

Н. В. Ильмаст

ВВЕДЕНИЕ В ИХТИОЛОГИЮ



Российская академия наук
Карельский научный центр
Институт биологии

Н. В. ИЛЬМАСТ

ВВЕДЕНИЕ В ИХТИОЛОГИЮ

(учебное пособие)

Петрозаводск
2005

УДК 597(075)

Введение в ихтиологию (учебное пособие). Ильмаст Н.В. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2005. 148 с. Ил.– 28; табл. – 2; лит. – 16 назв.

В работе рассматриваются особенности внешнего и внутреннего строения рыб, основные черты их биологии (возраст, рост, питание, размножение), взаимоотношения с окружающей средой, вопросы динамики популяций, распределения и акклиматизации рыб. Учебное пособие предназначено для студентов биологических специальностей высших учебных заведений.

Р е ц е н з е н т ы :

С.П. Китаев, доктор биол. наук,
гл. науч. сотр. лаб. экологии рыб и водных беспозвоночных
Института биологии КарНЦ РАН

В.Ф. Брызгин, доктор биол. наук, проф.,
зав. каф. зоологии и экологии
Карельского государственного педагогического университета

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского гуманитарного научного фонда проект № 05-06-18010е «Научно-исследовательская деятельность студентов, аспирантов и преподавателей высших учебных заведений в системе профессиональной подготовки».

ISBN 5-9274-0196-1

© Карельский научный центр РАН, 2005
© Н. В. Ильмаст, 2005

Введение

Ихтиология представляет собой раздел зоологии, изучающий рыб и круглоротых (миног, миксин). Рыбы являются наиболее многочисленной группой позвоночных животных, которая насчитывает более 20 тыс. видов. Это способствовало выделению из зоологии отдельного раздела ихтиологии – науки о рыбах (от греч. «ichthys» – рыба, «logos» - понятие, учение).

Ихтиология изучает:

– внешнее и внутреннее строение рыб (морфологию и анатомию);

– отношение рыб к внешней среде (экологию);

– особенности индивидуального развития (эмбриологию) и историю развития видов, родов, семейств и т.д. (эволюцию и филогению);

– географическое распространение рыб (зоогеографию).

Ихтиология подразделяется на:

– общую ихтиологию (общие вопросы морфологии, анатомии, экологии, эволюции, происхождения, распространения рыб);

– частную ихтиологию (отличительные признаки и биологию отдельных видов рыб).

Ихтиология тесно связана с гидрологией и гидробиологией. Развитие ихтиологии способствовало выделению из нее отдельных разделов: эмбриологии, физиологии, биохимии, паразитологии, селекции рыб, промышленного рыболовства, рыбоводства.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ, ДВИЖЕНИЕ РЫБ

Рыбы – самая многочисленная и разнообразная группа позвоночных животных (более 20 тыс. видов). В процессе длительного исторического развития рыбы приспособились к многообразию условий водной среды, от особенностей которых зависят их строение и образ жизни.

Внешние признаки. Тело рыбы подразделяется на голову, туловище и хвост. Границей между головой и туловищем является задний край жаберной крышки (без жаберной перепонки), между туловищем и хвостом – анальное отверстие.

На голове различают следующие части:

рыло – пространство от конца морды до переднего края глаза;

щека – участок от глаза до заднего края предкрышечной кости;

лоб (или межглазничное пространство) – промежуток между глазами;

горло – пространство между жаберными перепонками и основанием грудных плавников;

подбородок – участок на брюшной стороне между нижними челюстями и местом прикрепления жаберных перепонок.

Пространство между концом анального плавника и началом хвостового является хвостовым стеблем; здесь обычно находится наименьшая высота тела, в то время как наибольшая – перед спинным плавником.

При проведении морфологического анализа у рыб определяют пластические (качественные) и меристические (счетные) признаки. Пластические признаки указывают на экстерьер рыбы, соотношение отдельных частей тела и включают различные измерения. К меристическим признакам относятся число позвонков, жаберных тычинок, лучей в плавниках и др.

Форма тела. Рыбы отличаются большим разнообразием форм тела (рис. 1). Наиболее распространенными являются:

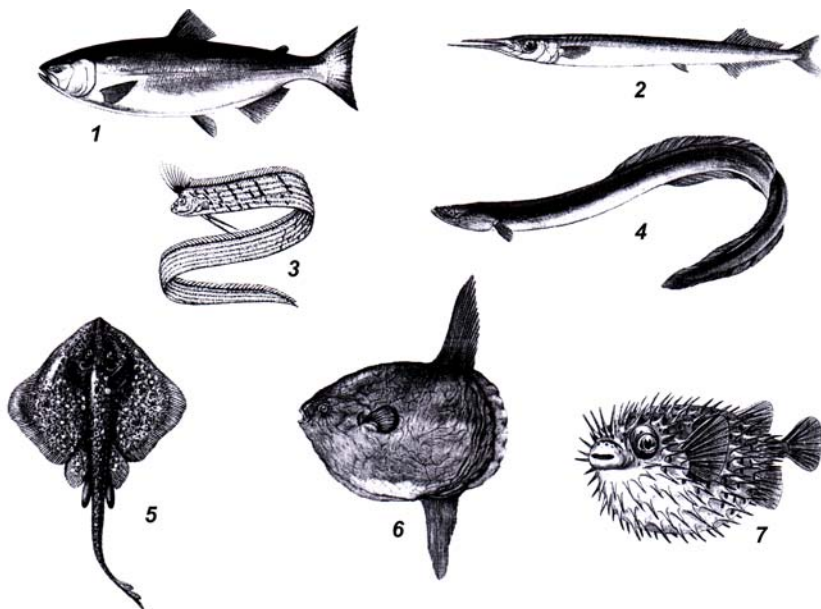


Рис.1. Формы тела рыб

1 – лосось; 2 – сарган; 3 – сельдяной король; 4 – угорь; 5 – скат; 6 – луна-рыба; 7 – рыба-еж

1. *Торпедовидная* (веретеновидная). Тело хорошо обтекаемое. Это пелагические виды, хорошие пловцы, способные к продолжительным и быстрым передвижениям (тунцы, скумбрии, лососи). Большинство рыб имеют форму тела, близкую к этому типу.
2. *Стреловидная*. Голова заостренной формы, тело длинное, имеет равномерную высоту почти на всем протяжении, спинной и анальный плавники смещены к хвосту. Рыбы продолжительных передвижений не совершают, способны к молниеносным броскам (щука, сарган и др.).
3. *Лентовидная*. Тело сильно вытянуто, сплющено с боков. Это обитатели больших глубин, плавают медленно, изгибая все тело (сабля-рыба, сельдяной король).

4. *Угревидная*. Тело удлинненное, на поперечном срезе овальное. Рыбы плавают медленно, изгибая все тело (миноги, миксины, угорь, вьюн).
5. *Плоская*. Тело плоское, у одних рыб тело сжато с боков (лещ, луна-рыба, камбала), у других тело сжато в спинно-брюшном направлении (скат, морской черт). Это донные малоподвижные рыбы.
6. *Шаровидная*. Тело почти шарообразное. Такую форму тела имеют еж-рыба, пинагор. Рыбы с такой формой тела плавают очень медленно.

Многих рыб сложно отнести к какой-либо из этих групп, они занимают промежуточное положение, а некоторые виды имеют необычную форму (конек-тряпичник).

Голова. Форма головы у рыб довольно разнообразная. У некоторых видов верхняя челюсть вытягивается в длинный мечевидный придаток и является орудием нападения (меч-рыбы); иногда она имеет пилообразный придаток (пила-рыбы). У некоторых рыб вытягивается вперед придаток нижней челюсти (японский полурыл). Иногда обе челюсти равномерно вытянуты вперед наподобие клюва (сарганы). Веслонос имеет голову с громадным лопатовидным расширением. У свистульковых рыб и морских игл рот вытянут в длинную трубку; у миног и миксин он превращен в мощную присоску. У акулы-молота голова имеет форму молота, на концах которого располагаются глаза.

На голове расположены: рот, носовые отверстия, глаза, жаберные отверстия.

Положение рта и его строение зависят от характера питания (рис. 2). Различают:

- 1) *верхний* (полуверхний) рот – нижняя челюсть выступает вперед кверху (ряпушка, чехонь, толстолобик);
- 2) *конечный* рот – челюсти имеют одинаковую длину (песядь, омуль, скумбрия);
- 3) *нижний* (полунижний) рот – верхняя челюсть, или роstrum, сильно выступают вперед (хрящевые, осетровые).

Рыбы, питающиеся у дна, обычно имеют нижний (или полунижний) рот, а планктофаги — верхний. Исключение составляют

акулы, у которых положение рта связано не с характером питания (в основном они хищники), а определяется наличием рostrума, выполняющего гидродинамические функции. У многих акул рот достигает больших размеров. Некоторые глубоководные рыбы характеризуются непропорционально большими размерами рта и способны проглатывать добычу, размерами превосходящую самих хищников (большерот, мешкорот). У некоторых рыб благодаря выдвиганию межчелюстных костей рот может выдвигаться, образуя ротовую трубку (осетровые, карповые).

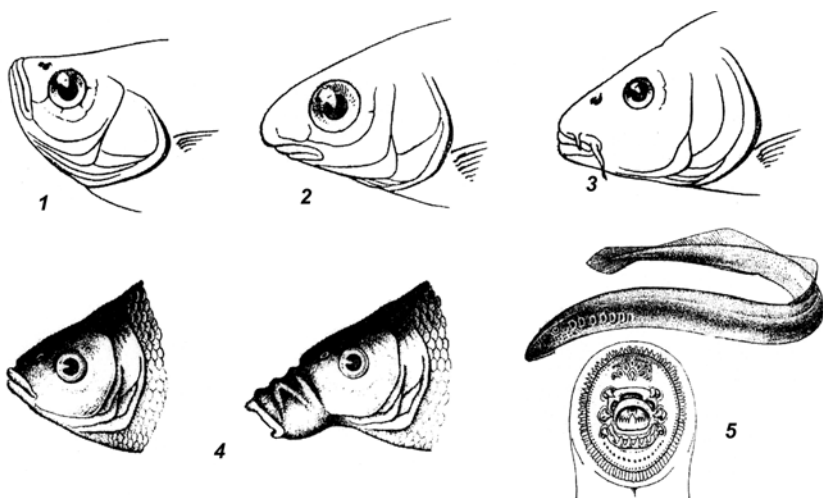


Рис. 2. Формы рта

1 – верхний; 2 – нижний; 3 – конечный; 4 – выдвигной; 5 – воронкообразный

По бокам головы обычно расположены глаза. В некоторых случаях глаза смещены далеко вверх (звездочет малочешуйный). У взрослых камбал оба глаза находятся на одной стороне. Существуют слепые рыбы, не имеющие глаз.

Все рыбы имеют парные носовые (или обонятельные) отверстия с каждой стороны головы, у миног и миксин – одно отверстие. У костных рыб они располагаются впереди глаз на верхней стороне головы, а у хрящевых рыб (акул, скатов, химер) – на нижней стороне головы. У хрящевых и осетрообразных рыб

позади глаз имеются отверстия – брызгальца, представляющие собой остаток нефункционирующих жаберных щелей.

Многие рыбы имеют на голове усики – органы осязания и вкуса (сом, треска, налим, вьюн). Голова рыб нередко бывает вооружена шипами и колючками.

Позади головы находятся жаберные щели или отверстия. У миксин с каждой стороны по одному жаберному отверстию, у миног – 7. Большинство акул и все скаты имеют 5 жаберных щелей, непосредственно открывающихся наружу. У акул щели открываются с боков тела впереди или над основанием грудных плавников, у скатов — с брюшной стороны, под основанием грудных плавников. Химеры имеют 4 жаберные щели, прикрытые складкой кожи наподобие жаберной крышки. Костные рыбы имеют лишь одну жаберную щель, прикрытую настоящей жаберной крышкой.

Жаберные крышки у рыб окаймлены жаберными перепонками, которые могут быть прикреплены к межжаберному промежутку (у карповых) или свободными (у сельдевых). У некоторых рыб жаберные перепонки срастаются между собой, образуя складку (белуга).

У большинства рыб с каждой стороны расположена боковая линия (l.l. – *linea lateralis*) – орган чувств. Внешний вид боковой линии весьма разнообразен. У одних рыб она проходит в виде одной прямой линии от головы до основания хвоста (сазан, лосось), у других она прерванная (корюшки, наваги) или изогнутая (чехонь). У терпугов расположено по 5 боковых линий с каждой стороны, у ряда рыб ее совсем нет, имеются лишь каналы на голове (сельдевые).

В ряде случаев боковая линия используется в качестве систематического признака. У рыб считают число чешуи, входящих в ее состав, а также определяют число рядов чешуи над боковой линией до основания спинного плавника и под нею – до основания брюшного.

Плавники. Размеры, форма, количество, положение и функции их различны. Плавники позволяют сохранять равновесие тела, участвуют в движении.

Плавники подразделяются на парные, соответствующие конечностям высших позвоночных животных, и непарные.

К парным относятся:

1) грудные Р (*pinna pectoralis*);

2) брюшные V. (*p. ventralis*).

К непарным:

1) спинной D (*p. dorsalis*);

2) анальный А (*p. analis*);

3) хвостовой С (*p. caudalis*).

У лососевых, харациновых, косатковых и др. позади спинного плавника имеется жировой плавник, лишенный плавниковых лучей (*p. adiposa*).

Грудные плавники обычны у костных рыб. Они отсутствуют у муруновых и некоторых других. У миног и миксин нет ни грудных, ни брюшных плавников. У скатов грудные плавники увеличены и являются основными органами движения. Особенно сильно развиты грудные плавники у летающих рыб, что позволяет им парить в воздухе. У морского петуха 3 луча грудного плавника обособлены и служат для ползания по грунту.

Брюшные плавники занимают у рыб различное положение, что связано с перемещением центра тяжести, вызванного сокращением брюшной полости и концентрацией внутренностей в передней части тела.

Абдоминальное положение – брюшные плавники находятся на середине брюшка (акулы, сельдеобразные, карпообразные).

Торакальное положение – брюшные плавники смещены в переднюю часть тела (окунеобразные).

Югулярное положение – брюшные плавники расположены впереди грудных и на горле (тресковые).

У некоторых видов брюшные плавники превращены в колючки (колюшка), у некоторых – в присоску (пиногор). У самцов акул и скатов задние лучи брюшных плавников преобразовались в совокупительные органы – птеригоподии. Брюшные плавники отсутствуют у угрей, зубатковых и др.

Спинных плавников может быть один (сельдеобразные, карпообразные), два (кефалеобразные, окунеобразные) или три (трескообразные). Расположение их различно. У щуки спинной плавник смещен назад, у сельдеобразных, карпообразных находится на се-

редине тела, у рыб с массивной передней частью тела (окунь, треска) один из них располагается ближе к голове.

У рыбы парусника спинной плавник достигает больших размеров, он длинный и высокий, у камбалы – в виде длинной ленты вдоль спины и одновременно с анальным является основным органом движения. У скумбриеобразных (скумбрия, тунец, сайра) позади спинного и анального плавников расположены маленькие добавочные плавнички.

Иногда отдельные лучи спинного плавника вытягиваются в длинные нити. У морского черта первый луч спинного плавника смещен на морду и преобразован в своеобразную удочку, выполняющую роль приманки, у глубоководного удильщика на этой удочке располагается светящийся орган. У рыбы-прилипалы первый спинной плавник перемещен на голову и превращен в присоску. У малоподвижных придонных видов он слабо развит (сом) или может отсутствовать (скаты). Спинного плавника нет у электрического угря.

Анальный плавник обычно бывает один, у трески их два, у колючей акулы он отсутствует. Положение анального плавника весьма разнообразно. У некоторых видов он смещен вперед (окуневые, камбаловые).

Анальный плавник служит в качестве киля; в некоторых случаях он является органом движения и сильно развивается в длину (камбала, угорь, электрический угорь, сом).

Хвостовой плавник отличается разнообразным строением (рис. 3). В зависимости от величины верхней и нижней лопастей различают:

- 1) *изобатный тип* – в плавнике верхняя и нижняя лопасти одинаковые (тунцы, скумбрии);
- 2) *гипобатный тип* – удлинена нижняя лопасть (летучие рыбы);
- 3) *эпибатный тип* – удлинена верхняя лопасть (акулы, осетровые).

По форме и расположению относительно конца позвоночника различают несколько типов:

- 1) *протоцеркальный* – в виде плавниковой каймы (миноги);
- 2) *гетероцеркальный* – несимметричный, когда конец позвоночника заходит в верхнюю, наиболее удлиненную лопасть плавника (акулы, осетровые);

- 3) *гомоцеркальный* – наружносимметричный, при этом видоизмененное тело последнего позвонка заходит в верхнюю лопасть (костистые).

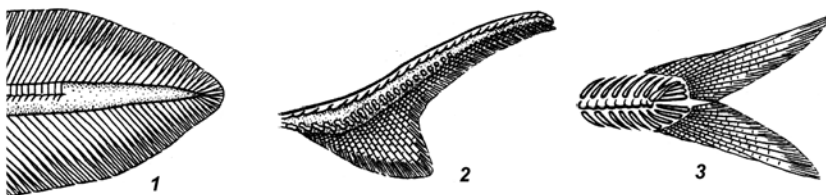


Рис.3. Типы хвостовых плавников

1 – протоцеркальный; 2 – гетероцеркальный; 3 – гомоцеркальный

У костистых рыб выделяют следующие типы хвостовых плавников: вильчатый (сельди), выемчатый (лосось), усеченный (треска), округлый (налим, бычки), полулунный (тунцы, скумбрии), заостренный (бельдюга).

У макрurusов задняя часть тела сильно удлинена, а хвостового плавника практически нет. Полное отсутствие хвостового плавника явление редкое (морской конек).

Опорой плавников служат плавниковые лучи. У рыб различают ветвистые и неветвистые лучи.

Неветвистые лучи плавников могут быть:

- 1) *членистыми (способными гнуться)*;
- 2) *нечленистыми жесткими (колючими)*, которые в свою очередь бывают гладкими и зубренными. Количество лучей в плавниках, особенно в спинном и анальном, является видовым признаком.

Первые лучи плавников часто превращаются в мощные колючки, иногда снабженные ядовитыми железами.

Плавники выполняют разные функции.

1. Хвостовой плавник создает движущую силу, обеспечивает высокую маневренность рыбы при поворотах, выполняет роль руля.
2. Парные плавники поддерживают равновесие и являются рулями при поворотах и на глубине.

3. Спинной и анальный плавники выполняют роль киля, препятствуя вращению тела вокруг оси.

Способы движения. Разнообразие условий обитания рыб определяет и способы их движения. У рыб известны три способа передвижения – **плавание, ползание и полет.**

Плавание – основной тип движения, который осуществляется в основном за счет боковых изгибов тела и хвоста. Сильнее изгибают тело рыбы с большим числом позвонков. Короткое тело луны-рыбы (всего 17 позвонков) изгибаться не может. Рыбы, у которых строение тела исключает возможность боковых изгибов, плавают при помощи волнообразных движений плавников: электрический угорь – анального; луна-рыба и кузовок – хвостового; скаты – грудных.

Различают **два типа плавания** при помощи боковых изгибов тела:

1. *угревидный* – у рыб при движении волнообразно изгибается все тело. Это наиболее экономичный тип движения, скорость плавания при этом невелика (минога, угорь, вьюн).
2. *скумбриевидный* – у рыб при плавании большое значение имеет хвост, при помощи которого рыба отталкивается от воды и продвигается вперед, на долю которого приходится около 40% всей движущей силы (скумбрия, лосось).

Рыбы плавают с различной скоростью. Наиболее быстрой является меч-рыба, способная развивать скорость до 33 м/с, тунец плавает со скоростью до 20 м/с, лосось – 5 м/с.

Скорость движения рыб находится в определенной зависимости и от длины тела, в соответствии с этим определяется коэффициент скорости (отношение абсолютной скорости к корню квадратному от ее длины V/\sqrt{L}).

По скорости движения выделяют следующие группы рыб:

- 1) очень быстрые (меч-рыба, тунцы) – коэффициент скорости около 70;
- 2) быстрые (лососи, скумбрии) – 30–60;
- 3) умеренно быстрые (кефали, треска, сельди) – 20–30;
- 4) небыстрые (сазан, лещ) – 10–20;
- 5) медленные (бычки) – 5–10;

б) очень меленные (колюшка, луна-рыба) – 5.

Рыбы одного вида могут плавать с различной скоростью. Различают:

1. Бросковую скорость (коэффициент скорости 30–70), которая развивается в течение очень короткого времени (при испуге, броске на добычу).
2. Крейсерскую скорость (коэффициент скорости 1–4), с которой рыбы плавают в течение длительного времени.

Скорость движения рыб зависит от особенностей строения (формы тела, чешуйного покрова, наличия слизи), физиологического состояния, температуры воды и других факторов. Для медленно плавающих рыб характерно высокое тело и крупная чешуя (карповые), а также угревидная, лентовидная, шаровидная форма тел. Быстроплавающие рыбы имеют хорошо обтекаемую форму тела, мелкую чешую, тонкий мускулистый хвостовой стебель нередко с боковыми киями (меч-рыба, тунцы), сильно развитый, почти симметричный высокий хвостовой плавник, дополнительные плавнички позади спинного и анального плавников (тунцы, пелагид скумбрии). У многих быстроплавающих рыб имеются своеобразные обтекатели: жировые веки (кефали), удлиненные чешуйки на хвосте (сельдь-черноспинка) и др.

Рыбы плавают в горизонтальном положении, однако у некоторых видов наблюдаются различия. Морской конек перемещается вверх по винтообразной линии, работая спинным и грудными плавниками и волнообразно изгибает хвостовой стебель, лишенный хвостового плавника. Кривохвостка, собираясь стайками, плавает в вертикальном положении. Перистоусые сомики африканских рек медленно плавают у поверхности воды брюхом вверх. К особым формам плавания можно отнести пассивное перемещение рыб (рыба-прилипало).

Ползание по грунту является одним из способов передвижения рыб, которое осуществляется в основном при помощи грудных плавников и хвоста (ползун, морской черт, многопер, прыгун, морской петух). Так, прыгун живет в мангровых зарослях и значительную часть времени проводит на берегу. По суше двигается прыжками, которые совершает при помощи хвоста и грудных плавников, питается наземными беспозвоночными.

Полет (воздушное парение) свойствен немногим летучим рыбам, обитающим в пелагиали тропических и субтропических вод Мирового океана. У этих рыб длинные и широкие грудные плавники выполняют роль крыльев. Хвост с сильно развитой нижней лопастью является двигателем, дающим начальную скорость. Выскочив на поверхность воды, летучая рыба первое время скользит по водной поверхности, с нарастанием скорости движения отрывается от воды, пролетая при этом расстояние свыше 100 м.

КОЖНЫЕ ПОКРОВЫ

Кожа. Кожа рыб выполняет ряд важных функций:

- 1) защита организма от воздействия внешней среды;
- 2) участие в обмене веществ (осморегуляция, кожное дыхание);
- 3) в коже располагаются различные чувствительные клетки.

Кожа рыб состоит из двух слоев (рис. 4):

- 1) верхнего – *эпидермиса* эктодермального происхождения;
- 2) нижнего – *дермы* (кутиса, кориума), мезодермального происхождения.

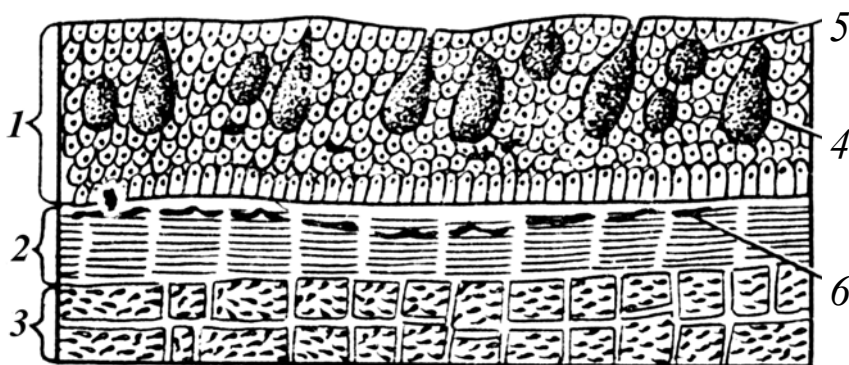


Рис. 4. Строение кожи рыб (осетр)

1 – эпидермис; 2 – дерма; 3 – подкожная клетчатка; 4 – бокаловидные слизистые клетки; 5 – округлые клетки; 6 – пигментные клетки

Границей между этими слоями служит базальная мембрана. Кожа подстилает подкожная соединительная ткань с жировыми клетками.

У круглоротых и рыб эпидермис состоит из нескольких рядов эпителиальных клеток, верхние слои клеток ороговевают и постоянно отторгаются. У большинства рыб эпидермис богат различными чувствительными клетками и свободными нервными окончаниями, кровеносных сосудов в нем нет. В дерме имеются и нервы, и кровеносные сосуды.

Кожа круглоротых и рыб различается по своему строению. У круглоротых кожа голая без чешуи, покрыта тонким слоем кутикулы. Эпидермис содержит большое количество слизистых клеток. Миксины (в отличие от миног) имеют многоклеточные слизистые железы, расположенные вдоль боковой линии и выделяют значительно большее количество слизи. Эпидермис подстилается дермой, состоящей из соединительной ткани, волокна которой располагаются в продольном и поперечном направлениях. У круглоротых пигментные клетки расположены на границе между дермой и подкожной соединительной тканью.

Строение кожи рыб зависит от их образа жизни. У рыб (как и у круглоротых) эпидермис включает:

- 1) нижний ростковый слой (один ряд цилиндрических клеток);
- 2) средний слой (несколько рядов клеток, форма которых изменяется от цилиндрической к уплощенной);
- 3) верхний слой (несколько рядов уплощенных клеток).

В среднем слое находятся железистые клетки, вырабатывающие слизь: бокаловидные, округлые (серозные) и колбовидные. По глубине залегания первыми идут бокаловидные слизистые клетки, несколько глубже – округлые (серозные), а в нижней части, прилегая к базальному слою, находятся колбовидные клетки. Медленноплавающие костистые рыбы, как правило, имеют округлые и колбовидные слизистые клетки; рыбы, плавающие со средней скоростью, – обычно бокаловидные и округлые, а быстроплавающие – только округлые клетки. У медленноплавающих рыб слизистые клетки располагаются равномерно по всей поверхности тела в один ряд.

Функции слизи:

- 1) уменьшает трение рыбы о воду;
- 2) защитная (бактерицидные свойства, коагуляция взвешенных в воде частиц, предохранение жабр от засорения).

Слизь рыб различается по биохимическому составу. В слизи рыб, плавающих с высокими скоростями, белков больше, чем у медленноплавающих.

Дерма рыб состоит из соединительной ткани с большим количеством коллагеновых волокон и выполняет опорную функцию. У большинства рыб дерма включает два слоя:

- 1) верхний (тонкая прослойка рыхлой соединительной ткани, окружающей чешую);
- 2) нижний (плотная соединительная ткань). Лопасты этого слоя входят между чешуями, образуя чешуйные карманы.

У медленноплавающих рыб дерма развита слабо, у быстроплавающих рыб толщина дермы увеличивается, особенно в хвостовом отделе. Под дермой находится подкожный слой, состоящий из рыхлой соединительной ткани с жировыми клетками. Подкожный слой хорошо развит у костистых рыб, у акул он на большей части тела отсутствует и туловищная мускулатура непосредственно соприкасается с кожей.

Рыбам свойственна разнообразная окраска, которая зависит от наличия в коже пигментных клеток – хроматофоров. Хроматофоры могут залегать на границе верхнего и нижнего слоев дермы, в нижнем слое дермы и в подкожной соединительной ткани вместе с жировыми клетками. Различают следующие виды хроматофоров:

- 1) *меланофоры* (включают пигменты черного, коричневого цвета);
- 2) *ксантофоры* (пигменты желтого цвета);
- 3) *эритрофоры* (пигменты красного цвета);
- 4) *лейкофоры*, или *гуанофоры* (содержат кристаллы гуанина, которые придают коже рыб серебристую окраску).

Меланофоры, ксантофоры, эритрофоры имеют звездчатую форму с отростками, лейкофоры (или гуанофоры) – овальную.

Окраска рыб изменяется в связи с возрастом, полом и физиологическим состоянием. Так, мальки лосося обладают поперечными полосами, которые на стадии смолтификации исчезают. Рыбы имеют

покровительственную окраску (у пелагических рыб спинка темная, брюшко светлое). Большим разнообразием отличается окраска обитателей коралловых рифов.

Некоторые рыбы обладают способностью изменять свою окраску. Так, камбалы, скаты и некоторые другие рыбы могут изменять окраску в соответствии с окружающей средой.

У рыб изменение окраски зависит от пигмента, находящегося в хроматофорах, который может сокращаться и расширяться. Световые раздражения воспринимаются органами зрения, и под влиянием нервных импульсов изменяется окраска рыбы. Слепленные рыбы теряют способность к изменению окраски. В период размножения брачная окраска рыб является результатом воздействия гормонов гипофиза и половых желез.

Кроме слизистых желез и пигментных клеток, в коже рыб имеются чешуя, светящиеся органы и ядовитые железы.

Чешуя. Тело большинства рыб покрыто чешуей, у медленно плавающих рыб чешуя обычно отсутствует (круглоротые, сомовые, некоторые бычки, скаты).

У современных рыб различают три типа чешуи — плакоидную, ганоидную и костную (рис. 5). Плакоидная чешуя является наиболее древней, а ганоидная и костная — ее производными.

Плакоидная чешуя состоит из ромбической пластинки, залегающей в дерме, и шипа, выступающего наружу. Шип может оканчиваться одним или несколькими остриями. Она свойственна хрящевым рыбам и в течение жизни неоднократно сменяется. Плакоидная чешуя состоит из трех слоев:

- 1) *витродентин* (наружное эмалеподобное вещество);
- 2) *дентин* (органическое вещество, пропитанное известью);
- 3) *пульпа* (полость зуба, заполненная рыхлой соединительной тканью с кровеносными сосудами).

Ганоидная чешуя имеет ромбическую форму и боковой выступ в виде зуба, при помощи которого чешуи соединяются между собой. Она состоит из трех слоев:

- 1) *ганоин* (верхний уплотненный);
- 2) *космин* (средний, содержащий многочисленные каналцы);
- 3) *изопедин* (нижний, состоящий из костного вещества).

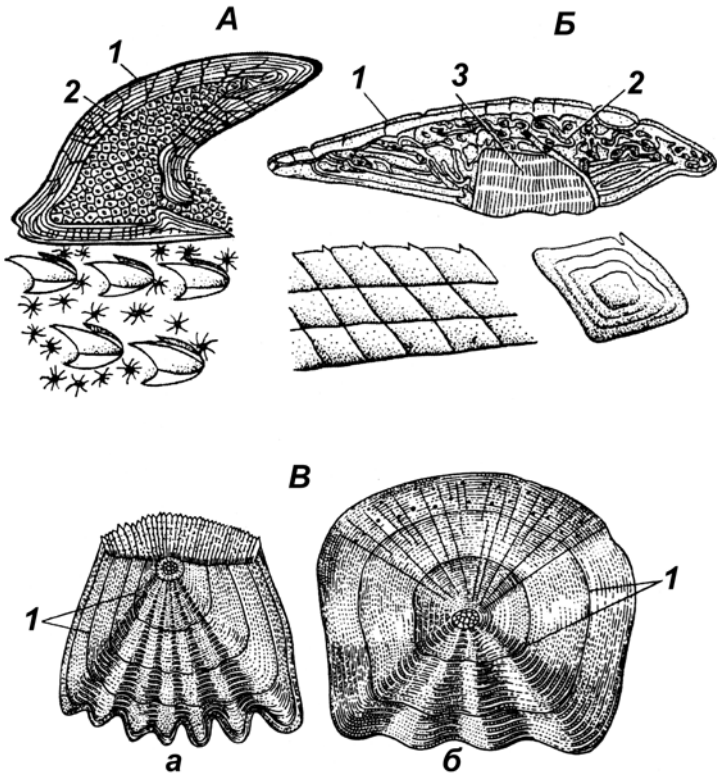


Рис. 5. Чешуя рыб

А – плакоидная: 1 – витродентин, 2 – дентин; Б – ганоидная: 1 – ганоин, 2 – космоин, 3 – кость; В – костная: а – ктеноидная, б – циклоидная, 1 – годовые кольца

Эта чешуя свойственна панцирниковым рыбам, многоперам, сохраняется на хвосте у осетровых. Разновидность ганоидной чешуи – космоидная у кистеперых рыб (без верхнего слоя ганоина).

Костная чешуя образовалась в результате преобразования ганоидной – слои ганоина и космоина исчезли и осталось только костное вещество.

По характеру поверхности различают два типа костной чешуи:

- 1) *циклоидная* с гладким задним краем (сельдевые, карповые);
- 2) *ктеноидная*, задний край имеет шипики (окуневые).

Циклоидная чешуя является более примитивной, ктеноидная – более прогрессивной.

Отличительной особенностью чешуи костистых рыб является способ ее закладки. Внедряясь своим основанием в чешуйный кармашек, ввернутый в дерму, она свободным концом черепицеобразно налегает на следующую чешую.

В костной чешуе имеется три слоя:

- 1) верхний – прозрачный, бесструктурный;
- 2) средний – покровный, минерализованный, с ребрышками или склеритами;
- 3) нижний – основной.

Нижний слой сложен из тонких костных пластинок, подстилающих одна другую. Рост чешуи происходит таким образом, что под маленькой первой пластинкой, закладываемой у малька, на следующий год закладывается другая – большего размера и т. д. Таким образом, сверху находится самая маленькая и наиболее старая пластинка, а снизу – самая большая и молодая. Количество пластинок в нижнем слое соответствует возрасту рыбы.

При интенсивном росте на покровном слое образуются широкие и удаленные друг от друга склериты с высокими гребнями, а при замедлении роста — узкие и сближенные склериты с низкими гребнями. При определении возраста рыб зоны сближения склеритов (обычно более темные) называются годовыми кольцами.

