

**Р.С. Пентилюк**

**ЗАГАЛЬНА ІХТІОЛОГІЯ**

**Конспект лекцій**

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ, МОЛОДІ ТА СПОРТУ УКРАЇНИ  
ОДЕСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ЕКОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Р.С. Пентилюк

ЗАГАЛЬНА ІХТІОЛОГІЯ

Конспект лекцій

Одеса  
2012

ББК 28.6

П 25

УДК 597.2/5

*Друкується за рішенням Вченої ради Одеського державного екологічного університету (протокол №8 від 28.10. 2010 р.).*

**Пентилюк Р.С.**

Загальна іхтіологія: Конспект лекцій. – Одеса: 2012. – 125 с.

У конспекті лекцій наведені особливості зовнішньої і внутрішньої будови риб, основні особливості їх біології (вік, ріст, живлення, розмноження), взаємини з довкіллям, питання динаміки популяцій, розподілу і акліматизації риб.

Конспект лекцій підготовлено для студентів напряму «Водні біоресурси та аквакультура».

© Одеський державний  
екологічний університет, 2012

Навчальне видання

Пентилюк Роман Сергійович

## **ЗАГАЛЬНА ІХТІОЛОГІЯ**

Конспект лекцій

Підписано до друку . .2011 р. Формат 60x84/16

Папір офсетний. Ум. друк. арк. 9,4. Тираж

---

Надруковано з готового оригінал-макета  
Одеський державний екологічний університет  
65016, Одеса, вул. Львівська, 15

## ЗМІСТ

ВСТУП	4
1 ЗОВНІШНЯ БУДОВА ТА РУХ РИБ	5
2 ШКІРНІ ПОКРИВИ	13
3 ОТРУЙНІ ЗАЛОЗИ	19
4 СКЕЛЕТ	20
5 МУСКУЛАТУРА	33
6 ТРАВНА СИСТЕМА	35
7 ПЛАВАЛЬНИЙ МІХУР І ГІДРОДИНАМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ	39
8 ОРГАНИ ДИХАННЯ	41
9 СЕРЦЕВО-СУДИННА СИСТЕМА	46
10 ВИДІЛЬНА СИСТЕМА І ВОДНО-СОЛЬОВИЙ ОБМІН	53
11 СТАТЕВА СИСТЕМА	56
12 НЕРВОВА СИСТЕМА	59
13 ОРГАНИ ЧУТТЯ	63
14 ЗАЛОЗИ ВНУТРІШНЬОЇ СЕКРЕЦІЇ	71
15 ВПЛИВ ФАКТОРІВ СЕРЕДОВИЩА	74
16 ЕКОЛОГІЧНІ ГРУПИ РИБ	87
17 РІСТ І ВІК РИБ	88
18 ЖИВЛЕННЯ	91
19 РОЗМНОЖЕННЯ	97
20 ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ	108
21 МІГРАЦІЇ	109
22 ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙ	111
23 ОСОБЛИВОСТІ РОЗПОДІЛУ РИБ	114
24 АКЛІМАТИЗАЦІЯ РИБ	117
25 БІОЛОГІЧНІ ІНВАЗІЇ	122
ЛІТЕРАТУРА	124

## 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.

## 1 ЗОВНІШНЯ БУДОВА ТА РУХ 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 (міжочномковий 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.

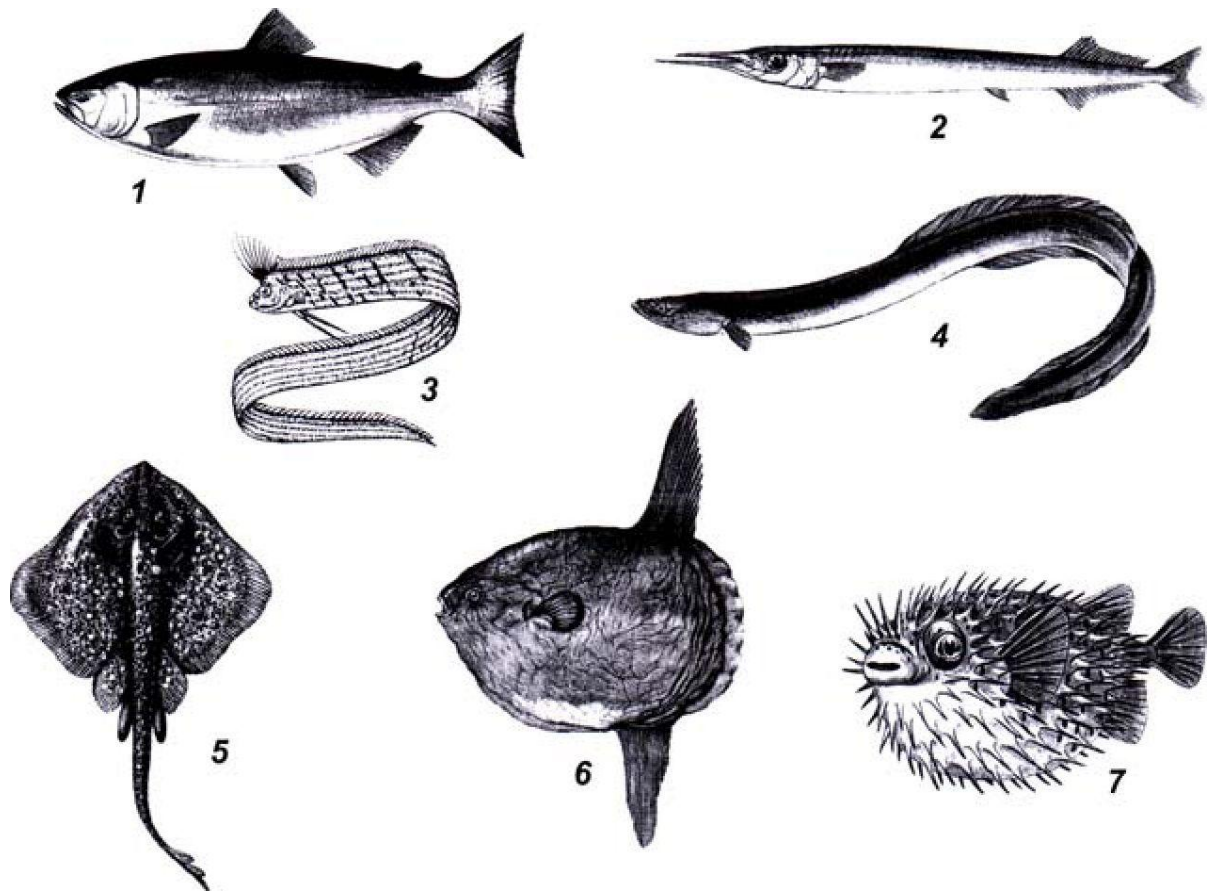
**Форма тіла.** Риби відрізняються великою різноманітністю форм тіла (рис. 1). Найбільш поширеними є:

1. Торпедовидна (веретенувидна). 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).



*Рис.1.1* **Форми тіла риб**

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

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.

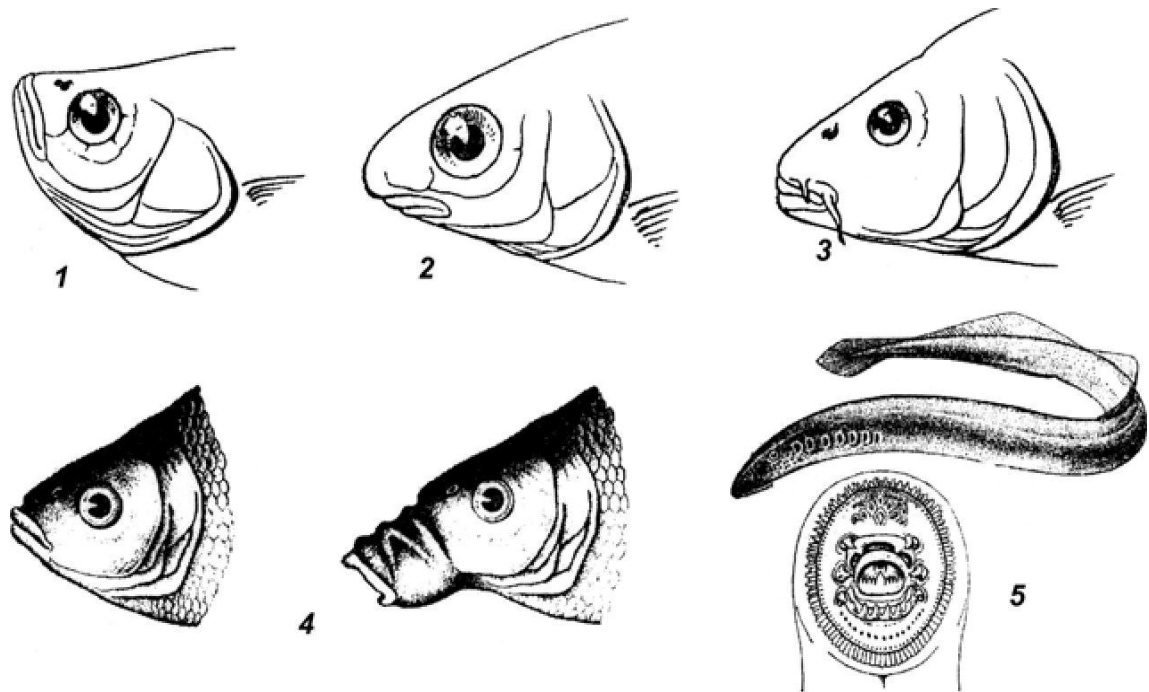
Багатьох риб складно віднести до якої-небудь з цих груп, вони займають проміжне положення, а деякі види мають незвичайну форму (коник-ганчірник).

**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 рота і його будова залежать від характеру живлення (рис. 1.2).



*Рис. 1.2* **Форми рота**

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 роstrum 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 роstrума, 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.

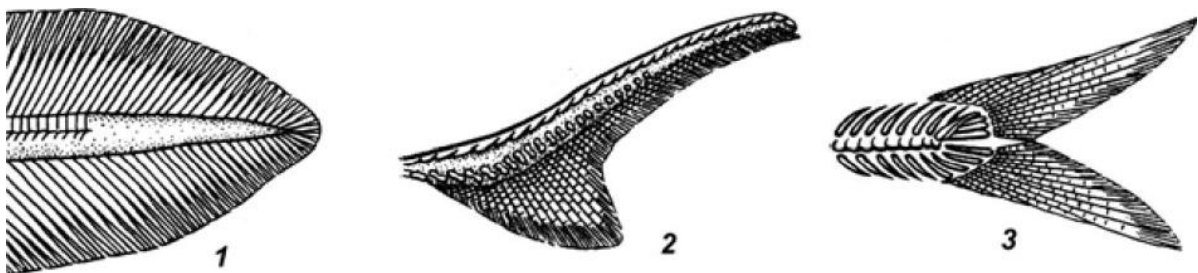
У риби-вітрильника спинний плавник досягає великих розмірів, він довгий і високий, у камбали – у вигляді довгої стрічки уздовж спини і одночасно з анальним є основним органом руху. У скумбрієподібних (скумбрія, тунець, сайра) позаду спинного і анального розташовані маленькі додаткові плавники.

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).



**Рис.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.

**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).

Риби плавають з різною швидкістю. Найбільш швидкою є меч-риба, здатна розвивати швидкість до 33 м/с, тунець плаває зі швидкістю до 20 м/с, лосось – 5 м/с.

Швидкість руху риб знаходиться в певній залежності і від довжини тіла, відповідно до цього визначається коефіцієнт швидкості (відношення абсолютної швидкості до кореня квадратного від її довжини).

За швидкістю руху виділяють такі групи риб :

1) дуже швидкі (меч-риба, тунці) – коефіцієнт швидкості близько 70;

2) швидкі (лососі, скумбрії) – 30-60;

3) помірно швидкі (кефаль, тріска, оселедці) – 20-30;

4) нешвидкі (сазан, лящ) – 10-20;

5) повільні (бички) – 5-10;

6) дуже повільні (колюшка, місяць-риба) – 5.

Риби одного виду можуть плавати з різною швидкістю. Розрізняють:

1. Кидкову швидкість (коефіцієнт швидкості 30-70), що розвивається впродовж дуже короткого часу (при переляку або кидку на здобич).

2. Крейсерську швидкість (коефіцієнт швидкості 1-4) з якою риби плавають впродовж тривалого часу.

Швидкість руху риб залежить від особливостей будови (форми тіла, лускового покриву, наявності слизу), фізіологічного стану, температури води і інших чинників. Для повільно плаваючих риб характерне високе тіло і велика луска (коропіві), а також вугровидна, стрічкоподібна, куляста форма тіл. Швидкоплаваючі риби мають добре обтічну форму тіла, дрібну луску тонке мускулисте хвостове стебло нерідко з бічними кілями (меч-риба, тунці), сильно розвинений, майже симетричний високий хвостовий плавник, додаткові плавники позаду спинного і

анального плавників (тунці, скумбрії). У багатьох швидкоплаваючих риб є своєрідні обтічники: жирові повіки (кефаль), подовжені лусочки на хвості (оселедець-чорноспинка) та ін.

Риби плавають в горизонтальному положенні, проте у деяких видів спостерігаються відмінності. Морський коник переміщається вгору по гвинтоподібній лінії, працюючи спинним і грудними плавниками і хвилеподібно згинає хвостове стебло, позбавлене хвостового плавника. Кривохвістка, збираючись зграйками, плаває у вертикальному положенні. Перистоусі сомики африканських річок повільно плавають біля поверхні води черевом вгору. До особливих форм плавання можна віднести пасивне переміщення риб (риба-прилипало).

Повзання по ґрунту є одним із способів пересування риб яке здійснюється в основному за допомогою грудних плавників і хвоста (повзун, морський біс, багатопер, стрибун, морський півень). Так, стрибун живе в мангрових заростях і значну частину часу проводить на березі. По суші рухається стрибками, які здійснює за допомогою хвоста і грудних плавників, живиться наземними безхребетними.

Політ (повітряне ширяння) властивий небагатьом летючим риbam, що мешкають в пелагіалі тропічних і субтропічних вод Світового океану. У цих риб довгі і широкі грудні плавники виконують роль крил. Хвіст з сильно розвиненою нижньою лопаттю є двигуном, що дає початкову швидкість. Вискочивши на поверхню води, летюча риба перший час ковзає по водній поверхні, з наростанням швидкості руху відривається від води, пролітаючи при цьому відстань понад 100м.

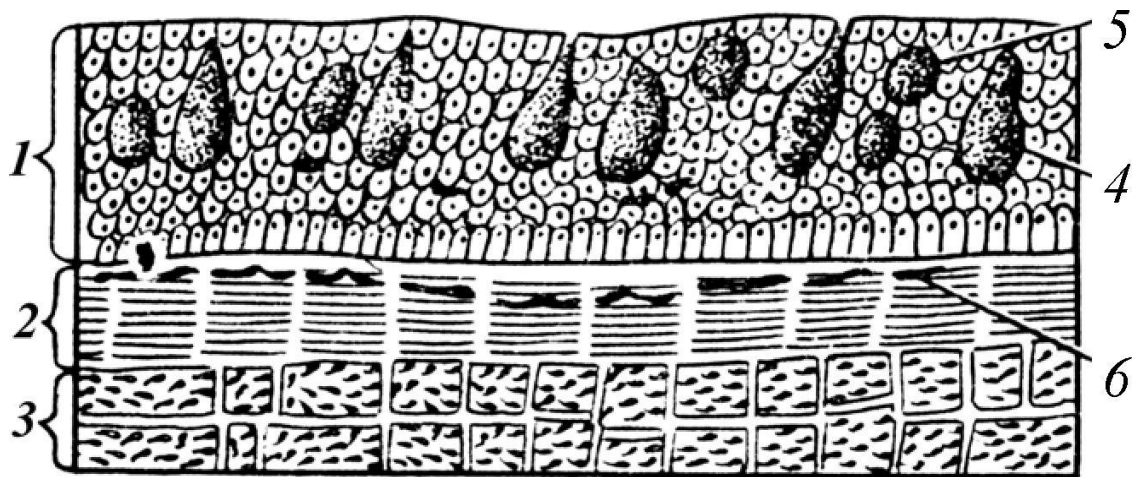
## 2 ШКІРНІ ПОКРИВИ

**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. 2.1) :

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



*Рис. 2.1* Будова шкіри риб (осетр)

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

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 підстилається 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.

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.

Окрім слизових залоз і пігментних клітин в шкірі риб є луска, органи, що світяться і отруйні залози.

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

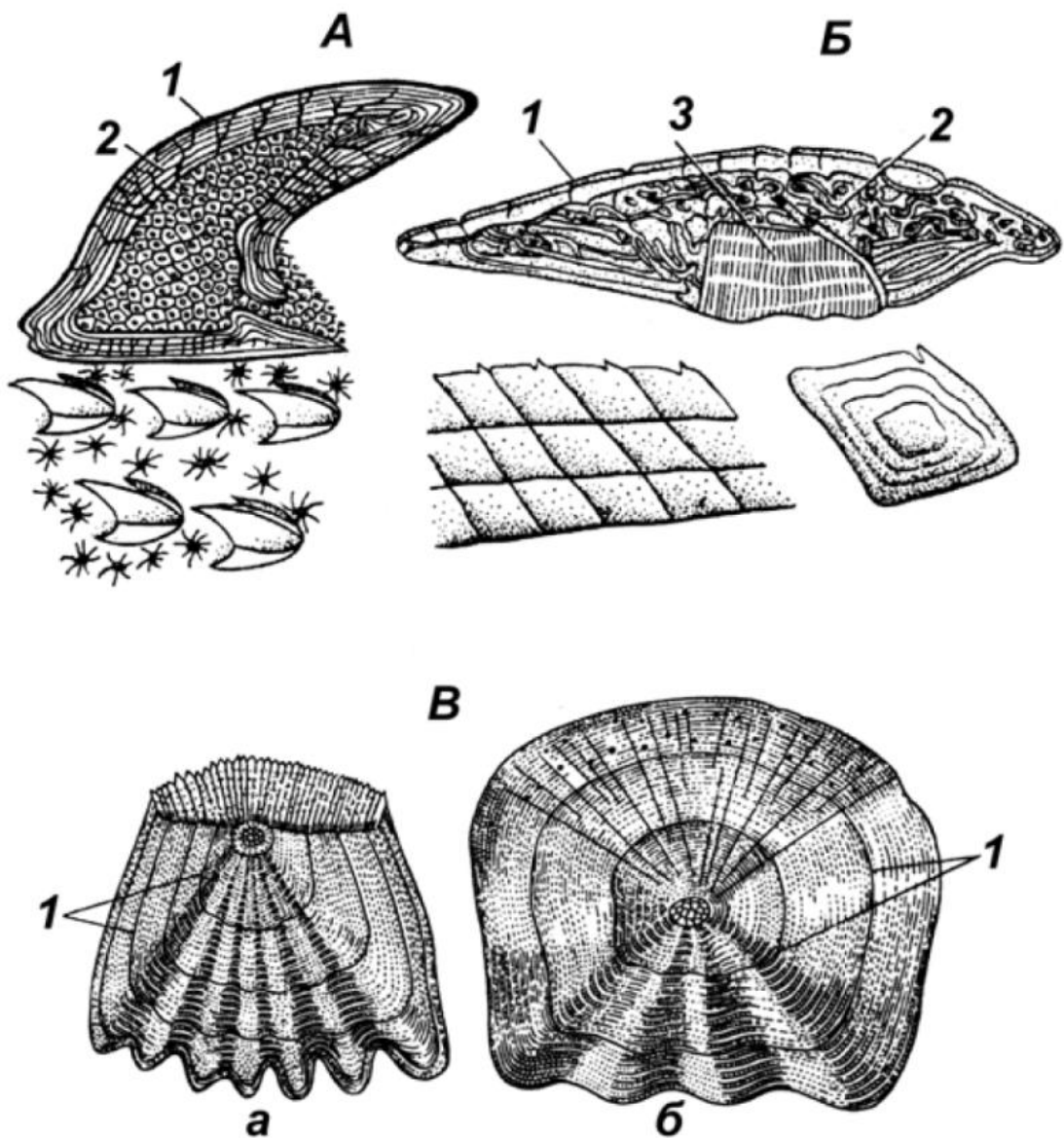
У сучасних риб розрізняють три типи луски – плакоїдну, ганоїдну та кісткову (рис. 2.2). Плакоїдна луска є найбільш древньою, а ганоїдна та кісткова – її похідними.

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

- 1) вітродентин (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).



**Рис. 2.2 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 риbam 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 підстилають 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 коропових 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).

### **3 ОТРУЙНІ ЗАЛОЗИ**

Деякі види риб мають отруйні залози. Вони розташовуються в основному біля основи шпильок або колючих променів плавників (рис. 3.1).

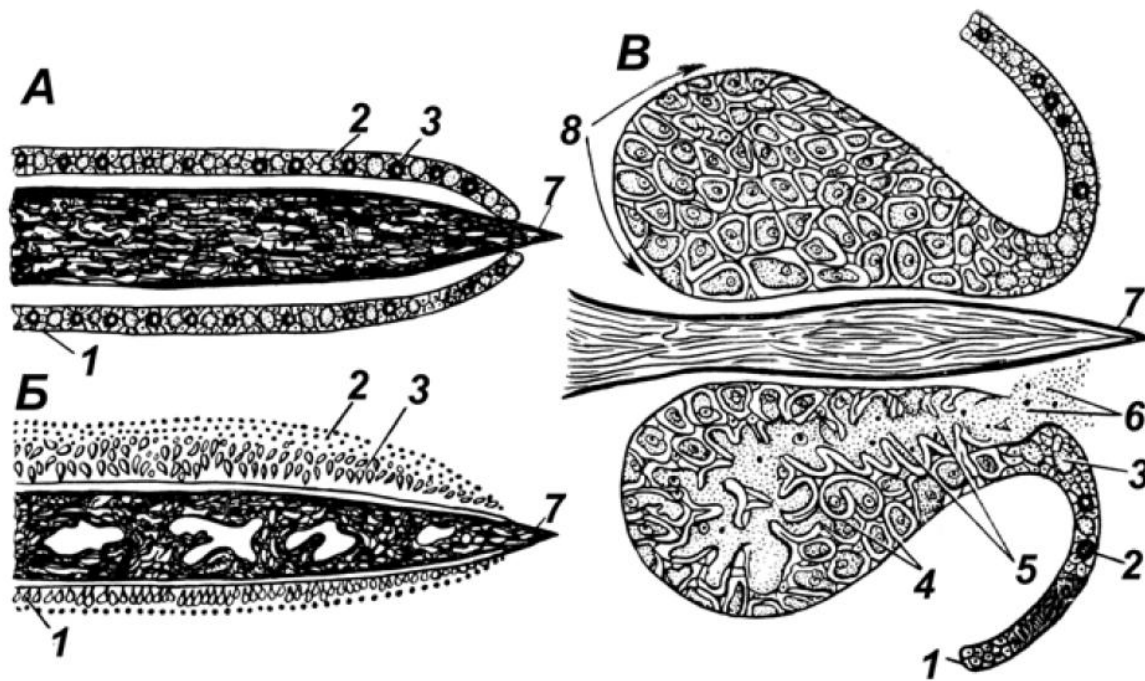
У риб розрізняють три типи отруйних залоз:

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

Фізіологічна дія отрути, що виділяється, неоднакова. У ската-хвостоккола 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 отрутовиділювальні 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).



**Рис. 3.1 Отруйні залози риби**

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

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 риби (іглобрюх, скельозуб) їстівне і в деяких країнах дуже цінується (Японія). Отруйні властивості має кров вугрів, ікра і молочко маринки і османа, слиз міноги.

