію до своєрідності середовища. Для цієї групи риб найбільш характерним є відносно малий розмір очей, велике слизовиділення, своєрідне функціонування органів дихання, що залежить від постійного виділення слизу.

Розглянуті механізми захисту риб від завислих часток не є універсальними, вони функціонують нормально до певних меж, що характеризують мутність води. За умови збільшення мутності вище доступних меж настає загибель риби. Імовірною причиною смерті є асфіксія, обумовлена забиванням зябер завислими частками, що призводить до порушення нормального функціонування зябрового апарату.

Збільшення кількості твердих часток у товщі води окрім прямого впливу на рибу відбувається і опосередковано. Вони є основною причиною зниження прозорості води і зменшення продуктивності основних груп кормових організмів риб: завислі тверді частки значною мірою визначають загальну прозорість води водойм, що найтіснішим чином пов'язане з характером функціонування й кількісними особливостями продуцентів.

Рух водних мас. Існує низка типів рухів водних мас: течія, хвилювання, вертикальна циркуляція, припливно-відливні явища.

Течії. У морських системах течії впливають на фізичні, хімічні й біологічні процеси, тобто опосередковано впливають на риб. Виняток становить так званий іхтіопланктон (ікра й личинки риб), на поширення якого помітно впливають течії (річковий вугор, тунці, тріска).

У річкових системах течія, точніше її швидкість визначає багато життєвих функцій риб:

- форму тіла, будову плавців, появу різних пристосувань (присосок), розподіл різних видів по руслу, розмноження риб;
- харчування риб (у ріках зі швидкою течією менше бентофагів, перифітофагів, більше хижаків і риб, що харчуються повітряними комахами; типовими мешканцями швидкого потоку, багатого киснем, є реофільні або киснелюбні риби).

Хвилювання (вітрові). У прибережних ділянках сила удару хвилі може досягати $1,5 \text{ т/м}^2$. Під час сильних хвилювань пелагічні риби опускаються в більш низькі шари води. Дуже часто під час сильних вітрів та утворення хвиль відбувається масової загибелі пелагічної ікри риб (оселедець, мойва, тріска, пузанок). Для риб характерне набуття спеціальних пристосувань:

- присмоктування в бичкових,
- кістковий панцир у кузовкових (захищає їх від ушкоджень),
- розпираючі колючки плавців для втримання тіла між каменями

(рогатки).

Необхідно відзначити, що хвилювання поліпшує кисневий режим водойм, сприяє перемішуванню водних мас, активізує кругообіг біогенних речовин.

Вертикальна циркуляція. Безпосереднього впливу на рибу не здійснює. Вертикальна циркуляція більше впливає на умови перебування риби, сприяє перемішуванню водних мас, збагаченню їх поверхневих шарів кормовими організмами. З вертикальною циркуляцією води зв'язують добові вертикальні міграції риби (уночі в поверхневі шари, удень у придонні) – тюлька, вобла.

Припливно-відливні явища. У деяких ділянках Світового океану досягають значних амплітуд (Північна Америка й північна частина Охотського моря – до 15м). У риби, що живуть у припливно-відливній зоні, виробилися особливі пристосування:

- своєрідна форма тіла (дорсовентрально сплюснена, змієподібна або валькувата);
- додаткові способи дихання (шкірне);
- своєрідні способи розмноження. Багато хто з мешканців цієї зони живородні. Пінаргог під час обсихання ікри поливає її водою з рота або хлюпає на неї хвостом.

Риба володіє досить своєрідною й добре розвинутою системою, що забезпечує адекватність реакції організму на діапазон і достатню розмаїтість абіотичних факторів середовища. Безперечно в цьому плані очевидний інтерес представляє реакція організму риби на світло, температуру, солоність, наявність у воді кисню, звук, інші коливальні рухи й форми променистої енергії властиві для середовища.

Світло. Освітленість досить значима в житті риби, тому що орган зору більшості видів риби бере безпосередню участь у процесах орієнтації, реакціях на об'єкти живлення, внутрішньовидові й міжвидові взаємини, утворення зграй, нерухомі й рухомі предмети. Виняток представляють окремі види, які в процесі філогенезу адаптувалися до перебування в повній темряві – в печерних і артезіанських водах або при дуже слабкій освітленості за рахунок випромінювання, що виділяється окремими тваринами на великих глибинах.

У зв'язку з особливостями освітлення й ступенем адаптації окремих видів риби до цього фактора значною мірою визначається будова рибоподібних і риби, їх забарвлення, розвиток органів зору, формується добре виражена специфічність органів чуття.

Світло впливає на добовий ритм, обмін речовин, динаміку дозрівання статевих продуктів, що робить очевидним факт тісного взаємозв'язку між освітленістю й чисельністю видів риби, і дозволяє затверджувати, що світло є необхідним елементом їхнього конкретного середовища.

Освітленість у воді може бути досить різноманітна, що значною мірою визначається не тільки й не скільки силою освітлення, а пов'язане з відбиттям і поглинанням, розсіюванням світлового потоку, прозорістю води.

Процеси поглинання водою променів для різних компонентів спектра, що обумовлено довжиною хвилі, не рівнозначні. Найбільше інтенсивно поглинаються червоні промені, а найменш інтенсивно фіолетові, проникні на глибини до 100 м. Ця обставина дозволяє припустити, що в міру збільшення глибини риби слабкіше розрізняють колірну гаму, а нижче певної глибини – кольору не розрізняють. Однак більшість видів риб, що живуть у поверхневих шарах, досить добре розрізняють кольори й адекватно реагують на цю форму сигналів. На відносно малих глибинах, що характерно для придонних риб, спостерігається поява захисного забарвлення або своєрідного камуфляжу. Риба приймає колір і малюнок поверхні дна, воліючи жити в тих місцях, де вона найменш помітна.

Температура. Термічний режим зовнішнього середовища регулює температуру тіла риб і, як наслідок, від неї залежить інтенсивність живлення, швидкість переварювання їжі, обміну речовин, ріст, розмноження тощо.

У більшості риб температура тіла дорівнює температурі води або на 0,4-0,5⁰С є вищою. Але в інтенсивних плавців температура тіла може підвищуватися на 4-5⁰С (акули) або до 7-10⁰С (тунці).



Рисунок 3.1 - Верхні та нижні межі температур розвитку ікри риб: стерлядь (8-20⁰С), російський осетер (12-27⁰С), севрюга (21-28⁰С), пузанок (19-25⁰С), чорноспинка (17-23⁰С), чавича (6-11⁰С), річкова камбала (7-12⁰С), морська камбала (6-12⁰С), тріска (3-15⁰С), мерланг (5-15⁰С), пікша (3-15⁰С) (за Мойсеєвим П.О. та ін., 1981 р.)

Кожний вид пристосовується до перебування в певному температурному діапазоні й витримує лише порівняно невелике відхилення від нього. Ще більш специфічні граничні температури властиві окремим періодам розвитку рибоподібних і риб. Наприклад, верхні та нижні межі температур, необхідних для розвитку ікри риб, порівняно з дорослими, мають значно звужені діапазони (рис. 3.1).

Температурний режим потужно впливає на величину добового споживання та швидкість перетравлювання корму рибами, втім у випадку з воблюю оптимальний температурний діапазон знаходився між +15-20⁰С (рис. 3.2).

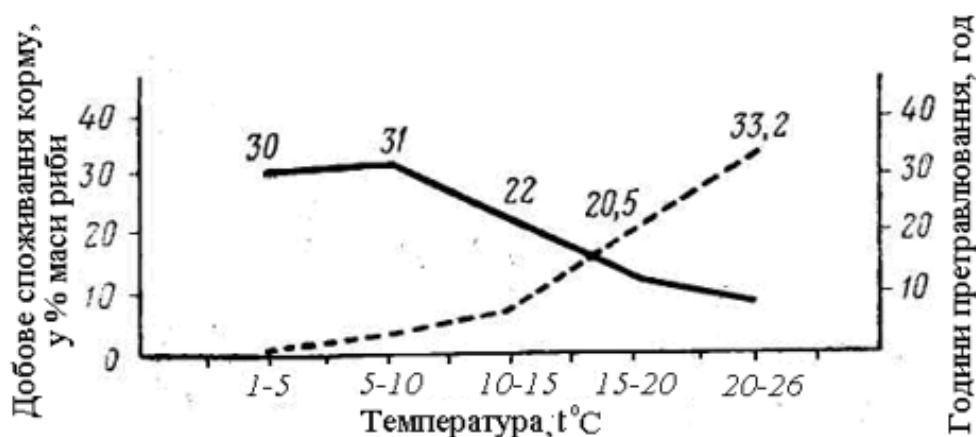
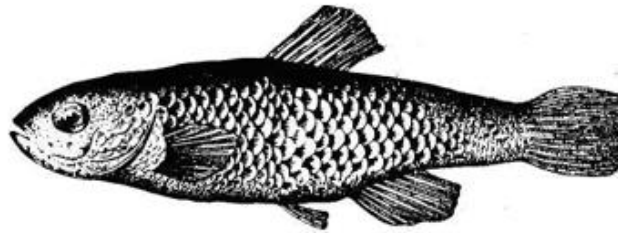


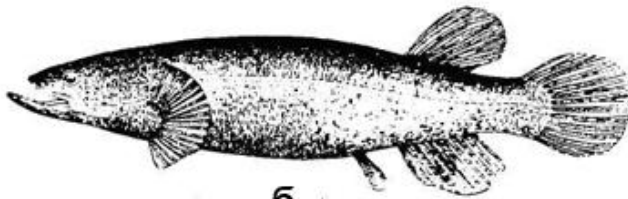
Рисунок 3.2 - Добове споживання (пунктиром) і швидкість перетравлювання корму (суцільною лінією) воблюю – *Rutilus rutilus caspicus* (Gak.) за різних температур (за Нікольським Г.В., 1974)

Кожному виду характерні крайні (порогові) і оптимальні температури. Для більшості відомих нам видів верхнім температурним порогом є +30-32⁰С, водночас у гарячих джерелах Каліфорнії живе рибка (луканія), яка переносить температуру до +45-48⁰С (рис. 3.3а). Рекордсменом тепловодності є *Cyprinodon macularinus* (*Cypridontiformes*), який витримує температуру води до +50⁰С і мешкає в гарячих джерелах.