У некоторых рыб наблюдается ороговение кожи для защиты от механических повреждений (у круглоротых, костистых и двоякодышащих). В брачный период у многих сиговых и карповых рыб появляются так называемые жемчужные бугорки (или сыпь) и является результатом воздействия половых гормонов.

Есть рыбы с различными видами чешуи. Так, у некоторых видов семейства бычковых в разных частях тела бывает циклоидная и ктеноидная чешуя; у групперов выше боковой линии – ктеноидная, а ниже – циклоидная; у полярных камбал самцы имеют ктеноидную, самки – циклоидную и т.д.

У некоторых костистых чешуя не может быть отнесена ни к циклоидной, ни к ктеноидной; она занимает промежуточное место между обычной чешуей и кожным зубом (нож-рыба).

Размеры чешуи могут сильно различаться от микроскопически маленькой (угри) до 5 см и более (тарпоны, усачи).

Органы свечения. Светящиеся органы (или фотофоры) свойственны многим глубоководным видам рыб. Фотофоры состоят из светящихся клеток (фотоцитов), которые содержат особое вещество – люциферин. Светящиеся клетки являются производными железистого эпидермиса.

Светящиеся органы у разных видов рыб сильно отличаются по строению. Так, у светящихся анчоусов фотофоры расположены на брюшной стороне рядами. Фотофор имеет округлую форму, наполнен фотоцитами. Под фотоцитами находятся черные пигментные клетки, покрытые блестящим слоем, выполняющим роль рефлектора. Перед светящимися клетками находится прозрачная измененная чешуйка, выполняющая роль линзы. Некоторые фотофоры имеют диафрагму, позволяющую изменять направление и силу света.

У рыб наблюдаются сильные различия по числу светящихся органов, их расположению на теле и излучаемому свету. У некоторых видов рыб в светящихся органах встречаются симбиотические микроорганизмы – палочковидные бактерии, вызывающие свечение (фонареглазые рыбы).

ЯДОВИТЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Некоторые виды рыб имеют ядоотделительные железы. Они располагаются в основном у основания шипов или колючих лучей плавников (рис. 6).

У рыб различают три типа ядовитых желез:

- 1) отдельные клетки эпидермиса, содержащие яд (звездочет);
- 2) комплекс ядовитых клеток (скат-хвостокол);
- 3) самостоятельная многоклеточная ядовитая железа (бородавчатка).

Физиологическое действие выделяемого яда неодинаково. У ската-хвостокола яд вызывает острую боль, сильный отек, озноб, тошноту и рвоту, в некоторых случаях наступает смерть. Яд бородавчатки разрушает эритроциты, поражает нервную систему и приводит к параличу, при попадании яда в кровь приводит к смерти.

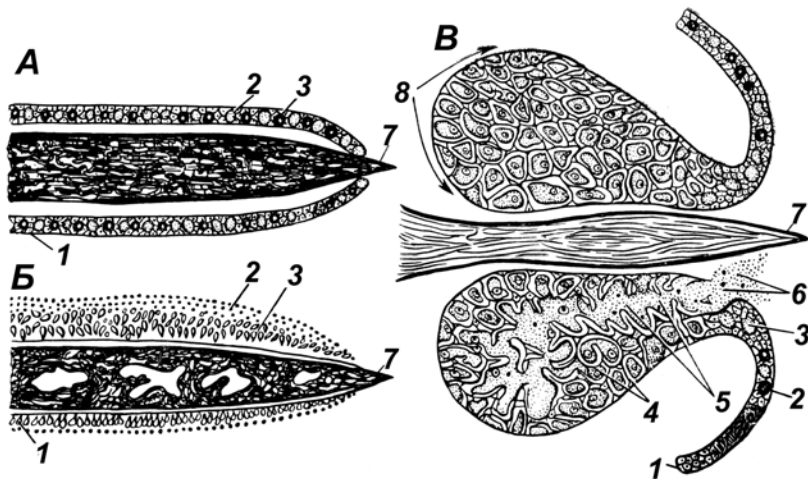


Рис. 6. Ядовитые железы рыб

А – одноклеточные железы эпидермиса плавниковой колючки; Б – комплекс одноклеточных желез эпидермиса хвостового шипа ската-хвостокола; В – компактная многоклеточная железа жаберной крышки морского дракончика

1 – эпидермис; 2 – слизистые клетки; 3 – железистые клетки; 4 – опорные клетки; 5 – ложный выводной проток; 6 – выступающий яд; 7 – шип; 8 – ядовитая железа

Иногда ядоотделительные клетки образуются и функционируют только во время размножения, в других случаях – постоянно.

Рыб делят на:

- 1) активно ядовитых (или ядоносных, имеющих специализированный ядовитый аппарат);
- 2) пассивно ядовитых (имеющих ядовитые органы и ткани).

Наиболее ядовитыми являются рыбы из отряда иглобрюхообразных, у которых во внутренних органах (гонады, печень, кишечник) и коже содержится яд нейротоксин (тетродотоксин). Яд действует на дыхательные и вазомоторные центры, выдерживает кипячение в течение 4 часов и способен вызвать быструю смерть. Мясо этих рыб (иглобрюхи, скалозубы) съедобно и в некоторых странах ценится (Япония).

Ядовитыми свойствами обладает кровь угрей, икра и молоки маринки и османа, слизь миноги.

СКЕЛЕТ

Скелет рыб выполняет опорную, защитную и двигательную функции.

У рыб скелет делится на наружный и внутренний. Наружный скелет всегда бывает костным. У хрящевых рыб его нет. Наиболее сложный наружный скелет имеют осетровые рыбы. У костных рыб он представлен костной чешуей.

Внутренний скелет включает:

- 1) осевой;
- 2) скелет черепа;
- 3) скелет плавников и поясов парных плавников (рис. 7).

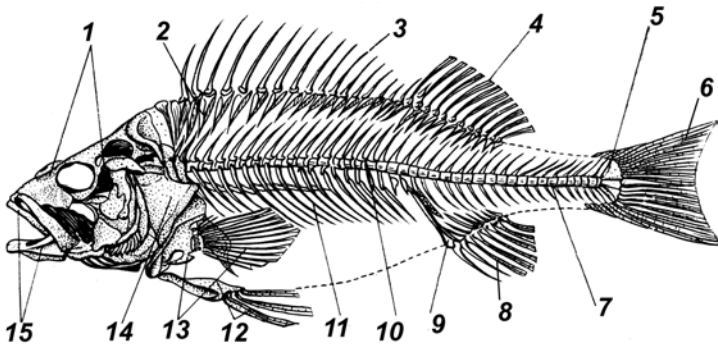


Рис. 7. Скелет костистой рыбы (окунь)

1 – кости черепа; 2 – основные элементы спинного плавника; 3 и 4 – лучи спинного плавника; 5 – уrostиль; 6 – лучи хвостового плавника; 7 – хвостовые позвонки; 8 – лучи анального плавника; 9 – основные элементы анального плавника; 10 – туловищные позвонки; 11 – ребра с придатками; 12 – кости и лучи брюшного плавника; 13 – кости и лучи грудного плавника; 14 – жаберная крышка; 15 – верхняя и нижняя челюсти

Осевой скелет. Осевой скелет может быть представлен хордой или позвоночником. Хорда образована упругой и эластичной пузырьчатой тканью, окруженной оболочкой из коллагеновых волокон. У круглоротых (миног, миксин) она сохраняется в течение всей жизни. У других рыб хорда развивается лишь на ранних этапах развития, а затем вытесняется развивающимися вокруг нее по-

звонками. Во взрослом состоянии она сохраняется у цельноголовых, двоякодышащих и хрящевых ганоидов (осетровых). У миног (в отличие от миксин) над хордой имеются маленькие хрящевые палочки – зачатки верхних невральных дуг.

У большинства рыб осевой скелет представлен позвоночником, который включает:

- 1) туловищный отдел с ребрами;
- 2) хвостовой отдел без ребер.

Внутри позвоночника сохраняется хорда, которая пронизывает тела позвонков и заполняет пространство между ними.

У рыб позвонки могут быть:

- 1) амфицельные – двояковогнутые (большинство рыб);
- 2) опистоцельные – выпуклые спереди и вогнутые сзади (панцирная щука).

Позвонок включает

- 1) тело позвонка;
- 2) невральную дугу с верхним остистым отростком;
- 3) поперечные отростки (парапофизы) (рис. 8).

К парапофизам в туловищном отделе прикрепляются ребра. У наваг и некоторых других рыб парапофизы образуют вздутия. В хвостовом отделе поперечные отростки позвонков срастаются и образуют гемальную дугу, которая заканчивается нижним остистым отростком. В невральном канале проходит спинной мозг, в гемальном – хвостовая артерия и хвостовая вена.

В хвостовом отделе позвоночника позвонки видоизменяются, превращаются в расширенные пластинки и служат опорой для хвостового плавника. Тела последних позвонков сливаются и образуют уростиль, направленный в верхнюю лопасть хвостового плавника. Нижние дуги называют гипуральями, верхние – уронеуральями.

У карповые рыб, имеющих Веберов аппарат, входящие в его состав косточки (трехногая – *tripus*, вставочная – *incus*, чашевидная – *scaphium*, запор – *claustrum* и *os suspensorium*) возникают за счет изменения первых четырех позвонков.

Рыбы различаются по числу позвонков: у луны-рыбы их 17, атлантической сельди – 57, речного угря – 114.

У пластиножаберных позвонки хрящевые, в процессе развития они обызвествляются и становятся очень прочными.

У цельноголовых, двоякодышащих и осетровых рыб тела позвонков отсутствуют, осевой скелет представлен хордой с невральными и гемальными хрящевыми дугами. У осетровых хорда окружена хрящом.

В состав осевого скелета рыб входят ребра, в туловищном отделе они примыкают к поперечным отросткам и образуют опору полости тела. У акулых и осетровых рыб ребра короткие, не охватывают брюшную полость, разделяют большую боковую мышцу на дорзальную и вентральную части. У скатов и морской иглы ребер нет.

В мускулатуре многих рыб имеются также мускульные косточки, которые могут примыкать к невральным дугам, к телу позвонка или ребрам.

Скелет черепа. Скелет черепа делится на два отдела:

- 1) черепную коробку (осевой, или нейральный, череп);
- 2) висцеральный.

Черепная коробка служит для защиты головного мозга и органов чувств, для опоры челюстей и жаберного аппарата.

По своему строению черепная коробка может быть двух типов:

- 1) *платибазальный* череп, имеет широкое основание, глазницы раздвинуты, между ними образуется значительное пространство, где расположен головной мозг (миноги, акулы, двоякодышащие, хрящевые и костные ганоиды, низшие костистые);

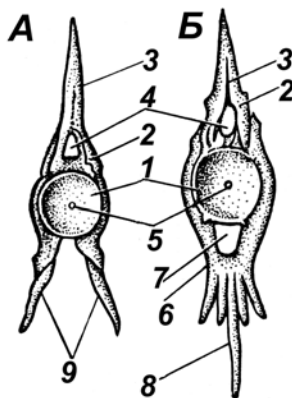


Рис. 8. Позвонки

А – туловищный; Б – хвостовой

1 – тело позвонка; 2 – невральная дуга; 3 – верхний остистый отросток; 4 – невральная дуга; 5 – отверстие в центре позвонка; 6 – гемальная дуга; 7 – гемальный канал; 8 – нижний остистый отросток; 9 – ребра

2) *тропобазальный* череп, глазницы сближены, и мозг находится в задней части черепной коробки (цельноголовые и высшие костистые) (рис. 9).

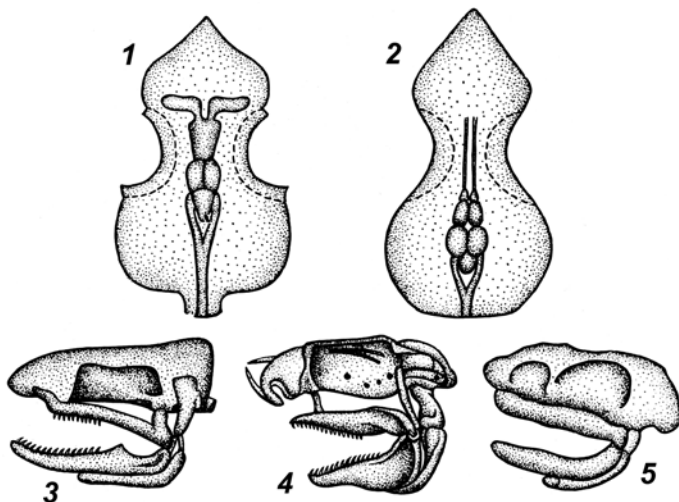


Рис. 9. Типы черепов

1 – платибазальный; 2 – тропобазальный; 3 – амфистилический;
4 – гиостилический; 5 – аутостилический

Висцеральный скелет представлен висцеральными дугами:

- 1) передними (преобразовались у рыб в челюстную и подъязычный аппараты);
- 2) задними (служат жаберными дугами).

Черепная коробка и висцеральный скелет развиваются независимо друг от друга.

У круглоротых черепная коробка примитивная (рис. 10). Снизу и с боков она ограничена хрящом, верхняя часть ее перепончатая, образованная только соединительной тканью. Затылочный отдел не развит.

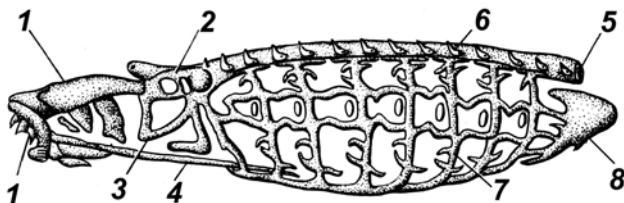


Рис. 10. Скелет головного отдела миноги

1 – хрящи присасывательной воронки; 2 – черепная коробка; 3 – подглазничная дуга; 4 – подъязычный хрящ; 5 – хорда; 6 – зачатки верхних дуг позвонков; 7 – жаберная дуга; 8 – околосоудный хрящ

Висцеральный скелет представлен висцеральными дугами:

- 1) передними, которые преобразовались в сложную систему губных хрящей, поддерживающих присасывательную воронку;
- 2) задними жаберными дугами (8 дуг), которые ограничивают жаберные мешки и с помощью четырех продольных перепонок образуют жаберную решетку.

У хрящевых рыб черепная коробка сплошная хрящевая. В ней выделяют ростральный (роstrум), обонятельный, глазничный, слуховой и затылочный отделы (рис. 11).

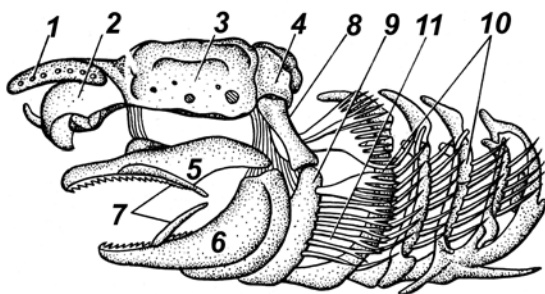


Рис. 11. Череп акулы

1 – носовой вырост (роstrум); 2 – обонятельная капсула; 3 – глазничный отдел; 4 – слуховая капсула; 5 – небноквадратный хрящ; 6 – меккелев хрящ; 7 – губные хрящи; 8 – гиомандибуляре; 9 – гиоиды; 10 – жаберные дуги; 11 – лучи, поддерживающие жаберную перегородку

Висцеральный скелет состоит из:

- 1) челюстной дуги, которая включает верхнюю челюсть, представленную небноквадратным хрящом (*palato-quadratum*), и нижнюю челюсть, состоящую из меккелева хряща (*cartilago Meckeli*). На челюстях в несколько рядов расположены зубы;
- 2) подъязычной (или гиоидной) дуги, которая состоит из парного верхнего элемента – гиомандибуляре (*hyomandibulaze*), выполняющего роль подвеска, и гиоидов нижние отделы которых соединяются при помощи основного непарного гиоидного хряща (*copula*);
- 3) пяти жаберных дуг, каждая из них состоит из четырех элементов:
 - глоточножаберного (*pharyngobranchiale*);
 - верхнежаберного (*epibranchiale*);
 - среднежаберного (*ceratobranchiale*);
 - нижнежаберного (*hypobranchiale*).

Нижние отделы жаберных дуг соединяются при помощи основного жаберного хряща (*basibranchiale*). На гиоидной дуге и средних элементах жаберных дуг расположены хрящевые лучики, поддерживающие межжаберные перегородки.

В зависимости от способа прикрепления челюстного аппарата к черепной коробке у рыб различают три типа черепов:

- 1) *амфистилический*, челюстной аппарат прикрепляется к боковым стенкам черепной коробки в передней части двумя отростками, а в задней – при помощи гиомандибуляре, или подвеска (древние акулы, костные ганоиды);
- 2) *гиостилический*, челюстной аппарат прикрепляется к черепной коробке только при помощи подвеска (современные акулы, хрящевые ганоиды и костистые);
- 3) *аутостилический*, верхняя челюсть срастается с боковыми стенками черепной коробки (цельноголовые, двоякодышащие).

В скелете хрящевых ганоидов (осетровых) сохраняется хорда, много хряща, но появляются и кости. Кости у рыб могут быть:

- 1) хондральными, или первичными (образовались за счет окостенения хряща);

- 2) покровными, кожными, или вторичными (появились за счет кожных образований);
- 3) смешанными.

У осетровых имеются только покровные кости, наружный скелет представлен:

- 1) покровными костями черепа, расположенными сверху и с боков;
- 2) пятью рядами костных жучек (рудименты ганоидной чешуи) и находящимися между ними мелкими костными пластинками;
- 3) покровными костями плечевого пояса;
- 4) ганоидными чешуями и фулькрами (вильчатыми косточками) на хвосте.

Внутренний скелет осетровых представлен: 1) хордой с зачатками дуг позвонков; 2) черепом и 3) плавниками с их поясами. Костные элементы имеются и во внутреннем скелете.

Черепная коробка (сплошная хрящевая) включает ростральный, обонятельный, глазничный, височный и затылочный отделы. В основании черепной коробки лежит покровная кость – парасфеноид (*parasphenoideum*).

Висцеральный скелет включает: 1) челюстной аппарат (дугу), 2) подъязычный аппарат и 3) пять пар жаберных дуг, прикрытых жаберной крышкой.

В челюстной аппарат входят:

- 1) первичная верхняя челюсть, которая представлена небно-квадратным хрящом, небными и крыловидными костями и выполняет функцию нёба; появляются элементы вторичной челюсти (для захвата и удержания добычи) – межчелюстная (praemaxillare) и верхнечелюстная (maxillare) покровные кости;
- 2) нижняя челюсть состоит из меккелева хряща и покровных костей.

Подъязычный аппарат и жаберные дуги устроены у осетровых так же, как у акул. Жаберный аппарат прикрыт костной жаберной крышкой.

Двоякодышащие рыбы имеют скелет, обладающий высокой специализацией. В осевом черепе у них много хряща, но развиваются и костные элементы, в основном покровного происхождения. В состав затылочного отдела черепа входят три первых позвонка. Небноквадратный хрящ срастается с боковыми частями хрящевой черепной коробки, поэтому гиомандибуляре утрачивает функцию подвеска (аутостилический тип черепа). Нижняя челюсть представлена меккелевым хрящом, спереди от которого развивается покровная сплениальная кость с зубами (*spleniale*), сохраняющаяся также у костных ганоидов и многоперов.

Скелет костистых рыб костный (рис. 12). По своему происхождению кости у них могут быть хондральными, покровными и смешанными. Череп костистых (как и у других рыб) делится на черепную коробку и висцеральный скелет. В черепной коробке можно выделить крышу черепа, дно, обонятельный, глазничный, ушной и затылочный отделы. Крыша и дно черепной коробки образованы покровными костями. Крыша черепной коробки включает кости: 1) парные носовые (*nasale*); 2) лобные (*frontale*) и 3) теменные (*parietale*). Дно черепной коробки состоит из: 1) сошника (*vomer*); 2) парасфеноида (*parasphenoideum*).

В обонятельный отдел обычно входят: 1) непарная средняя обонятельная кость (*mesethmoideum*), примыкающая снизу к сошнику; 2) парные боковые обонятельные кости (*ectoethmoideum*). У некоторых рыб средняя обонятельная кость отсутствует (щука). Эти кости хондральные, а у низших костистых рыб они заменяются покровными и имеют другое название: средняя обонятельная кость называется верхнеобонятельной (*supraethmoideum*), а боковые обонятельные – предлобными (*praefrontale*).

Глазничный отдел образован большими глазницами и клиновидными костями и включает:

- 1) глазноклиновидную кость (*orbitosphenoideum*), у судака отсутствует, так как глазничные впадины сильно сближены;
- 2) основную клиновидную кость (*basisphenoideum*);
- 3) парные боковые клиновидные кости (*laterosphenoideum*).

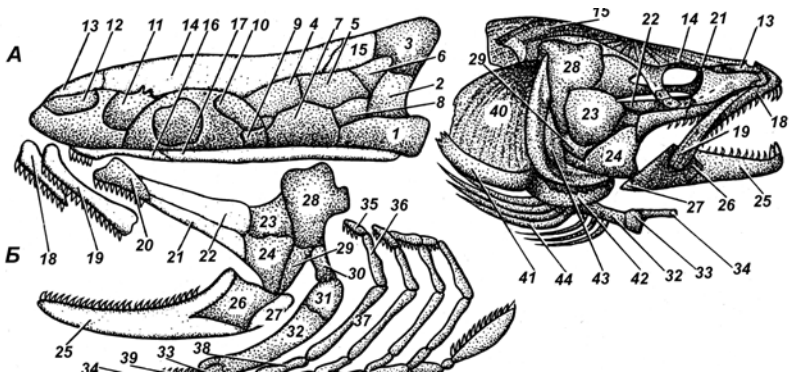


Рис. 12. Череп костистой рыбы

А – нейральный череп; Б – висцеральный скелет

1 – основная затылочная; 2 – боковая затылочная; 3 – верхнезатылочная; 4 – клиновидноушная; 5 – крыловидноушная; 6 – верхнеушная; 7 – переднеушная; 8 – заднеушная; 9 – основная клиновидная; 10 – крылоклиновидная; 11 – боковая обонятельная (переднелобная); 12 – межобонятельная (решетчатая); 13 – носовая; 14 – лобная; 15 – теменная; 16 – сошник; 17 – парасфеноид; 18 – предчелюстная (межчелюстная); 19 – верхнечелюстная; 20 – небная; 21 – наружная крыловидная; 22 – внутренняя крыловидная; 23 – задняя крыловидная; 24 – квадратная; 25 – зубная; 26 – сочленовная; 27 – угловая; 28 – подвесок (гиомандибуляре); 29 – добавочная; 30 – палочковидная; 31 – верхняя подъязычная; 32 – средняя подъязычная; 33 – нижняя подъязычная; 34 – основная подъязычная; 35 – глоточножаберная; 36 – верхнежаберная; 37 – роговидножаберная; 38 – нижнежаберная; 39 – основная жаберная; 40 – крышечная; 41 – подкрышечная; 42 – межкрышечная; 43 – предкрышечная; 44 – лучи жаберной перепонки

Глазничная орбита окружена окологлазничными косточками, передняя, самая крупная из них, называется слезной.

Ушной отдел с каждой стороны представлен пятью костями: 1) клиновидноушной (*sphenoticum*); 2) крыловидноушной (*pteroiticum*); 3) верхнеушной (*epioticum*); 4) переднеушной (*prooticum*); 5) заднеушной (*opisthoticum*), которая у некоторых рыб отсутствует (щука). К верхнеушной и заднеушной костям при помощи задневисочной кости приключается плечевой пояс.

Затылочный отдел имеет четыре кости, окружающие затылочное отверстие: верхнезатылочная (*supraoccipitale*), основная затылочная (*basioccipitale*) и две боковые затылочные (*exoccipitale*). У примитивных костистых в черепной коробке сохраняется много хряща.

Висцеральный скелет у костистых (как и у осетровых) состоит из челюстной дуги, подъязычной, пяти пар жаберных дуг, прикрытых жаберной крышкой.

В челюстную дугу входят верхняя и нижняя челюсти. У костистых помимо первичных челюстей, представленных окостенениями небноквадратного и меккелева хрящей и связанных с ними покровных костей, развиваются еще и вторичные челюсти, образованные покровными костями, ограничивающими ротовое отверстие.

Элементами первичной верхней челюсти являются небная (*palatinum*), три крыловидные – наружная (*ectopterygoideum*), внутренняя (*entopterygoideum*), задняя (*metapterygoideum*), а также квадратная (*quadratum*) кости. Небная кость смешанного происхождения, внутренняя и наружная крыловидные являются покровными, а задняя крыловидная и квадратная – хондральными костями.

Вторичная верхняя челюсть состоит из покровных костей: 1) предчелюстной, или межчелюстной (*praemaxillare*); 2) верхнечелюстной (*maxillare*). На предчелюстной кости имеются зубы (судак, окунь) или их нет (карповые).

Нижняя челюсть включает кости: 1) зубную (*dentale*); 2) сочленовную (*articulare*); 3) угловую (*angulare*). Сочленовная кость является окостенением меккелева хряща, а зубная и угловая кости – покровными. Вторичной нижней челюстью является крупная зубная кость (у многих рыб с зубами).

Подъязычная дуга состоит из:

- 1) подвеска, или гиомандибуляре (*hyomandibulare*);
- 2) добавочной кости (*symplecticum*);
- 3) палочковидной кости (*interhyale*);
- 4) гиоидов (*hyoideum*).

Подвесок (гиомандибуляре) служит для прикрепления челюстного аппарата к черепной коробке. Добавочная кость соединяет гиомандибуляре с квадратной, а палочковидная кость связывает гиомандибуляре с гиоидами. Гиоидная часть состоит из четырех подъязычных (гиоидных) косточек: верхнеподъязычной (*epihyale*), среднеподъязычной (*ceratohyale*) и двух маленьких нижнеподъязычных (*hypohyale*). Внизу гиоиды соединяются при помощи непарной язычной (*glossohyale*) или основной подъязычной кости (*basihyale*), которая выполняет роль языка. От верхне- и среднеподъязычных костей отходят лучи, которые поддерживают жаберную перепонку – продолжение кожной складки, окаймляющей жаберную крышку.

Под гиоидами находится непарная заднеподъязычная, или горловая, косточка (*urohyale*), которая при помощи связок соединяется с плечевым поясом. У многоперов, костных ганоидов (амии), латимерии горло прикрыто крупными горловыми (гулярными) пластинками (*gulare*).

У костистых рыб пять пар жаберных дуг, пятая дуга недоразвита. У судака, окуня на пятой дуге находятся мелкие нижнеглоточные зубы (удерживание добычи), у карповых – крупные глоточные зубы (перетирание пищи). Каждая из остальных жаберных дуг состоит из тех же костей, как у акул и осетровых рыб: 1) глоточножаберных (*pharyngobranchiale*); 2) верхнежаберных (*epibranchiale*); 3) среднежаберных (*ceratobranchiale*); 4) нижнежаберных (*hypobranchiale*). Жаберные дуги внизу соединяются непарной основной жаберной косточкой (*basibranchiale*), или копулой (*copula*). На самых верхних глоточножаберных косточках у судака и окуня находятся мелкие верхнеглоточные зубы, у карповых рыб они отсутствуют, у них над нижнеглоточными зубами располагается твердое роговое образование – жерновок для перетирания пищи.

Жаберные дуги прикрыты жаберной крышкой, состоящей из четырех костей: 1) крышечной (*operculum*); 2) подкрышечной (*suboperculum*); 3) межкрышечной (*interoperculum*); 4) предкрышечной (*praepoperculum*).

Плавники и их пояса. Основу спинного и анального плавников составляют радиалии (или птеригофоры). К ним присоединяются плавниковые лучи, поддерживающие тонкую кожную складку. У хрящевых рыб радиалии хрящевые, а плавниковые лучи представляют собой кожные эластиновые нити – эластотрихии. У осетровых радиалии также хрящевые, а плавниковые лучи, как и у всех костных рыб, представлены кожными костными лучами – лепидотрихиями. У костных ганоидов и костистых рыб число радиалий соответствует числу плавниковых лучей, у всех остальных рыб – количество плавниковых лучей больше, чем поддерживающих их элементов. Основания радиалий спинных и анальных плавников вклиниваются между остистыми отростками позвонков.

Хвостовой плавник у хрящевых и осетровых рыб гетероцеркальный. У хрящевых он представлен эластотрихиями, которые поддерживаются позвоночником, заходящим в верхнюю лопасть, и его верхними и нижними дугами. У осетровых скелет хвостового плавника состоит из лепидотрихий, на верхней части плавника есть особые вильчатые косточки – фулькры, а с боков – ганоидные чешуйки. Хвостовой плавник поддерживается продолжающейся в верхнюю лопасть хордой и дугами позвонков. У костистых рыб хвостовой плавник также состоит из лепидотрихий, но поддерживаются они видоизмененными элементами последних позвонков – уростилем и гипурале.

Парные плавники состоят из: 1) поясов плавников; 2) скелета свободного плавника. У круглоротых парные плавники отсутствуют.

У хрящевых рыб плечевой пояс представлен хрящевой дугой. В ней выделяют: 1) лопаточную (дорзальную); 2) коракоидную (вентральную) части. Скелет свободной конечности состоит из трех базалий, радиалий, разделенных на 2–3 хрящика, и эластотрихий, поддерживающих кожную лопасть (рис. 13).

Тазовый пояс или пояс брюшных плавников у рыб с осевым скелетом не связан. У хрящевых он представлен небольшой хрящевой пластинкой, к которой причленяется скелет брюшного плавника, состоящий из: 1) длинного базального луча; 2) радиалий; 3) плавниковых лучей — эластотрихий. У самцов задние концы базалий и радиалий преобразованы в совокупительный аппарат – птеригоподий.

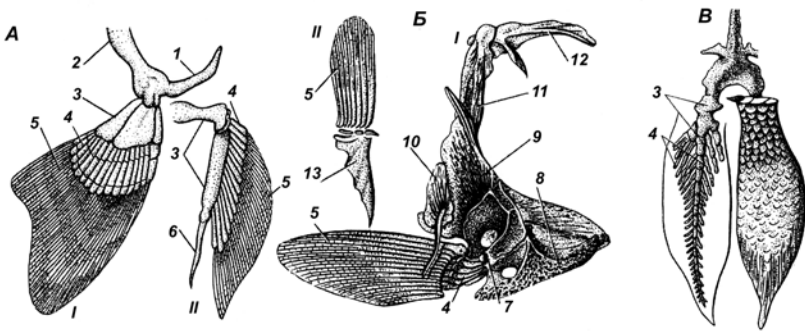


Рис. 13. Скелет плавников

А – хрящевая рыба; Б – костистая рыба; В – брюшные плавники бисериального типа; I – грудной плавник с плечевым поясом; II – брюшной плавник с тазовым поясом
 1 – лопаточный отдел; 2 – коракоидный отдел; 3 – базалии; 4 – радиалии; 5 – плавниковые лучи; 6 – птеригоподии; 7 – лопатка; 8 – коракоид; 9 – клейтрум; 10 – задний клейтрум; 11 – надклейтрум; 12 – задневисочная кость; 13 – тазовая кость

У осетровых пояс грудных плавников состоит из хряща и покровных костей. В хрящевом поясе выделяют: 1) коракоидный; 2) мезокоракоидный; 3) лопаточный; 4) надлопаточный хрящи. Из покровных костей имеются: 1) ключица (*clavicula*); 2) клейтрум (*cleithrum*); 3) задний клейтрум (*postcleithrum*); 4) верхний клейтрум (*supracleithrum*); 5) задневисочная кость (*posttemporale*).

Тазовый пояс у осетровых представлен двумя хрящевыми пластинками – базиптеригиями.

У костистых рыб пояс грудных плавников костный и состоит из: 1) лопатки (*scapula*); 2) коракоида (*coracoideum*); 3) трех косточек клейтрум (как у осетровых); 4) задневисочной кости. Оба клейтрума на брюшной стороне тела соединяются между собой, а на спинной стороне при помощи верхнего клейтрума и задневисочной кости прикрепляются к черепу, что обеспечивает почти неподвижное укрепление плечевого пояса.

Тазовый пояс у костистых рыб представлен парой треугольных костей.

Парные плавники у рыб бывают:

- 1) бисериальные (двоякодышащие);

- 2) унисериальные (кистеперые);
- 3) простые (лучеперые).

В плавнике бисериального типа от длинной центральной членистой оси (базалий) отходят с двух сторон боковые членики (радиалии), к которым причленяются кожные костные плавниковые лучи – лепидотрихии, поддерживающие кожную лопасть. У некоторых рыб радиалии могут редуцироваться. В плавнике унисериального типа радиалии расположены только с одной стороны от базалий. С поясом конечности сочленяется при помощи одного членика центральной оси. В простом плавнике базалии редуцируются.

У осетровых скелет грудных и брюшных плавников состоит из хрящевых радиалий (их не более 10) и лепидотрихий. Радиалии, расчлененные на 2–3 элемента, у взрослых рыб частично окостеневают. По наружному краю грудного плавника проходит толстый костный луч.

У костистых рыб в скелете грудных плавников развивается несколько радиалий, а в брюшных плавниках их, как правило, нет, и плавниковые лучи причленяются непосредственно к тазовому поясу.

МУСКУЛАТУРА

Мускулатура рыб делится на:

- 1) *соматическую*, или париетальную (мускулатуру тела);
- 2) *висцеральную* (мускулатуру внутренних органов).

Соматическая мускулатура состоит из поперечнополосатых мышц, висцеральная – в основном представлена гладкими мышцами.

В соматической мускулатуре рыб выделяют следующие отделы: мускулатуру туловища, головы и плавников. Туловищная (или двигательная) мускулатура является наиболее развитой, она сегментирована, что является приспособлением для боковых изгибов тела при плавании. Мышечные сегменты (миомеры) отделены друг от друга соединительнотканными прослойками (миосептами). Последовательное сокращение миомеров левой и правой сторон вызывает волнообразные изгибы тела.