#### 4 СКЕЛЕТ

Скелет риби виконує опорну, захисну і рухову функції.

У риби скелет ділиться на зовнішній і внутрішній. Зовнішній скелет завжди буває кістковим. У хрящових риби його немає. Найбільш складний зовнішній скелет мають осетрові риби. У

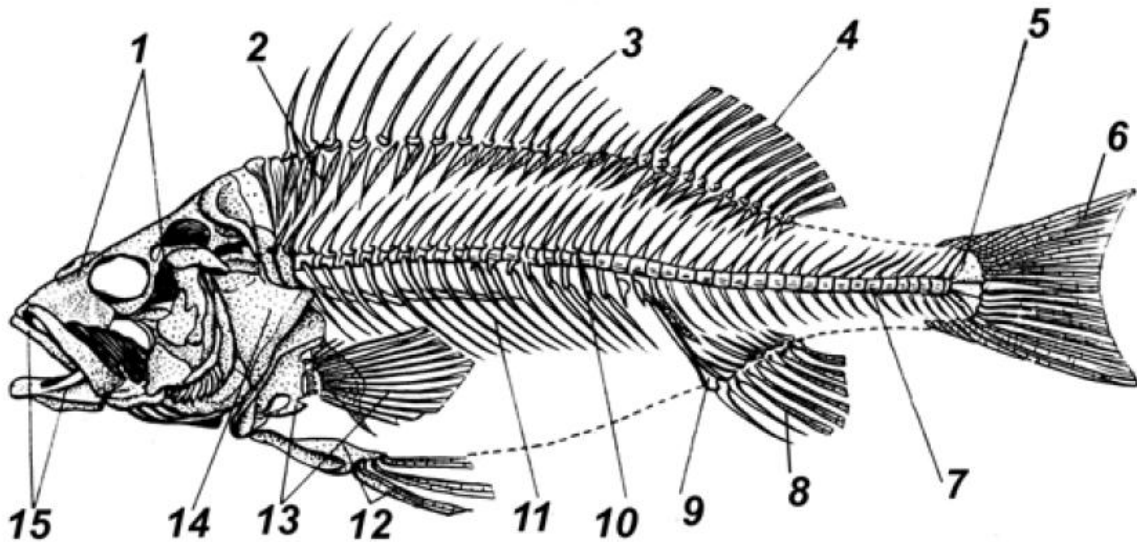
кісткових риб він представлений кістковою лускою. Внутрішній скелет складається з:

- 1) осьового;
- 2) скелета черепа;
- 3) скелета плавників та поясів парних плавників (рис.4.1).

**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, двоякодишаючих 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 :

- 1) тулубовий відділ з ребрами;
- 2) хвостовий відділ без ребер.



*Рис. 4.1* Скелет кісткової риби (окунь)

1 - кістки черепа; 2 - основні елементи спинного плавника; 3 і 4 - промені спинного плавника; 5 - уростиль; 6 - промені хвостового плавника; 7 - хвостові хребці; 8 - промені анального плавника; 9 - основні елементи анального плавника; 10 - тулубові хребці; 11 - ребра з додатками; 12 - кістки і промені черевного плавника; 13 - кістки і промені грудного плавника; 14 - зяброва кришка; 15 - верхня і нижня щелепи

Усередині 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:

- 1) тіло хребця;
- 2) невральну дугу з верхнім остистим відростком;
- 3) поперечні відростки (парапофізи) (рис. 4.2).

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 гемальну дугу, яка закінчується нижнім остистим відростком. У невральному каналі проходить спинний мозок, в гемальному – хвостова артерія і хвостова вена.

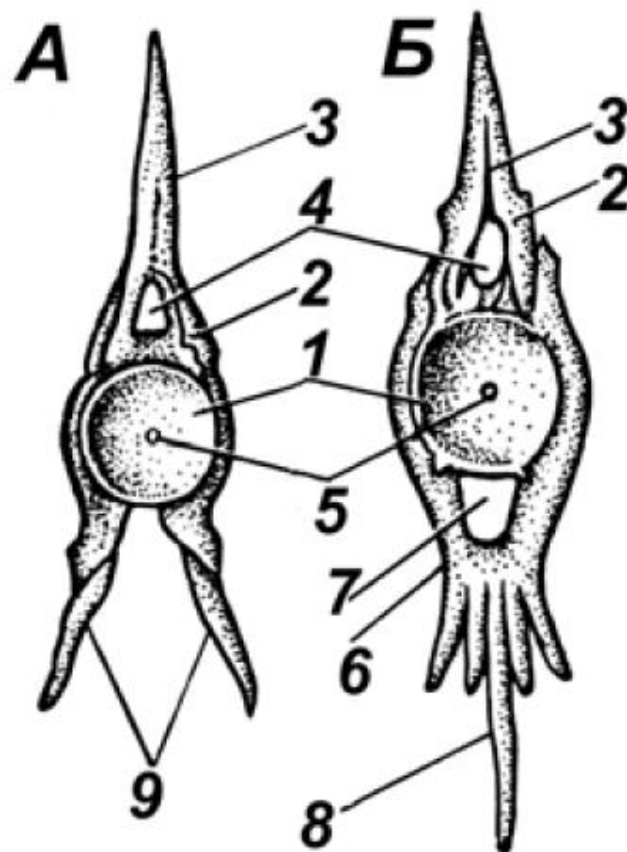


Рис. 4.2 Хребці

А - тулубний; Б - хвостовий

- 1 - тіло хребця; 2 - невральна дуга; 3 - верхній остистий відросток;
- 4 - невральний канал; 5 - отвір в центрі хребця; 6 - гемальна дуга;
- 7 - гемальний канал; 8 - нижній остистий відросток; 9 - ребра



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 гипураліями, верхні, - уронеураліями.

У корошових риб, які мають Веберів апарат, кісточкі, 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 акулових і осетрових риб ребра короткі, не охоплюють черевну порожнину розділяють великий бічний м'яз на дорзальну і вентральну частині. У скатів і морської голки ребер немає.

У мускулатурі багатьох риб є також мускульні кісточкі, 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.

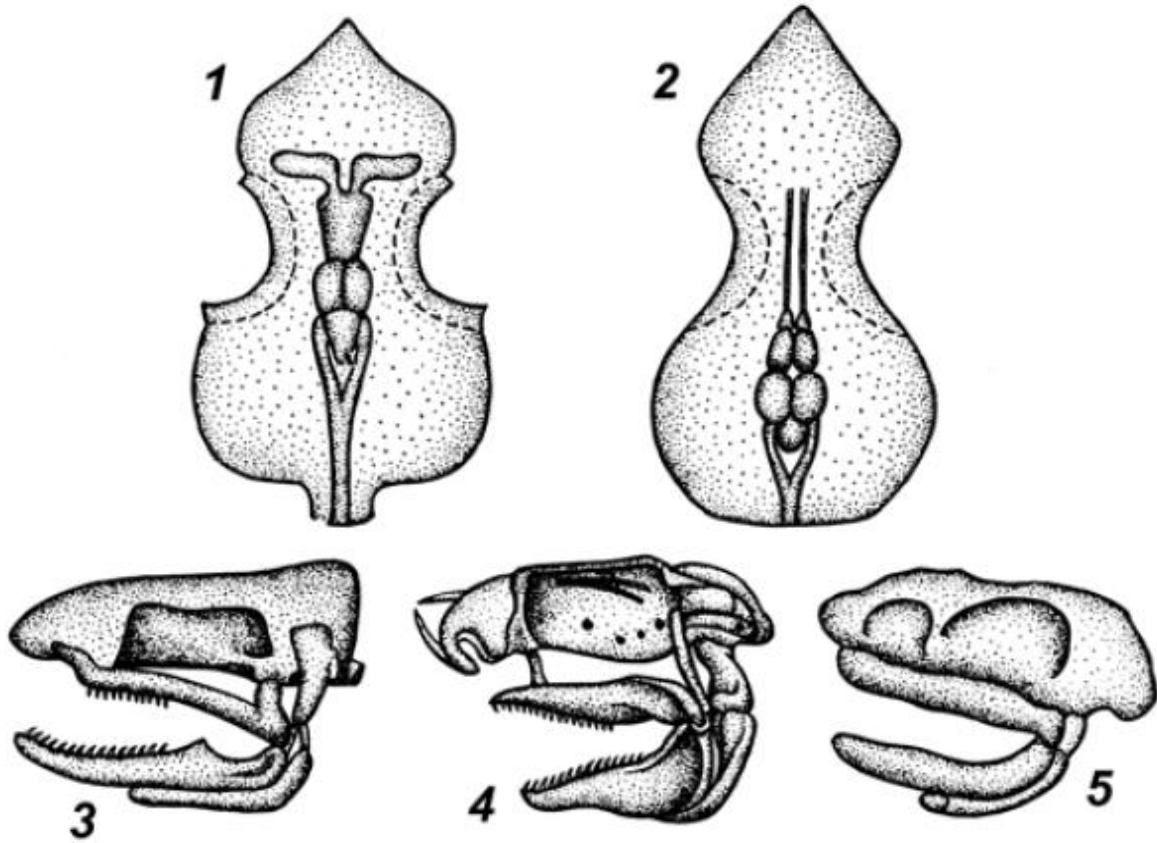
За своєю будовою черепна коробка може бути двох типів:

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 (рис. 4.3).

Вісцелярний скелет представлений вісцелярними дугами:

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



*Рис. 4.3 Типи черепів*

1 - платибазальний; 2 - тропибазальний; 3 - амфістилічний;  
4 - гіостилічний; 5 - аутостилічний

Черепна коробка і вісцелярний скелет розвиваються незалежно один від одного. У круглоротих черепна коробка примітивна (рис. 4.4). Знизу і з боків вона обмежена хрящем, верхня частина її перетинкова, утворена тільки сполучною тканиною. Потиличний відділ не розвинений.

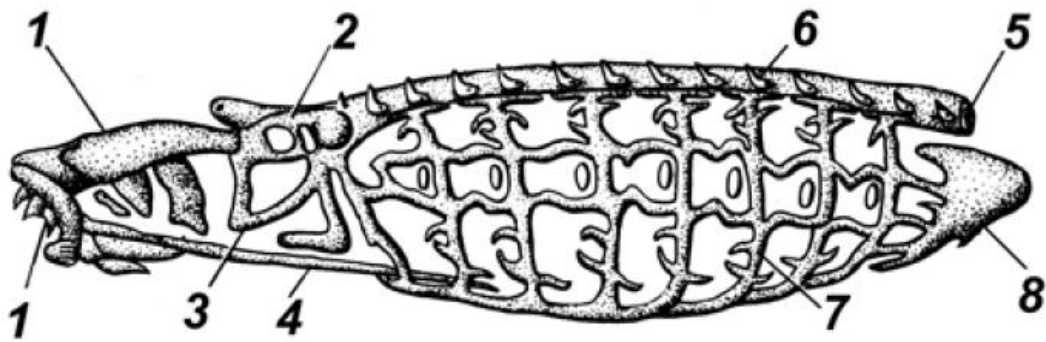
Вісцеральний скелет представлений вісцеральними дугами:

- 1) передніми, які перетворилися в складну систему губних хрящів, що підтримують присмоктувальну воронку;
- 2) 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 (рис. 4.5).

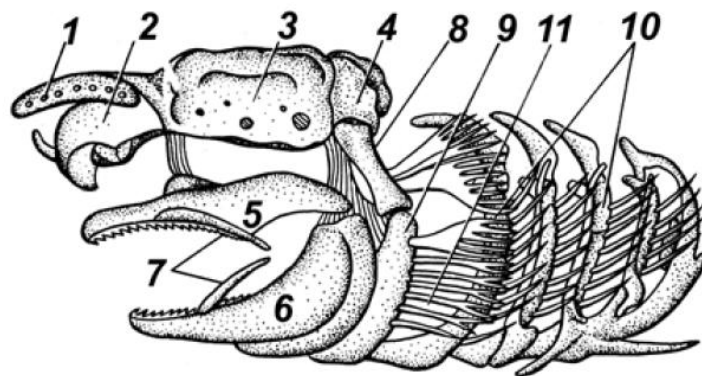
Вісцелярний скелет складається з:

- 1) 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;



*Рис. 4.4 Скелет головного відділу міноги*

1 - хрящі присмоктувальної воронки; 2 - черепна коробка; 3 - підчочномкова дуга; 4 - під'язиковий хрящ; 5 - хорда; 6 - зачатки верхніх дуг хребців; 7 - зяброва дуга; 8 - навколосерцевий хрящ



*Рис. 4.5 Череп акули*

1 - носове вирощування (рострум); 2 - нюхова капсула; 3 - очноямковий відділ; 4 - слухова капсула; 5 - небноквадратний хрящ; 6 - меккелев хрящ; 7 - губні хрящі; 8 - гіомандибуляре; 9 - гіоїди; 10 - зяброві дуги; 11 - промені, що підтримують зяброву перегородку

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

3) 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 прикріплюється до бічних стінок черепної коробки в передній частині двома відростками, а в задній – за допомогою гіомандібуляре, або підвіски (древні акули, кісткові ганоїди);

2) гіостилічний, щелепний апарат прикріплюється 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 і 3) плавниками з їх поясами. Кісткові елементи є і у внутрішньому скелеті.

Черепна коробка (суцільна хрящова) включає ростральний, нюховий, очноямковий, скроневий 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.

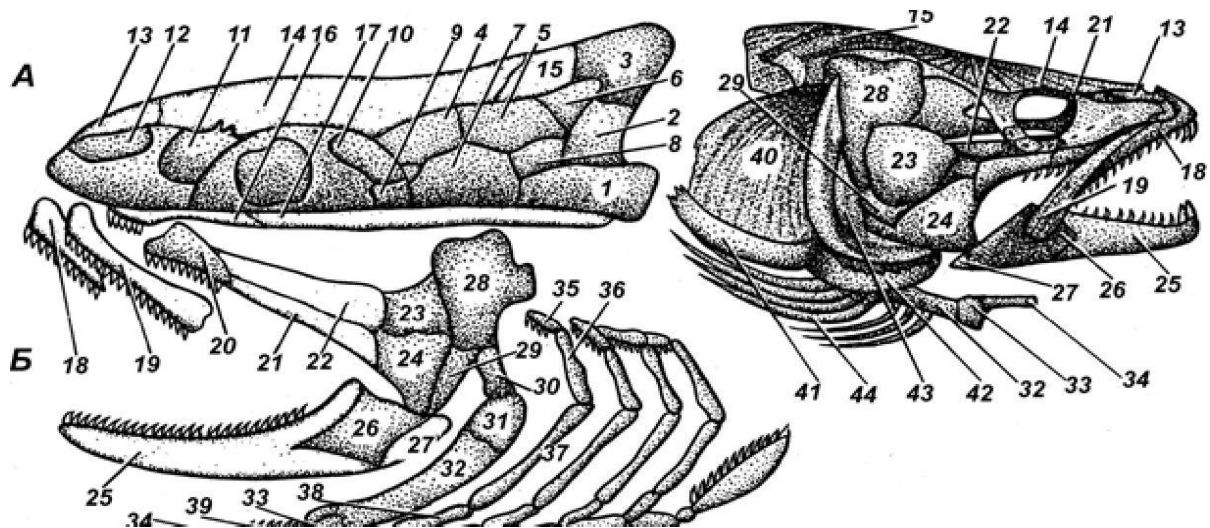
Скелет костистих риб кістковий (рис. 4.6). По своєму походженню кістки у них можуть бути хондральними, покривними і змішаними. Череп костистих (як і у інших риб) ділиться на черепну коробку і вісцелярний скелет. У черепній коробці можна виділити дах черепа, дно, нюховий, очноямковий, вушний і потиличний 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).



**Рис. 4.6 Череп костистої риби**

А - нейральный череп; Б - висцелярный скелет

- 1 - основна потилична; 2 - бічна потилична; 3 - верхньопотилична;  
 4 - клиновидноушна; 5 - криловидноушна; 6 - верхньовушна;  
 7 - передньовушна; 8 - задньовушна; 9 - основна клиновидна;  
 10 - крилоклиновидна; 11 - бічна нюхова (передньолобна);  
 12 - міжнюхова (гратчаста); 13 - носова; 14 - лобова; 15 - тім'яна;  
 16 - сошник; 17 - парасфеноїд; 18 - передщелепна (міжщелепна);  
 19 - верхньощелепна; 20 - піднебінна; 21 - зовнішня крилоподібна;  
 22 - внутрішня крилоподібна; 23 - задня крилоподібна; 24 -  
 квадратна; 25 - зубна; 26 - зчленована; 27 - кутова; 28 - підвісок  
 (гіомандібуляре); 29 - додаткова; 30 - паличкоподібна; 31 - верхня  
 під'язикова; 32 - середня під'язикова; 33 - нижня під'язикова; 34 -  
 основна під'язикова; 35 - глоточнозяброва; 36 - верхньозяброва; 37  
 - роговиднозяброва; 38 - нижньозяброва; 39 - основна зяброва; 40  
 - кришка; 41 - підкришка; 42 - міжкришка; 43 - передкришка; 44 -  
 промені зябрової перепонки

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) клиновидноушною (sphenoticum);

- 2) криловидновушною (pteroiticum);
- 3) верхньовушною (epioticum);
- 4) переднеушною (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 (коропіві).

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 гіомандібуляре з квадратною, а паличкоподібна кістка зв'язує гіомандібуляре з гіоїдами. Гіоїдна частина складається з чотирьох під'язикових (гіоїдних) кісточок: верхньопід'язикової (epihyale), середньопід'язикової (ceratohyale) і двох маленьких нижньопід'язикових (hyrphyale). 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 акул і осетрових риб: глоточнозябрових (pharyngobranchiale), верхньозябрових (epibranchiale), середньозябрових (ceratobranchiale), нижньозябрових (hyrbranchiale). 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 еластичними 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

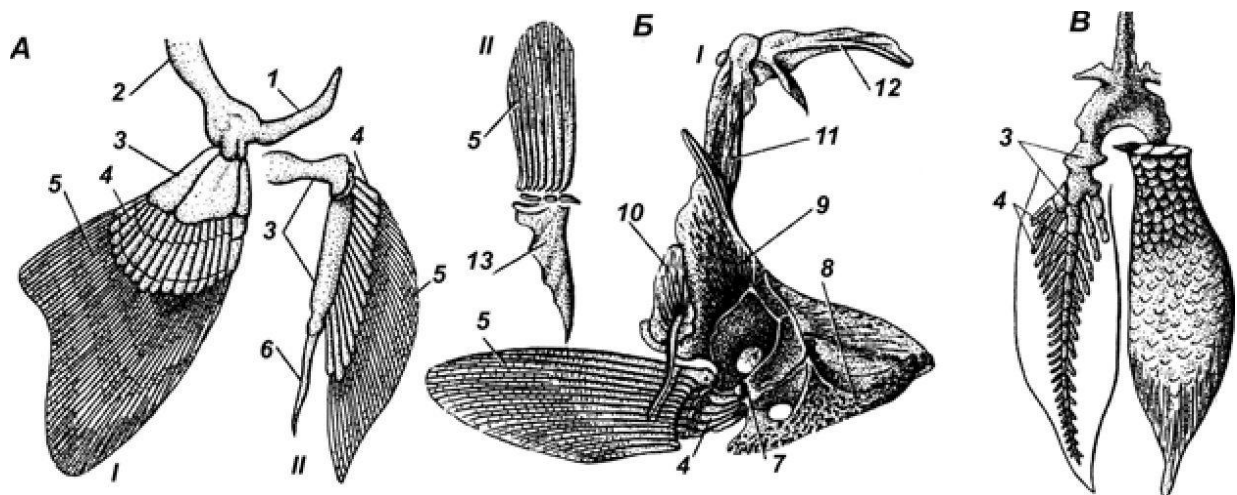


елементів. Основи радіалій спинних і анальних плавників уклинюються між остистими відростками хребців.

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 кісточки – 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 коракоїдну (вентральну) частини. Скелет вільної кінцівки складається з трьох базалій, радіалій, розділених на 2-3 хрящики, та еластотрихій, що підтримують шкірну лопать (рис. 4.7).



**Рис. 4.7 Скелет плавників**

А - хрящева риба; Б - костиста риба; В - черевні плавники бісеріального типу; І - грудний плавник з плечовим поясом; ІІ - черевний плавник з тазовим поясом; 1 - відділ лопатки; 2 - коракоїдний відділ; 3 - базалії; 4 - радіалії; 5 - плавникові промені; 6 - птеригоподии; 7 - лопатка; 8 - коракоїд; 9 - клейтрум; 10 - задній клейтрум; 11 - надклейтрум; 12 - задньоскронева кістка; 13 - тазова кістка

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 – базиптериґіями.

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 радіалій (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.

## 5 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.

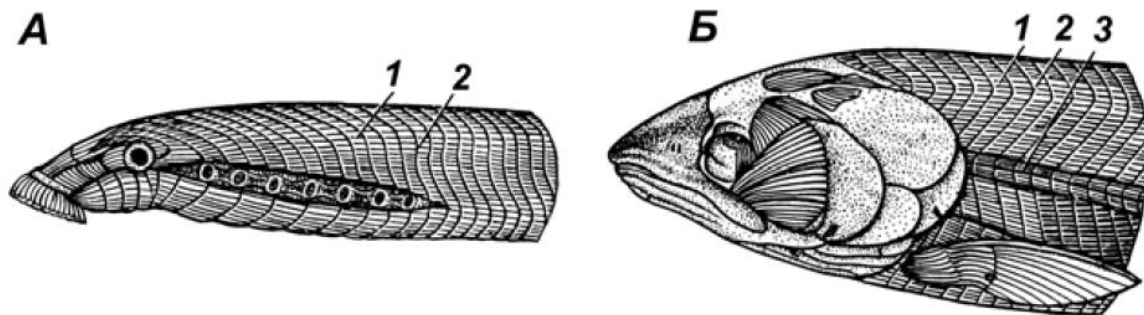
Білі м'язові волокна пристосовані до аеробного обміну речовин і відповідають за короткочасні кидки риб; червоні волокна пристосовані до анаеробного обміну речовин і відповідають за тривалу роботу помірної інтенсивності.

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. 5.1). У круглоротих вже помічається 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.



*Рис. 5.1* 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%.

## 6 ТРАВНА СИСТЕМА

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 смокче, він розпочинається з присасивательної 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).