Деякі види гинуть за нульової температури (карась, лобан, сингіль, гостроніс, судак, окунь), а інші – переносять негативні температури до -2,1⁰С (як сайка із тріскових риб, широколобка, льодяна риба, кров яких не замерзає). Далія здатна вмержати в лід, а після його танення оживає, якщо не замерзла плазма крові (рис.3.3б).



а



б

Рисунок 3.3 - Пристосування до існування риб за різних температур:
а – луканія існує в гарячих джерелах; б – далія живе на крайній півночі,
вмерзає в лід і залишається живою (за Мойсєєвим П.О. та ін., 1981 р.)

Роль температури води дуже важлива під час розмноження риб. Для кожного виду риб необхідний свій діапазон температур, за яких відбувається нерест: миньок (+0,2-4,0°C), біломорська тріска (-1-2°C), камбала річкова (+6-13°C), щука (+3-15°C), окунь й судак (+12-18°C), сазан (+18-22°C), лин (+20-25°C).

У процесі інкубації ікри значення температури води є ще більшим. Чим вища температура (не більше +25°C для наших водойм), тим швидше відбувається вихід личинок з ікри, і навпаки. Тривалість інкубації ікри за температури води +18-20°C – 3-4 доби, а за +10-12°C – до 2-3 тижнів.

Звідси, рибоподібних і риб розділяють на *теплолюбних* і *холодолюбних*.

Теплолюбні риби весняно- та літньонерестові, впадають у зимове оціпеніння (сплячку), оптимальна температура розмноження вище 10 °C, живлення – більше 20 °C.

Холодолюбні риби осінньо- та зимовонерестові, що впадають у літню сплячку (миньок, лососі, сиви, полярні риби), оптимальні температури нересту нижче +4°C, живлення – нижче +18°C.

Температура води визначає характер розподілу риб по земній кулі.

Використовуючи загальноприйнятую екологічну класифікацію, стосовно температури можемо розділити риб на *еврітермних* і *стенотермних*.

Еврітермні (широкотемпературні) риби населяють переважно помірні широти й здатні витримувати значні плюсові температури у кілька десятків градусів (карась – 0-32°C, тюлька – 0-29°C, короп – 1-30°C).

Стенотермні (вузькотемпературні) риби більш вимогливі до зміни температурних параметрів і зазвичай живуть у вузькому температурному діапазоні. Типовими стенотермними видами є тропічні й арктично-антарктичні риби, глибоководні мешканці.

Більшість риб дуже чутливі навіть до незначних перепадів температури на рівні її коливання до 0,01°C. Мінімальний температурний градієнт, на який реагує більшість риб не перевищує 0,03-0,07 °C (за Нікольським Г.В., 1974 р.):

1. <i>Pholis gunnellus (L.)</i>	0,03	5. <i>Platichthys flesus L.</i>	0,05
2. <i>Zoarces viviparus (L.)</i>	0,03	6. <i>Pollachius virens (L.)</i>	0,06
3. <i>Odontogadus merlangus L.</i>	0,03	7. <i>Pleuronectes platessa (L.)</i>	0,06
4. <i>Gadus morhua L.</i>	0,05	8. <i>Nerophis lumbriciformis P.</i>	0,07

З підвищенням температури в межах, оптимальних для кожного виду, активізуються всі життєві процеси:

- активність живлення;
- серцебиття;
- споживання O₂;
- засвоюваність корму;
- посилюється обмін речовин;
- потенція росту.

Сказане, про залежність пульсації серця (серцебиття за одну хвилину) від рівня температури, можна підтвердити на прикладі вимірів цього показника у вугра і лина (табл. 3).

Таблиця 3 – Кількість серцебиття риб за одну хвилину, в залежності від температури води (за Мойсеєвим П.О. та ін., 1981 р.)

Вид риби	Рівень температури води					
	5 °C	10 °C	15 °C	20 °C	25 °C	30 °C
Вугор	9,7	14,7	24,8	34,2	48,7	144,5
Лин	6,8	9,2	15,0	33,0	-	-

Температурний режим визначає тривалість дозрівання риб (сума активних температур). Температура визначає початок нересту і його кінець, тривалість інкубаційного періоду. Відповідна температура є сигнальним чинником для початку нересту, міграції, зимівлі тощо.

Розчинені гази. Кисень. Подібно всім іншим живим істотам, риби не можуть обходитися без кисню. Кисню в повітрі приблизно 210 см³/л, у воді – рідко більше 10 см³/л. Лише деякі види риб пристосувалися до додаткового дихання атмосферним киснем.

За необхідною кількістю кисню для нормального існування умовно риб розділяють на 4 групи:

1. *Дуже вимогливі (мегаоксифільні)* до концентрації кисню, нормальною для них є концентрація 7-11 гО₂/л, а летальною – 3-4 гО₂/л. Це холодолюбні риби, мешканці чистих річок – лососі, голец, гольян, харіус.

2. *Вимогливі (мезооксифільні)* до кисню, але добре існуючі за його концентрації 5-7 гО₂/л (головень, білизна, миньок, пічкур, підуст, судак, бички).

3. *Помірковано вимогливі (олігооксифільні)* до кисню й вільно існуючі при концентрації 3-4 гО₂/л (сазан, плітка, окунь, йорж).

4. *Невимогливі (гіпооксифільні)* до кисню, що витримують дуже низькі концентрації (до 0,5 гО₂/л) – кефалі, карась, лин.

Ця класифікація має відношення до прісноводних риб, тому що в морських водоймах, як правило, проблем з киснем не виникає. Нерівномірна інтенсивність споживання кисню рибами не однакова як протягом сезону, так і у зв'язку з віком. Різні види риб споживають не однакою кількість кисню на 1 г живої маси тіла за одну годину (О₂, мг/л) за температури 18-20°C (за Нікольським Г.В., 1974 р.):

1. Ладозький сиг	0,396	6. Стерлядь	0,201
2. Звичайний підкамінщик	0,355	7. Миньок річковий	0,172
3. Верховодка	0,282	8. Карась звичайний	0,134
4. Звичайний пічкур	0,281	9. В'юн	0,124
5. Атлантичний лосось	0,257		

Процвітання чи занепад багатьох видів риб значно пов'язані із наявністю кисню, а в окремих (перуанський анчоус) – завдяки комплексній дії кисню і температури. Так, дефіцит кисню під фотичним шаром води і дуже бідний бентос (до 2 г/м²) вигідні для анчоуса, бо є пригнічуючими факторами для донних і придонних риб із демерсальною ікрою (рис.3.4).

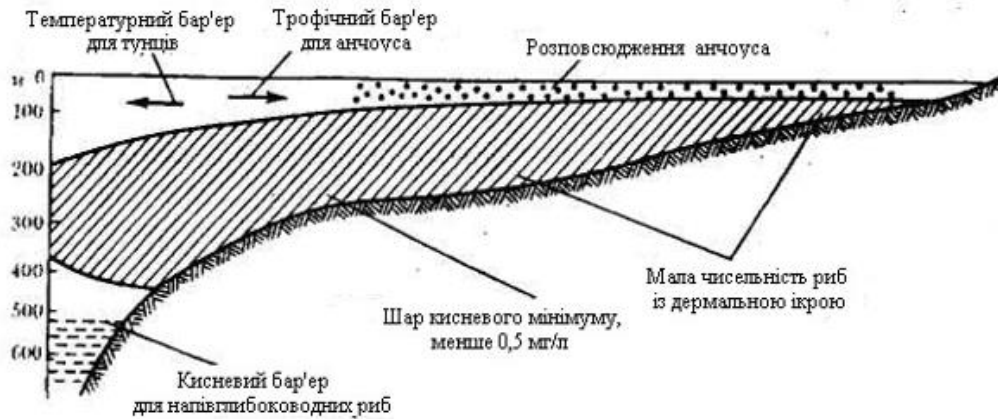


Рисунок 3.4 - Умови існування анчоуса на Перуанському шельфі (за Марті Ю.Ю., 1980 р.)

З іншого боку через несприятливі температури область поширення анчоуса уникають основні споживачі анчоусів тунці і кальмари, а кількість морських птахів помітно знизилась. Таким чином (на думку Марті Ю.Ю., 1980) склались сприятливі умови для процвітання перуанського анчоуса.

Кожний вид має критичні моменти (нерест, зимівля), коли проявляється особлива вимогливість до кисню. На подолання періодичного дефіциту кисню у риб виробилися наступні пристосування:

- "дихання" крізь поверхню шкіри (в'юн, вугор);
- заковтування повітря й пропущення їх крізь зябра (електричний вугор, в'юн);
- споживання повітря із плавального міхура в деяких відкритоміхурних риб;
- утворення "легені" із плавального міхура (дводишні, багатопері);
- "кишкове" дихання, споживання кисню із захоплюваного пухирця повітря (сомові, в'юни), деякі риби мають спеціальний сліпий виріст у шлунку, наповнений повітрям;
- надзябровий орган, парні вирости в зябровій порожнині, густо пронизані кровоносними судинами, сюди потрапляє атмосферне повітря й відбувається газообмін: змієголов, лабіринтові рибки, багато сомових (табл. 4).