У рыб туловищная мускулатура различается по цвету, структуре и функциям. В ней различают мышечные волокна:

- 1) белые (светлые);
- 2) красные (темные);

3) промежуточные.

Белые мышечные волокна приспособлены к аэробному обмену веществ и отвечают за кратковременные броски рыб; красные волокна приспособлены к анаэробному обмену веществ и отвечают за длительную работу умеренной интенсивности.

У большинства костистых рыб туловищная мускулатура представлена в основном белыми мышцами. Красные мышцы у них обычно расположены местами на поверхности тела, у многих рыб красные мышцы – вдоль боковой линии. Относительное количество красных мышц у рыб связано с их плавательной способностью. У активных пловцов наблюдается большой процент красных мышц (тунцы, скумбрии), у медленноплавающих рыб в постоянном движении находятся плавники и жаберные крышки, которые в основном состоят из красных мышц.

У круглоротых туловищная мускулатура представлена двумя продольными мышечными тяжами. Миомеры имеют небольшие изгибы, расположены косо и таким образом, что предыдущий миомер накладывается на последующий, у которого остается свободным лишь задний край (рис. 14). У круглоротых уже намечается дифференциация туловищной мускулатуры: в брюшной части появляются парные косые мышцы и прямая мышца живота.

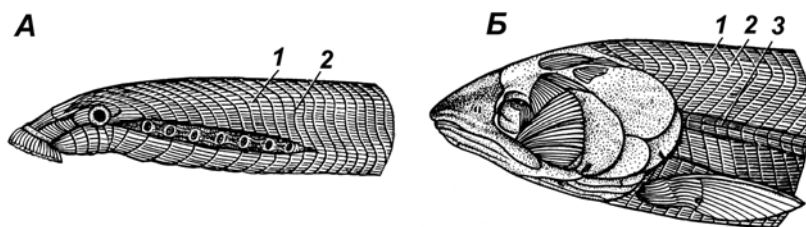


Рис. 14. Мускулатура круглоротых и рыб

А – минога; Б – лосось

1 – миомеры; 2 – миосепты; 3 – горизонтальная перегородка

У рыб туловищная мускулатура также представлена двумя боковыми мышцами, но миомеры разделены горизонтальной перегородкой на дорзальную и вентральную части. Миомеры расположе-

ны косо, образуют с наружной стороны изгибы, вершины которых в дорзальной и вентральной частях направлены назад. Количество миомеров соответствует количеству позвонков, каждый миомер начинается от середины одного позвонка и заканчивается на середине другого.

Мускулатура хрящевых и костных рыб имеет сходное строение. Однако у хрящевых рыб туловищная мускулатура (как и у круглоротых) дифференцируется слабо. У них появляются парные косые и прямые мышцы живота. У костистых рыб происходит дальнейшая дифференцировка туловищной мускулатуры и появляется мускулатура жаберной крышки.

У большинства костистых рыб развиваются:

- 1) длиннейшая мышца спины, расположена с каждой стороны вдоль всей спины; миомеры в ней сначала направляются назад, а затем опять вперед;
- 2) наружная косая мышца живота, расположена в верхней части вентрального тяжа; волокна мышцы направлены косо от верхнего края вниз и назад;
- 3) внутренняя косая мышца живота, образует всю боковую стенку, т.е. весь вентральный тяж; волокна мышцы направлены от верхнего края вниз и вперед;
- 4) прямая мышца живота, расположена в передней части брюшной стороны; волокна идут в продольном направлении.

Соматическая мускулатура головы у рыб включает:

- 1) наджаберные мышцы;
- 2) поджаберные мышцы;
- 3) шесть пар глазных мышц.

Мускулатура плавников состоит из пучков мышц, отходящих от туловищных миомеров.

У большинства рыб мышцы бесцветны, у некоторых видов они окрашены (у осетров – желтоватые, у лососей – оранжевые). Хрящевые рыбы имеют своеобразный химический состав мышц с повышенным содержанием мочевины: до 1,5–2,8% у морских видов, около 0,7% у пресноводных (пила рыба). У костистых рыб количество мочевины в мышцах не превышает 0,02–0,03%.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Пищеварительная система рыб представлена пищеварительным трактом и пищеварительными железами.

Пищеварительный тракт включает:

- 1) ротовую полость;
- 2) глотку;
- 3) пищевод;
- 4) желудок;
- 5) кишечник.

В зависимости от характера питания рыб эти отделы значительно различаются. Круглоротые имеют ротовой аппарат сосущего типа, он начинается с присасывательной воронки, на дне которой расположено ротовое отверстие. На внутренней поверхности воронки расположены роговые зубы. В глубине воронки имеется мощный язык с зубчиками. При помощи воронки круглоротые присасываются к жертве и языком просверливают ее тело. Около языка имеются парные слюнные железы, которые выделяют в рану вещества, препятствующие свертыванию крови и растворяющие белки. Таким образом, в ротовую полость поступает частично переваренная пища.

Хищные рыбы имеют большой хватательный рот, вооруженный зубами. Многие бентосоядные рыбы имеют всасывательный рот в виде трубки (карповые, морская игла); планктоноядные – большой или средний рот с мелкими зубами или без них (сиги, сельди и др.); перифитоноядные – рот в виде поперечной щели, расположенной на нижней стороне головы, нижняя губа покрыта роговым чехликом (подуст, храмуля).

У большинства рыб в ротовой полости на челюстях имеются зубы, представляющие собой видоизмененную плакоидную чешую. Зуб включает:

- 1) *витродентин* (наружный эмалеподобный слой);
- 2) *дентин* (пропитанное известью органическое вещество);
- 3) *пульпу* (полость, заполненная соединительной тканью с нервами и кровеносными сосудами).

Зубы, как правило, не имеют корней и по мере изнашивания заменяются новыми. У цельноголовых и двоякодышащих рыб зубы растут непрерывно; у многих мирных видов зубов в ротовой полости нет (карповые).

Зубы могут находиться не только на челюстях, но и на других костях ротовой полости и даже на языке. Хищные рыбы имеют острые, загнутые назад зубы, которые служат для схватывания и удерживания добычи. У многих скатов зубы плоские. У зубаток передние зубы конические и предназначены для схватывания добычи, а боковые и задние уплощенные – для раздавливания раковин моллюсков и др.

Настоящего языка, имеющего собственную мускулатуру, рыбы не имеют. Его роль выполняет непарный элемент подъязычной дуги (копула).

Ротовая полость рыб переходит в глотку, стенки которой пронизаны открывающимися наружу жаберными щелями с жаберными дугами. На внутренней стороне жаберных дуг располагаются жаберные тычинки, строение которых зависит от характера питания рыб. У хищных рыб жаберные тычинки малочисленные, короткие и предназначены для предохранения жаберных лепестков и удерживания добычи; у планктофагов – многочисленные, длинные, служат для отцеживания пищевых организмов (рис. 15). Число жаберных тычинок на первой жаберной дуге для некоторых видов является систематическим признаком (сиговые).

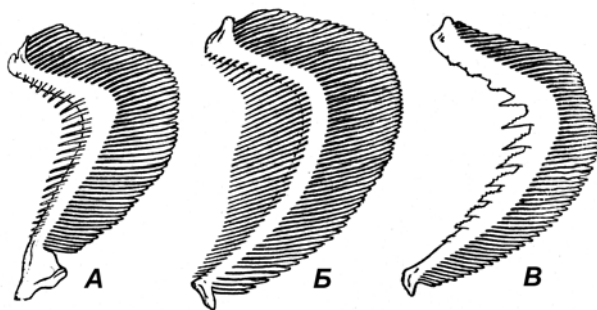


Рис. 15. Жаберные тычинки планктоноядных и хищных рыб

А – невольский сиг; Б – муксун; В – судак

У некоторых рыб в дорзальной стенке глотки развивается особый наджаберный орган, который служит для концентрации мелкой пищи (толстолобик).

Хищные рыбы имеют: 1) верхнеглоточные зубы (на верхних элементах жаберных дуг); 2) нижнеглоточные зубы (на пятой недоразвитой жаберной дуге). Глоточные зубы имеют вид площадок, покрытых мелкими зубчиками и служат для удержания добычи.

У карповых рыб сильно развиты нижнеглоточные зубы, которые расположены на пятой недоразвитой жаберной дуге. На верхней стенке глотки у карповых находится твердое роговое образование – жерновок, который участвует в перетирании пищи. Глоточные зубы могут быть однорядные (лещ, плотва), двухрядные (густера, шемая), трехрядные (сазан, усач) (рис. 16). Глоточные зубы сменяются ежегодно.



Рис. 16. Глоточные зубы

1 – однорядные (плотва); 2 – двухрядные (жерех); 3 – трехрядные (сазан)

В ротовой и глоточной полости рыб имеются железы, слизь которых не содержит пищеварительных ферментов, но облегчает проглатывание пищи.

Глотка переходит в короткий пищевод. У представителей отряда иглобрюхообразных пищевод образует воздушный мешок, который служит для раздувания тела.

У большинства рыб пищевод переходит в желудок. Строение и размеры желудка связаны с характером питания. Так, щука имеет желудок в виде трубки, у окуня – слепого выроста, некоторые рыбы имеют изогнутый желудок в виде буквы V (акулы, скаты, лосось и др.), который состоит из двух отделов: 1) кардиального (переднего); 2) пилорического (заднего) (рис. 17).

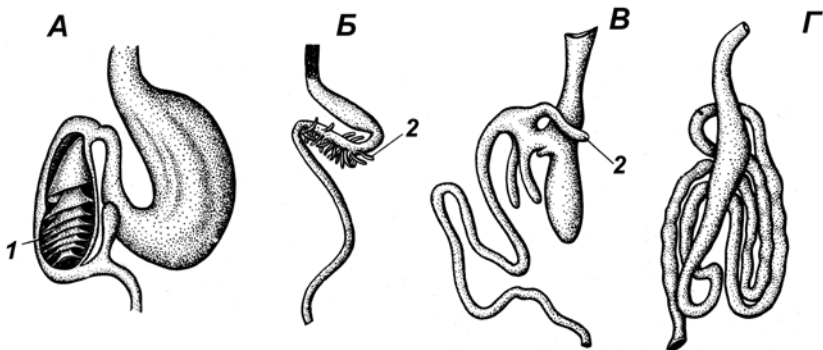


Рис. 17. Строение кишечника рыб

А – скат; Б – лосось; В – окунь; Г – карп; 1 – спиральный клапан; 2 – пилорические придатки

У круглоротых пищевод переходит в кишечник. У некоторых рыб желудка нет (карповые, двоякодышащие, цельноголовые, морские петухи, многие бычки, морской черт). Пища у них из пищевода поступает в кишечник, который делится на три отдела: передний, средний и задний. В переднюю часть кишечника впадают протоки печени и поджелудочной железы.

Для увеличения всасывательной поверхности кишечника рыб имеет ряд особенностей:

- 1) складчатая внутренняя поверхность;
- 2) спиральный клапан – вырост стенки кишки (у круглоротых, хрящевых рыб, хрящевых и костных ганоидов, двоякодышащих, кистеперых, лососевых);
- 3) пилорические придатки (сельдевые, лососевые, скумбриевые, кефалевые); придатки отходят от переднего отдела кишечника, у песчанок – один придаток, у речного окуня – три, у макрели – около 200; у осетровых пилорические придатки срослись и образовали пилорическую железу, открывающуюся в кишечник; количество пилорических придатков у некоторых видов является систематическим признаком (лососевые, кефалевые);

- 4) увеличение длины кишечника; длина связана с калорийностью пищи; у хищных рыб – короткий кишечник, у толстолобика, питающегося фитопланктоном, длина кишечника в 16 раз больше длины тела.

Кишечник заканчивается анальным отверстием, которое обычно расположено в задней части туловища впереди полового и мочевого отверстий. У хрящевых и двоякодышащих рыб сохраняется клоака.

Пищеварительные железы. В передний отдел кишечника впадают протоки двух пищеварительных желез: печени и поджелудочной железы.

Хрящевые рыбы имеют крупную трехдольчатую печень (10–20% массы тела). У костистых рыб печень может состоять из одной, двух или трех долей. Печень вырабатывает желчь, которая эмульгирует жиры и усиливает перистальтику кишечника. В печени происходит также обезвреживание ядовитых веществ, поступающих из кишечника, осуществляется синтез белков и углеводов, накапливаются гликоген, жир, витамины (акулы, тресковые).

Хрящевые и крупные осетровые рыбы имеют обособленную поджелудочную железу. У многих рыб ткань поджелудочной железы находится в печени и называется гепатопанкреасом (карповые), у некоторых рыб она расположена вблизи желчного пузыря и его протоков, селезенки, в кишечном мезентерии. Поджелудочная железа выделяет в кишечник ферменты, переваривающие жиры, белки и углеводы. Островковые клетки (эндокринные) вырабатывают гормон инсулин, регулирующий уровень сахара в крови.

Полагают, что пилорические придатки наряду с увеличением всасывательной поверхности несут ферментативную функцию. Помимо собственных пищеварительных ферментов у растительноядных видов рыб в пищеварении участвуют ферменты, выделяемые постоянно живущими в кишечнике микроорганизмами (симбиотическое пищеварение).

ПЛАВАТЕЛЬНЫЙ ПУЗЫРЬ И ГИДРОДИНАМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫБ

Плавучесть рыб (отношение плотности тела рыбы к плотности воды) может быть нейтральной (0), положительной или отрицательной. У большинства видов плавучесть колеблется от +0,03

до $-0,03$. При положительной плавучести рыбы всплывают, при нейтральной парят в толще воды, при отрицательной погружаются.

Нейтральная плавучесть (или гидростатическое равновесие) у рыб достигается:

- 1) при помощи плавательного пузыря;
- 2) обводнением мышц и облегчением скелета (у глубоководных рыб)
- 3) накоплением жира (акулы, тунцы, скумбрии, камбалы, бычки, вьюны и т.д.).

Большинство рыб имеют плавательный пузырь. Его возникновение связывают с появлением костного скелета, который увеличивает удельный вес костных рыб. У хрящевых рыб плавательный пузырь отсутствует, из костистых его нет у донных (бычки, камбалы, пинагор), глубоководных и некоторых быстроплавающих видов (тунец, пелагида, скумбрия). Дополнительным гидростатическим приспособлением у этих рыб является подъемная сила, которая образуется за счет мускульных усилий.

Плавательный пузырь образуется в результате выпячивания дорзальной стенки пищевода, его основная функция – гидростатическая. Плавательный пузырь воспринимает также изменения давления, имеет непосредственное отношение к органу слуха, являясь резонатором и рефлектором звуковых колебаний. У вьюновых плавательный пузырь покрыт костной капсулой, утратил гидростатическую функцию, и приобрел способность воспринимать изменения атмосферного давления. У двоякодышащих и костных гаганоидов плавательный пузырь выполняет функцию дыхания. Некоторые рыбы способны при помощи плавательного пузыря издавать звуки (треска, мерлуза).

Плавательный пузырь представляет собой относительно большой эластичный мешок, который расположен под почками. Он бывает:

- 1) непарный (большинство рыб);
- 2) парный (двоякодышащие и многоперы).

У многих рыб плавательный пузырь однокамерный (лососевые), у некоторых видов двухкамерный (карповые) или трехкамерный (ошибень), камеры между собой сообщаются. У ряда рыб от

плавательного пузыря отходят слепые отростки, соединяющие его с внутренним ухом (сельдевые, тресковые и др.).

Плавательный пузырь заполнен смесью кислорода, азота и углекислого газа. Соотношение газов в плавательном пузыре у рыб различается и зависит от вида рыб, глубины обитания, физиологического состояния и др. У глубоководных рыб в плавательном пузыре содержится значительно больше кислорода, чем у видов, обитающих ближе к поверхности.

Рыбы с плавательным пузырем делятся на открытопузырных и закрытопузырных.

У открытопузырных рыб плавательный пузырь соединяется с пищеводом с помощью воздушного протока. К ним относятся – двоякодышащие, многоперы, хрящевые и костные ганоиды, из костистых – сельдеобразные, карпообразные, щукообразные. У атлантической сельди, шпрота и хамсы помимо обычного воздушного протока имеется второй проток позади анального отверстия, который соединяет заднюю часть плавательного пузыря с внешней средой.

У закрытопузырных рыб воздушный проток отсутствует (окунеобразные, трескообразные, кефалеобразные и др.).

Первоначальное заполнение плавательного пузыря газами у рыб происходит при заглатывании личинкой атмосферного воздуха. Так, у личинок карпа это имеет место через 1–1,5 суток после вылупления. Если этого не происходит, развитие личинки нарушается и она гибнет. У закрытопузырных рыб плавательный пузырь со временем утрачивает связь с наружной средой, у открытопузырных воздушный проток сохраняется в течение всей жизни.

Регулирование объема газов в плавательном пузыре у закрытопузырных рыб происходит при помощи двух систем:

- 1) газовая железа (наполняет пузырь газами из крови);
- 2) овал (поглощает газы из пузыря в кровь).

Газовая железа – система артериальных и венозных сосудов, расположенных в передней части плавательного пузыря. Овал – участок во внутренней оболочке плавательного пузыря с тонкими стенками, окруженный мышечным сфинктером, расположен в задней части пузыря. При расслаблении сфинктера газы из плавательного пузыря поступают к среднему слою его стенки, где имеются

венозные капилляры и происходит их диффузия в кровь. Количество поглощаемых газов регулируется изменением величины отверстия овала.

При погружении закрытопузырных рыб объем газов в их плавательном пузыре уменьшается, и рыбы приобретают отрицательную плавучесть, но по достижении определенной глубины адаптируются к ней путем выделения газов в плавательный пузырь через газовую железу. При подъеме рыбы, когда давление уменьшается, объем газов в плавательном пузыре увеличивается, избыток их поглощается через овал в кровь, а затем через жабры удаляется в воду.

У открытопузырных рыб овала нет, избыток газов выводится наружу через воздушный проток. Большинство открытопузырных рыб не имеют газовой железы (сельдевые, лососевые). Секретция газов из крови в пузырь развита слабо и осуществляется с помощью эпителия, расположенного на внутреннем слое пузыря. Многие открытопузырные рыбы для обеспечения на глубине нейтральной плавучести перед погружением захватывают воздух. Однако при сильных погружениях его бывает недостаточно, и наполнение плавательного пузыря происходит газами, поступающими из крови.

ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ

Рыбам свойственно два типа дыхания: водное (при помощи жабр и кожи) и воздушное (при помощи кожи, плавательного пузыря, кишечника и наджаберных органов). Органы дыхания рыб делятся на: 1) основные (жабры); 2) дополнительные (все остальные).

Основные органы дыхания. Главной функцией жабр является газообмен (поглощение кислорода и выделение углекислого газа), они участвуют также в водно-солевом обмене, выделяют аммиак и мочевину.

У круглоротых органы дыхания представлены жаберными мешками (энтодермального происхождения), которые образовались в результате отделения от глотки. У миноги имеется семь пар жаберных мешков с двумя отверстиями в каждом из них: наружным и внутренним, ведущим в дыхательную трубку и способным закрываться. Дыхательная трубка образовалась в результате деления глотки на две части: нижнюю дыхательную и верхнюю пищеварительную. Заканчивается трубка слепо, а от ротовой полости отделе-

на особым клапаном. У личинки миноги (пескоройки) дыхательной трубки нет и внутренние жаберные отверстия открываются прямо в глотку. У большинства миксин наружные жаберные отверстия с каждой стороны объединяются в общий канал, который открывается дальше последнего жаберного мешка. Кроме того, носовое отверстие у миксин сообщается с глоткой. Вода у круглоротых поступает через ротовое отверстие в глотку или дыхательную трубку (у взрослых миног и миксин), затем в жаберные мешки, откуда выталкивается наружу. При питании вода засасывается и выводится через наружные жаберные отверстия. У закопавшихся в ил миксин вода поступает в жаберные мешки через носовое отверстие.

У эмбрионов рыб дыхание осуществляется за счет развитой сети кровеносных сосудов на желточном мешке и в плавниковой складке. По мере рассасывания желточного мешка увеличивается количество кровеносных сосудов на плавниковых складках, боках, голове. У личинок некоторых рыб развиваются наружные жаберы – выросты кожи, снабженные кровеносными сосудами (двоякодышщие, многопер, вьюн и др.).

Основными органами дыхания взрослых рыб являются жаберы (эктодермального происхождения).

У большинства хрящевых рыб имеется пять пар жаберных отверстий (у некоторых 6–7) и столько же жаберных дуг. Жаберной крышки нет, исключение составляют цельноголовые (химеры), у которых жаберные щели прикрыты кожной складкой. У акул жаберные отверстия располагаются по бокам головы, у скатов – на нижней поверхности тела. Каждая жабра хрящевых рыб состоит из:

- 1) жаберной дуги;
- 2) жаберных лепестков;
- 3) жаберных тычинок.

От внешней стороны жаберной дуги отходит межжаберная перегородка, жаберные лепестки покрывают ее с двух сторон, при этом задний край перегородки остается свободным и прикрывает наружное жаберное отверстие (рис. 18). Жаберные перегородки поддерживаются хрящевыми опорными лучами. Жаберные тычинки находятся на внутренней поверхности жаберной дуги. У основания межжаберной перегородки располагаются кровеносные

сосуды: 1) приносящая жаберная артерия, по которой идет венозная кровь; 2) две выносящие жаберные артерии с артериальной кровью.

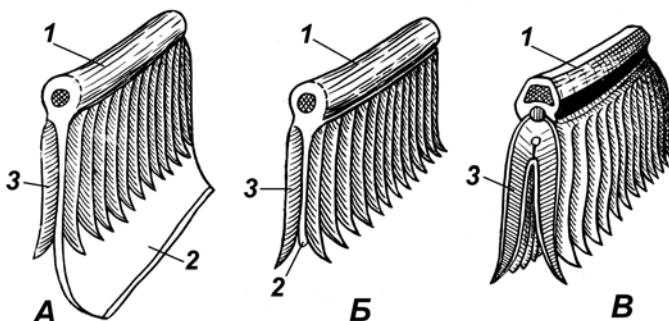


Рис. 18. Схема жаберного аппарата

А – хрящевая рыба; Б – химера; В – костистая рыба

1 – жаберная дуга; 2 – жаберная перегородка; 3 – жаберные лепестки

Жаберные лепестки, расположенные на одной стороне перегородки, образуют полужабру. Таким образом, жабра состоит из двух полужабр, находящихся на одной жаберной дуге, а совокупность двух полужабр, обращенных в одну жаберную щель, образует жаберный мешок. На первых четырех из пяти жаберных дугах имеется по две полужабры, а на последней жаберных лепестков нет, но в первом жаберном мешке на гидной дуге есть еще одна полужабра. Следовательно, у хрящевых рыб имеются четыре с половиной жабры.

У хрящевых рыб к органам дыхания могут быть отнесены брызгальца, представляющие собой рудиментарную жаберную щель. Они располагаются позади глаз и сообщаются с ротоглоточной полостью. На передней стенке брызгалец имеются клапаны, а на задней стенке – ложная жабра, снабжающая кровью органы зрения. Брызгальца имеются у хрящевых и осетровых. У хрящевых рыб в отличие от костных рыб жабры не выделяют продукты азотистого обмена и соли.

У акул при дыхании вода поступает через ротовое отверстие и выходит через наружные жаберные щели. У скатов вода поступает в ротоглоточную полость через открытые клапаны брызгалец, а при закрытии клапанов выходит наружу через жаберные щели.

Осетровые рыбы в жабрах имеют короткие межжаберные перегородки. Их редукция связана с появлением жаберной крышки, от которой отходят жаберные перепонки, прикрывающие жабры снизу. У осетровых (как и у хрящевых рыб) имеется пять пар жаберных дуг, на последней жаберной дуге, скрытой под кожей, жаберных лепестков нет. Передний ряд жаберных лепестков располагается на внутренней поверхности жаберной крышки и образует полужабру гиодной дуги (оперкулярную жабру). У осетровых, как и у хрящевых, имеется четыре с половиной жабры. На внутренней поверхности жаберной дуги в два ряда расположены жаберные тычинки.

У костистых рыб имеется четыре жаберные дуги и столько же полных жабр (задняя, пятая, жаберная дуга жабр не несет). Каждая жабра состоит из двух полужабр, но в связи с наличием развитой жаберной крышки межжаберная перегородка полностью редуцируется, и жаберные лепестки прикрепляются непосредственно к жаберной дуге, что увеличивает дыхательную поверхность жабр. Основу жабры составляет костная жаберная дуга, на которой располагаются жаберные лепестки треугольной формы. Жаберные лепестки с обеих сторон покрыты жаберными лепесточками (или респираторными складочками), где и происходит газообмен. У основания жаберных лепестков лежат хлоридные клетки, которые выводят соли из организма. По внутреннему краю жаберного лепестка проходит поддерживающий хрящевой луч, вдоль которого тянется лепестковая артерия, а по противоположной стороне – лепестковая вена. У основания жаберных лепестков проходят приносящая и выносящая жаберные артерии. На внутренней поверхности жаберной дуги расположены жаберные тычинки различных размеров и формы.

При жаберном дыхании костных рыб вода через рот поступает в глотку, проходит между жаберными лепестками, отдает кислород в кровь, получает углекислоту и выходит из жаберной полости наружу.

Жаберное дыхание может быть:

- 1) *активным*, вода через ротовое отверстие засасывается в глотку и омывает жаберные лепестки за счет движения жаберных крышек (у всех рыб);
- 2) *пассивным*, рыбы плавают с приоткрытым ртом и жаберными крышками, а ток воды создается за счет движения самой рыбы (у рыб, обитающих в воде с высоким содержанием кислорода).

Дополнительные органы дыхания. В процессе эволюции у костных рыб, живущих в водоемах, где существует дефицит кислорода, развились дополнительные органы дыхания.

Кожное дыхание свойственно почти всем рыбам. У рыб теплых стоячих водоемов через кожу поступает около 20% потребляемого кислорода, иногда эта величина может повышаться до 80% (каarp, карась, линь, сом). У рыб, обитающих в водоемах с высоким содержанием кислорода, кожное дыхание не превышает 10% общего потребления кислорода. Молодь, как правило, более интенсивно дышит кожей, чем взрослые особи.

Некоторым видам свойственно воздушное дыхание, которое осуществляется при помощи наджаберных органов, имеющих различное строение. В верхней части глотки у многих из них развиваются парные полые камеры (наджаберные полости), где слизистая оболочка образует многочисленные складки, пронизанные кровеносными капиллярами (змееголов). У ползуновых (лабиринтовых) рыб складки слизистой оболочки поддерживаются лабиринтообразно изогнутыми костными пластинками, отходящими от первой жаберной дуги (ползун, петушки, гурами, макроподы).

У клариевых сомов от жаберной полости отходит непарный древовидно разветвленный наджаберный орган, расположенный сверху и сзади жабр. У мешкожаберных сомов дополнительными органами дыхания являются парные длинные слепые мешки, которые отходят от жаберной полости и тянутся под позвоночником до хвоста.

Рыбы, имеющие наджаберные органы, приспособились к дыханию атмосферным кислородом и лишены возможности подниматься и заглатывать воздух у поверхности погибают от удушья даже в воде, богатой кислородом.

У некоторых рыб наблюдается кишечное дыхание. Внутренняя поверхность части кишечника у них лишена пищеварительных желез и пронизана густой сетью кровеносных капилляров, где происходит газообмен. Воздух, заглатываемый через рот, проходит через кишечник и выходит наружу через анальное отверстие (вьюн) или выталкивается обратно и выходит через рот (тропические сомы). У ряда тропических рыб для дыхания воздухом используется желудок или специальный слепой вырост желудка, заполненный воздухом.

Плавательный пузырь рыб также участвует в газообмене. У двоякодышащих рыб он преобразовался в своеобразные легкие, они имеют ячеистое строение и сообщаются с глоткой. Воздух при дыхании поступает в легкие через ротовое или носовые отверстия.

Среди двоякодышащих рыб есть однолегочные (рогозуб) и двулегочные (протоптер, лепидосирен). У однолегочных легкое разделено на две части и хорошо развиты жабры, поэтому они одинаково могут дышать и легкими, и жабрами. У двулегочных плавательный пузырь парный, жабры недоразвиты. Когда рыбы находятся в воде, легкие являются дополнительными органами дыхания, а в высохших водоемах, когда они зарываются в грунт, легкие становятся основным органом дыхания.

Плавательный пузырь является дополнительным органом дыхания и у некоторых других открытопузырных рыб (многопер, амия, панцирная щука, харациновые). Он пронизан густой сетью кровеносных капилляров, а у некоторых появляется ячеистость, что увеличивает внутреннюю поверхность.

СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

Кровь. Основными функциями крови являются:

- 1) транспортная (переносит питательные вещества, кислород, продукты обмена, желез внутренней секреции и др.);
- 2) защитная (защищает от вредных веществ и микроорганизмов).

Количество крови у круглоротых колеблется от 4 до 5% от общей массы тела, у рыб – от 1,5 (скат) до 7,3% (ставрида).

Кровь рыбы состоит из:

- 1) плазмы (или кровяной жидкости);
- 2) форменных элементов: эритроцитов (красных), лейкоцитов (белых) и тромбоцитов (кровяных пластинок).

Рыбы по сравнению с млекопитающими имеют более сложную морфологическую структуру крови, в кровяном русле у рыб имеются форменные элементы на всех фазах их развития, так как наряду со специализированными органами в кроветворении участвуют также стенки кровеносных сосудов.

Эритроциты рыб имеют эллипсоидную форму и содержат ядро. Их количество зависит от пола, возраста рыб, условий внешней среды и колеблется от 90 тыс./мм³ (акула) до 4 млн./мм³ (пеламида). Эритроциты

содержат гемоглобин (дыхательный пигмент), переносящий кислород от органов дыхания ко всем клеткам тела. Содержание гемоглобина в крови рыб зависит от их подвижности, у быстроплавающих видов оно выше. Содержание гемоглобина в крови скатов колеблется в пределах 0,8–4,5 г%, акул – 3,4–6,5 г%, костных рыб – 1,1–17,4 г%. Большинство рыб имеет красную кровь, у некоторых антарктических видов кровь и жаберы бесцветны, кровь почти не содержит эритроцитов (ледяная рыба). В условиях низкой температуры воды и высокого содержания в ней кислорода дыхание этих видов рыб осуществляется путем диффузии кислорода в плазму крови через капилляры кожи и жабр. Это малоподвижные рыбы и отсутствие гемоглобина у них компенсируется усиленной работой крупного сердца и всей системы кровообращения.

Лейкоциты защищают организм рыб от вредных веществ и микроорганизмов. Их количество у рыб велико и зависит от вида, пола, физиологического состояния, наличия заболеваний и др. У ерша их насчитывается от 75 до 325 тыс./мм³ (у человека их 6–8 тыс./мм³). Большое количество лейкоцитов у рыб свидетельствует о высокой защитной функции крови.

Лейкоциты подразделяются на:

- 1) зернистые (гранулоциты);
- 2) незернистые (агранулоциты).

У рыб нет общепринятой классификации лейкоцитов.

Тромбоциты – относительно крупные клетки с ядром, у рыб многочисленны, участвуют в свертывании крови.

Таким образом, для крови рыб характерно:

- 1) наличие ядра в эритроцитах и тромбоцитах;
- 2) сравнительно небольшое количество эритроцитов и малое содержание гемоглобина;
- 3) большое количество лейкоцитов и тромбоцитов.

Первые два признака говорят о примитивности кровеносной системы рыб, третий – о ее высокой специализации.

Кроветворные органы. В кроветворении рыб участвуют различные специализированные органы и участки. У осетровых кроветворение в основном происходит в лимфоидном органе, который расположен под крышей черепа, у костистых рыб – за черепом, перед почками (здесь формируются все типы форменных элементов крови).

Органами кроветворения у рыб также являются:

- 1) головная почка;
- 2) селезенка;
- 3) тимус;
- 4) жаберный аппарат;
- 5) слизистая оболочка кишечника;
- 6) стенки кровеносных сосудов;
- 7) перикард у костистых и эндокард у осетровых рыб.

Головная почка у рыб не отделена от туловищной и состоит из лимфоидной ткани (здесь образуются эритроциты и лимфоциты).

Селезенка у рыб имеет разнообразную форму и расположение. У миног сформировавшейся селезенки нет, ее ткань расположена в оболочке спирального клапана кишечника. У большинства рыб селезенка представляет собой отдельный орган, где образуются эритроциты, лейкоциты и тромбоциты, а также происходит разрушение погибших эритроцитов. Кроме того, селезенка выполняет защитную функцию (фагоцитоз лейкоцитов) и является депо крови.

Тимус (зобная или вилочковая железа) расположен в жаберной полости. В нем различают поверхностный, корковый и мозговой слои. В тимусе образуются лимфоциты, он стимулирует также образование их в других органах. Лимфоциты тимуса способны к продуцированию антител, участвующих в выработке иммунитета.

Кровеносная система включает в себя сердце и систему кровеносных сосудов. Сердце у рыб расположено вблизи жабр в небольшой околосердечной полости, у миног – в хрящевой капсуле. Сердце у рыб двухкамерное (одно предсердие и один желудочек) и включает четыре отдела:

- 1) предсердие (*atrium*);
- 2) желудочек (*ventriculus cordis*);
- 3) венозный синус, или венозная пазуха (*sinus venosus*);
- 4) артериальный конус (*conus arteriosus*).

Венозный синус представляет собой небольшой тонкостенный мешок, в котором скапливается венозная кровь. Из венозного синуса она поступает в предсердие, а затем в желудочек. Все отверстия между отделами сердца снабжены клапанами, что предупреждает обратный ток крови.

У хрящевых рыб артериальный конус примыкает к желудочку, стенка артериального конуса образована, как и желудочка, сердечной поперечнополосатой мускулатурой, а на внутренней поверхности имеется система клапанов (рис. 19).