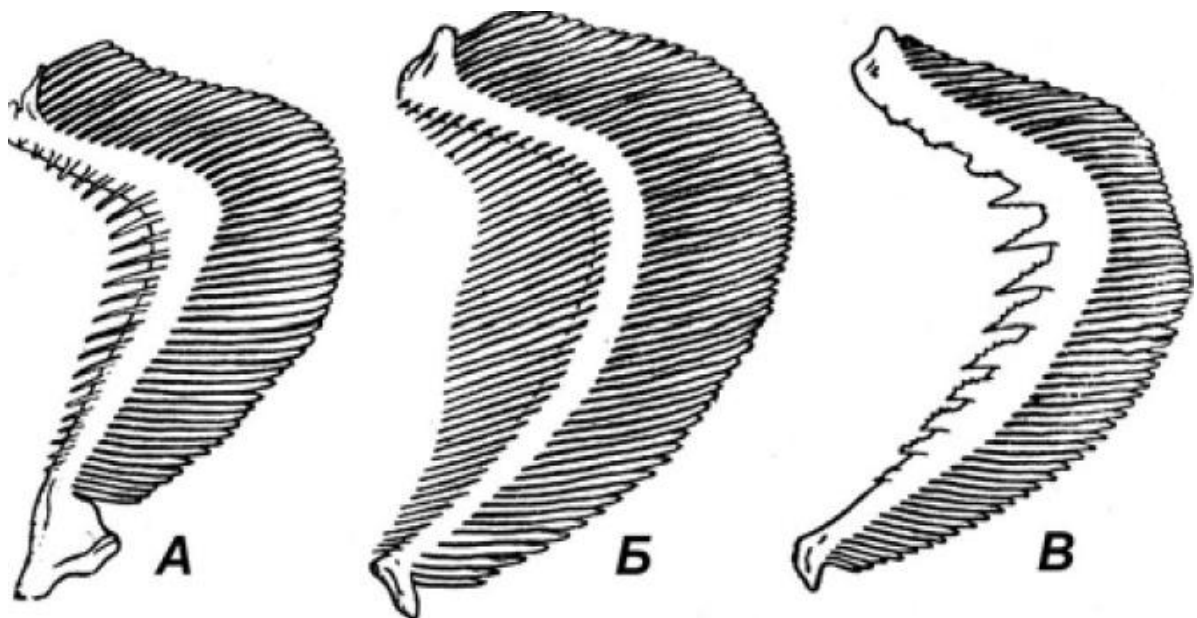
Зуби, як правило, не мають коренів і у міру зношування замінюються новими. У суцільноголових і двоякодишаючих риб

зуби ростуть безперервно; у багатьох мирних видів зубів в ротовій порожнині немає (коропові).

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 моллюсків 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. 6.1). Число зябрових тичинок на першій зябровій дузі для деяких видів є систематичною ознакою (сигові).

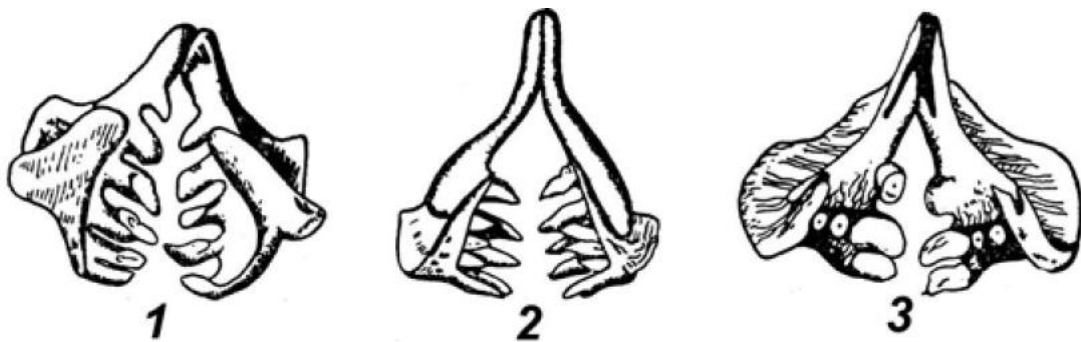


*Рис. 6.1 Зяброві тичинки планктоноїдних і хижих риб*  
А - невський сиг; Б - муксун; В - судак

У деяких риб в дорзальній стінці глотки розвивається особливий надзубровий 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.

У коропових риб сильно розвинені нижньоглоткові зуби, які розташовані на п'ятій недорозвиненій зябровій дузі. На верхній стінці глотки у коропових знаходиться тверда рогова освіта – жорно, яке бере участь в перетиранні їжі. Глоткові зуби можуть бути однорядні (лящ, плітка), дворядні (густера, шемає), трирядні (рис. 6.2). Глоткові зуби змінюються щорічно.



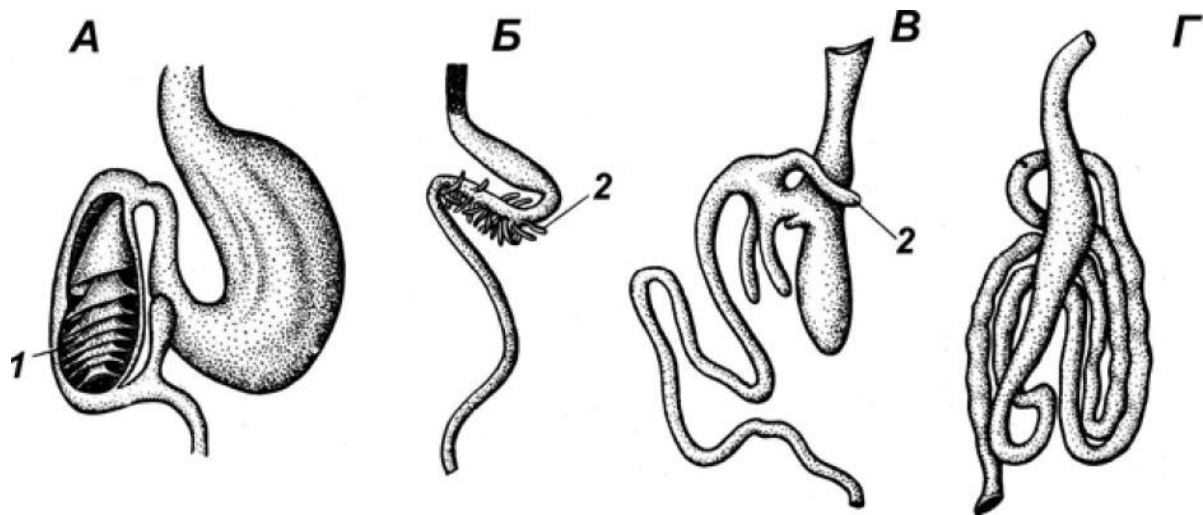
*Рис. 6.2 Глоткові зуби*

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 заgonу 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. 6.3).



**Рис. 6.3 Будова кишковика риб**

А - скат; Б - лосось; В - окунь; Г - короп;  
1 - спіральний клапан; 2 - пілоричні придатки

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.

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, дводишних, 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 кишковика в 16 разів більше довжини тіла.

Кишковик 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 кишковик 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 кишковіку.

## **7 ПЛАВАЛЬНИЙ МІХУР І ГІДРОДИНАМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ**

Плавучість риб (відношення щільності тіла риби до щільності води) може бути нейтральною (0), позитивною або негативною. У більшості видів плавучість коливається від +0,03 до -0,03. При позитивній плавучості риби спливають, при нейтральній парять в товщі води при негативній занурюються.

Нейтральна плавучість (чи гідростатична рівновага) у риб досягається:

- 1) за допомогою плавального міхура;
- 2) обводненням м'язів і полегшенням скелета (у глибоководних риб);
- 3) накопиченням жиру (акули, тунці, скумбрії, камбали, бички, в'юни і так далі).

Більшість риб мають плавальний міхур. Його виникнення зв'язують з появою кісткового скелета, який збільшує питому вагу кісткових риб. У хрящових риб плавальний міхур відсутній, з

костистих його немає у донних (бички, камбали, пінагор), глибоководних і деяких видів, що швидко плавають (тунець, пеламіда, скумбрія). Додатковим гідростатичним пристосуванням у цих риб є підйомна сила, яка утворюється за рахунок мускульних зусиль.

Плавальний міхур утворюється в результаті випинання дорзальної стінки стравоходу, його основна функція – гідростатична. Плавальний міхур сприймає також зміни тиску, має безпосереднє відношення до органу слуху будучи резонатором і рефлектором звукових коливань. У в'юнів плавальний міхур покритий кістковою капсулою, втратив гідростатичну функцію і придбав здатність сприймати зміни атмосферного тиску. У двоякодишаючих і кісткових ганоїдів плавальний міхур виконує функцію дихання. Деякі риби здатні за допомогою плавального міхура видавати звуки (тріска, мерлуза).

Плавальний пухир є відносно великий еластичним мішком, який розташований під нирками. Він буває:

- 1) непарний (більшість риб);
- 2) парний (двоєкодишаючі і багатопері).

У багатьох риб плавальний міхур однокамерний (лососеві), у деяких видів двокамерний (коропові) або трикамерний (ошибень), камери між собою сполучуються. У ряду риб від плавального міхура відходять сліпі відростки, що сполучають його з внутрішнім вухом (оселедцеві тріскові та ін.).

Плавальний міхур заповнений сумішшю кисню, азоту і вуглекислого газу. Співвідношення газів в плавальному міхурі у риб розрізняється і залежить від виду риб, глибини мешкання, фізіологічного стану та ін. У глибоководних риб в плавальному міхурі міститься значно більше кисню, чим у видів, що мешкають ближче до поверхні.

Риби з плавальним міхуром діляться на відкритоміхурних і закритоміхурних.

У відкритоміхурних риб плавальний міхур з'єднується із стравоходом за допомогою повітряної протоки. До них відносяться – дводишні, багатопері, хрящові та кісткові ганоїди, з костистих – оселедцеподібні, коропоподібні, щукоподібні. У атлантичного оселедця шпрота і хамси окрім звичайної повітряної протоки є друга протока позаду анального отвору, яка сполучає задню частину плавального міхура із зовнішнім середовищем.

У закритоміхурних риб повітряна протока відсутня (окунеподібні, трескові, кефалеві та ін.).

Первинне заповнення плавального міхура газами у риб відбувається при заковтуванні личинкою атмосферного повітря. Так, у личинок коропа це має місце через 1-1,5 діб після вилуплення. Якщо цього не відбувається, розвиток личинки порушується і вона гине. У закритоміхурних риб плавальний міхур з часом втрачає зв'язок із зовнішнім середовищем, у відкритоміхурних повітряна протока зберігається впродовж усього життя.

Регулювання об'єму газів у плавальному міхурі у закритоміхурних риб відбувається за допомогою двох систем:

- 1) газова залоза (наповнює пухир газами з крові);
- 2) овал (поглинає гази з пухиря в кров).

Газова залоза – система артеріальних і венозних судин, розташованих в передній частині плавального міхура. Овал – ділянка у внутрішній оболонці плавального пухиря з тонкими стінками, оточений м'язовим сфінктером, розташований в задній частині міхура. При розслабленні сфінктера гази з плавального міхура поступають до середнього шару його стінки, де є венозні капіляри і відбувається їх дифузія в кров. Кількість газів, що поглинаються, регулюється зміною величини отвору овалу.

При зануренні закритоміхурних риб об'єм газів в їх плавальному пухирі зменшується, і риби набувають негативної плавучості, але після досягнення певної глибини адаптуються до неї шляхом виділення газів в плавальний міхур через газову залозу. При підйомі риби, коли тиск зменшується, об'єм газів у плавальному міхурі збільшується, надлишок їх поглинається через овал в кров, а потім через зябра видаляється у воду.

У відкритоміхурних риб овалу немає, надлишок газів виводиться назовні через повітряну протоку. Більшість відкритоміхурних риб не мають газової залози (оселедцеві, лососеві). Секреція газів з крові в міхур розвинена слабо і здійснюється за допомогою епітелію розташованого на внутрішньому шарі міхура. Багато відкритоміхурних риб для забезпечення на глибині нейтральної плавучості перед зануренням захоплюють повітря. Проте при сильних зануреннях його буває недостатньо, і наповнення плавального пухиря відбувається газами що поступають з крові.

## **8 ОРГАНИ ДИХАННЯ**

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.

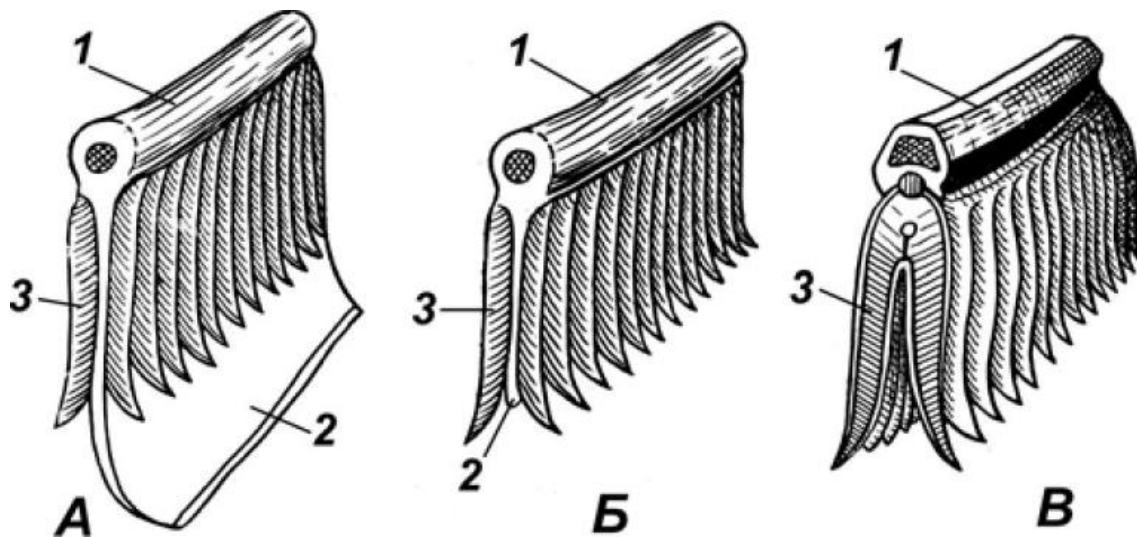
У ембріонів риб дихання здійснюється за рахунок розвиненої мережі кровоносних судин на жовтковому мішку і в плавниковій складці. У міру розсмоктування жовткового мішка збільшується кількість кровоносних судин на плавникових складках, боках, голові. У личинок деяких риб розвиваються зовнішні зябра – вирости 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.8.1). 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.



*Рис. 8.1* Схема зябрового апарата

А - хрящова риба; Б - хімера; В - костиста риба

1 - зяброва дуга; 2 - зяброва перегородка; 3 - зяброві пелюстки

Зяброві пелюстки, розташовані на одній стороні перегородки, утворюють полужабра. 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 жабра.

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.

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 риbam. 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 двоякодишаючих 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.

## 9 СЕРЦЕВО-СУДИННА СИСТЕМА

**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./мм<sup>3</sup> (акула) до 4 млн./мм<sup>3</sup> (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./мм<sup>3</sup> (у людини їх 6-8 тис. /мм<sup>3</sup>). 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 (мал. 9.1).

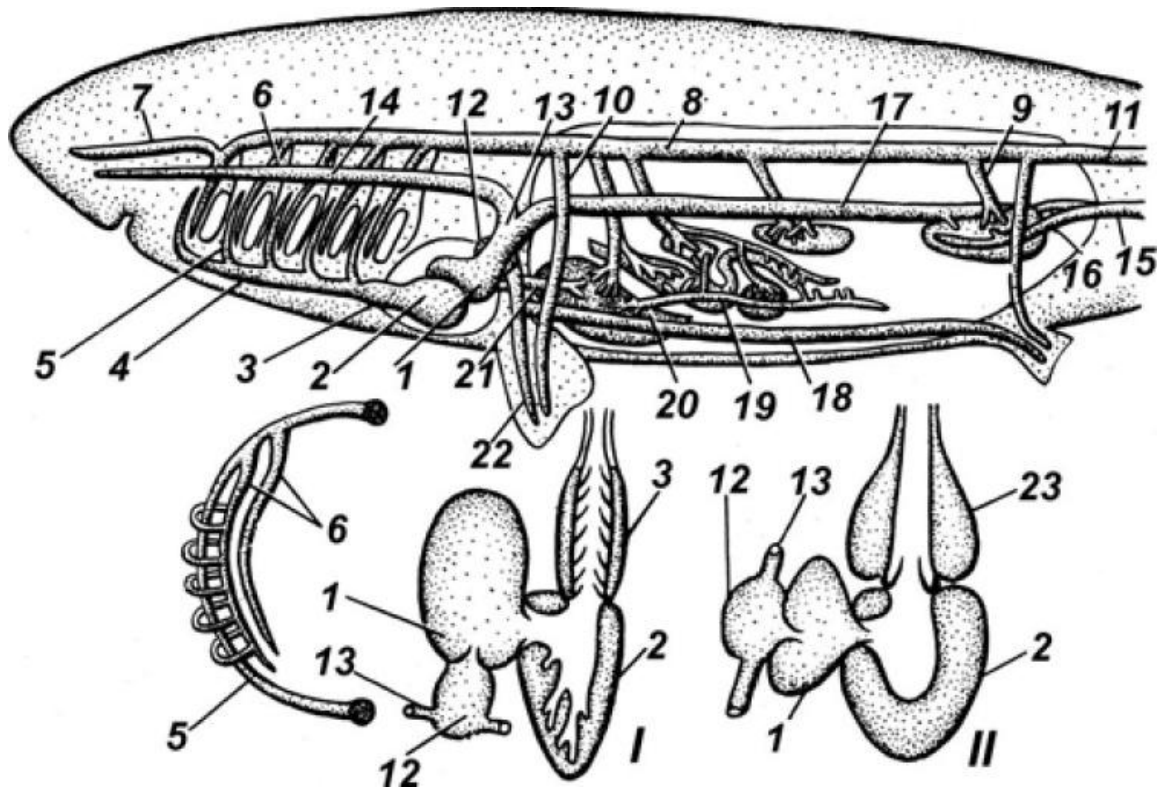
У костистих риб і круглоротих замість артеріального конуса є цибулина аорти (bulbus aortae), що є розширеною частиною черевної аорти. На відміну від артеріального конуса цибулина аорти складається з гладкої мускулатури і клапанів не має.

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.

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.



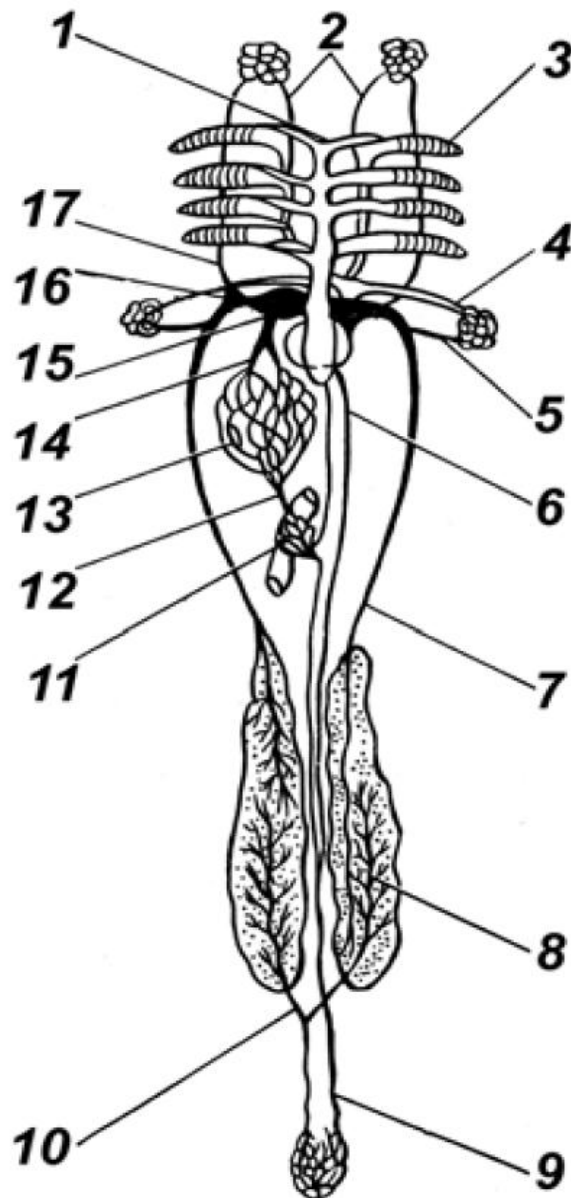
**Рис. 9.1 Кровоносна система акул, будова серця акул (I) і костистих риб (II)**

1 - передсердя; 2 - шлуночок; 3 - артеріальний конус; 4 - черевна аорта; 5 – приносна 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

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. 9.2).



**Рис. 9.2 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 - зворотня вена нирок; 11 - кровоносні судини кишок;  
 12 - зворотня вена печінки; 13 - судини печінки; 14 - печінкові вени; 15 - венозна пазуха; 16 - кюверова протока; 17 - передня кардинальна вена

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*).

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 розгалужуючись 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 кюверови 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.

## **10 ВИДІЛЬНА СИСТЕМА ТА ВОДНО-СОЛЬОВИЙ ОБМІН**

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 кишковик).

У хребетних тварин в процесі еволюції сформувалися три типи нирок:

1) переднирка або головна (пронефрос);

2) тулубова або первинна (мезонефрос);

3) тазова або вторинна (метанефрос).

Переднирка 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 канальців і складається з миготливих воронки з канальцями (нефростом), які одним кінцем (воронкою) відкриваються в порожнину тіла, а іншим кінцем (канальцем) - 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 канальців в дорослому стані (бички, атеріна, 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 канальці.

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

У більшості риб миготливих воронки 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 канальці, збираються разом і утворюють задні кардинальні вени. У середній частині видільних канальців 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. 10.1).

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 видалюється 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).

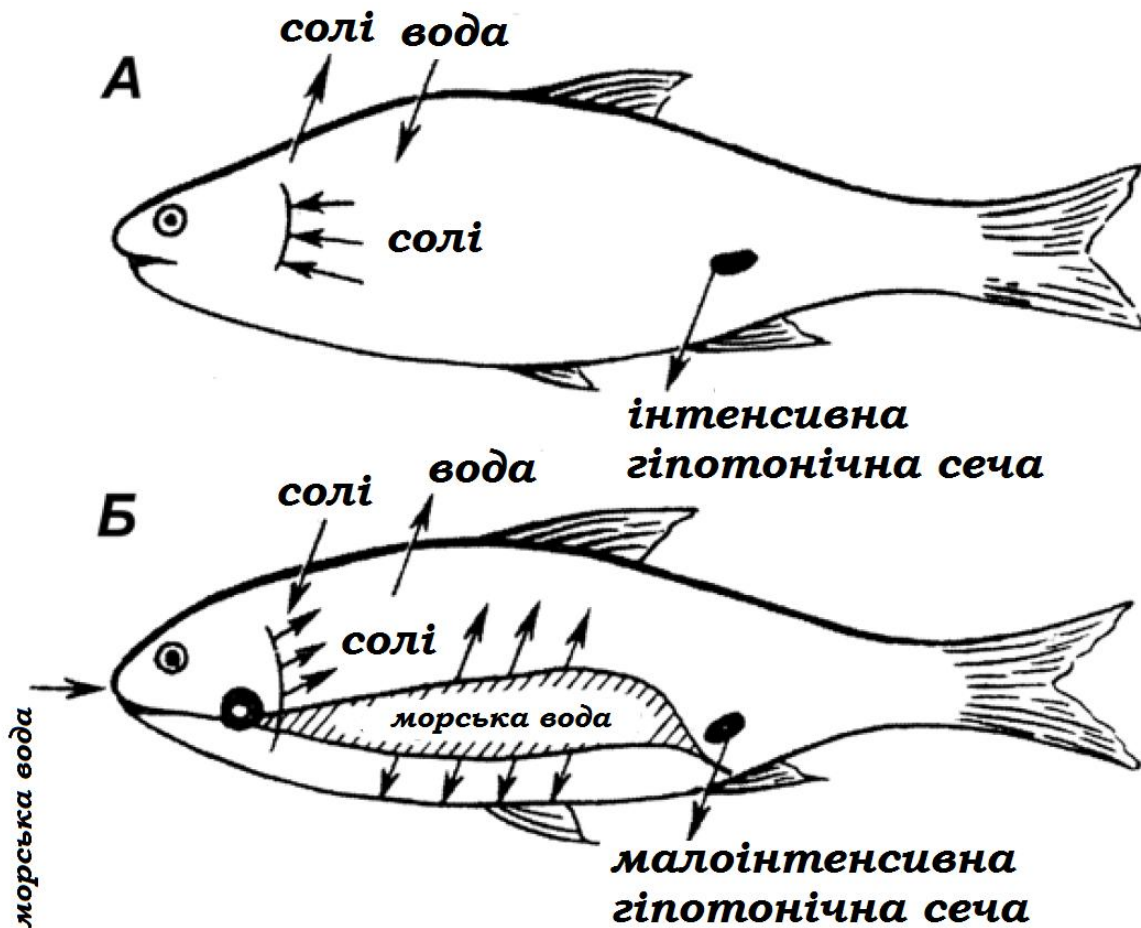


Рис. 10.1 Водно-сольовий обмін костистих риби  
А - прісноводні риби; Б - морські костисті риби

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

## 11 СТАТЕВА СИСТЕМА

Система відтворення риби 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 яйцепроводах 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 самозаплідненню. У деяких губанових риб обидві залози можуть функціонувати паралельно, що супроводжується швидким перетворенням особини з самця в самицю і назад (морський юнкер).