Вуглекислий газ. Утворюється внаслідок дихання тварин і рослин та розкладання органічних речовин. Оптимальна його наявність у воді становить до $10\text{-}20\text{см}^3/\text{л}$, допустима – до $30\text{см}^3/\text{л}$, а летальна або шкідлива – $40\text{-}140\text{см}^3/\text{л}$. Наявність навіть невеликої кількості його у воді викликає у риб втрату здатності крові засвоювати кисень, що призводить до загибелі риб від задухи.

Таблиця 4 - Риби, які дихають атмосферним повітрям (за Нікольським Г.В., 1974 р.)

№ з/п	Рід риб	Орган, яким дихає риба	Розповсюдження риб
1	<i>Neoceratodus</i>	"Легеня"	Австралія
2	<i>Protopterus</i>	"Легеня"	Африка
3	<i>Lepidosiren</i>	"Легеня"	Південна Америка
4	<i>Polypterus</i>	"Легеня"	Африка
5	<i>Lepisosteus</i>	Плавальний міхур	Північна Америка
6	<i>Amia</i>	Плавальний міхур	Північна Америка
7	<i>Gymnarchus</i>	Плавальний міхур	Африка
8	<i>Arapaima</i>	Плавальний міхур	Південна Америка
9	<i>Erythrinus</i>	Плавальний міхур	Південна Америка
10	<i>Electrophorus</i>	Глотко-надзяберний орган	Південна Америка
11	<i>Hypopomus</i>	Зябра	Південна Америка
12	<i>Misgurnus</i>	Кишечник	Азія і Європа
13	<i>Clarias</i>	Надзяберний орган	Азія і Африка
14	<i>Doras</i>	Шлунок	Південна Америка
15	<i>Callichthys</i>	Шлунок	Південна Америка
16	<i>Hoplosternum</i>	Шлунок	Південна Америка
17	<i>Hypostomus</i>	Шлунок	Південна Америка
18	<i>Ancistrus</i>	Шлунок	Південна Америка
19	<i>Plecostomus</i>	Шлунок	Південна Америка
20	<i>Heteropneustes</i>	Надзяберний орган	Азія
21	<i>Umbra</i>	Плавальний міхур	Європа і Північна Америка
22	<i>Monopterus</i>	Надзяберний орган	Азія
23	<i>Amphipnous</i>	Надзяберний орган	Азія
24	<i>Aguilla</i>	Шкіра, зябра	Європа, Азія і Північна Америка
25	<i>Symbranchus</i>	Шкіра, зябра	Азія
26	<i>Ophiocephalus</i>	Надзяберний орган	Азія
27	<i>Parophiccephalus</i>	Надзяберний орган	Африка
28	<i>Anabas</i>	Надзяберний орган	Азія
29	<i>Osphronemus</i>	Надзяберний орган	Азія
30	<i>Betta</i>	Надзяберний орган	Азія
31	<i>Periophthalmus</i>	Шкіра	Африка, Азія, Австралія

Активна реакція води (рН). Активна реакція середовища, яка відіграє важливу роль у житті риб, залежить від співвідношення розчинених у воді кисню і вільної вуглекислоти і може змінюватись протягом доби. У прісних водоймах надлишок вуглекислого газу викликає збільшення лужності води. У морських водах, які вміщують значну кількість бікарбонатів, надлишок цього газу зв'язується і рН залишається більш стійким.

Враховуючи, що для кожного виду риб характерні певні значення рН, його зміни викликають розлад обміну речовин. Оптимальна величина рН для риб як правило становить 7-8 (близька до нейтральної), допустима – від 6 до 9, а летальна або шкідлива – нижче 5 і вище 9,2-10.

Сірководень (H₂S). За оптимальних умов сірководень у воді відсутній (0 мг/л), його допустима величина – до 1 мг/л, а летальна або шкідлива – від 1 до 12 мг/л.

Солоність. У воді знаходиться цілий спектр мінеральних солей, за їх концентрацією водойми поділяють на:

1. *Прісні* (0,01-0,5‰) – ріки, озера, водоймища.
2. *Солонуваті* (0,5-30‰): *олігалінні* (0,5-4,0‰), *мезогалінні* (5,0-18,0‰), *полігалінні* (18,0-30,0‰) – озера, континентальні моря, естуарії.
3. *Морські* (30,0-40,0‰) – океан, відкриті й континентальні моря, лимани, затоки.
4. *Пересолені* (більше 40‰) – озера, затоки, лимани.

Солоність води у морях різна і значно коливається в своїх межах: Балтійське море (4-16‰), Азовське (9-10‰), Чорне (16-19‰), в океані солоність води досягає 35‰.

Діапазон адаптивних можливостей рибоподібних і риб, а також інших гідробіонтів, які часто є їх кормовими організмами, спрямовані на максимальне використання водойм із різною мінералізацією води. Найменший діапазон характерний прісноводним риbam (до 3‰), а найбільший – морським риbam відкритих океанічних акваторій (до 35‰); для інших гідро біонтів цей діапазон знаходився в межах від 5‰ (прісноводні молюски і мідії) до 35‰ (краби, устриці, креветки і морські зірки), втім краби зустрічаються за солоності води 1-35‰ (рис. 3.5).

Для того щоб переносити різну солоність, риби повинні володіти механізмом регуляції сталості осмотичного тиску рідин тіла. Це так звана – *осморегуляція*. Чим більш досконалішим є цей механізм, тим більш незалежною стає риба від рівня мінералізації.

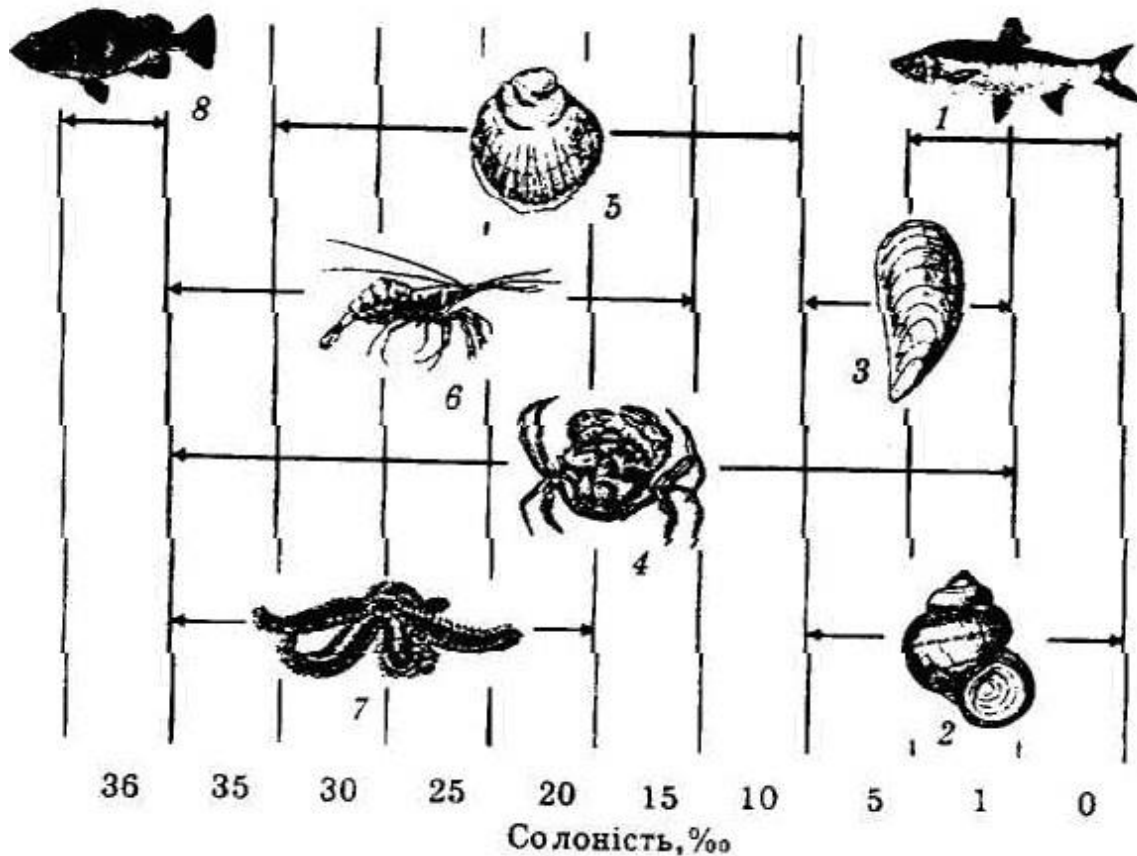


Рисунок 3.5 - Адаптивні можливості риб та їх кормових організмів до змін солоності води: 1 – прісноводні риби (до 3⁰/₀₀); 2 – черепашкові прісноводні молюски (до 5⁰/₀₀); 3 – мідії (1-5⁰/₀₀); 4 – краби (1-35⁰/₀₀); 5 – устриці (10-30⁰/₀₀); 6 – креветки (15-35⁰/₀₀); 7 – морські зірки (20-35⁰/₀₀); 8 – морські риби відкритих океанічних акваторій (понад 35⁰/₀₀) (за Романенком В.Д., 2001 р.)

За характером осмотичного тиску внутрішнього середовища риб розділяють на 3 групи:

1. *Хрящові риби* – внутрішній тиск їх більший ніж тиск навколишнього середовища, головним чином за рахунок солей сечовини. Кількість сечі (в см³), яку виділяють хрящові риби (акула-катран) на 1 кг маси тіла за день, є незначною – 4,7-12,2 см³.

2. *Морські риби* – тиск порожнинних рідин менший, ніж у навколишньому середовищі. Рідина в тілі риби містить менше солей, їй постійно загрожує небезпека зневоднювання, щоб відшкодувати втрату води крізь шкіру й зябра, морські риби змушені весь час пити воду. Але тут треба якось вирішити проблему із сіллю, що надходить: частина солей виділяється з

екскрементами, інша частина через спеціальні клітини вижимается у вигляді кристалів через зябра. Сечовиділення в морських риб відбувається рідко.