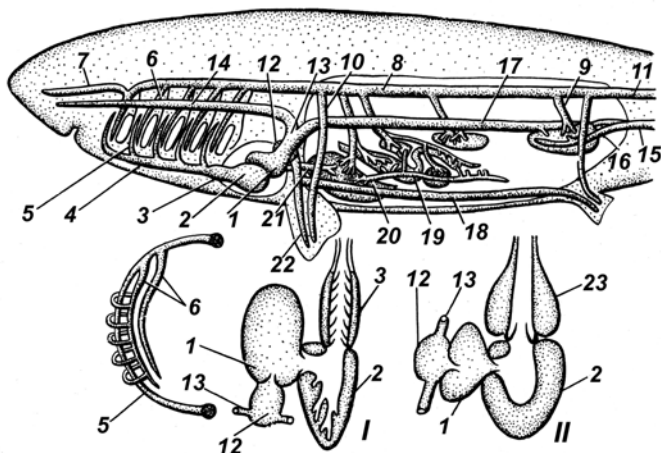


Рис. 19. Кровеносная система акулы, строение сердца акул (I) и костистых рыб (II)

1 – предсердие; 2 – желудочек; 3 – артериальный конус; 4 – брюшная аорта; 5 – приносящая жаберная артерия; 6 – выносящая жаберная артерия; 7 – сонная артерия; 8 – спинная аорта; 9 – почечная артерия; 10 – подключичная артерия; 11 – хвостовая артерия; 12 – венозный синус; 13 – кювьеров проток; 14 – передняя кардинальная вена; 15 – хвостовая вена; 16 – воротная система почек; 17 – задняя кардинальная вена; 18 – боковая вена; 19 – подкишечная вена; 20 – воротная вена печени; 21 – печеночная вена; 22 – подключичная вена; 23 – луковица аорты

У костистых рыб и круглоротых вместо артериального конуса имеется луковица аорты (*bulbus aortae*), представляющая собой расширенную часть брюшной аорты. В отличие от артериального конуса луковица аорты состоит из гладкой мускулатуры и клапанов не имеет.

Двоякодышащие рыбы имеют более сложное строение сердца в связи с развитием легочного дыхания. Предсердие почти полностью разделено на две части свисающей сверху перегородкой, которая в виде складки продолжается в желудочек и артериальный конус. В левую часть поступает артериальная кровь из легких, в правую – венозная кровь из венозной пазухи, таким образом, в левой части сердца течет более артериальная кровь, а в правой – более венозная.

Сердце круглоротых и рыб (за исключением двоякодышащих) содержит только венозную кровь.

Частота сокращений сердца специфична для каждого вида и зависит от возраста, физиологического состояния рыбы, температуры воды. У взрослых особей сердце сокращается довольно медленно – 20–35 раз в минуту, а у молоди значительно чаще (например, у мальков осетра – до 142 раз в минуту). При повышении температуры частота сокращений сердца увеличивается, а при понижении уменьшается. У многих видов в период зимовки сердце сокращается 1–2 раза в минуту (лещ, сазан). Кровяное давление в брюшной аорте у хрящевых рыб колеблется в пределах 7–45 мм рт.ст., у костных рыб 18–120 мм рт.ст.

Кровеносная система рыб замкнутая и включает:

- 1) артерии (сосуды, выносящие кровь из сердца);
- 2) вены (сосуды, приносящие кровь к сердцу).

Артерии и вены распадаются в органах и тканях рыб на капилляры. У рыб (кроме двоякодышащих) имеется только один круг кровообращения (рис. 20).

У костистых рыб венозная кровь из сердца через луковицу аорты поступает в брюшную аорту (*aorta ventralis*), а из нее по четырем приносящим жаберным артериям – в жабры. Окислившись в жабрах артериальная кровь по четырем выносящим жаберным артериям попадает в корни спинной аорты, проходящие по дну черепа и смыкающиеся впереди, образуя головной круг, от которого в разные части головы отходят сосуды. Позади жаберного отдела корни спинной аорты сливаются и образуют спинную аорту (*a. dorsalis*), которая проходит в туловищном отделе под позвоночником. От спинной аорты ответвляются артерии, снабжающие артериальной кровью внутренние органы, мышцы, кожу. Далее

спинная аорта уходит в гемальный канал хвостового отдела позвоночника и называется хвостовой артерией (*a. caudalis*). Все артерии распадаются на сеть капилляров, через стенки которых происходит обмен веществами между кровью и тканями. Из капилляров кровь собирается в вены.

Основными венозными сосудами являются передние и задние кардинальные вены.

Из головного отдела венозная кровь собирается от верхней части головы в передние кардинальные вены (*vena cardinalis anterior*); от нижней части головы (в основном от висцерального аппарата) – в непарную яремную (югулярную) вену (*v. jugularis inferior*); из грудных плавников – в подключичные вены (*v. subclavia*).

Из хвостового отдела венозная кровь собирается в хвостовую вену (*vena caudalis*), проходящую в гемальном канале позвоночника под хвостовой артерией. На уровне заднего края почек хвостовая вена разделяется на две воротные вены почек (*v. portae renalis*), которые, разветвляясь в почках на сеть капилляров, образуют воротную систему почек. Венозные сосуды, выходящие из почек, называются задними кардинальными венами (*v. cardinalis posterior*). По пути к сердцу они принимают вены от органов размножения, стенок тела. На уровне заднего конца сердца задние кардинальные вены сливаются с передними и образуют парные кювьеровы протоки (*ductus cuvieri*), несущие кровь в венозный синус.

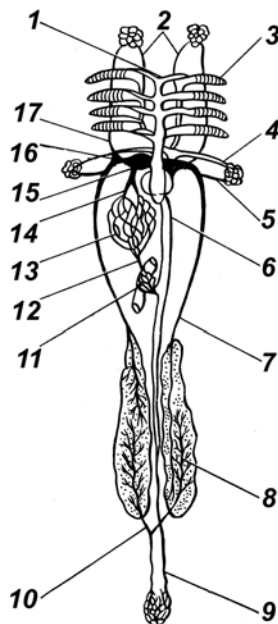


Рис. 20. Кровеносная система костистых рыб

1 – брюшная аорта; 2 – сонные артерии; 3 – жаберные артерии; 4 – подключичная артерия; 5 – подключичная вена; 6 – спинная аорта; 7 – задняя кардинальная вена; 8 – сосуды почек; 9 – хвостовая вена; 10 – воротная вена почек; 11 – кровеносные сосуды кишок; 12 – воротная вена печени; 13 – сосуды печени; 14 – печеночные вены; 15 – венозная пазуха; 16 – кювьеров проток; 17 – передняя кардинальная вена

От пищеварительного тракта, пищеварительных желез, селезенки, плавательного пузыря кровь собирается в воротную вену печени (*v. portae hepatis*), которая входит в печень и, разветвляясь на сеть капилляров, образует воротную систему печени. Из печени кровь собирается в печеночную вену (*v. hepatica*) и впадает непосредственно в венозный синус.

Таким образом, рыбы имеют две воротные системы – почек и печени. У костистых рыб строение воротной системы почек и задних кардинальных вен неодинаково. Так, у некоторых рыб в правой почке воротная система почек недоразвита, и часть крови, минуя воротную систему, сразу проходит в задние кардинальные вены (щука, окунь, треска).

Рыбы имеют существенные различия в схеме кровообращения.

Круглоротые имеют восемь приносящих и столько же выносящих жаберных артерий. Наджаберный сосуд непарный, корней аорты нет. У них отсутствуют воротная система почек и кювьеровы протоки, нет нижней яремной вены.

Хрящевые рыбы имеют пять приносящих и десять выносящих жаберных артерий. Имеются подключичные артерии и вены, которые обеспечивают кровоснабжение грудных плавников и плечевого пояса, а также боковые вены, начинающиеся от брюшных плавников. Они проходят по боковым стенкам брюшной полости и в области сердца сливаются с подключичными венами. Задние кардинальные вены на уровне грудных плавников образуют расширения – кардинальные синусы.

У двоякодышащих рыб более артериальная кровь, сконцентрированная в левой половине сердца, по брюшной артерии преимущественно поступает в передние приносящие жаберные артерии, из которых она направляется в голову и спинную аорту; более венозная кровь из правой половины сердца преимущественно проходит в задние приносящие жаберные артерии, а затем в легкие. При воздушном дыхании кровь в легких обогащается кислородом и по легочным венам поступает в левую часть сердца. У двоякодышащих рыб кроме легочных вен имеются брюшная и большие кожные вены, а вместо правой кардинальной образуется задняя полая вена.

Лимфатическая система рыб является незамкнутой. Лимфа представляет собой тканевую жидкость, по составу близкую к плазме крови, из форменных элементов крови она содержит лишь лимфоциты. Лимфатическая система связана с кровеносной системой и играет большую роль в обмене веществ. Во время циркуляции крови часть плазмы, омывая клетки тканей, попадает в лимфатические капилляры, а затем по лимфатической системе обратно в кровь.

Лимфатическая система состоит из лимфатических капилляров, которые переходят в средние и более крупные лимфатические сосуды, по которым лимфа движется к сердцу. Лимфатическая система, дополняя функцию венозной системы, осуществляет отток тканевой жидкости.

Наиболее крупными лимфатическими сосудами у рыб являются:

- 1) парные подпозвоночные (проходят по сторонам спинной аорты от хвоста до головы);
- 2) парные боковые (проходят под кожей вдоль боковой линии).

Через эти и головные сосуды лимфа изливается в задние кардинальные вены у кювьеровых протоков.

У рыб также имеются непарные лимфатические сосуды: дорзальный, вентральный, спинальный. У рыб нет лимфатических узлов, у некоторых видов рыб под последним позвонком находятся парные лимфатические сердца в виде овальных тел, которые проталкивают лимфу к сердцу. Движению лимфы также способствуют работа туловищной мускулатуры и дыхательные движения. У хрящевых рыб лимфатические сердца и боковые лимфатические сосуды отсутствуют. У круглоротых лимфатическая система обособлена от кровеносной системы.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА И ВОДНО-СОЛЕВОЙ ОБМЕН

Выделительная система рыб служит для выведения из организма продуктов обмена и обеспечения его водно-солевого состава. Она включает:

- 1) основные органы (парные туловищные почки с их выводными протоками – мочеточниками);
- 2) дополнительные органы (кожа, жабры и кишечник).

У позвоночных животных в процессе эволюции сформировались три типа почек:

- 1) предпочка, или головная (пронефрос);
- 2) туловищная, или первичная (мезонефрос);
- 3) тазовая, или вторичная (метанефрос).

Предпочка развивается в эмбриогенезе у низших позвоночных животных (круглоротые, рыбы, земноводные). Во взрослом состоянии у них функционирует туловищная (или первичная) почка. У высших позвоночных (амниот) в эмбриогенезе функционирует туловищная почка, а у взрослых – тазовая (или вторичная).

Предпочка (или головная почка) закладывается в передней части полости тела в виде 6–7 выделительных канальцев и состоит из мерцательных воронок с канальцами (нефростом), которые одним концом (воронкой) открываются в полость тела, а другим концом (канальцем) – в выводной проток (мочеточник). К верхней части воронки примыкает клубочек кровеносных капилляров. Продукты распада попадают в каналы предпочки из целомической жидкости через мерцательные воронки, а из крови – путем фильтрации через сосудистые клубочки. У круглоротых и рыб головная почка функционирует на ранних стадиях развития. У некоторых рыб она сохраняется в виде 2–3 канальцев во взрослом состоянии (бычки, атерина, бельдюга), у большинства рыб она преобразуется в лимфоидный орган, участвующий в кроветворении.

У взрослых круглоротых и рыб позади предпочки развиваются туловищные мезонефрические почки, которые представляют собой лентовидные тяжи темно-красного цвета и располагаются ниже позвоночника почти вдоль всей полости тела.

Основную массу туловищной почки заполняют нефроны. Нефрон состоит из:

- 1) мальпигиева тельца (клубочек капиллярных сосудов, заключенный в боуменову капсулу);

2) выделительного канальца.

Мочевые (выделительные) канальцы отходят от капсул, объединяются в более крупные и впадают в мочеточники.

У большинства рыб мерцательных воронок в почках нет, они сохраняются у некоторых хрящевых, а также у осетровых и амии.

В почках выделяют три отдела: передний, средний и задний, которые у разных рыб имеют разную форму. У всех рыб передний отдел представляет предпочка (головная почка). У многих видов рыб некоторые отделы правой и левой почек сливаются.

Продукты обмена веществ доставляются в почки с кровью. Почки получают артериальную кровь из почечных артерий; венозную кровь – по воротным венам из хвостового отдела. Артериальная кровь по почечным артериям поступает в сосудистые клубочки, где фильтруется и образуется первичная моча. Выходящие из сосудистых клубочков кровеносные сосуды вместе с сосудами воротной системы почек оплетают выделительные канальцы, собираются вместе и образуют задние кардинальные вены. В средней части выделительных канальцев происходит обратное всасывание полезных для организма веществ (сахара, витамины, аминокислоты, вода) и образуется вторичная, или окончательная, моча. У хрящевых рыб основным компонентом мочи является мочевины, у костистых – аммиак (аммиак намного токсичнее мочевины). Двоякодышащие рыбы, впадающие в оцепенение при высыхании водоемов, в активном состоянии выделяют аммиак, а в оцепененном – мочевины, которая накапливается в организме, но после пробуждения выводится.

Выводным протоком головной почки является пронефрический канал, который при развитии туловищной почки разделяется на два канала: вольфов и мюллеров. У самок хрящевых рыб мюллеров канал выполняет функцию яйцевода, у самцов он атрофируется. Вольфов канал у круглоротых, костистых и самок хрящевых рыб выполняет функцию мочеточника.

У самцов хрящевых рыб на ранних стадиях развития вольфов канал выполняет одновременно функции мочеточника и семяпровода. У взрослых хрящевых образуется самостоятельный мочеточник, открывающийся в мочеполовой синус и затем в клоаку, вольфов канал у них становится семяпроводом.

У костистых рыб клоаки нет (за исключением двоякодышащих), выделительная и половая системы полностью разделены. Мочеточники (вольфовы каналы) у них при выходе из почек объединяются в непарный проток, который в задней части брюшной полости образует мочевой пузырь. Мочевой пузырь открывается наружу мочевым отверстием позади анального (у двоякодышащих в клоаку).

Выделение продуктов распада тесно связано с водно-солевым обменом рыб. У морских и пресноводных рыб эти процессы протекают различно.

Морские хрящевые рыбы живут в изотоничной среде (т.е. осмотическое давление крови и тканевых жидкостей равно давлению окружающей среды). У них изотоничность внутренней и внешней среды обеспечивается за счет удержания в крови и тканевых жидкостях мочевины и солей (концентрация мочевины в крови у них достигает 2,6%). Через почки наружу у них выводятся лишь излишки мочевины, солей и воды, количество выделяемой мочи невелико (2–50 мл на 1 кг массы тела в сутки). У морских хрящевых рыб для выведения избытка солей сформировалась особая ректальная железа, открывающаяся в прямую кишку.

Все пресноводные рыбы живут в гипотонической среде (т.е. осмотическое давление крови и тканевых жидкостей выше, чем в окружающей среде), поэтому вода постоянно проникает в организм через кожу, жабры, с пищей. Чтобы избежать обводнения пресноводные рыбы имеют хорошо развитый фильтрационный аппарат почек, что позволяет им выделять большое количество мочи (50–300 л на 1 кг массы тела в сутки). Потеря солей с мочой компенсируется активной их реабсорбцией в почечных канальцах и поглощением солей жабрами из воды, часть солей поступает с пищей (рис. 21).

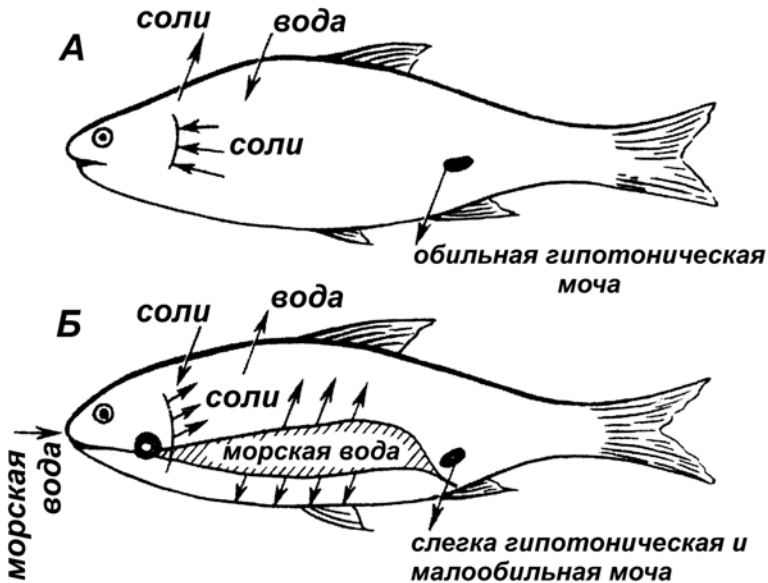


Рис. 21. Водно-солевой обмен костистых рыб

A – пресноводные рыбы; Б – морские костистые рыбы

Морские костистые рыбы живут в гипертонической среде (т.е. осмотическое давление крови и тканевых жидкостей ниже, чем в окружающей среде), поэтому вода выходит из организма через кожу, жабры, с мочой и фекалиями. Во избежание иссушения они пьют соленую воду (от 40 до 200 мл на 1 кг массы в сутки), которая из кишечника всасывается в кровь. Избыток солей из кишечника удаляется с каловыми массами, а также выводится секреторными (хлоридными) клетками жаберного аппарата. У морских костистых рыб уменьшается число клубочков в почках, а у некоторых рыб исчезают совсем (морская игла, морской черт). Таким образом, почки выводят небольшое количество мочи (0,5—20 мл на 1 кг массы тела в сутки).

Проходные рыбы при переходе из одной среды в другую могут изменять способ осморегуляции: в морской среде она осуществляется как у морских рыб, а в пресной – как у пресноводных. Такие адаптации водно-солевого обмена позволили костистым рыбам широко освоить пресные и соленые водоемы.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Система воспроизводства рыб представлена половыми железами или гонадами (у самцов – семенник, у самок – яичник) и выводными протоками.

Круглоротые имеют примитивную систему воспроизводства. Они все раздельнополые, имеют непарные гонады дольчатого строения. Выводные протоки у них отсутствуют и зрелые половые продукты через разрывы стенок гонады попадают сначала в полость тела, а затем через половые поры поступают в мочеполовой синус и выводятся наружу. Оплодотворение у круглоротых наружное.

Хрящевые имеют сложную систему воспроизводства, им свойственно внутреннее оплодотворение, яйцеживорождение, а у некоторых живорождение.

Самцы хрящевых рыб имеют парные семенники, от них отходят семявыносящие каналы, которые, пройдя через переднюю часть почек, попадают в вольфовы каналы. Передняя часть почек выделительной функции не несет и превращается в придаток семенника. Вольфовы каналы на ранних этапах развития выполняют роль мочеточников и семяпроводов, у взрослых рыб, когда появляются обособленные мочеточники, только роль семяпроводов. В задней части семяпровода у половозрелых самцов образуется расширение – семенной пузырек. Семяпроводы правой и левой стороны открываются в полость мочеполового сосочка. Рядом с ними туда же открываются отверстия тонкостенных полых выростов – семенных мешков (остатки мюллеровых каналов). Мочеполовой сосочек открывается в полость клоаки. Формирование мужских половых клеток происходит в канальцах семенника. Недозревшие сперматозоиды по семявыносящим канальцам попадают в переднюю часть почки (придаток семенника) и в его канальцах созревают. Зрелые сперматозоиды, пройдя по семяпроводу, скапливаются в семенных пузырьках и семенных мешках. Во время оплодотворения стенки семенных пузырьков и семенных мешков сокращаются, и сперматозоиды выбрасываются в клоаку самца, а затем с помощью птеригоподий (копулятивных органов) вводятся в клоаку самки (внутреннее оплодотворение).

Самки хрящевых рыб (а также осетровых, двоякодышащих и некоторых костистых) имеют парные яичники, которые у них обособлены от яйцеводов. Роль яйцеводов у хрящевых выполняют мюллеровы каналы. Парные яйцеводы открываются в полость тела непарной воронкой. Созревшее яйцо через разрыв стенки фолликула выпадает в полость тела и через воронку в яйцевод, где и происходит его оплодотворение. В яйцеводах располагаются скорлуповые железы, где яйцо сначала покрывается студенистой белковой оболочкой, а затем плотной рогоподобной оболочкой, часто имеющей выросты и жгуты. В задней части яйцеводы имеют особые расширения – матки, открывающиеся вместе с мочевым сосочком в клоаку.

У осетровых рыб мочеполовая система занимает промежуточное положение между хрящевыми и костистыми рыбами. У них (как и у двоякодышащих рыб) сохраняются яйцеводы с воронками. Оба яйцевода сливаются вместе и открываются одним отверстием наружу позади анального. Клоаки нет. Оплодотворение наружное. От семенников отходят семенные каналы, которые, как и у хрящевых, пройдя через переднюю часть почек, попадают в общие выводные протоки (вольфовы каналы), являющиеся одновременно и мочеточниками. Кроме того, у самцов осетровых сохраняются рудименты яйцеводов с воронками, которые сообщаются с общим выводным протоком.

Костистым рыбам свойственно полное разделение половой и выделительной систем. Вольфовы каналы выполняют роль мочеточников, мюллеровы каналы полностью редуцированы. Большинство рыб имеют парные половые железы. Половыми протоками служат особые короткие каналы, являющиеся задней удлиненной частью гонад.

У самцов семенники состоят из системы семенных канальцев, отходящих от его стенок и впадающих в общий выводной проток. Канальцы семенника открываются в семяпровод, в нижней части которого иногда образуется расширение – семенной пузырек. Семяпроводы обоих семенников открываются наружу общим половым или мочеполовым отверстием.

В зависимости от формы семенника и расположения выводного протока различают семенники:

- 1) диприноидного типа (или ацинозные семенники); поперечный срез семенника округлый или овальный; семенные каналцы сильно ветвятся и открываются в выводной проток, проходящий вдоль его верхней части; участки семенных каналцев напоминают ампулы, пузырьки (ацинус – пузырек) (карповые, осетровые, лососевые, сельдевые, сомовые, щуковые);
- 2) перкоидного типа (или радиальные семенники); на поперечном срезе имеют форму треугольника; семенные каналцы располагаются радиально и почти не ветвятся; выводной проток находится с верхней стороны семенника и глубоко погружен в его толщу (окуневые).

У самок яичники имеют внутреннюю полость, в которую свешиваются яйценозные пластинки. У большинства костистых рыб оболочка яичника продолжается в виде короткого протока – яйцевода в мочеполовой синус или в самостоятельное половое отверстие (яичник закрытого типа). У некоторых видов (лососевые, вьюновые, щиповки, муреновые) яйцеводов нет, яйца выпадают в полость тела и через половое отверстие выходят наружу (яичник незамкнутый – открытого типа).

Оплодотворение у большинства костных рыб наружное, у немногих видов внутреннее. При внутреннем оплодотворении самец вводит семя в половые пути самки при помощи специальных совокупительных органов: генитального сосочка (бычки-подкаменщики); гоноподия – измененного участка анального плавника (гамбузия); приапия – округлого органа, скелет которого образован элементами плечевого и тазового поясов (неостетус).

Большинство видов костных рыб раздельнополюе. Однако есть исключения – у каменных окуней и морских карасей отмечен нормальный гермафродитизм: каждая особь имеет и мужскую, и женскую половые железы, обычно созревающие поочередно, что предотвращает самооплодотворение. У некоторых губановых рыб обе железы могут функционировать параллель-

но, что сопровождается быстрым превращением особи из самца в самку и обратно (морской юнкер).

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система связывает организм с внешней средой и регулирует деятельность внутренних органов.

Нервная система представлена:

- 1) центральной (головной и спинной мозг);
- 2) периферической (нервы, отходящие от головного и спинного мозга).

Периферическая нервная система делится на:

- 1) соматическую (иннервирует поперечнополосатую мускулатуру, обеспечивает чувствительность тела, состоит из нервов, отходящих от спинного мозга);
- 2) вегетативную (иннервирует внутренние органы, делится на симпатическую и парасимпатическую, состоит из нервов, отходящих от головного и спинного мозга).

Головной мозг рыб включает пять отделов:

- 1) передний мозг (telencephalon);
- 2) промежуточный мозг (diencephalon);
- 3) средний мозг (mesencephalon);
- 4) мозжечок (cerebellum);
- 5) продолговатый мозг (myelencephalon) (рис. 22).

Внутри отделов головного мозга находятся полости. Полости переднего, промежуточного и продолговатого мозга называются желудочками, полость среднего мозга – сильвиевым водопроводом (она соединяет полости промежуточного и продолговатого мозга).

Передний мозг у рыб представлен двумя полушариями с неполной перегородкой между ними и одной полостью. В переднем мозге дно и бока состоят из нервного вещества, крыша у большинства рыб эпителиальная, у акул она состоит из нервного вещества. Передний мозг является центром обоняния, регулирует функции стайного поведения рыб. Выросты переднего мозга образуют обонятельные доли (у хрящевых рыб) и обонятельные луковицы (у костистых рыб).

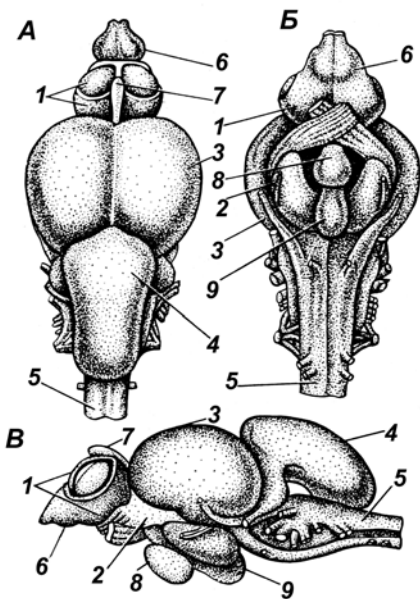


Рис. 22. Строение головного мозга (лосось)

А – вид сверху; Б – вид снизу; В – вид сбоку

1 – передний мозг; 2 – промежуточный мозг; 3 – средний мозг (зрительные доли); 4 – мозжечок; 5 – продолговатый мозг; 6 – обонятельные доли; 7 – эпифиз; 8 – гипофиз; 9 – сосудистый мешок

В промежуточном мозге дно и боковые стенки состоят из нервного вещества, крыша – из тонкого слоя соединительной ткани. В нем различают три части:

- 1) эпиталамус (надбугровая часть);
- 2) таламус (средняя, или бугровая часть);
- 3) гипоталамус (подбугровая часть).

Эпиталамус образует крышу промежуточного мозга, в задней его части расположен эпифиз (железа внутренней секреции). У миног здесь размещены пинеальный и парапинеальный органы, выполняющие светочувствительную функцию. У рыб парапинеальный орган редуцируется, а пинеальный превращается в эпифиз.

Таламус представлен зрительными буграми, размеры которых связаны с

остротой зрения. При слабом зрении они небольшие или отсутствуют.

Гипоталамус образует нижнюю часть промежуточного мозга и включает воронку (полый вырост), гипофиз (железа внутренней секреции) и сосудистый мешочек, где образуется жидкость, заполняющая желудочки головного мозга.

Промежуточный мозг служит первичным зрительным центром, от него отходят зрительные нервы, которые впереди воронки образуют хиазму (перекрест нервов). Также этот промежуточный мозг

является центром переключения возбуждений, которые поступают из всех отделов мозга, связанных с ним, а через гормональную деятельность (эпифиз, гипофиз) участвует в регуляции метаболизма.

Средний мозг представлен массивным основанием и зрительными долями. Крыша его состоит из нервного вещества, имеет полость – сильвиев водопровод. Средний мозг является зрительным центром, также регулирует тонус мышц и равновесие тела. От среднего мозга отходят глазодвигательные нервы.

Мозжечок состоит из нервного вещества, отвечает за координацию движений, связанных с плаванием, сильно развит у быстроплавающих видов (акула, тунец). У миног мозжечок развит слабо и не выделяется в самостоятельный отдел. У хрящевых рыб мозжечок представляет полый вырост крыши продолговатого мозга, который сверху налегает на зрительные доли среднего мозга и на продолговатый мозг. У скатов поверхность мозжечка разделена бороздами на 4 части.

В продолговатом мозге дно и стенки состоят из нервного вещества, крыша образована тонкой эпителиальной пленкой, внутри его расположена полость желудочка. От продолговатого мозга отходит большинство головных нервов (с V по X), иннервирующих органы дыхания, равновесия и слуха, осязания, органы чувств системы боковой линии, сердце, пищеварительную систему. Задний отдел продолговатого мозга переходит в спинной мозг.

Рыбы в зависимости от образа жизни имеют различия в развитии отдельных отделов головного мозга. Так, у круглоротых хорошо развит передний мозг с обонятельными долями, слабо развит средний мозг и недоразвит мозжечок; у акул – хорошо развит передний мозг, мозжечок и продолговатый мозг; у костистых пелагических подвижных рыб с хорошим зрением – наиболее развиты средний мозг и мозжечок (скумбрия, летучая рыба, лососи) и т.д.

У рыб от головного мозга отходит 10 пар нервов:

I. Обонятельный нерв (*nervus olfactorius*) отходит от переднего мозга. У хрящевых и некоторых костистых обонятельные луковицы примыкают непосредственно к обонятельным капсулам и соединяются с передним мозгом при помощи нервного тракта. У большинства костистых рыб обонятельные луковицы примыкают к переднему мозгу, а от них к обонятельным капсулам идет нерв (щука, окунь).

II. Зрительный нерв (*n. opticus*) отходит от дна промежуточного мозга и образует хиазму (перекрест), иннервирует сетчатку глаза.

III. Глазодвигательный нерв (*n. oculomotorius*) отходит от дна среднего мозга, иннервирует одну из глазных мышц.

IV. Блоковый нерв (*n. trochlearis*) начинается от крыши среднего мозга, иннервирует одну из глазных мышц.

Все остальные нервы начинаются от продолговатого мозга.

V. Тройничный нерв (*n. trigeminus*) разделяется на три ветви, иннервирует челюстную мускулатуру, кожу верхней части головы, слизистую ротовой полости.

VI. Отводящий нерв (*n. abducens*) иннервирует одну из глазных мышц.

VII. Лицевой нерв (*n. facialis*) имеет много ветвей, иннервирует отдельные части головы.

VIII. Слуховой нерв (*n. acusticus*) иннервирует внутреннее ухо.

IX. Языкоглоточный нерв (*n. glossopharyngeus*) иннервирует слизистую оболочку глотки, мускулатуру первой жаберной дуги.

X. Блуждающий нерв (*n. vagus*) имеет много ветвей, иннервирует мускулатуру жабр, внутренние органы, боковую линию.

Спинальный мозг расположен в спинномозговом канале, образованном верхними дугами позвонков. В центре спинного мозга проходит канал (невроцель), продолжение желудочка головного мозга. Центральная часть спинного мозга состоит из серого вещества, периферическая – из белого. Спинальный мозг имеет сегментное строение, от каждого сегмента, число которых соответствует количеству позвонков, с двух сторон отходят нервы.

Спинальный мозг при помощи нервных волокон связан с различными отделами головного мозга, осуществляет передачу возбуждений нервных импульсов, также является центром безусловных двигательных рефлексов.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Органы химической рецепции и осязания. Органы химической рецепции служат для получения информации о веществах, растворенных в воде, вкусе пищи. Они включают:

- 1) органы обоняния;
- 2) органы химической необонятельной рецепции.

Органы обоняния (обонятельные мешки) расположены в носовой полости. У рыб обычно парные носовые отверстия (ноздри). Ноздря разделена кожистым клапаном и имеет два отверстия, вода заходит в обонятельный мешок через переднее отверстие и выходит через заднее. Полость обонятельного мешка имеет складки (розетки) и выстлана слизистой оболочкой, связанной с нервными окончаниями. К органам обоняния подходят обонятельные нервы, отходящие от переднего мозга, и волокна тройничного нерва.

Круглоротые имеют непарный орган обоняния (у миксин он сообщается с глоткой, у миног – нет). У миног ноздря ведет в длинный канал, задняя стенка которого образует обонятельную капсулу с чувствительными клетками. Канал продолжается до начала хорды, образуя питуитарный вырост. К верхней части этого выроста прилегает гипофиз. Обонятельный канал миног называют также назогипофизарным. Движение воды (забор и выталкивание ее обратно) в обонятельной капсуле осуществляется за счет изменения объема питуитарного выроста. У миксин питуитарный вырост открывается отверстием в ротовую полость, поэтому у зарывшейся в ил минсины вода может поступать к жаберным мешкам через ноздри.

Рыбы имеют парные органы обоняния. У хрящевых рыб парные ноздри расположены обычно на брюшной стороне рыла. У всех рыб (за исключением двоякодышащих и кистеперых) ноздри с полостью глотки не сообщаются.

При помощи органов обоняния рыбы находят пищу, различают пол, физиологическое состояние рыб, ориентируются в пространстве. Некоторые виды очень чувствительны к запахам (акулы, проходные лососевые, налим, угорь и др.). Так, акулы способны распознавать запах крови на расстоянии до 2 км.

Рыбы чутко реагируют на сигналы опасности, на вещества, выделяемые из кожи при ранении. Реакция рыб различна: одни зарываются в ил, другие затаиваются, третьи выпрыгивают из воды и т.д.

Органы обоняния играют важную роль при миграциях рыб. Так., лососевые рыбы запоминают запах (химический состав) реки, в которой они выклюнулись из икринки, и через несколько лет после нагула в море, возвращаются для размножения в родной водоем (явление хоминга – нахождение дома). Опыты с мечением личинок показали, что

из 13 тыс. выловленных на нерестилищах рыб 34% вошли точно в те реки и ручьи, где они выклюнулись из икры, 65% в соседние и лишь 1% был пойман на значительном удалении от мест мечения.

Органы химической необонятельной рецепции воспринимают различные химические показатели среды (соленость, активная реакция среды, концентрация углекислоты и др.) и представлены:

- 1) вкусовыми почками (скопление чувствующих клеток);
- 2) вкусовыми клетками (клубковидные, кустиковидные, веретеновидные);
- 3) свободными нервными окончаниями.