## 12 НЕРВОВА СИСТЕМА

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).

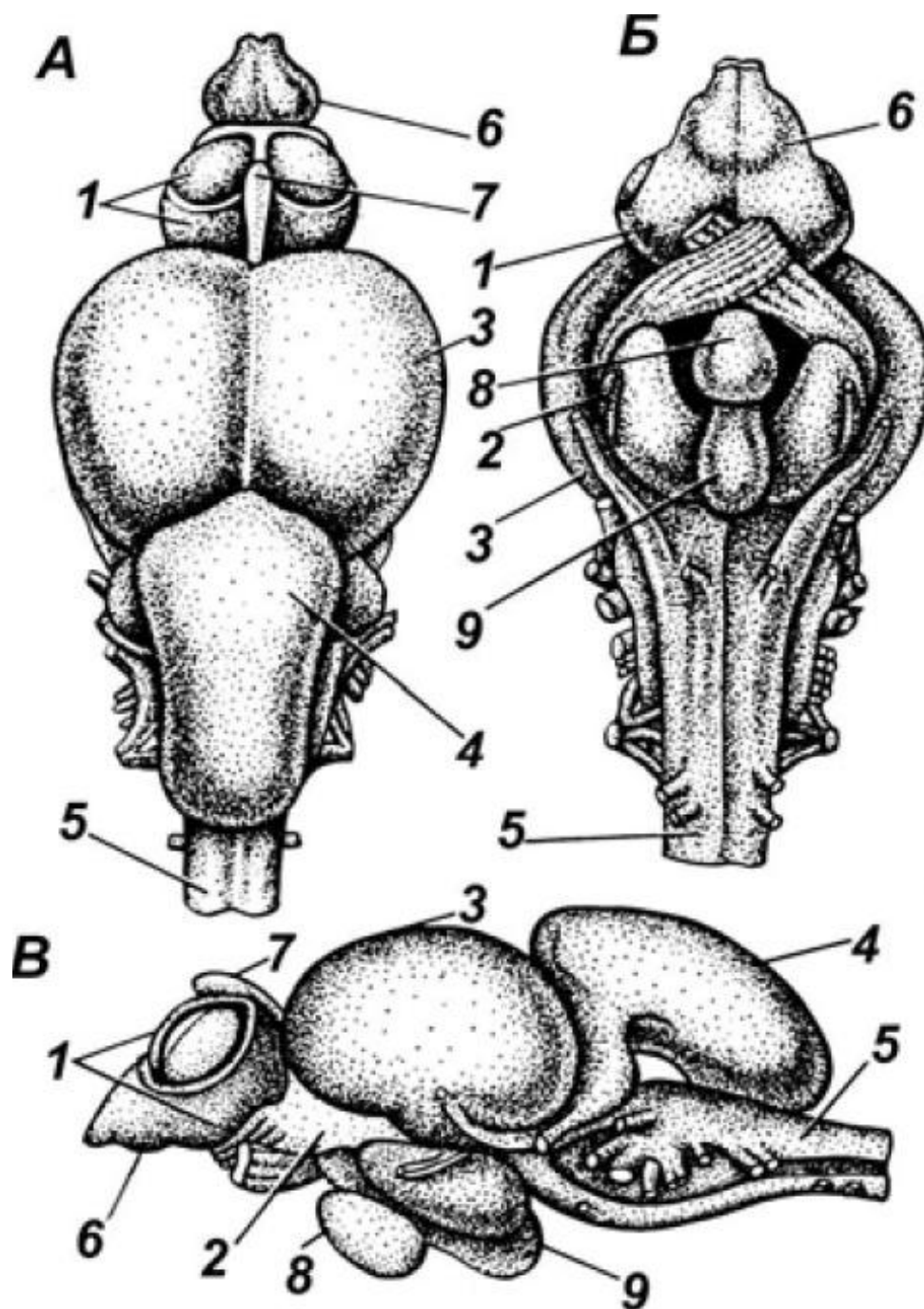
Периферична нервова система ділиться на:

- 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. 12.1).



*Рис. 12.1* 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

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).

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 парапінєальні органи, що виконують світлочутливу функцію. У риб парапінєальний 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.

Все остальні нерви починаються от продолговатого мозга.

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.



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

Х. 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.

### 13 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 ненюхової 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 питуітарний 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 питуітарного виросту. У міксин питуітарний 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. вилонених 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, кушовидні, 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 (солонке, гірке, солоне, 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 терморецепторів (вільних нервових закінчень), розташованих в поверхневих шарах шкіри. Невеликі відхилення в температурі води можуть змінити шляхи міграцій і терміни нересту риб. Кісткові риби здатні розрізняти перепади температур в  $0,4^{\circ}\text{C}$ .

**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 100-200 мкВ 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 слабко- і сильноелектричних риб (за винятком електричного сома і звідаря) 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 долі 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 десяті 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).

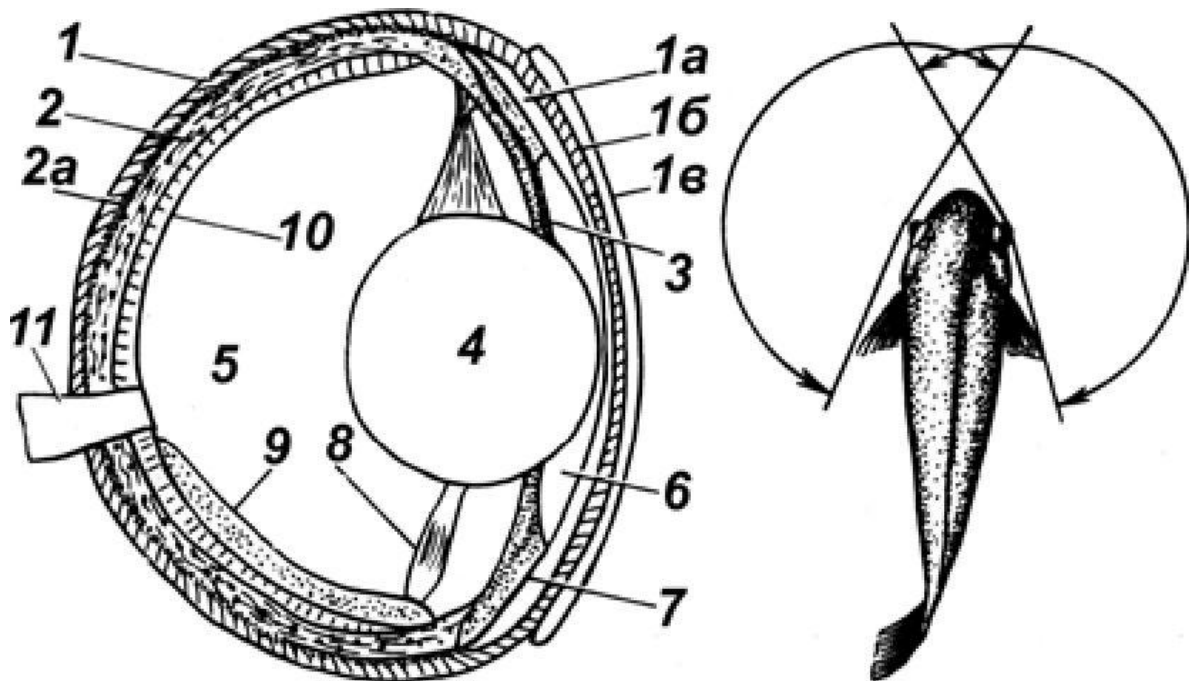
Звіздарі і звичайні скати займають проміжне положення між сильно- і слабкоелектричними рибами. Вони мають спеціалізовані органи невеликого розміру, які розташовані в хвостовій частині тіла (скат) або на голові (звіздар). Напруга створювана скатом-морською лисицею, складає близько 4В. Слабкоелектричні 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 слабке електричне поле напругою до 1 міллівольта. По зміні цього поля тварини відчувають наближення іншого організму або перешкоди.

**Органи зору.** Очі у більшості риб розташовані з боків голови. Зір у риб монокулярний, тобто кожне око бачить самотійно (поле зору по горизонталі 160-170°, по вертикалі близько 150°). У багатьох риб кришталік 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. 13.1).

У багатьох прісноводних риб зіниця нерухома, деякі види можуть його звужувати і розширювати (вугор, камбали, звіздар, хрящові). Очі більшості риб не мають повік, у деяких акул є мигальна перетинка, у кефалі і деяких оселедців розвиваються жирові повіки.



*Рис. 13.1* Будова ока і поле зору риб

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

У риб очей включає 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 кришталик.

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.

Кришталик 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. Кришталик у риб кулястий і своєї форми не змінює. Акомодация (налаштування на різкість) здійснюється не шляхом зміни кривизни кришталика, а за допомогою м'яза (дзвоник Галлера), який підтягує або видаляє кришталик від сітківки. Кришталик 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 400-750 нм. 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 зниженням 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 (минь, річковий вугор). У ряду глибоководних і печерних риб очі відсутні.

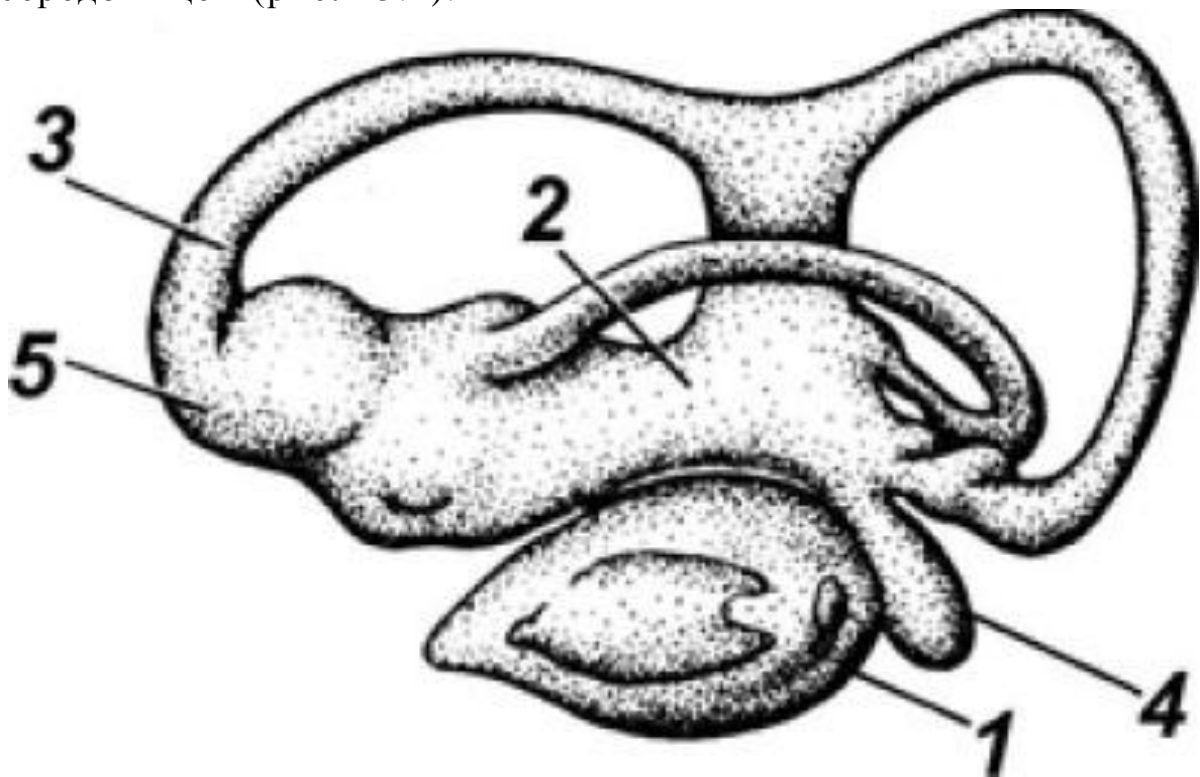
У повітряному середовищі очима риби майже не бачать, у деяких з них для цієї мети в очах є спеціальні пристосування. У риби чотириочки кожне око розділене горизонтальною перегородкою на дві частини. У верхній частині ока кришталик

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. 13.2).



*Рис. 13.2 Орган рівноваги та слуху*

1 - круглий мішечок; 2 - овальний мішечок; 3 - півкруглі канали; 4 - зачаток равлика; 5 - ампули півкруглих каналів

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.

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 (5-20 Гц), 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 колишуються під дією струмів води. Невромасти розташовуються на поверхні тіла в поглибленнях. Вони дозволяють риbam 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 замкнутих 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 відчувають. 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 пластинозубових (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.

## **14 ЗАЛОЗИ ВНУТРІШНЬОЇ СЕКРЕЦІЇ**

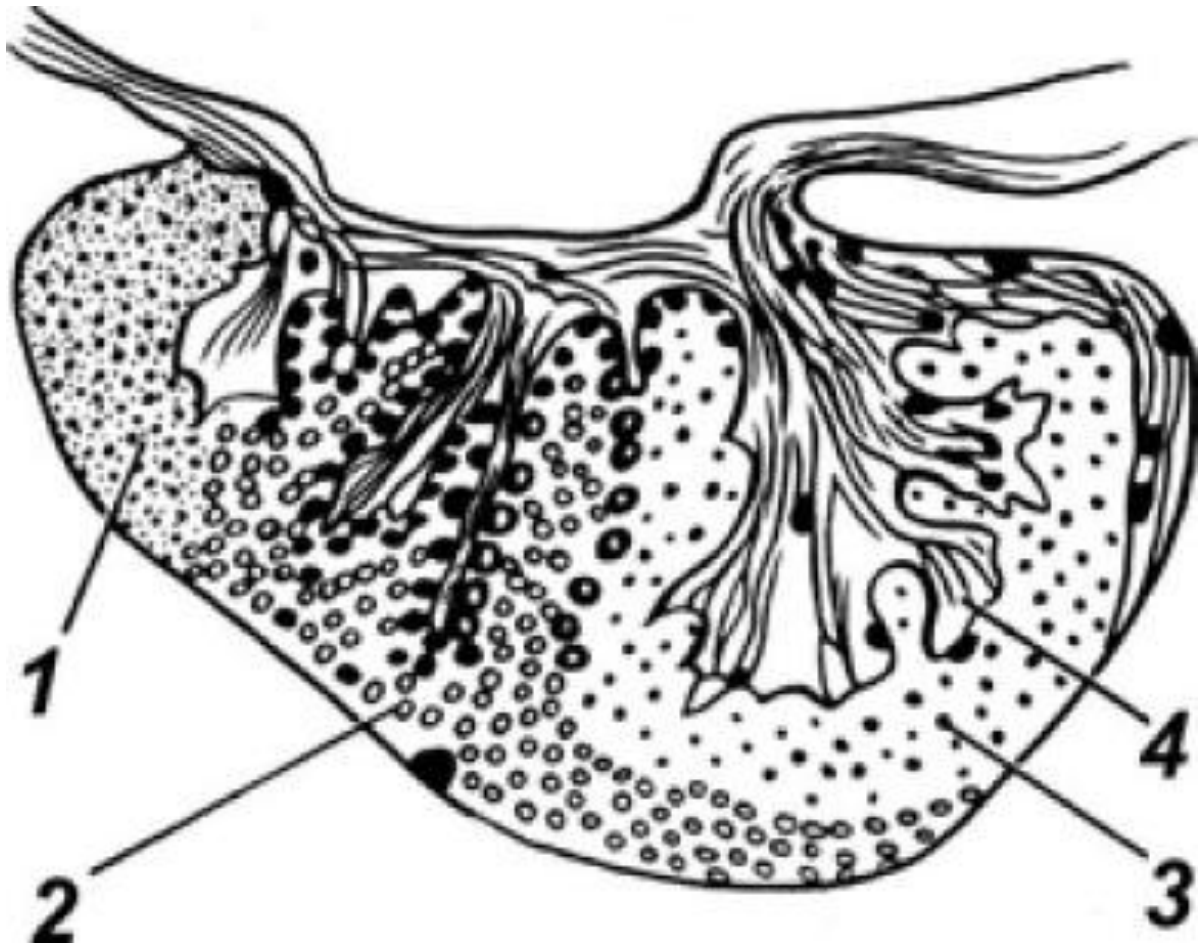
Залози внутрішньої секреції риб (ендокринні) не мають вивідних проток, виробляють гормони, які розносяться по організму кров'ю (гуморальна система). До ендокринних залоз відносяться гіпофіз, епіфіз, щитовидна залоза, адреналова залоза, каудальна нейросекреторна система, ультимобранхіяльні залози та ін.

**Гіпофіз** розташований у дорсальній частині проміжного мозку і включає:

- 1) аденогіпофіз;
- 2) нейрогіпофіз.

Аденогіпофіз складається з епітеліальної залозистої тканини і утворений з епітеліального випинання задньої стінки глотки. Нейрогіпофіз є продовженням нижньої частини проміжного мозку (гіпоталамус). Він складається з нейроглії відростків нейросекреторних клітин і тіл Геррінга, які є закінченнями нервових волокон і виконують функції накопичувачів гормонів.

Нейрогіпофіз у риб представлений, як правило, коренями, які пронизують долі аденогіпофіза (рис. 14.1).



*Рис. 14.1* **Гіпофіз (окунь)**

1 - проаденогіпофіз; 2 - мезоаденогіпофіз; 3 - метааденогіпофіз; 4 – нейрогіпофіз

За будовою гіпофіза риби розділяються на дві групи, що мають:

1) примітивний гіпофіз сплющеної форми, і долі аденогіпофіза в ньому слідує одна за одною, корені нейрогіпофізу в основному розгалужені в метааденогіпофізі (оселедцеві, лососеві, вугрові);

2) добре розвинений гіпофіз, нейрогіпофіз пронизує усі доли аденогіпофіза (усі інші риби).

У аденогіпофізі костистих риб виділяють 6-8 типів клітин, які розрізняються по будові, розташуванню і функціям. Кожен тип клітин продукує певний гормон.

Гормони аденогіпофіза беруть участь в процесі осморегуляції, впливають на ріст, зміну забарвлення, роботу слизових клітин, регулюють діяльність інших ендокринних залоз. Гонадотропні гормони регулюють процес розвитку і дозрівання статевих клітин. У рибництві широко застосовується метод гіпофізарних ін'єкцій, стимулюючий у риб розвиток статевих продуктів.

Нейрогіпофіз виробляє гормони: вазопресин (вазотоцин) і окситоцин (іхтіотоцин), які беруть участь в процесі осморегуляції.

**Епіфіз** є виростом даху проміжного мозку. Гормони епіфізу (серотонін, мелатонін та ін.) викликають звуження дрібних артерій, збліднення шкіри, посилюють перистальтику кишковика, беруть участь в регуляції мінерального обміну.

**Щитовидна залоза** складається з фолікулів, має різну форму, розташовується поблизу черевної аорти. Гормони щитовидної залози (тіроксин та ін.) регулюють розвиток, зокрема метаморфоз риб (міноги, вугор, камбали), впливають на обмін речовин і поведінку риб.

**Адреналова залоза і тельця Станніуса.** У риб аналогом коркової частини надниркових залоз є інтереналова тканина, мозоково-хромафінна тканина.

Комплекс інтереналових і хромафінних клітин (тканин) називається адреналовою залозою.

Розташування адреналової залози у різних видів риб неоднаково. У хрящових риб інтереналова тканина знаходиться між нирками (міжниркова залоза), хромафінна тканина розташовується біля симпатичних гангліїв або в них.

У костистих інтереналова і хромафінна тканини знаходяться в області головної нирки.

Інтереналова тканина виділяє гормони стероїдної природи: глюкокортикостероїди (кортизон і гідрокортизон) і мінералкортикостероїди, які впливають на обмін білків і вуглеводів, водно-сольовий обмін, стимулюють статеву поведінку. Хромафінна тканина виділяє гормони - адреналін і норадреналін, які впливають на силу серцевних скорочень, кров'яний тиск, рівень цукру в крові.

У костистих риб є тільця Станніуса, розташовані в тулубовій нирці. Припускають, що вони грають роль в процесі

осморегуляції, їх видалення викликає серйозні порушення водно-сольового гомеостазу.

**Каудальна нейросекреторна система** (урогіпофіз, або урофіз) розташована в хвостовому відділі спинного мозку риб і представлена великими нейросекреторними клітинами з товстими відростками. В урофізі виробляються гормони – уротензини, які регулюють процес осморегуляції, беруть участь в регуляції кров'яного тиску і, можливо, в регуляції процесу розмноження.

**Ультимобранхіальні залози** можуть бути парні і непарні, розташовуються вони з боків стравоходу, виробляють гормон - кальцитонін, регулюючий обмін фосфору і калію.

**Островкові клітини.** Хрящові риби мають оформлену підшлункову залозу, зовні якої знаходяться островкові клітини (острівці Лангерганса). У інших риб островкові клітини відособлені від тканини підшлункової залози і розташовані дифузно. Вони зустрічаються в області жовчного міхура, його проток, селезінки, найбільш численні в печінці. Острівці Лангерганса пронизані мережею кровоносних капілярів, в цих клітинах виробляється гормон інсулін, що регулює рівень цукру в крові.

**Статеві залози.** Гонади риб (яєчники і насінники) окрім статевих клітин виробляють статеві гормони (статеві стероїди). У самців вони виробляються в інтерстиціальних клітинах насінника, у самиць - в клітинах фолікулярного епітелію. Статеві стероїди регулюють овогенез і сперматогенез, сприяють розвитку вторинних статевих ознак риб, шлюбного наряду, прояву турботи про потомство.

## **15 ВПЛИВ ФАКТОРІВ СЕРЕДОВИЩА**

В процесі тривалого історичного розвитку риби пристосувалися до різноманіття водного середовища. Чинники довкілля діляться на дві групи:

1) абіотичні (чинники неорганічної природи - температура, солоність, газовий режим та ін.);

2) біотичні (чинники органічної природи - взаємини внутрішньовидові, міжвидові, з іншими групами тварин і рослинами).

### **Абіотичні фактори**

**Температура.** Риби є пойкилотермними тваринами і температура їх тіла близька до температури довкілля. У більшості видів вона на 0,5-1,0°C вище за температуру води, у тунців під час швидкого руху різниця температур може досягати 10°C.

Риби живуть у водоймах з різною температурою води. Так, представник загону карпозубоподібних - ципринодон - може жити в гарячих джерелах Каліфорнії при температурі плюс 52°C, а арктичні і антарктичні види здатні переносити температуру води мінус 2°C (сайка, крижана риби та ін.).

Температура довкілля впливає на швидкість біологічних процесів у риб, на їх розподіл і поведінку.

Залежно від меж температур риб розділяють на:

- 1) теплолюбивих (сазан, лин, кефаль та ін.);
- 2) холодолюбивих (лосось, форель, сиг, навага та ін.).