3. *Прісноводні риби* – тиск порожнинних рідин більший ніж у навколишньому середовищі, за рахунок мінеральних солей. Концентрація солей у тілі прісноводної риби більша, ніж у воді, їй постійно загрожує небезпека роздутися від проникної крізь шкіру води. Тому ці риби практично не п'ють воду, а та яка потрапляє в її тіло через зябра й шкіру, виводиться через нирки у вигляді значної кількості сечовини. Кількість сечі (в см³), яку виділяють прісноводні риби (*Pristis microdon Lat.*) на 1 кг маси тіла за день, є досить значною – 250,0 см³.

Щодо солоності води виділяють 5 таких екологічних груп рибоподібних і риб: *морські, прісноводні, солонуватоводні, прохідні та напівпрохідні*. З іншого боку, риби з вузьким діапазоном солоності є *стеногалінними* (морські, прісноводні); риби з широким діапазоном солоності – *еврігалінні* (солонуватоводні, прохідні, напівпрохідні).

Вся кількість солей у воді впливає не тільки на загальний сольовий склад, але й окремі його компоненти. Наявність у воді певних мінеральних солей забезпечує більш швидкий ріст риб. Для побудови тканин риб необхідні солі кальцію, калію, заліза, фосфору. Багато солей, що розчинені у воді, здійснюють опосередковану дію на риб, впливаючи на кормові організми або їхню їжу. Високопродуктивними зонами є апвелінг, естуарії, гирла річок, де багато біогенних елементів.

Солі, що виносяться річками, відіграють величезну роль у продуктивності морів. Зарегулювання річок Азово-Чорноморського басейну негативно відбилосся на продуктивності Чорного й, особливо, Азовського морів. Біомаса фітопланктону Азовського моря після будівництва Цимлянського гідровузла знизилася в 3 рази, а зоопланктону в 20-30 разів. Природно, що це відбилосся на умовах живлення промислових риб і, як наслідок, різко скоротились їх промислові запаси.

Найбільш продуктивні зони Світового океану – у місцях виносу донних вод, багатих біогенами. Існує поняття "полярних фронтів", тобто місць стику холодних і теплих вод (апвелінг).

Більшість риб пристосована до життя в розчинах більш-менш стабільного осмотичного тиску. Якщо перенести рибу у водойму з іншим осмотичним тиском, то вона гине внаслідок різниці тиску усередині організму й у навколишньому середовищі. Однак за повільної, поступової зміни солоності води, організм риби пристосовується до нового осмотичного тиску. Так відбувається із прохідними й напівпрохідними рибами. Це варто враховувати під час робіт з інтродукції різних видів риб у нові водойми, зокрема рослиноїдних (табл. 5).

Таблиця 5 - Життєздатність ікри і личинок білого товстолобика та цьоголіток білого амура залежно від рівня солоності води за 36 годин

Солоність води, ‰	Життєздатність ікри білого товстолобика, %		Життєздатність личинок білого товстолобика, %		Життєздатність цьоголіток білого амура, %	
	М	±m	М	±m	М	±m
1	85,0	1,2	98,2	0,4	100,0	-
2	84,2	1,3	72,4	2,2	100,0	-
3	75,0	2,1	65,1	2,4	100,0	-
4	72,7	2,4	46,1	2,4	100,0	-
5	0,0	0,0	33,3	4,1	100,0	-
6	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	-
7	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	-
8	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	-
9	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	-
10	0,0	0,0	0,0	0,0	57,1	2,5

Звуки. Рибоподібні і риби здатні вловлювати й видавати різні звуки.

Видавані рибами звуки підрозділяються на (рис. 3.6):

1) *біологічні* – видаються спеціальними органами (плавальний міхур, зяброві кришки, глоткові зуби й ін.); вони включають агресивні й оборонні, нерестові, орієнтовні сигнали;

2) *механічні* – видаються мимоволі в процесі харчування, руху тощо.

Подані рибами звуки нагадують скрип, рохкання, каркання, барабанний бій, писк. У більшості риб звуки видають самці. Імітація звуків риб, пов'язаних з харчуванням, рухом, погрозою застосовується під час захисту риб від попадання у водозабірні споруди і в промисловому рибальстві. Так, імітацію звуків руху риб використовують під час лову тунців; сомів залучають у зони облову на звуки, що булькають; скумбрію втримують у кошелі за допомогою звуків, що подають дельфіни.

Характер звукових коливань, які сприймаються рибами лежать у діапазоні від 16 гц – гольян до 13139 гц – карликовий сомик.

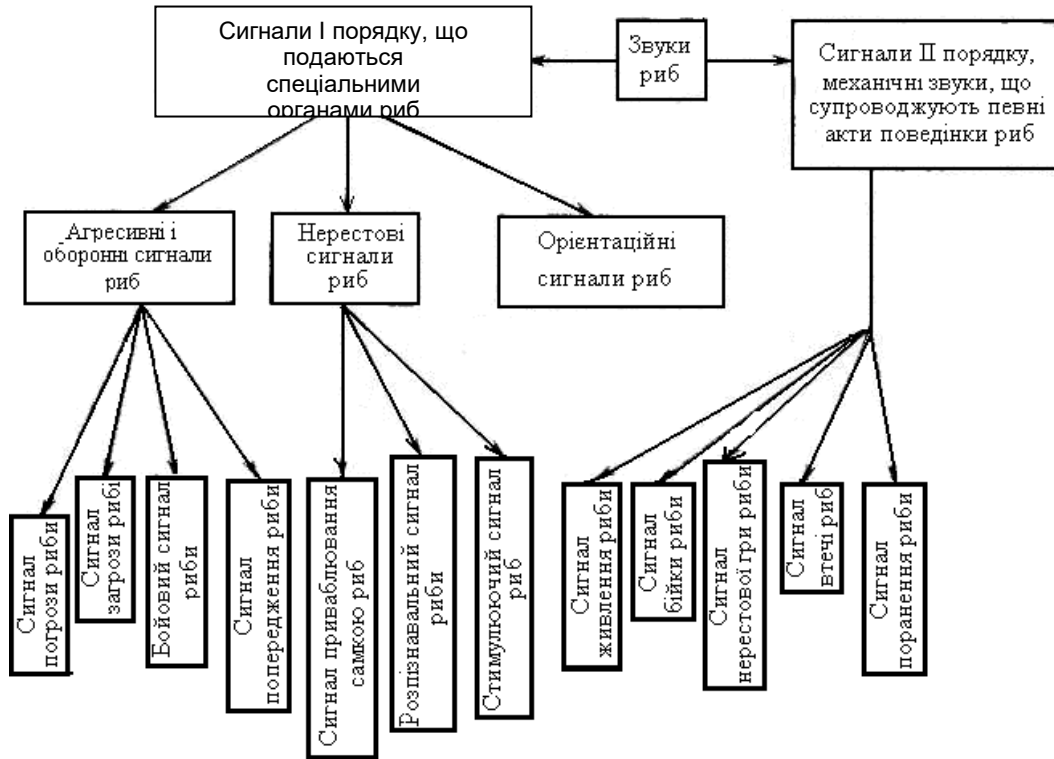


Рисунок 3.6 - Схема класифікації звуків риб (за Мойсєєвим П.О. та ін.,1981 р.)

Вплив забруднень на риб. У результаті господарської діяльності людини у водойми надходять різні розчинні у воді забруднювальні речовини, які не входили раніше до складу морської або прісної природної води. Це так звані забруднювачі: *солі важких металів, радіонукліди, добрива, пестициди, гербіциди, різні кислоти.*

У водах Світового океану найпоширенішими й небезпечними забрудненнями є нафта (і нафтопродукти), важкі метали й радіоактивні речовини. Забруднення нафтою відбувається в результаті видобутку її в шельфових зонах, транспортування, аварій танкерів.

Нафтові забруднення впливають на всіх гідробіонтів. Вони накопичуються й вражають життєво важливі органи, спричиняють порушення харчування, розмноження, поведінки. Нафтові забруднення можуть приводити до масової загибелі ікри й личинок риб.

Найбільш сильно забруднюються токсичними речовинами внутрішні водойми. Останнім часом вони стали здійснювати істотний вплив на риб. Характер дії речовин на риб залежить від їхньої токсичності й концентрації. У разі більших концентрацій відбувається отруєння й загибель риби. Ікра, личинки й молодь риб найбільш чутливі до забруднення води.

Дія токсинів на рибу буває різною:

- призводять до *асфіксії*, шляхом враження зябер, порушення газообміну й транспортної функції гемоглобіну (*ціаніди, аміак, сірководень*);
- спричиняють враження нервової системи (*феноли, пестициди, барвники*);
- спричиняють порушення координації (*феноли, спирти*);
- вражають очі, травну систему, порушують осморегуляцію.

Соли важких металів, радіонукліди – накопичуються в м'язовій і кістковій тканинах, на певному етапі вони можуть викликати загибель риби, а частіше впливають на її споживачів. Важкі метали й радіоактивні речовини риби акумулюють у собі як з води, так і з кормових організмів, тому вміст їх у рибі часто в кілька разів більше, ніж у воді.

Радіоактивні речовини накопичуються переважно в кістках і внутрішніх органах риби.

Як правило ми маємо змогу спостерігати результати комплексної дії забруднювальних речовин на рибу, зокрема це стосується наукових досліджень для окуневих (берш), проведених в Каховському водосховищі (за Новіцьким Р.О та ін., 1999 р.).

Було встановлено, що в результаті комплексної дії забруднювальних речовин у берша розвиваються аномалії (збільшення в 3-4 рази) хребців хвостового відділу (рис. 3.7).