У рыб центр химической необонятельной рецепции находится в продолговатом мозгу.

Вкусовые почки и клетки расположены главным образом в слизистой полости рта, на усиках, жабрах, голове, лучах плавников. Рыбы различают оттенки вкуса (сладкое, горькое, соленое, кислое). Острота вкуса связана с экологическими особенностями вида (пищевая специализация, тип местообитания, степень развития других рецепторов). Так, слепая мексиканская пещерная рыбка распознает раствор глюкозы при концентрации 0,005%.

Рыбы способны воспринимать тактильные (прикосновение, давление), болевые, температурные ощущения. Тактильные ощущения воспринимаются с помощью органов осязания. К ним относятся осязательные тельца (скопление чувствующих клеток), рассеянных по поверхности тела. Много осязательных точек расположено на голове, усиках и плавниках рыбы. Рыбы имеют невысокую болевую чувствительность из-за низкого уровня развития нервной системы.

Рыбы весьма чувствительны к изменениям температуры. Температура воды воспринимается рыбами с помощью терморепцепторов (свободных нервных окончаний), расположенных в поверхностных слоях кожи. Небольшие отклонения в температуре воды могут изменить пути миграций и сроки нереста рыб. Костные рыбы способны различать перепады температур в 0,4°C.

Электрические рецепторы и электрические органы рыб. По характеру вырабатываемых электрических импульсов рыб делят на:

- 1) неэлектрических (большинство других рыб).
- 2) слабоэлектрических (мормиры, гимнарх, гимнот и др.);

3) сильноэлектрических (электрические сом, угорь, скат);

Электрические поля образуются вокруг тела любой рыбы. Неэлектрические рыбы создают слабые электрические импульсы 100–200 мкВ в результате нервно-мышечной деятельности. В стае электрические поля отдельных рыб суммируются и образуется общее биоэлектрическое поле, которое влияет на поведение и ориентацию рыб. Слабо- и сильноэлектрические рыбы имеют специализированными электрическими органами.

Рыбы воспринимают электрические поля по-разному. У слабо- и сильноэлектрических рыб (за исключением электрического сома и звездочета) имеются специальные электрорецепторы, которые входят в систему органов чувств боковой линии. У неэлектрических рыб (кроме хрящевых, некоторых осетровых, сомовых) электрорецепторы не обнаружены. Но они способны воспринимать электрический ток, действующий на другие рецепторы и свободные нервные окончания. Электрические органы рыб служат им для защиты, нападения на добычу и ориентации.

Электрические органы всех электрических рыб представляют собой парные, симметрично расположенные по бокам тела структуры, которые состоят из электрических пластинок, собранных в столбики.

У ската электрические органы (до 25% массы рыбы) напоминают пчелиные соты. Один орган состоит приблизительно из 600 шестигранных призм, расположенных вертикально. В каждой призме насчитывается до 40 электрических пластинок, имеющих вид дисков, отделенных студенистой соединительной тканью. Каждая призма представляет собой своеобразную электрическую батарею.

У угря огромные электрические органы (около 30% массы тела) тянутся по бокам почти вдоль всего тела и также состоят из призм, но с горизонтальным расположением. В каждом органе насчитывают около 70 призм, каждая содержит около 6 тыс. электрических пластинок.

У сома парные электрические органы (около 25% массы тела) расположены под кожей вдоль тела и сходятся по средней линии спинной и брюшной сторон. В студенистом веществе электрических органов находится большое количество электрических пластинок (около 2 млн), расположенных поперек тела.

Нервными центрами электрических органов у рыб являются электрические доли продолговатого мозга и спинной мозг.

Основными элементами электрических органов у большинства рыб являются электрические пластинки. Электрическая пластинка имеет две стороны:

- 1) мембранную, или лицевую (к ней подходят нервные окончания);
- 2) обратную (к ней подходят кровеносные сосуды).

В момент возбуждения мембранная сторона пластинки становится электроотрицательной, а обратная – электроположительной. Электрические клетки в столбиках или призмах соединены последовательно (т.е. увеличивается общее напряжение), а ряды столбиков в электрических органах соединены параллельно (т.е. увеличивается общая сила тока).

Величина генерируемого напряжения различна. Обитатели пресных вод со слабой электропроводностью (электрические угорь и сом) генерируют ток высокого напряжения: угорь до 600 В при силе тока 1,2 А, сом до 350 В при силе тока в десятые доли ампера. Обитатели морских вод с хорошей электропроводностью генерирует разряды меньшего напряжения, но высокой силы тока (электрический скат 40–60 В при силе тока 50–60 А).

Звездочеты и обыкновенные скаты занимают промежуточное положение между сильно- и слабоэлектрическими рыбами. Они имеют специализированные органы небольшого размера, которые расположены в хвостовой части тела (скат) или на голове (звездочет). Напряжение, создаваемое скатом-морской лисицей, составляет около 4 В. Слабоэлектрические рыбы имеют небольшие хвостовые электрические органы, создаваемое напряжение – десятые доли вольта.

У круглоротых (морская минога и миксины) имеется слабый электрический орган на голове, способный создавать слабое электрическое поле напряжением до 1 милливольт. По изменению этого поля животные чувствуют приближение другого организма или препятствия.

Органы зрения. Глаза у большинства рыб расположены по бокам головы. Зрение у рыб монокулярное, т.е. каждый глаз видит самостоятельно (поле зрения по горизонтали 160–170°, по вертикали около 150°). У многих рыб хрусталик выступает из отверстия зрачка, что увеличивает поле зрения. Спереди монокулярное зрение каждого глаза перекрывается, и образуется бинокулярное (все-го 15–30°). Основным недостатком монокулярного зрения неточная оценка расстояния (рис. 23).

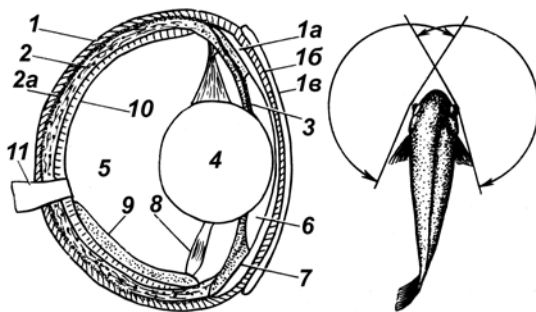


Рис. 23. Строение глаза и поле зрения рыб

1 – склера; 1а, 1б, 1в – слои роговицы; 2 – сосудистая оболочка; 2а – пигментный слой сосудистой оболочки; 3 – радужина; 4 – хрусталик; 5 – задняя камера; 6 – передняя камера; 7 – кольцевая связка; 8 – сократительная мышца; 9 – серповидный отросток; 10 – сетчатка; 11 – зрительный нерв

У многих пресноводных рыб зрачок неподвижен, некоторые виды могут его сужать и расширять (угорь, камбалы, звездочет, хрящевые). Глаза большинства рыб не имеют век, у некоторых акул есть мигательная перепонка, у кефалей и некоторых сельдей развиваются жировые веки.

У рыб глаз включает три оболочки:

- 1) склера (наружная);
- 2) сосудистая (средняя);
- 3) сетчатка, или ретина (внутренняя).

Склера защищает глаз от механических повреждений, в передней части глаза образует прозрачную роговицу уплощенной формы. С помощью сосудистой оболочки осуществляется кровоснабжение глаза. В участке, где в глаз входит зрительный нерв, располагается характерная для рыб сосудистая железа. В передней части глаза сосудистая оболочка переходит в радужную, имеющую отверстие, – зрачок, в который выдается хрусталик.

Сетчатка включает:

- 1) пигментный слой (пигментные клетки);
- 2) светочувствительный слой (светочувствительные клетки: палочки и колбочки);

3) два слоя нервных клеток.

У большинства рыб в сетчатке имеются палочки и колбочки. Палочки функционируют в темноте и нечувствительны к цвету, колбочки воспринимают цвета.

Хрусталик в верхней части поддерживается связкой, а в нижней части он при помощи особой мышцы (колоколом Галлера) прикрепляется к серповидному отростку на дне глазного яблока, который имеется у большинства костистых рыб. Хрусталик у рыб шаровидный и своей формы не изменяет. Аккомодация (настройка на резкость) осуществляется не путем изменения кривизны хрусталика, а при помощи мышцы (колокол Галлера), которая подтягивает или удаляет хрусталик от сетчатки. Хрусталик имеет такую же плотность, как и вода, в результате чего свет, проходя через него, не преломляется и на сетчатке получается четкое изображение.

В зависимости от наличия светочувствительных клеток (палочек, колбочек) рыб подразделяют на:

- 1) сумеречных (в пигментном слое мало меланина, в сетчатке имеются только палочки);
- 2) дневных (в пигментном слое много меланина, в сетчатке палочки немногочисленны, колбочки крупные).

Рыбы воспринимают световые волны в 400–750 нм. Почти все рыбы (кроме сумеречных и большинства хрящевых) имеют цветное зрение и некоторые из них могут изменять окраску тела.

У рыб различная острота зрения. Обычно они видят предметы на расстоянии не более 10–15 м. Хрящевые рыбы являются наиболее дальновозоркими, так как способны сужать и расширять зрачок глаза.

Со снижением освещенности у одних видов размер глаз увеличивается, и они способны улавливать слабый свет (глубоководные рыбы – морской окунь, светящиеся анчоусы), у других – размер глаз уменьшается (налим, речной угорь). У ряда глубоководных и пещерных рыб глаза отсутствуют.

В воздушной среде глазами рыбы почти не видят, у некоторых из них для этой цели в глазах имеются специальные приспособления. У рыбы четырехглазки каждый глаз разделен горизонтальной перегородкой на две части. В верхней части глаза хрусталик упрощен, а роговица выпуклая, что позволяет видеть в воздушной среде.

Орган равновесия и слуха. Круглоротые и рыбы имеют парный орган равновесия и слуха, который представлен внутренним ухом (или перепончатым лабиринтом) и расположен в слуховых капсулах задней части черепа. Перепончатый лабиринт состоит из двух мешочков:

- 1) верхний овальный;
- 2) нижний круглый.

У хрящевых лабиринт разделен на овальный и круглый мешочки не полностью. У многих видов от круглого мешочка отходит вырост (лагена), представляющий собой зачаток улитки. От овального мешочка во взаимно перпендикулярных плоскостях отходят три полукружных канала (у миног – 2, у миксин – 1). На одном конце полукружных каналов имеется расширение (ампула). Полость лабиринта заполнена эндолимфой. От лабиринта отходит эндолимфатический проток, который у костистых рыб заканчивается слепо, а у хрящевых сообщается с наружной средой (рис. 24).

Внутреннее ухо имеет волосковые клетки, которые являются окончаниями слухового нерва и расположены участками в ампулах полукружных каналов, мешочках и лагене. В перепончатом лабиринте есть слуховые камешки, или отолиты. Они располагаются по три с каждой стороны: один, самый крупный, отолит – в круглом мешочке, второй – в овальном, третий – в лагене. На отолитах хорошо видны годовые кольца, по которым у некоторых видов рыб определяют возраст (корюшка, ерш и др.).

Верхняя часть перепончатого лабиринта (овальный мешочек с полукружными каналами) выполняет функцию органа равновесия, нижняя часть лабиринта воспринимает звуки. Любое изменение положения головы вызывает движение эндолимфы и отолитов и раздражает волосковые клетки.

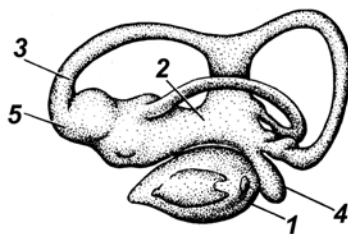


Рис. 24. Орган равновесия и слуха

1 – круглый мешочек; 2 – овальный мешочек; 3 – полукружные каналы; 4 – зачаток улитки; 5 – ампулы полукружных каналов

Рыбы воспринимают в воде звуки в диапазоне от 5 Гц до 15 кГц, звуки более высоких частот (ультразвуки) рыбами не воспринимаются. Рыбы воспринимают звуки также и с помощью органов чувств системы боковой линии. Чувствительные клетки внутреннего уха и боковой линии имеют сходное строение, иннервируются ветвями слухового нерва и относятся к единой акустиколатеральной системе (центр в продолговатом мозгу). Боковая линия расширяет диапазон волн и позволяет воспринимать низкочастотные звуковые колебания (5–20 Гц), вызываемых землетрясениями, волнами и т.д.

Чувствительность внутреннего уха повышается у рыб с плавательным пузырем, который является резонатором и рефлектором звуковых колебаний. Соединение плавательного пузыря с внутренним ухом осуществляется при помощи Веберова аппарата (система 4 косточек) (у карповых), слепых выростов плавательного пузыря (у сельдевых, тресковых) или особых воздушных полостей. Наиболее чувствительными к звукам являются рыбы, имеющие Веберов аппарат. При помощи плавательного пузыря, связанного с внутренним ухом, рыбы способны воспринимать звуки низких и высоких частот.

Органы чувств системы боковой линии. Строение и расположение органов чувств системы боковой линии специфичны для каждого вида рыб. Система боковой линии (или сейсмодатчик) включает обычные и ампулярные органы.

К обычным органам относятся невромасты (или чувствующие почки), которые представляют комплекс чувствительных клеток с волосками на конце. У многих рыб невромаст образует студенистый выступ (купулу), куда входят волоски чувствительных клеток. Купулы легко колеблются под действием токов воды. Невромасты располагаются на поверхности тела в углублениях. Они позволяют рыбам ориентироваться в воде и воспринимать звуки низких частот. Клетки невромастов иннервируются боковой ветвью блуждающего нерва.

У круглоротых органы чувств системы боковой линии представлены многочисленными мелкими бугорками на коже, особенно на голове. В каждом бугорке имеется желобок, на дне которого находится невромаст.

У хрящевых рыб имеются невромасты, расположенные в открытых (у примитивных акул и химер) и закрытых каналах (у других рыб); пузырьки Сави (Савишевы бляшки) – невромасты, прикрытые видоизмененной плакоидной чешуей (у электрических скатов); спиракулярные органы, представленные невромастами, поверхности брызгальца.

У осетровых имеются невромасты, расположенные в каналах и коротких костных трубочках кожи, и спиракулярный орган.

У большинства костистых рыб невромасты находятся в замкнутых каналах, которые тянутся вдоль туловища, образуя боковую линию, заходят на голову. Каналы боковой линии и головы заполнены слизью, в их полость выступают купулы чувствующих почек. С наружной средой каналы соединяются через отверстия в чешуе (прободенные чешуйки).

Ампулярные органы (или ампулы Лоренцини) относятся к электрорецепторам. Они расположены в головном отделе рыб, имеются только у пластиножаберных (акулы, скаты). Ампулярные органы имеют вид капсул, которые погружены в кожу. От капсул отходят трубочки, открывающиеся отверстиями на поверхности кожи. Капсулы заполнены желеобразным веществом, на их стенках расположены чувственные клетки с волосками на вершине. К каждой капсуле подходят нервные окончания.

К органам чувств системы боковой линии относятся также электрорецепторы, которые имеются почти у всех электрических рыб и у некоторых неэлектрических костистых. Они сходны по строению с чувствительными клетками системы боковой линии, но не имеют волоска.

ЖЕЛЕЗЫ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

Железы внутренней секреции рыб (эндокринные) не имеют выводных протоков, вырабатывают гормоны, которые разносятся по организму кровью (гуморальная система). К эндокринным железам относятся гипофиз, эпифиз, щитовидная железа, адреналовая железа, каудальная нейросекреторная система, ультимобранхиальные железы и др.

Гипофиз расположен у дна промежуточного мозга и включает:

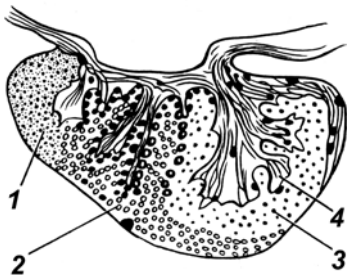


Рис. 25. Гипофиз (окунь)

1 – проаденогипофиз; 2 – мезо-аденогипофиз; 3 – метааденогипофиз; 4 – нейрогипофиз

1) аденогипофиз;

2) нейрогипофиз.

Аденогипофиз состоит из эпителиальной железистой ткани и образован из эпителиального выпячивания задней стенки глотки.

Нейрогипофиз является продолжением нижней части промежуточного мозга (гипоталамус). Он состоит из нейроглии, отростков нейросекреторных клеток и тел Герринга, которые

представляют собой окончания нервных волокон и выполняют функции накопителей гормонов.

Нейрогипофиз у рыб представлен, как правило, корнями, которые пронизывают доли аденогипофиза (рис. 25).

По строению гипофиза рыбы разделяются на две группы, имеющие:

- 1) примитивный гипофиз уплощенной формы, и доли аденогипофиза в нем следуют одна за другой, корни нейрогипофиза в основном разветвлены в метааденогипофизе (сельдевые, лососевые, угревые);
- 2) хорошо развитый гипофиз, нейрогипофиз пронизывает все доли аденогипофиза (все остальные рыбы).

В аденогипофизе костистых рыб выделяют 6–8 типов клеток, которые различаются по строению, расположению и функциям. Каждый тип клеток продуцирует определенный гормон.

Гормоны аденогипофиза участвуют в процессе осморегуляции, влияют на рост, изменение окраски, работу слизистых клеток, регулируют деятельность других эндокринных желез. Гонадотропные гормоны регулируют процесс развития и созревания половых клеток. В рыбоводстве широко применяется метод гипофизарных инъекций, стимулирующий развитие у рыб половых продуктов.

Нейрогипофиз вырабатывает гормоны: вазопрессин (вазотонин) и окситоцин (ихтиотонин), которые участвуют в процессе осморегуляции.

Эпифиз представляет собой вырост крыши промежуточного мозга. Гормоны эпифиза (серотонин, мелатонин и др.) вызывают сужение мелких артерий, побледнение кожи, усиливают перистальтику кишечника, участвуют в регуляции минерального обмена.

Щитовидная железа состоит из фолликулов, имеет разную форму, располагается вблизи брюшной аорты. Гормоны щитовидной железы (тироксин и др.) регулируют развитие, в частности метаморфоз рыб (миноги, угорь, камбалы), влияют на обмен веществ и поведение рыб.

Адреналовая железа и тельца Станниуса. У рыб аналогом корковой части надпочечников является интерреналовая ткань, мозгового – хромафинная ткань.

Комплекс интерреналовых и хромафинных клеток (тканей) называется адреналовой железой.

Расположение адреналовой железой у разных видов рыб неодинаково. У хрящевых рыб интерреналовая ткань находится между почками (межпочечная железа), хромафинная ткань располагается около симпатических ганглиев или в них.

У костистых интерреналовая и хромафинная ткань находится в области головной почки.

Интерреналовая ткань выделяет гормоны стероидной природы: глюкокортикостероиды (кортизон и гидрокортизон) и минералкортикостероиды, которые влияют на обмен белков и углеводов, водно-солевой обмен, стимулируют половое поведение. Хромафинная ткань выделяет гормоны – адреналин и норадреналин, которые влияют на силу сердечных сокращений, кровяное давление, уровень сахара в крови.

У костистых рыб имеются тельца Станниуса, расположенные в туловищной почке. Предполагают, что они играют роль в процессе осморегуляции, их удаление вызывает серьезные нарушения водно-солевого гомеостаза.

Каудальная нейросекреторная система (урогиофиз, или урофиз) расположена в хвостовом отделе спинного мозга рыб и представлена крупными нейросекреторными клетками с толстыми отростками. В урофизе вырабатываются гормоны – уротензины, которые регулируют процесс осморегуляции, принимают участие в регуляции кровяного давления и, возможно, в регуляции процесса размножения.

Ультимобранхиальные железы могут быть парные и непарные, располагаются они по бокам пищевода, вырабатывают гормон – кальцитонин, регулирующий обмен фосфора и калия.

Островковые клетки. Хрящевые рыбы имеют оформленную поджелудочную железу, снаружи которой находятся островковые клетки (островки Лангерганса). У других рыб островковые клетки обособлены от ткани поджелудочной железы и расположены диффузно. Они встречаются в области желчного пузыря, его протоков, селезенки, наиболее многочисленны в печени. Островки Лангерганса пронизаны сетью кровеносных капилляров, в этих клетках вырабатывается гормон инсулин, регулирующий уровень сахара в крови.

Половые железы. Гонады рыб (яичники и семенники) помимо половых клеток вырабатывают половые гормоны (половые стероиды). У самцов они вырабатываются в интерстициальных клетках семенника, у самок – в клетках фолликулярного эпителия. Половые стероиды регулируют овогенез и сперматогенез, способствуют развитию вторичных половых признаков рыб, брачного наряда, проявлению заботы о потомстве.

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

В процессе длительного исторического развития рыбы приспособились к многообразию водной среды. Факторы окружающей среды делятся на две группы:

1) абиотические (факторы неорганической природы – температура, соленость, газовый режим и др.);

2) биотические (факторы органической природы – взаимоотношения внутривидовые, межвидовые, с другими группами животных и растениями).

Абиотические факторы

Температура. Рыбы являются пойкилотермными животными, и температура их тела близка к температуре окружающей среды. У большинства видов она на 0,5–1°C выше температуры воды, у тунцов во время быстрого движения разница температур может достигать 10°C.

Рыбы живут в водоемах с различной температурой воды. Так, представитель отряда карпозубообразных – ципринодон – может жить в горячих источниках Калифорнии при температуре плюс 52°C, а арктические и антарктические виды способны переносить температуру воды до минус 2°C (сайка, ледяная рыбы и др.)

Температура окружающей среды влияет на скорость биологических процессов у рыб, на их распределение и поведение.

В зависимости от пределов температур рыб разделяют на:

- 1) теплолюбивых (сазан, линь, кефаль и др.);
- 2) холодолюбивых (лосось, форель, сиг, навага и др.).

Рыб по отношению к способности переносить температуру делят на:

- 1) *стенотермных* – обитают при узкой амплитуде колебаний температуры 5–7°C (тропические, субтропические, арктические, антарктические и глубоководные рыбы);
- 2) *эвритермных* – выдерживают значительные колебания температуры, в несколько десятков градусов (рыбы умеренных широт – щука, сазан, карась, окунь, тюлька).

Каждому виду свойственны предельные и оптимальные температуры воды. Для карася нижняя предельная температура составляет 0°C, верхняя – 30°C, оптимальная – 25°C.

Большинство рыб чувствительны к незначительным колебаниям температуры и нередко гибнут при резких ее изменениях. Так, массовая гибель хамсы наблюдалась в Черном море при быстром понижении температуры воды до 5°C. При значительных понижениях температуры рыбы могут впадать в состояние, близкое к анабиозу.

С повышением температуры в пределах свойственных данному виду у рыб активизируются многие жизненные процессы (повышается темп роста и т.д.). Температура влияет на время и продолжительность созревания половых продуктов, сроки нереста, длительность инкубационного периода икры и т. д.

У рыб нерест обычно наступает при определенной температуре. Так, судак начинает размножаться при температуре 17–18°C, налим – при 0,2–4°C и т.д. Большое влияние оказывает температура воды и на выживание икры, при аномально низких температурах наблюдается повышенная гибель икры.

Для многих видов рыб диапазон оптимальных температур составляет не более 10–15°C, поэтому сезонные изменения температур и географические отличия оказывают влияние на распределение и поведение рыб. Для каждого вида рыб характерно обитание не только в той или иной температурной области, но и в ее отдельных регионах, которых он придерживается в определенные периоды жизни.

На распределение рыб влияют сезонные и многолетние изменения температурных режимов водоемов. Так, в периоды потепления атлантическая треска проникает в Карское море, может образовывать промысловые скопления у берегов Гренландии. В Норвежском море в холодные годы сельдь зимует к югу от 65° с.ш., в то время как в обычные – к северу от 65° с.ш.

Изменение температуры воды часто служит сигналом для миграций рыб.

Температурный режим может оказывать влияние и на анатомическое строение рыб. Инкубация икры от одной самки при различной температуре, можно привести к получению особей с разным числом позвонков. При более высокой температуре инкубации рыбы будут иметь меньшее число позвонков, при более низкой – большее.

В зимний период на некоторых водоемах образуется ледовый покров. Во время ледостава почти полностью прекращается влияние ветров на воду, замедляется поступление кислорода из воздуха, иногда лед оказывает на рыб и икру механическое воздействие. В водах Антарктиды нижняя поверхность льда обрастает перифитоном, здесь держатся кормовые для рыб организмы.

Соленость. Рыбы обитают в водах различной солености. В зависимости от количества растворенных солей различают воду пресную (до 0,5⁰/₀₀), солоноватую (0,5–25⁰/₀₀), морскую (25–40⁰/₀₀) и пересоленную (более 40⁰/₀₀). Моря различаются по солености: в Балтийском море 4–16⁰/₀₀, Черном 16–19⁰/₀₀ и т.д. Соленость океанической воды достигает 35⁰/₀₀.

По отношению к солености различают рыб:

- 1) *стеногаллиных* – не выдерживают больших колебаний солености (лопатонос, глубоководные рыбы);
- 2) *эвригаллиных* – выдерживают значительные колебания солености (кефаль, тюлька, атерина и др.).

Соленость воды является одним из основных факторов, определяющих расселение рыб. Большинство рыб приспособились к жизни в воде определенной солености. Одни рыбы живут только в пресной воде, другие – в морской, предпочитая определенную соленость. Многие рыбы могут переходить из морской воды в пресную и обратно.

Осолонение или опреснение вод может приводить к изменению видового состава сообществ гидробионтов. Так, осолонение Азовского моря привело к массовому развитию в нем медуз.

Соли могут оказывать косвенное воздействие на рыб через кормовую базу. Так, биогены (соли азотной, фосфорной и кремниевой кислот), поступающие в водоемы, способствуют увеличению биомассы планктона и бентоса, служащих пищей для рыб.

Внесение минеральных удобрений в прудовых хозяйствах создает благоприятные условия для развития кормовой базы. Некоторые элементы (фосфор) не только повышают продуктивность водоемов, но и непосредственно воздействуют на выращиваемую молодь рыб, повышая обмен веществ, стимулируя рост и развитие рыб. Большое влияние на обмен веществ рыб оказывают содержащиеся в воде соли различных металлов, которые могут как стимулировать, так и замедлять рост рыб.

Растворенные в воде газы. В воде содержатся различные газы: кислород, азот, углекислый газ и др. Большинство рыб дышат растворенным в воде кислородом.

Рыб по количеству необходимого для нормального дыхания кислорода делят на:

- 1) нуждающихся в очень большом содержании кислорода в воде – 10–16 мг/л (кумжа, голянь, сиги);
- 2) требующих большого содержания кислорода в воде – 7–10 мг/л (хариусы);

- 3) менее требовательных к содержанию кислорода – 6 мг/л (окунь, плотва, щука);
- 4) выдерживающих слабое содержание кислорода – до 0,7–3 мг/л (линь, сазан, карась).

Потребление кислорода рыбами зависит от многих факторов:

- 1) от вида рыбы – морские виды более чувствительны к недостатку кислорода, чем пресноводные; чем рыба подвижнее, тем больше она потребляет кислорода. Так, пелагические виды (хамса, тюлька), нуждаются в большем количестве кислорода, чем донные (камбала, бычок);
- 2) от возраста – молодь рыб более требовательна к содержанию кислорода, чем старшие возрастные группы; личинки плотвы на 8-й день после вылупления гибнут при содержании кислорода ниже 5 мг/л, а на 49-й день мальки выдерживают 1,4 мг/л, взрослые рыбы – 0,9 мг/л;
- 3) от численности – при высокой плотности населения рыб потребление кислорода ими снижается; в холодный период у рыб, залегающих на зимовку в ямы, потребление кислорода по сравнению с одиночными рыбами значительно уменьшается (карповые);
- 4) от физиологического состояния – перед нерестом у некоторых видов потребление кислорода повышается на 25–50% первоначального;
- 5) от температуры воды – при повышении температуры воды у рыб усиливается обмен веществ и возрастает потребление кислорода;
- 6) от солености – у пресноводных рыб при небольшом увеличении солености возрастает обмен веществ, а при значительном – замедляется, и потребление кислорода уменьшается.

При недостатке кислорода у рыб снижается интенсивность питания.

Для рыб неблагоприятен как недостаток, так и избыток кислорода в воде. При быстром повышении содержания кислорода рыбы могут получить кислородный наркоз и погибнуть от удушья. В эмбриональный период избыток кислорода в воде может вызывать у рыб анемию.

Количество растворенного в воде кислорода зависит от температуры, солености, ледового покрова, растительности, процессов распада органических веществ и др.

При повышении температуры и солености растворимость кислорода в воде уменьшается.

Снижение содержания кислорода может привести к летним и зимним заморам. Летние заморы чаще всего имеют место в заросших озерах в период массового развития водной растительности, особенно ночью, когда идет усиленное потребление растениями кислорода. Зимние заморы возникают в водоемах, покрытых льдом, где активно идут процессы разложения органических веществ, на окисление которых расходуется много кислорода.

Морская вода обычно хорошо насыщена кислородом. Однако и в Мировом океане есть районы, где наблюдаются дефицит кислорода и заморные явления, что затрудняет обитание рыб.

Растворенные в воде углекислый газ и сероводород отрицательно влияют на жизнедеятельность рыб.

Углекислый газ образуется в результате дыхания животных и растений, при разложении органических веществ. Одним из показателей загрязнения водоема является большое его содержание в воде. Так, критическое содержание CO_2 для форели составляет 120–140 мг/л, для карпа – 200 мг/л, для линя – больше 400 мг/л и т.д.

При отсутствии кислорода в некоторых водоемах накапливается сероводород. В Черном море глубоководная зона непригодна для обитания рыб, так как из-за отсутствия вертикального перемешивания вода лишена кислорода и насыщена сероводородом, образующимся в результате жизнедеятельности анаэробной бактерии микроспиры.

Для рыб большое значение имеет активная реакция среды (рН), которая зависит от соотношения растворенных в воде кислорода, свободной углекислоты, гидрокарбонатов.

В пресных водоемах избыток CO_2 вызывает увеличение кислотности воды, в морской воде избыток углекислого газа связывается, и рН меняется мало. Таким образом, большинство пресноводных

рыб по сравнению с морскими, приспособились переносить значительные колебания рН. Однако для каждого вида рыб характерны определенные значения активной реакции среды и при их изменении нарушается обмен веществ. Оптимальная величина рН для рыб обычно составляет 7–8.

Движение воды оказывает как прямое, так и косвенное влияние на рыб. Существуют различные виды движения водных масс:

- 1) *течения* переносят икру и личинок у многих видов рыб (тунец, сельдь и др.), являются миграционными путями (ориентирами) для половозрелых рыб (речной угорь и др.); изменяют гидрологический, химический и биологический режимы в водоемах; теплые течения создают благоприятные условия для развития кормовых организмов для рыб (Гольфстрим в Баренцевом море, Куроиси в северной части Тихого океана); в реках течения влияют на строение рыб, особенности размножения;
- 2) *волнения* перемешивают водные массы, влияют на выживаемость икры (от механических повреждений погибает икра сельди, трески, мойвы и др.);
- 3) *вертикальная циркуляция воды* вызывает перемешивание слоев воды, способствует выравниванию температуры и солености, подъему биогенных элементов из глубины;
- 4) *приливы и отливы* перемешивают слои воды и выносят в прибрежную зону биогенные элементы (у берегов Северной Америки и в северной части Охотского моря разница уровней прилива и отлива достигает 15 м);
- 5) *смерчи* захватывают огромные массы воды из морей и внутренних водоемов, переносят различных гидробионтов на большие расстояния.

Грунт и взвешенные частицы. Рыбы в различной степени связаны с грунтом, что определяется особенностями их питания, размножения и защитой от врагов. Пелагические виды откладывают донную икру (атлантическая сельдь, лососевые), большинство донных и придонных рыб в течение всей жизни связаны с грунтом.

В ряде случаев у рыб имеет место связь с определенным типом субстрата:

- 1) мягкие грунты, характерны для закапывающихся видов, рыбы обитают преимущественно в мелководных водоемах, прибрежных участках морей; так, камбалы и скаты маскируются, накидывая на себя грунт, ряд видов при высыхании водоемов могут долгое время жить, закопавшись в грунт (протоптерус, лепидосирен, карась и др.);
- 2) каменистые грунты, рыбы часто имеют присоски для крепления к грунту (бычки, пинагор и др.);
- 3) суша, рыбы для передвижения по суше имеют ряд особенностей в строении тела (тригла, морской черт, окунь-ползун).

Многие рыбы в значительной степени перекапывают грунт в поисках пищи (бентофаги), при постройке нерестовых гнезд во время размножения (лососи).

Цвет грунта, на котором рыбы находятся, может определять окраску рыб (камбалы).

Грунт и донные отложения во многом определяют рыбопродуктивность водоемов, так как являются местообитанием бентических организмов.

В жизни рыб большую роль играют взвешенные в воде частицы, которые снижают прозрачность воды, оказывают механическое воздействие на органы зрения и жабры рыб. В связи с этим у рыб, живущих в водоемах с мутной водой, выработался ряд приспособлений: уменьшение размера глаз (лопатонос, некоторые гольцы), усиленное выделение и особый состав слизи с сильными коагулирующими свойствами (лепидосирен и др.).

Свет. В воде главным источником света является солнечная энергия. В основном солнечный свет поглощается поверхностным слоем воды, только 0,45% его достигает глубины 100 м. В некоторых районах Мирового океана небольшое количество света проникает до глубины 1000 м. Лучи разной части спектра достигают разных глубин. Так, до 1 м проникают инфракрасные (тепловые) лучи, до 5 м – около 10% красных лучей, до 13 м – около 10% зеленых лучей, до 500 м и более проникают только фиолетовые и ультрафиолетовые лучи.

В связи с этим глаза рыб менее чувствительны к красным лучам и более чувствительны к желтым, зеленым, синим и фиолетовым и ультрафиолетовым лучам.

По отношению к свету различают рыб:

- 1) *дневных* (светолюбивых);
- 2) *сумеречных* (светобоязливых).

Большинство рыб ведут дневной образ жизни. Для них освещенность является фактором, который обуславливает их двигательную активность.