Риб по відношенню до здатності переносити температуру ділять на:

1) стенотермних - мешкають при вузькій амплітуді коливань температури 5-7°C (тропічні, субтропічні, арктичні, антарктичні і глибоководні риби);

2) евритермних - витримують значні коливання температури у декілька десятків градусів (риби помірних широт - щука, сазан, карась, окунь, тюлька).

Кожному виду властиві граничні і оптимальні температури води. Для карася нижня гранична температура складає 0°C, верхня - 30°C, оптимальна - 25°C.

Більшість риб чутлива до незначних коливань температури і нерідко гинуть при різких її змінах. Так, масова загибель хамси спостерігалася в Чорному морі при швидкому пониженні температури води до 5°C. При значних пониженнях температури риби можуть впадати в стан, близький до анабіозу.

З підвищенням температури в межах властивих цьому виду у риб активізуються багато життєвих процесів (підвищується темп росту і так далі). Температура впливає на якість і тривалість дозрівання статевих продуктів, терміни нересту тривалість інкубаційного періоду ікри і т. д.

У риб нерест зазвичай настає при певній температурі. Так, судак починає розмножуватися при температурі 17-18°C, минь - при 0,2-4°C і так далі. Великий вплив робить температура води і на виживання ікри - при аномально низьких температурах спостерігається підвищена загибель ікри.

Для багатьох видів риб діапазон оптимальних температур складає не більше 10-15°C, тому сезонні зміни температур і географічні відмінності впливають на розподіл і поведінку риб. Для кожного виду риб характерне мешкання не лише в тій або іншій температурній області, але і в її окремих регіонах, яких вони тримаються в певні періоди життя.

На розподіл риб впливають сезонні і багаторічні зміни температурних режимів водойм. Так, в періоди потепління атлантична тріска проникає в Карське море, може утворювати промислові скупчення біля берегів Гренландії. У Норвезькому морі в холодні роки оселедець зимує на південь від 65° півн.ш., тоді як в звичайні - на північ від 65° півн.ш.

Зміна температури води часто служить сигналом для міграцій риб.

Температурний режим може робити вплив і на анатомічну будову риб. Інкубація ікри від однієї самиці при різних температурах, можна привести до отримання особин з різним числом хребців. При вищій температурі інкубації риби матимуть менше число хребців, при нижчій - більше.

У зимовий період на деяких водоймах утворюється льодовий покрив. Під час льодоставу майже повністю припиняється вплив вітрів на воду, сповільнюється вступ кисню з повітря, іноді лід впливає на риб і ікру механічно. У водах Антарктиди нижня поверхня льоду обростає перифитоном, тут тримаються кормові для риб організми.

**Солоність.** Риби мешкають у водах різної солоності. Залежно від кількості розчинених солей розрізняють воду прісну (до 0,5‰), солонувату (0,5 - 25‰), морську (25-40‰) і пересолену (більше 40‰). Моря розрізняються по солоності: у Балтійському морі 4-16‰, Чорному 16-19‰ і так далі. Солоність океанічної води досягає 35‰.

По відношенню до солоності розрізняють риб:

- 1) стеногалінних - не витримують великих коливань солоності (лопатонос, глибоководні риби);
- 2) евригалінних - витримують значні коливання солоності (кефаль, тюлька, атерина та ін.).

Солоність води є одним з основних чинників, що визначають розселення риб. Більшість риб пристосувалися до життя у воді певної солоності. Одні риби живуть тільки в прісній воді, інші - в морській, віддаючи перевагу певній солоності. Багато риб можуть переходити з морської води в прісну і назад.

Осолонювання або опріснення води може призводити до зміни видового складу співтовариств гідробіонтів. Так, осолонювання Азовського моря призвело до масового розвитку в ньому медуз.

Солі можуть чинити непряму дію на риб через кормову базу. Так, біогени (солі азотної, фосфорної і кремнієвої кислот), що надходять у водойми, сприяють збільшенню біомаси планктону і бентоса, що служать їжею для риб.

Внесення мінеральних добрив в ставкових господарствах створює сприятливі умови для розвитку кормової бази. Деякі елементи (фосфор) не лише підвищують продуктивність водойм, але і безпосередньо впливають на вирощувану памолодь риб, підвищуючи обмін речовин стимулюючи ріст і розвиток риб. Великий вплив на обмін речовин риб роблять солі різних металів, які можуть як стимулювати, так і уповільнювати ріст риб, що містяться у воді.

**Розчинені у воді гази.** У воді містяться різні гази: кисень, азот, вуглекислий газ та ін. Більшість риб дихають розчиненим у воді киснем.

За кількістю необхідного для нормального дихання кисню риб ділять на тих, що:

1) потребують дуже великого вмісту кисню у воді - 10-16мг/дм<sup>3</sup> (кумжа, гольян, сиги);

2) потребують великого вмісту кисню у воді - 7-10мг/дм<sup>3</sup> (хариуси);

3) є менш вимогливими до вмісту кисню - 6мг/дм<sup>3</sup> (окунь, плітка, щука);

4) витримують низький вміст кисню - до 0,7-3мг/дм<sup>3</sup> (лин, сазан, карась).

Споживання кисню рибами залежить від багатьох чинників:

1) від виду риби - морські види чутливіші до браку кисню, чим прісноводні; чим риба рухливіша, тим більше вона споживає кисню. Так, пелагічні види (хамса, тюлька) потребують більшої кількості кисню, чим донні (камбала, бичок);

2) від віку - памолодь риб вимогливіша до вмісту кисню, ніж старші вікові групи; личинки плітки на 8-й день після вилуплення гинуть при вмісті кисню нижче 5мг/дм<sup>3</sup>, а на 49-й день мальки витримують 1,4мг/дм<sup>3</sup>, дорослі риби - 0,9мг/дм<sup>3</sup>;

3) від чисельності - при високій щільності населення риб споживання кисню ними знижується; у холодний період у риб, що залягають на зимівлю в ями, споживання кисню в порівнянні з поодинокими рибами значно зменшується (коропові);

4) від фізіологічного стану - перед нерестом у деяких видів споживання кисню підвищується на 25-50% первинного;

5) від температури води - при підвищенні температури води у риб посилюється обмін речовин і зростає споживання кисню;

6) від солоності - у прісноводних риб при невеликому збільшенні солоності зростає обмін речовин, а при значному - сповільнюється і споживання кисню зменшується.

За браку кисню у риб знижується інтенсивність живлення.

Для риб несприятливий як недолік, так і надлишок кисню у воді. При швидкому підвищенні вмісту кисню риби можуть отримати кисневий наркоз і загинути від задухи. У ембріональний період надлишок кисню у воді може викликати у риб анемію.

Кількість розчиненого у воді кисню залежить від температури, солоності, льодового покриву, рослинності, процесів розпаду органічних речовин та ін.

При підвищенні температури і солоності розчинність кисню у воді зменшується.

Зниження вмісту кисню може привести до літніх і зимових заморів. Літні замори найчастіше мають місце в зарослих озерах в період масового розвитку водної рослинності, особливо вночі, коли йде посилене споживання рослинами кисню. Зимові замори виникають у водоймах, покритих льодом, де активно йдуть процеси розкладання органічних речовин, на окислення яких витрачається багато кисню.

Морська вода зазвичай добре насичена киснем. Проте і у Світовому океані є райони, де спостерігаються дефіцит кисню і заморні явища, що ускладнює мешкання риб.

Розчинені у воді вуглекислий газ і сірководень негативно впливають на життєдіяльність риб.

Вуглекислий газ утворюється в результаті дихання тварин і рослин, при розкладанні органічних речовин. Одним з показників забруднення водойми є великий його зміст у воді. Так, критичний зміст  $\text{CO}_2$  для форелі складає 120-140 мг/дм<sup>3</sup>, для коропа - 200 мг/дм<sup>3</sup>, для ліня - більше 400 мг/дм<sup>3</sup> тощо.

За відсутності кисню в деяких водоймах накопичується сірководень. У Чорному морі глибоководна зона непридатна для мешкання риб, оскільки через відсутність вертикального перемішування вода позбавлена кисню і насичена сірководнем, що утворюється в результаті життєдіяльності анаеробної бактерії мікроспіри.

Для риб велике значення має активна реакція середовища (рН), яке залежить від співвідношення розчинених у воді кисню, вільної вуглекислоти, гідрокарбонатів.

У прісних водоймах надлишок  $\text{CO}_2$  викликає збільшення кислотності води, в морській воді надлишок вуглекислого газу зв'язується, і рН міняється мало. Таким чином, більшість прісноводних риб в порівнянні з морськими, пристосувалися переносити значні коливання рН. Проте для кожного виду риб характерні певні значення активної реакції середовища і при їх



зміні порушується обмін речовин. Оптимальна величина рН для риб зазвичай складає 7-8.

**Рух води** робить як прямий, так і непрямий вплив на риб. Існують різні види руху водних мас :

1) течії переносять ікру і личинок у багатьох видів риб (тунець, оселедець та ін.), є міграційними шляхами (орієнтирами) для статевозрілих риб (річковий вугор та ін.); змінюють гідрологічний, хімічний і біологічний режими у водоймах; теплі течії створюють сприятливі умови для розвитку кормових організмів для риб (Гольфстрім у Баренцовому морі, Курошио в північній частині Тихого океану); у річках течії впливають на будову риб, особливості розмноження;

2) хвилювання перемішують водні маси, впливають на виживаність ікри (від механічних ушкоджень гине ікра оселедця, тріски, мойви та ін.);

3) вертикальна циркуляція води викликає перемішування шарів води, сприяє вирівнюванню температури і солоності, підйому біогенних елементів з глибини;

4) припливи і відпливи перемішують шари води і виносять в прибережну зону біогенні елементи (біля берегів Північної Америки і в північній частині Охотського моря різниця рівнів припливу і відпливу досягає 15м);

5) смерчів захоплюють величезні маси води з морів і внутрішніх водойм, переносять різних гідробіонтів на великі відстані.

**Грунт і зважені частинки.** Риби в різній мірі пов'язані з грунтом, що визначається особливостями їх харчування, розмноження і захистом від ворогів. Пелагічні види відкладають донну ікру (атлантичний оселедець, лососеві) більшість донних і придонних риб впродовж усього життя пов'язані з грунтом.

У ряді випадків у риб має місце зв'язок з певним типом субстрату :

1) м'які ґрунти, характерні для видів, що закопуються; риби мешкають переважно в мілководних водоймах, прибережних ділянках морів; так, камбали і скати маскуються, накидаючи на себе ґрунт, ряд видів при висиханні водойм може довгий час жити, закопавшись в ґрунт (протоптерус, лепидосирен, карась та ін.);

2) кам'яністі ґрунти, риби часто мають присоски для прикріплення до ґрунту (бички, пінагор та ін.);

3) суша, риби для пересування по суші мають ряд особливостей у будові тіла (тригла, морський біс, окунь-повзун).

Багато риб значною мірою перекопують ґрунт у пошуках їжі (бентофаги), при спорудженні нерестових гнізд під час розмноження (лососі).

Колір ґрунту, на якому риби знаходиться, може визначати забарвлення риб (камбали).

Ґрунт і донні відкладення багато в чому визначають рибопродуктивність водойм, оскільки є місцем життя бентичних організмів.

У житті риб велику роль відіграють зважені у воді частки, які знижують прозорість води чинять механічну дію на органи зору і зябра риб. У зв'язку з цим у риб, що живуть водоймах з каламутною водою, виробився ряд пристосувань: зменшення розміру очей (лопатонос, деякі гольці), посилене виділення і особливий склад слизу з сильними властивостями, що коагулюють (лепидосирен та ін.).

**Світло.** У воді головним джерелом світла є сонячна енергія. В основному сонячне світло поглинається поверхневим шаром води, тільки 0,45% його досягає глибини 100 м. У деяких районах Світового океану невелика кількість світла проникає до глибини 1000 м. Промені різної частини спектра досягають різних глибин. Так, до 1м проникають інфрачервоні (теплові) промені, до 5м - близько 10% червоних променів, до 13м - близько 10% зелених променів, до 500м і більше проникають тільки фіолетові і ультрафіолетові промені.

У зв'язку з цим очі риб менш чутливі до червоних променів і чутливіші до жовтих, зелених, синіх і фіолетових і ультрафіолетових променів.

По відношенню до світла розрізняють риб:

- 1) денних (світлолюбних);
- 2) присмеркових (світлобоязких).

Більшість риб ведуть денний спосіб життя. Для них освітленість є чинником, який обумовлює їх рухову активність.

На різних етапах життєвого циклу деякі види по-різному реагують на світло. Так, осетер і севрюга відразу після викльову відносяться до світла позитивно, при переході до зябрового дихання - байдужі до світла, на пізніших стадіях - уникають світла.

Більшість риб (за винятком присмеркових і більшість хрящових) мають колірний зір, що пов'язано з можливістю розпізнавати забарвлення водних об'єктів.

Освітленість є однією з причин добових вертикальних міграцій риб.

Світло по-різному впливає на швидкість дозрівання гонад у риб. Так, у одних видів ікра під дією світла розвивається швидше (севрюга, камбали), у інших - повільніше (лосось, форель).

У деяких видів сонячне світло впливає на обмін речовин. У гамбузії, позбавленої світла, розвивається авітаміноз, втрачається здатність до розмноження.

У багатьох глибоководних риб для принадажування здобичі, відшукування особин протилежної статі, орієнтації і так далі розвиваються органи світіння. Біолюмінесценція властива тільки морським рибам. Існує близько 300 видів риб (з них 18 видів - хрящові), що світяться.

Риби по-різному реагують на електричне світло, і їх реакція на світло використовується в промисловому і любительському рибальстві. За допомогою електричного світла в Каспійському морі ловлять кільку, в Чорному морі - хамсу, в морях Далекого Сходу - скумбрію, сайру і т. д.

По відношенню до електричного світла риб розділяють на групи:

- 1) ті, що йдуть від світла (вугор, мінога та ін.);
- 2) ті, що притягаються світлом незалежно від наявності або відсутності в зоні кормових організмів (каспійські кільки, тюлька, хамса, снеток та ін.);
- 3) ті, що притягаються світлом, якщо в зоні є кормові організми (сайра, оселедці, сарган, скумбрія та ін.);
- 4) байдужі до світла (осетер, судак та ін.).

Деякі риби мають сильну позитивну реакцію на кольорове освітлення. Так, атлантичний оселедець реагує на синій колір, кругла сардинелла - на червоний.

**Звук і електричний струм.** Риби здатні уловлювати і видавати різні звуки. Видавані рибами звуки підрозділяються на:

- 1) біологічні - видаються спеціальними органами (плавальний міхур, зяброві кришки, глоткові зуби та ін.); вони включають агресивні і оборонні, нерестові, орієнтовні сигнали;
- 2) механічні - видаються мимоволі в процесі живлення, рухи і тому подібне.

Видавані рибами звуки нагадують скрип, хрюкання, каркання, барабанний бій, писк. У більшості риб звуки видають самці.

Імітація звуків риб, пов'язаних з живленням, рухом, загрозою застосовуються в промисловому рибальстві. Так, імітацію звуків руху риб використовують при лові тунців; сомів притягають в зони облову на булькаючі звуки; скумбрію утримують в гаманцевому неводі за допомогою звуків, що видаються дельфінами.

Риби здатні сприймати зміни електричного поля у воді. Викликає інтерес поведінка риб в сильному електричному полі. Вона залежить від напруги і характеру електричного струму.

Зі збільшенням напруги в електричному полі постійного струму у риб спостерігаються декілька стадій поведінки :

1) порогова реакція (риба здригається при включенні і виключенні струму);

2) реакція збудження (риба проявляє занепокоєння і прагне вийти з електричного поля);

3) анодна реакція (риба обертається головою до анода і пливе у напрямку до нього);

4) електронаркоз (риба втрачає рухливість, при збільшенні напруги гине).

У електричних полях змінного і імпульсного струму стадії реакцій приблизно такі ж, як при дії постійного струму.

Здатність риб реагувати на електричне поле використовується для управління поведінкою риб при створенні електрозагороджень, а також при організації електролова.

Електрозагороджувальні установки служать для відлякування риби від небезпечних зон і у тому числі від гідротехнічних споруд.

Електролов здійснюється шляхом оснащення сіткових знарядь лову (трали) електродами, що притягають рибу в зону облову. При безсітковому електролові анодна реакція використовується для залучення, концентрації і електронаркозу риби, а її підйом робиться сачками або рибонасосами.

**Вплив забруднюючих речовин на риб.** В результаті господарської діяльності людини у водойми надходять різні забруднюючі речовини. Найсильніше забруднюються внутрішні водойми.

Характер дії речовин на риб залежить від їх токсичності і концентрації. При великих концентраціях відбувається отруєння і загибель риби. Ікра, личинки і памолодь риб найбільш чутливі до забруднення води.

У водах Світового океану найбільш поширеними і небезпечними забруднюючими компонентами є нафта (і нафтопродукти), важкі метали і радіоактивні речовини. Забруднення нафтою відбувається в результаті добування її в шельфових зонах, транспортування, аварій судів.

Нафтові забруднення негативно впливають на усіх гідробіонтів. Вони накопичуються і вражають життєво важливі органи, спричиняють порушення живлення, розмноження,

поведінки. Нафтові забруднення можуть призводити до масової загибелі ікри і личинок риби.

Важкі метали і радіоактивні речовини риби акумулюють в собі як з води, так і з кормових організмів, тому вміст їх у рибі часто у декілька разів більше, ніж у воді. Радіоактивні речовини накопичуються в основному в кістках і внутрішніх органах риби.

### **Біотичні взаємовідносини у риби**

Серед біотичних взаємовідносин у риби слід виділити внутрішньовидові, міжвидові взаємовідносини, а також взаємовідносини риби з іншими гідробіонтами.

**Внутрішньовидові взаємовідносини.** Форми внутрішньовидових взаємовідносин у риби дуже різноманітні: популяції, елементарні популяції, зграї, скупчення, колонії, харчові й інші взаємовідносини.

Популяція (стадо) - це однорідне різновікове самовідтворюване угруповання риби, що приурочене до певного житла і характеризується певними біологічними показниками (розмірно-віковий склад, темп росту, терміни нересту тощо). Так у Білому морі оселедець в кожній з великих заток утворює місцеві популяції.

Деякі риби усередині виду здатні утворювати велике число популяцій і в той же час багато популяцій може розпадатися на весняно- і літньонерестуючі раси (нерка).

Елементарна популяція - угруповання, що складається в основному з риби одного віку, близьких за фізіологічним станом і зберігається довічно. Елементарні популяції виникають в місцях народження і зберігаються тривалий час, міняючись лише за рахунок відсіювання частини особин і приєднання схожих особин з інших елементарних популяцій.

Елементарні популяції відмічені у різних видів риби (хамса, вобла, тюлька, червонопірка, морський окунь, тріска та ін.). Вони можуть утворювати скупчення різної величини, зливатися в одне велике скупчення (протяжність 20-30 миль і більше). Елементарна популяція є частиною стада.

Зграя - це угруповання близьких по віковому і біологічному стану риби, що об'єднуються єдністю поведінки на певний період часу.

З усього різноманіття риби (більше 20 тис. видів) близько 4 тис. видів є зграєвими, більшості видів властивий поодинокий спосіб життя (щука, сом, скати, місяць-риба та ін.). Зграєвими є в основному пелагічні види (анчоус, оселедець, ставрида, скумбрія

та ін.), великі зграї утворюють напівпрохідні риби (вобла, лящ, судак та ін.).

Зграї розрізняються за формою, величиною, щільністю і структурою. Протяжність ланцюга зграй може досягати 100км (каспійська кефаль).

Значення зграї :

1) захист від ворогів (риби раніше помічають небезпеку, менш доступні для хижаків);

2) пошук їжі (риби швидше знаходять скупчення кормових організмів, інтенсивніше живляться);

3) пошук шляхів міграцій (риби утворюють загальне біоелектричне поле яке допомагає їм легше орієнтуватися в просторі, економити енергію).

Стійкість зграї підтримується за допомогою органів зору, бічної лінії і звукових контактів, електричних полів.

Скупчення - це тимчасове об'єднання ряду зграй або елементарних популяцій.

Розрізняють наступні типи скупчень:

1) нерестові;

2) міграційні;

3) нагульні;

4) зимувальні.

Колонія - це тимчасове угруповання риб, що зазвичай складається з особин однієї статі, утворюється в місцях розмноження для захисту кладок ікри від ворогів (мулувата риба, косатка-скрипун, панцирні американські соми та ін.).

У деяких видів риб спостерігається внутрішньовидовий паразитизм. Так, у глибоководних вудильників карликові самці прирастають до тіла самиці і живляться через її кровоносну систему.

Велике значення в житті риб мають харчові взаємовідносини. Забезпечення популяції їжею досягається за рахунок того, що у ряду видів є декількох поколінь памолоді впродовж року (порційний нерест), які розходяться у складі їжі на різних етапах розвитку. При поганій забезпеченості їжею у риб спостерігається розширення спектра живлення, а в умовах хорошої забезпеченості його звуження.

У ряду видів за несприятливих умов живлення утворюються карликові форми, для яких характерне уповільнення росту і дозрівання при невеликих розмірах (лосось, голец та ін.). У хижих риб при нестачі корму має місце перехід на живлення

власною памолоддю - канібалізм (тріска, навага, корюшка, щука, окунь).

Риби впливають один на одного, змінюючи абіотичні умови. Так, деякі види, за рахунок руху плавників створюють струми води у ікринок (судак, бички та ін.), що охороняються ними.

У лососів в нерестових гніздах один на одного впливають ікринки. Незапліднені ікринки не гинуть, а розвиваються партеногенетически, поки із запліднених ікринок не виведуться личинки.

У мирних видів риб в групі відзначається зменшення споживання кисню в порівнянні з поодинокими особинами. Підвищення щільності риб також знижує дію на них отруйних речовин.

**Міжвидові взаємовідносини у риб.** Міжвидові взаємовідносини у риб проявляються у формі харчової конкуренції, відношень «хижак-жертва», мирного і паразитичного співжиття.

Міжвидові зв'язки у риб виробилися в процесі видоутворення як пристосування до нових умов мешкання в певній географічній зоні. В результаті сформувалися фауністичні комплекси - групи видів, пов'язаних спільністю географічного походження.

Взаємовідносини між різними видами у риб одного фауністичного комплексу характеризуються послабленням харчової конкуренції шляхом розбіжності спектрів живлення і місць годування (особливо у дорослих особин). Конкуренція має місце в основному завдяки другорядним кормовим об'єктам. Нині фауна багатьох водойм представлена рибами різних фауністичних комплексів, і найбільше загострення харчових відносин виникає між видами різних комплексів що займають схожі екологічні ніші.

Взаємини "хижак-жертва" привели до вироблення у риб ряду особливостей :

1) у риб-хижаків - сильні зуби, хороший зір і нюх, швидке пересування і так далі;

2) у риб-жертв - шпильки, колючки, панцир, отруйні залози і так далі.

Форми взаємин у риб включають:

1) паразитизм (на рибах паразитують глибоководні вугри, ванделієві сомики, міноги, міксини та ін.);

2) коменсалізм - взаємодія, корисна для однієї сторони і байдужа для іншої (взаємини акул з рибою-прилипалою, яка прикріплюється до акули, подорожує з нею і відділяється, щоб з'їсти залишки її їжі);

3) мутуалізм - взаємовигідне співжиття, (спостерігається у риб-"чистильщиків", які позбавляють риб-"клієнтів" від паразитів, грибкових і бактерійних захворювань (губанові риби, риби-метелики та ін.).