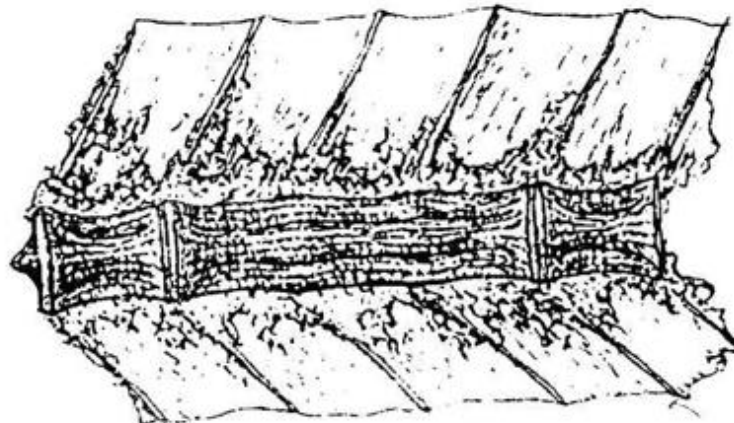


Рисунок 3.7 - Аномалія хребта в хвостовому відділі берша Каховського водосховища (зрощення трьох тіл хребців) (за Новіцьким Р.О. та ін., 1999 р.)

У цієї риби відбуваються також аномалії розвитку тичинок першої зябрової дуги, а саме аберації зябрових тичинок: викривлення, роздвоєння тичинок, недорозвинення великої їх частини (рис. 3.8а), особливо порівняно

із зябровою дугою нормального вигляду (рис. 3.8 б).

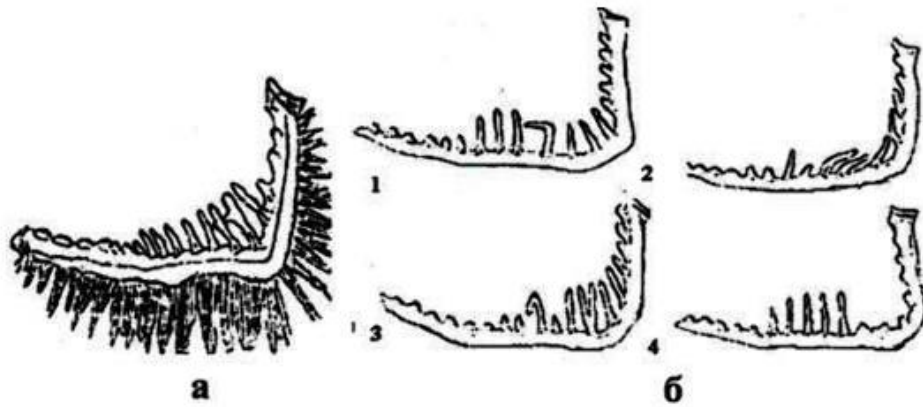


Рисунок 3.8 - Аномалії розвитку тичинок першої зябрової дуги: а – загальний вигляд зябрової дуги; б – аберації зябрових тичинок (1,2 – викривлення тичинок;3 – викривлення і роздвоєння тичинок; 4 – недорозвиток великої частини тичинок) (за Новіцьким Р.О. та ін.,1999 р.)

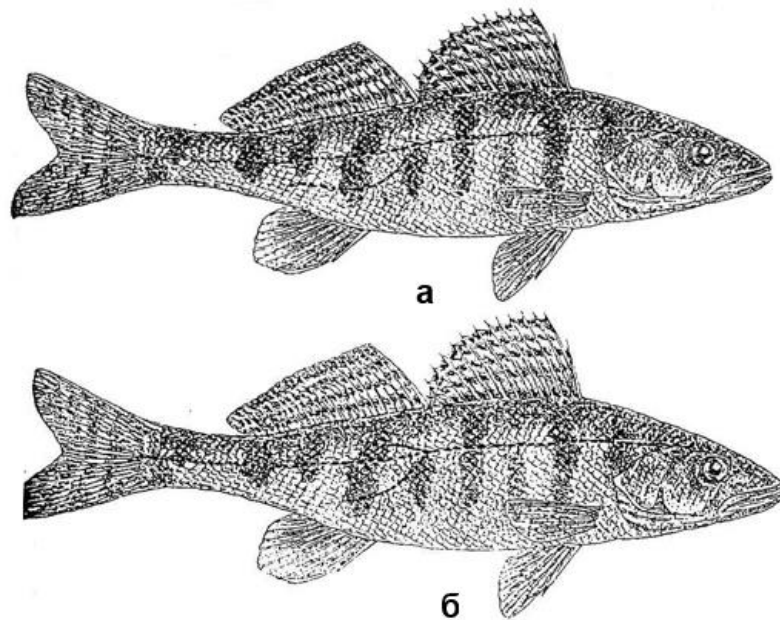


Рисунок 3.9 - Аномалії бокової лінії берша:
а – гіллястість; б – роздвоєння (за Новіцьким Р.О та ін.,1999 р.)

Схожі аномалії спостерігаються у берша Каховського водосховища і в бічній лінії, яка роздвоюється і галузиться (рис. 3.9).

3.2 Біотичні взаємовідносини та екологічні групи рибоподібних і риб

Екологічні групи риб. Різноманітність водних середовищ відіграє важливу роль у реалізації життєвих потреб риб та сприяє утворенню різних екологічних груп риб (рис. 3.10).

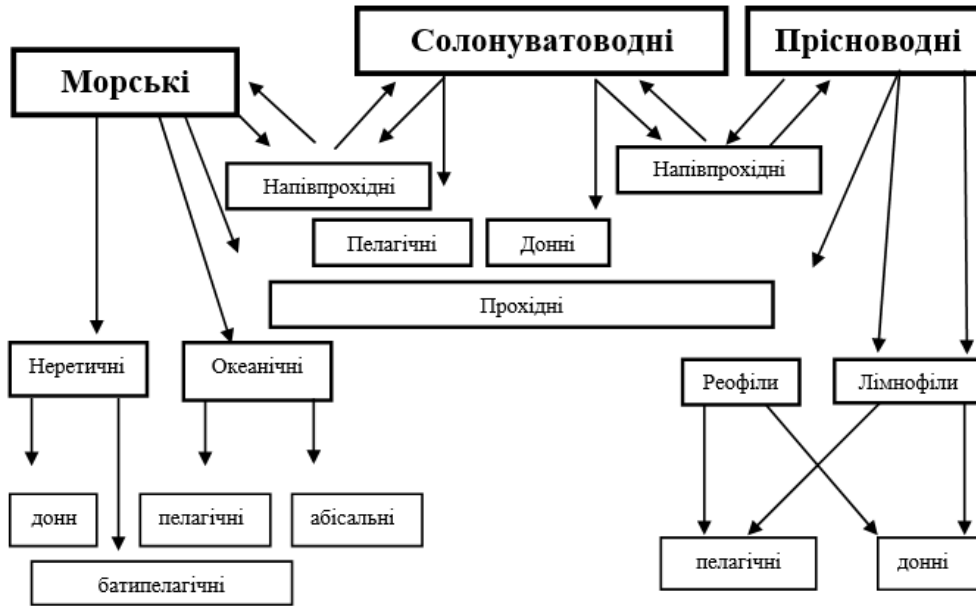


Рисунок 3.10 - Схематичний розподіл риб і круглоротих на головні екологічні групи (за Булаховим В.Л. та ін., 2007 р.)

До *морських* відносять риб, які постійно мешкають у морях і океанах із високою солоністю (понад 20‰). Вони розподіляються на неретичні, які мешкають в основному в прибережній зоні до 200 м глибиною, і океанічні. В обох підгрупах зустрічаються пелагічні риби (пелагофіли) – мешканці товщі води. У підгрупі неретичних риб зустрічається велика кількість придонних (батипелагічних) і донних риб. До підгрупи океанічних риб, крім пелагічних, входять так звані абісальні, або глибоководні риби, які мешкають на глибинах від 500 до 7500 м.

Солонуватоводних риб розподіляють лише на пелагічних і донних. Інша класифікація у прісноводних риб. Перш за все чітко виділяють реофільних (річкових) і лімнофільних (озерних) риб. У обох зазначених підгрупах зустрічаються донні і пелагічні риби.

Для розмноження багато риб змінюють своє місцеперебування і здійснюють нерестові (або репродуктивні) міграції. Риби, які використовують сусідні місцеперебування – "море-лимани", "лимани-прісні водойми" в

зворотних напрямках, одержали назву напівпрохідних, а риби, що змінюють віддалені і протилежні за солоністю водойми – "море-прісні водойми", відносяться до прохідних.

Біотичні взаємини в риб досить різноманітні, але загалом вони можуть бути об'єднані у дві групи – внутрішньовидові (гомотипні) і міжвидові (гетеротипні) реакції.

Внутрішньовидові реакції. Проявляються між особинами одного виду й спрямовані на забезпечення оптимальних умов існування, відтворення й харчових взаємин. Проявляються внутрішньовидові взаємовідносини головним чином у формуванні *одновидових угруповань* різної складності або чисельності, структури, етології. Виникнення того або іншого угруповання тісно пов'язане з біологією виду, точніше сказати з його еволюційним розвитком, і зумовлене пристосуванням виду до умов зовнішнього середовища з метою забезпечення сприятливого існування.

Розрізняють такі форми одновидових угруповань:

Популяція або стадо – одновидове різновікове угруповання риб, що самовідтворюється, приурочене до певного місця перебування (місця розмноження, нагулу, зимівлі) і характеризується певними морфологічними показниками (розмірно-масовим складом, темпом росту, строками нересту), наприклад, популяції осетрових, оселедцевих, камбалових.