На различных этапах жизненного цикла некоторые виды по-разному реагируют на свет. Так, осетр и севрюга сразу после выклева относятся к свету положительно, при переходе к жаберному дыханию – безразличны к свету, на более поздних стадиях – избегают света.

Большинство рыб (за исключением сумеречных и большинства хрящевых) обладают цветовым зрением, что связано с возможностью распознавать окраски водных объектов.

Освещенность является одной из причин суточных вертикальных миграций рыб.

Свет по-разному влияет на скорость созревания гонад у рыб. Так, у одних видов икра под действием света развивается быстрее (севрюга, камбалы), у других – медленнее (лосось, форель).

У некоторых видов солнечный свет влияет на обмен веществ. У гамбузии, лишенной света, развивается авитаминоз, теряется способность к размножению.

У многих глубоководных рыб для приманивания добычи, отыскивания особей противоположного пола, ориентации и т.д. развиваются органы свечения. Биolumинесценция свойственна только морским рыбам. Существует около 300 видов светящихся рыб (из них 18 видов – хрящевые).

Рыбы по-разному реагируют на электрический свет, и их реакция на свет используется в промышленном и любительском рыболовстве. При помощи электрического света в Каспийском море ловят кильку, в Черном море – хамсу, в морях Дальнего Востока – скумбрию, сайру и т.д.

По отношению к электрическому свету рыб разделяют на группы:

- 1) уходящие от света (угорь, минога и др.);
- 2) привлекаемые светом независимо от наличия или отсутствия в зоне кормовых организмов (каспийские кильки, тюлька, хамса, снеток и др.);
- 3) привлекаемые светом, если в зоне есть кормовые организмы (сайра, сельди, сарган, скумбрия и др.);
- 4) безразличные к свету (осетр, судак и др.).

Некоторые рыбы имеют сильную положительную реакцию на цветное освещение. Так, атлантическая сельдь реагирует на синий цвет, круглая сардинелла – на красный и т.д.

Звук и электрический ток. Рыбы способны улавливать и издавать различные звуки. Издаваемые рыбами звуки подразделяются на:

- 1) биологические – издаются специальными органами (плавательный пузырь, жаберные крышки, глоточные зубы и др.); они включают агрессивные и оборонительные, нерестовые, ориентировочные сигналы;
- 2) механические – издаются произвольно в процессе питания, движения и т.п.

Издаваемые рыбами звуки напоминают скрип, хрюканье, карканье, барабанный бой, писк. У большинства рыб звуки издают самцы.

Имитация звуков рыб, связанных с питанием, движением, угрозой применяются в промышленном рыболовстве. Так, имитацию звуков движения рыб используют при лове тунцов; сомов привлекают в зоны облова на булькающие звуки; скумбрию удерживают в кошельковом неводе с помощью звуков, издаваемых дельфинами.

Рыбы способны воспринимать изменения электрического поля в воде. Вызывает интерес поведение рыб в сильном электрическом поле. Оно зависит от напряжения и характера электрического тока.

С увеличением напряжения в электрическом поле постоянного тока у рыб наблюдаются несколько стадий поведения:

- 1) пороговая реакция (рыба вздрагивает при включении и выключении тока);
- 2) реакция возбуждения (рыба проявляет беспокойство и стремится выйти из электрического поля);
- 3) анодная реакция (рыба поворачивается головой к аноду и плывет по направлению к нему);
- 4) электронаркоз (рыба теряет подвижность, при увеличении напряжения гибнет).

В электрических полях переменного и импульсного тока стадии реакций примерно такие же, как при воздействии постоянного тока.

Способность рыб реагировать на электрическое поле используется для управления поведением рыб при создании электрозаграждений, а также при организации электролова.

Электрозаградительные установки служат для отпугивания рыбы от опасных зон и в том числе от гидротехнических сооружений.

Электролов осуществляется путем оснащения сетных орудий лова (тралы) электродами, привлекающими рыбу в зону облова. При бессетевом электролове анодная реакция используется для привлечения, концентрации и электронаркоза рыбы, а ее подъем производится сачками или рыбонасосами.

Влияние загрязнений на рыб. В результате хозяйственной деятельности человека в водоемы поступают различные загрязняющие вещества. Наиболее сильно загрязняются внутренние водоемы.

Характер действия веществ на рыб зависит от их токсичности и концентрации. При больших концентрациях происходит отравление и гибель рыбы. Икра, личинки и молодь рыб наиболее чувствительны к загрязнению воды.

В водах Мирового океана наиболее распространенными и опасными загрязнениями являются нефть (и нефтепродукты), тяжелые металлы и радиоактивные вещества. Загрязнение нефтью происходит в результате добычи ее в шельфовых зонах, транспортировки, аварий судов.

Нефтяные загрязнения оказывают отрицательное влияние на всех гидробионтов. Они накапливаются и поражают жизненно важные органы, вызывают нарушение питания, размножения, поведения. Нефтяные загрязнения могут приводить к массовой гибели икры и личинок рыб.

Тяжелые металлы и радиоактивные вещества рыбы аккумулируют в себе как из воды, так и из кормовых организмов, поэтому содержание их в рыбе часто в несколько раз больше, чем в воде. Радиоактивные вещества накапливаются в основном в костях и внутренних органах рыб.

Биотические взаимоотношения у рыб

Среди биотических взаимоотношений у рыб следует выделить внутривидовые, межвидовые взаимоотношения, а также взаимоотношения рыб с другими гидробионтами.

Внутривидовые взаимоотношения. Формы внутривидовых взаимоотношений у рыб весьма разнообразны: популяции, элементарные популяции, стаи, скопления, колонии, пищевые и другие взаимоотношения.

Популяция (стадо) – это одновидовая разновозрастная самовоспроизводящаяся группировка рыб, приуроченная к определенному месту обитания и характеризующаяся определенными биологическими показателями (размерно-возрастной состав, темп роста, сроки нереста и т.д.). Так, в Белом море сельдь в каждом из крупных заливов образует местные популяции.

Некоторые рыбы внутри вида способны образовывать большое число популяций и в то же время многие из популяций могут распадаться на весенне- и летненерестующие расы (нерка).

Элементарная популяция – группировка, состоящая в основном из рыб одного возраста, близких по физиологическому состоянию и сохраняющаяся пожизненно. Элементарные популяции возникают в местах рождения и сохраняются длительное время, меняясь лишь за счет отсеивания части особей и присоединения сходных особей из других элементарных популяций.

Элементарные популяции отмечены у разных видов рыб (хамса, вобла, тюлька, красноперка, морской окунь, треска и др.). Они могут образовывать скопления различной величины, сливаться в

одно большое скопление (протяженность 20–30 миль и более). Элементарная популяция является частью стада.

Стая – это группировка близких по возрастному и биологическому состоянию рыб, объединяющихся единством поведения на определенный период времени.

Из всего многообразия рыб (более 20 тыс. видов) около 4 тыс. видов являются стайными, большинству видов свойствен одиночный образ жизни (щука, сом, скаты, луна-рыба и др.). Стайными являются в основном пелагические виды (анчоус, сельдь, ставрида, скумбрия и др.), большие стаи образуют полупроходные рыбы (вобла, лещ, судак и др.).

Стаи различаются по форме, величине, плотности и структуре. Протяженность цепи стай может достигать 100 км (каспийская кефаль).

Значение стаи:

- 1) защита от врагов (рыбы раньше замечают опасность, менее доступны для хищников);
- 2) поиск пищи (рыбы быстрее находят скопления кормовых организмов, интенсивнее питаются);
- 3) поиск путей миграций (рыбы образуют общее биоэлектрическое поле, которое помогает им легче ориентироваться в пространстве, экономить энергию).

Устойчивость стаи поддерживается при помощи органов зрения, боковой линии и звуковых контактов, электрических полей.

Скопление – это временное объединение ряда стай или элементарных популяций.

Различают следующие типы скоплений:

- 1) нерестовые;
- 2) миграционные;
- 3) нагульные;
- 4) зимовальные.

Колония – это временная группировка рыб, обычно состоящая из особей одного пола, образующаяся в местах размножения для защиты кладок икры от врагов (ильная рыба, косатка-скрипун, панцирные американские сомы и др.).

У некоторых видов рыб наблюдается внутривидовой паразитизм. Так, у глубоководных удильщиков карликовые самцы прирастают к телу самки и питаются через ее кровеносную систему.

Большое значение в жизни рыб имеют пищевые взаимоотношения. Обеспечение популяции пищей достигается за счет того, что у ряда видов имеется нескольких поколений молоди в течение года (порционный нерест), которые расходятся в составе пищи на разных этапах развития. При плохой обеспеченности пищей у рыб наблюдается расширение спектра питания, а в условиях хорошей обеспеченности его сужение.

У ряда видов при неблагоприятных условиях питания образуются карликовые формы, для которых характерно замедление роста и созревание при небольших размерах (лосось, голец и др.). У хищных рыб при недостатке корма имеет место переход на питание собственной молодью – каннибализм (треска, навага, корюшка, щука, окунь).

Рыбы воздействуют друг на друга, изменяя абиотические условия. Так, некоторые виды движением плавников создают токи воды у охраняемых ими икринок (судак, бычки и др.).

У лососей в нерестовых гнездах друг на друга оказывают влияние икринки. Неоплодотворенные икринки не гибнут, а развиваются партеногенетически, пока из оплодотворенных икринок не выведутся личинки.

У мирных видов рыб в группе отмечается уменьшение потребления кислорода по сравнению с одиночными особями. Повышение плотности рыб также снижает воздействие на них отравляющих веществ.

Межвидовые взаимоотношения у рыб. Межвидовые взаимоотношения у рыб проявляются в форме пищевой конкуренции, хищник – жертва, мирного и паразитического сожительства.

Межвидовые связи у рыб выработались в процессе видообразования как приспособление к новым условиям обитания в определенной географической зоне. В результате сформировались фаунистические комплексы – группы видов, связанных общностью географического происхождения.

Взаимоотношения между разными видами у рыб одного фаунистического комплекса характеризуются ослаблением пищевой конкуренции путем расхождения спектров питания и мест кормления (особенно у взрослых особей). Конкуренция имеет место в основном из-за второстепенных кормовых объектов. В настоящее время фауна многих водоемов представлена рыбами различных фаунистических комплексов, и наиболее остро обострение пищевых отношений возникает между видами различных комплексов, занимающих сходные экологические ниши.

Взаимоотношения хищник – жертва привели к выработке у рыб ряда особенностей:

- 1) у рыб-хищников – сильные зубы, хорошее зрение и обоняние, быстрое передвижение и т.д.;
- 2) у рыб-жертв – шипы, колючки, панцирь, ядовитые железы и т.д.

Формы взаимоотношений у рыб включают:

- 1) паразитизм (на рыбах паразитируют глубоководные угри, ванделлиевые сомики, миноги, миксины и др.);
- 2) комменсализм – взаимодействие, полезное для одной стороны и безразличное для другой (взаимоотношения акул с рыбой-прилипалой, которая прикрепляется к акуле, путешествует с ней и отделяется, чтобы съесть остатки пищи);
- 3) мутуализм – обоюдновыгодное сожительство, (наблюдается у рыб-«чистильщиков», которые избавляют рыб-«клиентов» от паразитов, грибковых и бактериальных заболеваний (губановые рыбы, рыбы-бабочки и др.).

Взаимоотношения рыб с другими организмами. У рыб существуют сложные взаимоотношения с другими организмами (животные, растения, бактерии, вирусы).

Большое число заболеваний у рыб вызывают вирусы (краснуха, инфекционная водянка) и бактерии (фурункулез). Бактерии служат также пищей для рыб (белый толстолобик). Некоторые глубоководные рыбы имеют в светящихся органах особые бактерии, которые светятся.

Водоросли и высшие растения являются объектами питания растительноядных рыб (белый толстолобик, белый амур, красноперка). Некоторые растения питаются личинками рыб (пузырчатка).

Некоторые грибы вызывают серьезные заболевания у рыб (бранхиомикоз, сапролегния).

Периодическое бурное развитие некоторых водорослей вызывают в морях заморные явления, что может приводить к гибели рыб.

Молодь рыб на ранних стадиях развития питается простейшими (инфузории и др.). Среди простейших есть паразитические формы.

Донная растительность используется рыбами как субстрат для откладывания икры (лещ, сазан, вобла и др.), ряд видов откладывает икру на плавающие водоросли (сайра). Также растительность используется рыбами для укрытия.

Кишечнополостные животные в небольшой степени используются рыбами для питания, некоторые виды являются убежищем для рыб (кораллы). Некоторые виды кишечнополостных поедают личинок и молодь рыб (гидра, медузы, гребневики). Многие из кишечнополостных съедают большое количество зоопланктона. Так, в Азовском море массовое развитие медуз привело к активному выеданию планктона. Существуют паразитические кишечнополостные, которые поражают гонады осетровых рыб.

Черви имеют важное значение в питании рыб (круглые, мало- и многощетинковые). Многие черви являются паразитами и практически все рыбы в определенной степени ими заражены.

Моллюски играют важную роль в питании многих видов рыб (плотва, вобла, бычки, камбалы и др.). В мантийную полость двустворчатых моллюсков некоторые рыбы откладывают икру (горчак). Головоногие моллюски, кальмары и каракатицы являются хищниками и поедают рыб. Личинки двустворчатых моллюсков паразитируют на жабрах и плавниках рыб.

Ракообразные животные имеют большое значение в питании рыб. Ими питается молодь мирных и хищных рыб, а также большинство пелагических видов (сельдь, анчоус, скумбрия и др.). Некоторые ракообразные могут нападать на личинок рыб (циклопы). Некоторые виды являются промежуточными хозяевами паразитических червей.

Насекомые и их личинки являются важными пищевыми объектами рыб (хирономиды, ручейники, стрекозы и поденки).

Иглокожие используются некоторыми рыбами в пищу (пестрая зубатка). Многие иглокожие поедают донных беспозвоночных, иногда молодь рыб (морские звезды, морские ежи).

Земноводные периодически поедаются хищными рыбами (сом, щука и др.). Некоторые земноводные уничтожают икру и молодь рыб (лягушки).

Пресмыкающиеся частично или полностью питаются рыбой (водяные змеи, крокодилы, черепахи).

Рыбоядные птицы поедают большое количество рыбы (чайки, гагары, бакланы, цапли и др.), являются окончательными хозяевами некоторых паразитических для рыб червей, чем способствуют распространению ряда заболеваний (лигулез).

Водные млекопитающие питаются рыбой (киты, ластоногие). Некоторые хищные рыбы (щука, сом, гольцы, таймень и др.) могут употреблять в пищу мелких наземных млекопитающих (мышей, землероек), некоторые виды (акулы, пиранья) нападают на крупных млекопитающих.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РЫБ

У рыб по местообитанию и отношению к окружающим условиям выделяют следующие экологические группы: пресноводных, проходных, солоноватоводных и морских рыб.

Пресноводные рыбы всю жизнь проводят в пресной воде (около 8,3 тыс. видов). Среди них выделяют:

1) *реофильных*, обитающих в текучей воде (форель, хариус, маринка);

2) *лимнофильных*, предпочитающих стоячие водоемы (карась, линь, красноперка);

3) *общепресноводных*, обитающих как в стоячей, так и в текучей воде (сибирский осетр, щука, окунь, плотва, густера, синец).

Некоторые из пресноводных рыб заходят в солоноватые воды (густера, белоглазка, синец).

Проходные рыбы периодически обитают то в морской, то в пресной воде (125–130 видов). Большинство из них нагуливаются в море, а для размножения заходят в реки. Их называют трофически морскими рыбами (семга, кета, горбуша, русский

осетр, севрюга, белуга и др.). Некоторые виды нагуливаются в реках, а для размножения уходят в море. Их называют трофически пресноводными (угри).

Солоноватоводные рыбы обитают в воде пониженной солености. Их разделяют на:

1) полупроходных рыб – нагуливаются в солоноватых предустьевых районах морей, для размножения заходят в низовья рек (вобла, лещ, сазан, судак, сом);

2) собственно солоноватоводных рыб – постоянно живущих в солоноватых районах морей (бычок-кругляк, морской судак, большеглазый пузанок, бражниковские сельди и др.).

Морские рыбы в течение всей жизни обитают в воде высокой солености, в пресной воде погибают (около 11,6 тыс. видов). Их разделяют на прибрежных, эпипелагических и глубоководных.

Прибрежные рыбы обитают в водах континентального шельфа и водах, прилегающих к островам (около 9,1 тыс. видов). Среди них выделяют пелагических (анчоусы, сардины, скумбрии), придонных (треска, пикша, навага, морские караси) и донных (скаты, камбалы, бычки).

Эпипелагические рыбы (около 260 видов) обитают в верхних слоях пелагиали открытого океана, нижней границей обитания этих рыб является слой температурного скачка (глубина около 200 м) (акулы, летучие рыбы, тунцы, меч-рыба, луна-рыба и др.).

Глубоководные рыбы населяют склон и ложе океана, а также толщу воды от нижней границы эпипелагиали до максимальных глубин. Общее количество глубоководных рыб составляет около 2 тыс. видов, на глубине более 6 тыс. м известно не более 10–15 видов.

РОСТ И ВОЗРАСТ РЫБ

Размеры и рост рыб. Размеры рыб существенно различаются и специфичны для каждого вида. Самые маленькие рыбки, крошечные бычки, населяющие воды Филиппинских островов, достигают половой зрелости при длине тел 7,5-14 мм. Некоторые представители океанических акул достигают длины более 20 м и массы 15 т (китовая акула), гигантская акула достигает длины 15 м и массы 4 т. Из промысловых рыб внутренних водоемов наиболее крупными рыбами являются осетровые – белуга и калуга, длина которых иногда превышает 4 м, масса – 1 т.

Рост рыбы – это увеличение ее биологических показателей за определенный промежуток времени. У рыб различают линейный рост (увеличение длины тела) и рост массы тела.

Рост массы тела сильнее подвержен колебаниям в зависимости от условий питания, чем линейный. В прудовом рыбоводстве основным показателем эффективности выращивания рыбы является рост массы тела рыб.

Особенностью рыб является постоянный рост, который не прекращается в течение всей жизни. Рыба растет неравномерно в течение жизни. Обычно до наступления половой зрелости рыбы растут быстрее. Пища используется главным образом на линейный прирост (продуцирующая пища). Поэтому в первые годы жизни идет наиболее быстрое нарастание линейных размеров. После наступления половой зрелости темп линейного роста снижается, а прирост массы нередко даже возрастает. Значительная часть потребляемой пищи расходуется на образование половых продуктов и резервных веществ для миграций, зимовки и т.д. Доля продуцирующей пищи уменьшается, увеличивается доля поддерживающей пищи (на поддержку жизнедеятельности организма). В период старения организма линейный рост сильно замедляется, пища расходуется главным образом на поддержание жизненных процессов.

У большинства рыб самцы растут медленнее самок.

Рост рыб в течение года неравномерен. Для обитателей северного и южного полушарий быстрый темп роста рыб характерен для периода интенсивного питания, что соответствует теплomu периоду года, замедление (или прекращение) роста имеет место в зимний период.

На скорость роста рыб значительное влияние оказывают условия внешней среды (температура, освещенность, газовый режим, плотность населения водоема, кормовые ресурсы и др.). Каждому виду рыб свойственны оптимальные температуры, при которых наиболее интенсивно происходит процесс обмена веществ. Большое значение для роста рыб имеют количество и доступность корма. Рост рыб одного и того же вида в различных водоемах, отдельных его популяций и различных поколений одной и той же популяции может значительно различаться. Так, лещ в северных

водоемах растет намного медленнее, чем на юге, где период питания более продолжительный. Темп роста леща существенно отличается в Азовском и Каспийском морях, так как кормовые ресурсы в Азовском море лучше.

В то же время темп роста рыб в одном и том же водоеме может существенно изменяться в зависимости от многих факторов (гидрологических условий, количества и качества пищи, а также численности популяции или отдельных поколений рыб).

Резко меняется темп роста в связи с изменением условий обитания и характера питания рыб. Так, атлантический лосось в первые годы жизни в реке питается в основном личинками насекомых и растет очень медленно. Скотившись в море, лосось переходит на питание рыбой и резко увеличивает темп роста.

При ухудшении условий питания имеет место не только замедление роста, но и увеличение изменчивости роста, так в разновозрастной группе оказываются особи разного размера. Такое расхождение в росте позволяет более полно использовать кормовые ресурсы водоемов. У мелких и крупных особей спектр питания различается. При улучшении условий питания рост рыб выравнивается, рыбы переходят на питание сходным кормом.

Важным фактором, влияющим на рост, является промысел, который способен уменьшать численность популяции и создавать лучшие условия для откорма невыловленных рыб, что приводит к увеличению темпа роста. Перенаселение водоемов рыбой может приводить к снижению темпа ее роста.

На скорость роста рыб влияют также различные заболевания.

Продолжительность жизни рыб. Продолжительность жизни рыб различна. Некоторые виды, населяющие пресные воды Африки и Южной Америки, живут несколько месяцев и достигают половой зрелости уже на 2–3-м месяце жизни (афиосемион, цинолебия и др.), возраст некоторых осетровых рыб может достигать 100 лет (белуга и калуга)

Большинство небольших по размерам рыб имеют короткий жизненный цикл 2–3 года (анчоус, азовская тюлька, трехиглая колюшка и т.д.). Обычный возраст долгожителей составляет 20–30 лет (щука, сазан, сом, палтус и др.).

Естественная продолжительность жизни определяется видовыми особенностями обмена веществ. Некоторые виды погибают после первого нереста (горбуша, речной угорь и т.д.).

Под влиянием различных факторов и интенсивного рыболовства рыбы не достигают своего предельного возраста. Поэтому в не облавливаемых водоемах популяции рыб могут включать большое количество рыб старшего возраста.

Существуют различные методы определения возраста. У большинства рыб возраст определяется по чешуе. На покровном слое чешуи образуются склериты. В периоды интенсивного роста рыбы ширина склеритов и расстояние между ними – широкие, в период медленного роста – суженные. Широкая и узкая полоса вместе составляют одну годовую зону.

Кроме годовых колец на чешуе рыб могут образовываться добавочные кольца: нерестовые метки (кольца) в результате частичного разрушения чешуи во время нереста (атлантический лосось и др.), мальковые кольца (на первом году жизни) в период резко изменяющихся условий обитания молоди, при переходе с питания планктоном на питание бентосом и т.д. (вобла, лещ и др.). Добавочные кольца часто имеют вид полукольца или кольца с разрывами.

При определении возраста рыб по чешуе бывает сложно различить годовые и добавочные кольца, а также определить годовые кольца у рыб старших возрастных групп. У некоторых видов число колец не соответствует количеству прожитых рыбкой лет, так у речного угря закладка чешуи происходит на 3–5-м году жизни.

Возраст рыб можно определять также по костям и отолитам. На костях и отолитах у рыб образуются наслоения. Широкие слои образуются во время интенсивного роста рыбы, узкие – замедленного роста. Узкий слой принимают за годовое кольцо.

Для определения возраста используют различные кости: жаберную крышку (окунь), позвонки (налим, щука), лучи плавников (осетровые, сом, акулы), отолиты (корюшка, ерш) и т.д.

Для большей достоверности рекомендуется одновременно определять возраст рыб по чешуе и костям.

Возрастная структура популяции включает особей различных возрастных групп (табл. 1). Для ее определения используют метод прямого определения возраста рыб (устанавливают процентное соотношение возрастных групп в пробе).

Таблица 1

Возрастные группы рыб

Возрастная группа	Число колец	Обозначение
Сеголетки	Нет	0+
Годовики	Одно	1
Двухлетки	Одно	1+
Двухгодовики	Два	2
Трехлетки	Два	2+
Трехгодовики	Три	3

Определение темпа роста рыб. Для рыбного хозяйства большое значение имеют данные о многолетнем и сезонном росте рыб, которые можно определить путем измерения разновозрастных групп, а также путем обратного расчисления темпа роста.

Норвежский ученый Эйнар Леа обратил внимание, что чешуя с возрастом увеличивается прямо пропорционально длине рыбы:

$$l_n/l = V_n/V, \text{ т.е., } l_n = V_n l/V,$$

где l – длина рыбы в момент поимки; V – длина чешуи от центра до ее края; l_n – вычисляемая длина рыбы в возрасте n лет; V_n – длина чешуи от центра до годового кольца в возрасте n полных лет.

Вычислив линейный размер рыбы для каждого года ее жизни, можно установить ежегодные приросты ее тела. Для этого из рассчитанной длины рыбы для года, в отношении которого определяют прирост l_n , вычитают длину, свойственную ей в предыдущем году l_{n-1} , и получают величину прироста t . Таким образом, t_1 – прирост за первый год жизни равняется l_1 – вычисленной длине за первый год жизни, а $t_2=l_2-l_1$; $t_3=l_3-l_2$ и т.д.

В дальнейшем метод, предложенный Э. Леа, был видоизменен. Было показано, что между ростом тела и чешуи у некоторых рыб существует не прямая, а логарифмическая зависимость. Основная причина, нарушающая пропорциональность между длиной рыбы и чешуи, заключается в том, что чешуя на теле малька закладывается лишь по достижении им некоторой длины

и поэтому первоначальный рост тела на чешуе не представлен. Специальный прибор Г.Н. Монастырского позволяет рассчитать рост методом логарифмических шкал.

При анализе роста рыб используют различные показатели. Обычно вычисляют:

- 1) линейный прирост, или прирост массы тела: $W_1 - W_0$ (W_1 – конечная величина, W_0 – начальная величина);
- 2) относительный прирост, или темп роста: $(W_1 - W_0)/W_0$ (W_1 – конечная величина, W_0 – начальная величина);
- 3) относительную скорость роста K (рост в определенный промежуток времени):

$$K = W_1 - W_0 / [(W_1 + W_0) / 2] t,$$

где W_0 – величина тела в начале периода; W_1 – величина тела в конце периода, t – промежуток времени.

Знание возраста и особенности роста рыбы является необходимым условием при оценке состояния запасов различных видов рыб. Важным показателем при разработке методов ведения рыболовства и рыбоводства является определение размера и возраста рыбы, по достижении которых начинается замедление темпа роста.

ПИТАНИЕ

Характеристика питания. За счет энергетических веществ, поступающих в организм рыбы в виде пищи, осуществляются его основные функции (развитие, рост, размножение). Некоторые питательные вещества (фосфор, кальций и др.) поступают в организм рыбы непосредственно из воды через жабры, поверхность ротовой полости и кожу, но роль этих веществ невелика.

Каждому виду рыб свойствен определенный спектр питания (процентное отношение массы того или иного кормового объекта к массе всего пищевого комка). По характеру питания рыб делят на хищных и мирных. Хищные рыбы питаются в основном рыбой и в меньшей степени другой пищей (лосось, треска, щука, сом и др.).

Среди мирных рыб выделяют:

- 1) *бентофагов* (питаются бентосом – бычки, стерлядь, вобла, зубатка и др.);

- 2) *планктофагов* (питаются зоопланктоном – сельдь, ряпушка, сайка и др.);
- 3) *растительных* (питаются фитопланктоном – белый толстолобик; макрофитами – белый амур, красноперка; детритом – кефаль и перифитомом – подуст).

Многие рыбы имеют смешанное питание, так, карп – всеядная рыба, поедает как растительную, так и животную пищу. Также имеются виды, ведущие паразитический образ жизни (самцы глубоководных удильщиков – церация, неоцерация и др.).

Характер питания часто определяет строение пищеварительного тракта рыб – рот, жаберный аппарат, глотка, кишечник.

При поиске пищи рыбы пользуются органами чувств:

- 1) планктофаги – в основном при помощи органов зрения (ряпушка);
- 2) бентофаги – органов осязания и вкуса (сазан);
- 3) пресноводные дневные хищники – органов зрения и боковой линии (щука, окунь), придонные сумеречные хищники – органов обоняния, боковой линии, органов вкуса (налим, речной угорь и др.) и т.д.

Рыбы по-разному добывают пищу.

1. Планктофаги плавают с открытым ртом, и планктон поступает в их жаберную полость вместе с водой, где отфильтровывается многочисленными жаберными тычинками (ряпушка).
2. Бентофаги имеют выдвижной рот, который позволяет им находить в грунте донных беспозвоночных (карповые).
3. Хищные рыбы подстерегают добычу в толще воды (щука), у дна (сом) или активно двигаются в пелагиали (акулы, тунцы). Большинство хищных рыб заглатывают рыбу целиком, некоторые откусывают куски от жертвы (хищные акулы, пиранья).

Избирательная способность в питании. Рыбы отдают предпочтение определенным кормовым объектам (т.е. обладают избирательной или элективной способностью в питании). У рыб пища различается по предпочтению и по фактическому значению.

По предпочтению пища бывает:

- 1) излюбленная (2–6 видов, 50–70% массы пищевого комка);

- 2) заменяющая (5 – 6 видов, 15–30% массы пищевого комка);
- 3) вынужденная (большое число видов, не более 10% массы пищевого комка).

Это определяется на основе вычисления индекса избирания и экспериментального исследования.

По фактическому значению пищу делят на:

- 1) главную;
- 2) второстепенную;
- 3) вынужденную.

Это определяется путем процентного соотношения отдельных компонентов в пищевом комке.

При оценке избирательной способности в питании рыб используют индексы избирания (I_i).

Индексы избирания:

1. По А.А.Шорыгину:

$$I_i = r_i/P_i,$$

где r_i – процентное значение организма в пище; P_i – процент этого же организма (или группы) в природном сообществе, где рыбы кормятся (для планктоноядных рыб – в улове планктонной сетью, для бентосоядных – в пробе, взятой со дна дночерпателем, для хищных – в улове тралом).

Если рыба ест все подряд, то индекс избирания равен 1, если выбирает кормовой организм, то индекс избирания более 1, а если избегает, то менее 1.

2. По А.С.Константинову (отношение разности процентных значений компонентов в пище и кормовой базе ($r_i - P_i$) к значению в кормовой базе P_i):

$$I_i = (r_i - P_i) / P_i.$$

3. По В.С.Ивлеву (отношение разности процентных значений компонентов в пище и кормовой базе ($r_i - P_i$) к их сумме ($r_i + P_i$):

$$I_i = (r_i - P_i)/(r_i + P_i).$$

Следует отметить, что рыбы очень пластичны в выборе пищи и могут потреблять все, что им доступно.

Возрастные и сезонные изменения в питании. У рыб различают:

- 1) эндогенное (внутреннее) питание – за счет питательных веществ желточного мешка в начальный период жизни рыб (развитие в икре и сразу после вылупления эмбриона);
- 2) экзогенное (внешнее) питание – за счет внешней пищи, рыбы с небольшим объемом питательных веществ в икре переходят на внешнее питание через несколько дней после выхода из икринки (сельдевые, карповые, окуневые), рыбы с относительно большим запасом питательных веществ – через несколько недель (лососи);
- 3) смешанное питание – промежуток времени, когда молодь питается одновременно остатками желтка и внешней пищей.

На начальных стадиях развития молодь большинства рыб обычно питается простейшими, затем мелкими ракообразными, а потом переходит на питание свойственной ей пищей. Так, молодь речного окуня длиной около 8 см питается в основном зоопланктоном, а более крупные особи переходят на питание бентосом, рыбы длиной более 10 см начинают питаться рыбой.

Хищным рыбам при недостатке объектов питания характерен каннибализм – поедание особей своего вида (щука, окунь и др.).

Сезонные изменения в питании рыб связаны с циклом развития объектов питания (беспозвоночных и рыб), их миграциями и доступностью в разные сезоны, а также физиологическим состоянием рыбы. Так, пикша в Баренцевом море весной питается мелкой рыбой, икрой мойвы и сельди, а летом и осенью – донными животными.

Суточный ритм и интенсивность питания. Ритм питания рыб зависит от доступности кормовых организмов, их размера, калорийности, времени суток и др.

Мирные рыбы питаются понемногу, но часто (через 4–6 ч.). Хищные рыбы способны одновременно заглатывать много пищи, и долго ее переваривать (до 3 суток и более). Взрослый окунь и щука питаются круглосуточно, но наиболее интенсивно – утром и вечером. Днем эти рыбы почти не питаются, так как рыбы-планктофаги с увеличением освещенности образуют оборонительные стаи и их добыча затруднена.

Интенсивность питания рыб определяется по показателям наполнения пищеварительного тракта, а также суточного и годового рационов.

Для количественной оценки интенсивности питания рыб используют индексы наполнения желудка и кишечника:

- 1) общий индекс наполнения (отношение массы всего пищевого комка к массе рыбы);
- 2) частный индекс наполнения (отношение массы одного компонента или группы к массе рыбы). Индексы выражаются в процентах или в 10 000 долях – процедиимиллях (‰).

Интенсивность питания рыб зависит от видовой принадлежности, пола, длины тела, физиологического состояния, температуры воды, сезона, времени суток, калорийности, доступности пищи и др.

Из абиотических факторов большое значение имеют температура и газовый режим. Для рыб характерны определенные оптимальные температуры. Так, ручьевая форель начинает питаться при 2°C, наиболее интенсивно питается при 12–14°C, а при 19°C перестает питаться.

Многие рыбы питаются как в теплый, так и в холодный периоды года (щука, окунь, налим и др.). В зимний период интенсивность питания рыб уменьшается, некоторые виды перестают питаться, а их жизнедеятельность обеспечивается за счет накопленного жира. Зимой они залегают в ямах и находятся в состоянии оцепенения (зимняя спячка), их тело покрывается толстым слоем слизи, дыхание и обмен веществ замедляются (сазан, лещ, сом).

Некоторые арктические и антарктические рыбы обитают и питаются при весьма низкой температуре – до минус 1,9°C (сайка, широколобик).

Рыбы способны выдерживать длительное голодание. Так, карась может не питаться в течение 8 месяцев и теряет при этом 1/3 массы тела. Проходные лососи в период нереста не питаются совсем (иногда по несколько месяцев). Озимая семга не питается в реке в течение года и более.

Почти все рыбы с одновременным икрометанием в период размножения не потребляют корма, с порционным икрометанием – питаются слабо.