**Взаємовідносини риб з іншими організмами.** У риб існують складні взаємовідносини з іншими організмами (тварини, рослини, бактерії, віруси).

Велике число захворювань у риб спричиняють віруси (краснуха, інфекційна водянка) і бактерії (фурункульоз). Бактерії служать також їжею для риб (білий товстолобик). Деякі глибоководні риби мають в органах, що світяться, особливі бактерії, які світяться.

Водорості і вищі рослини є об'єктами живлення рослиноїдних риб (білий товстолобик, білий Амур, червонопірка). Деякі рослини живляться личинками риб (пухирчатка).

Деякі гриби викликають серйозні захворювання у риб (бранхіомикоз, сапролегнія).

Періодичний бурхливий розвиток деяких водоростей викликає в морях заморні явища, що може призводити до загибелі риб.

Памолодь риб на ранніх стадіях розвитку живиться найпростішими (інфузорії та ін.). Серед найпростіших є і 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 укриття.

Кишквопорожнинні тварини в невеликій мірі використовуються рибами для живлення, деякі види є притулком для риб (корали). Деякі види кишквопорожнинних поїдають личинок і памолодь риб (гідра, медузи, гребневики). Багато хто з кишквопорожнинних з'їдає велику кількість зоопланктону. Так, в Азовському морі масовий розвиток медуз призвів до активного виїдання планктону. Існують паразитичні кишквопорожнинні, які вражають гонади осетрових риб.

Черв'яки мають важливе значення в живленні риб (круглі, мало- і багатощетинкові). Багато черв'яків є паразитами і практично усі риби певною мірою ними заражені.

Молюски відіграють важливу роль в живленні багатьох видів риб (плітка, вобла, бички, камбали та ін.). У мантийну порожнину двостулкових молюсків деякі риби відкладають ікру (гірчак). Головоногі молюски, кальмари і каракатиці є хижакми і поїдають



риб. Личинки двостулкових молюсків паразитують на зябрах і плавниках риб.

Ракоподібні тварини мають велике значення в живленні риб. Ними живиться памолодь мирних і хижих риб, а також більшість пелагічних видів (оселедець, анчоус, скумбрія та ін.). Деякі ракоподібні можуть нападати на личинок риб (циклопи). Деякі види є проміжними хазяївами паразитичних черв'яків.

Комахи та їх личинки є важливими харчовими об'єктами риб (хірономіди, ручейники, бабки).

Голкошкірі використовуються деякими рибами в їжу (строката зубатка). Багато голкошкірих поїдають донні безхребетні, іноді памолодь риб (морські зірки, морські їжаки).

Земноводні періодично поїдаються хижими рибами (сом, щука та ін.). Деякі земноводні знищують ікру і памолодь риб (жаби).

Плазуни частково або повністю живляться рибою (водяні змії, крокодили, черепахи).

Рибоїдні птахи поїдають велику кількість риби (чайки, гагари, баклани, чаплі та ін.), є остаточними хазяївами деяких паразитичних для риб черв'яків, чим сприяють поширенню ряду захворювань (лігульоз).

Водні ссавці живляться рибою (кити, ластоногі). Деякі хижі риби (щука, сом, гольці, таймень та ін.) можуть споживати дрібних наземних ссавців (мишей, землерийок), деякі види (акули, піран'я) нападають на великих ссавців.

## **16 ЕКОЛОГІЧНІ ГРУПИ РИБ**

У риб по місцю життя і відношенню до навколишніх умов виділяють наступні екологічні групи: прісноводні, прохідні, солонуватоводні та морські риби.

Прісноводні риби усе життя проводять в прісній воді (близько 8,3 тис. видів). Серед них виділяють:

1) реофільних, що мешкають в текучій воді (форель, харіус, маринка);

2) лімнофільних, що віддають перевагу стоячим водоймам (карась, лин, червонопірка);

3) загальнопрісноводних, що мешкають як в стоячій, так і в текучій воді (сибірський осетер, щука, окунь, плітка, густера, синець).

Деякі з прісноводних риб заходять в солонуваті води (густера, білоочка, синець).

Прохідні риби періодично мешкають то в морській, то в прісній воді (125-130 видів). Більшість з них нагулюються в морі,

а для розмноження заходять в річки. Їх називають трофічно морськими рибами (сьомга, кета, горбуша, російський осетер, севрюга, білуга та ін.). Деякі види нагулюються в річках, а для розмноження йдуть у моря. Їх називають трофічно прісноводними (вугри).

Солонуватоводні риби мешкають у воді зниженої солоності. Їх розділяють на:

1) напівпрохідних риб - нагулюються в солонуватих передгірлових районах морів, для розмноження заходять в пониззя річок (вобла, лящ, сазан, судак, сом);

2) власне солонуватоводних риб морів (бичок-кругляк, морський судак, великоокий пузанок, бражниковские оселедці та ін.), що постійно живуть в солонуватих районах.

Морські риби впродовж усього життя мешкають у воді високої солоності, в прісній воді гинуть (близько 11,6 тис. видів). Їх розділяють на прибережних, епіпелагічних і глибоководних.

Прибережні риби мешкають у водах континентального шельфу і водах, прилеглих до островів (близько 9,1 тис. видів). Серед них виділяють пелагічних (анчоуси, сардини, скумбрії), придонних (тріска, пікша, навага, морські карасі) і донних (скати, камбали, бички).

Епіпелагічні риби (близько 260 видів) мешкають у верхніх шарах пелагіалі відкритого океану, нижньою межею мешкання цих риб є шар температурного стрибка (глибина біля 200м, акули, летючі риби, тунці, меч-риба, місяць-риба та ін.).

Глибоководні риби населяють схил і ложе океану, а також товщу води від нижньої межі епіпелагіалі до максимальних глибин. Загальна кількість глибоководних риб становить близько 2 тис. видів, на глибині більше 6 тис. м відомі не більше 10-15 видів.

## **17 РІСТ І ВІК РИБ**

**Розміри і ріст риб.** Розміри риб істотно розрізняються і специфічні для кожного виду. Найменші рибки, крихітні бички, що населяють води Філіппінських островів, досягають статевої зрілості при довжині тіл 7,5-14мм. Деякі представники океанічних акул досягають довжини більше 20м і маси 15т (китова акула), велетенська акула досягає довжини 15м і маси 4т. З промислових риб внутрішніх водойм найбільш великими рибами є осетрові - білуга і калуга, довжина яких іноді перевищує 4м, маса - 1т.

Ріст риби - це збільшення її біологічних показників за певний проміжок часу. У риб розрізняють лінійний ріст (збільшення довжини тіла) і ріст маси тіла.

Ріст маси тіла сильніше схильний до коливань залежно від умов живлення, чим лінійний. У ставковому рибористві основним показником ефективності вирощування риби є ріст маси тіла риб.

Особливістю риб є постійний ріст, який не припиняється впродовж усього життя. Риба росте нерівномірно впродовж життя. Зазвичай до настання статевої зрілості риби ростуть швидше. Їжа використовується головним чином на лінійний приріст (продукуюча їжа). Тому в перші роки життя йде найбільш швидке наростання лінійних розмірів. Після настання статевої зрілості темп лінійного росту знижується, а приріст маси нерідко навіть зростає. Значна частина споживаної їжі витрачається на утворення статевих продуктів і резервних речовин для міграцій, зимівлі і так далі. Доля продукуючої їжі зменшується, збільшується доля підтримувальної їжі (на підтримку життєдіяльності організму). В період старіння організму лінійний ріст сильно сповільнюється, їжа витрачається головним чином на підтримку життєвих процесів.

У більшості риб самці ростуть повільніше за самиць.

Ріст риб впродовж року нерівномірний. Для мешканців північної і південної півкулі швидкий темп росту риб характерний для періоду інтенсивного живлення, що відповідає тепловому періоду року, уповільнення (чи припинення) росту має місце в зимовий період.

На швидкість зростання риб значно впливають умови зовнішнього середовища (температура, освітленість, газовий режим, густина населення водойми, кормові ресурси та ін.). Кожному виду риб властиві оптимальні температури при яких найінтенсивніше відбувається процес обміну речовин. Велике значення для росту риб мають кількість і доступність корму. Ріст риб одного і того ж виду в різних водоймах, окремих його популяцій і різних поколінь однієї і тієї ж популяції може значно розрізнятися. Так, лящ в північних водоймах росте набагато повільніше, ніж на півдні, де період живлення триваліший. Темп росту ляща істотно відрізняється в Азовському і Каспійському морях, оскільки кормові ресурси в Азовському морі кращі.

В той же час темп росту риб в одній і тій же водоймі може істотно змінюватися залежно від багатьох чинників (гідрологічних умов, кількості і якості їжі, а також чисельності популяції або окремих поколінь риб).

Різко міняється темп росту у зв'язку зі зміною умов мешкання і характеру живлення риб. Так, атлантичний лосось в перші роки життя в річці живиться в основному личинками комах і росте дуже

повільно. Скотившись в море лосось переходить на живлення рибою і різко збільшує темп ріст.

При погіршенні умов живлення має місце не лише уповільнення росту, але і збільшення мінливості росту, так в одновіковій групі опиняються особини різного розміру. Така розбіжність в рості дозволяє більш повно використовувати кормові ресурси водойм. У дрібних і великих особин спектр живлення розрізняється. При поліпшенні умов живлення ріст риби вирівнюється, риби переходять на живлення схожим кормом.

Важливим чинником, що впливає на ріст, є промисел, який здатний зменшувати чисельність популяції і створювати кращі умови для відгодівлі невиловлених риби, що призводить до збільшення темпу росту. Перенаселення водойм рибою може призводити до зниження темпу її росту.

На швидкість зростання риби впливають також різні захворювання.

**Тривалість життя риби.** Тривалість життя риби різна. Деякі види, що населяють прісні води Африки і Південної Америки, живуть декілька місяців і досягають статевої зрілості вже на 2-3 місяці життя (афіосеміон, цинолебія та ін.), вік деяких осетрових риби може досягати 100 років (білуга і калуга).

Більшість невеликих за розмірами риби мають короткий життєвий цикл 2-3 роки (анчоус, азовська тюлька, трехиглая колюшка і так далі). Звичайний вік довгожителів становить 20-30 років (щука, сазан, сом, палтус та ін.).

Природна тривалість життя визначається видовими особливостями обміну речовин. Деякі види гинуть після першого нересту (горбуша, річковий вугор і так далі).

Під впливом різних чинників і інтенсивного рибальства риби не досягають свого граничного віку. Тому у водоймах, що не обловлюються, популяції риби можуть включати велику кількість риби старшого віку.

Існують різні методи визначення віку. У більшості риби вік визначається за лускою. На покривному шарі луски утворюються склерити. У періоди інтенсивного росту риби ширина склеритів і відстань між ними - широкі, в період повільного росту - звужені. Широка і вузька смуга разом складають одну річну зону.

Окрім річних кілець на лусці риби можуть утворюватися додаткові кільця: нерестові мітки (кільця) в результаті часткового руйнування луски під час нересту (атлантичний лосось та ін.), малькові кільця (на першому році життя) в період умов мешкання памолоді, що різко змінюються, при переході з живлення

планктоном на живлення бентосом і так далі (вобла, лящ та ін.). Додаткові кільця часто мають вигляд півкільця або кільця з розривами.

При визначенні віку риб за лускою буває складно розрізнити річні і додаткові кільця, а також визначити річні кільця у риб старших вікових груп. У деяких видів число кілець не відповідає кількості прожитих рибою років, так у річкового вугра закладка луски відбувається на 3-5 році життя.

Вік риб можна визначати також по кістках і отолітах. На кістках і отолітах у риб утворюються нашарування. Широкі шари утворюються під час інтенсивного росту риби, вузькі, - уповільненого росту. Вузький шар приймають за річне кільце.

Для визначення віку використовують різні кістки: зяброву кришку (окунь), хребці (минь, щука), промені плавників (осетрові, сом, акули), отоліти (корюшка, йорж) тощо.

Для більшої достовірності рекомендується одночасно визначати вік риб по лусці і кістках.

## 18 ЖИВЛЕННЯ

**Характеристика живлення.** За рахунок енергетичних речовин, що потрапляють в організм риби у вигляді їжі, здійснюються його основні функції (розвиток, ріст, розмноження). Деякі поживні речовини (фосфор, кальцій та ін.) потрапляють в організм риби безпосередньо з води через зябра, поверхню ротової порожнини і шкіру, але роль цих речовин невелика.

Кожному виду риб властивий певний спектр живлення (процентне відношення маси того або іншого кормового об'єкта до маси усїєї харчової грудки). За характером живлення риб ділять на хижих і мирних. Хижі риби живляться в основному рибою і у меншій мірі іншою їжею (лосось, тріска, щука, сом та ін.).

Серед мирних риб виділяють:

1) бентофагів (живляться бентосом - бички, стерлядь, вобла, зубатка та ін.);

2) планктонофагів (живляться зоопланктоном - оселедець, ряпушка, сайка та ін.);

3) фітофагів (живляться фітопланктоном - білий товстолобик; макрофітами - білий Амур, червонопірка; детритом - кефаль і перифітоном - підуст).

Багато риб мають змішане живлення, так, короп - всеїдна риба, поїдає як рослинну, так і тваринну їжу. Також є види, що ведуть паразитичний спосіб життя (самці глибоководних вудильників - церація, неоцерація та ін.).

Характер живлення часто визначає будову травного тракту риб - рот, зябровий апарат, глотка, кишковик.

При пошуку їжі риби користуються органами чуття :

1) планктофаги - в основному за допомогою органів зору (ряпушка);

2) бентофаги - органів дотику і смаку (сазан);

3) прісноводні денні хижаки - органів зору і бічної лінії (щука, окунь), придонні присмеркові хижаки - органів нюху, бічної лінії, органів смаку (минь, річковий вугор та ін.) тощо.

Риби по-різному добувають їжу:

1. Планктофаги плавають з відкритим ротом і планктон поступає в їх зяброву порожнину разом з водою, де фільтрується численними зябровими тичинками (ряпушка).

2. Бентофаги мають висувний рот, який дозволяє їм знаходити в ґрунті донних безхребетних (коропіві).

3. Хижі риби підстерігають здобич в товщі води (щука), біля дна (сом) або активно рухаються у пелагіалі (акули, тунці). Більшість хижих риб заковтують рибу цілком, деякі відкушують шматки від жертви (хижі акули, піран'я).

**Виборча здатність в живленні.** Риби віддають перевагу певним кормовим об'єктам (тобто мають виборчу або елективну здатність в живленні). У риб їжа розрізняється за перевагою і за фактичним значенням.

За перевагою їжа буває:

1) улюблена (2-6 видів, 50-70% маси харчової грудки);

2) замінююча (5-6 видів, 15-30% маси харчової грудки);

3) вимушена (велике число видів, не більше 10% маси харчової грудки).

Це визначається на основі обчислення індексу обрання і експериментального дослідження.

По фактичному значенню їжу ділять на:

1) головну;

2) другорядну;

3) вимушену.

Це визначається шляхом процентного співвідношення окремих компонентів в харчовій грудці.

**Вікові і сезонні зміни в живленні.** У риб розрізняють:

1) ендогенне (внутрішнє) живлення - за рахунок поживних речовин жовткового мішка в початковий період життя риб (розвиток в ікрі і відразу після вилуплення ембріона);

2) екзогенне (зовнішнє) живлення - за рахунок зовнішньої їжі, риби з невеликим об'ємом поживних речовин в ікрі переходять на

зовнішнє живлення через декілька днів після виходу з ікринки (оселедцеві, коропові, окуневі), риби з відносно великим запасом поживних речовин - через декілька тижнів (лососі);

3) змішане живлення - проміжок часу, коли памолодь живиться одночасно залишками жовтка і зовнішньою їжею.

На початкових стадіях розвитку памолодь більшості риб зазвичай живиться простими, потім дрібними ракоподібними, а потім переходить на живлення властивою їй їжею. Так, памолодь річкового окуня завдовжки близько 8см живиться в основному зоопланктоном, а більші особини переходять на живлення бентосом, риби завдовжки більше 10см починають живитися рибою.

Хижим риbam при недостатці об'єктів живлення характерний канібалізм - поїдання особин свого виду (щука, окунь та ін.).

Сезонні зміни в живленні риб пов'язані з циклом розвитку об'єктів живлення (безхребетних і риб), їх міграціями і доступністю в різні сезони, а також фізіологічним станом риби. Так, пікша у Баренцовому морі навесні живиться дрібною рибою, ікромой мойви і оселедця а влітку і осінню - донними тваринами.

**Добовий ритм і інтенсивність живлення.** Ритм живлення риб залежить від доступності кормових організмів, їх розміру, калорійності, часу доби та ін.

Мирні риби живляться помалу, але часто (через 4-6год.). Хижі риби здатні одноразово заковтувати багато їжі і довго її переварювати (до 3 діб і більше). Дорослий окунь і щука живляться цілодобово, але найінтенсивніше - уранці і увечері. Вдень ці риби майже не живляться, оскільки риби-планктонофаги зі збільшенням освітленості утворюють оборонні зграї і їх здобич ускладнена.

Інтенсивність живлення риб визначається за показниками наповнення травного тракту, а також добового і річного раціонів.

Для кількісної оцінки інтенсивності живлення риб використовують індекси наповнення шлунку і кишечника:

1) загальний індекс наповнення (відношення маси усієї харчової грудки до маси риби);

2) частинний індекс наповнення (відношення маси одного компонента або групи до маси риби). Індекси виражаються у відсотках або в 10000 долях - продецимілях ( $\text{‰}$ ).

Інтенсивність живлення риб залежить від видової приналежності, статі, довжини тіла, фізіологічного стану, температури води, сезону, часу доби, калорійності, доступності їжі та ін.

З абіотичних чинників велике значення мають температура і газовий режим. Для риб характерні певні оптимальні температури. Так, струмкова форель починає житися при 2°C, найінтенсивніше живиться при 12-14°C, а при 19°C перестає житися.

Багато риб живляться як в теплий, так і в холодний періоди року (щука, окунь, минь та ін.). У зимовий період інтенсивність живлення риб зменшується, деякі види перестають житися, а їх життєдіяльність забезпечується за рахунок накопиченого жиру. Взимку вони залягають в ямах і знаходяться в стані заціпеніння (зимівля), їх тіло покривається товстим шаром слизу, дихання і обмін речовин сповільнюються (сазан, лящ, сом).

Деякі арктичні і антарктичні риби мешкають і живляться при дуже низькій температурі - до мінус 1,9°C (сайка, широколобик).

Риби здатні витримувати тривале голодування. Так, карась може не житися впродовж 8 місяців і втрачає при цьому  $\frac{1}{3}$  маси тіла. Прохідні лососі в період нересту не живляться зовсім (іноді по декілька місяців). Озима сьомга не живиться в річці впродовж року і більше.

Майже усі риби з одноразовим ікрометанням в період розмноження не споживають корми, з порційним ікрометанням - живляться слабо.

**Добовий і річний раціони.** Добовий раціон - кількість їжі, що з'їдається рибою за 1 добу (виражається у відсотках від маси тіла).

Добовий раціон залежить від багатьох чинників (способу життя, віку, температури води, калорійності їжі та ін.). Чим рухливіша риба і більше енергії вона витрачає на добування їжі, тим більше величина добового раціону. Хижі риби, живлячись калорійною їжею, споживають її небагато.

У дрібних риб добове споживання їжі більше, ніж у великих. З дорослих риб найбільша величина добового раціону спостерігається у верхівки і в окремі періоди досягає 29%. Добовий раціон у однолітків коропа складає 6-8%, у дволіток - 2%.

Потреби в їжі на одиницю маси у міру росту риби зменшуються.

Великий вплив на споживання їжі робить температура води. Так, у коропа добовий раціон при підвищенні температури води різко зростає.

Річний раціон - ця кількість їжі, з'їдена рибою за рік, виражається у відсотках від маси риби як відношення маси їжі, з'їденої рибою за рік, до маси риби. Річний раціон, як і добовий,



значною мірою залежить від калорійності їжі, і у хижаків він мінімальний.

Впродовж року інтенсивність живлення риб неоднакова. Наприклад, щука і окунь на відміну від інших хижих риб (сома, жереха) живляться впродовж усього року. Окунь інтенсивно живиться навесні (40% річного раціону) і літом (30%), восени інтенсивність живлення його знижується до 10%, а взимку зростає до 20%.

Річний раціон може значно мінятися по роках залежно від умов мешкання.

**Кормовий коефіцієнт.** Про цінність для риби того або іншого корму судять за величиною кормового коефіцієнта. Кормовий коефіцієнт - це відношення з'їденого рибою корму до приросту маси тіла. Так для дорослого судака при живленні рибою приріст одиниці ваги досягається при споживанні 5-6 мас їжі.

Кормовий коефіцієнт залежить від поживної цінності корму, температури води, її гідрохімічних показників, а також виду і віку риби.

При живленні калорійною їжею кормовий коефіцієнт зменшується: для хижаків він дорівнює 5-10; для зоопланктонофагів - 20-26; для молюскоїдів - близько 40; для рослиноїдних риб - близько 30.

У теплолюбивих риб при пониженні температури води кормовий коефіцієнт збільшується. Так, короп краще всього споживає і засвоює корм при температурі води 20-27°C. При зниженні температури води до 14-15°C, як і при дефіциті кисню (0,2-0,5 см<sup>3</sup>/дм<sup>3</sup>) кормовий коефіцієнт збільшується удвічі.

Кормовий коефіцієнт зростає з ростом риби. Величина кормового коефіцієнта пов'язана і з концентрацією кормових організмів і збільшується у міру її зниження. При невідповідності їжі потребам риби спостерігається підвищення кормового коефіцієнта.

Дуже високий кормовий коефіцієнт у дорослої верхівки (до 69,8). Це пов'язано з низькою поживною цінністю планктону і з підвищеним обміном речовин у неї. Верхівка споживає велику кількість планктону, необхідного памолоді цінних промислових риб.

Споживаний рибами корм ділиться на:

- 1) підтримувальний (використовується на підтримку життєдіяльності організму);
- 2) продукційний (витрачається на приріст маси тіла).

Досягши визначеного для кожного виду риб віку їх ріст сповільнюється і зростає доля підтримувального корму. Таким чином, для раціонального рибного господарства старі риби є не вигідними, оскільки поглинають багато підтримувального корму.

**Харчові ланцюги.** Трофічні або харчові ланцюги складаються у водоймах в результаті різних харчових взаємин гідробіонтів. У загальному вигляді трофічний ланцюг відбиває стосунки трьох великих груп гідробіонтів: водні рослини (первинна продукція) <> безхребетні (проміжна продукція) <> риба (кінцева продукція).

Першими продуцентами органічної речовини є водні рослини (мікро- і макрофіти), які використовують в процесі життєдіяльності неорганічні речовини (мінеральні солі, вуглекислоту). Водними рослинами живляться багато безхребетних і деякі риби безхребетні тварини у свою чергу споживають в їжу мирних риб, а їх - хижаки. Дуже великі хижаки можуть поїдати інших хижих риб.

Харчові ланцюги можуть бути:

1) короткими - фітопланктон <> риба (білий товстолобик) або макрофіти <> риба (білий Амур);

2) протяжними - фітопланктон <> зоопланктон <> бентос <> мирні риби <> хижі риби.

При переході з однієї ланки ланцюга на інший втрачається велика кількість енергії 80-90%, а засвоюється лише 10-20%. При подовженні харчового ланцюга витрати енергії на отримання кінцевої продукції (риби) багаторазово збільшуються.