Елементарна популяція – угруповання, яке складається в основному з риб одного віку, близьких за фізіологічним станом (вгодованістю, ступенем зрілості гонад, зараженістю паразитами), ритмом біологічних процесів. Елементарна популяція зазвичай виникає на місцях народження, випуску молоді, зберігається тривалий час, а іноді й на все життя. Це нібито "популяція в популяції", структура якої дуже мінлива. Вона може перебувати якийсь час у розрідженому стані (на місцях нагулу), потім поєднуватися в яке-небудь скупчення різної величини. Але загалом елементарна популяція досить стійка й поєднує риб з однаковим сезонним ритмом життєдіяльності. Ця форма внутрішньовидового угруповання чітко виділяється в хамси, тюльки, тарані, товстолобиків. Елементарна популяція є одиницею популяційної структури виду і частиною стада.

Зграя (косяк) – угруповання близьких за віковим й біологічним станом риб одного виду, що взаємно орієнтуються один на одного і поєднуються на більш-менш тривалий час.

Розрізняють такі структурні типи зграї (рис. 3.11):

- 1 – *ходовая* (клинчаста);
- 2 – *кругового огляду* (округла);
- 3 – *оборонна (захисна)* (компактна, що обтікає або дезорієнтувальна);
- 4 – *кормова (харчова)* (округла в планктофагів, кільцева в хижаків).



Рисунок 3.11 - Організаційні типи зграй риб:

1 – ходова; 2 – колового огляду; 3 – захисна уникаючого типу; 3а – захисна дезорієнтувального типу; 4 – харчова під час живлення зграйних риб-планктофагів; 5,5а – харчова під час живлення зграйних риб-хижаків (5 – вид зверху; 5а – вид збоку) (за Івановим О.О., 2003 р.)

Форма, величина, щільність і структура зграї досить різні й специфічні для різних видів, наприклад, форма зграй у далекосхідної сардини (рис. 3.12).

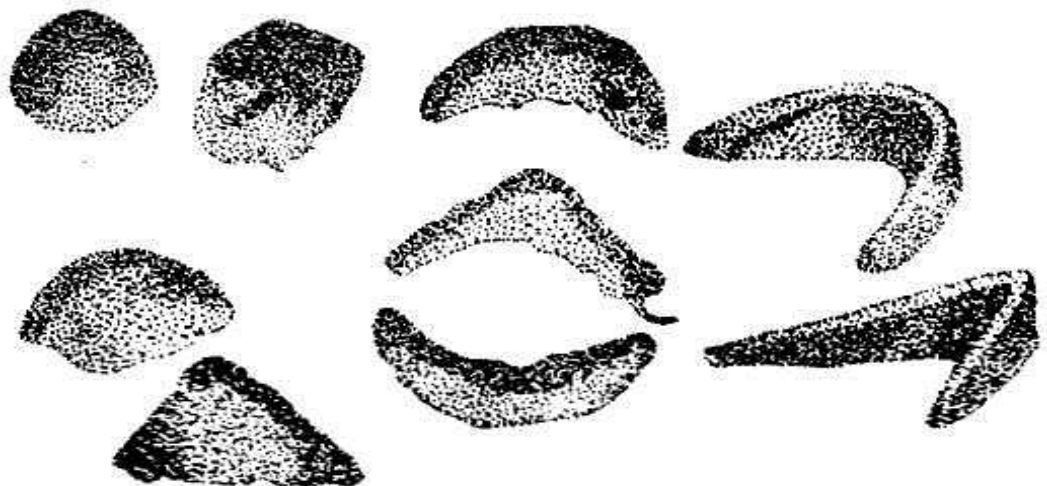


Рисунок 3.12 - Форма зграй далекосхідної сардини (за Мойсеєвим П.О. та ін., 1981 р.)

Згряя – угруповання об'єднане єдністю поведінки, тобто пов'язана з

поводженням риб. У зграї риби активно підтримують контакт, тут має місце певна організованість дії риб. Із усього різноманіття риб, близько 4 тис. видів є зграйними. Найбільш характерне утворення зграй для пелагічних риб (анчоусові, оселедцеві, ставридові, скумбрієві), великі зграї утворюють напівпрохідні (тарань, вобла, лящ, пузанок) і деякі прохідні (кета, горбуша) види риб. Їх утворення має дуже велике пристосувальне значення. Поведінка зграї нагадує єдиний організм. Зграя в цілому раніше окремих особин виявляє небезпеку, ущільнюючись дезорієнтує хижака, легше уникає знаряддя лову, швидше знаходить скупчення харчових організмів. Під час руху зграя краще орієнтується. Її стійкість визначається зоровими контактами, чому сприяють звуки, що подають зграйні риби, й утворюване ними спільне єдине електричне біополе, зграйне фарбування тощо (рис. 3.13).

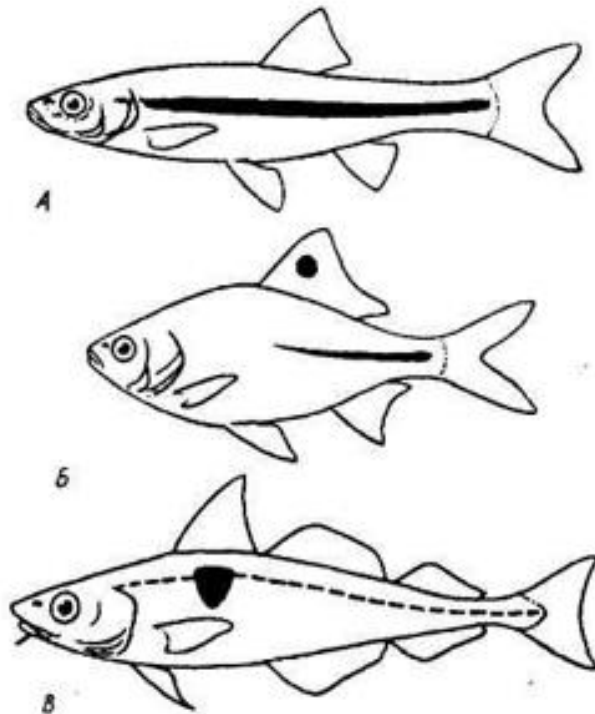


Рисунок 3.13 - Типи зграйної пігментації у риб:
 а – амурський голяк (*Phoxinus logowskii*); б – колючий гірчак (*Acanthorhodeus asmusi*); в – пікша (*Melanogrammus aeglefinus*) (за Мойсеєвим П.О. та ін., 1981 р.)

Риби в зграї впливають одна на одну, змінюючи абіотичні умови. Так,

деякі види рухом плавців створюють течу води біля ікринок, які охороняють (судак, бички тощо). У нерестових гніздах у лососів незапліднені ікринки не гинуть, а розвиваються партеногенетично, поки із запліднених ікринок не виведуться личинки. У мирних видів риб у зграї відзначається зменшення споживання кисню порівняно з одиночними особинами. Підвищення щільності риб також знижує вплив на них отруйних речовин.

Уночі, як правило, у більшості зграйних риб групова реакція втрачається, угруповання розпадається або злегка розсіюється.

Кількість особин у зграї може сильно варіювати: від декількох особин до величезної кількості. Концентрація зимуючої хамси в Чорному морі досягає площі до 440 тис. м² за середньої висоти 14-24 м., об'єм деяких косяків досягав 8,7 млн м³.

Зграєутворення в деяких видів риб не стабільне протягом сезону. Зграї можуть утворюватися й розпадатися залежно від віку. Можуть розпадатися у разі досягнення місць нагулу або нересту, і навпаки, утворюватися для досягнення до місць нересту, нагулу або зимівлі.

Досить специфічне поведіння зграйних риб стосовно знарядь лову. Вони порівняно легко обходять стаціонарно встановлені знаряддя лову, швидко реагують на обкидні і закидні неводи. Як не дивно, слабо реагують на знаряддя лову, що тралять, якщо вони рухаються за курсом руху зграї. Здатні легко піти із трала, вони поступово сповільнюють швидкість і попадають у самий кут трала. Навіть дрібні риби, які змогли б вийти через велике вічко, залишаються в зграї й уловлюються тралом.

Скупчення – тимчасове об'єднання декількох зграй або елементарних популяцій, які можуть зливатися або бути відособленими. Склад риб у скупченнях дуже різноякісний і залежить від типів скупчень:

- *нерестові скупчення*, виникають із метою розмноження й складаються практично винятково зі статевозрілих особин виду;
- *міграційні скупчення*, виникають на шляхах руху риб і часто переходять у якийсь інший тип (нерестові, нагульні, зимувальні), від чого залежить їх якісний склад;
- *нагульні скупчення*, що утворюються на місцях годівлі, можуть бути різновіковими (за подібного живлення молоді й дорослих риб) або одновіковими (дорослі і молодь риб живляться нарізно);
- *зимувальні скупчення*, виникають на місцях зимівлі й, зазвичай, малорухомі. Підводні роботи показали, що під час залягання риб на зимівлю спостерігається досить чітко виражене їх видове відокремлення.

Колонії – тимчасові, захисні угруповання риб, що складаються з особин однієї статі. Утворюються вони на місцях нерестовищ для захисту кладок, ікри від ворогів, наприклад, колонії самців мульної риби, у косаткових,

американських сомових, у судака.