Суточный и годовой рационы. Суточный рацион – количество пищи, съедаемое рыбой за 1 сутки (выражается в процентах от массы тела). Обычно суточный рацион вычисляют на основе индексов наполнения кишечника в естественных условиях и скорости переваривания пищи при той или иной температуре по формуле:

$$D = A (24/n),$$

где D – суточное потребление пищи (%); A – средний индекс наполнения кишечника (%); n – скорость переваривания пищи (ч).

Скорость переваривания пищи определяют по наибольшим спадам в питании, для чего наблюдают за суточным ходом питания.

Суточный рацион зависит от многих факторов (образа жизни, возраста, температуры воды, калорийности пищи и др.). Чем подвижнее рыба и больше энергии она затрачивает на добывание пищи, тем больше величина суточного рациона. Хищные рыбы, питаясь калорийной пищей, потребляют ее немного.

У мелких рыб суточное потребление пищи больше, чем у крупных. Из взрослых рыб наибольшая величина суточного рациона наблюдается у верховки и в отдельные периоды достигает 29%. Суточный рацион у годовиков карпа составляет 6–8%, у двухлеток – 2%.

Потребности в пище на единицу массы по мере роста рыбы уменьшаются.

Большое влияние на потребление пищи оказывает температура воды. Так, у карпа суточный рацион при повышении температуры воды резко возрастает.

Годовой рацион – это количество пищи, съеденное рыбой за год, выражается в процентах от массы рыбы как отношение массы пищи, съеденной рыбой за год, к массе рыбы. Годовой рацион, как и суточный, в значительной степени зависит от калорийности пищи, и у хищников он минимальный.

В течение года интенсивность питания рыб неодинакова. Например, щука и окунь в отличие от других хищных рыб (сома, жереха) питаются в течение всего года. Окунь интенсивно питается весной (40% годового рациона) и летом (30%), осенью интенсивность питания его снижается до 10%, а зимой возрастает до 20%.

Годовой рацион может значительно меняться по годам в зависимости от условий обитания.

Кормовой коэффициент. О ценности для рыбы того или иного корма судят по величине кормового коэффициента. Кормовой коэффициент – это отношение съеденного рыбой корма к приросту массы тела. Так, для взрослого судака при питании рыбой прирост единицы веса достигается при потреблении 5–6 весов пищи.

Кормовой коэффициент зависит от питательной ценности корма, температуры воды, ее гидрохимических показателей, а также вида и возраста рыбы.

При питании калорийной пищей кормовой коэффициент уменьшается: для хищников он равен 5–10; для зоопланктофагов – 20–26; для моллюскоедов – около 40; для растительноядных рыб – около 30.

У теплолюбивых рыб при понижении температуры воды кормовой коэффициент увеличивается. Так, карп лучше всего потребляет и усваивает корм при температуре воды 20–27°C. При понижении температуры воды до 14–15°C, как и при дефиците кислорода (0,2–0,5 см³/л), кормовой коэффициент увеличивается вдвое.

Кормовой коэффициент возрастает с ростом рыбы. Величина кормового коэффициента связана и с концентрацией кормовых организмов и увеличивается по мере ее снижения. При несоответствии пищи потребностям рыбы наблюдается повышение кормового коэффициента.

Очень высок кормовой коэффициент у взрослой верховки (до 69,8). Это связано с низкой питательной ценностью планктона и с повышенным обменом веществ у нее. Верховка потребляет большое количество планктона, необходимого молоди ценных промысловых рыб.

Потребляемый рыбами корм делится на:

- 1) поддерживающий (используется на поддержание жизнедеятельности организма);
- 2) продуцирующий (расходуется на прирост массы тела).

При достижении определенного для каждого вида рыб возраста их рост замедляется и возрастает доля поддерживающего корма. Таким образом, для рационального рыбного хозяйства старые рыбы являются невыгодными, так как поглощают много поддерживающего корма.

Пищевые цепи. Трофические или пищевые цепи складываются в водоемах в результате различных пищевых взаимоотношений гидробионтов. В общем виде трофическая цепь отражает отношения трех больших групп гидробионтов: водные растения

(первичная продукция) → беспозвоночные (промежуточная продукция) → рыба (конечная продукция).

Первыми продуцентами органического вещества являются водные растения (микро- и макрофиты), которые используют в процессе жизнедеятельности неорганические вещества (минеральные соли, углекислота). Водными растениями питаются многие беспозвоночные и некоторые рыбы, беспозвоночные животные в свою очередь потребляют в пищу мирных рыб, а их – хищники. Очень крупные хищники могут поедать других хищных рыб.

Пищевые цепи могут быть:

- 1) короткими – фитопланктон → рыба (белый толстолобик) или макрофиты → рыба (белый амур);
- 2) протяженными – фитопланктон → зоопланктон → бентос → мирные рыбы → хищные рыбы.

При переходе с одного звена цепи на другой теряется большое количество энергии 80–90%, а усваивается 10–20%. При удлинении пищевой цепи затраты энергии на получение конечной продукции (рыбы) многократно увеличиваются.

Пищевая конкуренция и обеспеченность рыб пищей. При питании одними и теми же пищевыми организмами у различных видов рыб может возникать пищевая конкуренция.

Для определения степени сходства пищи используют индекс пищевого сходства (ИПС), т.е. сумму наименьших величин из спектра питания сравниваемых рыб. Так, для золотого и серебряного карасей ИПС составляет 49,3% (табл. 2). При полном совпадении пищи ИПС равен 100%, если характер питания рыб различен, то ИПС равен 0. Индекс пищевого сходства изменяется в зависимости от возраста рыбы, а также сезона.

Обеспеченность рыб пищей определяется кормовыми ресурсами водоема (совокупность животных и растений независимо от использования их рыбами). Кормовая база является частью этих ресурсов, используемых рыбами. В зависимости от обеспеченности рыб пищей изменяются темп роста, интенсивность питания и состав пищи рыб, численность популяции. Так, при хорошей обеспеченности пищей личиночный период леща, продолжается 14 дней, а при плохой – 32 дня.

Таблица 2

Состав пищи карасей (золотого и серебряного) (в % по массе)

Компоненты пищи	Золотой карась	Серебряный карась
Ветвистоусые рачки	24,2*	39,0
Веслоногие рачки	9,6*	16,2
Личинки хирономид	45,0	9,0*
Растения	14,0	0*
Прочие организмы	7,2	6,5*

* наименьшие величины.

Жирность рыб. Жирность рыб является показателем их биологического состояния и условий откорма и зависит от ряда факторов (возраста рыб, пола, условий нагула, степени зрелости гонад).

У рыб жир накапливается в мускулатуре (лососевые, миноговые, угри), печени (тресковые, акуловые), на внутренних органах (окуневые) и т.д.

Жирность характеризует процентное содержание жира в теле. У некоторых видов определяют коэффициент жирности – отношение массы печени к массе рыбы (тресковые) или отношение массы жира на внутренних органах к массе рыбы (лещ, судак, вобла и др.).

Все рыбы по содержанию жира подразделяются на следующие группы: тощие – жирность около 1% (судак, щука, бычки); среднежирные – 1–5% (вобла, сазан); жирные – 5–15% (белуга, осетр, севрюга); особо жирные – более 15% (хамса, угорь, миноги).

Жирность рыб обычно увеличивается с возрастом. Средняя жирность мелкого леща в Северном Каспии составляет 1,6%, среднего – 4%, крупного – 7,8%. Жирность рыб изменяется в зависимости от длительности миграций. У проходных рыб, совершающих протяженные миграции, жирность выше, чем у рыб с более короткими миграционными путями.

Жир у рыб является основным источником энергии для совершения дальних миграций и созревания гонад, а жирность – это показатель условий нагула и имеет важное значение для прогноза поведения, распределения и миграций рыб. Так, азовская хамса при жирности менее 14% не начинает зимовальную миграцию в Черное море.

РАЗМНОЖЕНИЕ

Способы размножения. Рыбы размножаются половым путем. В редких случаях у рыб встречается:

1. *Партеногенез* (развитие икры без оплодотворения), развитие икры доходит только до стадии дробления (сельди, осетровые, лососевые карповые) и лишь в исключительных случаях до личинки, доживающих до рассасывания желточного мешка (налим, салака). В большинстве случаев такое развитие не приводит к получению жизнеспособной молоди, но у иссыкульского чебачка при партеногенетическом развитии икры наблюдается нормальное потомство. У лососей неоплодотворенные икринки, оказавшись в нерестовом бугре в месте с оплодотворенными, нередко развиваются партеногенетически. В результате они не загнивают и вся кладка яиц не гибнет.
2. *Гиногенез* (рождение самок), сперматозоиды близких видов рыб проникают в яйцо и стимулируют его развитие, однако оплодотворения при этом не происходит. В результате такого размножения в потомстве наблюдаются одни самки. В Средней Азии, Западной Сибири и Европы встречаются популяции серебряного карася, в водоемах Мексики – моллинезии (отряд карпозубообразные), состоящие почти из одних самок.

Рыбы, как правило, однополы, но среди них встречаются и гермафродиты. Среди костистых рыб к гермафродитам относится каменный окунь, у которого в гонадах развиваются икра и сперматозоиды, но созревание их обычно происходит поочередно, и красный пагелл, у которого в течение жизни происходит изменение (реверсия) пола: у молодых особей гонады функционируют как яичники, у более старших – как семенники. Изредка гермафродитизм встречается у сельдевых, лососевых, карповых, окуневых рыб.

У рыб оплодотворение бывает:

- 1) наружное (у большинства рыб);
- 2) внутреннее (у хрящевых рыб, у некоторых костистых – морской окунь, бельдюга; многих карпозубообразных – гамбузия, гуппи, меченосцы и др.).

У рыб различают:

- 1) *яйцекладущих*, откладывающих яйца во внешнюю среду (большинство видов);
- 2) *яйцеживородящих*, рождающих мальков. Оплодотворенные яйца задерживаются в задних отделах яйцеводов и развиваются там до вымета молоди (большинство хрящевых рыб – катран, белая акула, лисья акула, пилонос); у некоторых видов, например, у ската-хвостокола, стенки задних отделов яйцеводов («матки») имеют даже особые выросты, по которым через брызгальца в ротовую полость эмбрионов поступает питательная жидкость;
- 3) *живородящих* – у рыб в задних отделах яйцеводов («матке») образуется нечто сходное с плацентой млекопитающих, а эмбрион получает питательные вещества с кровью матери (голубая акула, кунья акула и др.).

Приспособительное значение живорождения и яйцеживорождения рыб заключается в том, что при внутриутробном развитии обеспечивается большая выживаемость молоди.

В зависимости от характера размножения рыб разделяют на:

- 1) *моноциклических* – рыбы после однократного икрометания погибают (речной угорь, тихоокеанские лососи, речная минога, байкальская голомянка);
- 2) *полициклических* – рыбы размножаются в течение жизни по нескольку раз (большинство рыб).

Возраст наступления половой зрелости у рыб значительно колеблется – от 1 – 2 месяцев (гамбузия) до 15 – 30 лет (осетровые). Раньше созревают рыбы с коротким жизненным циклом (тюлька, снеток и некоторые бычки – в возрасте 1 года), рыбы с продолжительным жизненным циклом становятся половозрелыми значительно позже (атлантическая треска – в 7–10 лет, морской окунь – в 12–15 лет и т.д.).

Возраст полового созревания рыб зависит от видовой принадлежности, условий обитания рыбы, в первую очередь от условий откорма. Наступление половой зрелости у рыб происходит при достижении определенной длины. Как правило, чем лучше питается рыба, тем быстрее она растет, а следовательно, быстрее созревает. Самцы обычно созревают раньше самок.

На скорость созревания оказывают влияние и климатические условия. Так, у леща половая зрелость наступает в Аральском море в 3–4 года, в Северном Каспии в 3–6, на Средней Волге в 6–7, в Ладожском озере в 8–9 лет.

Возраст наступления половой зрелости имеет важное значение для определения размера вылова рыбы и оценки сырьевых ресурсов. У короткоциклических рыб, созревающих на 2–3-м году жизни (кильки, шпроты, сардины и др.), допустимое промысловое изъятие из популяции может составить 40–60%, у долгоживущих рыб это изъятие должно быть значительно меньше (5–20%).

Половой диморфизм. У большинства рыб половой диморфизм (вторичные половые признаки) не проявляется, самки и самцы внешне трудноразличимы. У некоторых видов вторичные половые признаки ярко выражены: самки крупнее самцов, самцам свойственны более яркая окраска, удлинённые плавники и др. Самцы полярной камбалы имеют ктеноидную чешую, самки – циклоидную. У самцов хрящевых рыб имеются совокупительные органы (птеригоподии), у самок их нет; у самцов линия в отличие от самок утолщена первый луч брюшных плавников и т.д.

У некоторых рыб в преднерестовый период под влиянием половых гормонов появляется брачный наряд, который исчезает после нереста. У многих карповых, сиговых рыб на голове и теле самцов развиваются роговые образования белого цвета – «жемчужная сыпь»; самцы бычка-кругляка ко времени нереста становятся полностью черными; брюшко самца колюшки из серебристого становится ярко-красным. У тихоокеанских и атлантических лососей во время нереста серебристая окраска темнеет, на теле появляются черные, малиновые пятна, наблюдаются значительные морфологические изменения (челюсти удлиняются и загибаются, наблюдаются изменения черепного скелета, у горбуши вырастает горб).

Соотношение полов. Соотношение полов является приспособительным свойством рыб и направлено на обеспечение успешного воспроизводства. У большинства рыб оно близко 1:1.

Соотношение полов у рыб может меняться под воздействием различных факторов. У гуппи значительное развитие сапролегнии иногда сопровождается превращением большей части выживших

самок в самцов. Воздействие высокой температуры на мальков зеленого меченосца приводит к преобладанию самок.

Гормональные препараты также могут способствовать изменению нормальных соотношений полов у рыб. В рыбоводстве при разведении товарной рыбы может иметь место направленное изменение пола путем введения в корм стероидных гормонов (радужная форель).

Среди рыб различают:

- 1) *моногамов* – с одной самкой обычно нерестится один самец (семга);
- 2) *полигамов* – на одну самку приходится 3–4 и более самцов (сазан) или один самец обеспечивает оплодотворение икры нескольких самок (колюшка).

Сроки размножения и особенности икротетания. В зависимости от сроков размножения различают рыб:

- 1) весенненерестующих (щука, окунь, хариус);
- 2) летненерестующих (сазан, осетр, хамса);
- 3) осенне-зимненерестующих (семга, тихоокеанские лососи, сиги, налим, навага).

Сроки размножения каждого вида, а также сроки выклева личинок и развития молоди связаны с обеспеченностью их пищей. Так, щука размножается сразу после таяния льда – значительно раньше карповых рыб, что позволяет ее молоди достичь длины 5–6 см и полностью перейти на питание личинками карповых рыб.

Сроки размножения одного и того же вида могут быть различными. Так, мойва у Финмаркена и западного Мурмана нерестится с марта по май, у восточного Мурмана – в июне-июле, в восточной части Баренцева моря – в августе-сентябре. Обитатели средних широт нерестятся обычно один раз в году, но некоторые из них откладывают икру не ежегодно, а с промежутками от 2 до 6 лет (осетровые), многие тропические рыбы размножаются в течение года неоднократно.

По продолжительности периода икротетания выделяют 2 группы рыб:

- 1) с единовременным нерестом – вся икра созревает одновременно (щука, сиг, лосось);

- 2) с порционным икрометанием – икра созревает и выметывается порциями в течение длительного времени (хамса, уклейка, каспийские сельди, сом и др.).

У колюшки процесс икрометания измеряется несколькими секундами, у воблы и окуня – часами, у сазана и леща – сутками. Треска, выметывающая за нерестовый сезон 3–4 порции икры, проводит на нерестилище 1,5–2 месяца, султанка – 3 месяца.

Нередко у одного и того же вида в одном водоеме наблюдается единовременное, а в другом порционное икрометание. Так, у леща в Аральском море наблюдается порционное икрометание, в северных водоемах (Онежское озеро и др.) он выметывает икру единовременно.

Порционное икрометание является приспособлением вида к воздействию факторов среды и способствует увеличению плодовитости, большей выживаемости икры и личинок, лучшему питанию молоди благодаря равномерному использованию кормовой базы.

Шкала, коэффициент и индекс зрелости. Для оценки степени зрелости половых продуктов у рыб применяются шкалы зрелости, из которых наиболее распространенной для полициклических рыб с единовременным икрометанием является шестибальная шкала.

I стадия – ювенальная (juvenales), неполовозрелые рыбы. Половые клетки яичников неразличимы простым глазом, и пол визуально не определяется. Яичники и семенники имеют вид тонких прозрачных тяжей желтоватого или розоватого цвета.

II стадия – созревающие особи или особи с развивающимися половыми продуктами после икрометания. Икринки очень мелкие и видны только под лупой. Яичники прозрачны и бесцветны, вдоль них проходит крупный кровеносный сосуд. Семенники увеличиваются в размерах, теряют прозрачность и имеют вид округлых тяжей сероватого или бледно-розового цвета.

III стадия – особи, у которых половые железы далеки от зрелости, но сравнительно хорошо развиты. Яичники заполняют от $\frac{1}{3}$ до $\frac{1}{2}$ всей брюшной полости, наполнены непрозрачными икринками, ясно различимыми невооруженным глазом. Семенники плотные, упругие. При надавливании из семенников нельзя выделить жидких молок. Цвет их – от розовато-серого до желтовато-белого.

IV стадия – особи, у которых половые железы почти достигли полного развития. Яичники и семенники имеют наибольшую величину и заполняют до $\frac{2}{3}$ всей брюшной полости. Икринки округлые, прозрачные и при надавливании вытекают. Семенники мягкие, белого цвета наполнены жидкими молоками, при надавливании вытекают.

V стадия – текущие особи. Икра и молоки настолько зрелые, что свободно вытекают при легком надавливании на брюшко.

VI стадия – отнерестившиеся особи (выбой). Половые продукты выметаны полностью. Гонады в виде спадающих мешков. В яичниках могут наблюдаться оставшиеся икринки, в семенниках – остатки спермы. Яичники и семенники воспалены, темно-красного цвета. Через некоторое время после размножения яичники и семенники переходят во II стадию зрелости.

У рыб с порционным икрометанием стадия зрелости определяется состоянием той порции, которая наиболее развита и раньше всех будет выметана. После вымета первой порции яичники переходят не в VI стадию, как у рыб с единовременным икрометанием, а в IV или III, и эти стадии зрелости обозначаются VI–IV или VI–III. Затем после завершения всего нерестового периода состояние яичника оценивается как находящееся в VI, а затем во II стадии. Если же оставшиеся овоциты (резерв будущего года) вступают в рост уже на VI стадии, то яичник из VI стадии переходит в III и обозначается VI–III.

При оценке степени зрелости гонад рыб используют коэффициент и индекс зрелости.

Коэффициент зрелости – отношение массы гонад к массе тела рыбы (в %). У рыб с весенне-летним нерестом коэффициент зрелости наиболее высок весной, уменьшается летом, начинает снова увеличиваться осенью (сазан, судак, вобла и др.). У рыб с осенне-зимним нерестом наиболее высокий коэффициент зрелости осенью (лососи). Индекс зрелости – процентное отношение коэффициента зрелости гонад, вычисленное в отдельные периоды созревания гонад, к максимальному коэффициенту зрелости.

Строение половых продуктов. Икринки рыб различаются формой, размером, цветом, наличием жировых капель, строением

оболочки. У рыб икринки обычно имеют шаровидную форму, но встречаются и другие формы. У представителей сарганообразных – шаровидная икринка с нитевидными выростами; у бычковидных – грушевидные икринки на нижнем конце снабжены розеткой нитей для прикрепления к субстрату; у анчоусовых – эллипсоидные икринки и т.д. (рис. 26).

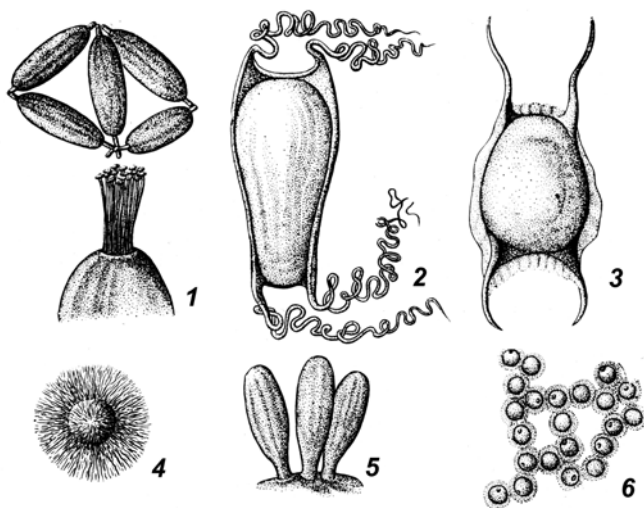


Рис. 26. Формы яйцеклеток

1 – миксина; 2 – акула; 3 – скат; 4 – сарган; 5 – бычок; 6 – окунь

Величина икринок, как и другие морфологические признаки, является стабильным признаком вида. Крупные рыбы откладывают икру большего диаметра. Размеры икринок зависят от содержания в них питательного вещества (желтка) и значительно колеблются. Среди костистых рыб наиболее мелкие икринки встречаются у камбалы-лиманды, самые крупные – у лососевых (кета). Хрящевые рыбы имеют самые крупные яйца, так у разнозубых акул длиной 1,5 м длина яйцевой капсулы около 10 см. Развитие эмбрионов у некоторых из них длится очень долго – 18–22 месяца (катран).

Окраска икринок специфична для каждого вида. Икра, развивающаяся в менее благоприятных кислородных условиях, обычно

окрашена интенсивнее. У ряпушки икра желтая, у лососей – оранжевая, у щуки – темно-серая, у сазана – зеленоватая, у терпугов – изумрудно-зеленая, голубая, розовая и фиолетовая. Желтоватый и красноватый цвет икры объясняется наличием дыхательных пигментов (каротиноидов). Пелагические икринки, развивающиеся при достаточном содержании кислорода, пигментированы слабо.

Икринки многих рыб содержат одну или несколько жировых капель, которые обеспечивают плавучесть икринок.

Икринки снаружи покрыты оболочками:

1. *Первичная* – желточная (лучистая) оболочка, образованная самим яйцом, пронизана многочисленными порами, по которым в яйцо поступают питательные вещества во время его развития в яичнике. У некоторых видов эта оболочка двухслойная (осетровые).
2. *Вторичная* – студенистая, липкая (развивается над первичной оболочкой), с разнообразными выростами для прикрепления яиц к субстрату.

На анимальном полюсе обеих оболочек расположен особый канал – микропиле, по которому при оплодотворении сперматозоид проникает в яйцо. У костистых имеется один канал, у осетровых их может быть несколько.

3. *Третичная* – роговая (у хрящевых рыб и миксин) и белковая (только у хрящевых).

У миног, как и у костистых рыб, икринки мелкие, у миксин они эллипсоидной формы длиной 2–3 см. На роговой оболочке миксин имеются крючкообразные отростки, с помощью которых яйца прикрепляются друг к другу и к подводным предметам. Роговая оболочка хрящевых рыб значительно больше самого яйца, часто от нее отходят роговые нити, с помощью которых яйцо прикрепляется к водным растениям.

Сперматозоиды значительно отличаются у разных видов рыб. В сперматозоиде различают головку, среднюю часть и хвост (рис. 27). Форма головки различна: шаровидная (у большинства костистых рыб), палочковидная (у осетровых и некоторых костистых), копьевидная (у двоякодышащих), цилиндрическая (у акул),

кистеперых). В головке помещается ядро. Впереди ядра у акулообразных, осетровых и некоторых других рыб располагается акросома. У костистых ее нет. Сперма, выделяемая самцом, состоит из сперматозоидов, погруженных в спермиальную жидкость, сходную по составу с физиологическим раствором. В спермиальной жидкости сперматозоиды неподвижны. При соприкосновении с водой их активность резко возрастает. Встретив икринки они проникают в них через микропиле, после чего происходит оплодотворение. Продолжительность активности сперматозоидов зависит от солености и температуры воды. В соленой воде она значительно дольше – до нескольких суток (тихоокеанские сельди), в пресной воде – не более 1–3 минут (у большинства рыб – карповые, лососевые, окуневые).

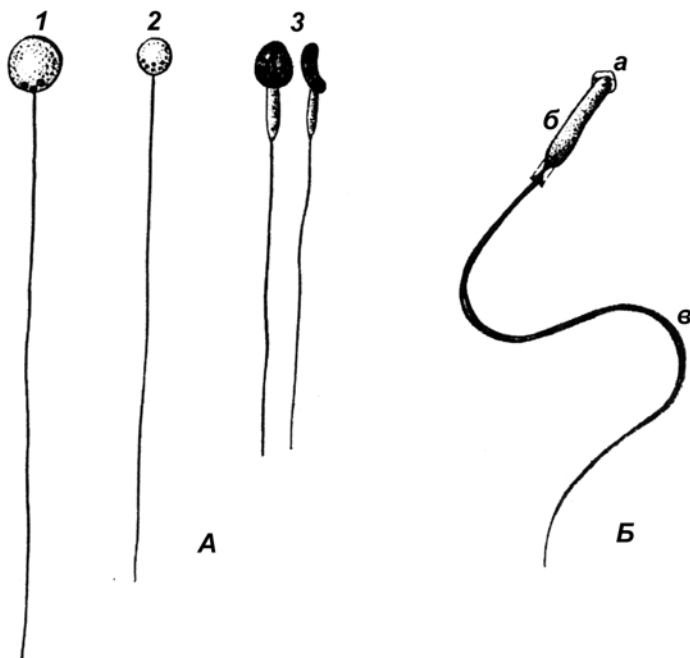


Рис. 27. Сперматозоиды костистых (А) и хрящевых (Б) рыб
 1 – карась; 2 – щука; 3 – подкаменщик (вид головки с уплощенной стороны и сбоку); а – акросома; б – головка; в – хвост

У одного и того же самца сперматозоиды качественно не одинаковы и различаются по величине, при центрифугировании выделяют: мелкие (легкие), средние (промежуточные) и крупные (тяжелые). Среди крупных сперматозоидов в большом количестве встречаются X-гаметы, среди мелких Y-гаметы. Таким образом, из икры, оплодотворенной крупными сперматозоидами, рождаются преимущественно самки, мелкими – самцы. Это имеет важное значение при искусственном разведении ценных видов рыб.

Откладывание икры. Начало нереста рыб зависит от различных факторов (готовность половых продуктов, температура и соленость воды, наличия нерестового субстрата и др.). Из абиотических факторов важным является температура воды. Каждому виду в период размножения свойственны оптимальные и предельные температуры воды. При отрицательной температуре размножаются сайка, наваги, арктические и антарктические рыбы. Минимальная температура воды, при которой возможен нерест, у наваги $-2,3^{\circ}\text{C}$, трески $+3,6^{\circ}\text{C}$, атлантической сельди $+4,5^{\circ}\text{C}$, сазана 13°C . У многих карповых рыб наиболее интенсивный нерест наблюдается при температуре $+18-20^{\circ}\text{C}$ и выше.

Рыбы откладывают икру в разных условиях, одни виды нерестятся в приливо-отливной зоне (пинагор), другие в океанической пелагиали на глубинах более 1000 м (угорь). Подавляющее большинство морских рыб нерестится в относительно прогреваемых районах прибрежной зоны на глубинах менее 500 м, там, где высокая концентрация кормовых организмов и личинки обеспечены пищей. Если условия для размножения отсутствуют и икрометание не происходит или икра выметывается не полностью, она рассасывается.

Икру различают:

- 1) *пелагическую* (плавающую);
- 2) *донную* (демерсальную), откладывается на грунт и донную растительность.

В зависимости от места нереста у рыб выделяют следующие группы:

- 1) *литофилы* – откладывают икру на каменисто-галечный грунт (осетровые, лососевые, кутум, шемая, голавль, подуст);
- 2) *фитофилы* – откладывают икру на растения и водоросли (вобла, лещ, сазан, карась, окунь, тихоокеанская сельдь);

- 3) *псаммофилы* – откладывают икру на песок (пескарь);
- 4) *пелагофилы* – откладывают плавающую икру в толщу воды (килька, хамса, атлантическая треска, чехонь, белый амур, толстолобик);
- 5) *остракофилы* – откладывают икру в раковины двустворчатых моллюсков (горчаки).

Забота о потомстве. Большинство рыб не заботятся о своем потомстве. Однако существует ряд видов, которые сооружают различные гнезда, охраняют икру и личинок.

Тихоокеанские и атлантические лососи хвостом вырывают в грунте гнезда длиной до 2–3 м, шириной 1,5–2 м, откладывают в них икру, оплодотворяют ее и засыпают гравием. Самец колюшки сооружает гнездо из растительных остатков в виде муфточки и охраняет икру. Самец судака расчищает на дне место для будущей кладки икры, затем охраняет ее, очищает от ила, смывая его сильными движениями грудных плавников. Если кладка остается без сторожевого самца, то охрану продолжает другой. Лабиринтовые рыбы строят гнездо из пузырьков воздуха, обволакивая их клейкими выделениями изо рта. Самец пинагора охраняет кладку икры, отложенную в литоральной зоне и при обсыхании поливает икру изо рта водой.

Некоторые рыбы вынашивают оплодотворенную икру, так, самка тилипии держит ее в ротовой полости. Наиболее совершенной формой заботы о потомстве можно рассматривать живорождение у рыб.

Плодовитость и воспроизводительная способность рыб. У рыб различают абсолютную (индивидуальную), относительную и рабочую плодовитости.

Абсолютная (индивидуальная) плодовитость – количество икры, откладываемое самкой в течение одного нерестового периода.

Плодовитость рыб является приспособительным свойством вида и значительно колеблется. Наиболее низкую плодовитость имеют хрящевые рыбы. Скат-манта рождает одного детеныша. У акул плодовитость колеблется от 2 до 100 яиц или мальков, и только полярная акула выметывает около 500 крупных яиц длиной 8 см (без роговой оболочки). У костистых рыб наибольшая плодовитость имеют рыбы, выметывающие пелагическую икру (луна-рыба – до 300 млн икринок, мольва – около 60 млн, треска – до 10 млн икринок).

Для рыб, проявляющих заботу о потомстве, характерна меньшая плодовитость. Так, живородящая бельдюга выметывает от 10 до 400 личинок, колюшка откладывает 60–550 икринок.

Количество и качество икры зависят от массы тела, возраста, жирности и факторов среды. С ростом рыбы и увеличения ее массы тела абсолютная плодовитость повышается.

Рыбы способны регулировать плодовитость в зависимости от изменяющихся условий среды. Большая плодовитость вырабатывается у видов в условиях более интенсивной смертности. Изменение абсолютной плодовитости регулируется через изменение обеспеченности пищей. Улучшение условий откорма приводит к ускорению темпа роста, а следовательно, к более высокой плодовитости одноразмерных рыб. В связи с этим плодовитость одного вида в разных водоемах различна, отражает условия существования рыб и направлена на обеспечение определенной величины пополнения.

Относительная плодовитость – это количество икринок, приходящееся на 1 г массы тела самки.

Рабочая плодовитость представляет собой количество икринок, получаемое от одной самки для рыбоводных целей. У пеляди она составляет около 70% абсолютной (индивидуальной) плодовитости.

В ряде случаев рассчитывают видовую абсолютную и популяционную плодовитости.

На воспроизводительную способность рыб сильное влияние оказывает их возраст, так как качество половых продуктов на протяжении жизни различно. У большинства видов наиболее высококачественное потомство получается от рыб среднего возраста. Молодые и очень старые особи дают менее жизнестойкое потомство.

Длительность инкубационного периода, выживаемость икры и личинок. У рыб длительность инкубационного периода колеблется от нескольких часов (данио) до 22 месяцев (колючая акула). Для инкубации икры требуется определенное количество тепла, выражаемое в градусоднях. Эта величина меняется в зависимости от температуры воды. При повышении температуры воды (в пределах, свойственных данному виду) развитие икры протекает быстрее. У карповых рыб икра развивается в течение 3–6 дней, у наваги – 3–4 месяцев, у лососей – до 5–6 месяцев

Численность популяции во многом зависит от выживаемости эмбрионов и обеспеченности пищей личинок на этапе перехода на активное питание. На эти периоды приходится наибольшая смертность по сравнению со всеми другими периодами жизни рыбы. Основными факторами, определяющими выживаемость эмбрионов и предличинок, являются температура воды, соленость, газовый режим, ветер, волнения. Большая плодовитость некоторых рыб не может свидетельствовать об их высокой численности, так как выживаемость икры и личинок очень низка.

Метаморфоз. У некоторых рыб развитие личинок проходит с метаморфозом (камбала, речной угорь, луна-рыба и др.). Камбала имеет симметричных личинок, которые плавают в верхних слоях воды спиной кверху, со временем они постепенно опускаются в более глубокие слои воды и утрачивают двустороннюю симметрию, один глаз у них переходит на другую сторону тела, и после завершения метаморфоза молодая камбала начинает вести придонный образ жизни. Личинки речного угря (лептоцефалы), выклевывающиеся из икринок в Саргассовом море, имеют листовидную форму. В течение 2–3 лет они дрейфуют с течением Гольфстрим, превращаются в прозрачных угреобразных рыбок, которые заходят в реки Европы, где растут, теряют прозрачность и превращаются во взрослых угрей.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ

Жизненный цикл рыб от момента оплодотворения до естественной смерти включает ряд периодов:

1. Эмбриональный (зародышевый) – от момента оплодотворения яйца до момента перехода особи на внешнее питание, эмбрион питается за счет желтка, полученного от материнского организма. Включает 2 подпериода: собственно эмбриональный – развитие внутри яйцевой оболочки и предличиночный (свободного эмбриона) – развитие вне оболочки.
2. Личиночный период характеризуется переходом на внешнее питание с сохранением личиночных органов и признаков. Плавниковая складка не дифференцирована на зачатки парных и непарных плавников.