**Харчова конкуренція і забезпеченість риб їжею.** При живленні одними і тими ж харчовими організмами у різних видів риб може виникати харчова конкуренція. Забезпеченість риб їжею визначається кормовими ресурсами водойми (сукупність тварин і рослин незалежно від використання їх рибами). Кормова база є частиною цих ресурсів, використовуваних рибами. Залежно від забезпеченості риб їжею змінюються темп росту, інтенсивність живлення і склад їжі риб, чисельність популяції. Так, при хорошій забезпеченості їжею личинковий період ляща, триває 14 днів, а при поганій - 32 дні.

**Жирність риб.** Жирність риб є показником їх біологічного стану і умов відгодівлі і залежить від ряду чинників (віку риб, статі, умов нагулу, ступеню зрілості гонад).

У риб жир накопичується в мускулатурі (лососеві, міноги, вугри), печінці (тріскові, акулівіе), на внутрішніх органах (окуневі) тощо.

Жирність характеризує відсотковий вміст жиру в тілі. У деяких видів визначають коефіцієнт жирності - відношення маси печінки до маси риби (трісківі) або відношення маси жиру на внутрішніх органах до маси риби (лящ, судак, вобла та ін.).

Усі риби за змістом жиру підрозділяються на наступні групи: худі - жирність близько 1% (судак, щука, бички); середньо-жирні - 1-5% (вобла, сазан); жирні - 5-15% (білуга, осетер, севрюга); особливо жирні - більше 15% (хамса, вугор, міноги).

Жирність риб зазвичай збільшується з віком. Середня жирність дрібного ляща в Північному Каспії складає 1,6%, середнього - 4%, великого - 7,8%. Жирність риб змінюється залежно від тривалості міграцій. У прохідних риб, що здійснюють протяжні міграції, жирність вища чим у риб з коротшими міграційними шляхами.

Жир у риб є основним джерелом енергії для здійснення далеких міграцій і дозрівання гонад, а жирність - це показник умов нагулу і має важливе значення для прогнозу поведінки, розподілу і міграцій риб.

## 19 РОЗМНОЖЕННЯ

**Способи розмноження.** 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 Європи 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.).

Пристаєсовне 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 лінія 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 роги 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 гуппі 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 риби. У рибництві при розведенні товарної риби може мати місце спрямована зміна статі шляхом введення в корм стероїдних гормонів (веселкова форель).

Серед риби 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 риби:

1) весінньонерестуючих (щука, окунь, харіус);

2) літньонерестуючих (сазан, осетер, хамса);

3) осінньо-зимовонерестуючих (сьомга, тихоокеанські лососі, сига, 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 риби що дозволяє їй памолоді досягти довжини 5-6см і повністю перейти на живлення личинками корошових риби.

Терміни розмноження одного і того ж виду можуть бути різними. Так, мойва біля Фінмаркена і західного Мурману нереститься з березня по травень, біля східного Мурману - в червні-липні, в східній частині Баренцового моря - в серпні-вересні. Мешканці середніх широт нерестяться зазвичай один раз на рік, але деякі з них відкладають ікру не щорічно, а з інтервалами від 2 до 6 років (осетрові), багато тропічних риби розмножуються впродовж року неодноразово.

За тривалістю періоду ікрометання виділяють 2 групи риби :

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 рожеватого 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  $\frac{1}{3}$  до  $\frac{1}{2}$  усєї черевної порожнини, наповнені непрозорими ікринками, ясно помітними неозброєним оком. Насінники щільні, пружні. При натисканні з насінників не можна виділити рідких молочок. Колір їх - від рожеватого-сірого до жовтуватого-білого.

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

V стадія – особини, що текуть. 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 усїх 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.

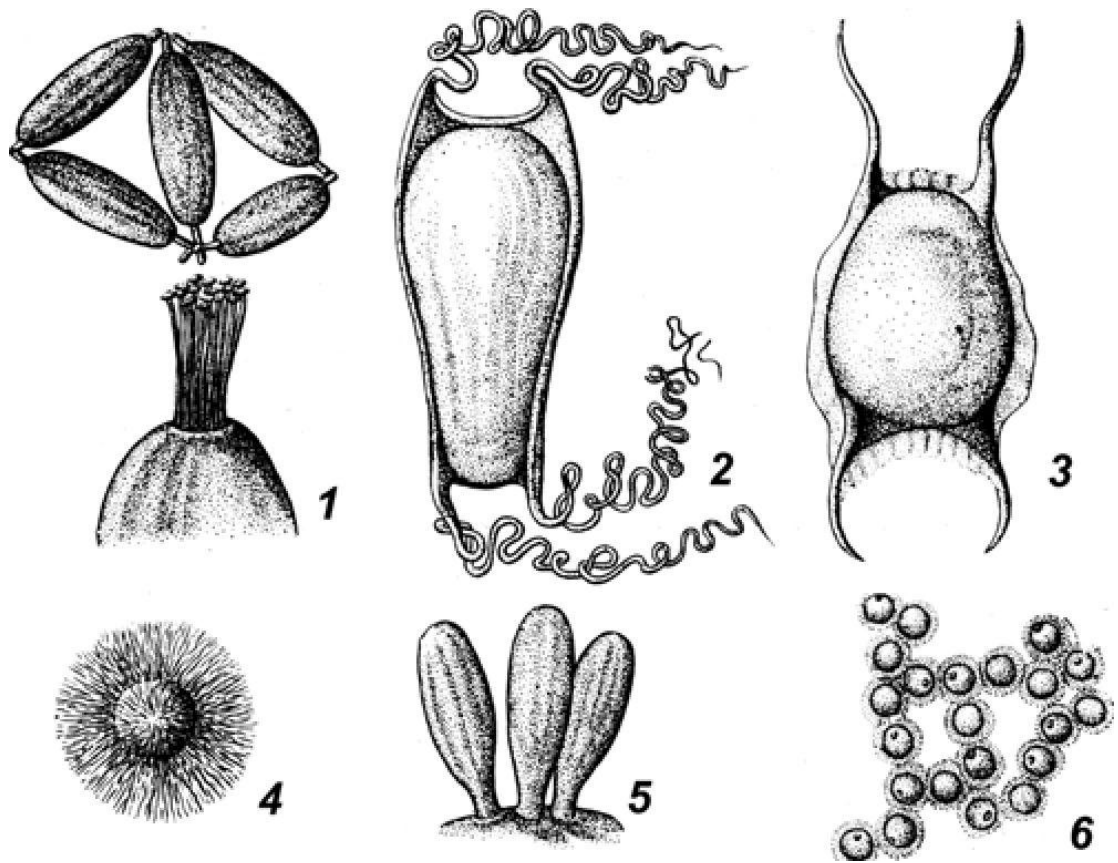
Коефіцієнт зрілості - відношення маси гонад до маси тіла риби (у %). У риб з весняно-літнім нерестом коефіцієнт зрілості найбільш високий навесні, зменшується влітку, починає знову збільшуватися восени (сазан, судак, вобла та ін.). У риб з осінньо-зимовим нерестом найбільш високий коефіцієнт зрілості восени (лососі). Індекс зрілості - процентне відношення коефіцієнта зрілості гонад, вчислене 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. 19.1).

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 1,5 м довжина яєчної капсули біля 10 см. 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.





*Рис. 19.1* **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).

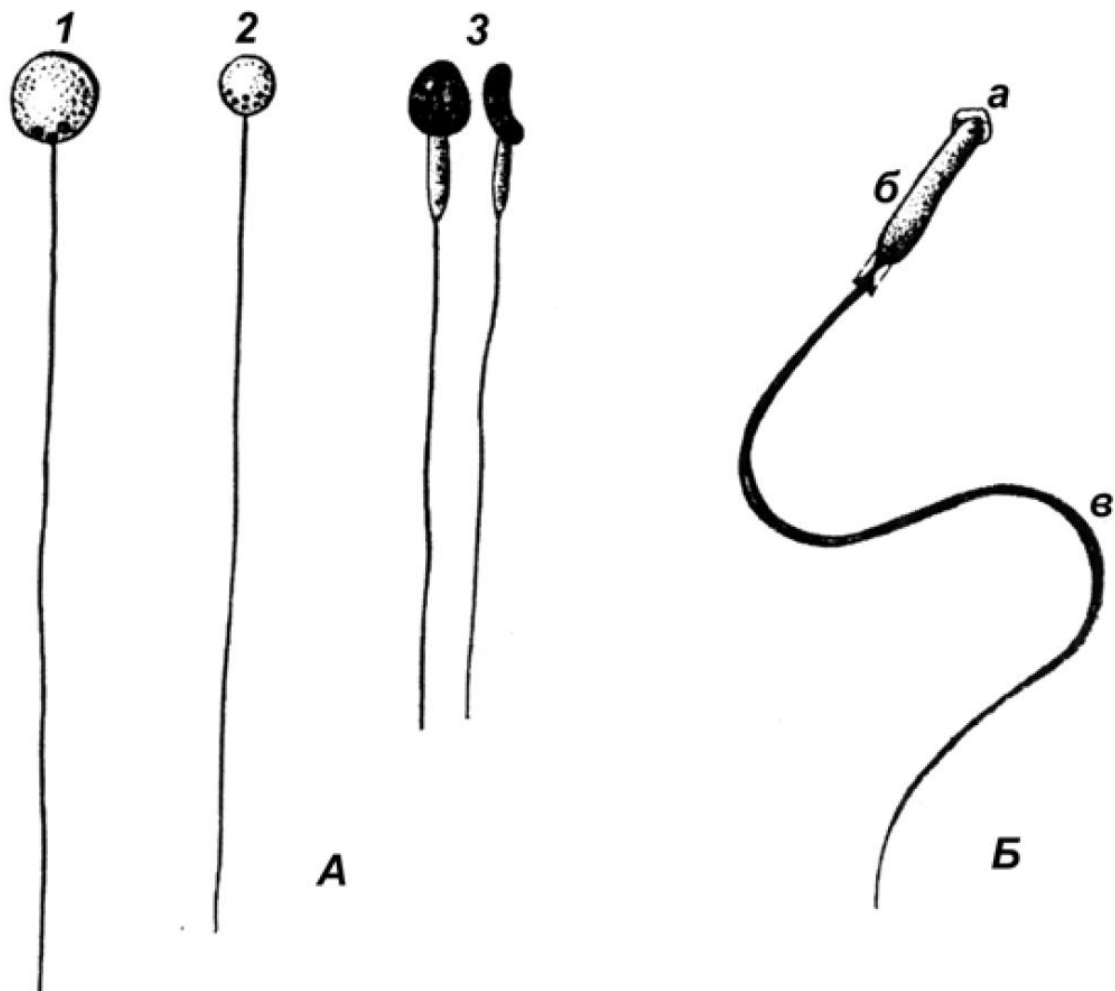
У міног, як і у костистих риб, ікринки дрібні, у міксин вони еліпсоїдної форми завдовжки 2-3см. На роговій оболонці міксин

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. 19.2). Форма голівки різна: куляста (у більшості костистих риб), паличкоподібна (у осетрових і деяких костистих), списоподібна (у двоякодихаючих), циліндрична (у акулкових, 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 сперміальну рідину, схожу за складом з фізіологічним розчином. У сперміальній рідині сперматозоїди нерухомі. При зіткненні з водою їх активність різко зростає. Зустрівши 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.



**Рис. 19.2 Сперматозоїди костистих (А) і хрящових (Б) риб**  
 1 - карась; 2 - щука; 3 – підкам'ящик (вид голівки із сплющеного боку і збоку); а - акросома; б - головка; в – хвіст

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 метастється 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, шемая, 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 тиліпії 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 яець або мальків і тільки полярна акула метає близько 500 великих яець завдовжки 8см (без рогової оболонки). У костистих риб найбільшу плодючість мають риби, що мітають 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.

## **20 ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ**

Життєвий цикл риб від моменту запліднення до природної смерті включає ряд періодів :

1. Ембріональний (зародковий) - від моменту запліднення яйця до моменту переходу особини на зовнішнє живлення, ембріон живиться за рахунок жовтка отриманого від материнського організму. Включає 2 підперіоди: власне ембріональний - розвиток усередині яєчної оболонки і передличинковий (вільного ембріона) - розвиток поза оболонкою.

2. Личинковий період характеризується переходом на зовнішнє живлення зі збереженням личинкових органів і ознак. Плавникова складка не диференційована на зачатки парних і непарних плавників.

3. Мальковий - зовнішня будова організму придбаває схожість з дорослим. Непарна плавникова складка диференціюється на плавники. Закладається луска, починається диференціація статі, але статеві органи нерозвинені.

4. Ювенальний (юнацький) період характеризується посиленням розвитком статевих залоз, але риби ще статевонезрілі. Починають розвиватися вторинні статеві ознаки (якщо вони є).

5. Період дорослого організму - з моменту настання статевої зрілості. Риби мають усі ознаки, характерні для організму, що повністю сформувався.

6. Період старості характеризується уповільненням росту або його припиненням. Риба втрачає здатність розмножуватися.

## 21 МІГРАЦІЇ

Міграції риб - це періодичні масові їх переміщення. Знання термінів і напрямів міграцій, закономірностей, яким вони підкоряються, має важливе практичне значення.

Осілий спосіб життя ведуть небагато риб (риби коралових рифів, деякі бички та ін.). У більшості риб міграції є певними ланками життєвого циклу, нерозривно пов'язаними між собою.

Розрізняють горизонтальні і вертикальні міграції.

Горизонтальні міграції можуть бути пасивними і активними.

При пасивних міграціях ікра і личинки виносяться течіями з районів нересту в райони нагулу. Так, ікра і личинки атлантичної тріски, що нереститься біля Лофотенських островів (Норвегія) дрейфують в струменях Гольфстріму у Баренцове море; личинки європейського вугра з Саргасова моря дрейфують впродовж 2,5-3 років до берегів Європи.

Активні міграції залежно від мети бувають:

- 1) нерестовими;
- 2) кормовими;
- 3) зимувальними.

Протяжність міграцій значно коливається. Одні види здійснюють невеликі переміщення (камбала), інші можуть мігрувати на тисячі кілометрів (вугор, лосось).

Нерестові міграції – переміщення від місць нагулу або зимівлі до місць нересту. У напівпрохідних риб розрізняють міграції:

- 1) анадромні, риби йдуть на нерест з морів в річки (лососі, осетрові та ін.);
- 2) катадромні - з річок у моря (річковий вугор, деякі види бичків галаксієві риби).

В процесі еволюції у деяких прохідних риб відбулася внутрішньовидова диференціація, що призвело до утворення сезонних рас - озимини і ярини (річкова мінога, атлантичний лосось, деякі осетрові та ін.). Риби ярової раси входять в річки з розвиненими гонадами незадовго до нересту, а озимої раси - восени з нерозвиненими статевими продуктами, проводять в річці від декількох місяців до року і розмножуються наступного року. У озимих рас нерестові міграції поєднані із зимувальними.

Під час нерестових міграцій риби зазвичай не живляться або живляться слабо, а необхідні енергетичні ресурси для пересування і розвитку статевих залоз риби накопичують заздалегідь у вигляді жиру.

Причини анадромних міграцій пов'язані передусім з тим, що в прісних водах умови розмноження і виживаність ікри та личинок сприятливіші, ніж в морі.

Багато морських і прісноводних видів здійснюють нерестові міграції до берегів (тріска, атлантичний оселедець, сиговие та ін.), а деякі з них для ікрометання відходять на великі глибини (морська камбала, великоокий зубан).

**Кормові міграції** – переміщення від місць розмноження або зимівлі до місць нагулу. У багатьох риб кормові міграції починаються вже на стадії ікринки. Перенесення пелагічних ікринок і личинок від місць нересту до місць нагулу є пасивною кормовою міграцією. Велика кількість ікринок і личинок прісноводних риб зноситься в річках течіями від нерестовищ в озера для нагулу (сигові та ін.).

Поліциклічні риби після розмноження здійснюють кормові міграції різної протяжності. Атлантичний лосось і осетрові після розмноження в річках йдуть для нагулу в моря. Атлантичний оселедець нереститься біля берегів Норвегії після розмноження мігрує на відгодівлю в район Ісландії і далі на північ. Іноді кормові міграції поєднуються з нерестовими (азовська хамса).

**Зимувальні міграції** – переміщення від місць розмноження або нагулу до місць зимівлі. Зимувальну міграцію починають риби, що фізіологічно підготовлені, такі, що досягли певної угодованості та жирності. Так хамса Азовського моря після нагулу восени мігрує в Чорне море і зимує на глибині 100-150м. Зимувальна міграція може початися тільки при накопиченні рибою достатньої кількості жиру (не менше 14%). Риби, не підготовлені до міграції, продовжують годуватися і не мігрують.

У прохідних риб зимувальні міграції нерідко є початком нерестових. Осимі форми деяких з них після нагулу в морі восени заходять в річки і в них зимують (річкова мінога, осетрові, атлантичний лосось та ін.). Деякі види мешкають у Волзі при осінньому похолоданні мігрують в пониззя річки і залягають в ями (лящ, сазан, сом, судак).

Окрім горизонтальних міграцій риbam властиві вертикальні міграції. Нерестові вертикальні міграції здійснює байкальська голомянка, яка перед мітанням личинок спливає з глибини біля 700м в поверхневі шари води і після розмноження гине.

Багато морських і прісноводних видів здійснюють добові вертикальні міграції, переміщаючись услід за кормовими об'єктами (оселедець, кілька, шпротів, скумбрія, ставрида,



ряпушка та ін.). Памолодь багатьох видів риб також мігрує по вертикалі, йдучи за кормовими організмами.

Багато пелагічних риб взимку опускаються в глибші і менш охоложені шари, ніж при нагулі і утворюють великі малорухомі скупчення (оселедці, азовська хамса та ін.).

Знання закономірностей міграцій риб має важливе значення при організації раціонального промислу. Одним з методів вивчення міграцій є мічення. Мічення може бути індивідуальним (кожна мітка має свій номер) і груповим (усіх риб мітять однаково). Мічення дозволяє вивчити шляхи міграцій, визначити швидкість руху риби, чисельність популяції, ефективність робіт рибоводів.

## **22 ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙ**

Динаміка популяцій - це процеси змін її основних біологічних характеристик в часі. При цьому головне значення надається змінам чисельності, біомаси і популяційної структури.

Відомо, що життя популяції полягає в зміні поколінь, їх рості, дозріванні, відтворенні і смерті. Кожна популяція є саморегульованою системою, що знаходиться в постійній взаємодії з чинниками середовища.

Тип динаміки популяції специфічний для виду і включає віковий склад, співвідношення чисельності окремих вікових груп, максимальну і середню тривалість життя, розмірно-статеву структуру популяції, характер коливань чисельності.

Виділяють наступні типи динаміки популяції :

1. Швидкодозріваюча маловікова популяція. Це риби з коротким життєвим циклом, ранньою статеву зрілістю. Для них характерні невелике число вікових груп, вони здатні швидко відновлювати чисельність популяції пристосовані до життя в умовах смертності (хамса, шпроти та ін.), що сильно коливається.

2. Повільнодозріваюча багатовікова популяція. Це риби з довгим життєвим циклом, пізнім статевим дозріванням. Для них характерні велике число вікових груп вони пристосовані до життя в умовах відносно стабільної кормової бази при незначних коливаннях смертності, повільно відновлюють популяцію у разі загибелі її значної частини (осетрові, соми, великі акули та ін.).

Популяція складається із статевонезрілих і статевозрілих особин. Аналізуючи статевозрілу частину популяції (нерестова популяція) Г.Н.Монастирський виділив три типи її структури :

1. Нерестова популяція складається тільки з поповнення (уперше нерестуючі риби), риб, нерестуючих повторно (залишок), в популяції немає (снеток, горбуша та ін.).

2. Нерестова популяція складається з поповнення та залишку (повторно нерестуючі риби), але величина залишку менша від величини поповнення (сьомга, каспійські оселедці та ін.).

3. Нерестова популяція складається з поповнення і залишку, але залишок більше за поповнення. Це популяції з тривалим життєвим циклом (осетрові, лящ, сазан, тріска та ін.).

Ці типи нерестових популяцій досить умовні й іноді одна й та ж популяція може відноситися до різних типів.

Популяціям риб характерні коливання (флуктуації) чисельності і біомаси, які значно відрізняються у різних видів. У деяких видів урожайне покоління може бути у багато разів численніше за неврожайне (тріска, оселедець та ін.). Найсильніше флуктуації виражені у риб, що мають невеликий запас жовтка в ікрі і личинки яких після викльову потребують хорошої забезпеченості їжею.

Періодичні коливання чисельності і біомаси популяцій пов'язані із загальними кліматичними причинами і проявляються через зміни кормової бази, умов нересту, зимівлі і т. д. Часто коливання величини популяції носять неперіодичний характер і визначаються місцевими причинами. Значною мірою коливання величини популяції залежать від виживання ікринок і личинок на ранніх стадіях розвитку забезпеченості риб їжею і інтенсивності промислу.

Структура популяції (тривалість життя, час настання статевої зрілості, середній вік тощо) може бути різною у різних місцевих популяцій одного й того ж виду (атлантичний оселедець).

Віковий склад популяції змінюється в результаті взаємодії поповнення і спаду. Зміна співвідношення у бік збільшення поповнення призводить до омолодження популяції. Також віковий склад нерестової популяції великою мірою визначається віком статевого дозрівання поповнення. Особини, дозрілі раніше, зазвичай менш довговічні. На віковий склад популяцій впливає і врожайність поколінь окремих років.

Рибний промисел значною мірою може визначати величину спаду популяції. Якщо вилов носить селективний характер і промисел вибирає старші вікові групи, то це призводить до омолодження популяції якщо інтенсивно виловлюється памолодь - збільшується середній вік риб в нерестовій популяції.

В цілому дія вилову на віковий склад популяції здійснюється через її розрідження і поліпшення забезпеченості популяції їжею.

Чисельність популяції змінюється щорічно, розрізняється як частота коливань чисельності популяції, так і амплітуда. Так, горбуша має дворічну періодичність піку чисельності, атлантичний лосось - десятирічну.

В цілому величина популяції обмежується величиною кормової бази цього виду. Коливання врожайності поколінь відбиваються на забезпеченості популяції їжею. При відносно постійній кормовій базі у разі появи численного покоління забезпеченість популяції їжею погіршується, при появі нечисленного - покращується.

Умови забезпеченості їжею статевозрілої частини популяції відбиваються на життестійкості потомства. Швидше зростаючі риби мають більший розмір ікринок і більше поживних речовин в них (вобла, короп, салака та ін.).

Деякі види при погіршенні умов живлення переходять на живлення власною памолоддю, що веде до скорочення величини популяції (навага, окунь та ін.).

Основними пристосуваннями популяції до регулювання чисельності при поліпшенні умов відгодівлі є:

- 1) прискорення росту;
- 2) більш раннє настання статевої зрілості;
- 3) збільшення плодючості у одинрозмірних груп;
- 4) підвищення життестійкості памолоді;
- 5) зменшення поїдання власної памолоді у хижих риб.

При недостатчі їжі має місце зворотнє явище.

Смертність риб має різні причини, виділяють:

- 1) природну смертність (від старості, дії абіотичних умов, дії біотичних умов - кормова база, хижаки, паразити, хвороби);
- 2) промислову смертність (від вилову).

У риб максимальна смертність доводиться на статевонезрілі особини. У багатьох видів основна загибель припадає на стадію ікринки. Так, у кети загибель ікри в нерестовому гнізді може досягати більше 90%. У багатьох риб найбільша загибель припадає на момент переходу від внутрішнього до зовнішнього живлення (оселедці, хамса та ін.). Істотною причиною смертності риб є дія хижаків.