Внутрішньовидовий паразитизм – своєрідна форма прояву багатогранних внутрішньовидових взаємин риб. Спостерігається в багатьох глибоководних риб (вудильники), концентрація яких дуже розріджена й можливість зустрічі особин протилежної статі в умовах практично повної темряви майже неможлива. Тому в процесі еволюції виникли паразитичні форми карликових самців, які прирастають ротовим апаратом до тіла самки й харчуються через її кровоносну систему. На тілі деяких самок зустрічається до 2-3 самців (рис. 3.14), в яких відбувається редукування деяких органів (зміна ротового апарата, редукція кишечника, очей)

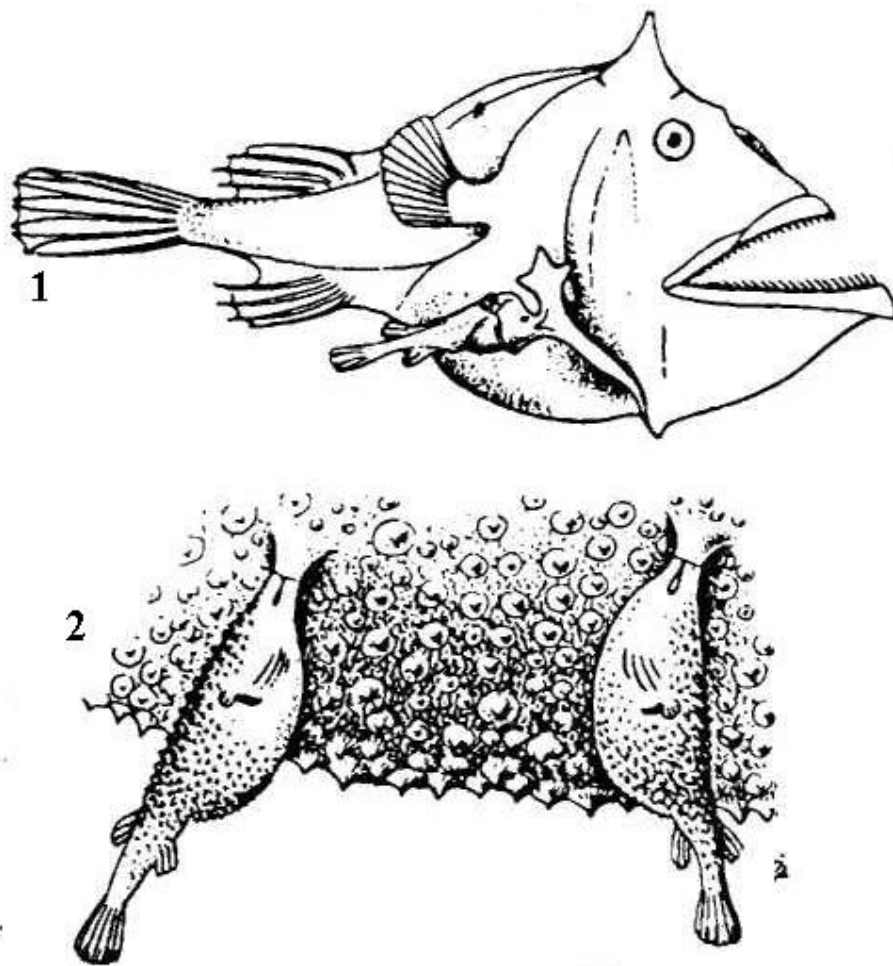


Рисунок 3.14 - Внутрішньовидовий сексуальний паразитизм у глибоководних вудильників:
карликові самці (1 – *Edriolychus schmidti* В., 2 – *Ceratias*) (за Мойсеевим П.О. та ін., 1981 р.)

Харчові взаємини. Важливе значення в житті риб мають внутрішньовидові харчові взаємини.

Вироблення пристосувальних реакцій дозволило риbam одного виду досягти ослаблення напруженості внутрішньовидових харчових відносин і загалом поліпшити забезпеченість їжею популяції. Цю проблему риби вирішили через:

- утворення декількох генерацій ("хвиль") молоді риб у результаті порційного ікрометання.

- розбіжності в спектрі живлення на різних етапах розвитку молоді й дорослих риб, що дозволяє поліпшити їх забезпеченість їжею;

- розширення спектра живлення за погані забезпеченості кормовими організмами й, навпаки, звуження спектра за гарної забезпеченості;

- пристосування до умов відгодівлі шляхом зміни характеру росту: за погіршення умов живлення спостерігається вповільнення темпу росту, що супроводжується більш пізнім дозріванням, а отже й скороченням чисельності стада відповідно до кормової бази;

- пристосування до збереження популяції за несприятливих умов живлення, що пов'язане з утворенням карликових форм (самці-карлики лососів, окунів, карликові форми карася);

- більш раціональне використання кормових ресурсів, яке забезпечується загибеллю самців у деяких видів риб після нересту (бички, деякі оселедцеві й лососеві);

- внутрішньовидове хижацтво (канібалізм) – шлях скорочення чисельності у разі нестачі корму. Поїдаючи свою молодь, щука, окунь, судак, деякі осетрові, регулюють свою чисельність і знімають загострення харчових відносин у результаті перенаселення. Канібалізм дозволяє жити деяким риbam у таких водоймах, де немає інших видів. Поїдаючи свою молодь у північних озерах окунь освоює той корм (зоопланктон), що йому вже доступний.

- розбіжність у спектрі живлення в самок (більші – хижакі) і самців (дрібніші – бентофаги), що зустрічається в глибоководних риб.

Міжвидові реакції. Міжвидові взаємини у риб проявляються у формі харчової конкуренції, хижак-жертва, мирного й паразитичного співжиття. Міжвидові зв'язки в риб виробилися в процесі видоутворення як пристосування до нових умов перебування в певній географічній зоні. У результаті сформувалися фауністичні комплекси – групи видів, зв'язаних спільністю географічного походження. Взаємини між різними видами в риб одного фауністичного комплексу характеризуються ослабленням харчової

конкуренції шляхом розбіжності спектрів харчування й місць годівлі (особливо в дорослих особин). Конкуренція має місце в основному через другорядні кормові об'єкти. У цей час фауна багатьох водойм представлена рибами різних фауністичних комплексів, і найбільш гостре загострення харчових відносин виникає між видами різних комплексів, що займають подібні екологічні ніші.

Взаємини хижак – жертва призвели до набуття рибами низки особливостей:

1. у *риб-хижаків* – сильні зуби, гарний зір і нюх, швидке пересування тощо;

2. у *риб-жертв* – шипи, колючки, панцир, отрутні залози тощо.

Форми взаємин у риб включають:

1. *паразитизм* (на рибах паразитують глибоководні вугрі, ванделієві сомики, міноги, міксини тощо); середземноморський карапус живе в порожнині тіла голонтурії, де живиться гонадами і водними легенями свого господаря. Він є не шкідливим, завдяки дивній здатності голотурій постійно відновлювати свої органи (рис. 3.15).

2. *коменсалізм* – взаємодія, корисна для однієї й без особливої користі для іншої риби (взаємини акул з рибою-причепю, що прикріплюється до акули, подорожує з нею і відділяється від неї, щоб з'їсти залишки їжі);

3. *мутуалізм (симбіоз)* – взаємовигідне співжиття, корисне для них обох (спостерігається в риб-"чистильників", які рятують риб-"клієнтів" від паразитів, гриб-кових і бактеріальних захворювань (губанові риби, рибаметелик та ін.).

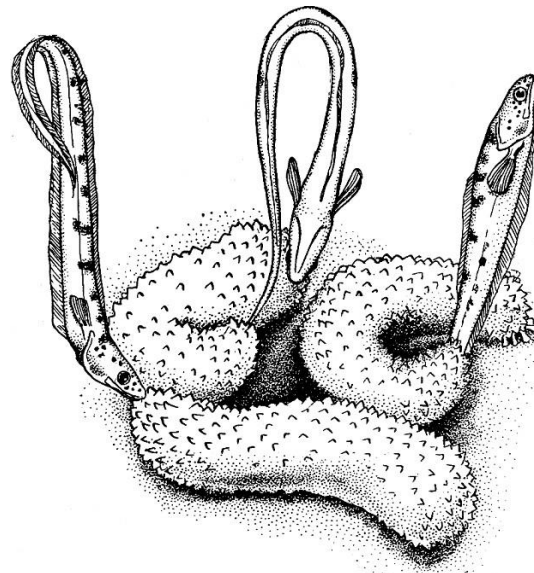


Рисунок 3.15 - Симбіотичні взаємовідносини риби-карапуса з голонтурією (за Мельником О.П. та ін., 2008 р.)

Взаємини риб з іншими організмами. У риб існують складні взаємини з іншими організмами (іншими тваринами, рослинами, бактеріями, вірусами).

Велику кількість захворювань у риб викликають віруси (краснуха, інфекційна водянка) і бактерії (фурункульоз).

Бактерії служать також їжею для риб (білий товстолобик). Деякі глибоководні риби мають у світних органах особливі бактерії, які світяться.

Водорості й вищі рослини є об'єктами харчування рослиноїдних риб (білий товстолобик, білий амур, краснопірка). Деякі рослини харчуються личинками риб (пухирчатка). Деякі гриби викликають серйозні захворювання в риб (бранхіомікоз, сапролегніоз). Періодичний бурхливий розвиток деяких водоростей викликає у водоймах явища, що призводять до загибелі риб.

Молодь риб на ранніх стадіях розвитку харчується найпростішими (інфузорії та ін.). Серед найпростіших є паразитичні форми.

Донна рослинність використовується рибами як субстрат для відкладання ікри (лящ, сазан, вобла та ін.), ряд видів відкладає ікру на плаваючі водорості (сайра). Також рослинність використовується рибами для схованок.

Схематично основні біотичні зв'язки риб з іншими тваринами у морських водоймах виглядають наступним чином.

З водних тварин, кишковопорожнинні мало використовуються рибами для живлення, деякі їх види є схованкою для риб (корали). Інші види кишковопорожнинних поїдають личинок і молодь риб (гідра, медузи, гребневики). Багато хто з кишковопорожнинних з'їдають велику кількість зоопланктону. Так, в Азовському морі масовий розвиток медуз призвів до активного виїдання планктону. Існують паразитичні кишково-порожнинні, які вражають гонади осетрових риб.

Черви мають важливе значення в живленні риб (круглі, мало і багащитинкові). Багато червів є паразитами й практично всі риби деякою мірою ними заражені.