3. Мальковый – внешнее строение организма приобретает сходство с взрослым. Непарная плавниковая складка дифференцируется на плавники. Закладывается чешуя, начинается дифференциация пола, но половые органы неразвиты.
4. Ювенальный (юношеский) период характеризуется усиленным развитием половых желез, но рыбы еще неполовозрелые. Начинают развиваться вторичные половые признаки (если они имеются).
5. Период взрослого организма – с момента наступления половой зрелости. Рыбы обладают всеми признаками, характерными для полностью сформировавшегося организма.
6. Старческий период характеризуется замедлением роста или его прекращением. Рыба теряет способность размножаться.

МИГРАЦИИ

Миграции рыб – это периодические массовые их перемещения. Знание сроков и направлений миграций, закономерностей, которым они подчиняются, имеет важное практическое значение.

Оседлый образ жизни ведут немногие рыбы (рыбы коралловых рифов, некоторые бычки и др.). У большинства рыб миграции представляют собой определенные звенья жизненного цикла, неразрывно связанные между собой.

Различают горизонтальные и вертикальные миграции.

Горизонтальные миграции могут быть пассивными и активными.

При пассивных миграциях икра и личинки выносятся течениями из районов нереста в районы нагула. Так, икра и личинки атлантической трески, нерестящейся около Лофотенских островов (Норвегия) дрейфуют в струях Гольфстрима в Баренцево море; личинки европейского угря из Саргассова моря дрейфуют в течение 2,5–3 лет к берегам Европы и т.д.

Активные миграции в зависимости от цели бывают:

- 1) нерестовыми;
- 2) кормовыми;
- 3) зимовальными.

Протяженность миграций значительно колеблется. Одни виды совершают небольшие перемещения (камбала), другие могут мигрировать на тысячи километров (угорь, лосось).

Нерестовые миграции (перемещения от мест нагула или зимовки к местам нереста). У полупроходных рыб различают миграции:

- 1) анадромные, рыбы идут на нерест из морей в реки (лососи, осетровые и др.);
- 2) катадромные – из рек в море (речной угорь, некоторые виды бычков, галаксиевые рыбы).

В процессе эволюции у некоторых проходных рыб произошла внутривидовая дифференциация, что привело к образованию сезонных рас – озимых и яровых (речная минога, атлантический лосось, некоторые осетровые и др.). Рыбы яровой расы входят в реки с развитыми гонадами незадолго до нереста, а озимой расы – осенью с неразвитыми половыми продуктами, проводят в реке от нескольких месяцев до года и размножаются на следующий год. У озимых рас нерестовые миграции совмещены с зимовальными.

Во время нерестовых миграций рыбы обычно не питаются или питаются слабо, а необходимые энергетические ресурсы для передвижения и развития половых желез рыбы накапливают заранее в виде жира.

Причины анадромных миграций связаны прежде всего с тем, что в пресных водах условия размножения и выживаемость икры и личинок более благоприятны, чем в море.

Многие морские и пресноводные виды совершают нерестовые миграции к берегам (треска, атлантическая сельдь, сиговые и др.), а некоторые из них для икрометания отходят на большие глубины (морская камбала, большеглазый зубан).

Кормовые миграции (перемещения от мест размножения или зимовки к местам нагула). У многих рыб кормовые миграции начинаются уже на стадии икринки. Перенос пелагических икринок и личинок от мест нереста к местам нагула представляет собой пассивную кормовую миграцию. Большое количество икринок и личинок пресноводных рыб сносится в реках течениями от нерестилиц в озера для нагула (сиговые и др.).

Полициклические рыбы после размножения совершают кормовые миграции различной протяженности. Атлантический лосось и осетровые после размножения в реках уходят для нагула в море. Атлантическая сельдь нерестится у берегов Норвегии, после размножения

мигрирует на откорм в район Исландии и далее на север. Иногда кормовые миграции совмещаются с нерестовыми (азовская хамса).

Зимовальные миграции (перемещения от мест размножения или нагула к местам зимовки). Зимовальную миграцию начинают рыбы, физиологически подготовленные, достигшие определенной упитанности и жирности. Так, хамса Азовского моря после нагула осенью мигрирует в Черное море и зимует на глубине 100–150 м. Зимовальная миграция может начаться только при накоплении рыбой достаточного количества жира (не менее 14%). Рыбы, не подготовленные к миграции, продолжают кормиться и не мигрируют.

У проходных рыб зимовальные миграции нередко являются началом нерестовых. Осимые формы некоторых из них после нагула в море осенью заходят в реки, и в них зимуют (речная минога, осетровые, атлантический лосось и др.). Некоторые виды обитающие в Волге при осеннем похолодании мигрируют в низовья реки и залегают в ямы (лещ, сазан, сом, судак).

Помимо горизонтальных миграций рыбам свойственны вертикальные миграции. Нерестовые вертикальные миграции совершает байкальская голомянка, которая перед выметом личинок всплывает с глубины около 700 м в поверхностные слои воды и после размножения погибает.

Многие морские и пресноводные виды совершают суточные вертикальные миграции, перемещаясь вслед за кормовыми объектами (сельдь, килька, шпрот, скумбрия, ставрида, ряпушка и др.). Молодь многих видов рыб также мигрирует по вертикали, следуя за кормовыми организмами.

Многие пелагические рыбы зимой опускаются в более глубокие и менее охлажденные слои, чем при нагуле и образуют крупные малоподвижные скопления (сельди, азовская хамса и др.).

Знание закономерностей миграций рыб имеет важное значение при организации рационального промысла. Одним из методов изучения миграций является мечение. Мечение может быть индивидуальным (каждая метка имеет свой номер) и групповым (всех рыб метят одинаково). Мечение позволяет изучить пути миграций, определить скорость движения рыбы, численность популяции, эффективность рыбоводных работ.

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Динамика популяций – это процессы изменений ее основных биологических характеристик во времени. При этом главное значение придается изменениям численности, биомассы и популяционной структуры.

Известно, что жизнь популяции состоит в смене поколений, их росте, созревании, воспроизводстве и смерти. Каждая популяция представляет собой саморегулирующуюся систему, находящуюся в постоянном взаимодействии с факторами среды.

Тип динамики популяции специфичен для вида и включает возрастной состав, соотношение численности отдельных возрастных групп, максимальную и среднюю продолжительность жизни, размерно-половую структуру популяции, характер колебаний численности.

Выделяют следующие типы динамики популяции:

1. Раносозревающая маловозрастная популяция. Это рыбы с коротким жизненным циклом, ранней половой зрелостью. Для них характерны небольшое число возрастных групп, они способны быстро восстанавливать численность популяции, приспособлены к жизни в условиях сильно колеблющейся смертности (хамса, шпроты и др.).
2. Поздносозревающая многовозрастная популяция. Это рыбы с длинным жизненным циклом, поздним половым созреванием. Для них характерны большое число возрастных групп, они приспособлены к жизни в условиях относительно стабильной кормовой базы при незначительных колебаниях смертности, медленно восстанавливают популяцию в случае гибели ее значительной части (осетровые, сомы, крупные акулы и др.).

Популяция состоит из неполовозрелых и половозрелых особей. Анализируя половозрелую часть популяции (нерестовая популяция) Г.Н.Монастырский выделил три типа ее структуры:

1. Нерестовая популяция состоит только из пополнения (впервые нерестующие рыбы), рыб, нерестующих повторно (остаток), в популяции нет (снеток, горбуша и др.).

2. Нерестовая популяция состоит из пополнения и из остатка (повторно нерестующие рыбы), но величина остатка меньше величины пополнения (семга, каспийские сельди и др.).
3. Нерестовая популяция состоит из пополнения и остатка, но остаток больше пополнения. Это популяции с длительным жизненным циклом (осетровые, лещ, сазан, треск и др.).

В виде формул эти типа нерестовых популяций могут быть изображены следующим образом:

1-й тип	$P = K$	$D = 0$	
2-й тип	$P = K+D$	$D > 0$	$D < K$
3-й тип	$P = K+D$	$D > 0$	$D > K$,

где P – нерестовая популяция;
 K – пополнение (впервые нерестующие особи);
 D – остаток (повторно нерестующие особи).

Эти типы нерестовых популяций достаточно условны и иногда одна и та же популяция может относиться к разным типам.

Популяциям рыб характерны колебания (флюктуации) численности и биомассы, которые значительно различаются у разных видов. У некоторых видов урожайное поколение может быть во много раз многочисленнее неурожайного (треска, сельдь и др.). Наиболее сильно флюктуации выражены у рыб, имеющих небольшой запас желтка в икре и личинки которых после выклева нуждаются в хорошей обеспеченности пищей.

Периодические колебания численности и биомассы популяций связаны с общими климатическими причинами и проявляются через изменения кормовой базы, условий нереста, зимовки и т. д. Часто колебания величины популяции носят непериодический характер и определяются местными причинами. В значительной степени колебания величины популяции зависят от выживания икринок и личинок на ранних стадиях развития, обеспеченности рыб пищей и интенсивности промысла.

Структура популяции (продолжительность жизни, время наступления половой зрелости, средний возраст и т.д.) может быть различной у разных местных популяций одного и того же вида (атлантическая сельдь).

Возрастной состав популяции меняется в результате взаимодействия пополнения и убыли. Изменение соотношения в сторону увеличения пополнения приводит к омоложению популяции. Также возрастной состав нерестовой популяции в большой степени определяется возрастом полового созревания пополнения. Особи, созревшие раньше, обычно менее долговечны. На возрастной состав популяций влияет и урожайность поколений отдельных лет.

Рыбный промысел в значительной степени может определять величину убыли популяции. Если вылов носит селективный характер и промысел выбирает старшие возрастные группы, то это приводит к омоложению популяции, если интенсивно вылавливается молодь – увеличивается средний возраст рыб в нерестовой популяции.

В целом воздействие вылова на возрастной состав популяции осуществляется через ее разреживание и улучшение обеспеченности популяции пищей.

Численность популяции изменяется ежегодно, различается как частота колебаний численности популяции, так и амплитуда. Так, горбуша имеет двухгодичную периодичность пика численности, атлантический лосось – десятилетнюю.

В целом величина популяции ограничивается величиной кормовой базы данного вида. Колебания урожайности поколений отражаются на обеспеченности популяции пищей. При относительно постоянной кормовой базе в случае появления многочисленного поколения обеспеченность популяции пищей ухудшается, при появлении малочисленного – улучшается.

Условия обеспеченности пищей половозрелой части популяции отражаются на жизнестойкости потомства. Более быстро растущие рыбы имеют больший размер икринок и больше питательных веществ в них (вобла, карп, салака и др.).

Некоторые виды при ухудшении условий питания переходят на питание собственной молодью, что ведет к сокращению величины популяции (навага, окунь и др.).

Основными приспособлениями популяции к регулированию численности при улучшении условий откорма являются:

- 1) ускорение роста;

- 2) более раннее наступление половой зрелости;
- 3) увеличение плодовитости у одноразмерных групп;
- 4) повышение жизнестойкости молоди;
- 5) уменьшение поедания собственной молоди у хищных рыб.

При недостатке пищи имеет место обратное явление.

Смертность рыб имеет различные причины, выделяют:

- 1) естественную смертность (от старости, воздействия абиотических условий, воздействия биотических условий – кормовая база, хищники, паразиты, болезни);
- 2) промысловую смертность (от вылова).

У рыб максимальная смертность приходится на неполовозрелых особей. У многих видов основная гибель приходится на стадию икринки. Так, у кеты гибель икры в нерестовом гнезде может достигать более 90%. У многих рыб наибольшая гибель приходится на момент перехода от внутреннего к внешнему питанию (сельди, хамса и др.). Существенной причиной смертности рыб является воздействие хищников.

В настоящее время интенсивный промысел оказывает сильное воздействие на половозрелую часть популяций многих видов рыб. Для различных популяций допускается разная величина изъятия без нарушения воспроизводства популяции. Рыбы с коротким жизненным циклом, ранней половой зрелостью способны переносить большее промысловое изъятие (ряпушка), чем рыбы с длинным жизненным циклом и поздним созреванием (осетровые). Так, горбуша может компенсировать изъятие до 60% половозрелой части популяции, кета с более сложной структурой популяции – не более 50%, осетровые – всего несколько процентов.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ

Современное распределение рыб в водоемах земного шара определяется как современными условиями их жизни, так и их историей. В прошлые геологические эпохи происходило исчезновение одних и появление других видов.

Воды, в которых обитают рыбы, занимают три четверти поверхности планеты. Условия обитания рыб значительно различаются. Виды приспособились к существованию в определенных условиях.

Основными факторами географического распространения рыб являются: геологические изменения морей и континентов, глубины, температура, соленость, газовый режим водоемов.

На континентах на распространение рыб существенно влияют механические преграды (горы, участки суши и т.д.), в океанах – материка, экологические факторы (температура, соленость, глубины и др.).

В настоящее время хозяйственная деятельность человека влияет на естественные границы географического распространения рыб. Так, в результате акклиматизации в Белом море появилась горбуша (дальневосточный вид), в Каспийском море – азовская кефаль и т.д. Интенсивный промысел снизил численность и уменьшил ареал некоторых промысловых видов (перуанский анчоус, многие виды камбал и т.д.).

Распределение рыб в водоемах носит зональный характер. Различают географическую (широтную) зональность и изменение жизни по глубинам.

Условия жизни рыб в прибрежных зонах морей, открытых частях и на больших глубинах существенно различаются.

Прибрежная зона является районом повышенной продуктивности. Здесь обитает молодь различных видов рыб, типичными представителями являются донные виды (бычки, камбала, морские караси и др.). В пределах материковой отмели (7,4% акватории Мирового океана) добывают около 80% всего мирового улова рыбы.

Фауна поверхностных вод океана (глубины до 200 м) отличается меньшим разнообразием по сравнению с прибрежной зоной, однако численность некоторых видов значительно выше. Среди многих пелагических видов, как мирных, так и хищных, выражен стайный образ жизни (сайра, тунцы, летучие рыбы и др.).

Глубоководная ихтиофауна разнообразна (около 2 тыс. рыб) и состоит из планктофагов (светящийся анчоус, батилаги), бентофагов (макрурусы) и хищников (алепизавр, большерот и др.).

Их разделяют на 2 группы:

- 1) истинно глубоководные – имеют специальные приспособления для жизни на глубинах: органы свечения, телескопиче-

ские глаза и т.д., обитатели больших глубин (сельдеобразные, угреобразные, трескообразные);

- 2) шельфоглубоководные – не имеют специальных приспособлений для жизни на глубинах, встречаются в основном в пределах склона, не опускаются на глубины (окунеобразные, камбалообразные).

Глубоководная фауна количественно наиболее богата в верхних слоях батиаля (от 200 до 3000 м), с глубиной обеспеченность пищей снижается и уменьшается общая биомасса рыб.

Широтная зональность в распределении глубоководной ихтиофауны выражена очень слабо.

Основная закономерность географического зонального распределения рыб – это увеличение числа видов от высоких широт к низким. Так, в Белом море насчитывается около 50 видов рыб, в Черном – 180 видов, в Средиземном – 375 видов.

В целом рыбы распределяются по отдельным зоогеографическим областям, которые в свою очередь разделяются на подобласти.

Географическая или широтная зональность морской ихтиофауны в первую очередь связана с климатическими различиями высоких и низких широт (степенью прогреваемости океанических вод). Выделяют пять крупных географических областей.

Области холодных вод:

- 1) арктическая;
- 2) антарктическая.

Области умеренных вод:

- 3) бореальная (умеренно тепловодная в северном полушарии);
- 4) нотальная (умеренно тепловодная в южном полушарии).

Область теплых вод:

- 5) тропическая (и субтропическая).

Границами тропической области служит зимняя изотерма 15°C, средняя температура бореальной области 8–10°C, нотальной 7–8°C. В Арктике и Антарктике средняя температура близка к 0°C.

Географические области различаются по составу ихтиофауны. Так, в арктической области преобладают бельдюговые, скорпеновые, терпуговые, лососевые виды, в бореальной – большинство

тресковых, камбаловые, сельдевые, скумбриевые, в тропической – светящиеся анчоусы, летучие рыбы, корифеновые, парусниковые и т.д.

Амфибореальное (прерывистое) распространение рыб имеет место если одни и те же или близкие виды обитают в Атлантическом и Тихом океанах, но отсутствуют в Северном Ледовитом океане (сельдь, треска, навага, лосось, палтус и др.). Предполагают, что в теплые геологические периоды эти рыбы имели единую область распространения (Арктика), но затем в результате похолодания погибли или в период потепления проникли из одного бассейна в другой.

Биполярное распространение рыб наблюдается, когда сходные виды обитают в океанических водах северного и южного полушарий, но отсутствуют в тропической и экваториальной зонах (сардина, анчоус, морской окунь, сельдь, сельдевая акула и др.). Предполагают, что холодноводные рыбы северного происхождения проникли на юг через тропики в период похолодания тропических вод или через зоны больших глубин.

Некоторые рыбы-космополиты широко распространены и встречаются во всех океанах (акула-катран). В то же время есть виды (эндемики), которые обитают только в определенных водоемах (голомянка – в оз. Байкал).

Широтная зональность океанических вод может нарушаться под влиянием течений. Так, теплые течения позволяют продвигаться на север тепловодной фауне и, наоборот, холодные течения – на юг холодноводной фауне.

В континентальных водоемах большое значение в распределении ихтиофауны имеет течение воды. Верховья рек, как правило, населены реофильными видами, приспособленными к обитанию в быстром потоке воды (форель, гольян, подкаменщик), в нижних участках с медленным течением обитают типично озерно-речные виды (лещ, окунь, судак и др.), в эстуарных участках рек помимо пресноводных встречаются солоноватоводные рыбы (речная камбала, бычки, колюшка и др.). Кроме жилых рыб в ихтиофауне рек существенную роль играют проходные рыбы (лосось и др.).

Закономерности распределения рыб в крупных озерах схожи с таковыми в морях (донные, пелагические и др. виды), в озерах отсутствует глубоководная ихтиофауна (исключение оз. Байкал).

Пресноводная ихтиофауна разделена на зоогеографические области, значительно отличающиеся по составу ихтиофауны. По данным Л.С.Берга и Ф.Дарлингтона, существуют следующие области: Палеарктическая (Евразия), Неоарктическая (Северная Америка), Амурская, Китайско-Индийская (Сино-Индийская), Африканская (Эфиопская), Австралийская и Южно-Американская.

АККЛИМАТИЗАЦИЯ РЫБ

Категории процесса акклиматизации. Акклиматизация рыб является составной частью комплексных мероприятий по воспроизводству рыбных запасов. В задачу акклиматизационных работ входит повышение продуктивности и хозяйственной ценности водоемов, улучшение видового состава фауны, а также сохранение и увеличение численности ценных видов рыб.

Различают основные понятия акклиматизации.

Интродукция – любое переселение особей в водоем, не освоенный ранее ими. Интродукция является первым этапом процесса акклиматизации, но не всегда заканчивается акклиматизацией интродуцента.

Вселение – переселение особей в водоем, условия среды в котором мало или совершенно не отличаются от условий жизни данного вида в материнском водоеме. Вселенные особи успешно размножаются в новом водоеме без предварительной внутренней перестройки организма. Биологические особенности потомства переселенных особей не изменяются.

Зарыбление – это регулярный выпуск молоди одного и того же вида рыб на нагул в апробированные водоемы.

Акклиматизация – процесс приспособления переселенных особей к новым условиям среды, в результате чего из их потомства образуется популяция. Этот процесс протекает медленно и связан с глубокой перестройкой, происходящей в организме рыб. В биологических особенностях последующих поколений вселенцев возможны изменения.

Натурализация – конечный этап акклиматизации, когда определены ареал вида в новом водоеме, его взаимоотношения со средой и возможность хозяйственного использования вселенца.

Кроме рассмотренных часто употребляются следующие понятия.

Поэтапная акклиматизация – незавершенная акклиматизация, когда некоторые этапы развития вселенца не могут завершиться в условиях заселяемого водоема и проходят в других водоемах или под контролем человека (например, перед выпуском в новый водоем рыбы на ранних стадиях развития содержатся на рыбоводных предприятиях).

Реакклиматизация – интродукция особей вида в целях восстановления его популяции в пределах его естественного (в прошлом) ареала, в котором этот вид по каким-либо причинам исчез.

Аутоакклиматизация – самостоятельное вселение водных организмов с последующей их акклиматизацией и натурализацией в новом водоеме.

Критерии акклиматизации. При выборе объекта для акклиматизации обосновывается ее целесообразность. При этом исходят из основных критериев акклиматизации.

Т.С. Расс и А.Ф. Карпевич предлагают четыре критерия.

Географический – показывает возможность акклиматизации выбранного рекрута в данном водоеме, исходя из сопоставления климатических зон и физических характеристик (температуры воды и воздуха, длительности сезонов года и др.) заселяемого и материнского водоемов.

Биотический – выявляет наличие свободных кормовых резервов в заселяемом водоеме для всех стадий развития рекрута, наличие или отсутствие близких ему видов, возможных конкурентов и врагов и другие факторы биотической среды.

Экологический – рассматривает соответствие экологических требований вселяемого вида и физико-химических условий среды заселяемого водоема (особенно в период размножения, зимовки и т. д.).

Хозяйственный – предусматривает хозяйственную целесообразность интродукции (промысловая и кормовая ценность рекрута, массовость его популяций, возможные места и способы отлова и т.д.).

Формы целенаправленной акклиматизации. Различают три формы целенаправленной акклиматизации водных организмов: промыслово-хозяйственная, аквакультуральная, прицельная.

Промыслово-хозяйственная форма предусматривает полноцикловую акклиматизацию водных объектов в естественных водоемах с последующей их натурализацией и промысловым и кормовым использованием.

Аквакультуральная форма предусматривает использование объектов акклиматизации для рыбоводных хозяйств, для выращивания в естественных водоемах до определенной стадии развития. Эта форма основывается на поэтапной акклиматизации организмов. Многие виды переселенцев не способны натурализоваться в водоемах. Одни из них, оказавшись в новых условиях, могут лишь нагуливаться и созревать, но не находят мест нереста (для получения от них потомства требуются рыбоводные заводы или нерестово-выростные хозяйства, или питомники типа прудовых хозяйств), другие же из них могут только нагуливаться, но не созревают (их размножение происходит только в материнском водоеме).

Прицельная форма основывается на возможности введения в экосистему особей нового вида для подавления представителей малоценного вида, уничтожения вредителя или возбудителя болезни, использования резерва, непотребляемого корма или заселения свободного биотопа.

Типы акклиматизации. Исходя из взаимоотношений переселенца с аборигенными видами водоема выделяют пять типов акклиматизации:

1. Акклиматизация внедрения проводится при наличии относительно свободной ниши, в которой переселенец занимает свое место, используя имеющиеся в водоеме резервы корма, и не вступает или почти не вступает в конкурентные отношения с местными видами.
2. Акклиматизация замещения предусматривает замену малоценных аборигенов более выгодными в хозяйственном отношении видами. Для этого выбирают ценный объект акклиматизации, который по своей жизнестойкости и конкурентоспособности превосходит их. Однако многие ценные виды не располагают такими биологическими особенностями. Поэтому предусматривают охранные мероприятия, которые позволяют довести численность особей переселенца

до необходимых масштабов и таким образом реконструировать фауну водоема в желательном для хозяйства направлении.

3. Акклиматизация отторжения – это вселение в водоем нового вида, который по своей жизнестойкости и конкурентоспособности не может противостоять аборигенам, но его особи могут образовать малочисленную популяцию, которая займет ограниченный ареал, располагаясь на окраинах местных биоценозов.
4. Акклиматизация пополнения – это пополнение переселенцем бедной ихтиофауны водоема, который находится в изоляции (горные, островные озера).
5. Акклиматизация конструирования предусматривает целенаправленное формирование населения водоемов, которые только что образованы (водохранилище) или в которых произошли глубокие изменения в экосистеме под влиянием климатического или антропогенного воздействия.

Фазы процессов акклиматизации переселенца. А.Ф. Каревич выделяет пять фаз процесса акклиматизации вида в новых условиях (рис. 28).

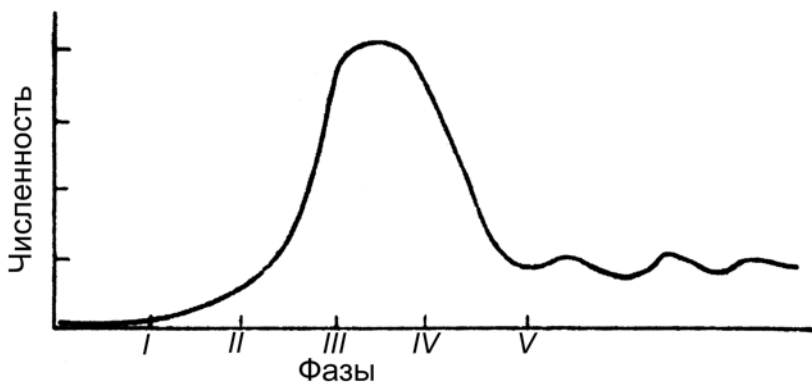


Рис. 28. Фазы акклиматизации

I – выживание особей; II – размножение и нарастание численности; III – взрыв численности; IV – установление биотических отношений (спад численности); V – натурализация

I фаза – выживание переселенных особей в новых для них условиях (период физиологической адаптации). В этот период происходит адаптация переселенца к новым параметрам абиотических и биотических факторов среды, и совершаются физиологические сдвиги на всех этапах развития его организма. Эта фаза длится от момента вселения особей до появления их потомства.

II фаза – размножение и начало формирования популяции. У выживших особей переселенцев происходит дальнейший рост и развитие, созревание и размножение. Материнские особи и их потомство постепенно расселяются по акватории водоема, осваивая места для размножения и нагула зарождающейся популяции. В период становления популяции основными определяющими факторами среды являются абиотические факторы, к которым должны приспособиться особи интродуцента на всех стадиях развития.

III фаза – максимальная численность переселенца (фаза взрыва). На этой фазе резкое увеличение (взрыв) численности популяции обычно наблюдается при наличии в водоеме большой биомассы резервов кормов, отсутствии конкуренции из-за пищи, малом количестве врагов и паразитов, достаточной нерестовой площади и продолжающих действовать благоприятных абиотических факторов среды. Если же в водоеме действуют не совсем благоприятные условия для размножения и нагула интродуцента, то взрыв численности популяции может не произойти.

IV фаза – обострение противоречий переселенца с биотической средой. Резкое увеличение численности популяции переселенца часто приводит к обострению внутривидовых и межвидовых отношений с аборигенами. Возникновение в водоеме обострений биотических отношений наблюдается из-за относительного переселения биотопа, напряженного состояния кормовой базы в результате усиленного ее использования, влияния хищников и других причин. Снижение величины кормовой базы в водоеме приводит к недостатку пищи для особей переселенца. При взрыве численности переселенца негативное влияние на его особей могут оказать также враги и болезни, ибо в новых условиях они еще не выработали защитной реакции. Все эти неблагоприятные условия среды обычно приводят к снижению численности переселенца, которая в дальнейшем стабилизируется в определенных границах.

V фаза – натурализация в новых условиях. Пройдя ряд поколений, переселенец окончательно адаптируется в новом водоеме, его численность популяции, величина ареала и др. приходит в соответствие с действующими абиотическими и биотическими условиями среды. У интродуцента в новых условиях происходят следующие изменения: проявляется морфофизиологический облик особей; вырабатываются новые характерные особенности в биологии и поведении; определяются нерестовые и нагульные ареалы, пути миграций, место в экосистеме. В результате в водоеме завершается формирование новой экоморфы со свойствами для ее особей и популяций специфическими особенностями.

Методы акклиматизации. В настоящее время имеются четыре метода акклиматизации:

1. Пассивный метод. Человек осуществляет лишь выбор и перенос объекта акклиматизации в новый водоем. Процесс акклиматизации переселенца проходит без вмешательства человека, а его позитивное завершение зависит от природы самого интродуцента.
2. Активный метод предусматривает вмешательство человека в процесс акклиматизации переселенца в новом водоеме путем проведения рыбоводно-мелиоративных и охранных мероприятий.
3. Метод радиальной акклиматизации первоначально предусматривает вселение вида в водоем, в котором он проходит фазу натурализации в новых условиях, а затем полученное потомство используют в качестве источника расселения по другим водоемам.
4. Метод ступенчатой акклиматизации предусматривает постепенное продвижение промыслового объекта в новые районы, резко отличающиеся по климатическим условиям от района, где расположен его маточный водоем. Для акклиматизации южного интродуцента на севере или северного переселенца на юге проводят первоначально вселение выбранного объекта в один из водоемов, расположенных недалеко от границы его маточной климатической зоны, а затем полученное от него потомство переселяют в следующий водоем, который

находится уже на значительном удалении от границы. Получив потомство в этом водоеме, его переселяют в другой водоем, еще более удаленный от указанной границы. Таким образом, проводя такую ступенчатую акклиматизацию, выбранный объект продвигается в глубину другой климатической зоны.

Оценка результатов акклиматизации. Результаты акклиматизации обычно оценивают по трехбалльной системе.

- 1) выживание интродуцентов – поимка в новом водоеме переселенных особей;
- 2) биологический эффект – произошло размножение интродуцентов и выживание их потомства в новом водоеме;
- 3) промысловый эффект – переселенец образовал многочисленную популяцию, натурализовался и вошел в промысел или пищевые цепи нового для него водоема.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИНВАЗИИ

Переселение и культивирование водных организмов осуществлялось с незапамятных времен преимущественно в странах теплового пояса. В настоящее время ихтиофауна внутренних водоемов некоторых стран на 30–40% состоит из переселенцев. Работы, связанные с вселением новых видов рыб, как правило, были направлены на расширение ареалов ценных видов рыб, повышение промысловой продуктивности водоемов.

Российская Федерация в 1992 году подписала Конвенцию о биологическом разнообразии. Согласно этой конвенции страны ее подписавшие обязаны «предотвращать интродукцию чужеродных видов, которые угрожают экосистемам, местам обитания или видам, контролировать или уничтожать такие чужеродные виды».

В последнее время процессы, связанные с появлением и воздействием на сообщества чужеродных видов, принято именовать биологическими инвазиями. Под биологической инвазией понимается географическое распространение вида на территорию, ранее не заселенную этим видом, то есть за пределы ареала в результате климатических, тектонических и антропогенных изменений.

Таким образом, к биологическим инвазиям относятся вселения чужеродных видов, произошедшие в результате:

- естественных перемещений, связанных с флюктуациями численности и климатическими изменениями;
- интродукции важных в хозяйственном отношении видов;
- случайным заносом новых видов с балластными водами и т.д.

Биологические инвазии оказывают существенное воздействие на водные экосистемы. Влияние инвазийных видов на аборигенные виды проявляются в изменении среды обитания аборигенных видов путем изменения структуры и функции экосистемы; они могут стать конкурентами или хищниками аборигенных видов и способствовать их вытеснению; они способны переносить и сами вызывать различные заболевания.

В ряде случаев вселение новых видов может приводить к снижению численности и к исчезновению ценных видов рыб, что имеет тяжелые экономические последствия.

Систематическое положение рыб и рыбообразных
(Жизнь животных. Под ред. Т.С. Расса, 1983. Т. 4.)

Тип Хордовые – Chordata
Подтип Позвоночные – Vertebrata (Черепные – Craniata)
Надкласс Бесчелюстные – <i>Agnatha</i>
Класс Миноги – <i>Cephalaspidomorphi</i>
Класс Миксинообразные – <i>Mixini</i>
Надкласс Челюстноротые – <i>Gnathostomata</i>
Класс Хрящевые рыбы – <i>Chondrichthyes</i>
Подкласс Пластиножаберные – <i>Elasmobranchii</i>
Надотряд Акулы – <i>Selachomorpha</i>
Надотряд Скаты – <i>Batomorpha</i>
Подкласс Цельноголовые (Слитночерпные) – <i>Holocephali</i>
Класс Костные рыбы – <i>Osteichthyes</i>
Подкласс Лопастеперые – <i>Sarcopterygii</i>
Надотряд Кистеперые – <i>Crossopterygii</i>
Надотряд Двоякодышащие – <i>Dipnoi</i>
Подкласс Лучеперые – <i>Actinopterygii</i>
Надотряд Ганоидные – <i>Ganoidomorpha</i>
Надотряд Клюпеоидные – <i>Clupeomorpha</i>
Надотряд Араваноидные – <i>Osteoglossomorpha</i>
Надотряд Ангвиллоидные – <i>Anguillomorpha</i>
Надотряд Циприноидные – <i>Cyprinomorpha</i>
Надотряд Атериноидные – <i>Atherinomorpha</i>
Надотряд Параперкоидные – <i>Parapercomorpha</i>
Надотряд Перкоидные – <i>Percomorpha</i>
Надотряд Батрахоидные – <i>Batrachomorpha</i>

Литература

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

Содержание

Введение	3
Внешнее строение, движение рыб	4
Кожные покровы	14
Ядовитые железы	20
Скелет	11
Мускулатура	35
Пищеварительная система	38
Плавательный пузырь и гидродинамические особенности рыб	42
Органы дыхания	45
Сердечно-сосудистая система	50
Выделительная система и водно-солевой обмен	57
Половая система	62
Нервная система	65
Органы чувств	68
Железы внутренней секреции	77
Влияние факторов среды	80
Экологические группы рыб	96
Рост и возраст рыб	97
Питание	102
Размножение	111
Жизненный цикл	123
Миграции	124
Динамика популяций	127
Особенности распределения рыб	130
Акклиматизация рыб	134
Биологические инвазии	140
Систематическое положение рыб и рыбообразных	142
Литература	143

Н. В. ИЛЬМАСТ

ВВЕДЕНИЕ В ИХТИОЛОГИЮ

(учебное пособие)

*Печатается по решению Ученого совета
Института биологии Карельского научного центра РАН*

Редактор *Г. В. Козлова*
Оригинал-макет *Е. Е. Насонкова*

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99. Подписано в печать 22.12.05.
Формат 60×84¹/₁₆. Бумага офсетная. Гарнитура «Times». Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 6,5. Усл. печ. л. 8,4. Тираж 200 экз. Изд. № 3.

Карельский научный центр РАН
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50
Редакционно-издательский отдел

Отпечатано в ЗАО «Копистар Оптима»