Нині інтенсивний промисел чинить сильну дію на статевозрілу частину популяцій багатьох видів риб. Для різних популяцій допускається різна величина вилучення без порушення відтворення популяції. Риби з коротким життєвим циклом ранньою статевою зрілістю здатні переносити більше промислове

вилучення (ряпушка), **ніж** риби з довгим життєвим циклом і пізнім дозріванням (осетрові). Так, горбуша може компенсувати вилучення до 60% статевозрілої частини популяції кета із складнішою структурою популяції - не більше 50%, осетрові - всього декілька відсотків.

## 23 ОСОБЛИВОСТІ РОЗПОДІЛУ РИБ

Сучасний розподіл риб у водоймах земної кулі визначається як сучасними умовами їх життя, так і їх історією. У минулі геологічні епохи відбувалося зникнення одних і поява інших видів.

Води, в яких мешкають риби, займають три чверті поверхні планети. Умови мешкання риб значно розрізняються. Види пристосувалися до існування в певних умовах.

Основними чинниками географічного поширення риб є: геологічні зміни морів і континентів, глибини, температура, солоність, газовий режим водойм.

На континентах на поширення риб істотно впливають механічні перешкоди (гори, ділянки суші і так далі), в океанах - материки, екологічні чинники (температура, солоність, глибини та ін.).

Нині господарська діяльність людини впливає на природні межі географічного поширення риб. Так, в результаті акліматизації у Білому морі з'явилася горбуша (далекосхідний вид), в Каспійському морі - азовська кефаль тощо. Інтенсивний промисел понизив чисельність і зменшив ареал деяких промислових видів (перуанський анчоус, багато видів камбал).

Розподіл риб у водоймах носить зональний характер. Розрізняють географічну (широтну) зональність і зміну життя по глибинах.

Умови життя риб в прибережних зонах морів, відкритих частинах і на великих глибинах істотно розрізняються.

Прибережна зона є районом підвищеної продуктивності. Тут мешкає памолодь різних видів риб, типовими представниками є донні види (бички, камбала, морські карасі та ін.). В межах материкової мілини (7,4% акваторій Світового океану) добувають близько 80% усього світового улову риби.

Фауна поверхневих вод океану (глибини до 200м) відрізняється меншою різноманітністю в порівнянні з прибережною зоною, проте чисельність деяких видів значно вища. Серед багатьох пелагічних видів, як мирних, так і хижих, виражений зграєвий спосіб життя (сайра, тунці леткі риби та ін.).

Глибоководна іхтіофауна різноманітна (близько 2 тис. риб) і складається з планктофагов (анчоус, що світиться, батилаги), бентофагів (макруруси) і хижаків (алепізавр).

Їх розділяють на 2 групи:

- 1) істинно глибоководні - мають спеціальні пристосування для життя на глибинах: органи світіння, телескопічні очі, мешканці великих глибин (оселедцеподібні, угребразніе, трескообразніе);
- 2) шельфоглибоководні - не мають спеціальних пристосувань для життя на глибинах, зустрічаються в основному в межах схилу, не опускаються на глибини (окунеподібні, камбалоподібні).

Глибоководна фауна кількісно найбільш багата у верхніх шарах батіалі (від 200 до 3000м), з глибиною забезпеченість їжею знижується і зменшується загальна біомаса риб.

Широтна зональність в розподілі глибоководної іхтіофауни виражена дуже слабо.

Основна закономірність географічного зонального розподілу риб - це збільшення числа видів від високих широт до низьких. Так, у Білому морі налічується близько 50 видів риб, в Чорному - 180 видів, в Середземному - 375 видів.

В цілому риби розподіляються по окремих зоогеографічних областях, які у свою чергу розділяються на підобласті.

Географічна або широтна зональність морської іхтіофауни в першу чергу пов'язана з кліматичними відмінностями високих і низьких широт (ступенем прогрітості океанічних вод). Виділяють п'ять великих географічних областей.

Області холодних вод :

- 1) арктична;
- 2) антарктична.

Області помірних вод :

- 1) бореальна (помірно тепловодна в північній півкулі);
- 2) нотальна (помірно тепловодна в південній півкулі).

Область теплих вод :

- 1) тропічна (і субтропічна).

Межами тропічної області служить зимова ізотерма 15°C, середня температура бореальної області 8-10°C, нотальної 7-8°C. В Арктиці і Антарктиці середня температура близька до 0°C.

Географічні області розрізняються за складом іхтіофауни. Так, в арктичній області переважають бельдюгові, скорпеніві, терпугіві, лососеві види, у бореальній - більшість тріскових, камбалові, оселедцеві, скумбрієві, в тропічній - анчоуси, що світяться, летючі риби, кори феніві тощо.

Амфібореальне (переривчасте) поширення риб має місце якщо одні і ті ж або близькі види мешкають в Атлантичному і Тихому океанах, але відсутні в Північному Льодовитому океані (оселедець, тріска, навага, лосось, палтус та ін.). Припускають що в теплі геологічні періоди ці риби мали єдину область поширення (Арктика), але потім в результаті похолодання загинули або в період потепління проникли з одного басейну в іншій.

Біполярне поширення риб спостерігається, коли схожі види мешкають в океанічних водах північного і південного півкуль, але відсутні в тропічній і екваторіальній зонах (сардина, анчоус, морський окунь, оселедець, оселедцева акула та ін.). Припускають що холодноводні риби північного походження проникли на південь через тропіки в період похолодання тропічних вод або через зони великих глибин.

Деякі риби-космополіти широко поширені і зустрічаються в усіх океанах (акула-катран). В той же час є види-ендеміки, які мешкають тільки в певних водоймах (голомянка - в оз. Байкал).

Широтна зональність океанічних вод може порушуватися під впливом течій. Так, теплі течії дозволяють просунутися на північ тепловодній фауні і, навпаки, холодні течії - на південь холодноводній фауні.

У континентальних водоймах велике значення в розподілі іхтіофауни має течія води. Верхів'я річок, як правило, населені реофільними видами, пристосованими до мешкання в швидкому потоці води (форель, гольян, головац), у нижніх ділянках з повільною течією мешкають типово озерно-річкові види (лящ, окунь, судак та ін.), в естуарних ділянках річок окрім прісноводних зустрічаються солонувато- водні риби (річкова камбала, бички, колюшка та ін.). Окрім житлових риб в іхтіофауні річок істотну роль грають прохідні риби (лосось та ін.).

Закономірності розподілу риб у великих озерах схожі з такими в морях (донні, пелагічні та ін. види), в озерах відсутній глибоководна іхтіофауна (виключення оз. Байкал).

Прісноводна іхтіофауна розділена на зоогеографічні області, що значно відрізняються за складом. За даними Л.С. Берга і Ф.Дарлінгтона, існують такі області: Палеарктична (Євразія), Неоарктична (Північна Америка), Амурська, Китайсько-Індійська (Сино-Індійська), Африканська (Ефіопська), Австралійська і Південно-Американська.

## 24 АКЛІМАТИЗАЦІЯ РИБ

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

Розрізняють основні поняття акліматизації.

Інтродукція - будь-яке переселення особин у водойму, не освоєну раніше ними. Інтродукція є першим етапом процесу акліматизації, але не завжди закінчується акліматизацією інтродуцента.

Вселення - переселення особин у водойму, умови середовища в якому мало або абсолютно не відрізняються від умов життя цього виду в материнській водоймі. Вселені особини успішно розмножуються в новій водоймі без попередньої внутрішньої перебудови організму. Біологічні особливості потомства переселених особин не змінюються.

Зарибнення - це регулярний випуск памолоді одного і того ж виду риб на нагул в апробовані водойми.

Акліматизація - процес пристосування переселених особин до нових умов середовища, внаслідок чого з їх потомства утворюється популяція. Цей процес протікає повільно і пов'язаний з глибокою перебудовою, що відбувається в організмі риб. У біологічних особливостях подальших поколінь вселенців можливі зміни.

Натуралізація - кінцевий етап акліматизації, коли визначилися ареал виду в новій водоймі, його взаємини з середовищем і можливість господарського використання вселенця.

Окрім розглянутих часто вживаються такі поняття.

Поетапна акліматизація - незавершена акліматизація, коли деякі етапи розвитку вселенця не можуть завершитися в умовах водойми, що заселяється, і проходять в інших водоймах або під контролем людини (наприклад перед випуском в нову водойму риби на ранніх стадіях розвитку містяться на підприємствах) рибоводів.

Реакліматизація - інтродукція особин виду з метою відновлення його популяції в межах його природного (у минулому) ареалу, в якому цей вид з яких-небудь причин зник.

Аутоакліматизація - самостійне вселення водних організмів з подальшою їх акліматизацією і натуралізацією в новій водоймі.

**Критерії акліматизації.** При виборі об'єкта для акліматизації обґрунтовується її доцільність. При цьому виходять з основних критеріїв акліматизації.

Т. С. Расс і А.Ф. Карпевич пропонують чотири критерії.

Географічний - показує можливість акліматизації вибраного рекрута в цій водоймі, виходячи із зіставлення кліматичних зон і фізичних характеристик (температури води і повітря, тривалість сезонів року та ін.) водойми, що заселяється з материнською.

Біотичний - виявляє наявність вільних кормових резервів у водоймі, що заселяється, для усіх стадій розвитку рекрута, наявність або відсутність близьких йому видів, можливих конкурентів і ворогів і інших чинників біотичного середовища.

Екологічний - розглядає відповідність екологічних вимог виду, що вселяється, і фізико-хімічних умов середовища водойми (особливо в період розмноження, зимівлі тощо), що заселяється.

Господарський - передбачає господарську доцільність інтродукції (промислового і кормового цінності рекрута, масовість його популяцій, можливі місця і способи вилову і так далі).

**Форми цілеспрямованої акліматизації.** Розрізняють три форми цілеспрямованої акліматизації водних організмів: промислово-господарська, аквакультуральна, прицільна.

Промислово-господарська форма передбачає повноциклову акліматизацію водних об'єктів в природних водоймах з подальшою їх натуралізацією і промисловим і кормовим використанням.

Аквакультуральна форма передбачає використання об'єктів акліматизації для господарств, для вирощування в природних водоймах до певної стадії розвитку. Ця форма ґрунтується на поетапній акліматизації організмів. Багато видів переселенців не здатні натуралізуватися у водоймах. Одні з них, опинившись в нових умовах, можуть лише нагулюватися і дозрівати, але не знаходять місць нересту (для отримання від них потомства потрібно спеціальні заводи або нерестово-вирощувальні господарства чи розплідники типу ставкових господарств), інші ж з них можуть тільки нагулюватися, але не дозрівають (їх розмноження відбувається тільки в материнській водоймі).

Прицільна форма ґрунтується на можливості введення в екосистему особин нового виду для пригнічення представників малоцінного виду, знищення шкідника або збудника хвороби, використання резерву, неспоживаного корму або заселення вільного біотопу.



**Типи акліматизації.** Виходячи з взаємин переселенця з аборигенними видами водойми виділяють п'ять типів акліматизації :

1. Акліматизація впровадження проводиться за наявності відносно вільної ніші, в якій переселенець займає своє місце використовуючи наявні у водоймі резерви корми, і не вступає або майже не вступає у конкурентні відносини з місцевими видами.

2. Акліматизація заміщення передбачає заміну малоцінних аборигенів вигіднішими в господарському відношенні видами. Для цього вибирають цінний об'єкт акліматизації, який за своєю життєстійкістю і конкурентоспроможністю перевершує їх. Проте багато цінних видів не мають в розпорядженні таких біологічних особливостей. Тому передбачають охоронні заходи які дозволяють довести чисельність особин переселенця до необхідних масштабів і таким чином реконструювати фауну водойми у бажаному для господарства напрямі.

3. Акліматизація відторгнення - це вселення у водойму нового виду, який за своєю життєстійкістю і конкурентоспроможністю не може протистояти аборигенам, але її особини можуть утворити нечисленну популяцію, яка займе обмежений ареал розташовуючись на околицях місцевих біоценозів.

4. Акліматизація поповнення - це поповнення переселенцем бідної іхтіофаунт водойми, яка знаходиться в ізоляції (гірські, острівні озера).

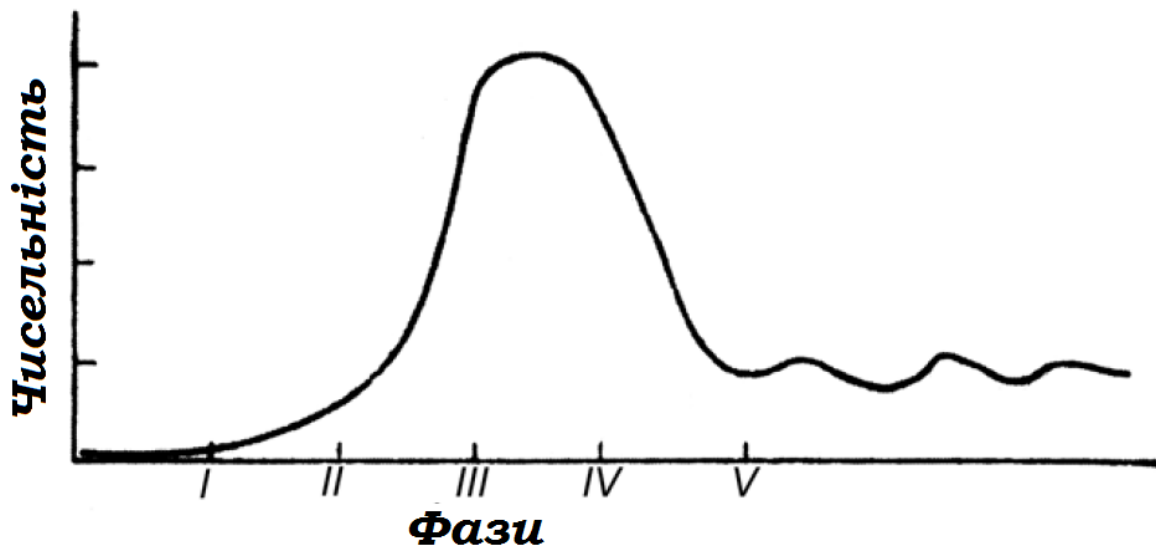
5. Акліматизація конструювання передбачає цілеспрямоване формування населення водойм, які тільки що утворені (водосховище) або в яких сталися глибокі зміни в екосистемі під впливом кліматичної або антропогенної дії.

**Фази процесів акліматизації переселенця.** А.Ф. Карпевич виділяє п'ять фаз процесу акліматизації виду в нових умовах (рис. 24.1).

I фаза - виживання переселених особин в нових для них умовах (період фізіологічної адаптації). У цей період відбувається адаптація переселенця до нових параметрів абіотичних і біотичних чинників середовища і здійснюються фізіологічні зрушення на усіх етапах розвитку його організму. Ця фаза триває від моменту вселення особин до появи їх потомства.

II фаза - розмноження і початок формування популяції. У особин переселенців, що вижили, відбувається подальший ріст і розвиток, дозрівання і розмноження. Материнські особини та їх потомство поступово розселяються по акваторії водойми, освоюючи місця для розмноження і нагулу популяції, що

зароджується. В період становлення популяції основними визначальними чинниками середовища є абіотичні чинники, до яких повинні пристосуватися особини інтродуцента на всіх стадіях розвитку.



*Рис. 24.1 Фази акліматизації*

I - виживання особин; II - розмноження і наростання чисельності; III - вибух чисельності; IV - встановлення біотичних стосунків (спад чисельності); V – натуралізація

III фаза - максимальна чисельність переселенця (фаза вибуху). На цій фазі різке збільшення (вибух) чисельності популяції зазвичай спостерігається за наявності у водоймі великої біомаси резервів кормів, відсутності конкуренції за їжу, малій кількості ворогів і паразитів достатній нерестовій площі і продовжуючій діяти сприятливих абіотических чинників середовища. Якщо ж у водоймі діють не зовсім сприятливі умови для розмноження і нагулу інтродуцента, то вибух чисельності популяції може не статися.

IV фаза - загострення протиріч переселенця з біотичним середовищем. Різке збільшення чисельності популяції переселенця часто призводить до загострення внутривидових і міжвидових відносин з аборигенами. Виникнення у водоймі загострень біотичних стосунків спостерігається завдяки відносному переселенню біотопу, напруженому стану кормової бази в результаті посиленого її використання, впливу хижаків і інших причин. Зниження величини кормової бази у водоймі призводить до нестачі їжі для особин переселенця. При вибуху

чисельності переселенця негативний вплив на його особини можуть зробити також вороги і хвороби, бо в нових умовах вони ще не виробили захисної реакції. Усі ці несприятливі умови середовища зазвичай призводять до зниження чисельності переселенця, яка надалі стабілізується в певних межах.

V фаза - натуралізація в нових умовах. Пройшовши ряд поколінь, переселенець остаточно адаптується в новій водоймі, його чисельність популяції, величина ареалу тощо приходить у відповідність з діючими абиотическими і біотичними умовами середовища. У інтродуцента в нових умовах відбуваються такі зміни: проявляється морфофізіологічний вигляд особин; виробляються нові характерні особливості у біології і поведінці; визначаються нерестові і нагульні ареали, шляхи міграцій, місце в екосистемі. В результаті у водоймі завершується формування нової екоморфи з властивими для її особин і популяції специфічними особливостями.

**Методи акліматизації.** Нині існують чотири методи акліматизації :

1. Пасивний метод. Людина здійснює лише вибір і перенесення об'єкта акліматизації в нову водойму. Процес акліматизації переселенця проходить без втручання людини, а його позитивне завершення залежить від природи самого інтродуцента.

2. Активний метод передбачає втручання людини в процес акліматизації переселенця в новій водоймі шляхом проведення меліоративних і охоронних заходів.

3. Метод радіальної акліматизації спочатку передбачає вселення виду у водойму, в якій він проходить фазу натуралізації в нових умовах, а потім отримане потомство використовують як джерело розселення по інших водоймах.

4. Метод ступінчастої акліматизації передбачає поступове просування промислового об'єкта в нові райони, що різко відрізняються за кліматичними умовами від району, де розташована його материнська водойма. Для акліматизації південного інтродуцента на півночі або північного переселенця на півдні проводять спочатку вселення вибраного об'єкта в одну з водойм, розташованих недалеко від межі його маткової кліматичної зони, а потім одержане від нього потомство переселяють в наступну водойму, яка знаходиться вже на значному віддаленні від межі. Отримавши потомство в цій водоймі, його переселяють в іншу водойму, ще віддаленішу від вказаної межі.

Таким чином, проводячи таку ступінчасту акліматизацію, вибраний об'єкт просувається в глибину іншої кліматичної зони.

**Оцінка результатів акліматизації.** Результати акліматизації зазвичай оцінюють за трибальною системою:

- 1) виживання інтродуцентів - вилов в новій водоймі лише переселених особин;
- 2) біологічний ефект - сталося розмноження інтродуцентів і виживання їх потомства в новій водоймі;
- 3) промисловий ефект - переселенець утворив численну популяцію, натуралізувався і увійшов до промислу або харчових ланцюгів нової для нього водойми.

## **25 БІОЛОГІЧНІ ІНВАЗІЇ**

Переселення і культивування водних організмів здійснювалося з незапам'ятних часів переважно в країнах теплового поясу. Нині іхтиофауна внутрішніх водойм деяких країн на 30-40% складається з переселенців. Роботи пов'язані зі вселенням нових видів риб, як правило, були спрямовані на розширення ареалів цінних видів риб, підвищення промислової продуктивності водойм.

**Конвенція про біологічну різноманітність.** Згідно цієї конвенції країни, що її підписали, зобов'язані "запобігати інтродукції сторонніх видів, які погрожують екосистемам, місцям існування або видам, а також контролювати або знищувати такі сторонні види".

Останнім часом процеси, пов'язані з появою і дією на співтовариства сторонніх видів, прийнято іменувати біологічними інвазіями. Під біологічною інвазією розуміється географічне поширення виду на територію, раніше не заселену цим видом тобто за межі ареалу в результаті кліматичних, тектонічних і антропогенних змін.

Таким чином, до біологічних інвазій відносяться вселення сторонніх видів, що сталися в результаті :

- 1) природних переміщень, пов'язаних з флуктуаціями чисельності і кліматичними змінами;
- 2) інтродукції важливих в господарському відношенні видів;
- 3) випадковим занесенням нових видів з баластними водами тощо.

Біологічні інвазії чинять істотну дію на водні екосистеми. Вплив інвазійних видів на аборигенні проявляється у зміні місця існування аборигенних видів шляхом зміни структури і функції екосистеми; вони можуть стати конкурентами або хижаками

аборигенних видів і сприяти їх витісненню; вони здатні переносити і самі викликати різні захворювання.

У ряді випадків вселення нових видів може призводити до зниження чисельності і до зникнення цінних видів риби, що має тяжкі економічні наслідки.

### **ПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ**

1. Назвіть основні особливості зовнішньої будови та руху риби.
2. Назвіть основні особливості будови шкірних покривів риби.  
Які функції вони виконують?
3. Які отруйні залози риби ви знаєте?
4. Особливості будови скелету хрящових та костистих риби.
5. Будова мускулатури риби.
6. Які органи травної системи риби вам відомі? Яке значення вони мають?
7. Значення плавального міхура і гідродинамічні особливості риби.
8. Охарактеризуйте органи дихання риби.
9. Значення серцево-судинної системи риби та її будова.
10. Будова видільної системи. Особливості водно-сольового обміну у риби різних екологічних груп.
11. Будова та функції статевих систем риби.
12. Значення та будова нервової системи риби.
13. Які органи чуття є у риби? Особливості їх будови та функції.
14. Якими органами представлені залози внутрішньої секреції риби? Яка їх будова та значення?
15. Які фактори середовища впливають на риби? Їх значення у житті риби.
16. Які екологічні групи риби вам відомі? Назвіть їх основні особливості.
17. Які особливості росту риби? Вік риби.
18. Назвіть основні типи живлення риби.
19. Особливості розмноження риби.
20. Характеристика життєвого циклу риби.
21. Міграції риби, їх значення.
22. Що таке динаміка популяцій риби? Які її основні особливості?
23. Назвіть основні особливості розподілу риби.
24. Що таке акліматизація риби? Яке її значення у рибному господарстві?
25. Що таке біологічні інвазії іхтіофауни? Які їх основні особливості?

## ЛИТЕРАТУРА

1. Аминева В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб. – М., 1984.
2. Анисимова И.М., Лавровский В.В. Ихтиология: Учебник для вузов. – М., 1991.
3. Атлас пресноводных рыб России. В 2-х т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. – М., 2002.
4. Жизнь животных. В 7-ми т. Т.4. Рыбы. / Под ред. Т.С. Расса. – М., 1983.
5. Иванов А.А. Физиология рыб. – М., 2003.
6. Карпевич А.Ф. Избранные труды. В 2-х т. – М., 1998.
7. Карташев Н. Н., Соколов В. Е., Шилов И. А. Практикум по зоологии позвоночных. – М., 2004.
8. Кудерский Л.А. Динамика стад промысловых рыб внутренних водоемов. – М., 1992.
9. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / Под ред. Е.В. Боруцкого. – М., 1974.
10. Моисеев П.А., Азизова Н.А., Куранова И.И. Ихтиология. – М., 1981.
11. Наумов Н.П., Карташов Н.Н. Зоология позвоночных. Часть. 1. – М., 1979.
12. Никольский Г.В. Частная ихтиология. – М., 1971.
13. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. – М., 1974.
14. Никольский Г.В. Экология рыб. – М. 1974.
15. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. – М., 1966.
16. Суворов Е.К. Основы ихтиологии. – М., 1948.
17. Юдкин И.И. Ихтиология. – М., 1962.