Молюски відіграють важливу роль у живленні багатьох видів риб (плітка, вобла, бички, камбали та ін.). У мантийну порожнину двостулкових молюсків окремі риби відкладають ікру (гірчак). Головоногі молюски, кальмари й каракатиці є хижаками й поїдають риб. Личинки двостулкових молюсків паразитують на зябрах і плавцях риб.

Ракоподібні мають велике значення в живленні риб. Ними харчується молодь мирних і хижих риб, а також більшість пелагічних видів (оселедець, анчоус, скумбрія та ін.). Деякі ракоподібні можуть нападати на личинок риб (циклопи), а деякі види є проміжними хазяїнами паразитичних червів.

Комахи та їх личинки є важливими харчовими об'єктами риб (хірономіди, струмковики, бабки й одноденки).

Голкошкірі використовуються деякими рибами в їжу (строката зубатка). Багато голкошкірих поїдають донних безхребетних, іноді молодь риб (морські зірки, морські їжаки).

Рибоїдні птахи поїдають велику кількість риби (чайки, гагари, баклани, чаплі й ін.) та є остаточними хазяїнами деяких паразитичних для риб червів, чим сприяють поширенню низки захворювань (лігульоз).

Окремі хижі риби (щука, сом, гольці, таймень та ін.) можуть використовувати в їжу дрібних наземних ссавців (мишей, землерийок), деякі види (акули, піранї) нападають на великих ссавців.

Дещо іншими схематично виглядають основні біотичні зв'язки риб з іншими тваринами у прісноводних водоймах (рис. 3.16). Взаємовідносини у риб складаються з великою кількістю водних, навколководних і наземних тварин.

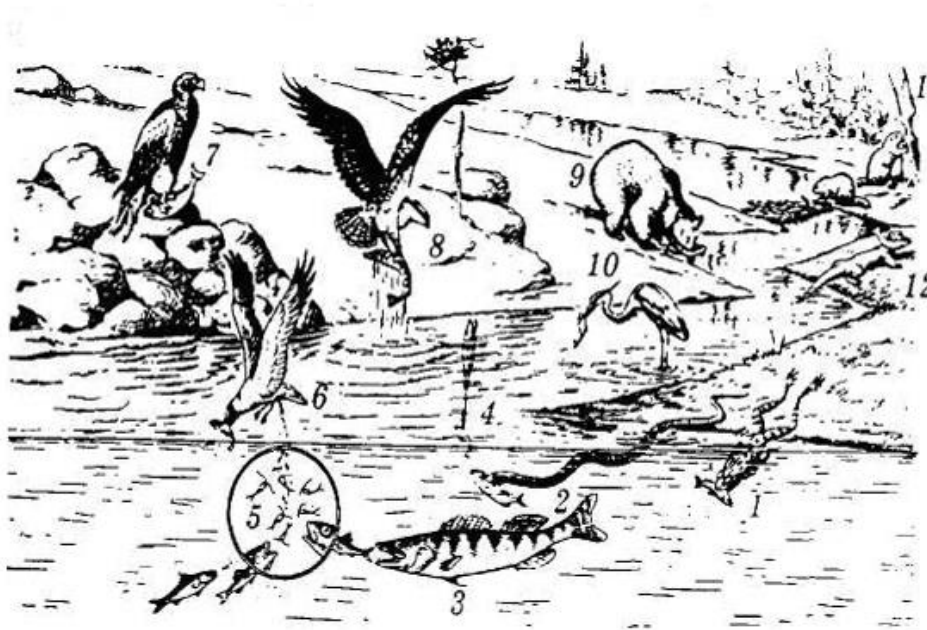


Рисунок 3.16 - Основні біотичні зв'язки риб у внутрішніх водоймах:

1 – жаба поїдає рибу; 2 – вуж живиться рибою; 3 – судак полює за дрібною рибою; 4 – крохаль полює за рибою; 5 – риби споживають в їжу циклопів; 6 – чайка живиться рибою; 7 – орлан із пійманою рибою; 8 – скопа вполювала рибу; 9 – ведмідь живиться рибою; 10 – чайка полює на рибу; 11 – бобри, які змінюють гідрологічний режим водойми, споруджуючи запруды; 12 – видра із зловленою рибиною (за Романенком В.Д., 2001 р.)

Харчові міжвидові взаємини риб. Усіх риб розподіляють на бактеріофагів, фітофагів, зоофагів. Більшість із них вступає в конкуренцію за їжу, яку вони споживають. Це такі основні види риб за групами кормових

організмів.

Бактеріофагія властива в основному для личинкових стадій розвитку костистих риб (оселедцеві, лососеві, коропові та інші, включаючи хижих). Молодь і дорослі риби, як правило, бактеріями не живляться.

Фітофагія розвинена у невеликої кількості видів. Фітофаги розподіляються на *фітопланктонофагів* (приклад – товстолобик білий, сардини), *фітобентофагів*, які живляться рослинними обростаннями (на камінні, вищих водних рослинах), детритом тощо (кефалі, храмуля, підуст) та *макрофітофагів* – риб, які споживають вищі водні й навколводні рослини (білий амур, краснопірка, мінога каспійська та ін.).

Зоофагія порівняно з фітофагією більш поширена й охоплює величезну кількість видів риб і круглоротих. *Зоопланктонофаги* переважно включають у свій раціон різні планктонні організми – найпростіших, коловерток, циклопів, дафній, криль і личинок молюсків, голкошкірих і багато інших (гігантська і китова акули, скати-орляки і манта, оселедцеві, анчоуси, шпроти, ряпушка, сиви, чехоня). Багато кісткових риб, а також личинки міног живляться різноманітними бентосними організмами – червами, молюсками, ракоподібними, моховатками, голкоподібними, личинками комах. Такі риби називаються *бентофагами*. До них належить багато представників коропових, в'юнових, окуневих, бичкових, личинки міног, скати і безліч інших видів різних систематичних груп.

Хижацтво – поширена форма живлення багатьох видів риб, зокрема *іхтіофагія* – це живлення рибою. Живляться рибою як спеціалізовані в трофічному відношенні риби (акули, лососеві (таймень), білизна, судак, баракуда і багато інших), так і ті особини, які досягають значних розмірів (короп, лящ, карась, бички). Велику групу хижаків складають види, які крім риби споживають жаб, птахів, ссавців (щука, сом, минь, багато видів акул).

Поліфагія також характерна для риб. Багато риб одночасно живляться великим планктоном, бентосними організмами, рослинними об'єктами, рибами. Поліфагія властива майже для всіх видів риб, найбільше вона розвинена у верховодки і головня. До їх раціону входять планктонні і бентосні організми, фітообростання, макрофіти й комахи, які попадають на поверхню води. Головень живиться також дрібною рибою.

Питання для самоперевірки

1. Що таке умови життя риб?
2. Що таке середовище перебування риб?
3. Що таке загальна ніша риб?

4. Що таке спеціальна ніша риб?
5. Що таке популяція риб?
6. Назвіть абіотичні фактори водного середовища.
7. Яким чином впливає температура води на риб?
8. Які особливості впливу температури на життєстійкість риб?
9. Наведіть зв'язок фізіологічних функцій риб із газовим і сольовим складом води.
10. Наведіть дані про роль світла, звуку та електричних хвиль у житті риб.
11. Розкажіть про існування риб у середовищі з різним рівнем рН (активної реакції води).
12. Охарактеризуйте вплив забруднення води на риб.
13. Які ви знаєте основні екологічні групи риб?
14. Які ви знаєте одновидові угруповання риб?
15. Що таке внутрішньовидова конкуренція риб?
16. Дайте визначення і наведіть приклади хижацтва, коменсалізму і мутуалізму.
17. Що таке канібалізм у риб?
18. Охарактеризуйте міжвидові реакції риб.
19. Охарактеризуйте харчові міжвидові взаємини риб.

ВИКОРИСТАНІ ДЖЕРЕЛА

1. Алексієнко В.Р. Іхтіологія : посіб. для студ. біологічних фак-тів. Київ : Укр. фітосоціолог. центр, 2007. 116 с.
2. Алимов С.І. Рибне господарство України: стан і перспективи. Київ : Вища освіта, 2003. 336 с.
- 3 Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Міноги (Petromyzontes). Риби (Pisces) / В.Л.Булахов, Р.О.Новіцький, О.Є.Пахомов, О.О.Христов. Дніпропетровськ : Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2007. 304 с.
4. Бузевич І.Ю. // Рибне господарство, 2004. Вип.63. С.16-18.
5. Годівля риб : підручник / Шерман І.М., Гринжевський М.В., Желтов Ю.О. та ін. Київ : Вища освіта, 2001. 269 с.
6. Гринжевський М.В. Аквакультура України (організаційно-економічні аспекти). Київ : Вільна Україна, 1998. 364 с.
7. Мельник О.П. Анатомія риб : підручник / Мельник О.П., Костюк В.В., Шевченко П.Г. Київ : Центр учб. літ-ри, 2008. 624 с.
8. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / Арсан О.М, Давидов О.А., Дьяченко Т.М. та ін.; за ред. В.Д.Романенка. Київ : ЛОГОС, 2006. 408 с. (Євтушенко М. Ю., Шевченко П. Г. Риби (нектон)). С. 156-193).
9. Пентилюк Р.С. Іхтіологія (Загальна іхтіологія) : конспект лекцій. ОДЕКУ, 2010. 125 с.
10. Раритетна іхтіофауна прісних водойм України (крім Карпатського регіону) / Долинський В.Л., Гончаренко Н.І., Афанасьєв С.О., Кирилюк О.П. Київ : Фітосоціо-центр, 2008. 100 с.
11. Іхтіологія (загальна і спеціальна). У двох томах: підручник. Т.ІІ. Іхтіологія (спеціальна) / Шевченко П.Г. та ін. Херсон: Олді-Плюс, 2022. 921 с.